

УДК 597.553.2

КЕТА (*ONCORHYNCHUS KETA*) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ (НА ПРИМЕРЕ Р. ХАЙЛЮЛЯ)

Л. О. Заварина



Представлены данные по характеристике ската, биологической характеристике молоди, ее питания во время покатной миграции, а также материалы по динамике нерестового хода производителей кеты, изменения их биологических показателей и численности подходов. Рассматриваются возможные причины данных изменений.

L. O. Zavarina. Chum salmon (*Oncorhynchus keta*) of the north-east coast of Kamchatka (the Khailulya River stock example) // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 9. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2007. P. 96–121.

The data to characterize chum salmon juvenile migration to sea, biological conditions and feeding of juveniles in the course of the migration and also the data on spawning run dynamics, including dynamics of biological conditions and of run abundance have been analyzed. Possible causes of the dynamical changes have been suggested.

Из тихоокеанских лососей кета — наиболее широко распространенный вид. Ареал кеты значительно шире, чем у нерки, и несколько превышает ареал распространения горбуши. В пределах России выделяют шесть крупных районов по воспроизводству азиатского стада кеты — Камчатка, Сахалин, северо-западное побережье Охотского моря, бассейн р. Амур, Приморье и бассейн р. Анадырь.

На Камчатке одним из основных районов воспроизводства кеты является северо-восточное побережье полуострова (Карагинский и Олюторский заливы).

Здесь кета является по значимости вторым после горбуши объектом промысла, а в неурожайные для горбуши годы занимает первое место. За более чем 70-летний период (с 1934 г. по настоящее время) вылов кеты превысил добычу горбуши в 7 раз. В среднем добыча кеты на северо-восточном побережье Камчатки составляет около 22% от вылова горбуши. В целом по Камчатке доля кеты данного района в уловах лососей в среднем достигает 4,5%. За период 1957–2005 годов минимальная и максимальная величины нерестовых подходов кеты к данному району Камчатки различались более чем в 30 раз.

До настоящего времени кете Северо-Восточной Камчатки не уделяли достаточно пристального внимания. В отсутствии регулярных наблюдений прогнозы подходов давались на основе данных официальной статистики, которая не отражала действительного состояния запасов кеты. В свете этого анализ состояния стад и динамики численности кеты в вышеназванном районе всегда представляется актуальным и востребованным как учеными, так и рыбопромысловыми предприятиями.

Цель работы — выявить особенности биологии кеты, дать характеристику ската, биологическую характеристику молоди, ее питания во время покатной миграции, а также нерестовый ход производителей кеты, изменение их биологических показателей и динамики численности, рассмотреть возможные причины данных изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран на наблюдательном пункте КамчатНИРО (1976–2005 гг.) в бассейне р. Хайлюля, на рыбодобывающих предприятиях, наблюдательных пунктах Камчатрыбвода на северо-восточном побережье Камчатки (рис. 1).

Использована статистика прибрежного вылова с 1934 по 2005 гг., материалы авиаучетов на нерестилищах с 1957 г. и по настоящее время.

Весь материал собран и обработан по общепринятой методике (Правдин, 1966). Определяли длину, массу, пол рыб, массу половых продуктов, соотношение полов и плодовитость. Для определе-



Рис. 1. Район исследований

ния возраста брали чешую под спинным плавником выше боковой линии, в последние годы — по методике Клаттера и Уайтсела (1956). Абсолютную плодовитость определяли путем взвешивания ястыков и подсчета икринок в навеске 20 г с последующим пересчетом на массу ястыков.

Численность нерестовых подходов определена исходя из статистики прибрежного вылова и данных по авиаучетам количества производителей на нерестилищах. Численность поколений оценена по суммарной величине возврата взрослых рыб к берегам рек, в уловах прибрежного промысла и пропуске производителей на нерестилища.

Объем исследованного материала представлен в таблице 1.

Возраст рыб до 1990 г. определен Е.Т. Николаевой, в дальнейшем — автором данной работы.

Бассейн р. Хайлюля является нерестово-выростным водоемом для всех видов тихоокеанских лососей. Наиболее многочисленны здесь горбуша и кета, учет молоди которых проводится во время покатной миграции.

Таблица 1. Количество исследованного материала (экз.) по северо-востоку Камчатки

Водоем: река Хайлюля		
Год	Количество рыб, экз.	Количество покатников, экз.
1976	143	—
1979	393	213
1980	201	—
1981	299	—
1982	185	—
1983	199	—
1984	174	—
1985	100	—
1986	593	—
1987	395	—
1988	400	—
1989	247	—
1990	372	—
1991	200	—
1992	342	59
1993	89	—
1994	107	—
1995	63	—
1996	142	96
1997	61	59
1998	234	119
1999	289	225
2000	335	233
2001	343	239
2002	290	259
2003	292	235
2004	323	203
2005	289	260
Итого	7100	2200

Материал по скату молоди собран на наблюдательном пункте КамчатНИРО (1988–2005 гг.) в бассейне р. Хайлюля на северо-восточном побережье Камчатки. Обловы молоди проводили с интервалом в 1 сутки в 20 км от устья реки, выше зоны влияния приливно-отливных явлений, в течение всего периода ската. Река в месте учета имеет ширину 60 м. Через реку натягивали стальной трос с марками через 10 м, к которым во время обловов молоди прикрепляли ловушку. Время экспозиции ловушки в зависимости от мощности ската составляло от 10 до 30 мин. Количество молоди, попавшейся в ловушку, впоследствии пересчитывается на каждый из участков сечения реки длиной 10 м и глубиной 1,5 м. Ловушка представляет собой жесткую конструкцию из металлических прутьев в форме четырехугольной пирамиды, обтянутую мелкой сетью. Высота ловушки 1,5 м, входное отверстие 59×75 см (Тиллер, 1999). Количество молоди рассчитано в соответствии с «Инструкцией о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми» (Инструкция..., 1987) по формуле:

$$N_R = (S_R/S_T) \times (60/t) \times (n_1+n_2)/2$$

$$N_T = (N_{R1} + N_{R2} + \dots + N_{Rn})/b,$$

где N_R — численность молоди, скатывающейся за 1 час через участок поперечного сечения реки; $R_1, R_2 \dots R_n$ — первый, второй, n-ый участок поперечного сечения реки между двумя марками троса; N_T — численность молоди, скатившейся за сутки через сечение реки; S_R — площадь участка поперечного сечения реки; S_T — площадь входного отверстия ловушки; t — время экспозиции ловушки в минутах; n_1 — количество мальков в ловушке у поверхности; n_2 — количество мальков в ловушке на глубине 1–1,5 м; b — поправочный коэффициент на время лова, определяемый как отношение числа мальков, пойманных за время суток, избранное для постоянных обловов (с 3 до 5 часов утра), к числу мальков, пойманных за время серийного суточного облова. Серийный суточный облов — это облов молоди в течение суток через определенные промежутки времени (через 2 часа). Поправочный коэффициент показывает, какая часть молоди скатывается за время суток, избранное для постоянных обловов (Инструкция..., 1987).

В 2005 г. по окончании учетных работ на скате молодь кеты продолжали облавливать мальковым неводом длиной 10 м с ячеей 4×4 мм. Обловы выполнялись 1 раз в декаду (20.07; 30.07; 10.08 и 20.08) в районе тундры Горелая в 20 км от устья р. Хайлюля и одновременно в районе Колхозной протоки в 500 м от устья.

Материал по молоди также обработан общепринятой методикой И.Ф. Правдина (1966). При

проведении биологического анализа определяли длину в мм, массу в мг, пол рыб, количество рыб с остатками желточного мешка, рассчитывали коэффициент упитанности по Фультону. По биологическим показателям молоди кеты материал имеется за 1979, 1992 и 1996–2005 гг.

Данные по питанию покатников кеты взяты в 2005 г. в период ската и обработаны общепринятыми методами (Руководство..., 1961; Методическое..., 1974; Методические рекомендации..., 2003). Анализировали содержимое желудка. Все расчеты (индексы наполнения, частота встречаемости, количество и масса организмов в желудках) проводили от общего числа рыб в пробе, с учетом пустых желудков. Количество съеденной пищи оценивали по индексам наполнения, а степень пищевого сходства (СП) — по сумме наименьших величин общих пищевых компонентов (Шорыгин, 1952).

Статистическая обработка проведена с использованием программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Физико-географическая характеристика северо-востока Камчатки

Северо-восточное побережье Камчатки омывается водами западной части Берингова моря и представляет обширную горную местность, тесно связанную в своем строении с расположенным севернее Корьяским нагорьем. В рельефе Камчатки в соответствии с тектонической структурой выделяются расположенные полосами горные хребты и низменности, имеющие в целом северо-восточное или северо-северо-восточное направление (Гершанович, 1963). Преобладание горного рельефа в пределах всего побережья Северо-Восточной Камчатки определяет широкое распространение приглубных абразионных берегов абразионно-бухтового и лиманно-лагунного типов. Остров Карагинский отделен от северо-восточных берегов Камчатки мелководным проливом Литке, шириной около 30 миль (Гершанович, 1963). Сравнительно слабая изрезанность береговой линии северо-западной и западной частей моря позволяет выделить только несколько обособленных районов: североберингоморский (к северу от о-ва Лаврентия), Анадырский и Олюторский заливы и район о-ва Карагинского (Моисеев, 1963; Исследование экосистемы..., 1983).

Формирование климата Берингова моря происходит под влиянием циркуляционных факторов и водообмена с более теплыми водами Тихого океана (Карпова, 1963). В течение года над морем

преобладает циклоническая циркуляция циклонов морского и континентального происхождения. Наиболее интенсивная циклоническая деятельность наблюдается зимой. Для этого периода характерна наибольшая повторяемость штормов. Летом — туманов.

На 80–90% поверхность Берингова моря покрывается льдом в зимний период. Положение кромки льда зависит от суровости зимы и ветрового режима. Лед держится до апреля, после чего разрушается, а граница льда смещается на север (Исследование экосистемы..., 1983; Шунтов, 2001).

Узкая прибрежная полоса берингоморского побережья входит в восточную приморскую подобласть (Кондратюк, 1974). К ней относятся равнинные прибрежные участки восточного побережья, климат которых формируется под влиянием циркуляционных процессов, развивающихся в берингоморском районе. Смещение области стационарирования циклонов к востоку от среднемноголетнего местоположения является причиной аномально холодной и ветреной погоды. И наоборот: более западное положение области стационарирования циклонов обуславливает сырую и теплую погоду. Северо-восточное побережье занимает северную половину восточного побережья Камчатки от м. Озерного до м. Олюторский. Климат здесь морской, сравнительно холодный. Годовые суммы осадков составляют около 450–650 мм (Кондратюк, 1974). Преобладают на этом побережье ветры с северной составляющей. Зима в данном районе продолжительная и холодная. Характерной чертой является сочетание холодных температур и больших скоростей ветра (более 10 м/с), что создает холодную и жесткую погоду. Зимние суммы осадков составляют 200–300 мм, и высота снежного покрова на защищенных участках колеблется от 1,0–1,5 м. При восточных ветрах наблюдаются снежные заряды. Еще одной особенностью климата северо-восточного побережья является резкая смена погоды. Восточные ветра сменяются на северные, и происходит резкое понижение температуры воздуха.

Весной преобладает малооблачная сухая погода. Днем температура воздуха поднимается до 4–5°C тепла. Скорости ветра достигают 3–5 м/с, резко уменьшается повторяемость местного ветра типа бора — авьявея. Осадков выпадает менее 50 мм в месяц. В конце мая сходит снежный покров и начинает развиваться бризовая циркуляция, появляются выносы. Происходит замедление роста температуры, увеличивается повторяемость

туманов и низкой облачности, прослеживается суточный ход скорости и направления ветра. Лето на северо-восточном побережье короткое (июль–август) и не очень теплое. Средняя температура воздуха в августе не превышает 12°C. Летние суммы осадков наименьшие, около 175 мм. Осенью уменьшаются число дней с осадками, число пасмурных дней и повторяемость туманов. В сентябре погода сравнительно теплая и малооблачная. В октябре же средняя температура воздуха уже отрицательная, проявляются бора, но снега еще нет (Кондратюк, 1974).

В пределах северо-восточного побережья Камчатки расположено около 100 нерестовых рек, из них с длиной более 100 км — 10: Опуха, Укэляят, Апука, Ачайваям, Пахача, Авьяваям, Вывенка, Карага, Хайлюля, Ука (Ресурсы..., 1973).

Площади нерестилищ кеты в реках данного района Камчатки определены, исходя из суммарной оценки занимаемой кетой участков, сделанной во время авиаучетов лососей с 1976 по 1990 гг. Из года в год размеры и расположение участков меняются, поэтому фактически используемая площадь нерестилищ оказывается несколько меньше.

Нерестилища кеты в реках Карагинского района занимают 1041 га, из них наибольшая площадь нерестилищ, примерно по 100 га, находится в реках Хайлюля, Русакова, Ивашка, Дранка, Карага и Тымлат. В заливе Корфа нерестилища кеты занимают около 200 га, из них 127–140 га находятся в р. Вывенка. В Олюторском районе наибольшие нерестовые площади кеты имеются в рр. Апука и Пахача (соответственно, 137–161 и 135–147 га) (Перспективы..., 1990).

Наиболее полные данные по кете имеются для стада кеты р. Хайлюля, поэтому приводим ее краткую гидрологическую характеристику.

Река Хайлюля, на которой расположен наблюдательный пункт КамчатНИРО, впадает в Укинскую губу Карагинского залива Берингова моря. Это река горного типа, берущая начало в Срединном хребте, протекающая между 50°20' с. ш. и 162° в. д. в устье. Основное направление реки — с запада — юго-запада на восток — северо-восток, и только в нижнем течении русло ее отклоняется на юг.

Питание реки ледниковое, за счет атмосферных осадков и грунтовых вод. Все притоки реки горного типа. Наиболее крупные из них: р. Ламутская, р. Вэйваям и р. Правая Хайлюля.

Протяженность основного русла 120 км, площадь водосбора — 2220 км² (Ресурсы..., 1973).

Русло реки сильно извилистое, образует много протоков и рукавов, заводей и стариц. Рельеф дна

представлен перекатами и плесами, в некоторых местах образует ямы. В верхнем течении происходит интенсивный размыв русла, в среднем и нижнем течении наряду с размывом наблюдается частичное отложение аллювия. Ширина долины в верхнем течении 500–600 м, склоны долины обрывистые, в некоторых местах образуются осыпи. В среднем течении долина достигает ширины 1000–1500 м, река течет по сухой кочковатой тундре, местами заболоченной, особенно по берегам и у склонов сопков и увалов. Грунты берегов мягкие, вследствие чего река часто меняет русло. Ледостав наблюдается в первой половине ноября. Толщина льда в нижнем течении достигает 1–1,5 м. В нижнем течении реки имеются два обширных мелководных лимана (Отчет экспедиции..., 1955; Тиллер, 1977).

