

УДК 597.553.2

Г.В.Запорожец
(КамчатНИРО, г. Петропавловск-Камчатский)

**ИССЛЕДОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК
И СТРУКТУРЫ НЕРЕСТОВОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИЙ КЕТЫ
ЕСТЕСТВЕННОГО И ЗАВОДСКОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА
Р. ПАРАТУНКА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)**

Исследованы некоторые биологические характеристики кеты, возвращающейся на нерест в р. Паратунка (восточная Камчатка) в период 1992–2005 гг. Отмечено временное увеличение численности производителей, связанное с высокими возвратами заводских производителей. Выявлено постоянное доминирование самцов над самками из-за браконьерского изъятия последних. Основной вклад в возрастную структуру стада кеты р. Паратунка вносят по очереди две группы — 0.3 и 0.4, — в которых постепенно увеличиваются размеры производителей. Проведена идентификация происхождения кеты на основе анализа структуры чешуи, выявившая увеличение доли заводских производителей вплоть до 81 %. Отмечено снижение возраста возврата и уменьшение размеров и массы заводских производителей в отдельные годы. Коэффициенты возврата заводской кеты непосредственно к Паратунскому ЛРЗ показывают ежегодное чередование поколений выпуска по степени выживаемости.

Zapozhzhets G.V. Studies on biological parameters and escapement structure of wild and hatchery chum salmon populations in the Paratunka River (east Kamchatka) // *Izv. TINRO.* — 2006. — Vol. 146. — P. 86–102.

Biological parameters of chum salmon returning for spawn to the Paratunka River (east Kamchatka) have been studied for the period 1992–2005. The chum salmon abundance decreased in the Paratunka River until 1998, then increased in 1999 and 2003, mostly because of mass returns of hatchery reared fish. Recently the abundance decreased again. Two age groups (0.3 and 0.4) make principle contribution (up to 98 %) to the total stock of chum salmon in the Paratunka River, dominating in turn: a tendency to the average age increasing is revealed. Weight, length and fecundity of the spawners have oscillatory dynamics for both dominant age groups. Identification of chum salmon, carried out on the base of scale structure analysis, has revealed an increase of the share of hatchery fish after 1996 from 45 to 81 %. The hatchery fish observed in natural spawning grounds, as well, where its share was 17–44 %. However, low return of hatchery reared fish and decreasing of its size and weight were ascertained in particular years. Coefficients of return of the hatchery reared chum salmon to the Paratunsky Salmon Hatchery alternated from year to year that obviously depended on survival of generations.

Река Паратунка, расположенная на юго-восточном побережье Камчатки, берет начало в предгорьях сопки Вилючинской и Горелой и впадает в Авачинскую губу (рис. 1). Несмотря на близость р. Паратунка к областному центру —

г. Петропавловск-Камчатский, — сведений о численности и биологии производителей лососей в ней относительно немного, в основном это данные по нерке Паратунских озер (Крохин, Крогиус, 1936; Крогиус, Крохин, 1948, 1957; Крогиус и др., 1969; Погодаев, 1990) и по кижучу (Грибанов, 1948).



Рис. 1. Карта бассейна р. Паратунка
Fig. 1. The map of the Paratunka River basin

В этом районе, одном из наиболее населенных районов Камчатки, хорошо развита сеть дорог и процветает браконьерство (Погодаев, 1999; Запорожец, Запорожец, 2003а).

В бассейне р. Паратунка расположен Паратунский лососевый рыболовный завод (ЛРЗ), который выпускает с 1993 г. до 20 млн экз. и более молоди лососей (в основном — кеты) в приток р. Паратунка — ручей Трезубец. Для закладки икры на инкубацию на ЛРЗ сотрудники завода отлавливают в реке большое количество производителей, изымая их таким образом из процесса естественного воспроизводства.

Бассейн Авачинской губы является относительно важным промысловым районом, где уловы лососей, например, в 1997 г. превышали 900 т. В целом здесь сложилась весьма интересная ситуация, которую мы использовали в качестве модели для изучения влияния искусственного воспроизводства на динамику лососевых ресурсов в этом регионе (Zaporozhets, Zaporozhets, 2001, 2003; Запорожец, Запорожец, 2003б, 2004).

Цель настоящей работы — анализ и обобщение данных по динамике биологических характеристик и структуры нерестовой части популяций кеты естественного и заводского воспроизводства в р. Паратунка за период исследований.

В работе использованы материалы, собранные нами в результате ихтиологических съемок в бассейне р. Паратунка в 1992–2005 гг. (11236 экз. рыб).

В ходе регулярных ихтиологических съемок в среднем течении р. Паратунка для сбора материалов 2 раза в неделю с июня по ноябрь проводили контрольный лов плавной сетью длиной 30 м в строго определенном месте. Этот плес (длиной ≈ 2 км), расположенный выше впадения р. Хайковой, назван нами «стандартным» участком, а работа — «стандартной» съемкой. При заметах измеряли уровень и температуру воды в реке (в начале «стандартного» участка). В уловах описывали видовой состав, рыб измеряли, взвешивали, определяли пол, массу гонад, среднюю массу икринок, отбирали пробы чешуи и рассчитывали плодовитость самок.

В период нерестового хода отлавливали производителей плавной сетью и на других участках реки. На нерестилищах собирали мертвых рыб. Живых производителей отлавливали там же для определения соотношения полов и после измерения и отбора проб чешуи отпускали обратно в реку. На Паратунском ЛРЗ и на его рыболовных станах производили биологический анализ взрослых особей.

Чешую отбирали в месте, которое рекомендовано Северо-Тихоокеанской Комиссией по анадромным видам рыб — NPAFC (Knudsen, 1985; Davis et al., 1990) — выше боковой линии между спинным и жировым плавниками. Для обозначения возраста лососей использовали европейскую систему исчисления возраста (Коо, 1962; Pacific salmon life histories, 1991).

Производителей дифференцировали на заводских и диких на основе математического анализа структуры чешуи, с использованием цифрового измерительного комплекса (Запорожец, Запорожец, 2000).

Результаты исследований обработаны с помощью прикладных программ STATISTICA и Excel.

Многолетняя динамика хода

Кета является одним из основных (а в отдельные годы — доминирующих) видов в р. Паратунка, наряду с неркой и горбушей. Доля ее в наших общих уловах колебалась от 10 % (в 1997 г.) до 60 % (в 2002 г.). В качестве характерного примера приведем динамику хода производителей кеты в 1996 г. (рис. 2).

Продолжительность хода производителей кеты в среднем течении р. Паратунка обычно составляет около двух с половиной месяцев. Гонцы кеты (крупные самцы старшего возраста) появляются на этом участке в первых числах июля, когда температура воды в реке поднимается выше 6 °С. Самки всегда начинают идти на нерест позже самцов и позже заканчивают. Пик первой «волны» хода приходится на конец июля — начало августа, а второй — на середину или вторую половину августа. Вода в реке к этому времени прогревается до 8–9 °С. К началу сентября массовый ход кеты в среднем течении заканчивается, а к концу месяца, когда температура воды опять падает до 6 °С и ниже, кету можно поймать только существенно выше по течению реки — в районе ее верхних нерестилищ.

