

УДК 597.552.511(282.257.2)

**Г.В. Запорожец, О.М. Запорожец\***

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),  
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

### **СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В БАССЕЙНЕ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА) В 1985–2019 ГГ.**

Исследовано состояние запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачи и Паратунки в 1985–2019 гг., показано их значительное сокращение, связанное с антропогенным воздействием. Суммарные ресурсы производителей пяти видов в р. Паратунке почти вдвое превышали таковые в р. Аваче. Существенную долю в запасах составляла горбуша, затем по убыванию — кета, кижуч и самые малочисленные — нерка и чавыча, которые нуждаются в особой охране. Проанализированы основные биологические характеристики — длина и масса тела, плодовитость, половая и возрастная структура по видам и стадам. Проведено сравнение заводской и дикой кеты. Показаны тенденции изменения изученных параметров и приведены аналитические выражения их связей.

**Ключевые слова:** тихоокеанские лососи, запасы, структура стад, биологические характеристики, заводские и дикие стада.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363.

**Zaporozhets G.V., Zaporozhets O.M.** State of stocks of pacific salmon in the basin of Avacha Bay (southeastern Kamchatka) in 1985–2019 // *Izv. TINRO*. — 2020. — Vol. 200, Iss. 2. — P. 334–363.

State of pacific salmon stocks is considered for the basins of the Avacha and Paratunka Rivers in 1985–2019. Significant decline of the stocks is noted that is associated with anthropogenic impact growth. Total number of producers for five salmon species in the Paratunka is almost twice higher than in the Avacha, with the largest portion of pink salmon, then chum salmon, lower portion of coho salmon, and the smallest portions of sockeye and chinook salmon, which need special protection. The main biological parameters of salmon are analyzed for both rivers, as body length, weight, fecundity, sex ratio and age structure, by species. Relationships between the parameters are revealed; their long-term trends are determined. Abundance of wild and artificially hatched chum salmon is compared.

**Key words:** pacific salmon, stock abundance, stock structure, biological parameter, wild-hatched stock, artificially hatched stock.

---

\* *Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: zaporozhets.g.v@kamniro.ru; Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru.*

*Zaporozhets Galina V., Ph.D., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: zaporozhets.g.v@kamniro.ru; Zaporozhets Oleg M., D.Biol., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru.*

## Введение

Берега Авачинской губы и впадающих в нее рек (Авача и Паратунка) — наиболее населенный район Камчатки, лососевые ресурсы которого подвержены значительному антропогенному воздействию. Разработка и добыча полезных ископаемых и термальных вод, расширение сельхозугодий привели к прокладке дорог, вырубке лесов и осушению болот, питающих водой нерестилища лососей, что вызвало понижение уровня грунтовых вод, обсыхание и промерзание нерестовых бугров с икрой и личинками рыб [Остроумов, Непомнящий, 1989; Введенская, Улатов, 2015; Улатов и др., 2018]. При строительстве санаториев и баз отдыха разрушаются берега рек и вместе с ними исчезает множество ключей, где нерестились лососи, зимовала и нагуливалась молодь рыб. С расширением сети дорог усиливается и пресс браконьерства [Запорожец, Запорожец, 2007а]. Для закладки икры на инкубацию с целью лососеводства в реках отлавливают большое количество производителей, изымая их из процесса естественного воспроизводства [Запорожец, Запорожец, 2008, 2011а].

Долговременные последствия таких воздействий можно оценить по состоянию запасов тихоокеанских лососей на основе анализа трендов их численности и основных биологических характеристик (длины и массы тела, плодовитости, возраста и соотношения полов).

Регулярное обследование бассейнов рек Авачи и Паратунки и изучение всех видов тихоокеанских лососей было организовано в конце XX века [Запорожец, Запорожец, 2008, 2011б]. К настоящему времени накоплен обширный материал, требующий разностороннего осмысления. Цель работы — оценить состояние запасов разных видов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинской губы (бухты) на основе анализа динамики их численности и биологических характеристик в период с 1985 по 2019 г. для дальнейшей корректировки стратегии их рационального использования.