Скат молоди кеты

Сроки ската молоди кеты зависят от географического положения и длины реки, климатических особенностей района, экологических характеристик производителей и изменяются по годам и сезонам. Скат из небольших рек может продолжаться около месяца, а из крупных, таких как р. Камчатка, Амур, Анадырь, Тымь, Фрейзер и др., более трех месяцев (Леванидов, 1964; Рослый, 1972; Гриценко и др., 1987; Salo, 1991; Заварина, 1993; Карпенко, 1998; Гриценко, 2002). Более ранний скат, в начале весны, наблюдается в южных районах воспроизводства, и к северу сроки покатной миграции кеты сдвигаются к лету. На азиатском побережье самый ранний скат отмечен из рек о. Хоккайдо, где покатная миграция начинается в марте, а ее пик приходится на апрель–май (Salo, 1991). Несколько позже — в мае–июне — скатывается кета из рек Курильских островов и Южного Сахалина (Каев, Чупахин, 1980; Шершневу, 1975). В июне–июле скатывается кета из рек Северного Сахалина, северного побережья Охотского моря и Камчатского полуострова (Костарев, 1970; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Карпенко, 1987; Сметанин, 1991; Карпенко, 1998; Гриценко, 2002). Кета р. Анадырь мигрирует в море и в более поздние сроки, завершение ската наблюдается в августе–сентябре (Штундюк, 1982, 1994), но основной скат происходит с 25 мая по 20 июня, когда скатывается до 90% молоди (Путивкин, 1999). Покатников кеты в августе отмечал О.Ф. Гриценко с соавторами (1987) в р. Тымь, А.Н. Сметанин (1991) — в р. Кичига и автор (Заварина, 1993) — в р. Камчатка. В р. Анадырь имеются нерестилища, на которых молодь перед скатом нагуливается до 3–4-х месяцев (Путивкин, 1999). Известны случаи зимовки молоди

кеты в пресноводных водоемах (Волобуев, 1983; Штундюк, 1983, 1987).

В Северной Америке покатная миграция кеты также различается по срокам. Так, в южных районах она начинается в конце февраля и продолжается до июня, на севере (р. Юкон) скат продолжается с ранней весны до осени с пиком в июне–июле (Salo, 1991).

Миграция молоди кеты в бассейнах рек полуострова Камчатка наблюдается в апреле–июле (Карпенко, Николаева, 1989; Заварина, 1993; Введенская и др., 2003; Введенская и др., 2004).

На северо-восточном побережье Камчатки, в р. Хайлюля, кета скатывается с конца мая по конец июля, в нижнем течении реки ее молодь встречается по 10 августа. Массовый скат обычно происходит во второй половине июня – первой декаде июля (рис. 2). Ранний скат кеты, по данным В.И. Карпенко (1998), наблюдался в 1981 и 1985 гг., когда основная масса молоди мигрировала в третьей декаде мая – июне, что негативно отразилось на выживаемости этих поколений. По нашим данным (рис. 2), большая часть кеты (около 92%) скатывается в период с 10 июня по 5 июля, но в отдельные годы скат может проходить и в другие

сроки. Так, в 2005 г. миграция молоди кеты началась 20 июня, продолжалась по 20 июля с пиком 15 июля. Скат кеты может иметь и несколько пиков. Это было отмечено в 1992 г. (рис. 2В) и 2003 г. (рис. 2А).

В 1992 г. первый пик ската наблюдался 25 июня и второй 5 июля, в эти числа скатилось по 22–28% от всех учтенных покатников. В 2003 г. по 25–28% от численности покатной молоди было отмечено 20–25 июня и 5 июля. В отдельные годы (2004 г.) миграция происходит равномерно, без резко выделяющихся пиков. Два пика в течение покатной миграции имеет кета из рек Юго-Восточной Камчатки — Авачи и Паратунки (Карпенко, 1998). Этот же автор отмечает подобную периодичность в уловах молоди в прибрежных водах Карагинского залива. Впоследствии это проявляется в разновременности откочевки молоди от берегов в открытые морские воды. Поздно мигрирующие покатники попадают в наиболее благоприятные кормовые и температурные условия в океане.

Покатная миграция кеты происходит, как правило, в темное время суток. Начинается она с наступлением темноты (около 22 часов) и заканчивается с рассветом (около 5 часов). Самая высокая интенсивность ската наблюдается с 23 до

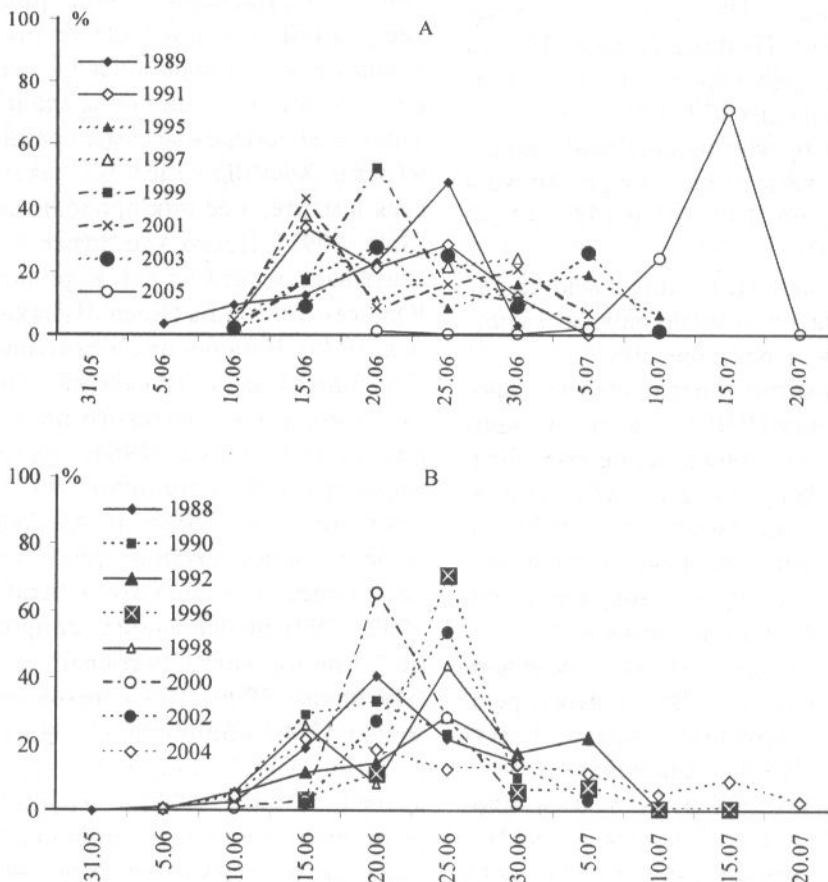


Рис. 2. Продолжительность ската кеты из р. Хайлюля в нечетные (А) и четные (В) годы

1–2 часов (Николаева, 1968; Волобуев, 1984; Карпенко, Николаева, 1989; Сметанин, 1991; Salo, 1991). Однако В.Л. Костарев (1970) отмечает, что основной скат кеты происходит в ясные и безоблачные дни и пик миграции наблюдается в утренние часы при хорошем освещении и относительно высокой температуре. Таким образом, интенсивность покатной миграции кеты зависит и от погодных условий. В северных широтах, где в июне очень короткая ночь, молодь может скатываться и днем. Обычно это происходит во время паводка (Семко, 1954; Костарев, 1970; Рослый, 1972; Гриценко и др., 1987). Увеличение мощности ската с подъемом воды и уменьшением прозрачности отмечено и для анадырской кеты (Штундюк, 1982). В отдельные годы часть молоди анадырской кеты скатывается до паводка и ледохода (от 2,5 до 12%). Во время высокого уровня при повышении после ледохода температуры воды от 0,2 до 1–3°C и выше, скат молоди в течение суток носит равномерный характер с очень незначительным увеличением интенсивности в ночные часы (Путивкин, 1999).

Нами были проанализированы все имеющиеся данные по изменению уровня воды в бассейне р. Хайлюля в течение ската. В отдельные годы (1988–1990, 1992 гг.) наблюдается прямая связь между подъемом уровня воды в реке и относительной численностью покатников. Коэффициенты аппроксимации при этом колеблются от 0,46 до 0,73. На рисунке 3 представлена подобная зависимость для 1992 г.

Для других лет, в большинстве нечетных (1991, 1995, 1999, 2003), подобная связь носит полиномиальный характер с коэффициентами аппроксимации от 0,53 до 0,64 (рис. 4). Для ряда лет связь не прослеживается. Анализ в среднемноголетнем плане данной зависимости затруднен в связи с отсутствием единообразия в измерении уровня воды.

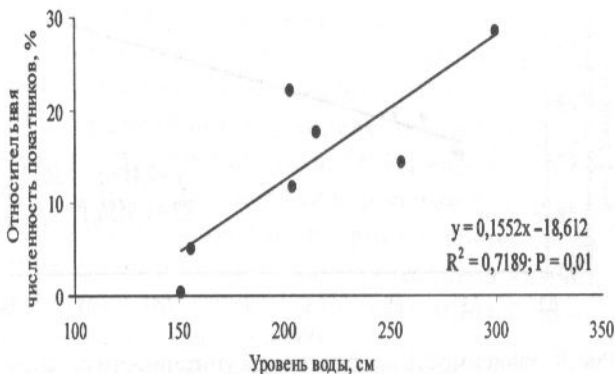


Рис. 3. Зависимость мощности (%) ската от уровня воды (см) в р. Хайлюля в 1992 г.

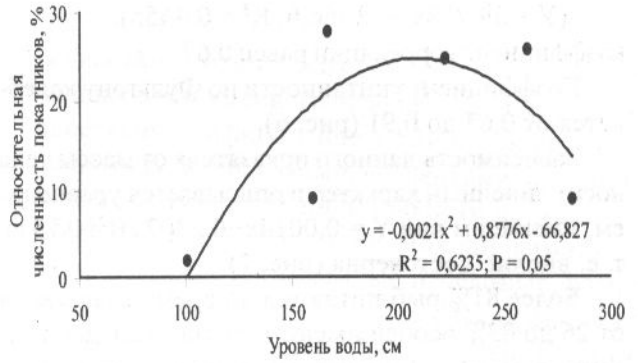


Рис. 4. Зависимость мощности (%) ската от уровня воды (см) в р. Хайлюля в 2003 г.

Мигрирующая молодь образует небольшие стайки, которые совершают как пассивные, так и активные миграции (Гриценко и др., 1987). Скорость миграции может варьировать и зависит от физиологического состояния молоди и условий ската (Горшков и др., 1989). Мальки кеты могут подходить к берегам на мелководья, где они кормятся и отстаиваются за водорослями и камнями (Salo, 1991).

Биологическая характеристика покатной молоди кеты

Размеры покатников в реках различных регионов почти не различаются, лишь кета крупных рек (Амура, Камчатки, Анадыря и Юкона) в течение миграции по реке может достигать длины 6–7 см, а иногда и больше (Леванидов, 1964; Смирнов, 1975; Salo, 1991; Заварина, 1993). В этих же водоемах они имеют наибольшую изменчивость, так, из р. Юкон скатывается молодь длиной от 2,9 до 10,7 см. Длина покатников кеты бассейна р. Камчатка варьирует от 4,1 до 6,6 см. Размеры покатников кеты в р. Хайлюля в многолетнем плане изменяются мало и составляют в среднем 34,8–37,7 мм, масса — 278–464 мг (рис. 5). Связь между данными показателями носит линейный характер

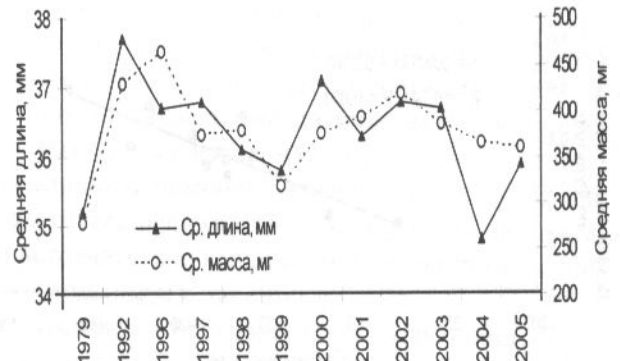


Рис. 5. Изменение средней длины и массы тела у покатников кеты р. Хайлюля

$(Y = 39,778x - 1066,6; R^2 = 0,4455)$, коэффициент корреляции равен 0,67.

Коэффициент упитанности по Фультону колеблется от 0,63 до 0,91 (рис. 6).

Зависимость данного показателя от массы тела носит линейный характер и описывается уравнением, имеющим вид $Y = 0.0014x + 0.2307 (R^2=0.741)$, т. е. вполне достоверна (рис. 7).

Более 81% рыб питаются во время ската, хотя от 26 до 83% особей имеют остатки и следы желточного мешка. Такое явление наблюдается как в водоемах азиатского (Леванидов, 1969; Костарев, 1970; Николаева, 1972; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987; Заварина, 1993; Карпенко, 1998; Путивкин, 1999), так и американского побережий (Salo, 1991). Относительная численность самок у покатной молодежи варьирует от 28,3 до 53,1%.

В 2005 г. был собран наиболее полный материал по скату молодежи кеты в бассейне р. Хайлюля, и поэтому мы решили рассмотреть его более подробно.

В течение покатной миграции в 2005 г. размер, масса и коэффициент упитанности молодежи изменялись незначительно и лишь в третьей декаде июля повысились (рис. 8).

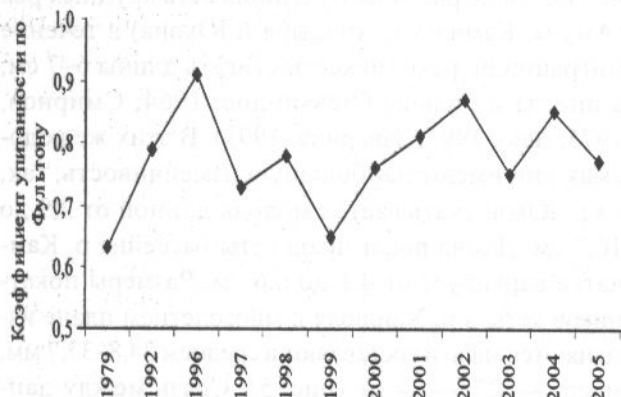


Рис. 6. Изменение коэффициента упитанности по Фультону покатников кеты р. Хайлюля

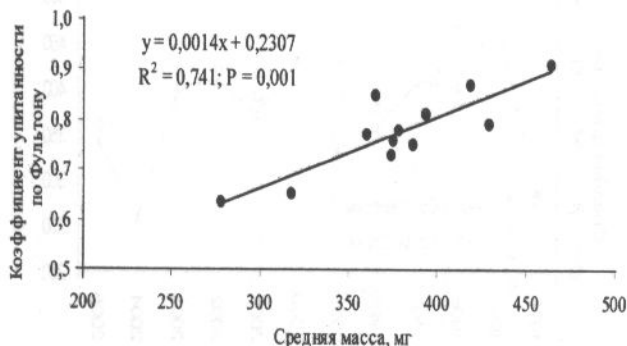


Рис. 7. Зависимость коэффициента упитанности по Фультону от массы тела покатников кеты р. Хайлюля

Снижение биологических показателей молодежи отмечено в августе. Самки, обладающие более крупными размерами тела и более высокой упитанностью по сравнению с самцами, скатились ранее, что и вызвало снижение биологических показателей покатной молодежи кеты, о чем свидетельствует и уменьшение относительной численности самок (18,2%) в это время. Снижение размеров покатников кеты в конце ската наблюдается как и в других реках Камчатки, так и в реках Сахалина (Николаева, 1975; Гриценко, 2002). Связь между массой и упитанностью линейная и высокодостоверна (рис. 9). Доля самок в период ската составляла от 39 до 47% (рис. 10).

