

УДК 597.553.2.574.32

СТРУКТУРА НЕРЕСТОВОГО СТАДА КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* ОЛЮТОРСКОГО ЗАЛИВА БЕРИНГОВА МОРЯ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2013 г. Н. В. Кловач, А. Н. Ельников

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва

E-mail: klovachn@gmail.com

Поступила в редакцию 31.01.2013 г.

Представлены результаты исследования производителей кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в Олюторском заливе и р. Апуке – крупнейшей реке северо-востока Камчатки, впадающей в Олюторский залив Берингова моря. Установлено, что первые экземпляры кеты заходят в реку вместе с ранней неркой и чавычей в первой декаде июня, массовый нерестовый ход происходит в июле–августе. Анализ биологических характеристик кеты, пойманной в р. Апуке и Олюторском заливе Берингова моря, позволил выявить неоднородность её нерестового стада, представленного двумя сезонными формами.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, северо-восток Камчатки, сроки нерестового хода, структура стада, возрастной состав, сезонные формы.

DOI: 10.7868/S0042875213060040

Кета *Oncorhynchus keta* – наиболее широко распространенный вид тихоокеанских лососей (Берг, 1948; Salo, 1991). На Камчатке она воспроизводится в бассейнах рек, впадающих в Тихий океан (восточное побережье Камчатки), Охотское (западное побережье Камчатки) и Берингово моря (северо-восточное побережье). На северо-восточном побережье (Карагинский и Олюторский заливы) кета является вторым по численности после горбуши видом тихоокеанских лососей, а в неурожайные для горбуши годы занимает первое место.

Наиболее полно биология кеты северо-востока Камчатки описана Завариной (Заварина, 1994, 2003, 2007, 2008; Заварина, Шевляков, 2004), которая досконально исследовала биологию и динамику численности стада, воспроизводящихся в бассейнах рек, впадающих в Карагинский залив Берингова моря, главным образом, в р. Хайлюля. В то же время сведения о биологии и популяционной структуре кеты бассейна Олюторского залива фрагментарны, несмотря на то что её запасы во впадающих в этот залив реках весьма значительны.

Цель работы – выявление особенностей структуры стада кеты, воспроизводящейся во впадающих в Олюторский залив Берингова моря реках, в том числе в р. Апука – крупнейшей из них.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в мае – августе во время нерестового хода лососей: в р. Апука и Олюторском заливе Берингова моря в 2007–2012 гг., в Карагинском заливе в прибрежных водах у о-ва Карагинский – в 2012 г.

Река Апука берёт свое начало на восточном склоне Пахачинского хребта и образуется в результате слияния рек Ачайваям и Апукваям. Русло реки сильно извилистое, его протяженность составляет 296 км; в Апуку впадают 322 притока. Питание реки происходит за счёт таяния снега и льда, атмосферных осадков и грунтовых вод. В бассейне этой реки более 5000 озёр, крупнейшее из которых Ватыт-Гытхын расположено в нижнем течении р. Апука, где она протекает по широкой низменной долине и перед впадением в море образует лагуну, отделённую от моря низкой песчано-галечной косой. Площадь водосбора реки составляет 13600 км². (Ресурсы..., 1966, 1973).

Многообразие рельефа в бассейне реки создаёт необходимые условия для нереста различных видов тихоокеанских лососей. В эту реку заходят на нерест нерка *Oncorhynchus nerka*, чавыча *O. tshawytscha*, кета *O. keta*, горбуша *O. gorbusha*, кижуч *O. kisutch* и голец *Salvelinus malma*. Стадо чавычи р. Апука является крупнейшим на северо-востоке Камчатки, а другие виды лососей воспроизводятся в ней в значительном (промысловом) количестве.

Исследования проводили на базе ООО “Апукинское”, выставившего невода в Олюторском заливе к северо-западу и к юго-востоку от устья реки Апуки. Кроме этого лососей ловили в реке ставными сетями и закидными неводами на расстоянии 13–16.5 км от её устья (рис. 1).

Из уловов для проведения биологических анализов отбирали случайные пробы. Биологический анализ выполняли по общепринятой методике (Правдин, 1966). Рыб измеряли (длина по Смиту, АС), взвешивали (общая масса и масса без внутренностей), определяли пол и стадию зрелости, массу гонад, отбирали пробы для оценки плодовитости. У всех рыб брали чешую для определения возраста. В лабораторных условиях определяли гонадосоматический индекс (ГСИ) и возраст. Всего проанализировано 3628 производителей кеты, пойманных в р. Апука, Олюторском и Карагинском заливах (табл. 1). Следует отметить, что репрезентативную выборку кеты из р. Апука нам удалось получить только в 2008 г. (300 экз.), когда единственный раз за все годы наблюдений лососей в реке ловили в июне, июле и августе. В 2010 и 2011 гг. лососей в реке ловили только в мае и июне в период массового нерестового хода нерки и чавычи и до начала массовых подходов кеты. В июньских речных уловах кета встречалась единично. Так, в 2010 г. в период с 8 по 23 июня было поймано 29 особей кеты, в 2011 г. в период с 3 по 30 июня – 24 (табл. 1). В 2007, 2009 и 2012 гг. вся кета была поймана в июле и августе ставными неводами в Олюторском заливе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кета начинает заходить в р. Апука в начале июня вместе с ранней неркой и чавычей; в это время она малочисленна и встречается в уловах единично. Среди мигрантов преобладают пяти- и шестилетние особи.

Массовая нерестовая миграция кеты, о которой мы судили по динамике суточного вылова, в 2007–2012 гг. проходила с середины июля до середины августа.

Кета, пойманная в р. Апука и Олюторском заливе в 2008 г., по длине, возрасту и степени зрелости гонад практически не различалась (рис. 2, 3), что, по-видимому, объясняется тем, что невода в Олюторском заливе располагались недалеко от побережья, а промысловые участки на р. Апука – недалеко от устья. В заливе и особенно в прибрежной полосе кета, вероятно, не задерживается и входит в реку с гонадами практически такой же степени зрелости, как и в заливе.