## Материалы и методы

В работе использованы материалы, собранные авторами, а также другими сотрудниками КамчатНИРО и СВФ Главрыбвода (ранее — Севвострыбвода, Камчатрыбвода) в процессе ихтиологических съемок в бассейнах рек Авачинской губы в 1989–2019 гг. (табл. 1, данные КамчатНИРО по заполнению нерестилищ и СВТУ ФАР по промысловой статистике за 1985–2019 гг.

Таблица 1  
Объем материала, собранного в бассейнах рек Авачинской губы в 1989–2019 гг., экз.

Table 1  
Number of salmon samples collected in the river basins of the Avacha Bay in 1989–2019, ind.

Река	Горбуша	Нерка	Чавыча	Кета	Кижуч	Итого
Паратунка	3042	7927	72	20335	4487	35863
Авача	3567	2873	1199	11464	5066	24169
Итого	6609	10800	1271	31799	9553	60032

Численность подходов определяли традиционно — как сумму вылова и пропуска производителей. Хотя данные по пропуску производителей в реки Авачинской губы (оцениваемые в основном с помощью авиаучетов) имеют почти непрерывные ряды начиная с 1982 г., более или менее приемлемая для анализа информация о вылове лососей в этом районе известна только с 1985 г.

В ходе регулярных ихтиологических съемок проводили стандартный контрольный лов плавной сетью (с июня по ноябрь). Описывали видовой состав уловов, рыб измеряли, определяли пол, взвешивали, фиксируя их размеры — длину по Смитту (АС), массу тела и гонад, отбирали пробы чешуи и рассчитывали плодовитость самок. Возраст производителей определен сотрудниками лаборатории лососевых рыб

(ранее — динамики численности лососей) КамчатНИРО, его обозначение приведено по европейской системе [Кoo, 1962]. Для уточнения возраста нерки из озер Дальнего и Ближнего опирались на данные Е.Г. Погодаева [1995а, б] о наличии дополнительной зоны суженных склеритов в центре чешуи этих рыб. Темпоральные группировки производителей в устьевых уловах выделяли на основе изменения коэффициента зрелости гонад. Статистический анализ данных выполняли в программе Statistica, используя разнообразные параметрические (дисперсионный, регрессионный и дискриминантный анализы) и непараметрические методы (преимущественно ранговый дисперсионный анализ (ДА) Краскела-Уоллиса); часть графиков построена в программе Ms Excel.

Для идентификации происхождения кеты использовали данные анализа структуры чешуи [Запорожец, Запорожец, 2000, 2017] и отолитного мечения [Растягаева, 2011], любезно предоставленные сотрудниками лаборатории лососевых рыб КамчатНИРО.

### Результаты и их обсуждение

Запасы тихоокеанских лососей в бассейне Авачинской губы подвержены значительным колебаниям, причем наиболее велики они для горбуши (рис. 1). Отметим, что максимальные запасы лососей пришлось на пики подходов горбуши — 1987, 1989, 1997 и 1999 гг. Численность остальных видов заметно сократилась в середине 1990-х гг., что явилось следствием колоссального незаконного изъятия ресурсов в этом районе [Запорожец, Запорожец, 2005, 2007б; Запорожец и др., 2008], хотя их общая динамика в Северной Пацифике в этот период имела положительный тренд [Шунтов и др., 2019]. Суммарные запасы лососей в 1985–2000 гг. в р. Паратунке составляли ~6,7 млн экз., в р. Аваче — 4,2 млн экз., а в период 2001–2019 гг. уменьшились соответственно до 3,9 и 2,2 млн экз.