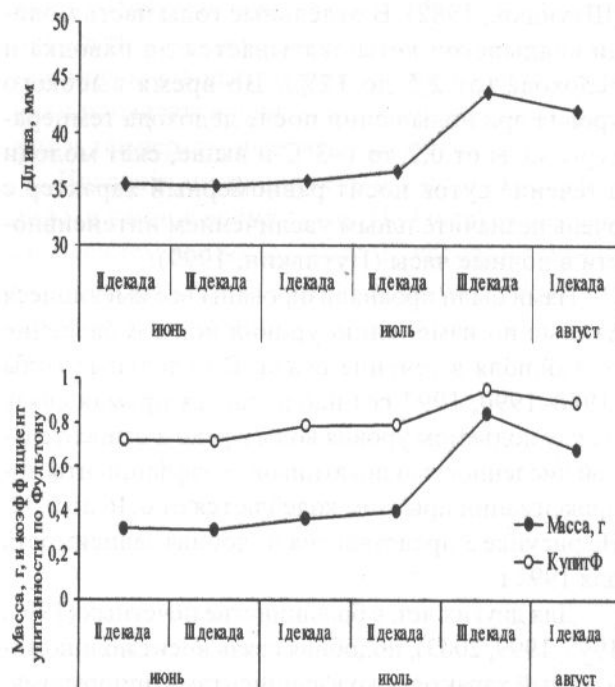


Рис. 8. Изменение длины, массы тела и коэффициента упитанности покатников кеты р. Хайлюля в течение покатной миграции 2005 г.

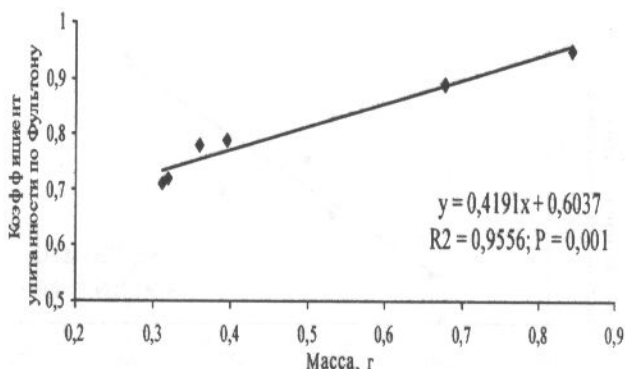


Рис. 9. Зависимость коэффициента упитанности по Фультону от массы тела покатников кеты р. Хайлюля в течение покатной миграции 2005 г.

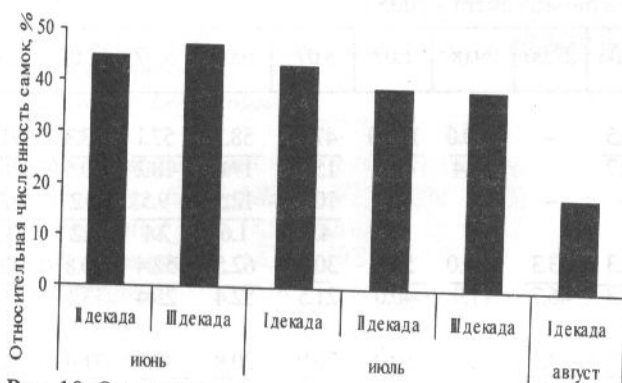


Рис. 10. Относительная численность самок (%) у покатников кеты в р. Хайлюля в течение покатной миграции 2005 г.

Питание молоди кеты

Развитие кеты в грунтовых водах, имеющих стабильную в сезонном отношении температуру, идет равномерно, тогда как в подрусловых водах, с меняющейся от сезона к сезону температурой — с замедлением в зимнее время. Поэтому при одновременном начале инкубации сроки выхода из грунта и покатной миграции наступают в первом случае на 1–1,5 месяца раньше, чем во втором.

При температуре около 10°C инкубация продолжается 50–60 суток (до 600 градусо-дней и более), а при более низкой — растягивается до 130 суток, но число градусо-дней уменьшается (примерно до 420). Происходит типично дружное вылупление (Смирнов, 1975). Вылупившиеся зародыши приобретают положительную реакцию на течение, светобоязнь, которая утрачивается перед выходом личинок из гнезд.

Период эндогенного питания зародышей, этап смешанного питания личинок и экзогенный период питания у кеты не одинаковы по продолжительности и постепенно сменяют друг друга по мере резорбции желточного мешка. Первые два этапа у кеты особенно продолжительны, и в гнездах кета достигает размера до 30 мм и более и веса 220–230 мг.

Мальки кеты задерживаются в нерестово-выростных водоемах недолго — от 20 дней до 3 месяцев (Семко, 1954; Леванидов, 1964). Скот мальков кеты начинается в апреле–мае и продолжается до середины августа. Обеспеченность пищей в этот период наряду с другими факторами определяет выживаемость, рост и время созревания. Относительно питания мальков камчатской кеты в литературе данных сравнительно немного (Крогиус и др., 1947; Семко, 1948, 1954; Сынкова, 1951; Николаева, 1968, 1972; Карпенко, Николаева, 1989; Заварина, 1993; Введенская и др., 2003; Введенская и др., 2004). Молодь кеты

в бассейнах камчатских рек с наступлением смешанного и экзогенного периодов питается преимущественно амфибиотическими насекомыми: хирономидами, поденками, веснянками, ручейниками, мошками и частично прочими двукрылыми. Нередко в составе пищи молоди камчатской кеты встречаются наземные насекомые, ракообразные и прочие бентические организмы, а также молодь рыб (малоротая корюшка, трехиглая колюшка, карась).

В желудочно-кишечных трактах молоди кеты зарегистрировано свыше 80 видов различных беспозвоночных, в том числе: 50 видов личинок хирономид, 7 — поденок, 6 — веснянок, 4 — ручейников. В устьях нерестовых рек в питании наряду с пресноводными видами беспозвоночных встречаются морские ракообразные (*Cumacea*) и личинки песчанки. Молодь камчатской кеты в пресных водах питается интенсивно, а пищевые спектры большей частью очень широкие (Сынкова, 1951; Николаева, 1968, 1972; Карпенко, Николаева, 1989; Заварина, 1993; Введенская и др., 2003; Введенская и др., 2004).

Мы изучали питание покатников кеты в р. Хайлюля, анализируя содержимое желудков рыб, пойманных в бассейне этой реки в период с 16 июня до 10 августа (табл. 3).

Как видно из данной таблицы, в течение покатной миграции кета активно питается. Доля пустых желудков колеблется от 0 до 36,3%. Исключение составляет проба, взятая 27 июня, в которой непитающиеся рыбы составили 66,7%, что связано с ее малой выборкой. Наиболее часто на протяжении всего ската в пищевом спектре покатников кеты встречались личинки хирономид, и их доля варьировала от 47,5 до 100% (табл. 3). По данным анализа было обнаружено и определено 32 вида из 5 подсемейств: Orthocladiinae (20), Chironominae (5), Diamesinae (6), Tanypodinae (2) и Prodiamesinae (2) (табл. 4).

Вторым по частоте встречаемости объектом питания являлись личинки поденок (20–80%). Личинки веснянок в репрезентативных пробах встречались у 12–33% рыб. Достаточно часто в желудках присутствовали имаго хирономид и имаго прочих воздушных насекомых. Кроме того, встречались личинки лимонид, мошки, олигохеты, клещи и растительные остатки. К концу ската чаще стали встречаться куколки и имаго хирономид, субимаго поденок и веснянок (табл. 3).

В весовом отношении личинки хирономид составляли около 9–20% от массы пищевого комка (рис. 11). Доля куколок была незначительна, а имаго хирономид составляли от 7 до 52%. Наибольший вес в пищевом комке имели личинки поденок (35–56%), од-

Таблица 3. Питание молодежи кеты в бассейне р. Хайлюля в период ската в 2005 г.

Компоненты	16.06	20.06	18.06	22.06	25.06	27.06	29.06	1.07	3.07	6.07	8.07	12.07	15.07
Хирономиды													
личинки	57.1	53.8	50.0	60.0	54.5	-	100.0	100.0	47.5	58.3	57.1	63.3	71.4
куколки	20.1	21.5	15.2	5.4	22.7	-	19.4	40.0	15.9	17.6	18.2	10.5	9.1
имаго	-	-	12.5	-	-	-	-	-	10.0	12.5	9.5	8.2	22.9
			5.5						4.8	1.6	2.1	2.2	3.5
субимаго	14.3	23.1	31.2	80.0	27.3	33.3	100.0	50.0	30.0	62.5	52.4	40.8	42.9
	7.2	13.5	27.5	13.6	22.3	46.7	17.9	40.0	21.5	52.4	25.4	13.1	16.0
Поденки													
личинки	47.6	23.1	37.5	80.0	45.5	33.3	-	50.0	50.0	20.8	38.1	71.4	40.2
субимаго	56.6	35.2	38.6	65.1	35.7	53.3	-	20.0	46.5	9.7	16.8	30.0	9.4
Веснянки													
личинки	14.3	23.1	12.5	40.0	27.3	-	50.0	-	5.0	33.3	14.3	4.1	2.9
куколки	4.4	24.4	9.2	13.5	15.6	-	35.8	-	1.8	11.3	4.1	0.6	0.3
											16.7	10.2	28.6
											9.2	4.7	12.6
Ручейники	4.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
личинки	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Трипсы	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Коллемболы	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.0	-
												+	
Имаго	23.8	15.4	6.2	-	-	-	50.0	-	15.0	8.3	9.5	20.4	31.4
прочих насекомых	11.6	5.4	1.8	-	-	-	17.9	-	4.8	2.7	2.3	4.8	8.7
Личинки	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.9
прочих насекомых	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Личинки	-	-	-	-	-	-	-	-	7.5	12.5	11.9	4.1	5.7
лимониид	-	-	-	-	-	-	-	-	3.0	2.2	3.2	0.4	0.5
Личинки	-	-	-	20.0	18.2	-	50.0	-	5.0	12.5	9.5	6.1	20.0
мошки	-	-	-	2.4	2.9	-	9.0	-	1.0	2.0	2.5	1.2	2.4
Олигохеты	-	-	6.2	-	9.1	-	-	-	7.5	-	-	-	2.9
	-	-	2.2	-	0.8	-	-	-	0.7	-	-	-	+
Клещи	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.9
													+
Растительные остатки,													
детрит	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.2	4.8	6.1	-
										0.5	0.6	0.8	
Пустые желудки, %	-	15.4	25.0	-	36.3	66.7	-	-	25.0	-	14.3	6.1	5.7
Максимальный индекс	304.1	282.3	511.5	394.0	424.4	366.7	137.7	159.7	505.5	433.0	381.6	510.7	688.8
наполнения, ‰													
Средний индекс	91.1	84.2	109.4	226.1	137.1	122.2	86.8	91.5	103.9	177.9	119.1	183.0	196.5
наполнения, ‰													
Количество рыб в пробе	21		16	5	11	3	2	2	40	24	42	49	35

Примечание: Над чертой — частота встречаемости (%); под чертой — % от массы пищевого комка; + — менее 0.1%

нако к середине июля он не превышал 9,4%. Зато в это время доля субимаго поденок в весовом отношении равнялась 37,4% (табл. 3, рис. 12). Для веснянок наблюдалась аналогичная картина: снижение доли личинок этих насекомых к середине июля и повышению доли их куколок. Роль других компонентов питания (имаго насекомых, личинок лимониид и мошек и др.) в процентном отношении от массы пищевого комка была незначительна (табл. 3, рис. 11

и 12). Значения среднего индекса наполнения колебались от 84 до 196,5‰. Максимальный индекс наполнения варьировал от 282 до 688,8‰, и его наибольшие значения наблюдались в июле, когда пищевой спектр покатников кеты расширился по сравнению с июнем (табл. 3, рис. 13).

В общих чертах пищевой спектр покатников кеты в июне и июле сходен. Расширение его в июле происходит за счет появления в питании

Таблица 4. Видовой состав хирономид в питании молоди кеты в разных биотопах р. Хайлюля в 2005 г.

Вид	Среднее течение	Скат	Нижнее течение
Subfamily Tanypodinae			
<i>Ablabesmyia</i> gr. <i>Lentiginosa</i>	+	+	+
<i>Procladius</i> sp.	-	+	-
Subfamily Prodiamesinae			
<i>Monodiamesa</i> gr. <i>bathyphila</i>	-	+	-
<i>Odontomesa fulva</i>	+	+	+
Subfamily Diamesinae			
<i>Diamesa gregsoni</i>	-	+	+
<i>Diamesa tsutsuii</i>	-	+	-
<i>Pagastia orientalis</i>	+	+	+
<i>Pseudodiamesa</i> gr. <i>branickii</i>	-	-	+
<i>Pseudodiamesa</i> gr. <i>Nivosa</i>	-	-	+
Subfamily Orthocladiinae			
<i>Corynoneura</i> gr. <i>Scutellata</i>	+	-	+
<i>Cricotopus</i> gr. <i>Silvestris</i>	+	+	+
<i>Diplocladius cultriger</i>	-	+	+
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>Brehmi</i>	-	+	+
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>claripennis</i>	-	+	-
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>Gracei</i>	-	+	+
<i>Euryhapsis cilium</i>	-	+	+
<i>Heterotrissocladius</i> gr. <i>marcidus</i>	+	+	+
<i>Hydrobaenus</i> gr. <i>lapponicus</i>	-	-	+
<i>Limnophyes</i> sp.	-	+	-
<i>O. (Eudactylocladius)</i> gr. <i>olivaceus</i>	-	+	+
<i>O. (Euorthocladius)</i> <i>saxosus</i>	-	+	+
<i>Orthocladius obumbratus</i>	+	+	+
<i>Paratrithocladius skirwinthensis</i>	-	+	-
<i>Parorthocladius</i> sp.	-	-	+
<i>Rheosmittia</i> sp.	-	+	-
<i>Thienemanniella</i> gr. <i>clavicornis</i>	+	+	+
<i>Tvetenia</i> gr. <i>Bavarica</i>	+	-	+
Subfamily Chironominae			
<i>Harnischia fuscimana</i>	+	+	+
<i>Micropsectra</i> gr. <i>praecox</i>	+	+	+
<i>Polypedilum</i> sp.	+	+	+
<i>Sergentia corasina</i>	-	+	-
<i>Stictochironomus</i> sp.	-	+	-
Количество видов	12	26	23

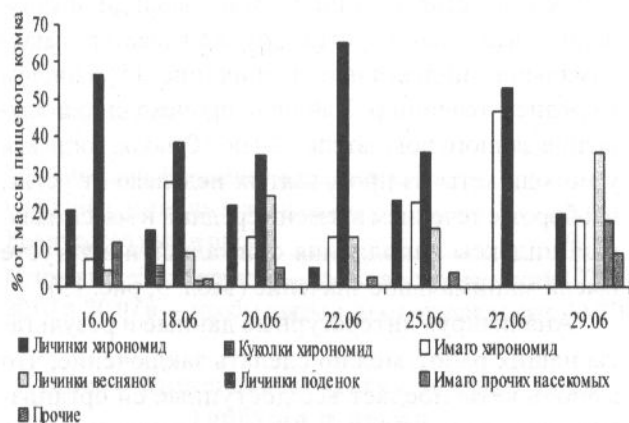


Рис. 11. Спектр питания покатников кеты в р. Хайлюля в июне 2005 г.