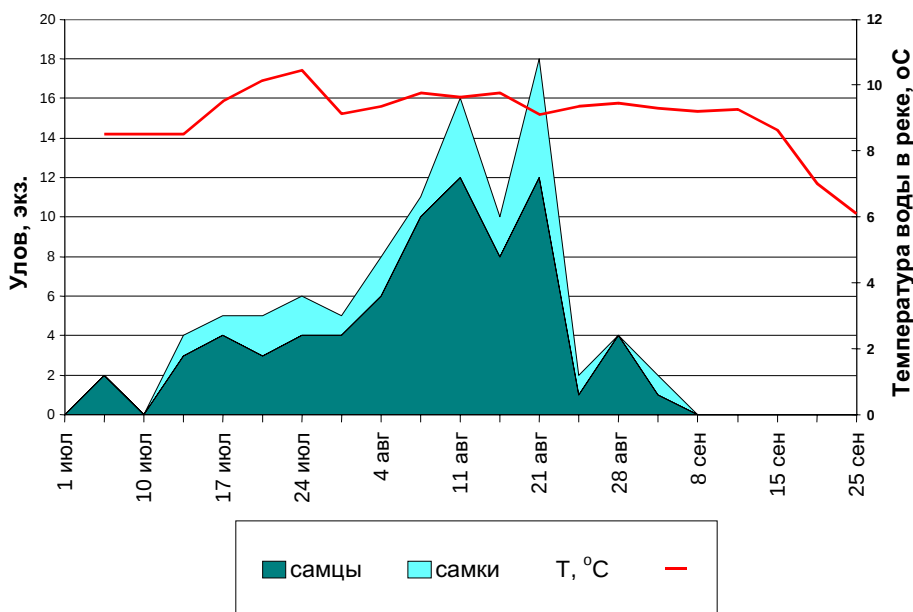


Рис. 2. Нерестовый ход самок и самцов кеты в среднем течении р. Паратунка (на «стандартном» участке) в 1996 г.

Fig. 2. The spawning run of male and female chum salmon in the mediate reaches of the Paratunka River (in a standard plot) in 1996

Аномальным был 1998 г. Июнь стоял жаркий, высокого весеннего половодья, характерного для р. Паратунка, не наблюдалось, уровень воды в реке и летом был очень низок. В начале июля вода уже прогрелась до 8,5 °С, а затем поднималась до 11,0 °С. В течение этого года на «стандартном» участке было поймано за сезон менее 100 производителей кеты, причем последний экземпляр — в самом начале сентября. Отметим, что в 1998 г. нерки и горбуши также было мало. Можно предположить, что часть этих рыб так и не зашла в р. Паратунка, уйдя на север (такие примеры известны: Пустовойт, 1994), а часть была выловлена на мелководье рыбаками и браконьерами.

Противоположную аномалию наблюдали в 2005 г. Половодье было высоким и продолжительным, уровень воды спал только в сентябре, а в верховьях летнего меженя так и не было. Это значительно затруднило поиск рыб на нерестилищах.

В целом, судя по нашим данным динамики промысловых усилий (рис. 3), можно отметить снижение численности кеты вплоть до 1998 г., затем увеличение лососей этого вида в 1999 г. и в 2003 г., связанное преимущественно с высокими возвратами кеты, выращенной на Паратунском ЛРЗ. В последующие годы численность кеты в р. Паратунка снова падала до настоящего времени.

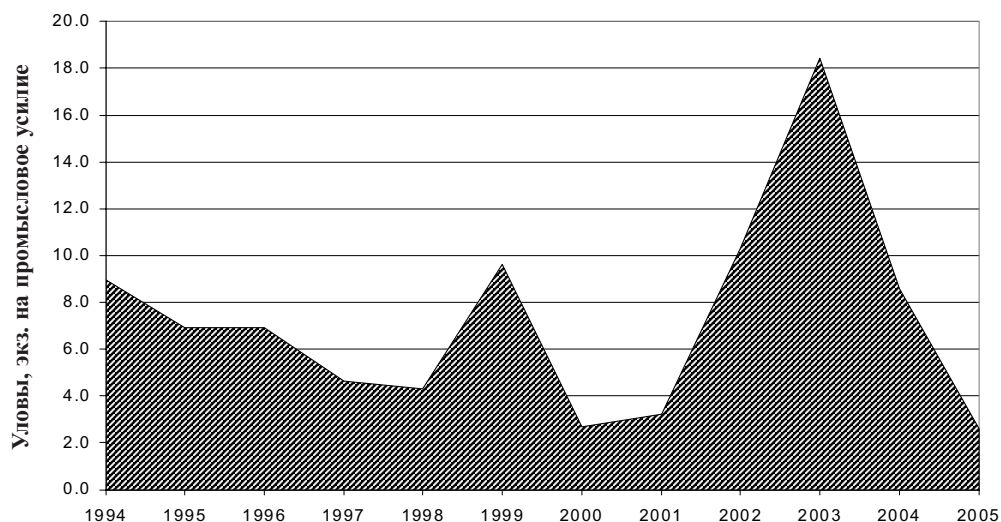


Рис. 3. Уловы кеты в р. Паратунка по данным «стандартных» ихтиологических съемок 1994–2005 гг.

Fig. 3. The catches of chum salmon in the Paratunka River on the data of standard fish biology surveys in 1994–2005

Соотношение самцы/самки

Обзор данных, полученных за период наших исследований, позволяет отметить постоянное численное превосходство самцов над самками в среднем течении реки (рис. 4).

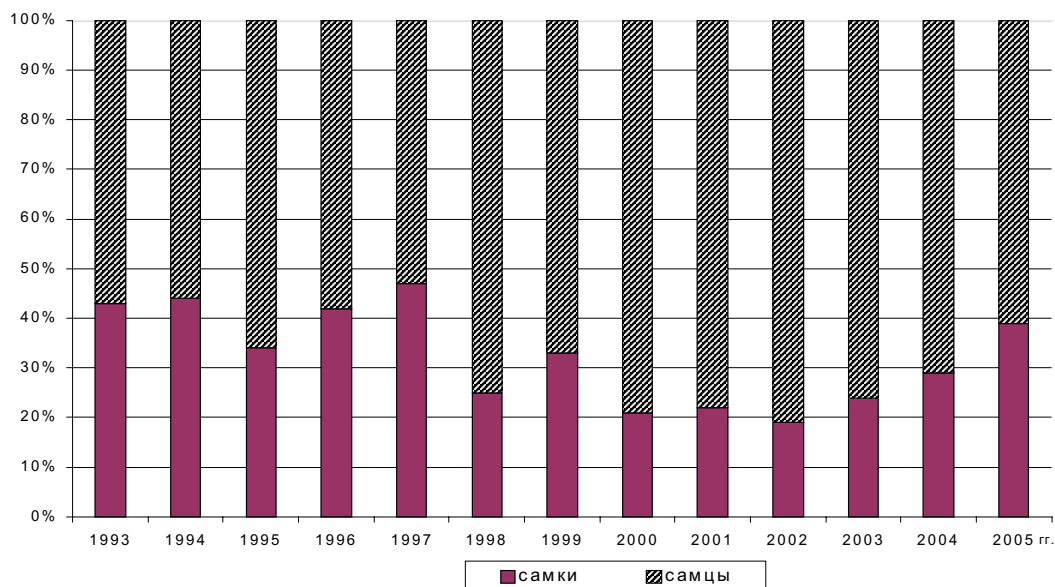


Рис. 4. Соотношение самцы/самки в среднем течении р. Паратунка в 1993–2005 гг.

Fig. 4. The ratio males/females in the mediate reaches of the Paratunka River in 1993–2005

Доля самцов в уловах претерпевает значительные колебания (от 53 до 81 %), причем тесной связи с численностью рыб не наблюдается. Преобладание самцов, несомненно, обусловлено влиянием браконьерства, поскольку таких производителей в брачном наряде как малоценную добычу просто выкидывают из

сеток, а самок забирают из-за икры. В устье реки соотношение самцы/самки в целом за весь период хода обычно близко к 1, а по мере продвижения к верховьям оно изменяется. Так, уже в среднем течении на одну самку может приходиться до 4 самцов и более. Дальнейшее уменьшение доли самок можно наблюдать у Паратунского ЛРЗ и на естественных нерестилищах лососей (рис. 5, 6).