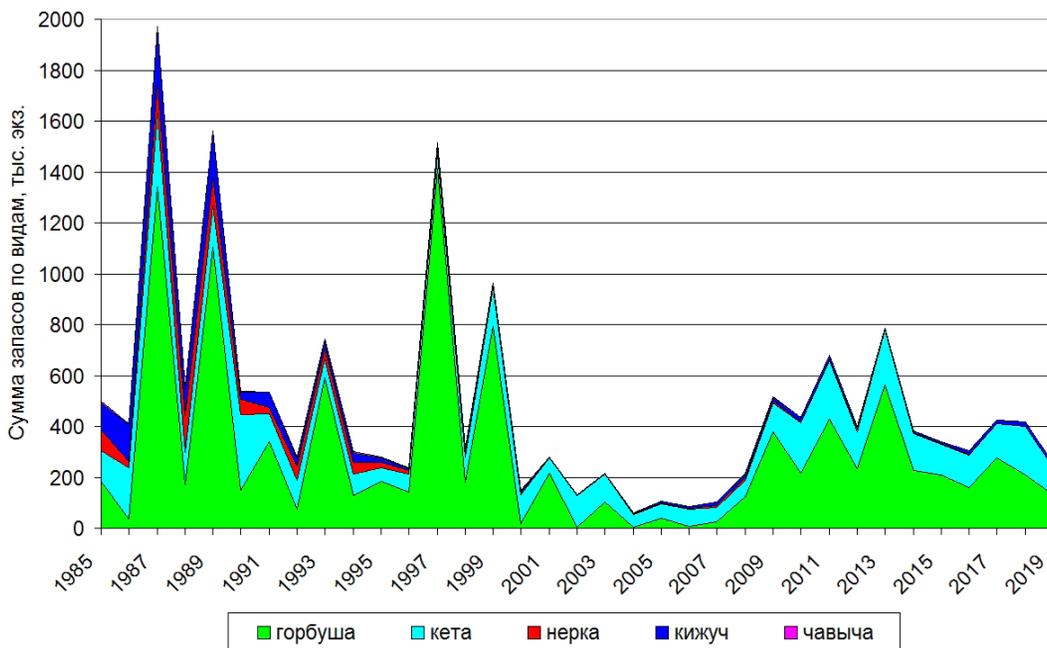


Рис. 1. Динамика запасов тихоокеанских лососей в бассейне Авачинской губы в 1985–2019 гг.  
Fig. 1. Dynamics of pacific salmon stocks in the Avacha Bay basin in 1985–2019

Подходы горбуши и кеты частично восстановились с конца 2000-х гг., но уже не достигали прежних значений. Эти виды оказались более устойчивыми к антропогенным воздействиям как за счет большего разнообразия мест нереста и более широкой распространенности по речным бассейнам, так и из-за короткого пресноводного периода жизни. В то же время значительная часть нерестилищ нерки, чавычи и кижуча была

уничтожена в результате хозяйственной деятельности (строительством дорог, мелиорацией, горнодобывающей промышленностью и др.).

В целом в бассейне Авачинской губы доля горбуши от суммарных подходов лососей изменялась в диапазоне 3,0–93,0 %, кеты — 4,0–93,0, нерки — 0,5–26,0, кижуча — 0,4–36,0, чавычи — 0–2,5 %. Далее рассмотрим эти виды отдельно и по водоемам.

**Горбуша.** Наиболее массовый по численности вид лососей в Авачинской губе, доля горбуши в суммарных подходах к р. Паратунке в среднем в четные годы составляет 33 %, в нечетные — 61 %, а к р. Аваче — соответственно 38 и 68 %. По абсолютной величине подходы горбуши в первую из рек в 1,6 раза больше, чем во вторую.

Продолжительность жизни горбуши составляет около двух лет, в реки возвращаются попеременно два поколения особей — четных и нечетных лет. Межгодовые колебания численности этого вида очень велики. Самыми значительными были подходы в 1997 г. (в р. Паратунку — более 1 млн экз.), а самыми низкими — в 2002, 2004 и 2006 гг., в последние годы двухлетняя цикличность практически не выражена (рис. 2).