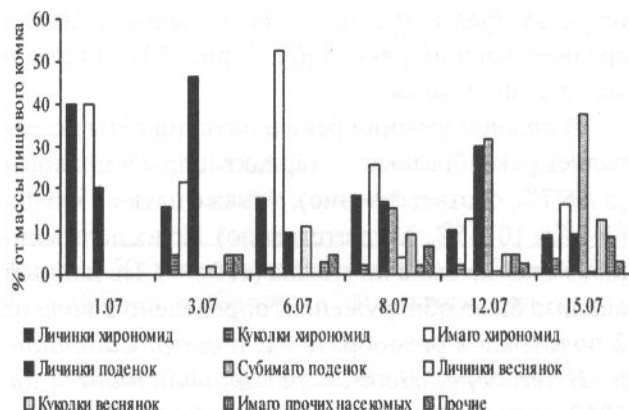


Рис. 12. Спектр питания покатников кеты в р. Хайлюля в июле 2005 г.



Рис. 13. Интенсивность питания (‰) покатников кеты р. Хайлюля в период ската 2005 г.

субимаго поденок, куколок веснянок и компонентов питания, таких как трипсы, коллемболы, личинки лимонид, мошек и других насекомых, а также присутствия малоэнергоёмких организмов — клещей и растительных остатков. Частота встречаемости организмов в желудках покатников кеты как в июне так и в июле примерно одинакова. В июле несколько снижается роль имаго хирономид по частоте встречаемости, но в то же время увеличивается по процентному содержанию от массы пищевого комка. Доля личинок поденок и веснянок от массы пищевого комка снижается в июле почти в 2 раза у первых и в 5 раз у вторых по сравнению с июнем.

В дальнейшем (20, 30 июля и 10 августа) пробы на питание брались одновременно в 20 км и в 500 м от устья р. Хайлюля. Особи с пустыми желудками во всех пробах отсутствовали. Следует отметить, что по частоте встречаемости доминировали личинки хирономид (77,8–100%). Реже встречались куколки и имаго этих насекомых, а также личинки и субимаго поденок (рис. 14А). В весовом отношении значительно преобладали субимаго поденок (22,7–54%) и имаго хирономид в августе (43%) (рис. 14В).

Пищевой спектр молоди, пойманной недалеко от устья, был шире, чем у рыб, выловленных в среднем течении реки (табл. 5, рис. 14). Однако в августе он сузился.

В нижнем течении реки в питании кеты встречались ракообразные — харпактициды и циклопы (5 и 8,7%, соответственно), а также пауки и клещи (4–9% и 10–45%, соответственно). Но их доля в пищевом комке была ничтожна (табл. 5). По данным анализа было обнаружено и определено 2 вида из 2 подотрядов ракообразных: подотр. *Calanoida*, р. *Heterocope*, *Heterocope appendiculata* Sars, 1863, и подотр. *Harpacticoida*, сем. *Tachidiidae*, р. *Tachidius*, *Tachidius longicornis* Olofsson.

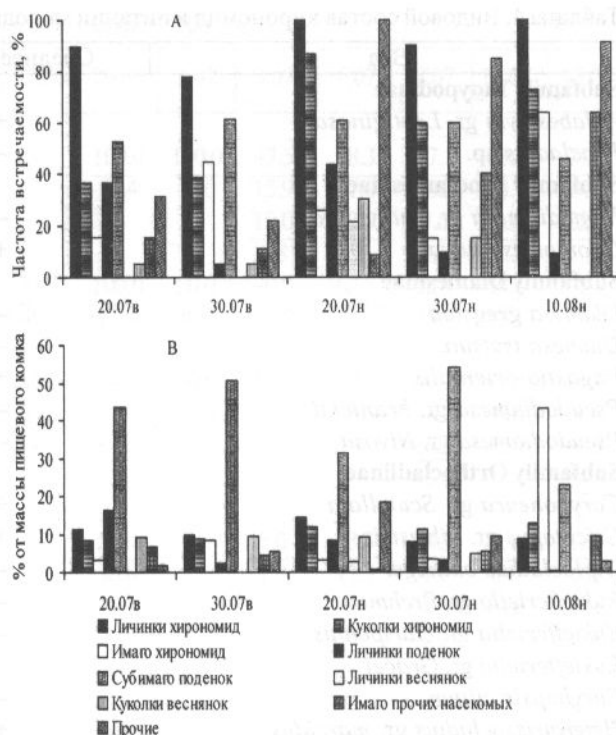


Рис. 14. Питание молоди кеты в среднем (в) и нижнем (н) течении р. Хайлюля. А — частота встречаемости, %, и В — % от массы пищевого комка

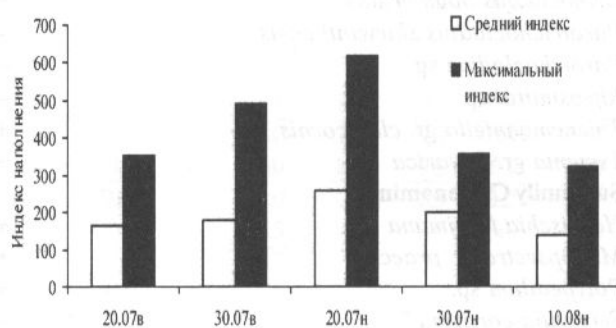


Рис. 15. Интенсивность питания (‰) молоди кеты в бассейне р. Хайлюля в 2005 г.

Средний индекс наполнения у рыб, пойманных в 20 км от устья, был ниже, чем у молоди, выловленной недалеко от устья. Это же касается и максимального индекса наполнения (рис. 15). Причем в среднем течении р. Хайлюля происходило повышение данного показателя с 20 по 30 июля, тогда как у молоди кеты из проб, взятых недалеко от устья, наоборот, с течением времени средний и максимальный индексы наполнения снижались и в августе имели минимальное значение (табл. 5, рис. 15).

Анализируя литературные данные и результаты наших работ, можно сделать заключение, что молодь кеты поедает все доступные ей организмы, и поэтому ее можно характеризовать на данном этапе нагула как типичного эврифага.

Таблица 5. Питание молоди кеты в р. Хайлюля в 2005 г.

Компоненты	20.07в	30.07в	20.07н	30.07н	10.08н
Хирономиды					
личинки	89.5	77.8	100.0	90.0	100.0
	11.4	6.6	14.4	8.0	8.6
куколки	36.8	38.9	87.0	60.0	72.7
	8.4	6.3	11.9	11.3	12.8
имаго	15.8	44.4	26.1	15.0	63.6
	3.0	2.8	3.3	3.6	43.0
Поденки					
личинки	36.8	5.6	43.5	10.0	9.1
	16.1	1.1	8.3	3.0	0.5
субимаго	52.6	61.1	60.9	60.0	45.5
	43.4	69.2	31.1	54.0	22.7
Веснянки					
личинки	—	—	21.7	—	—
			2.7		
куколки	5.3	5.6	30.4	15.0	—
	9.1	3.5	9.0	5.0	
Ручейники	10.5	11.1	—	5.0	—
личинки	0.5	4.2	—	0.2	—
Коллемболы	—	—	—	5.0	—
				0.1	
Имаго прочих насекомых	15.8	11.1	8.7	40.0	63.6
	6.8	5.6	0.6	5.7	9.6
Личинки прочих насекомых	—	—	4.3	—	—
			0.1		
Личинки лимониид	—	—	4.3	—	—
			0.2		
Личинки мошки	—	5.6	60.9	15.0	27.3
		0.2	15.8	4.4	2.2
Харпактикоиды	—	—	—	5.0	—
				+	
Циклопы	—	—	8.7	—	—
			+		
Олигохеты	—	—	—	—	9.1
					+
Пауки	—	5.6	4.3	5.0	9.1
		0.2	0.1	+	0.5
Клещи	—	—	17.4	10.0	45.5
			+	+	0.1
Растительные остатки, детрит	21.0	5.6	4.3	40.0	—
	1.3	0.3	+	1.3	
Рыба	—	—	8.7	5.0	—
			2.5	3.4	
Пустые желудки, %	—	—	—	—	—
Максимальный индекс наполнения, ‰	353.2	493.1	620.0	356.0	323.5
Средний индекс наполнения, ‰	163.1	178.7	258.4	198.7	137.6
Количество рыб в пробе	19	19	20	20	11

Примечание: Над чертой — частота встречаемости (%); под чертой — % от массы пищевого комка; + — менее 0.1%; 20.07 в, 30.07 в — пробы взяты в 20 км от устья реки; 20.07н, 30.07н, 10.08н — пробы взяты в 500 м от устья реки

Степень пищевого сходства молоди кеты, горбуши и нерки

Скат кеты в бассейне р. Хайлюля проходит одновременно со скатом горбуши. Покатники по-

следней активно питаются, что было отмечено ранее и другими исследователями. В желудках у них встречаются личинки хирономид, куколки и имаго насекомых, остатки водорослей и детрит (Карпен-

ко, 1998). По нашим данным, во время покатной миграции горбуша в основном питается личинками, куколками и имаго хирономид, личинками поденок. Кроме того, в желудках встречаются личинки лимонид, веснянок, имаго воздушных насекомых, клещи, растительные остатки и детрит. Роль этих организмов в питании горбуши невелика. Средние индексы наполнения в течение ската колеблются от 7 до 100,1‰, максимальные — находятся в пределах 45,9–210,1‰. От 10 до 70% рыб не питаются.

При обловах молоди кеты в конце июля в среднем и нижнем течении р. Хайлюля нам попалась и молодь нерки. Ее особи активно питались. Рыб с пустыми желудками отмечено не было. Пищевой спектр нерки был довольно разнообразен и широк, также как у молоди кеты. Наиболее активно они потребляли хирономид во всех стадиях их развития, поденок, веснянок, личинок ручейников, имаго воздушных насекомых. Меньшую роль в питании играли ракообразные, пауки, клещи, растительные остатки и детрит. Средний индекс наполнения колебался от 50 до 206,4‰, максимальный — от 150 до 501,8‰.

Учитывая все вышесказанное, мы решили рассчитать степень пищевого сходства молоди лососей этих видов. Коэффициент пищевого сходства рассчитывали от массы пищевого комка по сумме наименьших величин общих пищевых компонентов.

В таблице 6 представлено пищевое сходство молоди кеты и горбуши в период ската.

В бассейне р. Хайлюля пищевой спектр кеты и горбуши во время покатной миграции состоял в основном из амфибиотических насекомых. Потребление тех или иных насекомых молодью лососей несколько различалось, и пищевой спектр кеты был шире, чем у горбуши. Совпадение спек-

тров питания изменялось в пределах 29,3–69,5% (табл. 6). Общими пищевыми объектами являлись хирономиды на разных стадиях развития и поденки, которые в весовом отношении играли решающую роль. Интенсивность питания кеты была выше, чем у горбуши (табл. 7).

В целом для кеты и горбуши в период ската в июне и июле пищевое сходство довольно высоко (рис. 16).

В таблице 8 представлено пищевое сходство молоди кеты и нерки в июле и августе в среднем и нижнем течении р. Хайлюля.

Молодь нерки, как и другие виды лососей, питалась амфибиотическими насекомыми, и ее пищевой спектр практически не отличался от такового у кеты. Однако отдельные компоненты питания неркой потреблялись гораздо интенсивнее, чем кетой. Так, в июле в среднем течении реки молодь нерки поедала в большем количестве имаго воздушных насекомых и личинок ручейников, чем кета. Интенсивность питания нерки в конце июля была выше (табл. 9).

В нижнем течении р. Хайлюля в питании молоди лососей присутствовали ракообразные (кумовые раки и харпактициды), но их роль была незначительна. Помимо насекомых, в желудках кеты

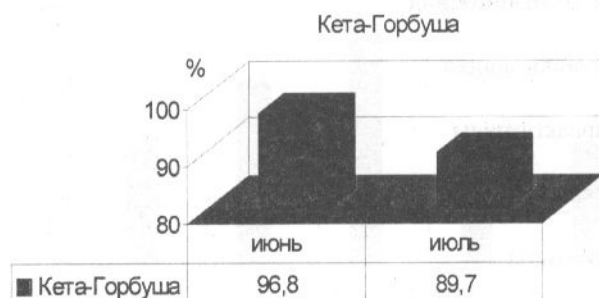


Рис. 16. Пищевое сходство кеты и горбуши в июне, июле 2005 г. во время ската в бассейне р. Хайлюля

Таблица 6. Пищевое сходство кеты и горбуши в период ската, % от массы

Вид	Горбуша													
	16.06	18.06	20.06	22.06	24.06	27.06	29.06	1.07	3.07	6.07	8.07	12.07	15.07	
Кета	69,5	48,4	44,3	69,5	37,7	57,3	21,2	57,1	51,1	29,3	38,7	52,3	38,0	

Таблица 7. Интенсивность питания кеты и горбуши в период ската, средний индекс наполнения, ‰

Вид	16.06	18.06	20.06	22.06	27.06	29.06	1.07	3.07	6.07	8.07	12.07	15.07
Кета	91,1	109,4	84,2	226,1	122,2	86,8	91,5	103,9	177,9	119,1	183,0	196,5
Горбуша	40,3	21,9	13,6	100,1	56,9	41,6	35,1	7,0	7,5	20,3	64,3	60,8

Таблица 8. Пищевое сходство кеты и нерки, % от массы

Вид	Нерка			
	20.07в	30.07в	30.07н	10.08н
Кета	66,1	62,2	72,8	70,0

Примечание: 20.07в, 30.07в — пробы взяты в 20 км от устья реки; 30.07н, 10.08н — пробы взяты в 500 м от устья реки

Таблица 9. Интенсивность питания кеты и нерки, средний индекс наполнения, ‰

Вид	20.07в	30.07в	30.07н	10.08н
Кета	163,1	178,7	198,7	137,6
Нерка	160,8	198,3	198,0	173,8

Примечание: 20.07в, 30.07в — пробы взяты в 20 км от устья реки; 30.07н, 10.08н — пробы взяты в 500 м от устья реки

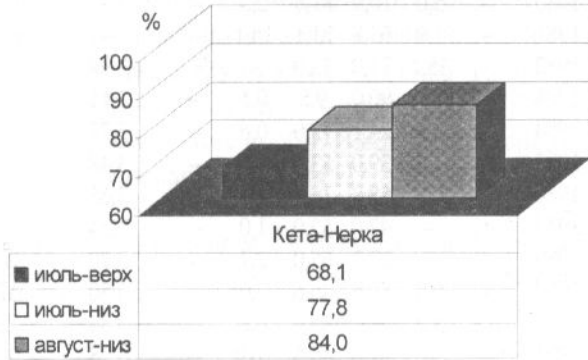


Рис. 17. Пищевое сходство молоди кеты и нерки (% от массы) в среднем и нижнем течении р. Хайлуля

встречалась молодь рыб. Пищевой спектр в конце июля у кеты был несколько шире, чем у нерки. Расширялся он в основном за счет малоэнергоёмких организмов (пауки, клещи). Интенсивность питания у молоди лососей в это время была одинакова (табл. 9), а индекс пищевого сходства составлял 72,8% и был выше, чем в среднем течении реки (табл. 8). В августе в питании нерки отмечено большее количество пищевых компонентов, чем у кеты, и больший индекс наполнения (табл. 9). Пищевое сходство находится на уровне 70% (табл. 8). В целом спектр питания молоди кеты и нерки совпадает на 68–84% (рис. 17), и в низовьях реки он выше.