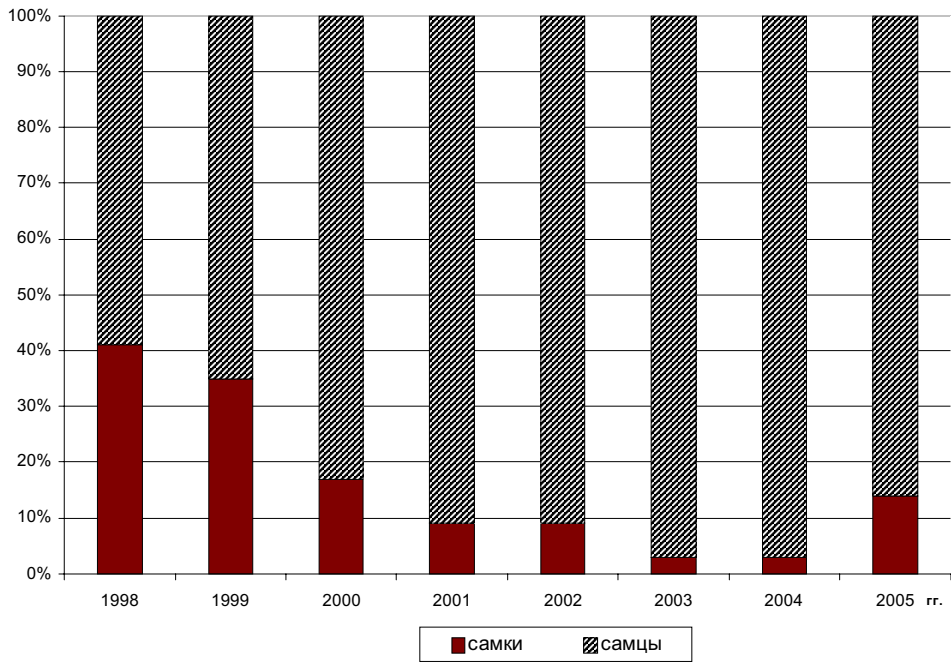


Рис. 5. Соотношение самцы/самки в ручье Трезубец у Паратунского ЛРЗ в 1998–2005 гг.

Fig. 5. The ratio males/females in the Trezubets Brook near the Paratunsky Salmon Hatchery in 1998–2005

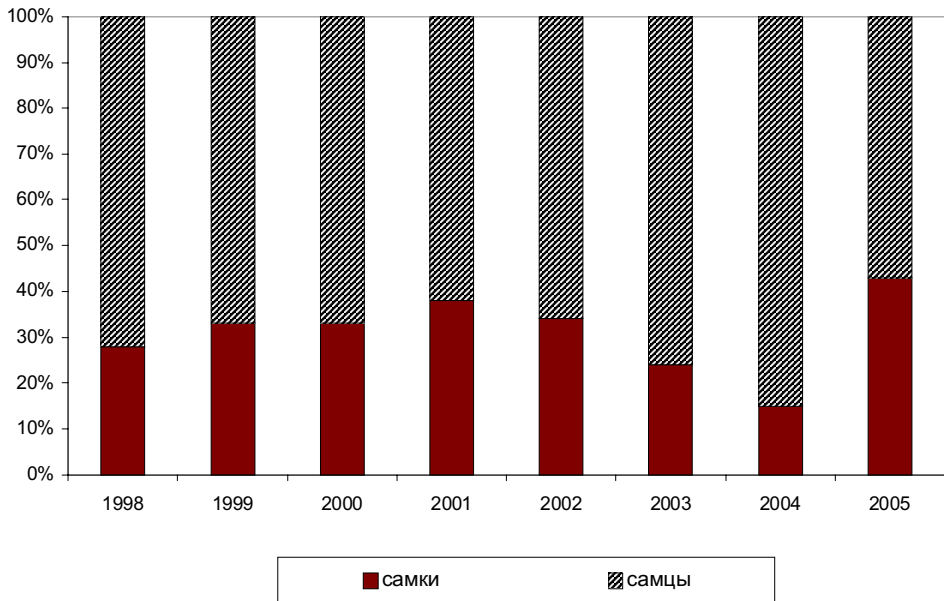


Рис. 6. Соотношение самцы/самки на нерестилищах р. Паратунка в 1998–2005 гг.

Fig. 6. The ratio males/females on spawning sets of the Paratunka River in 1998–2005

Информация об изменении соотношения самцы/самки на пути миграции производителей к нерестилищам служит опорной базой для вычисления браконьерского изъятия лососей на разных участках реки (Запорожец, Запорожец, 2003а). Определение количества отнерестовавших самок может значительно повысить точность прогноза численности дочернего поколения. Для этого необходимы данные не только о заполнении нерестилищ, но и о соотношении там полов и доле изъятых браконьерами самок.

Некоторое улучшение соотношения самцы/самки в 2005 г. можно объяснить, во-первых, высоким и длительным половодьем, которое не позволило браконьерам достаточно эффективно отлавливать самок в верхних биотопах; во-вторых, в связи с малыми подходами лососей переносом пресса рыболовства (в том числе и незаконного) преимущественно в устьевую и эстуарную зоны реки, где селективность отбора самок ниже, чем вверх.

Возрастная структура стада кеты

Известно, что возраст идущей на нерест кеты не только колеблется в течение хода, но и претерпевает значительные изменения год от года (Salo, 1991; Каев, 2003). Наши данные подтверждают это.

Рис. 7 дает представление о динамике изменения среднего возраста созревания кеты р. Паратунка за четырнадцатилетний ряд наблюдений. Колебания этого показателя имеют в основном двухгодичную цикличность. Более протяженные циклы, которые известны, например, для рек Камчатка и Большая (Николаева, 1987, 1992), пока не выявляются. На данном отрезке времени мы видим тенденцию к некоторому увеличению среднего (общего) возраста производителей, характерную и для других районов воспроизводства кеты (Ковтун, 1986; Рослый и др., 1987; Helle, Hoffman, 1994, 1995).

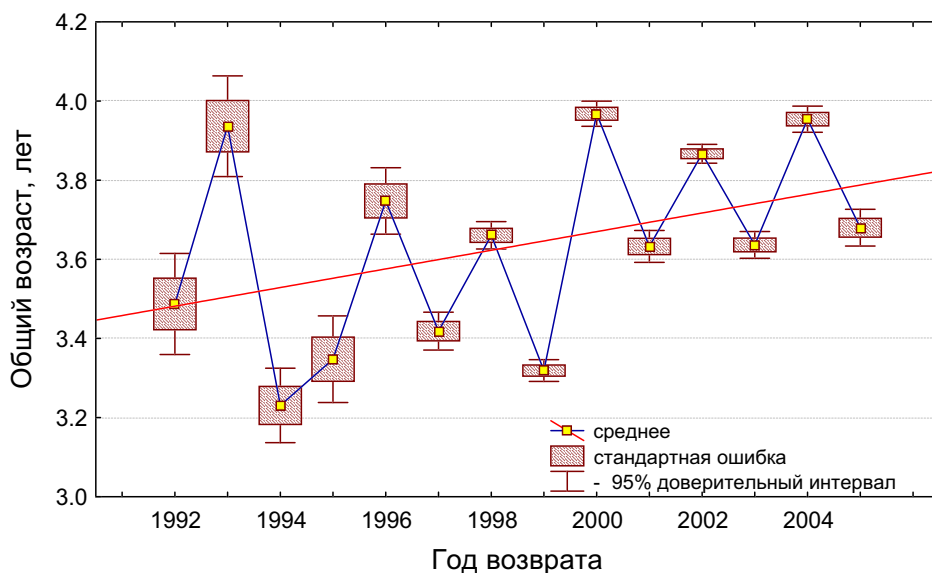


Рис. 7. Статистика изменения общего возраста производителей кеты р. Паратунка в 1992–2005 гг.

Fig. 7. The statistics of the Paratunka River chum salmon total age variations in 1992–2005

Более подробный анализ межгодовых вариаций возрастной структуры кеты р. Паратунка показывает чередование двух доминирующих классов, 0.3 и 0.4, которые и вносят максимальный вклад (до 98 %) в общую возрастную структуру стада (рис. 8).