Поскольку мы не обнаружили различий в характеристиках кеты, пойманной в р. Апука и

Олюторском заливе, в дальнейшем мы анализировали их, не разделяя.

Как видно из табл. 1, на протяжении шести лет наблюдений средний возраст производителей кеты в чётные годы был больше, чем в нечётные. В подходах чётных лет во все годы наблюдений преобладали особи пятилетнего возраста. Их доля варьировала от 68.8 до 85.0%. Доля четырехлетних рыб в чётные годы составляла 6.0–20.9%. В нечётные годы доля рыб пятилетнего возраста была от 27.6% в 2007 г. до 57.0% – в 2009 г. Напротив, доля четырехлетних рыб была значительно больше в нечётные годы, чем в подходах чётных лет, и варьировала в пределах 36.0–61.0%. Суммарно доля производителей возраста 3+ и 4+ составляла в разные годы от 78.9 до 93.0%. Доля шестилеток от года к году изменялась в пределах 5.7–18.3%, трехлеток – в пределах 0.1–5.0%. Лишь однажды, в 2011 г., среди производителей был обнаружен один самец семилетнего возраста (табл. 2). Разница в возрастном составе производителей, а точнее – преобладание в подходах в нечётные и чётные годы особей возраста соответственно 3+ и 4+, на наш взгляд, связана с тем, что в нечётные годы кета, нагуливающаяся в море совместно с многочисленным поколением горбуши, испытывает воздействие плотностнозависимых факторов. Последнее сказывается на темпе её созревания. В результате значительная часть особей задерживается в море на год и возвращается на нерест в смежный чётный год, став на один год старше.

Средняя масса самцов и самок кеты была наибольшей в 2010 г., наименьшей: у самок – в 2011 г., у самцов – в 2012 г. Изменения средней массы от года к году обусловлены как различным возрастным составом производителей в чётные и нечётные годы (табл. 2), так и изменяющейся массой рыб различных возрастных групп (рис. 4). Так, у самцов прослеживается тренд снижения средней массы производителей возрастных групп – 3+, 4+ и 5+ в период с 2007 по 2012 гг., наиболее выраженный у особей четырехлетнего возраста. У самок возраста 3+ и 4+ также наблюдается уменьшение массы в ряду лет, выраженное менее отчетливо, чем у самцов того же возраста. О массе шестилетних самок судить сложно ввиду их малочисленности (в 2007 и 2009 гг. их было по 1 экз., в 2008 – 9 экз., в 2011 – 10 экз., в 2012 – 6 экз.).

Отмеченная тенденция уменьшения массы особей кеты, на наш взгляд, также обусловлена высокой численностью лососей, нагуливающих в Беринговом море; о ней мы судим по уловам, увеличившимся на северо-востоке Камчатки за период с 2007 по 2012 гг. более чем в два раза в нечётные годы (с 80 до 186 тыс. т соответственно в 2007 и 2011 гг.) и в 1.8 раз в чётные (с 17 тыс. т в