Нерестовый ход производителей кеты

На северо-восточном побережье Камчатки кета начинает встречаться в уловах с середины июня, промысел как таковой начинается в последней декаде этого месяца (26.06 в 2003 г.). В последние годы начало промысла, как правило, зависит не от начала нерестового хода, а от открытия промысла разрешительными организациями, из-за чего зачастую ловить начинают только в первой декаде июля (1999, 2000 гг.). По наблюдениям с 1999 по 2004 гг. (наиболее точные данные официальной статистики), наибольшие уловы отмечаются во второй-третьей декаде июля, в отдельные годы они смещаются на вторую декаду августа (рис. 18).

Интенсивный промысел продолжается около месяца, как правило, в течение июля. На этот период приходится около 70–90% всего улова. В августе добыча составляет 23–30%, в сентябре —

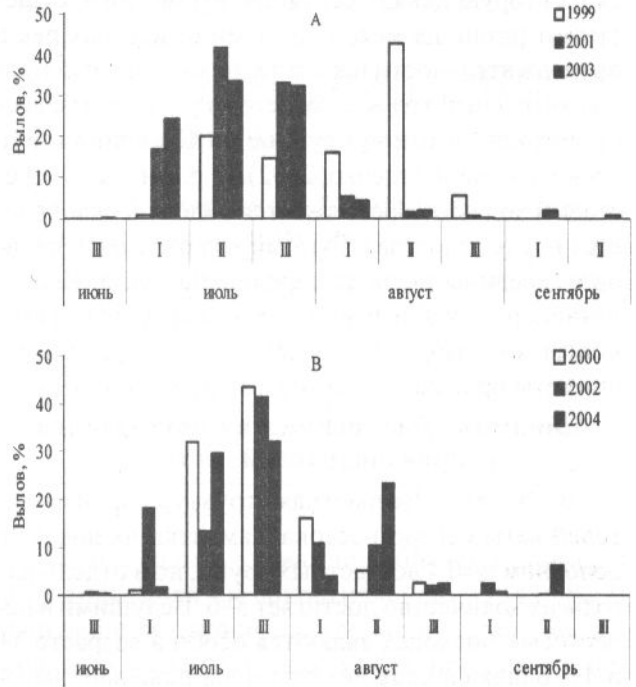


Рис. 18. Сроки промысла кеты на северо-восточном побережье Камчатки в нечетные (А) и четные (В) годы

3–7% (рис. 18). Сравнивая нечетные и четные годы промысла, следует отметить, что в нечетные годы в июле добывается около 90% всего улова (2001, 2003 гг.) (рис. 18А). Однако в 1999 г. на этот период пришлось 35%, а основная доля кеты была выловлена в августе (65%). В четные годы (рис. 18В) в июле добыча составляет 63–76%, на август приходится 23–30% всего улова. Промысел прекращается во второй декаде сентября, но незначительное количество производителей отмечается в конце сентября – начале октября. За весь период исследований (1957–2005 гг.) численность нерестовых подходов кеты к северо-восточному побережью Камчатки различалась в 38,7 раза (минимальная составляла 0,127 млн рыб в 1973 г. и максимальная — 4,921 млн рыб в 2006 г.).

К нерестилищам кета начинает подходить в конце июля – начале августа, и рунный ход продолжается до конца сентября – начала октября.

Таким образом, наиболее интенсивные подходы кеты на северо-восточном побережье Камчатки наблюдаются в июле–августе, на нерестилищах производители в большей массе отмечены в августе.

В разных районах воспроизводства кеты сроки нерестового хода и промысла существенно отличаются. Так, на Сахалине массовые подходы осенней кеты к побережью отмечаются в первой декаде сентября. На нерестилищах производители начинают появляться в августе, но рунный ход приходится на вторую декаду сентября. Кроме того, существуют различия между стадами отдельных рек в продолжительности нерестового хода. Самый продолжительный ход наблюдается в р. Тымь, где воспроизводится самое крупное на Сахалине стадо осенней кеты (Гриценко, 2002). В р. Анадырь нерестовый ход кеты продолжается с июля и оканчивается после ледостава. Рунный ход отмечен в период с середины июля до середины августа. Нерест начинается в конце первой декады августа и заканчивается в ноябре, но в отдельные годы размножение кеты происходит до января (Штундюк, 1982).

Динамика биологических показателей производителей кеты

В о з р а с т. Возрастная структура производителей кеты северо-востока Камчатки включает в основном рыб 4 возрастных групп, но в отдельные годы их количество достигает 5–6. Ведущими в нерестовых подходах являются особи в возрасте 3+ и 4+, однако в ряде лет отмечена довольно высокая доля кеты возраста 2+ и 5+. Так, в 1982 г. в р. Хайлюля доля особей возраста 2+ составила от 35,1%, а доля рыб возраста 5+ в отдельные годы колеблется от 14 до 59% (1981, 1986, 1991, 1995–1997, 2001 гг.). Как правило, возрастная структура рыб этого водоема состоит из 4-х возрастных групп (2+–5+). Однако в 1990 г. отмечено наличие особей в возрасте 1+ (0,3%). В ряде лет (1986, 1992, 1996, 1997 и 2002 гг.) присутствовали рыбы семилетнего возраста (6+) от 0,2 до 2,1% (табл. 10).

С 1976 по 1979 гг. преобладали рыбы в возрасте 3+, их доля в возвратах колебалась от 54 до 87,4%. В дальнейшем с 1980 г. по четным годам до 1984 г. доминировали пятилетние особи (4+), а в нечетные — четырехлетние (3+). В 1985 г. в возрастной структуре кеты произошла смена доминирующей возрастной группы и вместо ожидаемой преобладающей по численности возрастной группы 3+ в подходах была выше доля рыб возраста 4+ (табл. 10). Возрастной состав кеты 1986 г. характеризуется преобладанием четырехлетних особей (58,8%), высокой долей шестилетних рыб (24,4%) и наличием в подходах семилетней (6+) кеты. В последующие два года преобладали особи возраста 4+, а в 1989 г. соотношение рыб 3+ и 4+ было практически равнозначным (табл. 10). С 1990 по 1992 гг. и в 1994 г.

Таблица 10. Возрастной состав (%) кеты р. Хайлюля

Год	1+	2+	3+	4+	5+	6+	Средний возраст	№ шт.
1976	–	4,2	87,4	8,4	–	–	3,04	143
1977	–	–	54,0	46,0	–	–	–	–
1978	–	13,3	79,6	7,1	–	–	–	–
1979	–	–	67,9	32,1	–	–	–	393
1980	–	5,0	10,9	81,6	2,5	–	3,82	201
1981	–	1,0	63,8	21,1	14,1	–	–	–
1982	–	35,1	31,9	33,0	–	–	2,98	185
1983	–	–	90,0	9,5	0,5	–	3,11	199
1984	–	2,3	24,1	73,0	0,6	–	3,72	174
1985	–	7,0	39,0	53,0	1,0	–	3,48	100
1986	–	0,5	58,8	16,1	24,4	0,2	3,65	597
1987	–	–	47,0	52,0	1,0	–	3,54	396
1988	–	–	32,3	65,0	2,7	–	3,70	400
1989	–	0,8	50,6	46,6	2,0	–	3,50	247
1990	0,3	3,2	9,1	86,6	0,8	–	3,84	372
1991	–	–	27,5	46,5	26,0	–	3,98	200
1992	–	–	5,8	89,3	4,3	0,6	4,00	347
1993	–	0,7	94,9	4,4	–	–	3,04	138
1994	–	–	14,0	86,0	–	–	3,86	107
1995	–	1,6	61,9	11,1	25,4	–	3,60	63
1996	–	5,6	48,6	28,2	15,5	2,1	3,60	142
1997	–	–	16,4	42,6	39,3	1,7	4,26	61
1998	–	9,7	39,0	45,3	6,0	–	3,47	236
1999	–	–	70,5	27,8	1,7	–	3,31	291
2000	–	–	–	96,4	3,6	–	4,04	335
2001	–	–	31,5	9,2	59,3	–	4,28	345
2002	–	4,8	3,1	89,7	1,4	1,0	3,91	290
2003	–	1,0	91,4	3,8	3,8	–	3,10	291
2004	–	5,6	33,4	60,7	0,3	–	3,56	323
2005	–	1,7	41,5	52,9	3,8	–	3,59	289

значительно доминировала кета возраста 4+, а в 1993, 1995 и 1996 гг. преобладали особи возраста 3+. В 1997 г. наблюдается увеличение относительной доли кеты старших возрастных групп 4+–6+ (42,6; 39,3 и 1,7%, соответственно). С 1998 г. по четным годам преобладают пятилетние (4+) рыбы, а в нечетные годы — четырехлетние или шестилетние (табл. 10).

Как видно из материалов по возрастной структуре кеты р. Хайлюля, какой-либо закономерности в изменении возрастного состава не прослеживается. Периодически происходит смена в чередовании возрастных групп, что, возможно, связано с колебаниями численности.

Изменения численности обуславливают изменения биологической структуры кеты этого региона. В первую очередь это относится к возрастному составу. За промежуток с 1976 по 2005 гг. (30 лет) возрастная структура кеты р. Хайлюля претерпела весьма существенные изменения. Так, по сравнению с 1976–1980 гг., в 1986–1990 гг. снизилась относительная численность рыб возрастом

2+ с 4,5 до 0,9% и 3+ — с 60 до 39,6%, а повысилась доля особей старших возрастных групп: 4+ — с 35 до 53,3% и 5+ — с 0,5 до 6,2%, соответственно. В 2001–2005 гг. их доля составляла: 2+ — 2,6; 3+ — 40,2; 4+ — 43,3; 5+ — 13,7 и 6+ — 0,2%.

В целом, доля рыб возраста 3+ понизилась с 60% (1976–1980 гг.) до 40,2% (2001–2005 гг.), соответственно повысилась доля производителей старших возрастных групп 4+ с 35% (1976–1980 гг.) до 43,3% (2001–2005 гг.) и 5+ — с 0,5% до 13,7%, появились семилетние особи. Выше стал и средний возраст созревания (табл. 11).

Таблица 11. Изменение возрастного состава (%) кеты в нерестовых подходах северо-восточного побережья Камчатки

Годы	1+	2+	3+	4+	5+	6+	Средний возраст
1976–1980	–	4,5	60,0	35,0	0,5	–	3,43
1981–1985	–	9,0	49,6	38,0	3,4	–	3,36
1986–1990	+	0,9	39,6	53,3	6,2	+	3,65
1991–1995	–	0,5	40,8	47,5	11,1	0,1	3,70
1996–2000	–	3,1	34,9	48,1	13,2	0,7	3,74
2001–2005	–	2,6	40,2	43,3	13,7	0,2	3,69

Примечание: + — доля рыб менее 0,1%

Независимо от численности рыб, в начале нерестового хода мигрируют старшие рыбы, а заход основной массы наиболее молодых, рано созревающих особей кеты приходится на конец анадромной миграции.

Половая структура кеты. Соотношение полов в нерестовых стадах кеты обычно близко к 1:1 (Семко, 1954, Николаева, 1975). Тем не менее, в отдельные годы наблюдаются отклонения в соотношении полов от указанной нормы. В таблице 12 представлено соотношение полов у кеты р. Хайлюля.

Как видно из этой таблицы, соотношение полов довольно динамично, но в большинстве лет (16 из 27) преобладают самцы. В отдельные годы их численность выше количества самок в 2 и более раз, что является негативным фактором.

Таким образом, в период с 1976 по 2005 гг. наблюдается изменение половой структуры кеты р. Хайлюля (рис. 19).

Таблица 12. Соотношение полов (самцы : самки) у кеты из р. Хайлюля

1976	1979	1980	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
1:1	1:1,4	1:1,6	1,4:1	1,4:1	1:1	4:1	1,7:1	1,5:1	1:1,1	1,3:1
1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000
1,2:1	1:1,1	2,3:1	1:2	1,2:1	1,2:1	1,3:1	1,6:1	1,7:1	1:1,6	2,1:1
2001	2002	2003	2004	2005						
1,1:1	2:1	1:1,5	1:1,1	1:0,7						

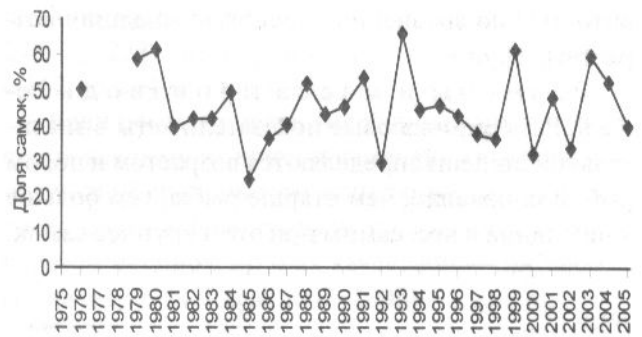


Рис. 19. Доля самок (%) в нерестовых подходах кеты

Таблица 13. Доля самок (%) разных возрастов кеты р. Хайлюля от их общего количества

Годы	2+	3+	4+	5+	6+	Общее
1976–1980	3,2	55,7	40,3	0,8	–	56,8
1981–1985	6,6	45,9	44,6	2,9	–	39,7
1986–1990	1,4	36,7	54,8	7,1	–	43,5
1991–1995	1,0	40,6	47,4	10,8	0,2	48,1
1996–2000	2,0	39,7	50,2	8,1	–	42,2
2001–2005	1,3	40,9	45,6	12,0	0,2	46,8

В 70-е годы в уловах преобладают самки. В 80-е годы доля их сократилась до 39–43,5%. В дальнейшем относительное количество самок в подходах кеты несколько увеличивается и в последние годы составляет 46,8% (табл. 13).

В нерестовых подходах преобладают самки возраста 3+ и 4+, составляющие около 90%, а иногда и более процентов. На долю остальных возрастных групп приходится, как правило, не более 13% (табл. 13).

