

УДК 597.553.2

## О ДИНАМИКЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ТЕНДЕНЦИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ КЕТЫ (*ONCORHYNCHUS KETA*) Р. БОЛЬШАЯ (ЮГО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

Л. О. Заварина



Вед. н. с., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18  
Тел., факс: (415-2) 41-27-01; 42-07-74  
E-mail: zavarinal@kamniro.ru

### *KETA, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ, ЧИСЛЕННОСТЬ, НЕРЕСТОВЫЕ ПОДХОДЫ*

Обобщены многолетние (1940–2009 гг.) материалы, характеризующие возрастной, половой состав кеты р. Большая, ее размерно-массовые показатели, а также их изменение за исследуемый период. Приведены данные о динамике вылова, заполнения нерестилищ и численности нерестовых подходов кеты в бассейне данного водоема. Показано, что динамика величины поколений кеты р. Большая находится в соответствии с периодическими колебаниями численности горбуши, нерестующей в год нереста родительского стада кеты.

### **ABOUT THE DYNAMICS OF THE BIOLOGICAL INDEXES AND THE TRENDS OF THE BOLSHAYA RIVER (SOUTH-WESTERN KAMCHATKA) CHUM SALMON (*ONCORHYNCHUS KETA*) STOCK ABUNDANCE**

**L. O. Zavarina**

Leader scientist, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography  
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18  
Tel., fax: (415-2) 41-27-01; 42-07-74  
E-mail: zavarinal@kamniro.ru

### *CHUM SALMON, BIOLOGICAL INDEXES, ABUNDANCE, SPAWNING RUNS*

Long-term monitoring data, characterizing the age composition, sex ratio and size-weight dynamics of the Bolshaya River chum salmon stock for the period 1940–2009, have been generalized. We also provide data on the catch dynamics, the percent of spawning grounds occupied and the abundance of chum salmon spawning runs in the basin of the Bolshaya River. It has been demonstrated, that the dynamics of chum salmon generation abundance in the Bolshaya River correlates with periodic fluctuations of the abundance of pink salmon stock, spawning in the year of chum salmon parental stock spawning.

Юго-западное побережье Камчатки является первым по рыбопродуктивности районом Камчатского полуострова (Остроумов, 2005). По своему рыбохозяйственному значению данный район Камчатки относится к горбушево-нерочье-кетовому. Кета является третьим по значимости, после горбуши и нерки, объектом промысла, а в неурожайные для горбуши годы занимает второе место.

Стадо кеты р. Большая, расположенной на юго-западе Камчатки, некогда одно из наиболее изученных и достаточно крупное по численности в прошлом среди западнокамчатских стад. К настоящему времени объем данных позволяет провести сравнительный анализ как качественных показателей рыб и их изменений, так и численности нерестовых подходов за период исследования с 1940 по 2009 гг. Целью настоящей работы является выявление основных закономерностей динамики численности кеты данного водоема, выяснение причин флюктуаций ее численности и изменения качественных характеристик.

### **МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Материал собирали на рыбодобывающих предприятиях, наблюдательных пунктах КамчатНИРО и Камчатрыбвода в бассейне р. Большая (табл. 1).

Длина р. Большая составляет 275 км, ее площадь водосбора — 10 800 км<sup>2</sup>, коэффициент густоты речной сети — 0,66. Площадь нерестилищ кеты в р. Большая колеблется от 193,8 до 214,3 га и определена исходя из суммарной оценки занимаемых кетой участков, сделанной во время авиаучетов лососей с 1976 по 1990 гг. Ежегодно размеры и расположение участков изменяются, поэтому фактически используемая площадь нерестилищ оказывается несколько меньше.

В работе использована статистика прибрежного вылова тихоокеанских лососей с 1934 по 2009 гг., материалы авиаучетов на нерестилищах с 1957 г. и по настоящее время. Численность нерестовых подходов определяли суммированием данных статистики прибрежного вылова и авиаучета количе-

Таблица 1. Количество собранного и обработанного материала в бассейне р. Большая

Водоем	Год	Количество	
		Биоанализ, экз. рыб	Определение плодовитости, шт.
Р. Большая	1940–1942,		
	1950–1952,	20596	5535
	1954–2009		

ства производителей на нерестилищах. Численность поколений оценивали по суммарной величине возврата особей данных поколений в разные годы. Доля и численность рыб разных поколений в нерестовых подходах определяли по средневзвешенному возрастному составу кеты в береговых уловах. Кратность воспроизведения определяли как частное от деления численности дочернего поколения ( $R$ ) и количества отнерестившихся родителей ( $E$ ):

$$\text{Крат}_{\text{воспр}} = R/E$$

Биологический анализ производителей кеты проводили по общепринятой методике (Правдин, 1966). Определяли длину, массу и пол рыб, массу половых продуктов, соотношение полов и плодовитость. Для определения возраста брали чешую по методике Клаттера и Уайтселя (Clutter, Whitesel, 1956). Абсолютную плодовитость определяли путем взвешивания яичников и подсчета икринок в навеске 20 г с последующим пересчетом на массу яичников.

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

Статистическая обработка проведена с использованием программы Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Возрастная структура кеты р. Большая

Возрастная структура производителей кеты р. Большая, как и из других районов полуострова, включает в основном рыб четырех возрастных групп (2+ – 5+). Но в отдельные годы их количество достигает 5–6. Ведущими в нерестовых подходах являются особи в возрасте 3+ и 4+, однако в ряде лет была отмечена довольно высокая доля кеты возраста 2+ и 5+. Так, в 1969 и 1973 гг. в р. Большая доля особей возраста 2+ составляла 64,7 и 37,0% (соответственно), а доля рыб возраста 5+ в отдельные годы изменилась от 15 до 39% (1985, 1994, 1995 и 2008 гг.) (табл. 2). В ряде лет, начиная с 1985 г., в подходах присутствовали рыбы семилетнего возраста (6+), их доля составляла от 0,1 до 1,2% (табл. 2).

С 1940 по 1953 гг. в нерестовых подходах нечетных лет преобладали рыбы в возрасте 3+, их

доля колебалась от 53 до 98%, в подходах четных лет — особи в возрасте 4+ (54–85%). Подобное чередование возрастных групп кеты возраста 3+ и 4+ наблюдалось в период 1979–1988 гг. Относительная численность рыб возраста 3+ колебалась от 53 до 93% в нечетные годы, рыб возраста 4+ — 58–93% в четные годы. С 1994 по 2003 гг. отмечено преобладание кеты возраста 4+ в нечетные годы (51–84%), в четные годы нерестовых подходов доминировали особи возраста 3+ (45–88%) (табл. 2). В годы между данными периодами преобладала кета четырехлетнего возраста (3+), составляя от 52 до 99%. В последние годы наблюдается доминирование рыб возраста 3+ в 2005–2006 и 2009 гг., возраста 4+ — в 2003–2004, 2007–2008 гг. (табл. 2).

Относительная численность кеты возраста 2+ за весь период исследования варьировала от 0,1–14%, исключением являются 1958, 1969 и 1973 гг., когда доля данной возрастной группы составляла 19,3, 64,7 и 37%, соответственно.

Шестилетняя (5+) кета до 1985 г. составляла не более 3,5%, за исключением 1956, 1957 и 1961 гг. (6,8, 11,6 и 6,4%, соответственно). В последующие годы относительная численность рыб возраста 5+ увеличилась, достигая в отдельные годы 15–39% (табл. 2).

За 70 лет наблюдений, с 1940 по 2009 гг., возрастная структура кеты р. Большая претерпела весьма существенные изменения. Доля рано созревающих рыб возраста 2+ и 3+ постепенно увеличивалась с 1940 гг. по конец 60-х годов, а доля рыб старших возрастных групп 4+ и 5+ снижалась. С 1971 г. и в последующие годы наблюдается снижение относительной численности рано созревающих особей (2+, 3+) и увеличивается относительная численность старших возрастных групп (4+, 5+ и 6+) (табл. 3). Подобные изменения возрастной структуры кеты с 70-х годов по настоящее время отмечены и для кеты из других районов воспроизведения (Заварина, 2003, 2006, 2008).

В течение нерестового хода возрастной состав кеты р. Большая меняется. Так, в июне в подходах преобладают преимущественно особи шестилетнего возраста. В июле соотношение возрастных групп в уловах, как правило, отражает возрастной состав основных нерестовых подходов. В августе и сентябре в подходах увеличивается доля рыб возраста 2+ при доминировании основной возрастной группы (табл. 4). Таким образом, 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.

Таблица 2. Возрастной состав (%) кеты р. Большая

Год	Доля рыб разного возраста, %					Средний возраст, лет	N, экз.	Год	Доля рыб разного возраста, %					Средний возраст, лет	N, экз.
	2+	3+	4+	5+	6+				2+	3+	4+	5+	6+		
1940	0,7	44,6	54,0	0,7	—	—	—	1976	7,0	72,1	20,9	—	—	3,14	43
1941	0,9	53,7	42,4	3,0	—	—	—	1977	—	81,0	19,0	—	—	3,19	121
1942	6,0	8,8	85,2	—	—	—	—	1978	5,2	57,8	35,6	1,4	—	3,33	289
1943	2,5	91,1	3,9	2,5	—	—	—	1979	—	91,4	8,6	—	—	3,09	162
1944	9,2	34,8	56,0	—	—	—	—	1980	1,8	4,5	93,7	—	—	3,92	221
1945	0,7	95,3	3,3	0,7	—	3,04	—	1981	0,6	93,5	3,9	2,0	—	3,07	154
1946	14,0	21,0	64,5	0,5	—	3,52	—	1982	5,3	32,3	62,4	—	—	3,57	189
1947	0,3	98,2	1,5	—	—	3,01	—	1983	—	82,3	15,8	1,9	—	3,20	209
1948	0,8	12,5	85,4	1,3	—	3,85	—	1984	2,2	4,7	93,1	—	—	3,91	232
1949	0,4	84,2	11,9	3,5	—	3,18	—	1985	—	53,4	30,0	15,8	0,8	3,64	260
1950	11,5	31,1	57,2	0,2	—	3,46	528	1986	—	33,7	58,0	8,3	—	3,75	205
1951	—	83,4	16,6	—	—	3,17	350	1987	0,8	79,6	17,7	1,9	—	3,21	373
1952	3,4	19,5	76,3	0,8	—	3,74	497	1988	—	20,6	73,0	6,4	—	3,86	63
1953	—	86,9	11,6	1,5	—	3,14	391	1989	—	31,4	61,5	7,1	—	3,76	70
1954	3,2	53,1	42,7	1,0	—	3,41	497	1990	0,5	51,8	39,1	8,1	0,5	3,56	197
1955	0,3	72,7	26,7	0,3	—	3,27	300	1991	3,8	65,0	31,2	—	—	3,28	80
1956	0,2	12,2	80,8	6,8	—	3,94	499	1992	0,6	31,4	66,3	1,7	—	3,69	175
1957	0,4	63,1	24,9	11,6	—	3,48	249	1993	2,1	72,5	23,8	1,6	—	3,25	193
1958	19,3	60,4	19,3	1,0	—	3,02	389	1994	—	45,4	36,4	18,2	—	3,73	11
1959	—	92,4	7,4	0,2	—	3,08	474	1995	0,6	9,0	74,8	15,3	0,3	4,06	313
1960	—	32,1	66,4	1,5	—	3,69	392	1996	4,0	75,0	12,3	7,5	1,2	3,27	252
1961	0,6	30,7	62,3	6,4	—	3,74	498	1997	3,7	21,1	72,9	2,3	—	3,74	565
1962	2,9	86,6	8,4	2,1	—	3,10	478	1998	1,4	88,8	9,4	0,4	—	3,09	223
1963	0,2	78,5	21,3	—	—	3,21	488	1999	1,7	18,1	80,2	—	—	3,79	303
1964	0,7	63,8	35,5	—	—	3,35	273	2000	—	71,5	24,2	4,3	—	3,33	512
1965	11,0	67,0	21,8	0,2	—	3,11	490	2001	0,4	9,1	84,2	6,1	0,2	3,97	540
1966	0,4	82,1	17,5	—	—	3,17	479	2002	0,3	49,2	41,8	8,5	0,2	3,59	646
1967	1,6	25,5	70,5	2,4	—	3,74	494	2003	0,5	35,9	51,6	11,8	0,2	3,75	415
1968	6,2	89,7	4,1	—	—	2,98	466	2004	0,8	27,9	66,4	4,8	0,1	3,76	757
1969	64,7	29,6	5,7	—	—	2,41	297	2005	1,3	64,4	23,1	11,2	—	3,44	393
1970	—	99,4	0,6	—	—	3,01	498	2006	—	49,9	49,0	1,1	—	3,51	545
1971	—	48,5	51,5	—	—	3,51	169	2007	0,1	10,7	76,5	12,7	—	4,02	1058
1972	8,8	57,2	32,8	1,2	—	3,26	250	2008	0,7	26,2	33,1	39,4	0,6	4,13	710
1973	37,0	55,4	7,6	—	—	2,71	211	2009	1,5	62,5	32,8	2,5	0,7	3,39	403
1974	—	15,0	85,0	—	—	3,04	440								
1975	—	15,0	85,0	—	—	3,85	20	Ср. за 70 лет	3,6	52,9	39,8	3,6	0,1	3,44	—

Таблица 3. Изменение возрастного состава (%) кеты в нерестовых подходах р. Большая

Годы	Средняя доля рыб разного возраста, %					Средний возраст, лет
	2+	3+	4+	5+	6+	
1940	0,7	44,6	54,0	0,7	—	—
1941–1950	4,6	53,1	41,1	1,2	—	3,46
1951–1960	2,7	57,6	37,3	2,4	—	3,39
1961–1970	8,8	65,3	24,8	1,1	—	3,18
1971–1980	6,0	57,9	35,8	0,3	—	3,30
1981–1990	0,9	48,3	45,5	5,2	0,1	3,55
1991–2000	1,8	49,8	43,2	5,1	0,1	3,52
2001–2009	0,6	37,3	51,0	10,9	0,2	3,73

Аналогичные изменения возрастной структуры кеты в период нерестового хода наблюдались и на северо-восточном побережье Камчатки (Заварина, 2006, 2008).