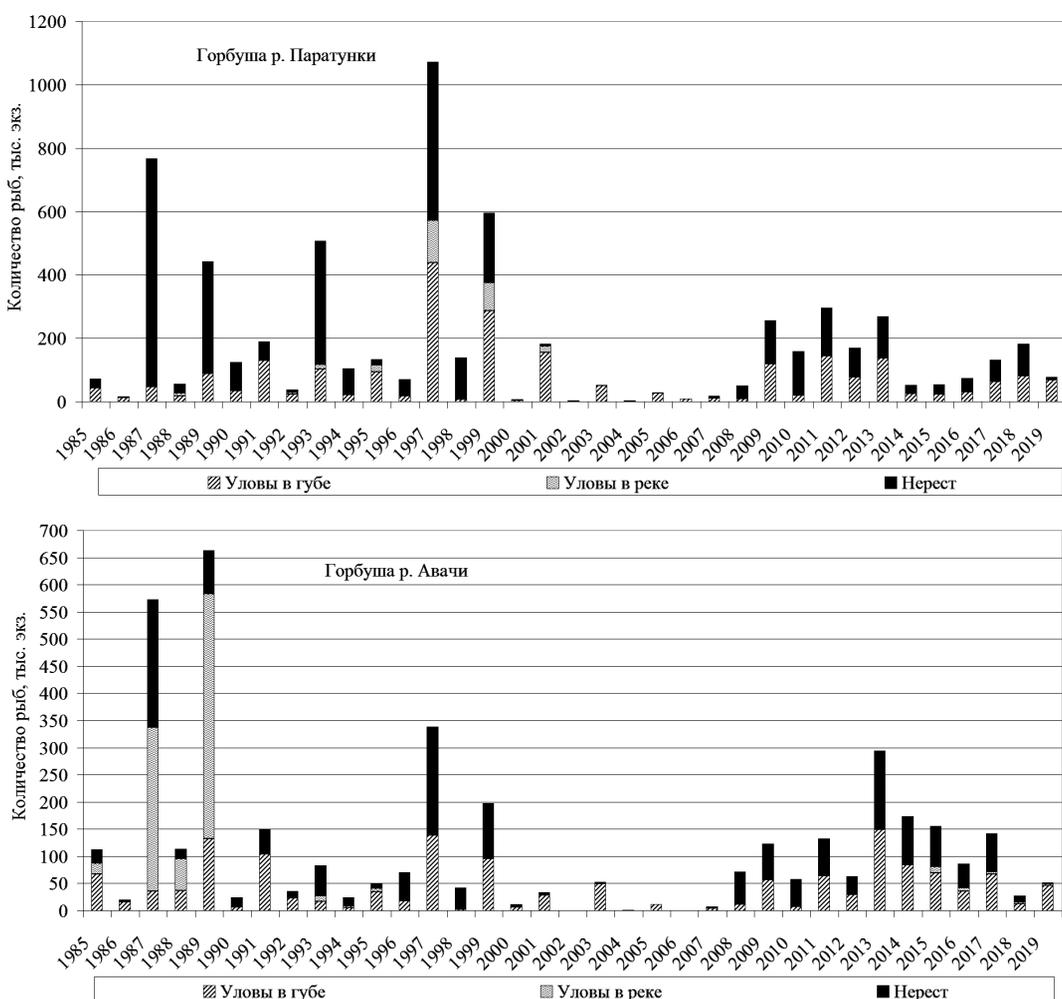


Рис. 2. Структура и динамика запасов горбуши в реках Паратунке и Аваче в 1985–2019 гг.