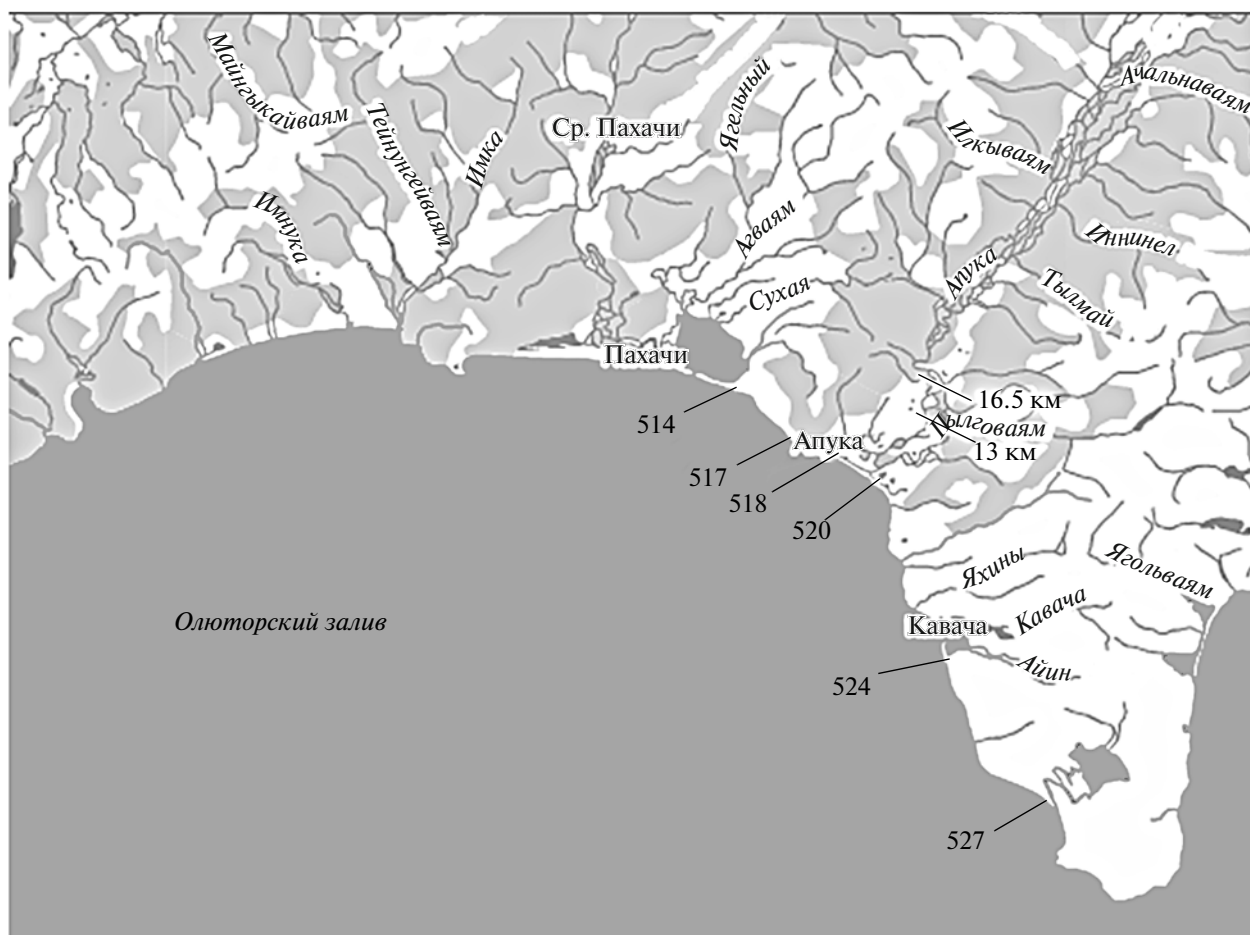


Рис. 1. Схема расположения ставных неводов (514–527) ООО “Апукинское” в Олюторском заливе; 13 и 16.5 км – речные промысловые участки ООО “Апукинское”.

Таблица 1. Биологические показатели кеты *Oncorhynchus keta* в р. Алука, Олюторском и Карагинском заливах в 2007–2012 гг.

Годы	Пол	Биологические показатели				Число рыб, экз.
		длина (АС), см	масса, кг	средний возраст, лет	ГСИ, %	
р. Алука						
2008	Самки	66.33 ± 0.26 71.0–55.0	3.42 ± 0.05 4.90–1.93	4.11	15.85 ± 0.27 7.85–28.00	166
	Самцы	65.91 ± 0.38 77.0–57.0	3.98 ± 0.08 7.14–2.28		4.02	
2010	Самки	64.40 ± 0.74 60.0–68.3	3.37 ± 0.15 2.30–4.21	4.35	11.44 ± 0.70 5.15–15.25	17
	Самцы	68.00 ± 1.30 59.0–73.0	4.28 ± 0.29 2.52–5.29	4.50	7.41 ± 0.56 3.66–9.79	12
2011	Самки	66.70 ± 0.74 60.0–70.7	3.46 ± 1.22 2.80–4.23	3.71	13.70 ± 0.63 10.15–18.55	14
	Самцы	69.52 ± 1.91 59.0–80.0	4.33 ± 2.91 3.11–5.82	4.30	6.66 ± 0.49 4.27–9.11	10
Олюторский залив						
2007	Самки	61.85 ± 0.24 53.0–71.0	3.22 ± 0.04 1.86–4.84	3.12	12.44 ± 0.16 6.73–29.29	218
	Самцы	65.65 ± 0.21 55.0–74.0	4.00 ± 0.04 2.27–5.97	3.49	7.27 ± 0.08 2.92–13.38	332
2008	Самки	63.00 ± 0.18 73.0–52.0	3.31 ± 0.03 1.65–5.72	4.06	14.99 ± 0.15 6.32–26.23	432
	Самцы	66.30 ± 0.22 77.0–49.0	4.16 ± 0.05 1.33–7.13	4.06	6.93 ± 0.08 2.31–17.74	468
2009	Самки	61.20 ± 0.40 55.0–68.0	3.10 ± 0.06 2.23–4.64	3.58	13.06 ± 0.35 8.18–19.86	62
	Самцы	65.82 ± 0.62 58.0–77.0	4.20 ± 0.13 2.67–6.94	3.92	7.24 ± 0.26 3.16–11.62	38
2010	Самки	66.00 ± 0.21 52.5–76.0	3.61 ± 0.03 1.63–5.86	3.79	13.88 ± 0.14 5.15–22.62	305
	Самцы	70.00 ± 0.23 56.00–84.50	4.49 ± 0.04 1.98–7.73	4.16	7.07 ± 0.09 2.07–15.93	319
2011	Самки	65.20 ± 0.23 53.50–75.40	3.14 ± 0.03 1.66–4.98	3.48	15.40 ± 0.17 6.32–30.63	369
	Самцы	68.90 ± 0.30 52.30–83.00	3.88 ± 0.01 1.52–7.39	4.07	7.22 ± 0.08 2.09–12.03	339
2012	Самки	60.72 ± 0.32 55.00–66.50	2.91 ± 0.06 2.05–4.01	4.07	–	68
	Самцы	63.77 ± 0.46 50.50–73.00	3.48 ± 0.07 1.62–5.14	3.98	–	66
Карагинский залив						
2012	Самки	59.90 ± 0.28 50.00–69.5	2.76 ± 0.04 1.58–4.64	3.84	16.58 ± 0.32 7.33–28.87	147
	Самцы	63.00 ± 0.34 51.5–77.00	3.37 ± 0.06 2.04–5.71	3.90	8.01 ± 0.18 2.67–14.61	135