#### Соотношение полов

Соотношение полов в нерестовых стадах кеты обычно близко 1:1 (Николаева, 1975). Тем не менее, в отдельные годы наблюдаются отклонения в соотношении полов.

Данные о соотношении полов для кеты из бассейна р. Большая имеются с 1940 г. по настоящее время, за исключением нескольких лет (рис. 1).

Таблица 4. Возрастной состав (%) кеты р. Большая в нерестовых подходах в июне–сентябре

Годы	Доля рыб разного возраста, %					Годы	Доля рыб разного возраста, %				
	2+	3+	4+	5+	6+		2+	3+	4+	5+	6+
<b>Июнь</b>										<b>Июль</b>	
2000	—	72,0	24,0	4,0	—	1999	—	14,0	86,0	—	—
2003	—	—	—	100,0	—	2000	—	44,4	37,8	17,8	—
2004	—	—	—	100,0	—	2001	—	3,7	89,0	7,3	1,5
<b>Июль</b>										<b>Август</b>	
1950	2,0	8,0	90,0	—	—	2002	—	36,2	47,8	14,5	—
1951	—	83,0	17,0	—	—	2003	—	18,8	62,4	18,8	—
1952	0,5	11,5	87,0	1,0	—	2004	—	16,5	76,1	7,4	—
1953	—	—	—	—	—	2005	—	52,7	31,5	15,8	—
1954	1,0	34,0	63,0	2,0	—	2006	—	38,1	59,8	2,1	—
1955	—	76,0	24,0	—	—	2007	—	4,7	78,5	16,8	0,7
1956	—	7,1	83,8	9,1	—	2008	0,4	12,2	33,1	53,6	2,5
1957	0,6	55,0	28,5	15,9	—	2009	—	48,4	43,4	5,7	—
<b>Август</b>										<b>Сентябрь</b>	
1958	10,7	58,7	28,6	2,0	—	1950	8,9	31,9	59,2	—	—
1959	—	89,9	9,8	0,3	—	1951	—	83,6	16,4	—	—
1960	—	40,7	55,6	3,7	—	1952	5,4	24,9	69,0	0,7	—
1961	—	25,6	68,4	6,0	—	1953	—	—	—	—	—
1962	3,2	80,5	12,1	4,2	—	1954	4,7	65,7	29,3	0,3	—
1963	0,5	75,4	24,1	—	—	1955	0,7	69,3	29,3	0,7	—
1964	0,6	59,1	40,3	—	—	1956	0,2	13,5	80,0	6,3	—
1965	2,0	45,0	53,0	—	—	1957	—	75,5	19,4	5,1	—
1966	—	72,7	27,3	—	—	1958	28,0	62,2	9,8	—	—
1967	1,0	16,5	79,5	3,0	—	1959	—	98,0	2,0	—	—
1968	—	—	—	—	—	1960	—	28,9	70,4	0,7	—
1969	—	—	—	—	—	1961	1,0	34,1	58,2	6,7	—
1970	—	100,0	—	—	—	1962	2,8	90,6	5,9	0,7	—
1971	—	42,7	57,3	—	—	1963	—	80,6	19,4	—	—
1972	2,9	57,4	39,0	0,7	—	1964	1,0	71,6	27,4	—	—
1973	22,2	68,3	9,5	—	—	1965	13,3	72,6	13,8	0,3	—
1974	—	96,8	3,2	—	—	1966	0,7	88,6	10,7	—	—
1975	—	15,0	85,0	—	—	1967	2,5	39,1	56,9	1,5	—
1976	—	—	—	—	—	1968	6,2	89,7	4,1	—	—
1977	—	80,4	19,6	—	—	1969	64,7	29,6	5,7	—	—
1978	1,0	54,7	41,2	3,1	—	1970	—	99,2	0,8	—	—
1979	—	91,4	8,6	—	—	1971	—	54,0	46,0	—	—
1980	—	8,2	91,8	—	—	1972	15,8	57,0	25,4	1,8	—
1981	—	91,8	4,1	4,1	—	1973	43,2	50,0	6,8	—	—
1982	—	20,0	80,0	—	—	1974	—	96,3	3,7	—	—
1983	—	67,0	28,6	4,4	—	1975	—	—	—	—	—
1984	—	—	100,0	—	—	1976	7,0	72,1	20,9	—	—
1985	—	56,1	36,0	7,2	0,7	1977	—	83,3	16,7	—	—
1986	—	28,3	62,0	9,7	—	1978	7,3	59,4	32,8	0,5	—
1987	0,6	69,5	26,6	3,3	—	1979	—	—	—	—	—
1988	—	18,6	74,6	6,8	—	1980	3,2	1,6	95,2	—	—
1989	—	14,3	66,7	19,0	—	1981	0,9	94,3	3,8	1,0	—
1990	—	47,3	41,2	10,8	0,7	1982	7,2	36,7	56,1	—	—
1991	—	63,6	36,4	—	—	1983	—	94,1	5,9	—	—
1992	—	27,1	70,4	2,5	—	1984	3,0	6,6	90,4	—	—
1993	1,3	70,9	25,9	1,9	—	1985	—	50,5	23,1	25,6	0,8
1994	—	100,0	—	—	—	1986	—	40,2	53,3	6,5	—
1995	—	6,1	65,3	28,6	—	1987	0,9	86,8	11,4	0,9	—
1996	—	58,1	12,9	19,3	9,7	1988	—	50,0	50,0	—	—
1997	2,5	10,0	83,8	3,7	—	1989	—	36,4	61,4	2,2	—
1998	6,6	46,7	46,7	—	—	1990	2,0	65,3	32,7	—	—

Продолжение таблицы 4

Годы	Доля рыб разного возраста, %					Годы	Доля рыб разного возраста, %				
	2+	3+	4+	5+	6+		2+	3+	4+	5+	6+
Август											
1991	3,0	65,7	31,3	—	—	1990	—	—	—	—	—
1992	1,7	40,4	57,9	—	—	1991	50,0	50,0	—	—	—
1993	3,0	81,8	15,2	—	—	1992	—	—	—	—	—
1994	—	40,0	40,0	20,0	0,4	1993	50,0	50,0	—	—	—
1995	0,4	9,3	76,2	13,7	—	1994	—	—	—	—	—
1996	1,7	74,8	13,0	10,5	—	1995	6,2	12,5	81,3	—	—
1997	3,9	22,9	71,1	2,1	—	1996	7,6	80,2	11,3	0,9	—
1998	1,0	91,4	7,1	0,5	—	1997	—	—	—	—	—
1999	1,5	20,6	77,9	—	—	1998	—	100,0	—	—	—
2000	—	77,5	21,0	1,5	0,4	1999	13,6	31,8	54,6	—	—
2001	0,4	14,0	80,2	5,0	—	2000	—	78,1	21,9	—	—
2002	0,4	51,2	40,7	7,7	0,3	2001	9,1	27,3	63,6	—	—
2003	0,3	40,9	48,4	10,1	0,2	2002	—	48,2	43,2	8,6	—
2004	1,1	30,6	64,2	3,9	—	2003	4,5	36,4	59,1	—	—
2005	1,3	70,5	19,1	9,1	—	2004	—	38,7	58,1	3,2	—
2006	—	50,9	48,2	0,9	—	2005	11,8	82,3	5,9	—	—
2007	0,4	8,4	80,8	10,4	0,5	2006	—	74,4	25,6	—	—
2008	0,7	35,3	32,9	30,6	—	2007	—	53,3	42,4	4,3	—
2009	0,9	66,8	31,0	1,3	—	2008	14,3	28,6	42,9	14,2	—
Сентябрь											
1950	22,3	37,7	39,2	0,8	—	2009	7,7	76,9	15,4	—	—
1989	—	60,0	40,0	—	—	2006	—	52,7	47,3	—	—

Как видно из данного рисунка, относительная численность самок варьирует в значительных пределах. Минимальная доля самок наблюдалась в 1976 г. (18,6%), максимальная — в 1989 г. (75,7%), и в среднем за весь период наблюдения — 44,6%. В отдельные годы численность самцов выше количества самок в 2 и более раз (рис. 1), что является негативным фактором и может быть в значительной степени обусловлено изъятием самок в бассейне реки браконьерами с целью получения икры.

С 1940 по конец 1950-х годов доля самок находилась на одном уровне и составляла 49,5% (табл. 5).

В 1970-е годы относительное количество самок в подходах кеты сократилось до 34,5%. В дальнейшем доля самок в подходах несколько увеличилась и в последние годы составляет 45,4%.

Изменение доли самок при колебаниях численности подходов означает и изменение величины их пропуска на нерест. В 1957–1960 гг. численность пропущенных на нерест самок в бассейне р. Большая составляла 0,055 млн особей при пропуске на нерестилища 0,114 млн производителей. В последующие годы на фоне снижения доли самок (табл. 5) их количество на нере-

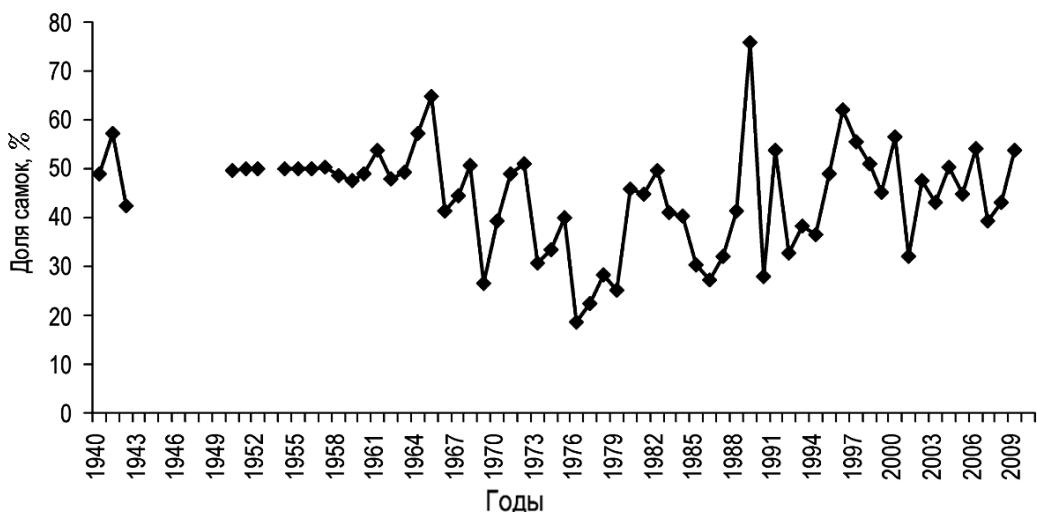


Рис. 1. Относительная численность (%) самок кеты в бассейне р. Большая

стилища снижалось и в 1971–1980 гг. достигло минимального количества в 0,007 млн особей при общем пропуске 0,019 млн производителей кеты. В дальнейшем количество самок на нерестилищах постепенно увеличивается и в последние годы (2001–2009) составляет в среднем около 0,024 млн экз. (рис. 2) при среднем пропуске на нерестилища 0,051 млн рыб.