Fig. 2. Structure and dynamics of pink salmon stocks in the Paratunka and Avacha Rivers in 1985–2019

Продолжительность хода производителей горбуши в реках Авачинской губы обычно составляет около трех месяцев — с конца июня по начало октября (рис. 3, сверху). Этот ход представлен разными темпоральными группировками, особи которых в свою

очередь могут различаться длиной и массой тела [Марченко, 2001; Шунтов, Темных, 2008; Иванков, 2011; Каев, 2012]. Поэтому у горбуши, в отличие от других видов, имеющих разный возраст при возвращении с моря (далее — возраст возврата), эти показатели варьируют в течение нерестового хода в соответствии с характеристиками отдельных группировок, и динамика их различается по рекам и по годам [Запорожец и др., 2017]. В данном случае можно выделить «раннюю летнюю», «позднюю летнюю» и «осеннюю» формы, которые у авачинской горбуши как в четные, так и в нечетные годы статистически значимо различаются по размерам тела ( $p < 0,00002$ ) (рис. 3, внизу), у паратунской таковые не достигают порогового уровня значимости.

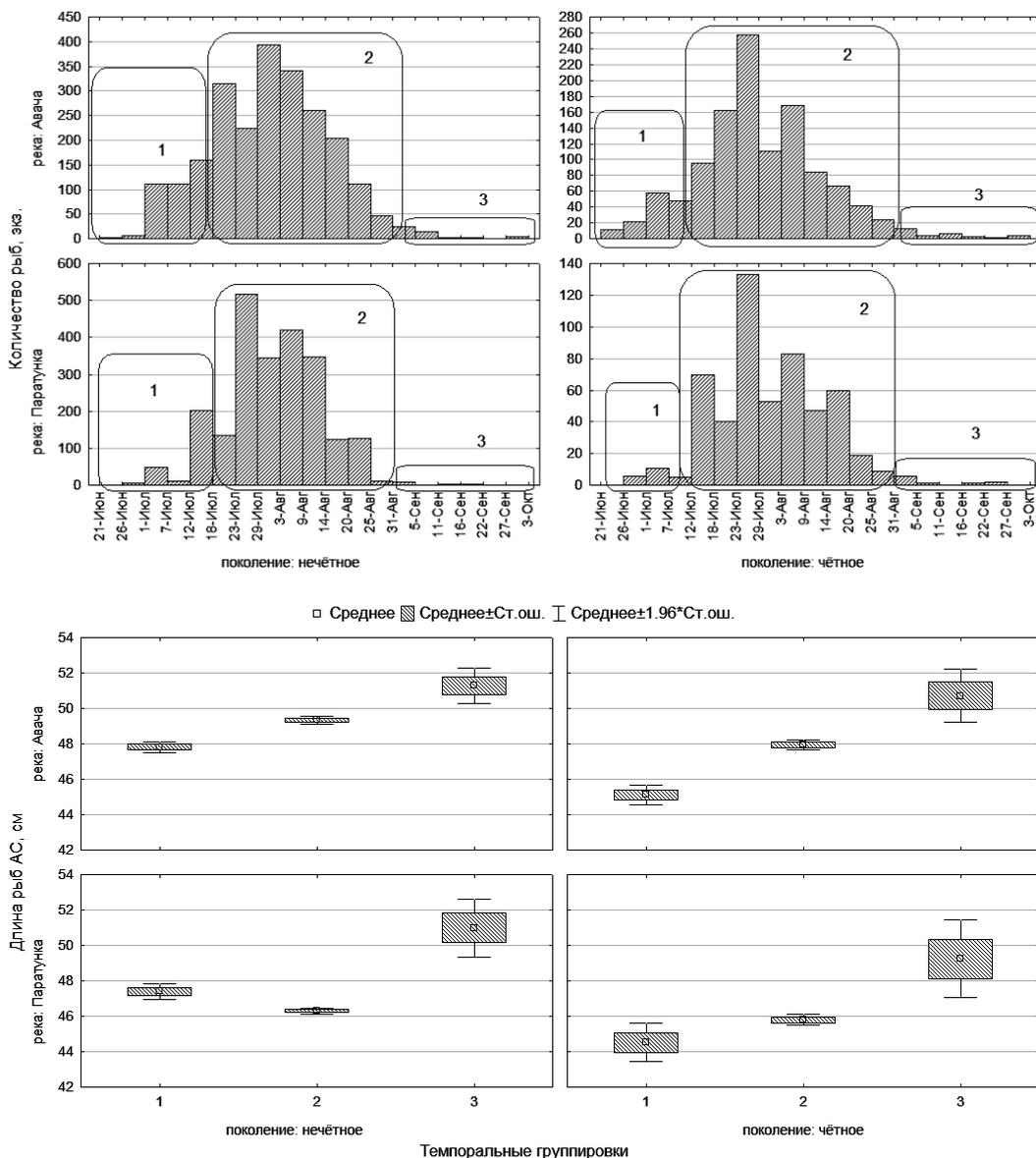