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

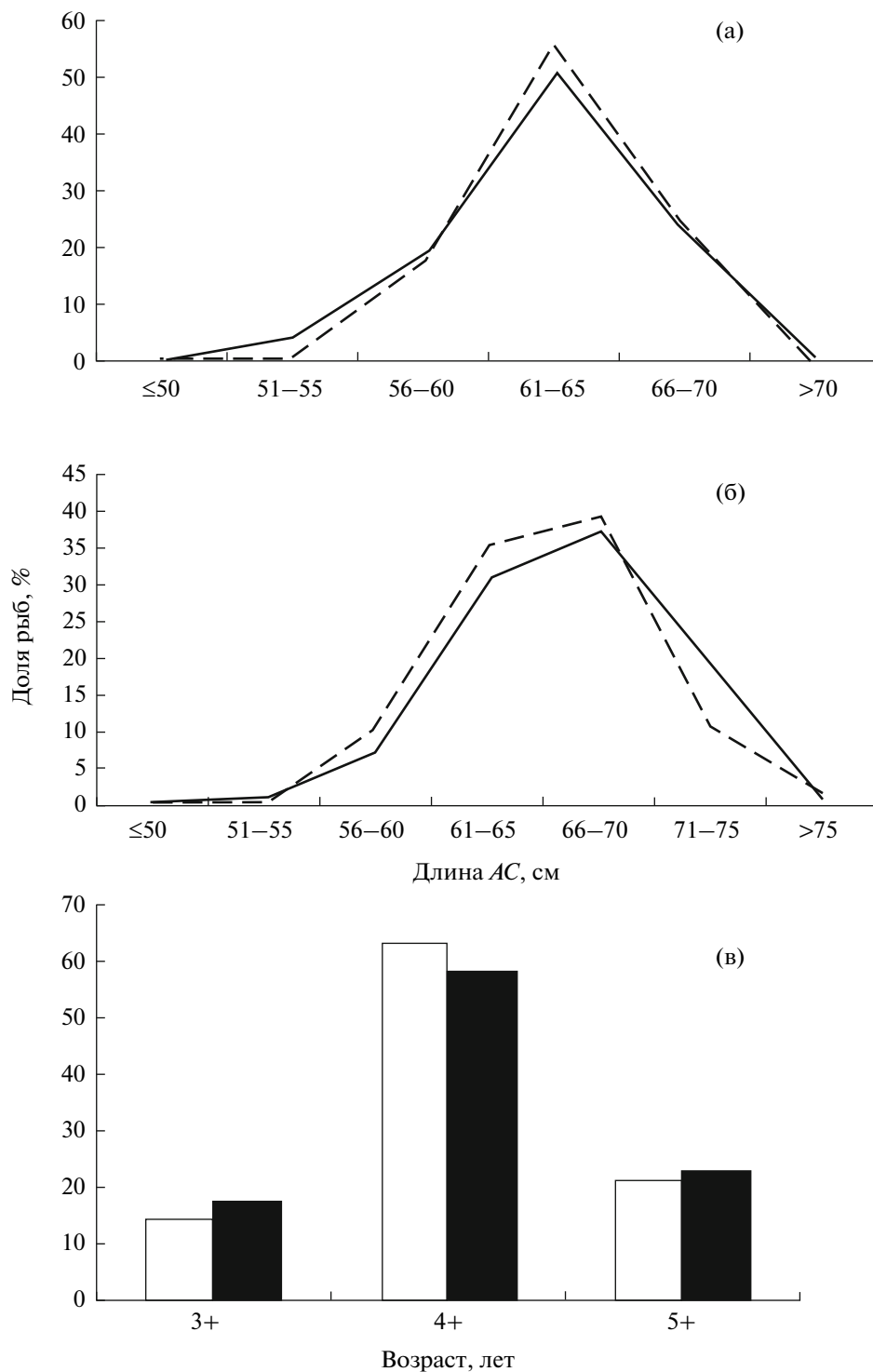


Рис. 2. Распределение самок (а) и самцов (б) кеты в р. Апука (---) и Олюторском заливе (—) по длине, АС и возрасту (в) в речных (□) и морских (■) уловах в 2008 г.

2008 г. до 30 тыс. т в 2012 г.). Огромное количество лососей, одновременно нагуливающих в Беринговом море, могло привести к усилению напряженности межвидовых и внутривидовых отношений, снижению эффективности использования

пищи на рост и, как следствие, уменьшению размеров особей.

Феномен замедления роста и созревания кеты при высокой численности лососей в местах нагула был обнаружен еще в 1990-е гг., когда резко