В период с 1940 по 2009 гг. наблюдается изменение доли самок и у кеты разного возраста (табл. 5). Как правило, в подходах преобладают самки возраста 3+ и 4+, доля которых составляет около 88–96%, на долю остальных возрастных групп приходится не более 4–12%.

Начиная с 1951 по 1980 гг., в нерестовых подходах р. Большая преобладали самки возрастной группы 3+, составляя от 50 до 67%. В последующие два десятилетия доля самок этой возрастной группы понизилась до 48% и в настоящий период составляет 36,4%. Доля самок в возрастной группе 4+, напротив, увеличилась с 39% в 1951–1960 гг. до 52,3% в 2001–2009 гг. Заметно возросла доля самок среди производителей возраста 5+ — с 2,3 до 10,7%, со-

ответственно, в 1951–1960 гг. и в 2001–2009 гг. С 1990-х годов начали встречаться в подходах семилетние (6+) самки (табл. 5).

Таким образом, за исследуемый 70-летний период существенно изменилась возрастная и половая структура родительских стад кеты бассейна р. Большая. Увеличилась доля рыб старших возрастов, ведущую роль в воспроизводстве стали играть самки старших возрастных групп.

### Размерно-массовая характеристика кеты

Размерно-массовые показатели кеты отличаются в разные периоды лет, определяются возрастом и полом рыб. Как правило, чем старше рыбы, тем больше у них длина и масса (Заварина, 2003, 2008), самцы при этом крупнее самок. К подобным выводам приходила и Е.Т. Николаева, после исследований в 1970-е годы.

Размерно-массовые показатели кеты из бассейна р. Большая имеются с 1940 г., и средние значения данных показателей представлены на рис. 3.

Минимальные значения длины и массы кеты отмечены в 1951 г. — 59,6 см и 2,69 кг. Максимальная длина кеты наблюдалась в 1990 г. — 70,2 см, масса — 4,32 кг в 1978 г. Среднемноголетняя длина составила 65,4 см, масса — 3,52 кг.

Наименьшие значения длины и массы кеты отмечены в 40–50-е годы, наибольшие — в 70–80-е гг. В дальнейшем данные показатели показывают тенденцию к снижению, и в настоящее время длина и масса кеты находится примерно на среднемноголетнем уровне (рис. 4).

Изменение размерно-массовых показателей характерно как для кеты в целом, так и для отдельных возрастных групп (табл. 6).

Таблица 5. Доля самок кеты разного возраста от их общего количества в р. Большая

Годы	Средняя доля самок разного возраста, %					Общая
	2+	3+	4+	5+	6+	
1940–1950	6,1	30,0	63,9	—	—	49,5
1951–1960	1,6	57,1	39,0	2,3	—	49,6
1961–1970	6,8	67,5	24,6	1,1	—	47,6
1971–1980	3,1	50,1	46,5	0,3	—	34,5
1981–1990	0,3	48,5	46,7	4,5	—	41,1
1991–2000	1,2	48,1	47,4	3,2	0,1	48,0
2001–2009	0,4	36,4	52,3	10,7	0,2	45,4

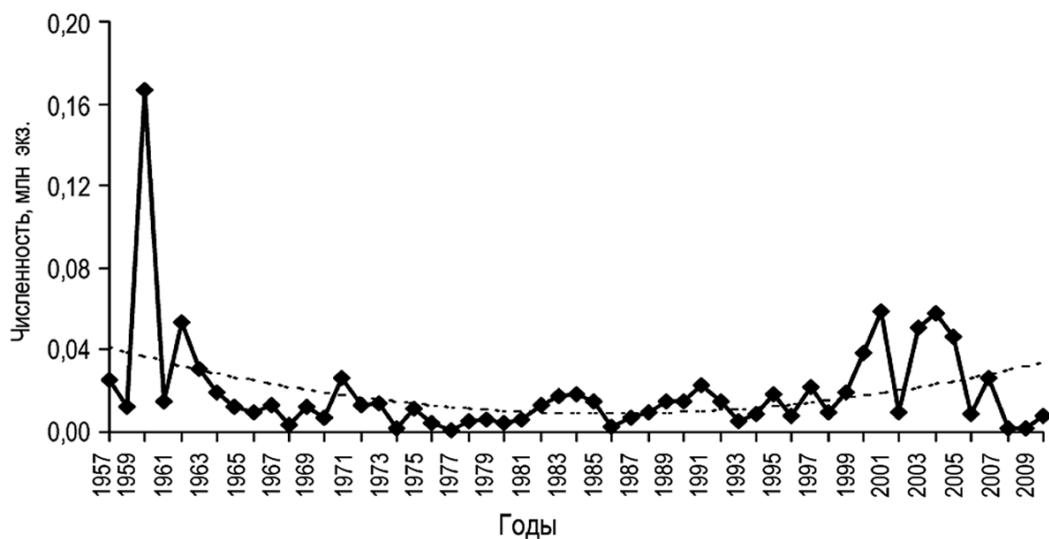


Рис. 2. Численность самок кеты (млн экз.) на нерестилищах р. Большая

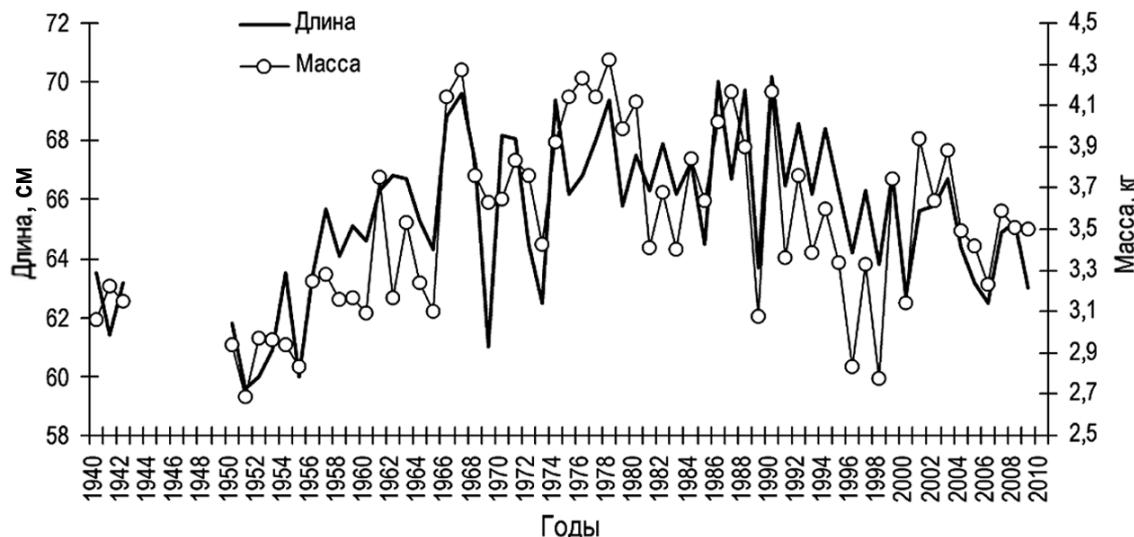


Рис. 3. Изменение средней длины и массы кеты бассейна р. Большая

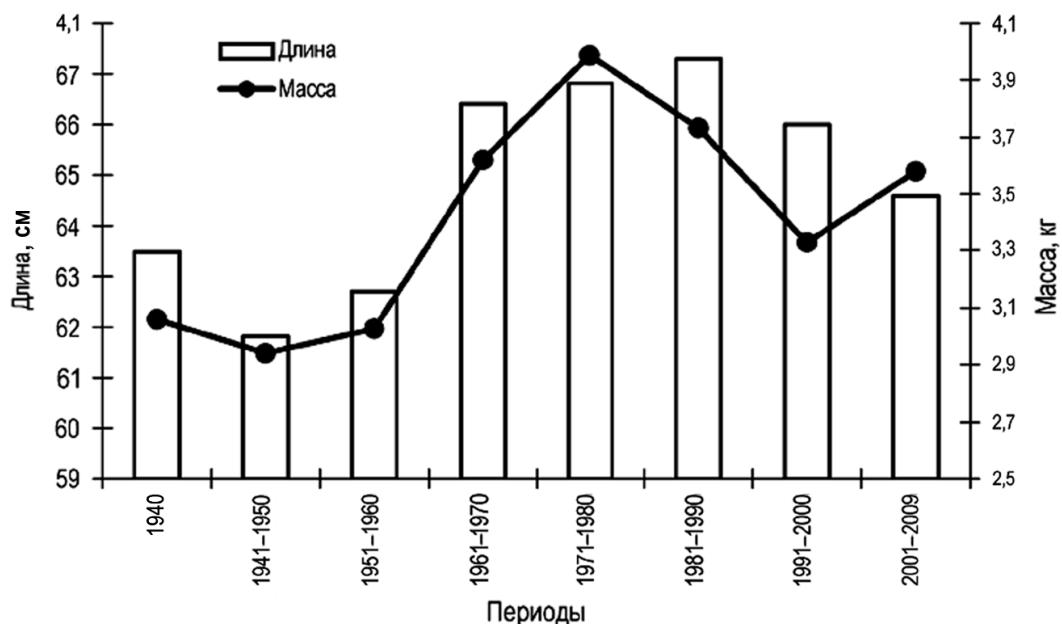


Рис. 4. Изменение средней длины и массы кеты бассейна р. Большая по десятилетиям

Таблица 6. Изменение средней длины (L, см) и средней массы (P, кг) тела кеты р. Большая по возрастным группам

Годы	Возраст кеты									
	2+		3+		4+		5+		6+	
	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P
1940-1950	55,6	2,08	60,8	2,79	63,5	3,19	71,5	4,93	—	—
1951-1960	56,5	2,48	62,2	2,95	63,8	3,22	64,9	3,28	—	—
1961-1970	60,7	2,79	66,1	3,55	69,1	4,07	70,4	4,35	—	—
1971-1980	59,4	2,86	66,3	3,93	69,1	4,37	71,6	4,52	—	—
1981-1990	60,3	2,59	65,5	3,44	68,4	3,87	69,9	4,11	76,3	5,44
1991-2000	59,6	2,40	64,7	3,15	67,1	3,58	71,1	4,05	69,0	3,80
2001-2009	59,5	2,47	63,1	3,28	65,2	3,71	66,7	4,02	65,5	3,65

### Плодовитость и масса икринки

Индивидуальная абсолютная плодовитость кеты р. Большая колеблется от 552 до 6771 икрин-

ок. На рисунке 5 представлены изменения средней абсолютной плодовитости и массы икринки кеты из бассейна р. Большая. Среднемноголетнее значение абсолютной плодовитости за весь период исследования составило 2450 шт. икринок. Минимальная абсолютная плодовитость наблюдалась в 1961 и 1996 гг. — соответственно, 1940 и 1961 шт. икринок. Максимальное значение плодовитости было отмечено в 1994 г. (3118 шт. икринок). В 1964, 1976 и 2005 гг. средняя абсолютная плодовитость была несколько ниже, чем в 1994 г., но имела также высокие значения, соответственно 3000, 2985 и 2992 шт. икринок (рис. 5).

Среднемноголетнее значение массы одной икринки у кеты р. Большая составило 162 мг. Минимальная масса икринки наблюдалась в 1958 г. (129 мг), 1964 г.

(132 мг) и в 1972 г. (130 мг). Максимальная масса икринки отмечена в 1950 г. (215 мг). Кроме того, масса икринки превышала 200 мг в 1942, 1994 и 1996 гг. (205, 204, 201 мг, соответственно) (рис. 5).

Изменения абсолютной плодовитости кеты и массы икринки связаны с изменением численности и возрастной структуры нерестовых подходов кеты, а также размерно-массовых показателей. Так, в 1951–1960 гг., когда наблюдались максимальные подходы кеты (это будет показано ниже), преобладали особи младших возрастных групп (2+, 3+) (табл. 3), и размерно-массовые по-

казатели были на низком уровне (рис. 4, табл. 6), абсолютная плодовитость составляла в среднем 2352 шт. икринок. При падении численности подходов до минимального уровня в 1971–1980 гг., как будет показано ниже, увеличились размерно-массовые показатели кеты (рис. 4), и значения плодовитости возросли в среднем до 2643 шт. икринок (рис. 6).