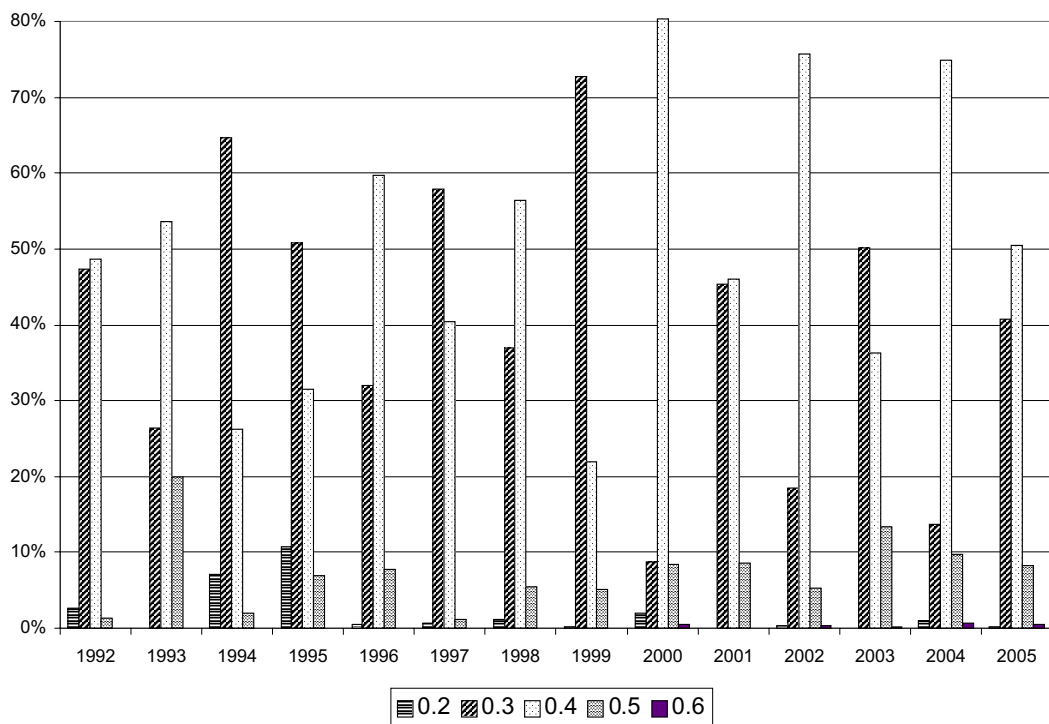


Рис. 8. Гистограммы распределения возрастных классов у производителей кеты р. Паратунка в 1992–2005 гг.

Fig. 8. The histograms of the Paratunka River chum salmon age classes scattering in 1992–2005

Биологические характеристики половых и возрастных групп

Основные характеристики особей (длина, масса и плодовитость) в возрастных и половых группировках совокупной выборки паратунской кеты за период исследований с 1992 по 2005 г. представлены на рис. 9–11, которые достаточно полно отражают динамику этих показателей на этом временном отрезке. Изучение графиков позволяет сделать несколько выводов. Во-первых, явно заметны синхронные изменения длины рыб почти во всех группах, которые нельзя объяснить ни чередованием доминирующих возрастных классов, ни колебаниями численности. Кроме того, наблюдается постепенное увеличение размеров производителей в возрастных группах 0.3 и 0.4. Во-вторых, отметим постепенное увеличение плодовитости самок, возвращающихся в возрасте 0.3, вплоть до 2000 г., что может быть связано с благоприятными условиями нагула в океане в тот период, и последующее снижение этого показателя.

Сведения, приведенные на рис. 9, подтверждают общепризнанные закономерности (Семко, 1954; Николаева, 1974): самцы кеты крупнее одновозрастных самок; размеры (и масса) рыб с возрастом увеличиваются.

Плодовитость самок кеты растет вместе с увеличением их массы, но от возраста она зависит нелинейно: у крупных одноразмерных рыб плодовитость с возрастом уменьшается, а у мелких — наоборот (см. рис. 10).

Для решения ряда практических задач, например расчета ущерба биологическим ресурсам, необходима информация о средних значениях массы производителей и массы гонад самок. Такие данные за период наших исследований представлены на рис. 11.

Пока нет оснований полагать, что имеется какая-то определенная тенденция к явно направленному изменению массы и размеров производителей в целом в популяции кеты р. Паратунка в изученный нами период, отмеченная для некоторых других стад восточно-камчатской кеты (Заварина, 2005).

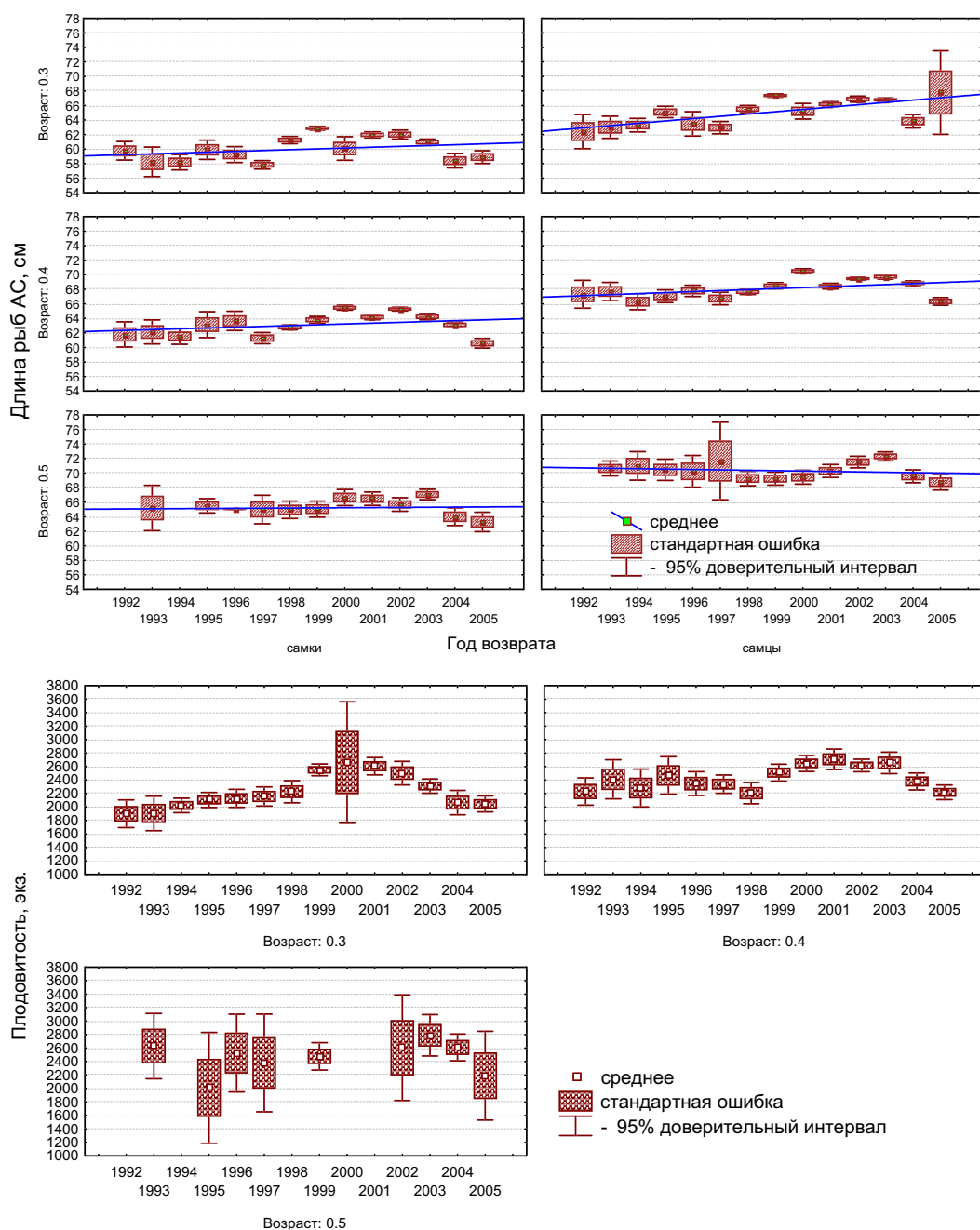


Рис. 9. Статистика изменения размеров и плодовитости кеты р. Паратунка в возрастных группах 0.3–0.5 в 1992–2005 гг.