В 70-е–80-е годы самки возрастной группы 3+ преобладали в нерестовых подходах. В р. Хайлюля у особей возраста 3+ отмечено снижение числа самок с 55,7% в 1976–1980 гг. до 36,7% в 1986–1990 гг., соответственно произошел рост доли самок в возрастной группе 4+ с 40,3 до 54,8% и у особей возраста 5+ — с 0,8 до 7,1%. В настоящее время отмечено преобладание самок пятилетнего возраста (4+) и увеличение доли более старших самок (5+ и 6+) (табл. 13).

Изменение доли самок при колебаниях численности подходов означает и изменение их величины пропуска на нерест.

Таким образом, за прошедшие десятилетия существенно изменилась возрастная и половая структура родительского стада кеты р. Хайлюля. В возрастном составе повысилась доля рыб старших возрастов, изменилось соотношение полов. Ведущую роль в воспроизводстве стали играть самки старших возрастных групп, характеризующиеся большими размерами, повышенной плодо-

витостью по сравнению с особями младших возрастных групп.

Размеры и масса производителей ей. Размерно-весовые показатели кеты в значительной степени определяются возрастом и полом рыб. Как правило, чем старше рыбы, тем больше у них длина и вес, самцы при этом крупнее самок.

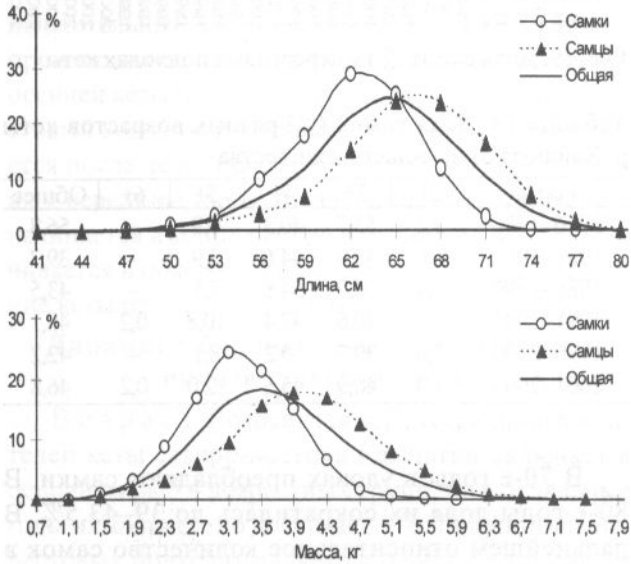


Рис. 20. Распределение кеты по длине и массе

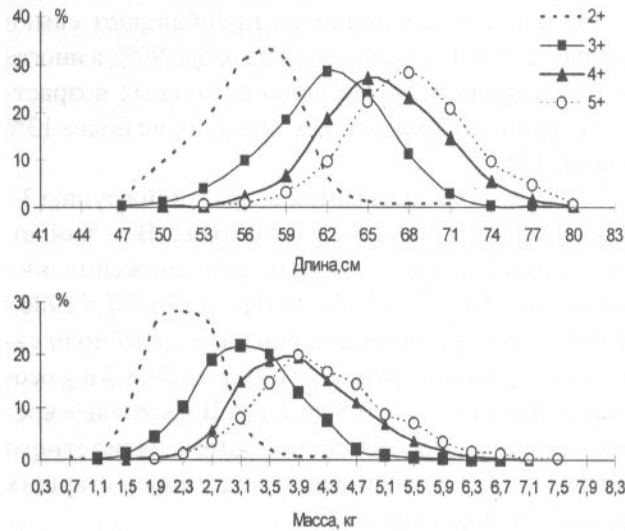


Рис. 21. Распределение кеты различных возрастных групп по длине и массе

Вместе с тем, размерно-весовые показатели у стада кеты имеют определенные колебания по большим и малым периодам, которые не обусловлены, за редким исключением, ни возрастным, ни половым составом нерестующих рыб.

Общее представление о распределении длины и массы кеты, заходящей на нерест в р. Хайлюля с 1976 по 2005 гг. дает рисунок 20.

Длина производителей из р. Хайлюля варьирует от 41 до 80 см, масса — 0,7–7,5 кг. Средняя длина составляет 65,1 см, масса — 3,41 кг.

На рисунке 21 даны кривые распределения размеров и массы кеты р. Хайлюля по возрастным группам. Сравнение их показывает, что диапазон размеров и массы производителей в каждой возрастной группе довольно широк и кривые распределения отдельных возрастных групп значительно трансgressируют.

Изменение средней длины и массы кеты в нерестовых подходах с 1976 по 2005 гг., по пятилетиям, представлены в таблице 14.

Изменение размерно-весовых показателей характерно как для кеты в целом, так и для отдельных возрастных групп.

С 1976 г. наблюдается снижение как длины, так и массы рыб. Так, в 1976–1980 гг. средняя длина кеты равнялась 64,8 см, масса — 3,69 кг; в 1986–1990 гг. — 63,2 см и 3,66 кг; в 2001–2005 гг. — 62,0 см и 3,29 кг (рис. 22); минимальные значения отмечены в 1991–1995 гг. В целом с 1976 г. и

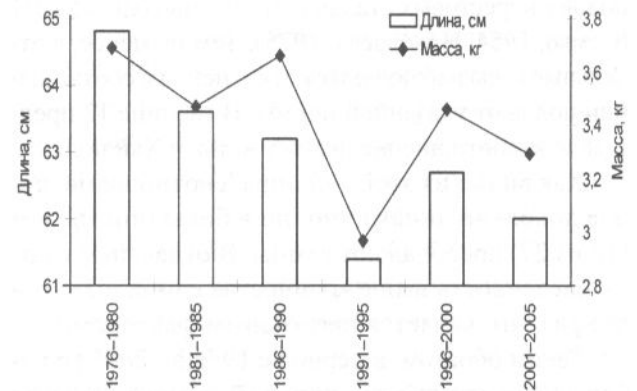


Рис. 22. Изменение длины и массы кеты в нерестовых подходах по пятилетиям

Таблица 14. Средняя длина (L), см, и масса (P), кг, производителей кеты по пятилетиям

Годы	2+		3+		4+		5+		6+		Общее	
	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P
1976–1980	57,4	2,44	63,4	3,47	67,1	4,14	70,8	4,78	—	—	64,8	3,69
1981–1985	56,0	2,23	62,1	3,19	66,4	3,86	68,5	4,07	—	—	63,6	3,47
1986–1990	53,0	1,99	61,0	3,09	65,1	3,88	66,9	4,11	72,0	4,65	63,2	3,66
1991–1995	56,5	2,30	57,9	2,58	61,5	3,14	65,3	3,83	67,5	4,20	61,4	2,97
1996–2000	53,2	1,93	58,9	2,79	64,2	3,69	66,5	4,04	72,3	4,71	62,7	3,46
2001–2005	55,5	2,26	59,0	2,79	63,3	3,49	66,2	4,01	67,7	4,53	62,0	3,29

по настоящее время средняя длина рыб уменьшилась на 2,8 см, а масса — на 0,4 кг.

Плодовитость и масса икринок. Кета относится к единовременно нерестующим рыбам с моноциклическим типом икрометания. Индивидуальная абсолютная плодовитость кеты северо-восточного побережья Камчатки находится в пределах 550–6097 икринок, средние значения колеблются от 1302 (1995 г.) до 2900 (1977 г.) штук икринок. На рисунке 23 представлено среднегодовалое распределение плодовитости кеты по основным возрастным группам и в целом.

Модальная величина вариационного ряда индивидуальной абсолютной плодовитости кеты р. Хайлюля составляет 2300 икринок. За рассматриваемый период средняя плодовитость кеты возрастной группы 3+ варьировала по годам от 1238 до 2700, у особей возраста 4+ — 1077–2780 икринок (рис. 24).

Изменения в численности подходов, их возрастной структуре, размерно-массовых показателей кеты повлекли за собой и изменения в абсолютной плодовитости кеты, а также и в массе икринок (табл. 15).

С увеличением или снижением плодовитости уменьшалась или повышалась масса икринок, это хорошо наблюдается в изменении данных показателей по пятилетиям. С 1976 по 2005 гг. средняя

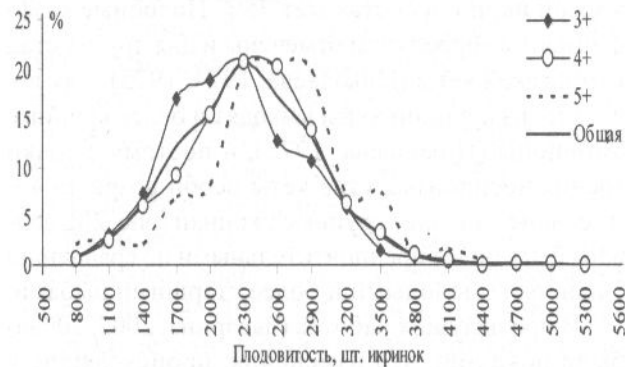


Рис. 23. Распределение плодовитости кеты различных возрастных групп

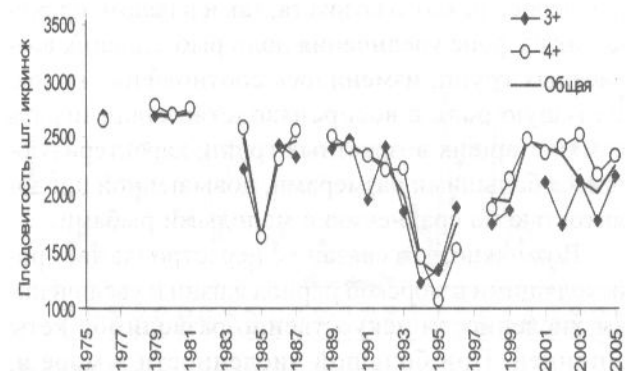


Рис. 24. Изменение средней плодовитости кеты

плодовитость кеты данного района снизилась с 2709 до 2231 шт. икринок, а их масса повысилась с 163 до 204 мг (табл. 15).

Если рассматривать колебания плодовитости самок как одну из причин изменения воспроизводительной способности популяции, то плодовитость должна характеризоваться не только количеством икринок, но и их качеством — их массой (Иванков, 1983; Каев, 2002, 2003).

При исследовании изменения плодовитости и размера икринок у самок разной длины, массы и возраста было установлено, что у кеты северо-восточного побережья прослеживается прямая зависимость абсолютной плодовитости от длины и веса тела, что характерно как для рыб разных возрастных групп, так и в целом (рис. 25).

Эти связи во всех случаях оказались очень плотными, причем абсолютная плодовитость сильнее зависит от веса рыб. Коэффициенты аппроксимации на-

Таблица 15. Изменения плодовитости и массы 1 икринок кеты р. Хайлюля

Годы	Плодовитость, шт. икринок	Масса 1 икринок, мг
по пятилетиям		
1976–1980	2709	163
1981–1985	2273	214
1986–1990	2435	179
1991–1995	1859	236
1996–2000	2030	236
2001–2005	2231	204

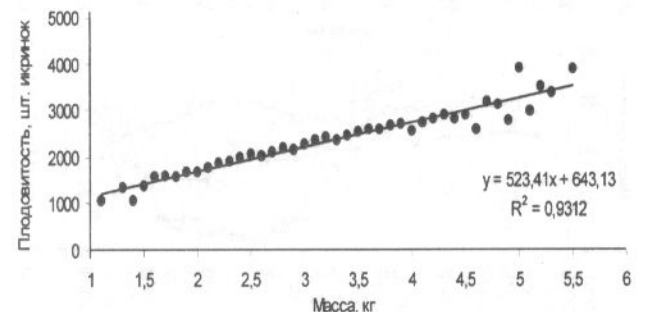
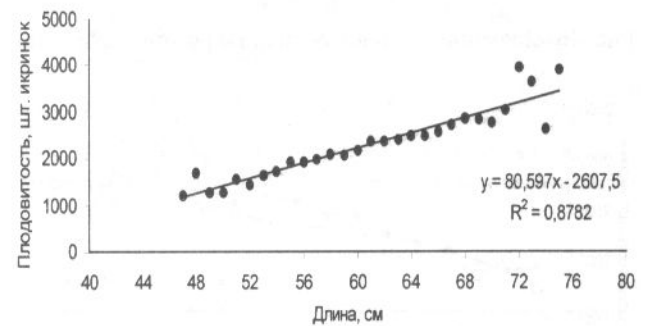


Рис. 25. Зависимость плодовитости кеты от длины и массы рыб

ходятся в пределах $R^2 = 0,57-0,87$ при зависимости плодовитости от длины самок и при зависимости плодовитости от массы самок $R^2 = 0,63-0,93$ (рис. 25).

Аналогичные связи свойственны и кете из других водоемов и районов воспроизводства (Костарев, 1969; Николаева, 1974; Каев, Каева, 1986; Каев, 2002). Плотность зависимости плодовитости с длиной и массой рыб схожи, так как кета относится к виду с относительно коротким жизненным циклом, у которого масса сильно коррелирует с длиной.

Среднегодовалые возрастные различия в плодовитости кеты без учета ее размерных групп представлены на рисунке 26, коэффициент корреляции абсолютной плодовитости с возрастом довольно высок: $r = 0,82$. Такой же высокий коэффициент свойственен рыбам из бассейна р. Большая (0,85), тогда как у кеты р. Камчатка он достигает лишь среднего уровня (0,54) (Николаева, 1974).

У кеты северо-восточного побережья, добываемой в приустьевых пространствах рек, в многолетнем аспекте средний вес икринок нестабилен, и индивидуальная масса икринки колеблется от 43 до 513 мг.

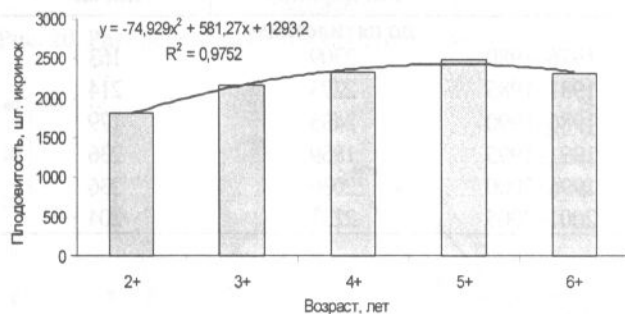


Рис. 26. Значение плодовитости кеты разного возраста

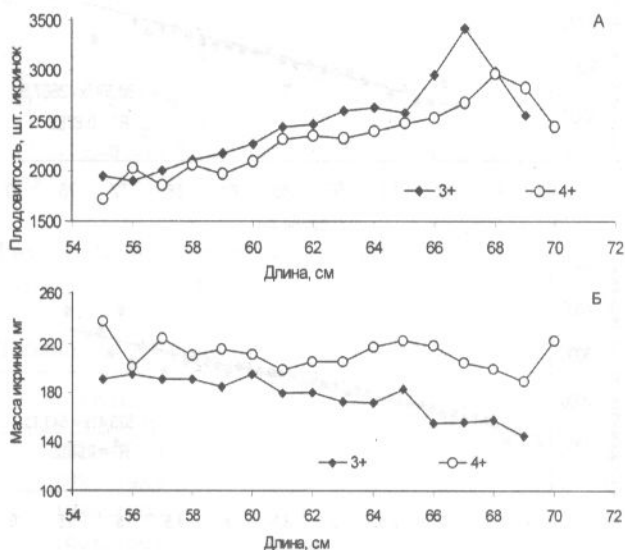


Рис. 27. Плодовитость (А) и масса икринки (Б) у кеты разной длины и возраста

В основных возрастных группах кеты (3+ и 4+) у одноразмерных самок наблюдается уменьшение плодовитости и увеличение массы икринок с возрастом (рис. 27). Внутри возрастных групп происходит увеличение числа икринок с укрупнением рыб, но величина их слабо связана с длиной тела. Только у кеты возраста 3+ масса икринки достоверно связана с длиной тела рыб ($R^2 = 0,81$), у особей в возрасте 4+ данная зависимость не выражена.