В ряду наблюдений с 1940-х годов прослеживается тенденция снижения как общей средней абсолютной плодовитости, так и массы икринки в 1950-е годы, затем увеличение данных показате-

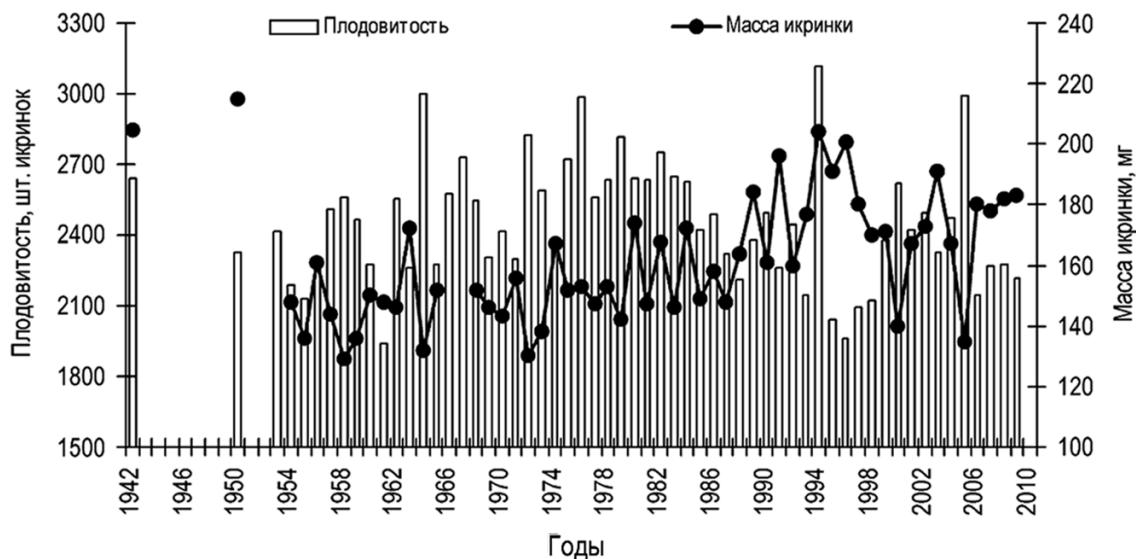


Рис. 5. Изменение средней абсолютной плодовитости и массы икринки кеты бассейна р. Большая

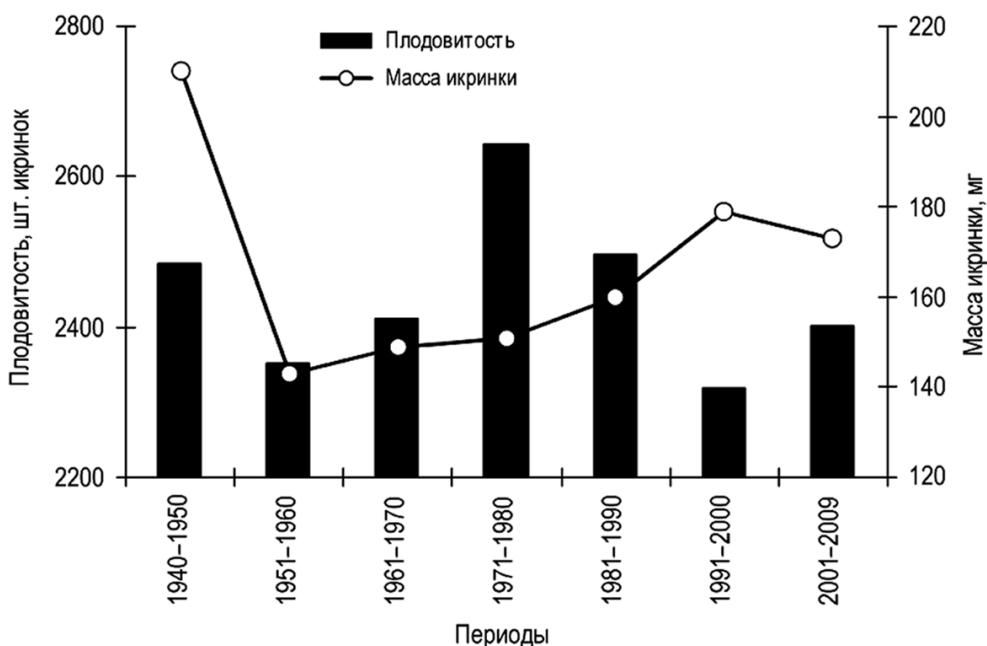


Рис. 6. Изменение средней абсолютной плодовитости и массы икринки кеты бассейна р. Большая по десятилетиям

лей в 1970-е годы. С начала 80-х годов при снижении плодовитости увеличивается масса икринки и наоборот (рис. 6). Подобные изменения данных биологических характеристик отмечены и у самок различных возрастов (табл. 7).

Таким образом, за исследуемый 70-летний период существенно изменилась возрастная и половая структура родительских стад кеты бассейна р. Большая. До начала 1990-х годов увеличивалась доля рыб старших возрастов, ведущую роль в воспроизводстве стали играть самки старших возрастных групп, характеризующиеся большими размерами и более высокой плодовитостью по сравнению с молодыми рыбами. Впоследствии пошел обратный процесс.

Данные изменения в биологической структуре кеты р. Большая, на наш взгляд, связаны с увеличением численности тихоокеанских лососей на местах нагула в океане, вследствие чего начинают работать плотностные факторы, которые приводят к замедлению темпа роста и созревания.

Таблица 7. Изменение средней абсолютной плодовитости ( $N$ , шт. икринок) и средней массы икринки ( $n$ , мг) кеты р. Большая по возрастным группам

Годы	Возраст кеты									
	2+		3+		4+		5+		6+	
	$N$	$n$	$N$	$n$	$N$	$n$	$N$	$n$	$N$	$n$
1940–1950	2135	165	2325	218	2442	235	—	—	—	—
1951–1960	1945	128	2348	137	2392	148	2408	143	—	—
1961–1970	2131	123	2344	150	2499	162	2720	171	—	—
1971–1980	3013	104	2632	147	2699	155	2713	164	—	—
1981–1990	2274	148	2436	156	2504	166	2662	145	—	—
1991–2000	1928	158	2314	179	2363	184	2247	175	1724	194
2001–2009	1846	129	2277	172	2497	172	2406	186	2447	182

### Уловы, интенсивность промысла и заполнение нерестилищ

За период 1934–2009 гг. вылов кеты р. Большая различается более чем в 2000 раз (0,002 тыс. т в 1975 г. и 4,215 тыс. т в 1955 г.) (рис. 7). До 1940 г. в бассейне р. Большая добывалось в среднем 1,110 тыс. т кеты. Увеличение уловов в 1941–1950 гг. в среднем до 1,546 тыс. т было отчасти связано с уменьшением и прекращением японского промысла в этот период. В последующее десятилетие вылов кеты в р. Большая остался на высоком уровне — 1,690 тыс. т (табл. 8), тогда как в других районах воспроизводства было отмечено снижение уловов кеты. По всей видимости, возобновление промысла тихоокеанских лососей Японией в 1952 г. в открытом море более сильно отразилось на кете Восточной Камчатки.

В 1960-е гг. произошло резкое сокращение запасов кеты, и уловы снизились в среднем до 0,131 тыс. т. Этот процесс продолжился и в 1970-е гг., ее добыча составляла в среднем 0,063 тыс. т (рис. 7, табл. 8).

В это время кета р. Большая изымалась лишь в качестве прилова в размере 0,1 тыс. тонн (Николаева, 1980). Депрессия запасов лососей во всех районах Северной Пацифики в 1960–1970 гг. была обусловлена, в первую очередь, климатическими факторами (Radchenko, 1998; Кляшторин, 2000). Однако ни в одном районе воспроизводства лососей сокращение запасов не было столь большим, как на Камчатке, которое в значительной степени было связано с изъятием неполовозрелых рыб в море. Стабилизация и некоторый рост прибрежных уловов лососей, в том числе и кеты, начался с конца 1970-х гг. В 80-е годы уловы кеты этого стада колебались от 0,016 до 0,39 тыс. т, составляя в

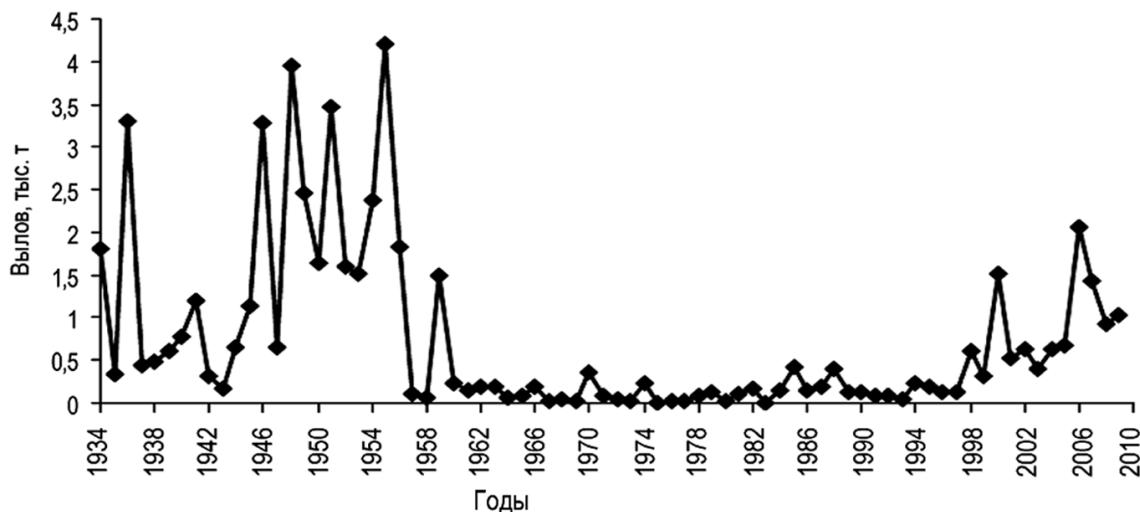


Рис. 7. Вылов кеты в бассейне р. Большая, тыс. т

Таблица 8. Средние уловы кеты в бассейне р. Большая по десятилетиям, тыс. т

Годы	Вылов, тыс. т
1934–1940	1,10
1941–1950	1,546
1951–1960	1,690
1961–1970	0,131
1971–1980	0,063
1981–1990	0,184
1991–2000	0,334
2001–2009	0,922

среднем 0,184 тыс. т (Заварина, 1997). Начиная с 1981 г., численность кеты постепенно возрастает и достигает максимальной величины в 2006–2007 гг. Наибольшие уловы (0,92–2,06 тыс. т) отмечены в 2000, 2006–2009 гг. (Заварина, 2009) (рис. 7).

В целом, в уловах кеты р. Большая можно выделить три резко отличающихся периода: 1934–1959 гг. — высокие уловы (26 лет, 1,533 тыс. т в среднем), 1960–1997 гг. — низкие уловы (38 лет, 0,129 тыс. т в среднем), 1998–2009 гг. — повышенные (12 лет, 0,896 тыс. т в среднем) (рис. 7).

В последнее 50-летие с началом авиаучетных работ лососей на нерестилищах в 1957 г. появилась возможность оценить и величину нерестовых подходов. За период с 1957 по 2009 гг. численность нерестовых подходов кеты к бассейну данного водоема изменялась в 75 раз (0,011 млн рыб в 1976 г. и 0,822 млн рыб в 1959 г.) (рис. 8). С падением численности нерестовых подходов происходило и уменьшение количества производителей кеты на нерестилищах. Максимальное количество производителей кеты (0,350 млн рыб) на нерестилищах р. Большая наблюдалось в 1959 г., минимальное — в 2007, 2008 гг. (0,005 млн рыб) (рис. 8).

В конце 1950-х годов среднемноголетнее заполнение кетой нерестилищ составляло 0,114 млн рыб, в 1960-е и 1970-е годы численность кеты на нерестилищах резко снижается и составляет 0,040 и 0,019 млн особей, соответственно (рис. 9). С начала 80-х годов заполнение нерестовых площадей увеличивается. За период 1957–2009 гг. численность производителей кеты на нерестилищах р. Большая составляет в среднем 0,043 млн рыб.

Процент изъятия (интенсивность промысла) кеты в р. Большая, за исключением нескольких лет (1970, 1975, 1977 гг.), довольно высок и в среднем составляет 60%, а в отдельные годы превышает 90% (1985, 2005–2009 гг.). С середины 1970-х годов интенсивность промысла неуклонно возрастает, достигая максимальной величины в последние 9 лет (рис. 9).

Считаем, что низкая численность производителей на нерестилищах и высокий процент изъятия, несомненно, приведут к снижению численности кеты в бассейне р. Большая.