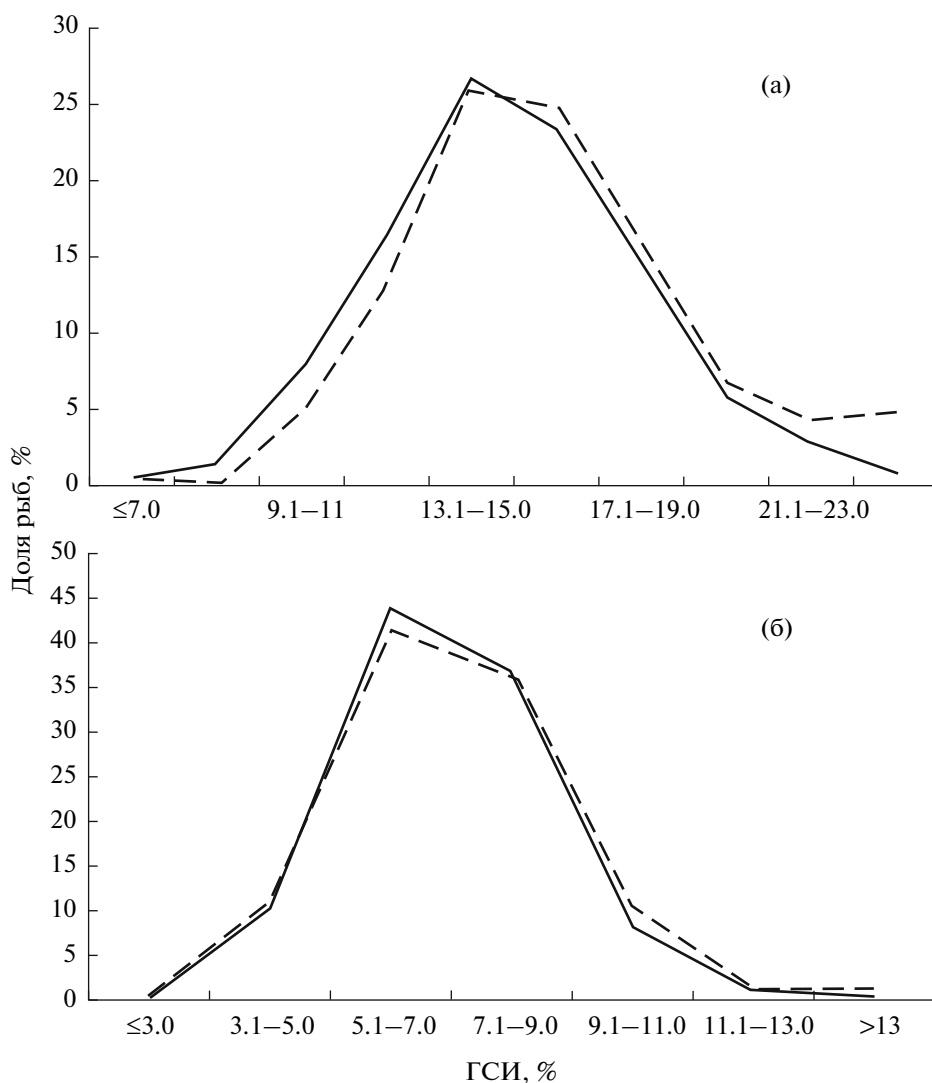


Рис. 3. Распределение самок (а) и самцов (б) кеты по значению гонадосоматического индекса (ГСИ) в р. Апука (---) и Олюторском заливе (—) в 2008 г.

Таблица 2. Возрастной состав уловов кеты *Oncorhynchus keta* в Олюторском и Карагинском заливах. 2007–2012 гг. %

Годы	Возраст, лет					Число рыб, экз.
	2+	3+	4+	5+	6+	
Олюторский залив						
2007	5.0	61.0	27.6	6.4	—	250
2008	—	14.5	73.0	12.5	—	600
2009	—	36.0	57.0	7.0	—	100
2010	0.1	20.9	68.8	10.2	—	723
2011	2.5	37.2	41.7	18.3	0.3	399
2012	—	6.0	85.0	9.0	—	100
Карагинский залив						
2012	0.8	14.5	78.7	5.7	0.3	282

увеличилась численность лососей в Беринговом море в связи с ростом численности горбуши и заводской японской кеты (Ishida, Davis, 1998; Гриценко и др., 2000).

Влияние численности других видов лососей на темп роста и созревания кеты более отчетливо видно при сравнении возрастного состава производителей в течение продолжительных периодов высокой и низкой численности. Так, в 1980-е гг. при низкой численности лососей берингоморских стад в р. Апука доминировали рыбы возраста 3+. В дальнейшем по мере роста численности горбуши и кеты, нагуливающих совместно в Беринговом море, наблюдалось чередование преобладания в подходах кеты особей возрастом 3+ и 4+ (Заварина, 2008). В годы наших исследований (2007–2012) основными возрастными группами

Таблица 3. Динамика возрастного состава производителей кеты *Oncorhynchus keta* в уловах в р. Апука и Олюторском заливе в 2010 г., %

Возраст, лет	Дата лова																	
	08–20.06		21–30.06		01–05.07		06–10.07		11–15.07		16–20.07		21–25.07		26–31.07		01–06.08	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы
2+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.0	1.9	0	0	0
3+	11.0	0	0	0	4.0	6.5	7.0	11.1	2.9	13.0	8.0	19.0	16.3	20.0	17.0	29.4	24.0	39.2
4+	33.0	50.0	77.0	67.0	62.5	76.1	79.0	77.8	85.7	79.0	69.0	62.0	57.1	63.0	66.0	52.9	68.0	43.1
5+	56.0	50.0	23.0	22.0	33.5	17.4	14.0	11.0	11.4	8.0	23.0	19.0	26.5	15.0	15.1	17.7	8.0	15.7
6+	0	0	0	11.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.0
Число рыб, экз.	9	12	13	9	24	46	14	9	35	24	100	63	45	40	53	68	23	51

кеты в р. Апука и Олюторском заливе так же, как и раньше, были производители возраста 3+ и 4+. При этом в чётные годы доля производителей возраста 4+ всегда была больше, чем в нечётные (табл. 2).

Следует отметить, что такое чёткое чередование (по чётным и нечётным годам) преобладания в подходах кеты рыб возраста 4+ и 3+, какое мы наблюдали в 2007–2012 гг., ранее ни в Олюторском заливе, ни в других районах не отмечалось (Гриценко, 2002; Волобуев, Марченко, 2011). Так, в 2012 г. доля четырехлеток не достигала 20%, что свидетельствует о крайне напряженных межвидовых отношениях у тихоокеанских лососей, которые сложились в Беринговом море в связи с очень высокой численностью последних и, главным образом, горбуши.

Помимо рыб возраста 3+ и 4+ в подходах присутствовали особи возраста 2+, 5+ и в отдельные годы 6+. По нашим данным, в Карагинском заливе Берингова моря в 2012 г. в уловах была представлена кета возраста 2+–6+ (табл. 2).

Обычно на северо-востоке Камчатки возрастная структура производителей кеты включает рыб четырёх возрастных групп, но в отдельные годы их количество достигает пяти. Ведущими в нерестовых подходах везде на северо-востоке Камчатки являются особи в возрасте 3+ и 4+, однако в ряде лет была отмечена довольно высокая доля кеты возраста 2+ и 5+ (Заварина, 2008). По нашим данным, в 2007–2012 гг. производители возраста 4+ и 3+ составляли в сумме в среднем 80.72% от общего количества кеты, пойманной в Олюторском заливе и в реке Апука.

Соотношение рыб разного возраста в нерестовых подходах менялось не только от года к году, но также и в течение сезона наблюдений. Так, среди рыб, пойманных 08–20.06.2010 г., 56% са-

мок и 50% самцов были представлены особями возраста 5+. В дальнейшем доля этих рыб в подходах снижалась, и в начале августа они составляли 8% среди самок и 15% – среди самцов. Доля особей возрастом 3+, напротив, возрастала (табл. 3). Средний возраст кеты с июня к концу июля – началу августа уменьшался: у самок – с 4.45 до 3.93–4.20, у самцов – с 4.50 до 3.81–3.88. Однако уменьшение среднего возраста от начала к концу нерестового хода не было постоянным. Так, в период 16–20.07.2010 г. средний возраст самцов и самок вновь увеличился по сравнению с предыдущей пятидневкой, а затем снова начал снижаться и уменьшался последовательно вплоть до конца периода наблюдений (рис. 5а). Такая динамика может свидетельствовать о неоднородности стада и смене мигрирующих сезонных форм кеты.