Рис. 3. Динамика исследовательских уловов горбуши в низовьях рек Паратунки и Авачи в 1991–2019 гг. с выделением темпоральных группировок (**вверху**) и сравнение размеров рыб в них (**внизу**) для поколений четных и нечетных лет: 1 — «ранняя летняя», 2 — «поздняя летняя», 3 — «осенняя»

Fig. 3. Dynamics of adult pink salmon research catches in the Paratunka and Avacha lower reaches in 1991–2019 and allocated temporal groupings of pink salmon (**upper panel**) and fish size in them (**bottom panel**). The groupings: 1 — early summer, 2 — late summer, 3 — autumn

Первыми обычно идут по реке самцы горбуши, самки подходят и заканчивают ход несколько позже. В устье р. Паратунки в среднем в 1991–2019 гг. соотношение полов было близко к 1, а в выборках из р. Авачи несколько преобладали самцы (57 %). В последние годы (2015–2019) в обеих реках доля самцов существенно больше, чем самок (в среднем — 64 %).

В 1991–2019 гг. длина (и масса) тела производителей горбуши, заходящих в р. Паратунку, в целом увеличивались, а у авачинской горбуши — уменьшались (рис. 4).

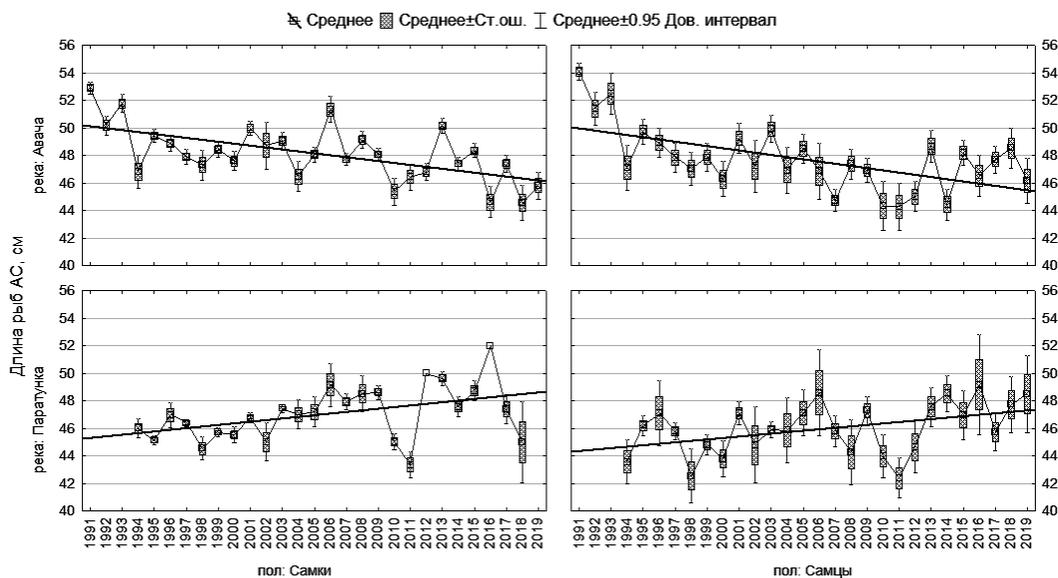


Рис. 4. Изменение длины тела производителей горбуши в реках Паратунке и Аваче в 1991–2019 гг.