Кроме того, существующий в бассейне р. Большая незаконный промысел лососей вносит свой отрицательный вклад в состояние запасов кеты. Так, исследования, проведенные в бассейне этого водоема в 2006 г., показали, что незаконные уловы кеты были в 12 раз больше, чем официальные, составляя 90% от подходов к устью реки, или в абсолютном исчислении примерно 4,4 тыс. т (Запорожец и др., 2007).

Для восстановления запасов кеты р. Большая в 1992 г. был построен лососевый рыболовный завод «Озерки», расположенный в 120 км от Охотского моря на р. Плотникова (бассейн р. Большая). Молодь кеты выпускали с 1993 г. В результате прове-

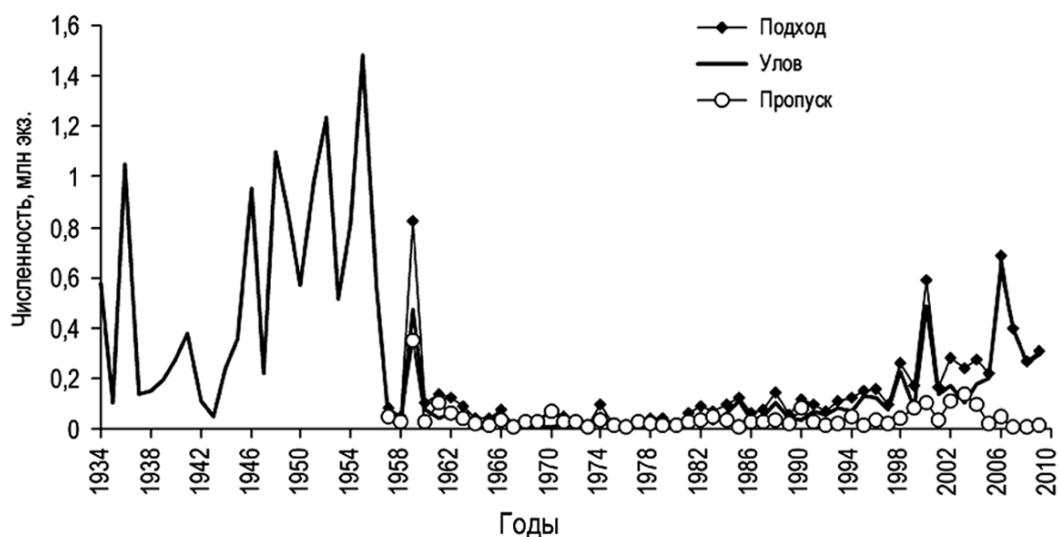


Рис. 8. Численность кеты в уловах, на нерестилищах и в нерестовых подходах в бассейне р. Большая, млн экз.

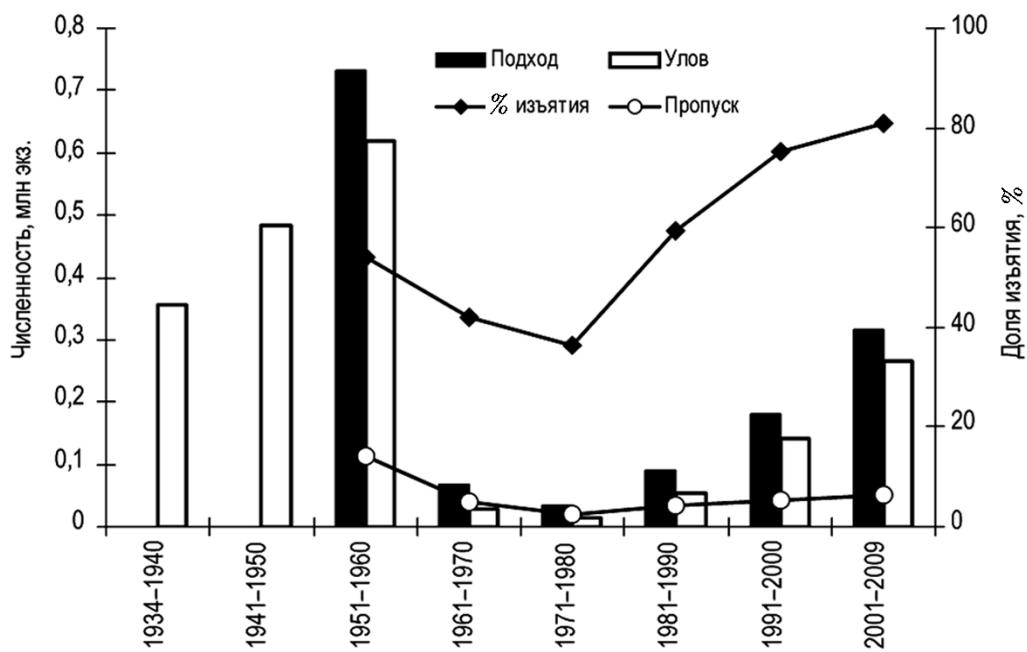


Рис. 9. Изменение численности нерестовых подходов, уловов, % изъятия и пропуска на нерестилища кеты бассейна р. Большая

денных исследований показано, что доля заводской кеты от выпусксов 1993–1996 гг. в бассейне р. Большая составляет около 3%, или количественно — 7,5 тыс. рыб массой примерно 26 т (Запорожец, Запорожец, 2004). По данным исследований М.А. Кудзиной и А.И. Чистяковой в 2006–2008 гг., доля заводской кеты в промысловых уловах 2005 г. составляла 3,6%, 2006 г. — 10–12,3%, 2007 г. — 11%.

Относительная численность кеты от вылова всех видов лососей в р. Большая в среднем за период с 1940 по 2009 гг. изменяется от 0,1 (1983 г.) до 90–99% (1953, 1954 гг.), составляя в среднем около 21%. Изменение доли кеты в уловах по десятилетиям аналогично изменению численности нерестовых подходов. Максимальное значение наблюдается в 1951–1960 гг. (71,3%), в 1960-е и 1970-е годы происходит резкое снижение до 17 и 7%, соответственно. В последующие два десятилетия относительная численность кеты от общей величины вылова лососей находится на уровне 14%. В последние годы (2001–2009 гг.) доля кеты от общего вылова возрастает до 28%.

### Соотношение численности родителей и дочерних поколений кеты

У стад кеты из разных районов воспроизводства периодически обнаруживались довольно плотные связи между количеством нерестующих производителей и численностью потомства (Смирнов, 1947; Леванидов, 1969). Усиление связи «родители-потомство» наблюдается в годы низкой

численности, а с увеличением численности подходов связь эта ослабевает (Николаева, 1980, 1983, 1988). В ряде районов воспроизводства, в частности на северо-восточном побережье Камчатки, подобная связь находится на очень низком уровне (Заварина, 2008).

Для кеты бассейна р. Большая характерно расширенное воспроизводство. Из всего ряда наблюдений численность дочерних поколений была ниже или на уровне численности отнерестившихся производителей только в 13 случаях из 49 (1957, 1959–1961, 1963, 1965, 1968, 1969, 1971, 1972, 1974, 1976, 2003) (рис. 10). Причем низкая их численность не связана ни с дефицитом производителей на нерестилищах, ни с переполнением последних. Так, при одинаковом количестве родителей в 0,006 млн экз. в 1973 и 1976 гг. численность потомства различалась в 13 раз (0,039 и 0,003 млн рыб). При количестве родителей в 0,035 млн особей (1974, 1982, 1996 гг.) численность потомства различалась в 14–23 раза, варьируя от 0,026 до 0,589 млн рыб, соответственно (рис. 10). А при численности родителей около 0,016 млн экз. (1979, 1992, 1995 гг.) численность потомства была на одном уровне: в 0,171, 0,189 и 0,188 млн рыб.

В отдельные периоды наблюдается двух летняя цикличность урожайности поколений. Так, в 1973–1983 гг. урожайные поколения приходились на нечетные годы. Впоследствии произошла смена доминант, и урожайными стали четные годы нереста (1990–2002 гг.) (рис. 10).

Связь между численностью производителей на нерестилищах и численностью дочерних поколений за период с 1957 по 2004 гг. не была выявлена (рис. 11) ни в полном ряду наблюдений, ни отдельно в четные и нечетные годы нереста, ни при различной численности родителей на нерестилищах.

Таким образом, в формировании численности дочерних поколений кеты существенную роль играет не только численность производителей, но и другие факторы.

### Кратность воспроизводства кеты и факторы, ее определяющие

Показатель кратности воспроизводства у кеты р. Большая, как и в других районах (Нико-

лаева, 1988; Заварина, 2008), очень изменчив. В бассейне р. Большая показатель кратности воспроизводства кеты варьирует от 0,14 до 17,16, и эти значения различаются в 123 раза (рис. 12). С 1957 по 1972 гг. кратность воспроизводства в среднем составляла 1,47, и наибольшие ее значения наблюдались в четные годы. В последующий период (1973–1990 гг.) показатель кратности воспроизводства имеет более высокие значения в нечетные годы, и его среднее значение за этот период составляет 3,69. В пределах каждого из упомянутых периодов прослеживается двухлетняя цикличность колебания кратности воспроизводства, которая в первом периоде нарушается в 1965 г., во втором — в 1990 г.

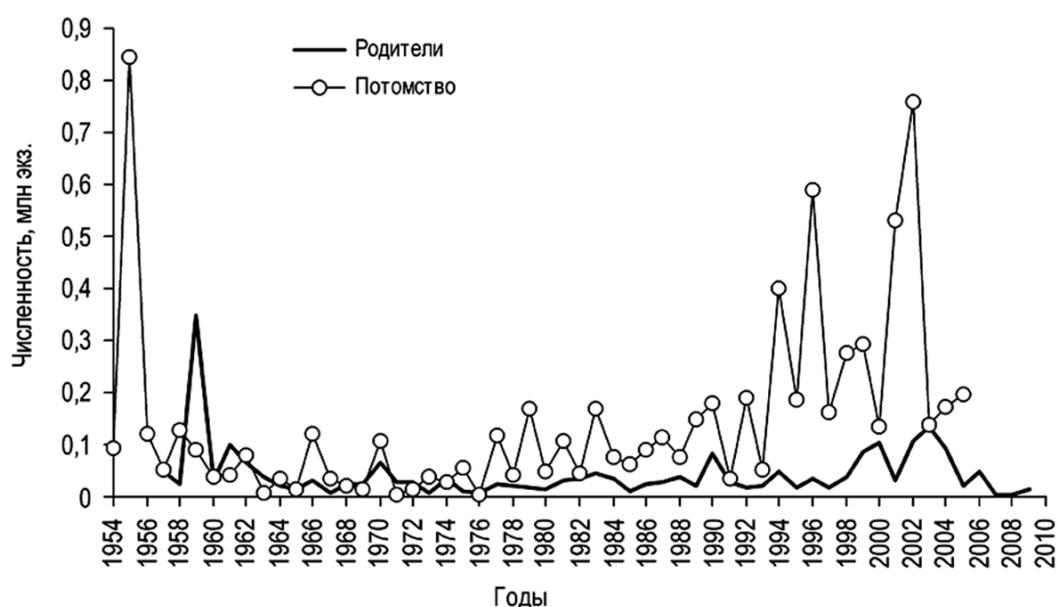


Рис. 10. Численность производителей кеты и численность ее потомства в бассейне р. Большая. Численность потомства 2004 г. представлена без рыб возраста 5+, 2005 г. — без рыб возраста 4+ и 5+

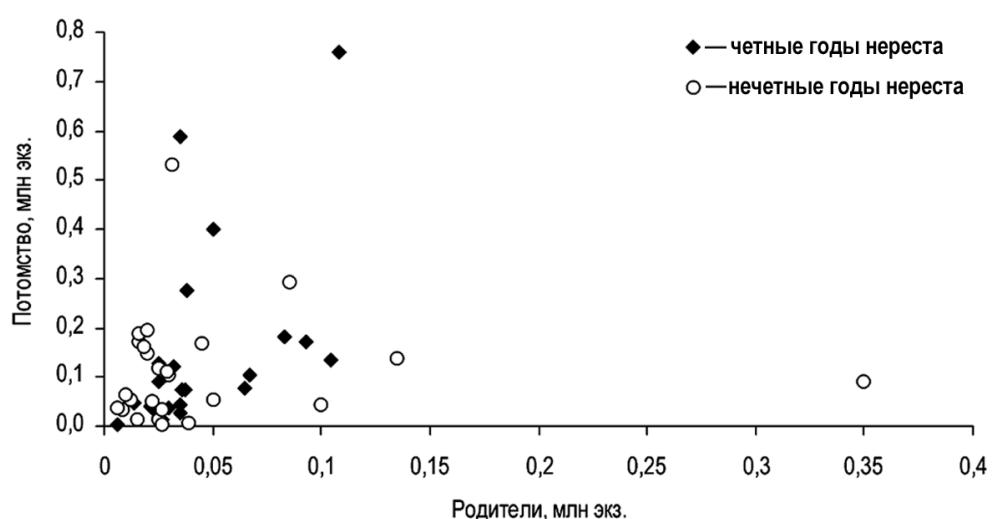


Рис. 11. Соотношение между численностью родителей и потомством кеты в бассейне р. Большая.