Fig. 9. The statistics of the length variations and of the Paratunka River chum salmon fecundity in the age groups 0.3–0.5 in 1992–2005

Оценка влияния искусственного разведения кеты на общую численность стада

Первый заметный (но не учтенный) возврат производителей к Паратунскому ЛРЗ наблюдали в 1996 г. В последующем к этому заводу подходило от 3,5 до 52,0 тыс. рыб (табл. 1). Большие возвраты в отдельные годы существенно влияли на общую численность стада кеты.

Рис. 10. Связь плодовитости кеты р. Паратунка с массой самок и их возрастом в период 1992–2005 гг.

Fig. 10. The correlation between the Paratunka River chum salmon fecundity and the weight and the age of females for the period 1992–2005

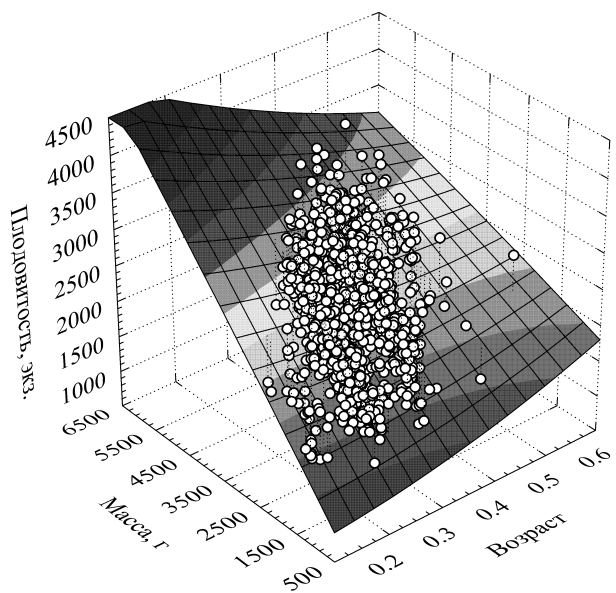


Рис. 11. Динамика массы производителей (А) и массы гонад самок перед нерестом (Б) кеты р. Паратунка в 1992–2005 гг.

Fig. 11. The dynamics of spawners weight (А) and mature female gonad weight (Б) of the Paratunka River chum salmon in 1992–2005

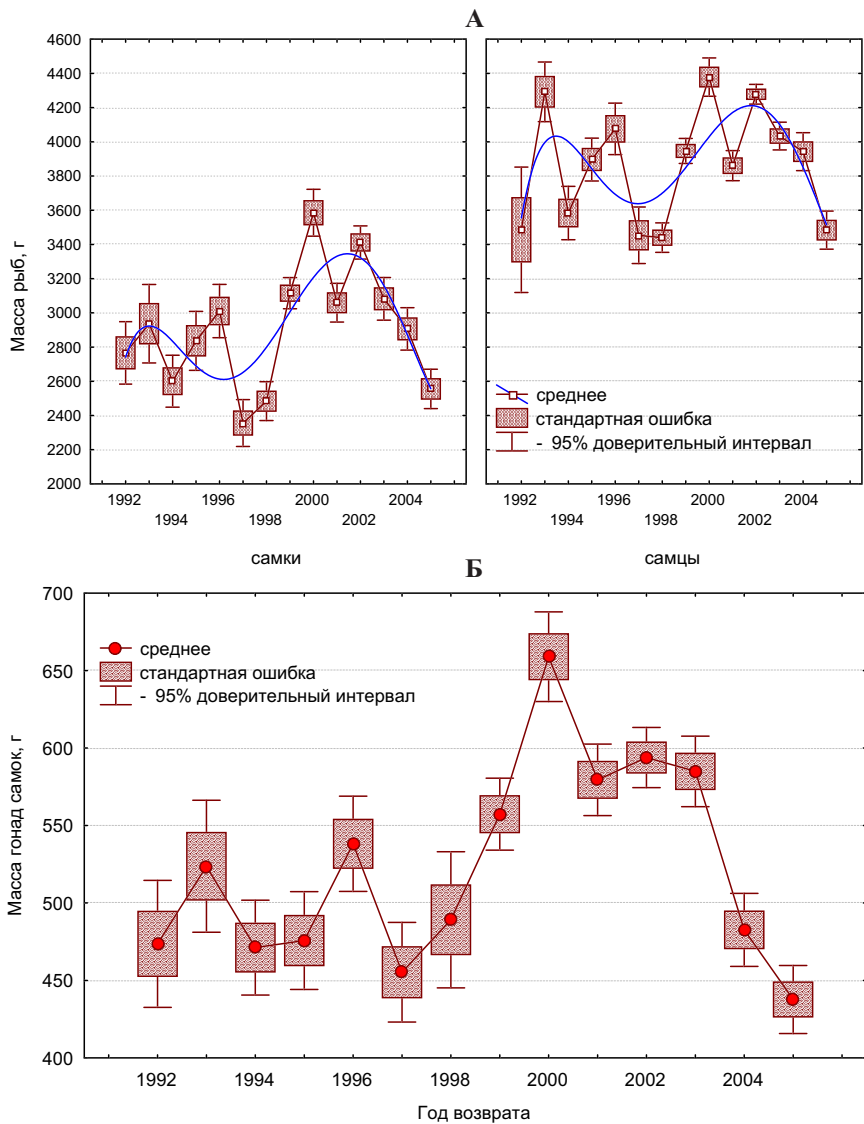


Таблица 1
Возврат производителей кеты на Паратунский ЛРЗ (по данным Севвострыбвода)
Table 1

Chum salmon returns to the Paratunsky Salmon Hatchery
(on the data by Sevvostrybvod)

Год	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
Количество, тыс. экз.	18,4	10,5	37,1	9,8	12,4	36,8	52,1	6,7	3,5

Дискриминантный анализ комплекса параметров чешуи, включающего 15–25 структурных переменных, с высокой достоверностью ($p < 0,0001$) показал, что уже в 1996 г. около 56 % рыб в среднем течении р. Паратунка можно было идентифицировать как имеющих искусственное происхождение (Запорожец, Запорожец, 2000). В 1997 г. в среднем и нижнем течении реки доля заводских рыб составляла 63 % (рис. 12). В последующие годы доля кеты искусственного происхождения в этой реке колебалась от 45 до 81 %.