Fig. 4. Dynamics of body length for adult pink salmon in the Paratunka and Avacha Rivers in 1991–2019

Плодовитость горбуши р. Паратунки в отличие от таковой р. Авачи имела явно выраженный положительный тренд (рис. 5).

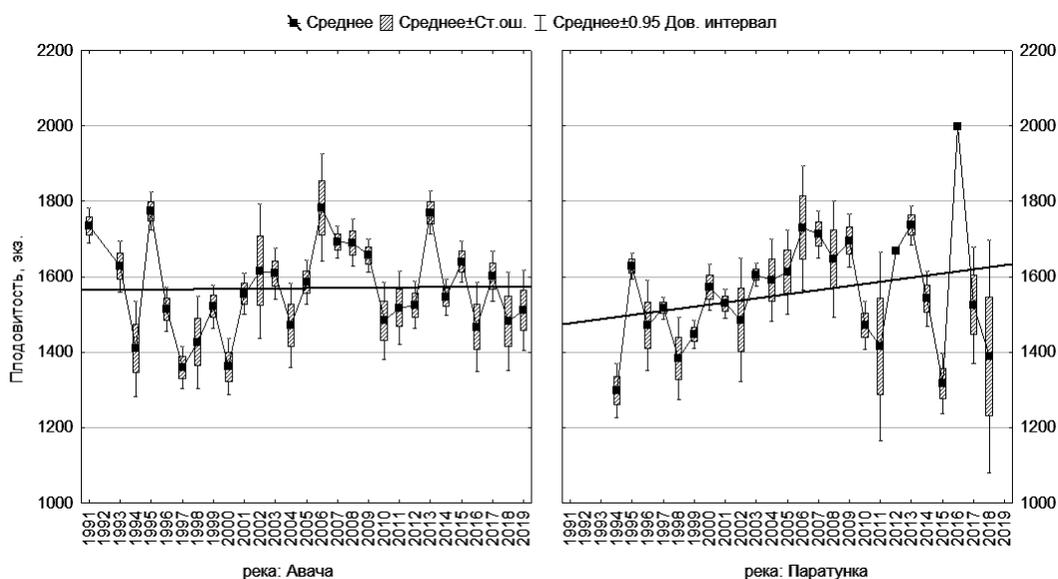


Рис. 5. Плодовитость горбуши из рек Авачинской губы в 1991–2019 гг.

Fig. 5. Fecundity of pink salmon in the rivers of Avacha Bay in 1991–2019

Анализ биологических характеристик горбуши, зашедшей на нерест в р. Авачу в 1991–2019 гг., показал, что средние длина и масса тела производителей в урожайные (нечетные) годы значительно больше ( $p < 0,00015$ ), чем в неурожайные (четные). Различия аналогичных характеристик паратунской горбуши из урожайных и неурожайных поколений не достигают порогового уровня значимости.

Плодовитость самок этого вида из обеих рек в нечетные годы выше, чем в четные ( $p < 0,01$ ). Кроме того, при сравнении средних длины тела, массы и плодовитости горбуши из разных стад и поколений выявлено, что паратунские производители мельче авачинских (рис. 6) и плодовитость их самок меньше ( $p < 0,0001$ ). Гендерные различия по длине тела значимы ( $p < 0,0005$ ) только между самцами и самками паратунской горбуши в среднем в нечетные годы.