Среднегодовалая масса икринки без учета размерного ряда самок кеты представлена на рисунке 28.

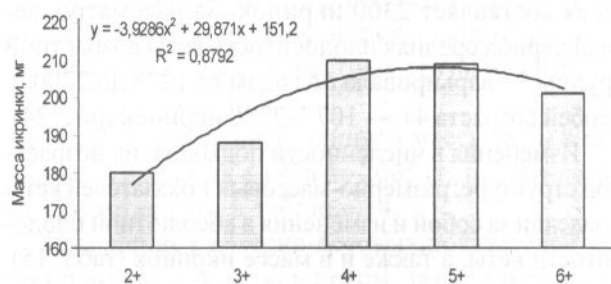


Рис. 28. Масса икринки у кеты разных возрастных групп

Она выше у рыб старших возрастных групп, чем у младших. Корреляция между возрастом и массой икринки составляет 75%. Подобные коэффициенты корреляции отмечены и для других стад камчатской кеты (Николаева, 1974, 1975). Как известно, из крупной икры выходят и более крупные эмбрионы (Николаева, 1975), и поэтому с точки зрения воспроизводства кеты особи возраста 4+, имеющие наиболее крупные икринки (рис. 28), должны быть более предпочтительными по сравнению с наиболее молодыми и более старшими рыбами.

В предыдущих работах (Заварина, 2002, 2003а) было показано, что изменения, происходящие в биологической структуре стада кеты р. Хайлюля, характерны и для кеты всего северо-восточного побережья Камчатки. Снижение длины и массы как особей разного возраста, так и в целом, происходит на фоне увеличения доли рыб старших возрастных групп, изменилось соотношение полов. Ведущую роль в воспроизводстве стали играть самки старших возрастных групп, характеризующиеся большими размерами, повышенной плодовитостью по сравнению с молодыми рыбами.

Возможно, это связано с перестройками, происходящими в морской период жизни и увеличением численности искусственно разводимой кеты Японией. При большой численности в море и, вследствие этого, переходе на кормовые организ-

мы, обладающие низкой энергетической ценностью и избегаемые другими видами лососей, приводят к снижению размерно-весовых показателей и задержка полового созревания (Гриценко и др., 2000; Кловач, 2002).

Береговые уловы и динамика численности

С 1934 по 2005 гг. средний ежегодный вылов кеты на северо-восточном побережье Камчатки составил 4,15 тыс. т. Минимальные уловы (около 0,15 тыс. т) отмечены в 1968 и 1973 гг., максимальный был практически в 100 раз выше и составил 14,83 тыс. т в 1946 г. В целом с 1939 по 1956 гг. береговые уловы колебались от 2,43 до 14,83 тыс. т (рис. 29). Добыча кеты резко упала с 1957 г. и в последующие 20 лет не превышала 3 тыс. т, а в ряде лет не достигала и 1 тыс. т. С 1979 г. по 1990 г. уловы кеты возросли, превысив в отдельные годы почти в 3 раза среднее многолетнее значение. В последующие 8 лет вновь произошло снижение вылова к уровню ниже среднего многолетнего. В последние годы величина уловов варьировала от 4,44 до 12,65 тыс. т (рис. 29), в 2006 г. составила 10,125 тыс. т.

В уловах кеты на северо-восточном побережье Камчатки выделяются два резко отличающихся примерно 20-летних цикла: 1939–1956 гг. — высокие уловы (18 лет) и 1957–1978 гг. — низкие (рис. 29). Впоследствии цикличность вылова приобрела примерно 10-летний характер: с 1979 по 1990 гг. наблюдались повышенные уловы (в среднем 5,69 тыс. т), а с 1991 по 1998 гг. они находились в пределах 0,59–3,36 тыс. т. С 1999 г. и по настоящее время уловы составляют 4,44–12,65 тыс. т с тенденцией к увеличению.

Начиная с 1942 г., выделяющегося из смежных лет высоким уровнем улова, очередные пики приходятся на 1946, 1951, 1956 гг. и повторяются через 5 лет. Отмеченная цикличность нарушилась с наступлением периода депрессии, и с 1979 г. повышен-

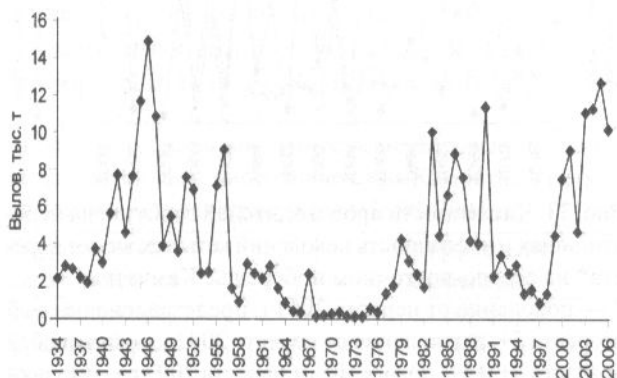


Рис. 29. Береговые уловы кеты на северо-восточном побережье Камчатки

ные уловы наблюдались в 1983, 1986 и 1990 гг., т. е. через 4 года, и впоследствии до 1996 г. величина вылова кеты была несколько выше по четным годам (1992, 1994, 1996). С 1999 г. уловы кеты выше в нечетные годы (2001, 2003, 2005) (рис. 29).

Соотношение между выловом и пропуском кеты на нерестилища на северо-восточном побережье Камчатки за многолетний период (1957–2006 гг.) изменялось в широких пределах (рис. 30). Максимум производителей (1,790 млн экз.) был пропущен в 1959 г., минимум (0,083 млн экз.) — в 1973 г. Улов в эти годы в штучном исчислении соответствовал 0,855 и 0,044 млн особей, промысловое изъятие в ряде лет преобладало над пропуском.

С 1957 г., с началом регулярного авиаучета производителей на нерестилищах, появилась возможность оценить интенсивность промысла (рис. 31, табл. 16).

До 1977 г. интенсивность берегового промысла была ниже или на уровне среднего многолетнего (51%). Так, в 1957–1960 гг. величина изъятия составила 44%, в 1961–1975 гг. она снизилась в среднем до 28–37% (табл. 16), тогда как в дальнейшем наметилась тенденция увеличения эксплуатации стад. С 1999–2001 гг. интенсивность промысла

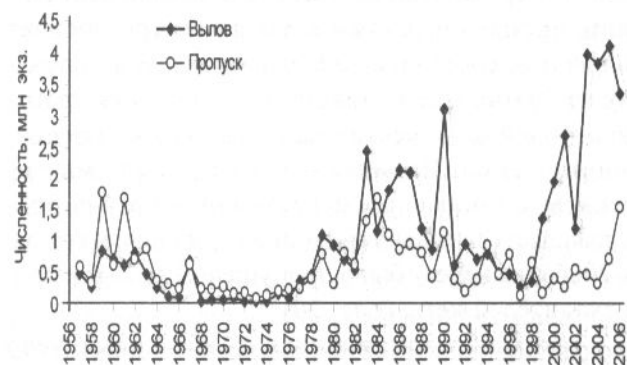


Рис. 30. Береговой вылов и пропуск (млн экз.) кеты на нерестилища северо-восточного побережья Камчатки

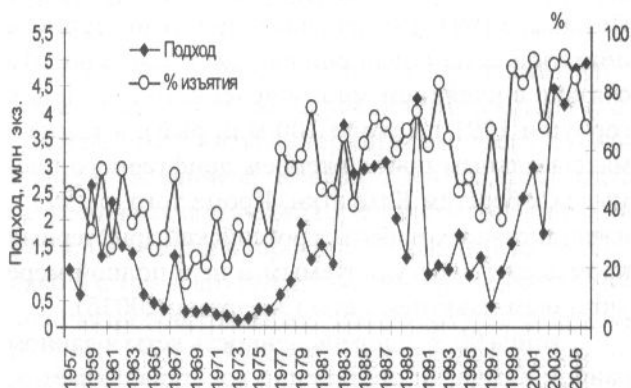


Рис. 31. Подход (млн экз.) и интенсивность промысла (%) кеты северо-восточного побережья Камчатки

Таблица 16. Прибрежный вылов, пропуск на нерестилища (млн экз.) и интенсивность берегового промысла (%) на северо-восточном побережье Камчатки

Годы	Вылов, млн экз.	Пропуск, млн экз.	Изъятие, %
1957–1960	0,581	0,838	44
1961–1965	0,459	0,797	37
1966–1970	0,196	0,331	28
1971–1975	0,078	0,150	33
1976–1980	0,595	0,400	55
1981–1985	1,343	1,115	52
1986–1990	1,882	0,841	68
1991–1995	0,712	0,477	61
1996–2000	0,897	0,438	62
2001–2005	3,160	0,474	85

достигла небывало высокого уровня: было изъято 83–91% рыб (рис. 31), что сохраняется и для последующих лет.

Дефицит производителей на нерестилищах северо-восточного побережья Камчатки наблюдался с середины 60-х до конца 70-х годов (0,083–0,279 млн экз.). Низкий уровень заполнения нерестилищ отмечен для 1992, 1997, 1999, 2001 и 2004 гг. и находится в пределах 0,137–0,318 млн производителей (рис. 30). За период с 1957 по 2006 гг. (50 лет) среднемноголетнее заполнение нерестилищ производителями кеты на северо-востоке Камчатки составляет 0,600 млн экз. В 29 случаях из 50 (больше половины) численность производителей на нерестилищах была ниже среднемноголетней. Начиная с 1985 г., после максимального заполнения нерестилищ в 1984 г., прослеживается четкая тенденция снижения, и только в 2006 г. на нерест было пропущено 1,557 млн производителей кеты (рис. 30).

Таким образом, начиная с 1957 г., отмечено снижение численности кеты, а ее минимальный подход приходится на 1971–1975 гг. В дальнейшем численность кеты постепенно возрастает и достигает максимальной величины в 1990 г. (рис. 31). Позднее, в 1991–1995 гг., численность нерестовых подходов кеты снова снижается. Возможно, это связано с влиянием многочисленного поколения горбуши 1991 г. (около 100 млн рыб), а также с максимальным приближением дрейферного промысла к берегам Камчатки. Кроме того, с 1993 г. начал активно развиваться российский дрейферный промысел с нерегулируемым и не в полной мере учтенным изъятием кеты (Заварина, 2003б).

С конца 90-х годов численность кеты в данном районе Камчатки постепенно восстанавливается, что, на наш взгляд, является результатом ограничения дрейферного промысла в конце лета и осе-

нью в Беринговом море и Петропавловск-Командорской подзоне. Об этом свидетельствует и выявленная отрицательная взаимосвязь между долей незрелой кеты в уловах в Беринговом море и величиной ее запаса в реках Карагинской подзоны ($r = -0,78$) (Заварина, 2004). Запрет дрейферного промысла в конце августа и осенью в акватории Берингова моря, а соответственно и снижение вылова незрелых рыб, привело к увеличению численности подходов кеты к нерестовым рекам.

На формирование численности дочерних поколений кеты численность родителей оказывает весьма незначительное влияние (рис. 32).

В гораздо большей степени на динамику численности кеты может оказывать влияние величина пропуска горбуши на нерестилища. Особенно это выражено в последний период, начиная с 1986 года (рис. 33).

В 1983–1984 гг. у восточнокамчатской горбуши наметилась тенденция к смене доминант, ко-

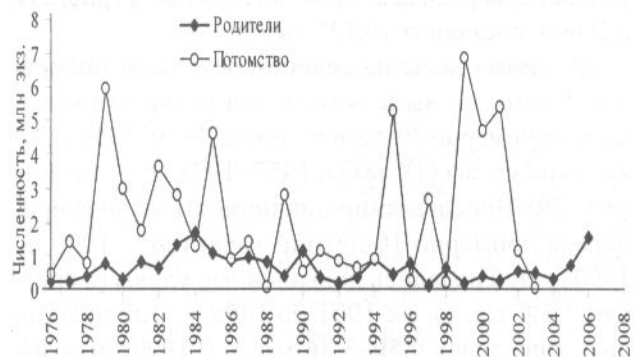


Рис. 32. Численность отнерестившихся рыб и потомства (млн экз.) на северо-восточном побережье Камчатки

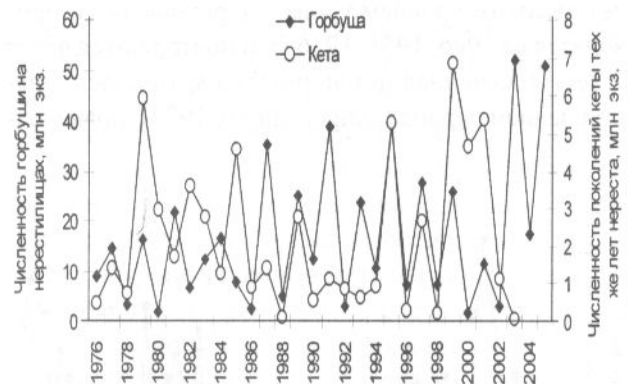


Рис. 33. Численность производителей горбуши на нерестилищах и численность поколений кеты тех же лет нереста* на северо-восточном побережье Камчатки

* — поколение от нереста 2001 г. представлено без рыб возраста 5+, а поколение от нереста 2002 г. — без особей возраста 4+ и 5+, поколение от нереста 2003 г. — без особей возраста 3+ и более старших возрастных групп, которые вернутся в последующие годы

торая, впрочем, не произошла, и к 1987–1988 гг. динамика численности горбуши вернулась к обычному для этого вида чередованию высокоурожайных и низкоурожайных поколений. Динамика величины поколений кеты к этому времени также пришла в соответствие с периодическими колебаниями численности горбуши. Исключение составляет 1993 г. (рис. 33).

Косвенное влияние горбуши на динамику численности поколений кеты, по нашему мнению, может проявляться через пищевую обеспеченность молоди в пресноводный период жизни. Связано это с повышением продуктивности нерестовых водоемов в результате внесения в трофические цепи органических соединений после разложения отнерестившихся и погибших рыб (Шевляков, Заварина, 2004; Заварина, Шевляков, 2004).

Изменение численности повлекло и изменения биологической структуры кеты северо-восточного побережья Камчатки, что было показано выше.