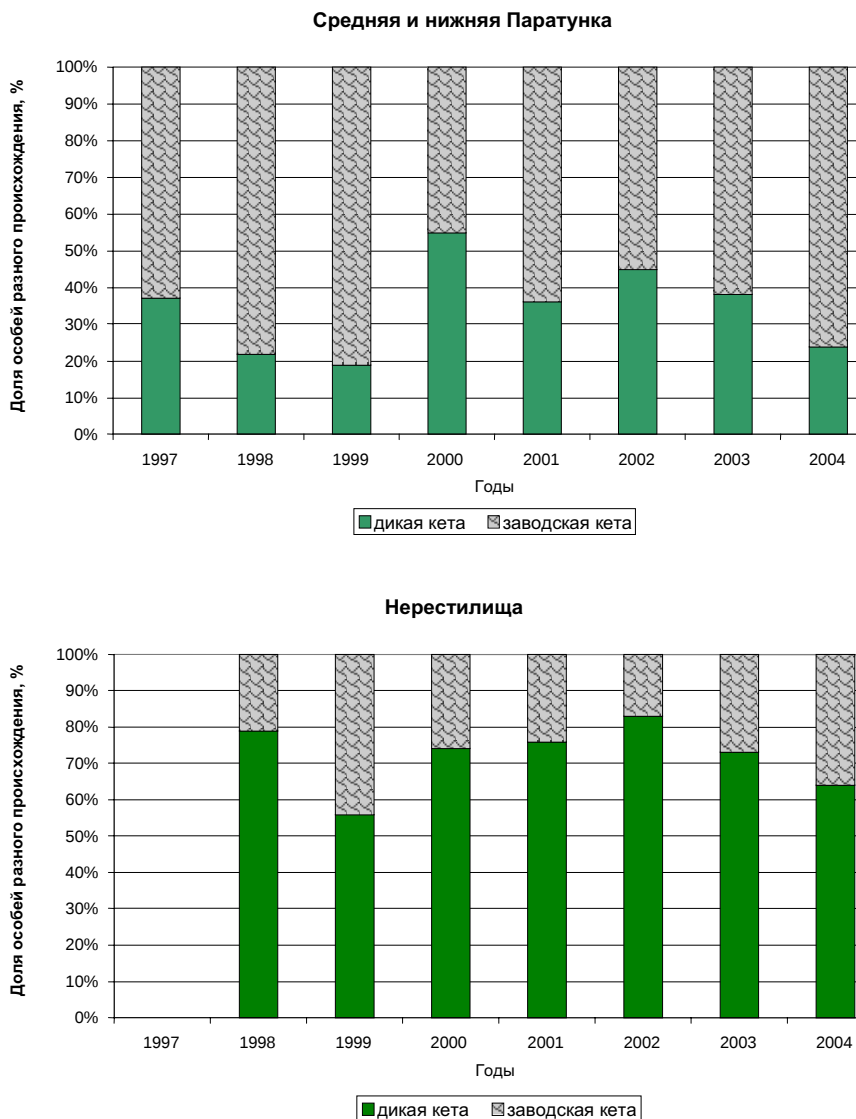


Рис. 12. Соотношение кеты разного происхождения в разных местах бассейна р. Паратунка в 1997–2004 гг.

Fig. 12. The ratio between hatchery and wild chum salmon by different localities in the system of the Paratunka River in 1997–2004

На обследованных естественных нерестилищах в период наблюдений было идентифицировано от 17 до 44 % особей кеты заводского происхождения (рис. 12). Дифференциация производителей, зашедших в ручей Трезубец к Паратунскому ЛРЗ, показала, что доля диких рыб там составляла от 2 до 25 % (рис. 13). Эти колебания обусловлены, в частности, изменениями численности заходов дикой кеты в реку и коэффициента возврата заводских производителей.

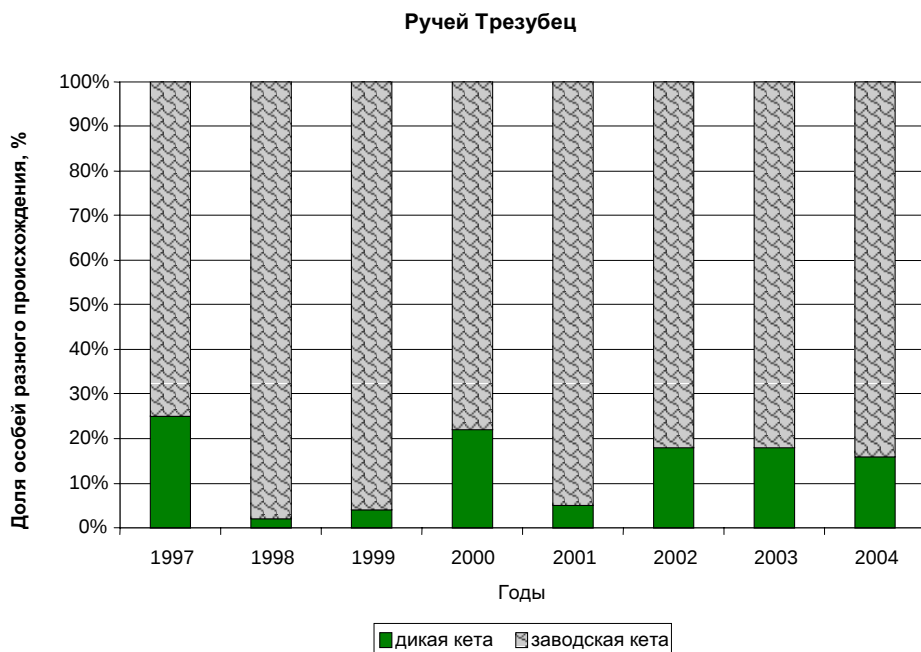


Рис. 13. Соотношение кеты разного происхождения в ручье Трезубец у Паратунского ЛРЗ в 1997–2004 гг.

Fig. 13. The ratio between hatchery and wild chum salmon in the Trezubets Brook near the Paratunsky Salmon Hatchery in 1997–2004

Значительная доля кеты искусственного происхождения в р. Паратунка может иметь и негативную сторону: подобные процессы ведут, как известно, к уменьшению генотипического разнообразия стад, ухудшению качественных характеристик особей и увеличению риска деградации популяций (Kaeriyama, 1966; Gharrett, Smoker, 1994; Adkison, 1995; Heard et al., 1995; Kostow, 2000).

Для оценки влияния искусственного воспроизводства на качественные характеристики возвращающихся производителей было проведено сравнение некоторых биологических показателей рыб разного происхождения: возраста, размеров и плодовитости (рис. 14–15).

Дисперсионный анализ биологических характеристик показал, что кета естественного происхождения достоверно ($p < 0,04$) старше заводской (за исключением 1998 и 2004 гг.); достоверно различались также размеры самцов возраста 0.3 в 2003 г. и возраста 0.4 в 2004 г. ($p < 0,0001$). Масса производителей дикой кеты (как самцов, так и самок) в 1998, 2003 и 2004 гг. была больше, чем заводских ($p < 0,04$). Плодовитость заводских самок возраста 0.3 была достоверно меньше в 1998 г. ($p < 0,04$). Все остальные различия показателей не достоверны.

Следовательно, на данном этапе можно констатировать снижение возраста возврата и уменьшение размеров и массы заводских производителей в отдельные годы (преимущественно в последние).

Характеристика возврата поколений заводских производителей в р. Паратунка дана в табл. 2.