Размеры самок в течение сезона исследований варьировали в пределах 52.5–76.0 см, самцов – 56.0–84.5 см. При этом средние значения длины увеличивались в течение периода нерестовой миграции (рис. 5б), несмотря на то что возраст рыб уменьшался, т.е. поздняя по срокам подходов кета была в среднем крупнее и моложе, чем рыбы, мигрирующие на нерест в начале лета.

Соотношение полов кеты в целом было близко к 1 : 1. Однако в течение периода наблюдений оно изменялось. Так, с 08 по 30.06.2010 г. доля самцов в уловах уменьшилась с 57 до 41%. В начале июля доля самцов вновь резко увеличилась и составила в первой пятидневке 66%, а в следующей пятидневке снизилась и вплоть до 25.07.2010 г. варьировала в пределах 39–45%. Одновременно с резким уменьшением доли самцов (с 66 до 39%) во второй пятидневке июля увеличивалось среднее значение ГСИ самок, которое вплоть до 25.07.2010 г. варьировало в диапазоне 13.85 ± 0.24 – 14.70 ± 0.32 .

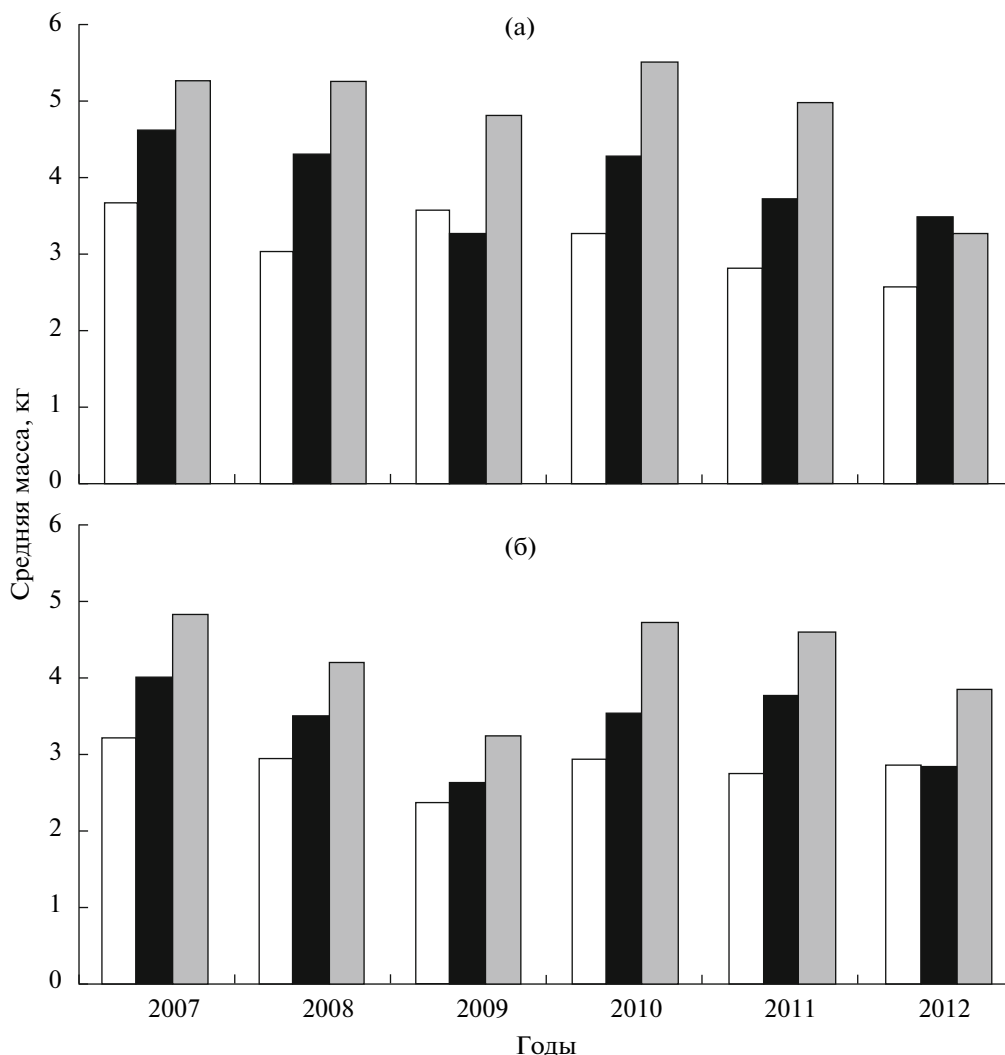


Рис. 4. Средняя масса самцов (а) и самок (б) кеты в возрасте 3+ (□), 4+ (■) и 5+ (▒) в р. Алука и Олюторском заливе в 2007–2012 гг.

В последней пятидневке июля и первой пятидневке августа среднее значение ГСИ самок кеты составляло 14.5 ± 0.34 . Доля самцов в этот период вновь увеличилась и составила соответственно 56 и 69%, что свидетельствует о подходах новой сезонной группировки кеты (рис. 6).

Данные ООО «Апукинское» о среднесуточном вылове кеты в 2010 и 2011 гг. (рис. 7) также свидетельствуют о наличии в подходах не менее двух сезонных группировок.

В настоящее время имеются многочисленные данные об экологической и внутривидовой неоднородности кеты Камчатки. Установлено, что в реках Камчатки сосуществуют четыре внутривидовые сезонные формы (расы) – весенняя, летняя ранняя, летняя поздняя и осенняя, нерестовый ход которых продолжается с мая по октябрь (Николаева, Овчинников, 1988; Макоедов, Овчинни-

ков, 1992; Заварина, 1994; Николаева и др., 1995; Кузищин и др., 2010). В то же время в самых северных районах ареала азиатской кеты (на Чукотке и северо-западном побережье Охотского моря) выделяют только две формы – раннюю и позднюю. При этом поздняя количественно преобладает, что обусловлено климатическими факторами (Путивкин, 1989; Волобуев, Марченко, 2011).