С 1992 г. и по настоящее время произошло значительное увеличение эффективности воспроизводства в среднем до 7,74 (рис. 12).

Ранее (Шевляков, Заварина, 2004; Заварина, Шевляков, 2004) было показано влияние горбуши на кратность воспроизводства кеты как западного, так и северо-восточного побережий Камчатки. В свете этого было проанализировано влияние горбуши на кратность воспроизводства кеты в бассейне р. Большая.

С 1957 по 1983 гг. численность отнерестившейся горбуши в нечетные годы была выше, чем в четные (рис. 13). В 1984 г. произошла смена доминант, и с 1986 г. численность горбуши на нерестилищах стала выше в четные годы нереста. Нами была рассчитана общая биомас-

са органических веществ, вносимых отнерестившими и погибшими производителями горбуши и кеты. После чего мы проанализировали влияние общей биомассы, вносимой производителями этих лососей на нерестилища р. Большая, на кратность воспроизводства поколений кеты (рис. 14, 15).

Как видно (рис. 15), в общем ряду наблюдений (1957–2003 гг.) связь отсутствует.

Анализируя данные, представленные на рис. 14, мы решили рассмотреть зависимость кратности воспроизводства от биомассы органических веществ по периодам и отдельно в четные и нечетные годы нереста. С 1957 г. до смены доминант у горбуши нами была выявлена подобная зависимость в нечетные годы нереста (1957–

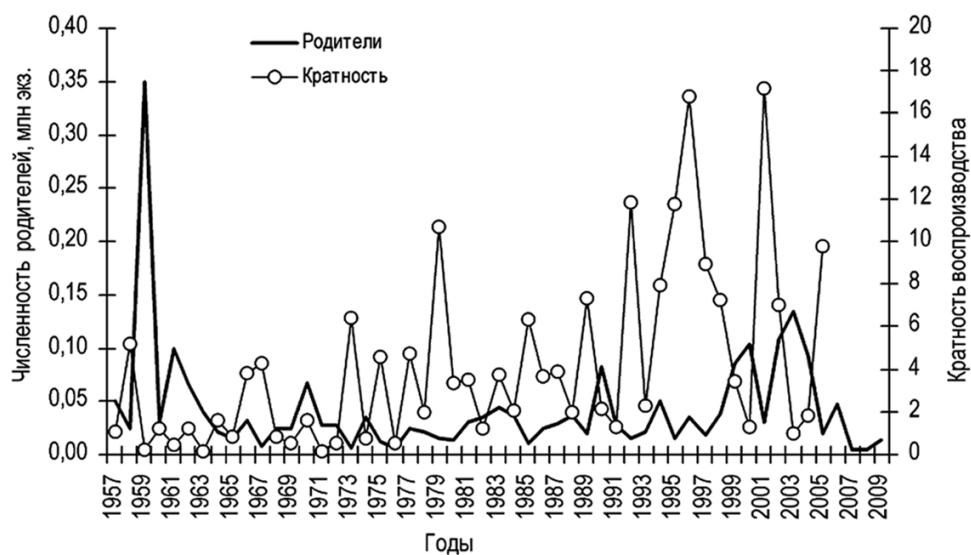


Рис. 12. Кратность воспроизводства поколений кеты р. Большая и численность родителей, млн экз.

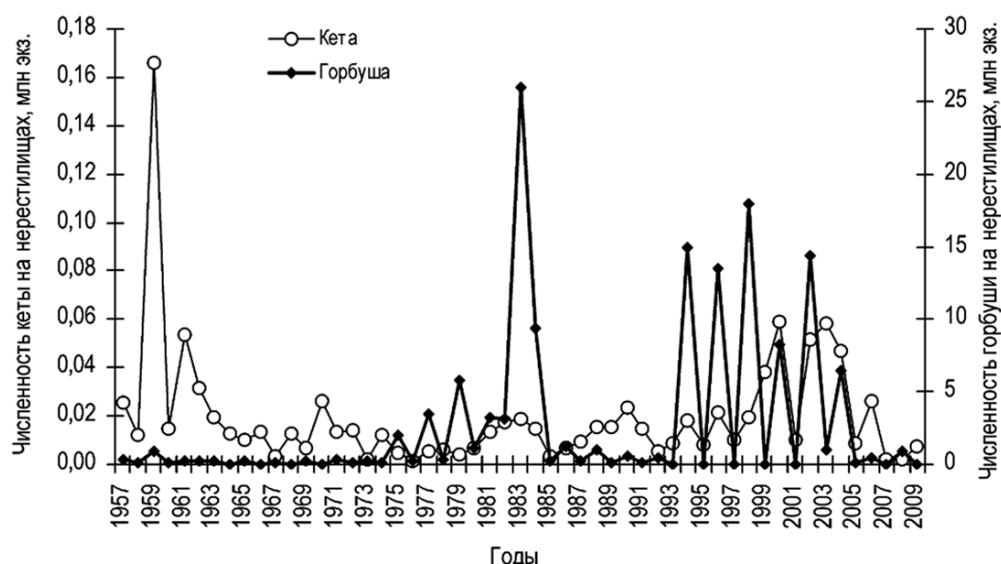


Рис. 13. Численность горбуши и кеты на нерестилищах р. Большая

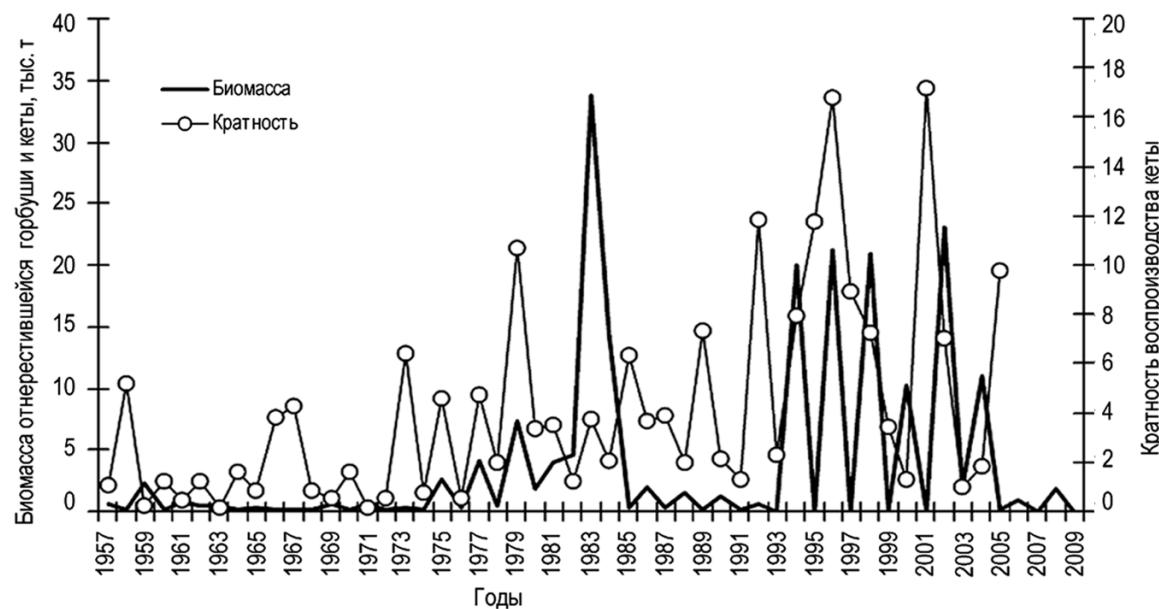


Рис. 14. Общая биомасса отнерестившейся горбуши и кеты (тыс. т) и кратность воспроизводства кеты в бассейне р. Большая

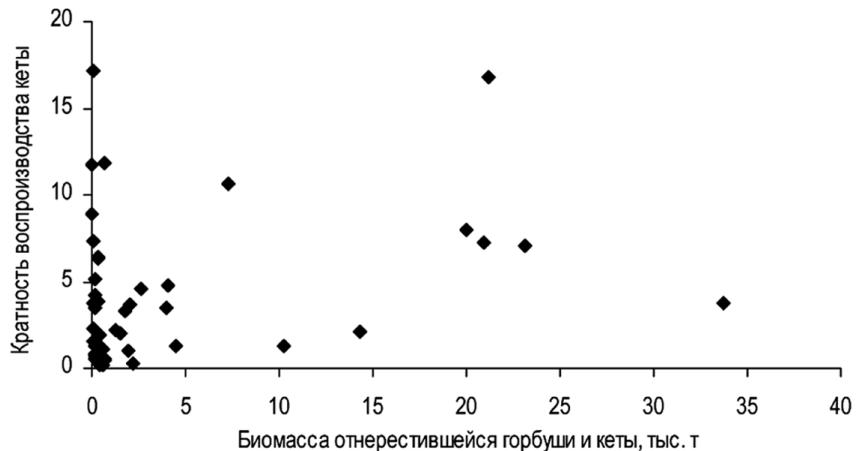


Рис. 15. Зависимость кратности воспроизводства кеты от общей биомассы производителей горбуши и кеты на нерестилищах р. Большая

1981 гг.) ( $r = 0,71$ ), когда численность горбуши на нерестилищах была выше (рис. 16). Биомасса органических веществ в этот период варьировала от 0,16 до 7,25 тыс. т (в среднем 1,84 тыс. т), а кратность воспроизводства кеты изменялась в пределах 0,15–10,66, составляя в среднем 2,89. В четные годы нереста 1958–1978 гг. биомасса органики была гораздо ниже 0,09–0,51 тыс. т (в среднем 0,22 тыс. т), и кратность воспроизводства кеты также была низка — 0,52–5,16, составляя в среднем 1,75. Зависимость между данными показателями не обнаружена (рис. 16).

После смены урожайных поколений горбуши с нечетных лет на четные, в четные годы нереста 1980–2004 гг. биомасса отнерестившейся горбуши и кеты колебалась от 1,28 до 23,12 тыс. т, составляя в среднем 11 тыс. т. Кратность воспроизводства кеты находилась в пределах 1,24–16,82 (в среднем 4,72). Корреляция между данными показателями составляла  $r = 0,68$ . Но зависимость

между этими характеристиками лучше описывается полиноминальной связью (рис. 17).

В нечетные годы, начиная с 1985 г., общая биомасса отнерестившейся горбуши и кеты была на низком уровне — 0,03–0,33 тыс. т (в среднем 0,14 тыс. т). Кратность воспроизводства кеты изменялась от 1,29 до 17,16 и в среднем (7,16) была выше, чем в четные 1980–2004 гг. (4,72) нереста. Однако достоверная зависимость между общей биомассой органических веществ и кратностью воспроизводства кеты в нечетные 1985–2005 гг. отсутствует (рис. 17). По всей видимости, на воспроизводство кеты в эти годы оказывают влияние другие факторы, а которые — предстоит выявить в дальнейших исследованиях.