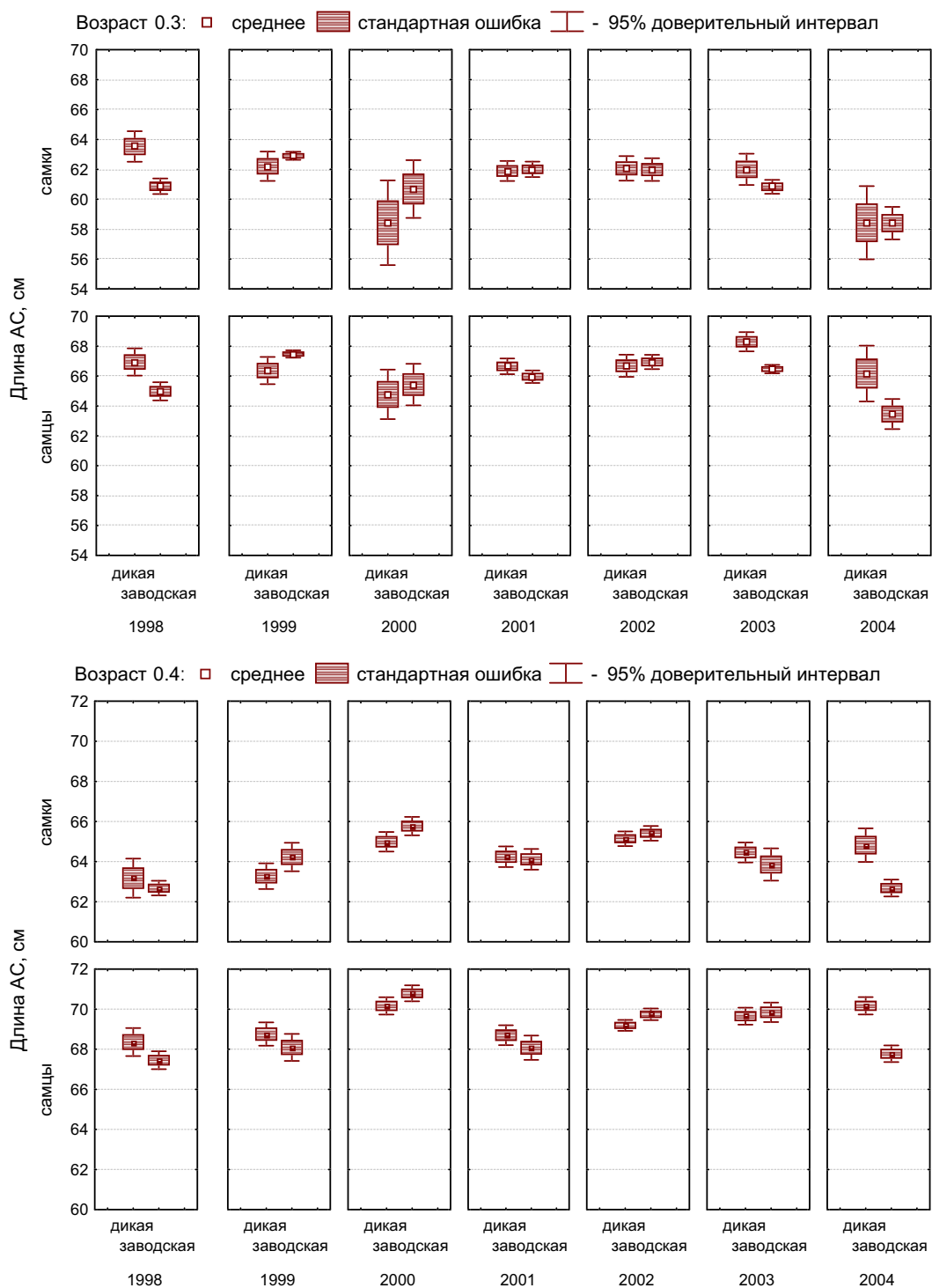


Рис. 14. Сравнение средней длины производителей кеты разного происхождения в бассейне р. Паратунка в 1998–2004 гг.

Fig. 14. The average body length of different origin spawning chum salmon in the Paratunka River basin for the period 1998–2004

Суммарный возврат заводской кеты к Паратунскому ЛРЗ от молоди, выпущенной в 1994–2000 гг., составил 189 тыс. экз., а суммарный выпуск за эти годы — 88351 тыс. экз. Отсюда возврат заводской кеты непосредственно к заводу от выпусков этих лет составляет 0,2 %.

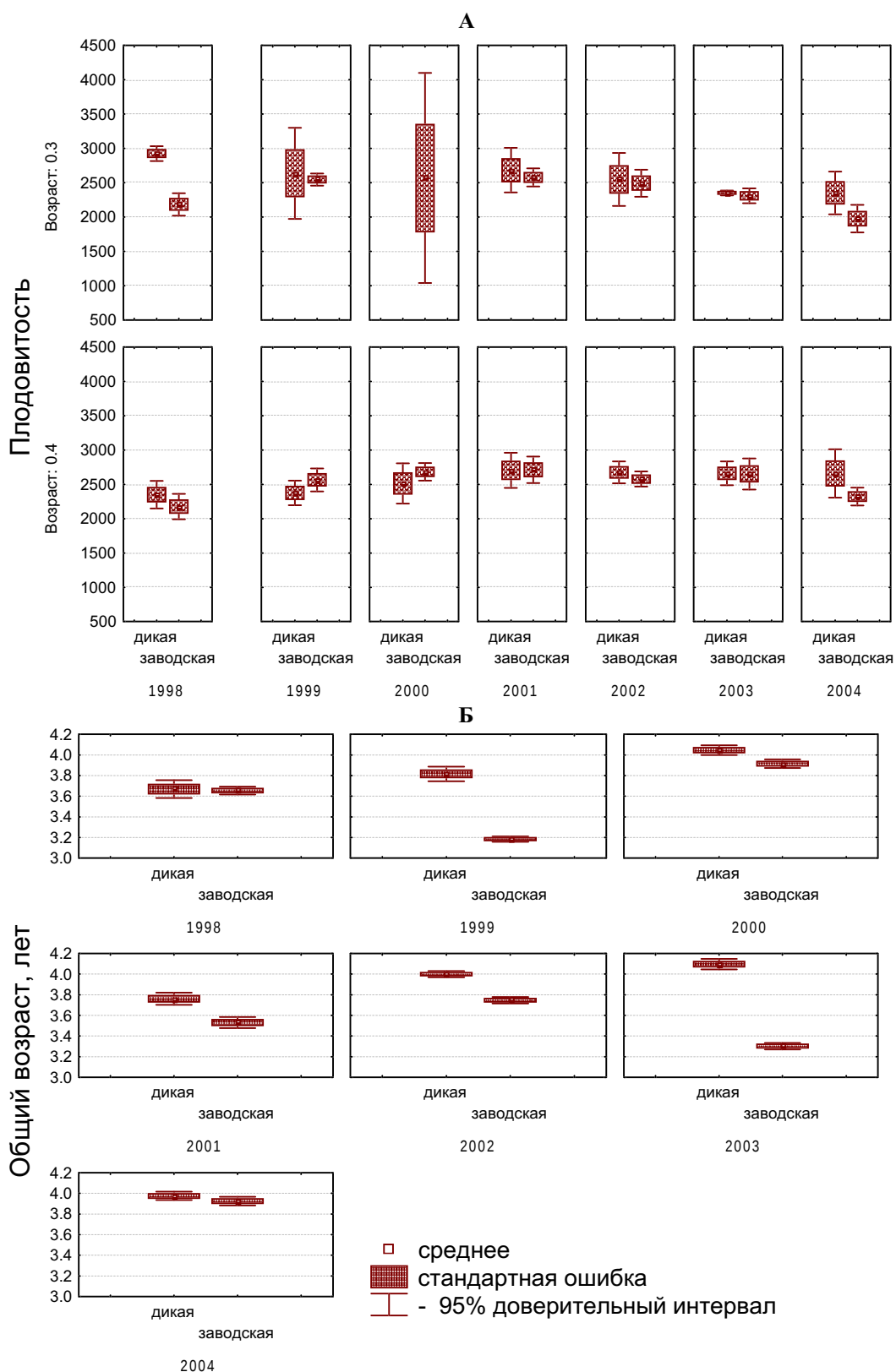


Рис. 15. Средняя плодовитость (А) и возраст (Б) кеты разного происхождения в бассейне р. Паратунка в 1998–2004 гг.

Fig. 15. The average fecundity (А) and age (Б) of different origin chum salmon the Paratunka River for the period 1998–2004

Таблица 2
Суммарные возвраты поколений заводских
производителей к Паратунскому ЛРЗ
Table 2
Summary returns of hatchery generations
to the Paratunsky SH

Год выпуска	Объем выпуска, тыс. экз.	Суммарный возврат, %
1994	2492	0,73
1995	3666	0,21
1996	7959	0,53
1997	14403	0,04
1998	19213	0,19
1999	18721	0,13
2000	21897	0,19
2001	4559	0,02

Заметно, что коэффициенты возврата искусственно выращенной кеты показывают ежегодное чередование поколений выпуска по степени выживаемости (табл. 2). Так, если в ряду поколений выпуска с 1994 по 2000 г. средний коэффициент возврата нечетных лет составляет около 0,1 %, то для четных лет он равен 0,4 %. Отсюда можно предположить, что основная гибель рыб происходит на раннем этапе жизни вскоре после выпуска, поскольку от поколений нечетных лет мало возвращается производителей в возрасте как 0,3, так и 0,4. Одной из причин смертности вполне

может быть значительное выедание молоди кеты хищниками в прибрежье в те годы, когда численность молоди горбуши относительно низка (Карпенко, 1998). А это происходит близ восточного побережья Камчатки как раз в нечетные годы (Zaporozhets, Zaporozhets, 2003). Более того, в годы низкой численности молодь горбуши быстро откочевывает в пелагиаль, а молодь кеты еще долго остается в прибрежье (Карпенко, 2000), где и происходит ее значительная элиминация. Это явление необходимо учитывать при анализе возвратов искусственно выращенной кеты. Имеет смысл продолжить его изучение в плане сравнения циклов выживаемости диких и заводских популяций из одних и тех же речных бассейнов.