Анализ динамики биологических характеристик (рис. 5, 6) и вылова (рис. 7) кеты в Олюторском заливе позволил выявить не менее двух временных группировок (сезонных форм), сроки миграции которых в реки широко перекрываются. Так, в 2010 г. преобладание поздней кеты наступило во второй половине июля.

По-видимому, кета, воспроизводящаяся в бассейнах рек, которые впадают в Олюторский залив Берингова моря, по своей популяционной струк-

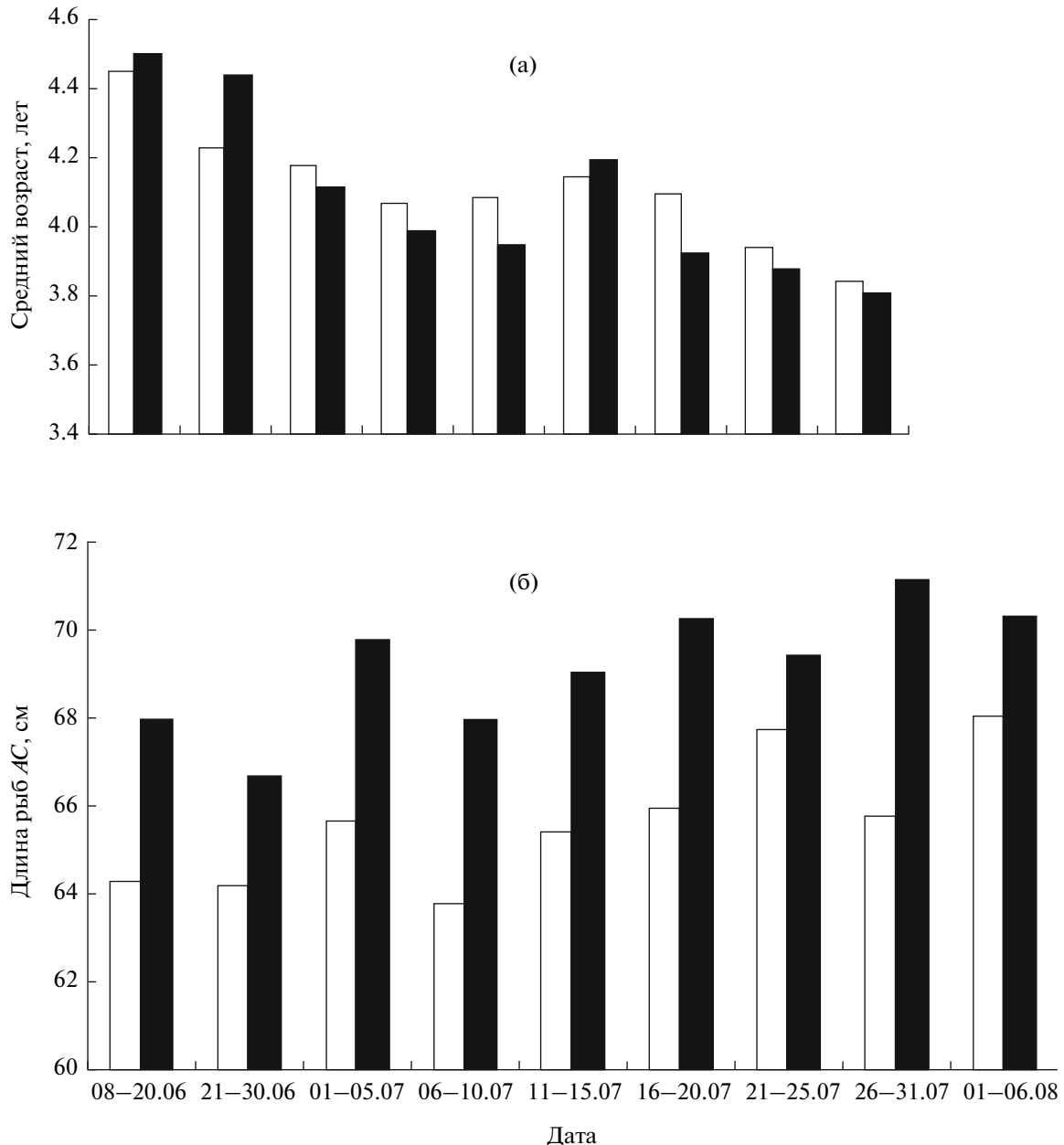


Рис. 5. Сезонная динамика среднего возраста (а) и длины, АС (б) кеты в р. Апука и Олюторском заливе в 2010 г.: (□) – самки, (■) – самцы.

туре ближе к кете северного побережья Охотского моря и Чукотки, чем к кете, воспроизводящейся на Камчатке к югу от Корякского нагорья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нерестовая миграция кеты в р. Апука и другие реки, впадающие в Олюторский залив Берингова моря, растянута. Она начинается в первой декаде июня. Массовый нерестовый ход в реки Олюторского залива начинается во второй половине

июля и заканчивается к концу третьей декады августа. Максимумы подходов отмечены в августе.

Возрастной состав кеты бассейна Олюторского залива включает особей в возрасте 2+–6+. Основу подходов (>80%) составляют производители, прожившие в море три–четыре года. В начале нерестового хода преобладают особи старших возрастов. К концу нерестовой миграции увеличивается доля рыб младших возрастов, средний возраст рыб в уловах снижается. При этом размеры особей увеличиваются.