### Динамика численности поколений

Характер колебаний нерестовых подходов кеты обусловлен динамикой урожайности и темпом созревания поколений. Поколения как повы-

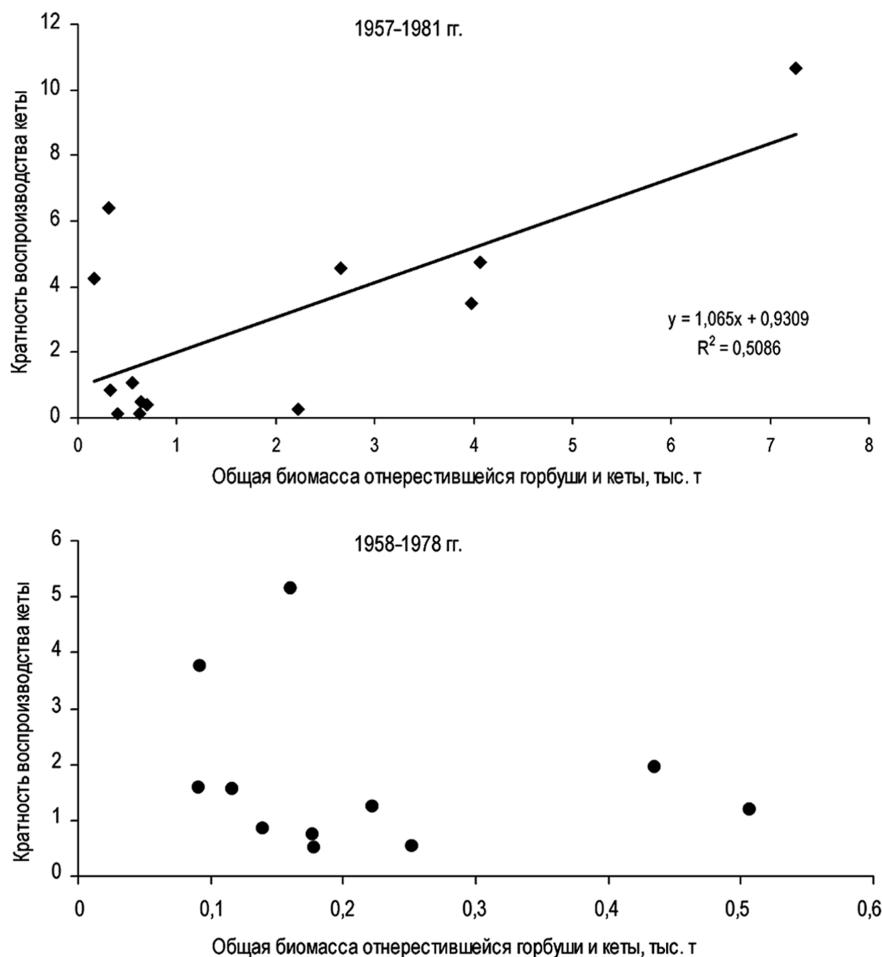


Рис. 16. Зависимость кратности воспроизведения кеты от общей биомассы производителей горбуши и кеты на нерестилищах р. Большая в нечетные 1957–1981 гг. и в четные 1958–1978 гг.

шенной, так и пониженной численности, формируются преимущественно с двух летней периодичностью, которая нарушается в отдельные годы (рис. 10 и 18).

До 1950-х годов годы урожайных поколений кеты р. Большая совпадали с годами урожайных поколений горбуши (нечетные годы), одним из наиболее мощных по численности на Камчатке стад лососей (Николаева, 1980). По данным Е. Т. Николаевой (1980), длительность периодов высокоурожайных и неурожайных поколений кеты из р. Большая составляли примерно десятилетие. Высокоурожайные поколения кеты данного водоема имели место в 1941–1951 гг. Неурожайные — соответственно, с 1952 по 1976 г. (исключение составляет поколение 1955 г. нереста), т. е. неурожайные поколения кеты р. Большая охватили более чем 20-летний период (рис. 10, 18).

До 1971 г. многочисленные поколения кеты приходятся на четные годы (1958, 1962, 1964, 1966, 1970) (рис. 18). Основная часть рыб в эти годы созревала в возрасте 3+. Наиболее многочислен-

ным было поколение от нереста родителей в 1958 г., состоявшее из 0,129 млн рыб. Численность дочернего поколения от нереста родителей 1960 г. понизилась в 3,4 раза, и в последующие четные годы при значительном преобладании особей возраста 3+ наиболее многочисленным было поколение 1970 г. рождения (рис. 10, 18).

В дальнейшем повышенной урожайностью отличались поколения от нереста родителей в нечетные годы — 1977, 1979, 1981 и 1983. При этом в 1977, 1981 гг. доминировали особи возраста 3+, а в 1979 и 1983 гг. — 4+. Наиболее урожайными были поколения, в которых преобладали особи возраста 4+, т. е. 1979 и 1983 гг. нереста, и численность потомства составляла около 0,170 млн рыб, тогда как в поколениях с доминированием рыб возраста 3+ численность потомства не превышала 0,119 млн экз. (рис. 18). В поколениях 1984–1989 гг. рождения при низком уровне воспроизводства (0,035–0,147 млн рыб, соответственно) цикличности в чередовании рыб возраста 3+ и 4+ не наблюдается. С 1992 г. наблюдается четкая

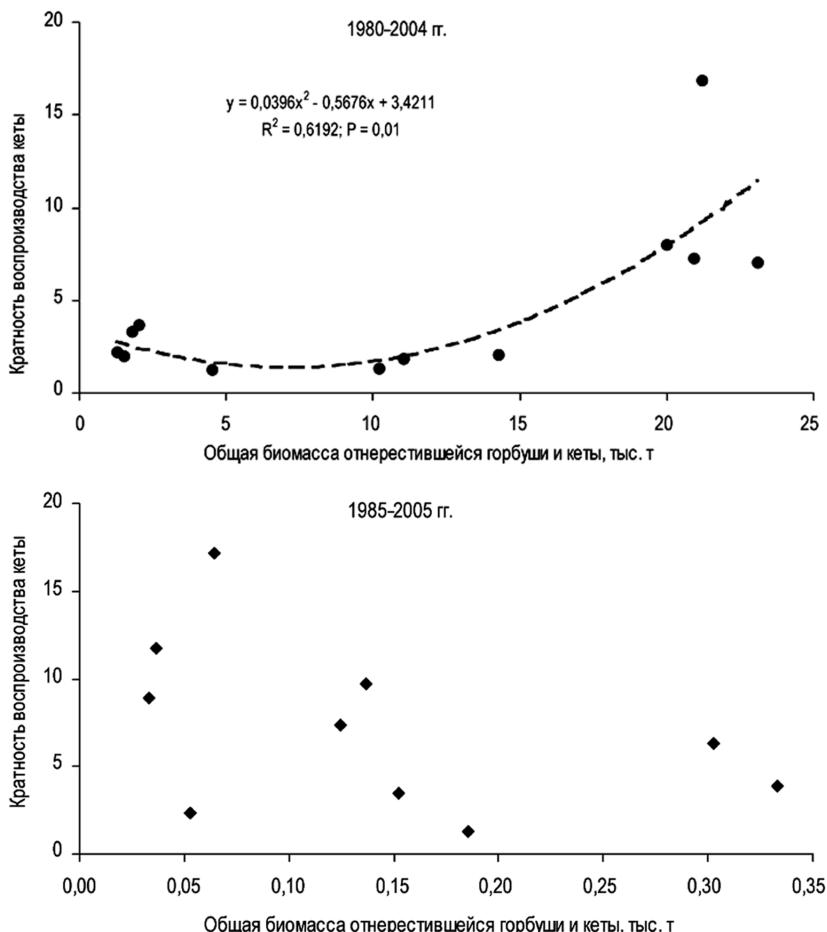


Рис. 17. Зависимость кратности воспроизводства кеты от общей биомассы производителей горбуши и кеты на нерестилищах р. Большая в четные 1980–2004 гг. и в нечетные 1985–2005 гг.

двухлетняя цикличность урожайности поколений с наибольшей численностью потомства в четные годы и доминированием четырехлетней (3+) кеты. С 1998 г. происходит нарушение данной цикличности, и в 2000 г. урожайность резко снижается, увеличиваясь в 2002 г. до максимальной величины в 0,760 млн рыб (рис. 18). Таким образом, у кеты р. Большая в отдельные периоды наблюдается двухлетняя цикличность урожайности поколений.

Как нами было показано выше, на кратность воспроизводства кеты р. Большая в отдельные годы оказывает влияние величина пропуска горбуши на нерестилища этого водоема.

Динамика величины поколений кеты находится в соответствии с периодическими колебаниями численности горбуши (рис. 19).

Начиная с 1957 г., численность камчатской горбуши как восточного, так и западного побережья была выше в нечетные годы. Колебания численности поколений кеты западного побережья четко соответствовали колебаниям численности горбуши вплоть до 1983–1984 годов, т. е. до смены у

последней доминирующих поколений. После смены доминант у горбуши ее нечетная линия воспроизводства находилась в депрессии, а четная — продолжительный период (до начала 90-х гг.) сохраняла относительно низкий уровень численности. После этого последовало резкое увеличение запасов горбуши четной линии воспроизводства. Сходным образом проявлялись колебания и в динамике численности кеты. Сначала низкий уровень ее численности соответствовал таковому горбуши, затем произошло такое же резкое наращивание запасов (Шевляков, Заварина, 2004). Подобная картина наблюдается и в бассейне р. Большая (рис. 19).

Смена доминант горбуши четных и нечетных лет повлекла перестройку динамики численности у кеты. Причем эта смена у горбуши, как у вида с одним возрастом полового созревания, прошла фактически в течение 1–2 лет, в то время как у кеты с ее сложным возрастным составом перестройка заняла более 7 лет (до 1991 г.). После этого у кеты цикличность в урожайности поколений восстановилась. А поскольку кета р. Большая со-

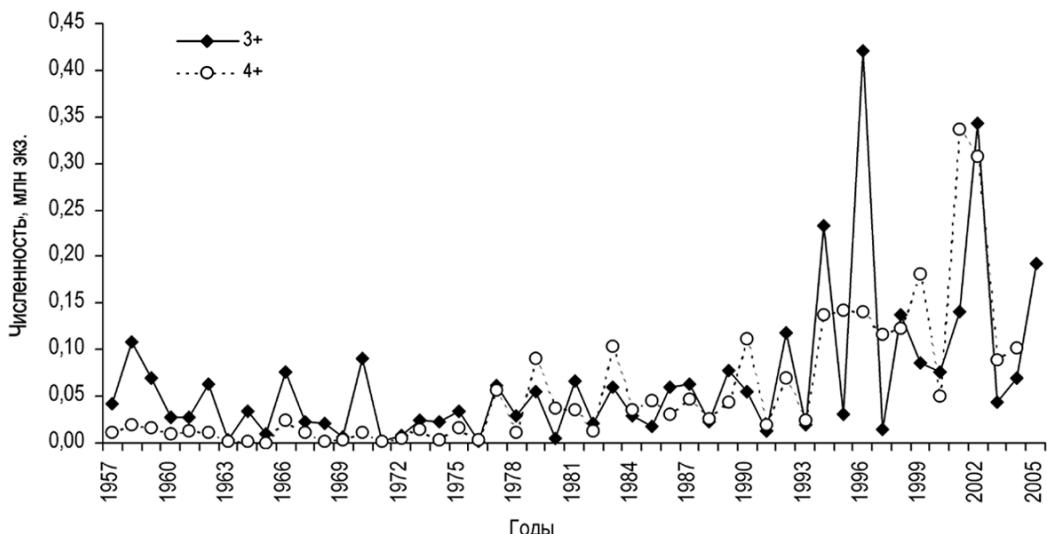


Рис. 18. Численность потомства кеты в возрасте 3+ и 4+ в бассейне р. Большая (численность потомства 2004 г. представлена без рыб возраста 5+, 2005 г. без рыб возраста 4+ и 5+)

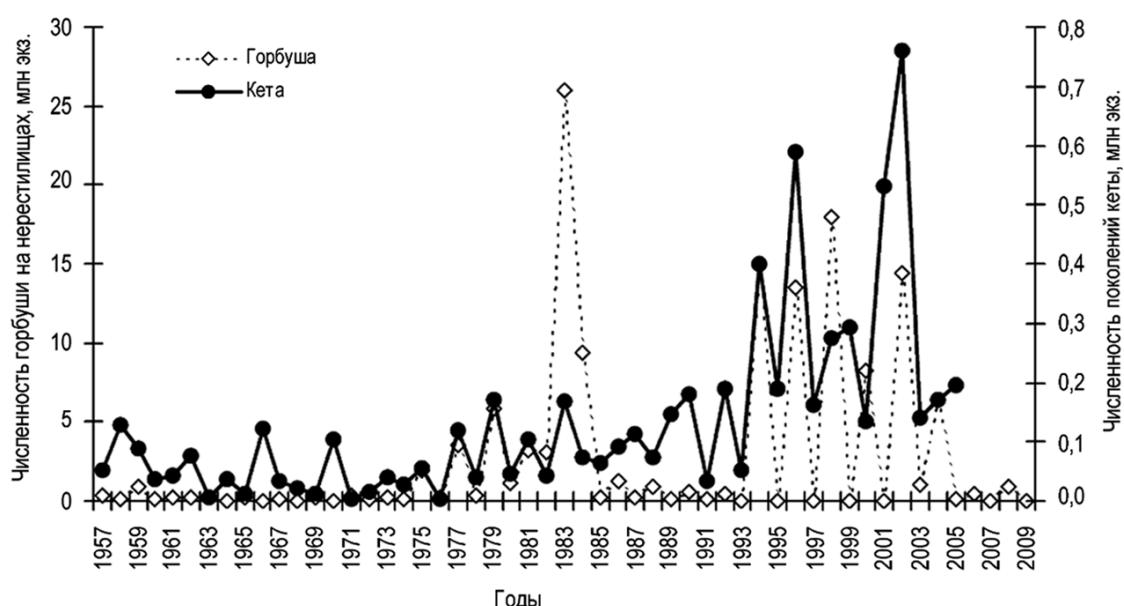


Рис. 19. Численность производителей горбуши на нерестилищах (млн экз.) р. Большая и численность поколений кеты (млн экз.) тех же лет нереста

зревает в основном в возрасте четырех и пяти лет (3+ и 4+), то цикличность воспроизведения в уло-вах нивелируется подходом урожайного поколения, которое определяет численность стад в течение двух смежных лет возврата.