Возможные причины изменения численности и биологических показателей кеты

Известно, что изменения численности лососей сопровождаются изменением их продукционных характеристик: в периоды высокой численности обычно уменьшаются средние размеры особей, увеличивается возраст полового созревания, уменьшается плодовитость (Петрова, 1964; Бирман, 1985; Гриценко и др., 2000; Каев, 2002, 2003). Численность кеты в нерестовых подходах северо-восточного побережья Камчатки и значения ее биологических характеристик сопряжены, однако за весь период наблюдений связь не выражена, и наиболее высокие коэффициенты корреляции наблюдаются в период с 1998 по 2004 гг. (табл. 17).

Изменение биологических показателей рыб, т. е. формирование разнокачественности особей, является реакцией популяции, состоящей из рыб разного пола, размера, возраста, на внешние воздействия. Ее изучение является частью исследований формирования воспроизводительной способности биологической структуры, под которой понимается

Таблица 17. Связь численности нерестовых подходов кеты северо-восточного побережья Камчатки с ее биологическими характеристиками (1998–2004 гг.)

Биологические характеристики	Коэффициент корреляции
Средний возраст	0,803
Средняя длина	0,721
Средняя масса	0,755
Средняя абсолютная плодовитость	0,790

темп восстановления нерестового стада за счет пополнения (Монастырский, 1949). Наиболее важным ее свойством является плодовитость, которая зависит от остальных биологических показателей. В настоящее время имеется много публикаций, в которых приведены данные, свидетельствующие об ухудшении биологических показателей кеты (Гриценко и др., 2000; Zavarina, 2001; Заварина, 2003а), что обусловлено влиянием неблагоприятных климатических, а также плотностных факторов.

Существенные перестройки в структуре зоопланктонных сообществ в дальневосточных морях и сопредельных водах океана, которые произошли в начале 1990-х годов в связи с глобальными климато-океанологическими преобразованиями (Шунтов, 1994; Шунтов и др., 1997), вызвали изменение состояния кормовой базы, определяющей условия нагула в океане в последние годы (Карпенко, 2005). Замедление роста рыб отмечено для разных популяций кеты как по азиатскому (Каев, 2002, 2003), так и по американскому (Helle, Hoffman, 1995) побережьям Тихого океана. Следовательно, это явление имеет глобальный характер.

Снижение размеров тела кеты обусловлено не только воздействием плотностного фактора в результате значительного увеличения ее численности из-за повышения с начала 1980-х годов доли искусственного воспроизводства этого вида (Гриценко и др., 2000). В то же время размеры и возраст созревания кеты не всегда тесно связаны с ее численностью, а часто определяются превосходящей численностью горбуши данного района, с которой она совместно нагуливается (Бирман, 1985). Влияние горбуши начинает сказываться на кете на самых ранних этапах жизненного цикла при скате молоди этих видов (Заварина, Шевляков, 2004; Шевляков, Заварина, 2004; Zavarina, Shevlyakov, 2006). До этого ряд авторов отмечали влияние горбуши на кету из-за напряженных пищевых отношений (Андриевская, 1958, 1966, 1975; Карпенко, 1981, 1983, 1998, 2000). Так, в Карагинском заливе при скате высокоурожайных поколений горбуши в пищу молоди кеты увеличивается доля второстепенных, низкокалорийных пищевых организмов (Шершнева, Коваль, 2004). В годы ската неурожайных поколений горбуши состав пищи обоих видов — кеты и горбуши — обычно сходен. Однако и в том и другом случае накормленность молоди кеты обычно ниже, чем у горбуши (Карпенко, 1981, 1983, 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 (Кагренко, 2005).

Кета, как вид с более длинным жизненным циклом, нагуливается сразу с несколькими поколениями горбуши, как многочисленными, так и относительно малочисленными, тем не менее превосходящими по численности в несколько раз соответствующее поколение кеты. Данные по биологическим показателям лососей в море (Бирман, 1985) и гистологических исследований (Иевлева, 1964, 1968) показали, что у подавляющего большинства рыб созревание, т. е. переход половых продуктов к стадии активного ово- и сперматогенеза, начинается незадолго до начала нерестовой миграции. Решающее значение здесь имеют условия нагула рыб в период, непосредственно предшествующий нерестовой миграции. Основная масса кеты впервые созревает в возрасте 3+, и, очевидно, наиболее ответственными за темп пополнения запасов кеты являются условия жизни в конце третьего года жизни. Именно от них, и, в частности, от того, какова была в этот период на местах ее нагула численность горбуши, зависит, в каком возрасте возвратится основная масса кеты на нерестилище — на четвертом или на пятом году жизни. Увеличение в отдельных нерестовых стадах кеты пятилеток происходит на следующий год после возвращения на нерест в реки данного района высокоурожайных поколений горбуши.

Таким образом, изменения численности и, соответственно, биологических показателей кеты, по нашему мнению, в короткие периоды связаны с численностью трофических конкурентов (горбуши и искусственно разводимой кеты японского происхождения), а на длительных этапах — с глобальными климато-океанологическими преобразованиями, вызвавшими изменение условий нагула в океане.

БЛАГОДАРНОСТИ

Видовая принадлежность личинок хирономид определена научным сотрудником Т.Н. Травиной (Панкратова, 1950; Определитель..., 1999). Ракообразных определяла младший научный сотрудник Т.В. Бонк (Фауна СССР, 1952; Определитель..., 1995). В сборе и обработке полевого материала принимали участие инженеры А.Н. Ходько, Н.Д. Упрямова, Е.С. Балуева. Автор выражает признательность и благодарность этим сотрудникам КамчатНИРО.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андриевская Л.Д. 1958. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана // Материалы по биологии морского периода жизни лососей. М.: ВНИРО. С. 64–75.
- Андриевская Л.Д. 1966. Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море // Вопр. ихтиологии. Вып. 6. С. 84–90.
- Андриевская Л.Д. 1975. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО, 28 с.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н., Хивренко Д.Ю. 2003. Бентофауна и питание молоди кеты естественного и заводского воспроизводства в бассейне р. Паратунка // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова (Владивосток. 19–21 марта 2003 г.). Владивосток: Дальнаука. Вып. 2. С. 70–80.
- Введенская Т.Л., Попова Т.А., Травина Т.Н., Чистякова А.И., Мешикова М.Г., Хивренко Д.Ю., Зикунова О.В. 2004. Особенности пищевой адаптации заводской молоди лососей в базовых водоемах Камчатских лососевых рыболовных заводов. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 261–269.
- Волобуев В.В. 1983. О зимовке молоди кеты в родном нерестовом водоеме // Тез. докл. X Всес. симпозиума «Биологические проблемы Севера». Магадан. Ч. 2. С. 158.
- Волобуев В.В. 1984. Об особенностях размножения кеты (*Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне реки Тауй (североохотоморское побережье) // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 6. С. 953–963.
- Гершанович Д.Е. 1963. Рельеф основных рыбопромысловых районов (шельф, материковый склон) и некоторые черты геоморфологии Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. XLIII. С. 13–76.
- Горшков С.А., Горшкова Г.В., Добрынина М.В. 1989. Сравнительная оценка основных факторов, лимитирующих численность популяции горбуши // Вопр. ихтиологии. Т. 29. С. 84–95.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 166 с.

- Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путькин С.В. 2000. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Сб. науч. трудов. Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районов Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. С. 241–246.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО. 247 с.
- Заварина Л.О. 1993. Некоторые данные по биологии молоди кеты (*Oncorhynchus keta* (Walb.)) р. Камчатки // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 2. С. 67–74.
- Заварина Л.О. 2003а. Биологическая структура кеты *Oncorhynchus keta* северо-восточного побережья Камчатки // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. (Владивосток, 19–21 марта 2003 г.) Владивосток: Дальнаука. С. 531–540.
- Заварина Л.О. 2003б. Промысловое использование кеты северо-востока Камчатки // Тез. докл. Междунар. конф. «Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход» (Владивосток, 23–26 сентября 2003 г.). Владивосток: ТИНРО-центр. С. 118–120.
- Заварина Л.О. 2004. Некоторые данные о неполовозрелой кете *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в летне-осенний период нагула в открытых водах Тихого океана // Тез. докл. V науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 212–215.
- Заварина Л.О., Шевляков Е.А. 2004. Возможный механизм формирования цикличности урожайных поколений кеты на северо-восточном побережье Камчатки // Тез. докл. V науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 52–55.
- Иванков В.Н. 1983. О причинах изменчивости плодовитости и возраста полового созревания у моноциклических рыб на примере лососей р. *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 5. С. 805–812.
- Иевлева М.Я. 1964. Гистологическое строение гонад лососей в период морских миграций // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. С. 127–141.
- Иевлева М.Я. 1968. Состояние гонад горбуши на морском этапе нерестовой миграции // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 53–72.
- Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на стационарах ТИНРО. 1987. Владивосток: ТИНРО, 23 с.
- Исследование экосистемы Берингова моря. 1983. Л.: Гидрометеиздат, 157 с.
- Каев А.М. 2002. Особенности воспроизводства кеты *Oncorhynchus keta* в связи с ее размерно-возрастной структурой // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 48 с.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М., Каева В.Е. 1986. Изменчивость плодовитости и размера икринок у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в связи с размерно-возрастной структурой нерестовой части популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 6. С. 955–964.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 1980. Распределение и некоторые черты биологии молоди горбуши и кеты в прибрежье острова Итуруп // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 104. С. 116–121.
- Карпенко В.И. 1981. Кормовая база и питание молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежных водах Карагинского залива Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 4. С. 675–686.
- Карпенко В.И. 1983. Влияние факторов среды на формирование качественных показателей молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) в прикамчатских водах Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 5. С. 813–820.
- Карпенко В.И. 1987. Изменчивость роста молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежный период жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 2. С. 230–238.
- 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 биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 5. С. 35–41.
- Карпенко В.И., Николаева Е.Т. 1989. Суточный ритм питания и рационы молоди кеты *Oncorhynchus keta* в речной и ранней морской периоды жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 2. С. 318–325.
- Карпова Л.А. 1963. Основные черты климата Берингова моря // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Тихого океана. М. Вып. 1. С. 97–111.
- Кловач Н.В. 2002. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты *Oncorhynchus keta* // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 49 с.
- Кондратюк В.И. 1974. Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат, 204 с.
- Костарев В.Л. 1969. Некоторые вопросы динамики численности и естественного воспроизводства охотской кеты // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 20 с.
- Костарев В.Л. 1970. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 71. С. 145–158.
- Крогиус Ф.В., Лагунов И.И., Семко Р.С., Шишов Б.П. 1947. Лососи Камчатки. М., 34 с.
- Леванидов В.Я. 1964. Питание молоди осенней кеты во время миграций по Амуру // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 55. С. 65–73.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 67. 242 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М., 252 с.
- Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России. 2003. М.: ВНИРО, 95 с.
- Моисеев П.А. 1963. Некоторые научные предпосылки для организации Берингоморской научно-промысловой экспедиции // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. XLVIII. С. 7–12.
- Монастырский Г.Н. 1949. О теории оптимального улова рыб проф. Ф.И. Баранова // Успехи современной биологии. Т. 28. Вып. 3 (6). С. 415–428.
- Николаева Е.Т. 1968. Некоторые данные о росте и питании мальков камчатской кеты в нерестово-выростных водоемах // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 91–100.
- Николаева Е.Т. 1972. Размерно-весовая характеристика и питание молоди кеты в устьях камчатских рек // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 82. С. 153–164.
- Николаева Е.Т. 1974. О плодовитости камчатской кеты // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 90. С. 145–172.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1995. Ракообразные (Под ред. С.Я. Цалолыхина). Санкт-Петербург. Т. 2. 627 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. Высшие насекомые. Двукрылые (Под ред. С.Я. Цалолыхина). Санкт-Петербург. Т. 4. 1000 с.
- Панкратова В.Я. Фауна личинок семейства Tendipedidae бассейна Амударьи // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1950. Т. 9. Вып. 1. С. 116–198.
- Петрова З.И. 1964. О состоянии стада лососей р. Большой / Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. С. 36–43.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 374 с.
- Путивкин С.В. 1999. Биология и динамика численности Анадырской кеты // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 24 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. 1973. Л.: Гидрометеиздат, 367 с.
- Рослый Ю.С. 1972. О влиянии условий жизни молоди амурской кеты на ее численность // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Изв. ТИНРО. Т. 77. С. 134–143.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М., 236 с.
- Семко Р.С. 1948. О биоценологических взаимоотношениях тихоокеанских лососей и гольцов в нерестово-выростных участках р. Большой (западное побережье Камчатки) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 27. Вып. 1. С. 27–38.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 41. С. 3–109.

- Сметанин А.Н. 1991. О связи динамики ската мальков лососевых рыб в р. Кичиге (Северо-Восточная Камчатка) с особенностями циклонической деятельности. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. Ч. 1. С. 127–132.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 305 с.
- Сынкова А.И. 1951. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 34. С. 105–121.
- Тиллер И.В. 1999. Выедание гольцом *Salvelinus malma* молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Хайлуля (Камчатка) и его влияние на возврат производителей // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 64–68.
- Фауна СССР. Ракообразные Narctacoida пресных вод. 1952. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 424 с.
- Шевляков Е.А., Заварина Л.О. 2004. Об особенностях динамики численности и методиках прогнозирования запасов кеты (*Oncorhynchus keta*) Западной Камчатки. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 181–186.
- Шершнев А.П. 1975. Биология молоди кеты из прибрежных вод юго-восточной части Татарского пролива / Лососевые Дальнего Востока. Т. 106. С. 58–66.
- Шершнева В.И., Коваль М.В. 2004. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 139. С. 349–369.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Наука, 253 с.
- Штундюк Ю.В. 1982. Материалы по биологии молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Анадырь // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток. С. 41–53.
- Штундюк Ю.В. 1983. Особенности пространственно-временной структуры популяции Анадырской кеты // Тез. докл. X Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Магадан. Ч. 2. С. 229.
- Штундюк Ю.В. 1987. О скате молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Анадырь в возрасте одного года // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток. С. 24–34.
- Штундюк Ю.В. 1994. К вопросу о покатной миграции молоди кеты бассейна реки Анадырь // Материалы Пятого Всерос. совещ. «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб». С.-Петербург: ГосНИОРХ. С. 232–234.
- Шунтов В.П. 1994. Новые данные о перестройках в пелагических экосистемах дальневосточных морей // Вестник ДВО РАН. № 2 (54). С. 59–66.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России // Владивосток: ТИНРО. Т. 1. 580 с.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Дуленова Е.П., Темных О.С. 1997. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 122. С. 3–15.
- Clutter R.I., Whitesel L.E. 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales. Int. Pacific Salmon Fish. Comm. 9: 159 p.
- Helle J.H., Hoffman M.S. 1995. Size decline and older at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–1992 // Climate change and northern fish populations. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 121. P. 245–260.
- Karpenko V.I., Volkov A.F., Koval M.V. 2005. Ocean diets of Pacific salmon as an indicator of plankton production. Bul. NPAFC. № 4.
- Lidiya O. Zavarina. 2001. Biological and age-specific changes of the mature part of the Kamchatka river Chum Salmon — *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // PICES. Tenth Anniversary Meeting. Abstracts. Victoria, B. C., Canada, October 5–13, P. 156.
- Salo E.O. 1991. Life history of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* // Pacific Salmon Life Histories. Vancouver. P. 233–309.
- 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.