Примечательно, что общий возврат кеты непосредственно к заводу от выпуска 1997 г. составил всего 0,04 %, а 2001 г. — 0,02 %. Это является подтверждением возможных негативных последствий заводского разведения. Вероятность гибели целого поколения, причем не только из-за техногенных аварий, свидетельствует о повышенном риске: при существенном вкладе искусственного разведения в общее воспроизводство этого вида гибель нескольких поколений может сильно подорвать численность всего стада.

В период наших исследований (1992–2005 гг.) численность кеты в р. Паратунка снижалась до 1998 г., затем увеличивалась в 1999 г. и в 2003 г., преимущественно в связи с высокими возвратами заводских производителей. В последующие годы численность производителей снова падала.

В среднем и верхнем течении реки самцы постоянно преобладали над самками, что связано с браконьерским изъятием последних. Основной вклад (до 98 %) в общую возрастную структуру стада кеты р. Паратунка вносят две группы, 0,3 и 0,4, по очереди доминирующие в разные годы. Имеется тенденция к некоторому увеличению среднего возраста производителей. Отмечены колебательные изменения массы, размеров и плодовитости рыб, постепенное увеличение размеров производителей в возрастных группах 0,3 и 0,4.

Идентификация кеты, проведенная на основе анализа структуры чешуи, выявила увеличение доли заводских производителей начиная с 1996 г. В последующие годы доля кеты искусственного происхождения в р. Паратунка колебалась от 45 до 81 %, появилась заводская кета и на естественных нерестилищах (17–44 %). На данном этапе можно констатировать снижение возраста возврата и уменьшение размеров и массы заводских производителей в отдельные годы. Коэффициенты возврата искусственно выращенной кеты непосредственно к Паратунскому ЛРЗ показывают ежегодное чередование поколений выпуска по степени выживаемости.

Необходимо продолжение мониторинга лососевых стад в бассейне Авачинской губы с целью оценки антропогенного воздействия на их биологические характеристики и изучения взаимосвязи искусственных и естественных популяций в этом районе.

Литература

Грибанов В.И. Кижуч [*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)] (биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 43–101.

Заварина Л.О. Тенденции изменения численности кеты северо-востока Камчатки и динамика ее биологических показателей // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат-лы 6-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский, 2005. — С. 44–48.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Дифференциация естественных и искусственно воспроизводимых популяций кеты (*Oncorhynchus keta*) по особенностям структуры чешуи // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2000. — Вып. 5. — С. 139–146.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Научный подход к учету браконьерского промысла лососей в некоторых водоемах Камчатки // Рыб. хоз-во. — 2003а. — № 3. — С. 25–26.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Состояние популяций тихоокеанских лососей р. Паратунки (Восточная Камчатка) к началу XXI века // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. 3-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский, 2003б. — С. 55–67.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Разработка методов исследования структуры нерестовой части стада тихоокеанских лососей // Тез. докл. 9-й Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования. — Мурманск: ПИНРО, 2004. — С. 61–63.

Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. — Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2003. — 288 с.

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

Карпенко В.И. Роль раннего морского периода жизни в формировании урожайности поколений дальневосточных лососей // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2000. — Вып. 5. — С. 35–41.

Ковтун В.В. Воспроизводство осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на южном Сахалине // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, вып. 1. — С. 68–73.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. Об урожайности молоди красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 3–27.

Крогиус Ф.М., Крохин Е.М. Ход красной и суточный ритм температуры в р. Паратунке // Изв. ТИНРО. — 1957. — Т. 45. — С. 201–202.

Крогиус Ф.М., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (опыт кибернетического моделирования). — Л.: Наука, 1969. — 86 с.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Экология и биология красной бассейна р. Паратунки: Бюл. КОТИНРО. — Петропавловск-Камчатский, 1936. — 298 с.

Николаева Е.Т. Динамика и возможность прогнозирования численности кеты *Oncorhynchus keta* бассейна р. Камчатка // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, вып. 2. — С. 76–84.

Николаева Е.Т. О возрасте полового созревания кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) некоторых стад Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 2. — С. 239–247.

Николаева Е.Т. О плодовитости камчатской кеты // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 90. — С. 145–172.

Погодаев Е.Г. Влияние неконтролируемого браконьерского промысла на воспроизводство нерки в Паратунских озерах // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: Тез. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский, 1999. — С. 124.

Погодаев Е.Г. Особенности динамики численности и стратегия оптимального промыслового изъятия нерки озера Дальнего (Камчатка) // Оценка состояния, охрана

и рациональное использование ресурсов водных экосистем в условиях антропогенного воздействия: Тез. докл. конф. мол. ученых. — Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 1990. — С. 124–125.

Пустовойт С.П. Генетический мониторинг популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta* и нерки *O. nerka* реки Пахача // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, № 3. — С. 366–373.

Рослый Ю.С., Панасенко Н.М., Капанова Н.Ф. Биологическая структура заводских стад и воспроизводство осенней кеты *Oncorhynchus keta* Амура // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 4. — С. 637–647.

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

Addison M.D. Population differentiation in Pacific salmon: local adaptation, genetic drift, or the environment? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — Vol. 52, № 12. — P. 2762–2777.

Davis N.D., Myers K.W., Walker R.V., Harris C.K. The Fisheries Research Institute's High-Seas Salmonid Tagging Program and Methodology for Scale Pattern Analysis // American Fisheries Society Symposium 7. — Seattle, Washington, 1990. — P. 863–879.

Gharrett A.J., Smoker W.W. Outbreeding depression in hybrids of odd and even year pink salmon // 16 Northeast Pacific Pink and Chum Salmon Workshop. — Juneau, AK (USA), 1994. — P. 71–76.

Heard W., Burkett R., Thrower F., McGee S. A review of chinook salmon resources in Southeast Alaska and development of an enhancement program designed for minimal hatchery-wild stock interaction // 15 Intern. Sympos. and Workshop on Uses and Effects of Cultured Fishes in Aquatic Ecosystems. — Bethesda, MD (USA), 1995. — Vol. 15. — P. 21–37.

Helle J.H., Hoffman M.S. Size decline and older age at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–92 // Climate Change and Northern Fish Populations Conf. — Victoria, BC (Canada), 1995. — P. 245–260.

Helle J.H., Hoffman M.S. Size decreases in adult chum salmon // 16 Northeast Pacific Pink and Chum Salmon Workshop. — Juneau, AK (USA), 1994. — P. 33–36.

Kaeriyama M. Changes in Body Size and Age at Maturity of a Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*. Population Released from Hokkaido in Japan: NPAFC. — 1966. — Doc. 208. — 9 p.

Knudsen C.M. Chinook salmon scale character variability due to body area sampled and possible effects on stock separation studies: Master's thesis. — Seattle: University of Washington, 1985. — 141 p.

Koo T.S.Y. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means // Studies of Alaska red salmon. — Seattle: University of Washington Press, 1962. — P. 53–121.

Kostow K. Using a PVA Model to test Design Scenarios of Hatchery Programs to Increase the Size of Wild Populations // Сборник науч. докл. рос.-америк. конф. по сохранению лососевых. — Хабаровск, 2000. — С. 68.

Pacific Salmon Life Histories / Eds C.Groot, L.Margolis. — Vancouver, Canada: UBC Press, 1991. — 564 p.

Salo E.O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon life histories / Eds C.Groot, L.Margolis. — Vancouver: UBC Press, 1991. — P. 231–309.

Zapozhzhets O.M., Zapozhzhets G.V. Dynamics of Biological Characteristics and Structure of the Paratunka River Chum Salmon Stock, East Kamchatka: Research of Model Object // Proceedings of the 20th Northeast Pacific Pink and Chum Workshop. — Seattle, USA, 2001. — P. 154.

Zapozhzhets O.M., Zapozhzhets G.V. Structure and Dynamics of the Paratunka River Chum and Pink Salmon Stocks, East Kamchatka // Proceedings of the 21st Northeast Pacific Pink and Chum Salmon. — Victoria, British Columbia, Canada, 2003. — P. 230–237.

Поступила в редакцию 16.03.06 г.