Таким образом, можно заключить, что динамика численности у кеты и горбуши изменяется однонаправленно, двухлетняя цикличность подходов кеты определяется влиянием высокоурожайных и неурожайных подходов горбуши, многочисленной в четные годы на западном побережье Камчатки и соответственно в бассейне р. Большая.

Теснота связи между численностью горбуши на нерестилищах и численностью поколений кеты этих же лет нереста из бассейна р. Большая за-

весь период наблюдений находится на среднем уровне, коэффициент корреляции  $r = 0,53$ . Однако в нечетные годы нереста с 1957 по 1981 гг. теснота связи достигает довольно высокого уровня, коэффициент корреляции  $r = 0,92$  (рис. 20).

В четные 1958–1978 гг. подобная связь отсутствует ( $r = -0,26$ ). Отсутствие зависимости численности поколений кеты от количества отнерестившейся горбуши отмечено и в нечетные 1985–2001 гг. ( $r = -0,20$ ). В эти годы численность горбуши на нерестилищах р. Большая составляла около 0,013–0,298 млн рыб в первый период и 0,007–0,222 млн экз. во второй период, что несравненно ниже, чем в нечетные 1957–1981 гг. (0,100–5,850 млн рыб). После смены доминант у горбу-

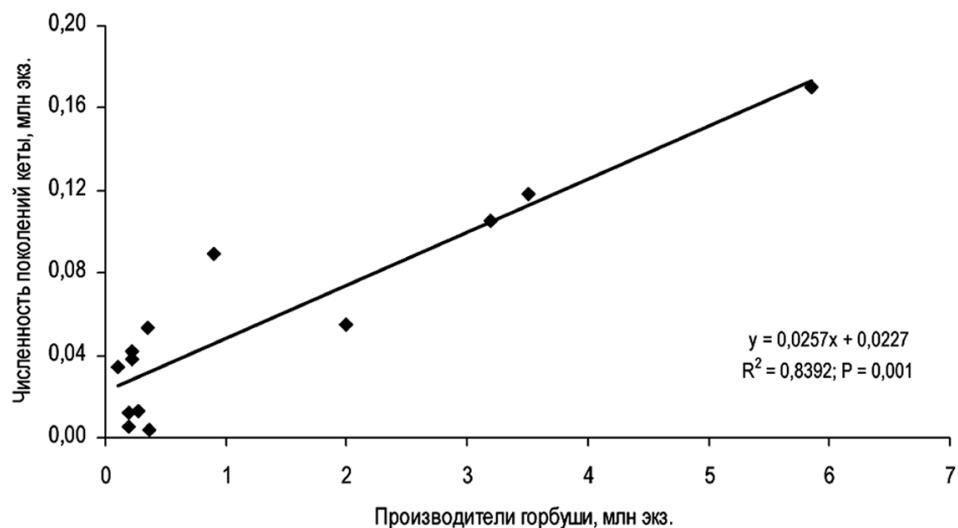


Рис. 20. Зависимость численности поколений кеты от численности производителей горбуши на нерестилищах р. Большая, млн экз., в нечетные 1957–1981 гг.

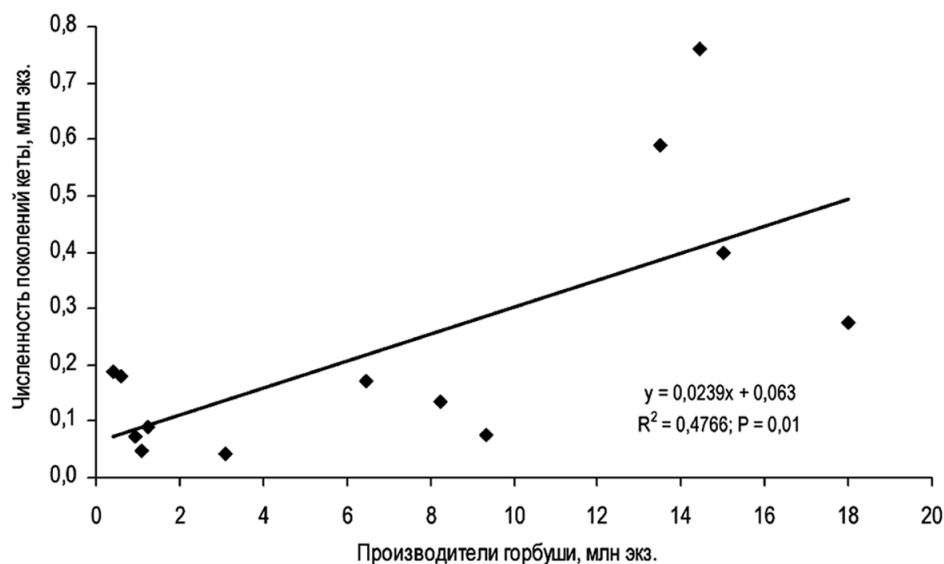


Рис. 21. Зависимость численности поколений кеты от численности производителей горбуши на нерестилищах р. Большая, млн экз., в четные 1980–2004 гг.

ши, в четные годы, начиная с 1980 по 2004 гг., численность горбуши на нерестилищах достигает 0,433–18,000 млн рыб, и теснота связи между ней и численностью поколений кеты составляет 0,69 (рис. 21).

Как было показано выше (рис. 16, 17), в отдельные периоды кратность воспроизводства кеты связана с биомассой отнерестившихся производителей горбуши и кеты, а значит и с численностью горбуши на нерестилищах. Как правило, это годы, когда количество горбуши на нерестилищах р. Большая достаточно велико.

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

Мы полагаем, что подобная связь обусловлена повышением продуктивности камчатских олиготрофных речных экосистем в результате внесения в трофические цепи органических соединений после разложения отнерестившейся и погибшей горбуши. Косвенное влияние последней на динамику численности поколений кеты может проявляться через пищевую обеспеченность молоди в пресноводный период жизни.

Нерест большого количества лососей, а следовательно, внесение большого количества фосфора, способствует лучшему развитию бентосных организмов, что и повышает пищевую обеспеченность молоди лососей в пресноводный период жизни, что подтверждено рядом опубликованных работ (Введенская и др., 2006; Введенская, Травина, 2007, 2008).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Запасы кеты в бассейне р. Большая в течение 70-летнего периода значительно менялись. Кета этого водоема испытывала воздействие климатических факторов, японского морского промысла. Помимо этого, на численность подходовоказал влияние высокий уровень эксплуатации отечественного промысла, а в последнее время — и нелегального браконьерского. Поэтому в настоящее время при наблюдаемом росте уловов заполнениенерестилищ не растет и остается на среднемноголетнем уровне.

Значения показателя кратности воспроизводства кеты р. Большая различаются по годам в 123 раза (0,14–17,16). На его величину оказывает влияние общая биомасса отнерестившейся кеты и урожайных поколений горбуши. Достоверная зависимость между кратностью воспроизводства кеты и общей биомассой отнерестившихся лососей была выявлена в нечетные годы нереста с 1957 по 1981 гг. ( $r = 0,71$ ). После смены урожайных поколений горбуши с нечетных лет на четные подобная связь обнаружена в четные годы нереста с 1980 по 2004 гг. ( $r = 0,68$ ).

Динамика величины поколений кеты р. Большая находится в соответствии с периодическими колебаниями численности горбуши, нерестующей в год нереста родительского стада кеты. Теснота связи между численностью горбуши на нерестилищах и численностью поколений кеты этих же лет нереста из бассейна р. Большая за весь период наблюдений находится на среднем уровне ( $r = 0,53$ ). Однако в нечетные годы нереста с 1957 по 1981 гг. теснота связи была высока ( $r = 0,92$ ). С 1980 по 2004 гг в четные годы также наблюдается подобная зависимость между численностью горбуши на нерестилищах и численностью поколений кеты (0,69).

Изменения численности нерестовых подходов кеты в бассейне р. Большая сопровождались и изменением биологической структуры данного стада кеты. За исследуемый 70-летний период возрастная и половая структура кеты р. Большая претерпела весьма существенные изменения. В период 1940–1960-х гг. доля рано созревающих рыб (2+ и 3+) постепенно увеличивалась, а доля рыб старших возрастных групп (4+ и 5+) снижалась. С начала 1970-х и в последующие годы наблюдается снижение относительной численности рыб младших возрастных групп (2+, 3+) и увеличение количества особей старшего возраста (4+, 5+, 6+). 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.

Наименьшие значения длины и массы кеты отмечены в 40–50-е годы, наибольшие — в 70–80-е гг. В дальнейшем данные показатели показывают тенденцию к снижению, и в настоящее время длина и масса кеты находятся примерно на среднемноголетнем уровне. Аналогичные изменения характерны и для средней абсолютной плодовитости.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Введенская Т.Л., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2006. Гидрохимическая характеристика реки Большая (Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 8. С. 159–165.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2007. Значение бентосных беспозвоночных в формировании структуры дрифта в реках Западной Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 9. С. 40–49.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2008. Условия обитания молоди лососей в реке Большая (Западная Камчатка) // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Тез. докл. 3-й Всерос. науч. конф. (Пущино, 28 января – 1 февраля 2008 г.). Пущино. С. 29–32.
- Заварина Л.О. 1997. О состоянии запасов кеты р. Большой // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов: Тез. докл. конф. молодых ученых (Владивосток, 27–29 мая 1997 г.). Владивосток: ТИНРО-центр. С. 106–107.
- Заварина Л.О. 2003. Биологическая структура кеты *Oncorhynchus keta* северо-восточного побережья Камчатки // Чтения памяти В.Я. Леванидова. (Владивосток, 19–21 марта 2003 г.). Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 531–540.
- Заварина Л.О. 2006. Об изменении биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на северо-восточном побережье Камчатки // Тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 146. С. 211–226.
- Заварина Л.О. 2008. Биология и динамика численности кеты (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 25 с.

- Заварина Л.О. 2009. Тенденции изменения численности кеты р. Большой (Юго-Западная Камчатка) и динамика ее биологических показателей // Мат-лы X науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». (Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2009 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 76–79.
- Заварина Л.О., Шевляков Е.А. 2004. Возможный механизм формирования цикличности урожайных поколений кеты на северо-восточном побережье Камчатки // Мат-лы V науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». (Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 52–55.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2004. Анализ эффективности работы камчатских лососевых рыболовных заводов // Вопр. рыболовства. Т. 5. № 2 (18). С. 328–361.
- Запорожец О.М., Шевляков Е.А., Запорожец Г.В., Антонов Н.П. 2007. Возможности использования данных о нелегальном вылове тихоокеанских лососей для реальной оценки их запасов // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3 (31). С. 471–483.
- Кляшторин Л.Б. 2000. Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыб. хоз-во. №. 4 С. 32–34.
- 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.
- Николаева Е.Т. 1980. О динамике численности крупных стад кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 3. С. 452–463.
- Николаева Е.Т. 1983. Промысловое использование крупных группировок дальневосточной кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в прибрежных водах и открытом море // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М: Наука. С. 114–123.
- Николаева Е.Т. 1988. Закономерности динамики численности кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) бассейна р. Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 26 с.
- Остроумов А.Г. 2005. Максимальная промысловая и общая рыбопродуктивность внутренних водоемов Камчатской области // Вопр. географии Камчатки. Вып. 11. С. 40–43.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Смирнов А.Г. 1947. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 25. С. 33–51.
- Шевляков Е.А., Заварина Л.О. 2004. Об особенностях динамики численности и методиках прогнозирования запасов кеты 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.
- Clutter R.I., Whitesel L.E. 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales. INPFC Bull. № 9, 159 p.
- Radchenko V.I. 1998. Historical Trends of Fisheries and Stock Condition of Pacific Salmon in Russia // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. № 1. P. 28–37.