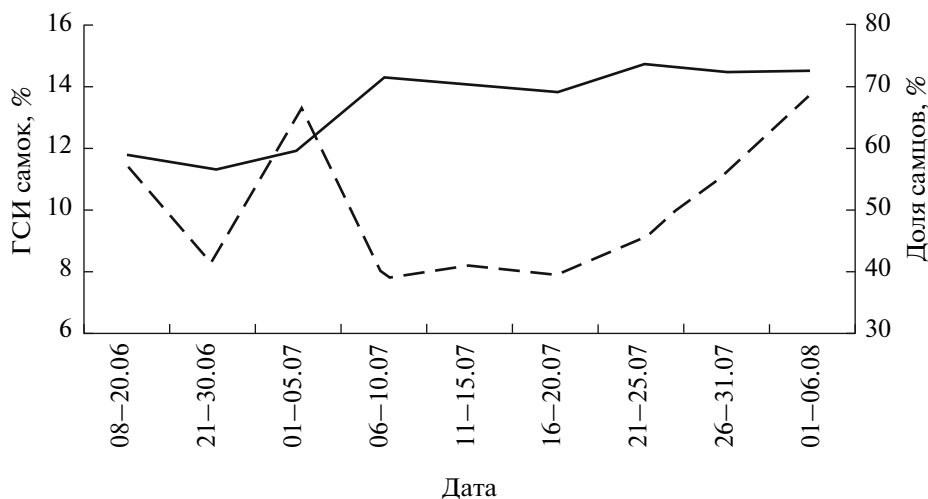


Рис. 6. Сезонная динамика среднего значения гонадосоматического индекса (ГСИ) самок (—) и доли самцов (---) кеты *Oncorhynchus keta* в р. Апука и Олюторском заливе в 2010 г.

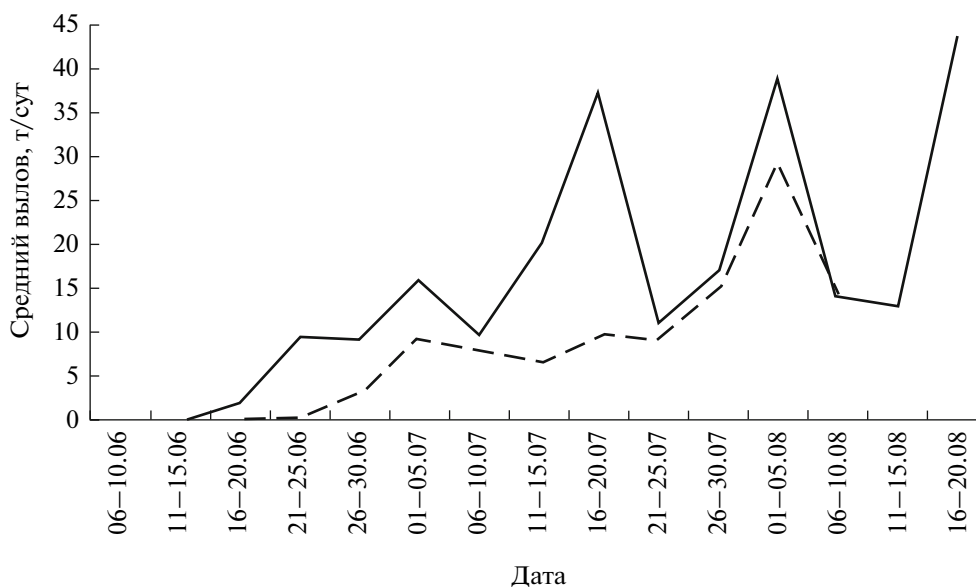


Рис. 7. Динамика суточных уловов кеты *Oncorhynchus keta* в Олюторском заливе Берингова моря и р. Апука в 2010 (—) и 2011 (---) гг.

В чётные годы средний возраст кеты больше, чем в нечётные, в связи с замедлением созревания поколений в нечётные годы, когда кета нагуливается в море совместно с многочисленным поколением горбуши и испытывает воздействие плотностнозависимых факторов. В результате значительная часть особей задерживается в море на год и возвращается на нерест в смежный чётный год.

Динамика среднего возраста и размеров производителей, соотношения полов, ГСИ самок в уловах свидетельствует о неоднородности стада кеты Олюторского залива, представленной двумя сезонными формами — ранней и поздней.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 468 с.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология. популяционная структура. динамика численности. промысел). Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН. 303 с.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика. экология. промысел). М.: Изд-во ВНИРО. 247 с.
- Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун Ф.Ф., Путивкин С.В. 2000. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты //

Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 241–246.

Заварина Л.О. 1994. Некоторые черты биологии весенней формы кеты реки Камчатки // Матер. V Всерос. совещ. “Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 66–67.

Заварина Л.О. 2003. Биологическая структура кеты *Oncorhynchus keta* северо-восточного побережья Камчатки // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 531–540.

Заварина Л.О. 2007. Кета северо-восточного побережья Камчатки (на примере р. Хайлюля) // Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 9. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. С. 96–121.

Заварина Л.О. 2008. Биология и динамика численности кеты (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.

Заварина Л.О., Шевляков Е.А. 2004. Возможный механизм формирования цикличности урожайных поколений кеты на северо-восточном побережье Камчатки // Матер. V науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 65–73.

Кузицин К.В., Груздева М.А., Савватова К.А. и др. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 202–215.

Макоедов А.Н., Овчинников К.А. 1992. Внутрипопуляционная дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Хайрюзовой (охотоморское побережье Камчатки) // Популяционная биология лососей северо-востока Азии. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 53–71.

Николаева Е.Т., Овчинников К.А. 1988. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 3. С. 493–496.

Николаева Е.Т., Заварина Л.О., Николаев А.А. 1995. Морфологическое описание “весенней” и “летней” кеты *Oncorhynchus keta* р. Камчатки (Камчатка) // Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 3. Исследования биологии и динамики численности. С. 125–129.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть. 375 с.

Путивкин С.В. 1989. О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 1. С. 96–103.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. 1966. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеиздат. 258 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. 1973. Л.: Гидрометеиздат. 367 с.

Ishida Y., Davis N.D. 1998. Chum salmon feeding habits in relation to growth reduction // NPAFC Doc. 328. 7 p.

Salo E.O. 1991. Life history of chum (*Oncorhynchus keta*) salmon // Pacific salmon life history. Vancouver: UBC Press. P. 213–309.