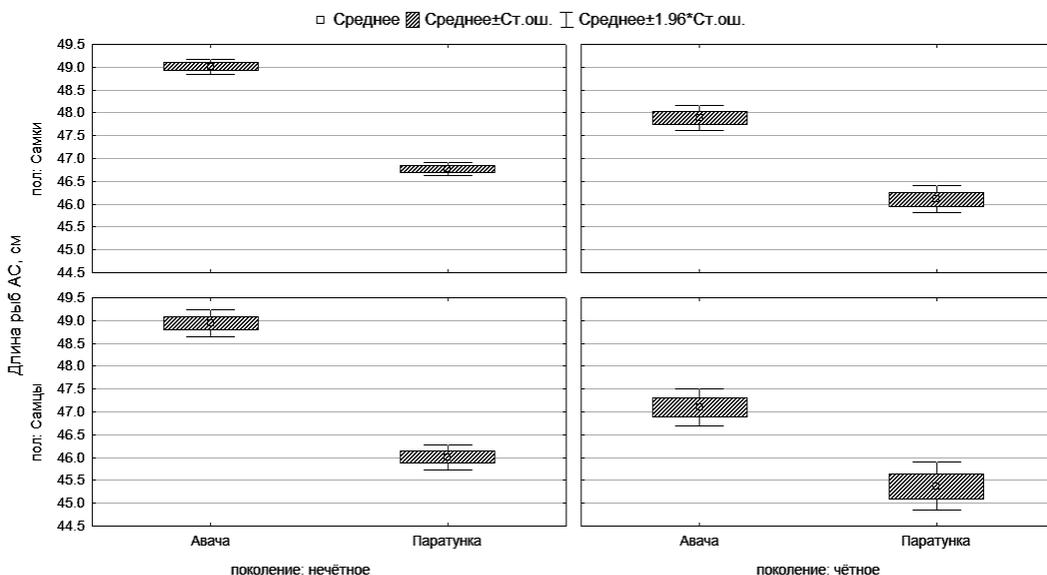


Рис. 6. Средняя длина тела горбуши из рек Авачинской губы в 1991–2019 гг.

Fig. 6. Mean for 1991–2019 body length of pink salmon in the rivers of Avacha Bay

Средние значения длины тела, массы и плодовитости производителей горбуши из разных стад в 2015–2019 гг. составляли: р. Паратунка —  $47,3 \pm 0,3$  см,  $1289 \pm 28$  г,  $1396 \pm 41$  экз., р. Авача —  $47,5 \pm 0,2$  см,  $1388 \pm 15$  г,  $1586 \pm 16$  экз.

**Кета** является вторым по численности после горбуши видом в реках Паратунке (44 % от суммарных подходов лососей) и Аваче (30 %). Среднегодовые запасы кеты в период 1985–2019 гг. составляли соответственно: в Паратунке — 93 тыс. экз., в Аваче — 34 тыс. экз. (рис. 7).

На графике динамики запасов кеты р. Паратунки явно выделяются как минимум два периода ее максимальной численности — 1985–1990 и 2010–2019 гг., причем в 1990 г. на нерестилищах было учтено самое большое количество рыб. Некоторое увеличение запасов в 1998–2003 гг. связано в основном со значительными возвратами рыб к Паратунскому лососевому рыболовному заводу (ЛРЗ). Для кеты р. Авачи минимальная численность отмечена в период с 1993 по 2008 г. Затем, как и на Паратунке, следует подъем запасов, согласующийся с общей динамикой численности кеты в Северной Пацифике [Шунтов и др., 2019].

Продолжительность хода производителей кеты обычно составляет около 2,5–3,0 мес. — с июля по сентябрь (рис. 8). В р. Паратунке первые особи кеты появляются в конце июня, когда температура воды в реке поднимается выше 6 °С. Самки зачастую начинают идти на нерест чуть позже самцов и позже заканчивают ход [Запорожец, Запорожец, 2008].

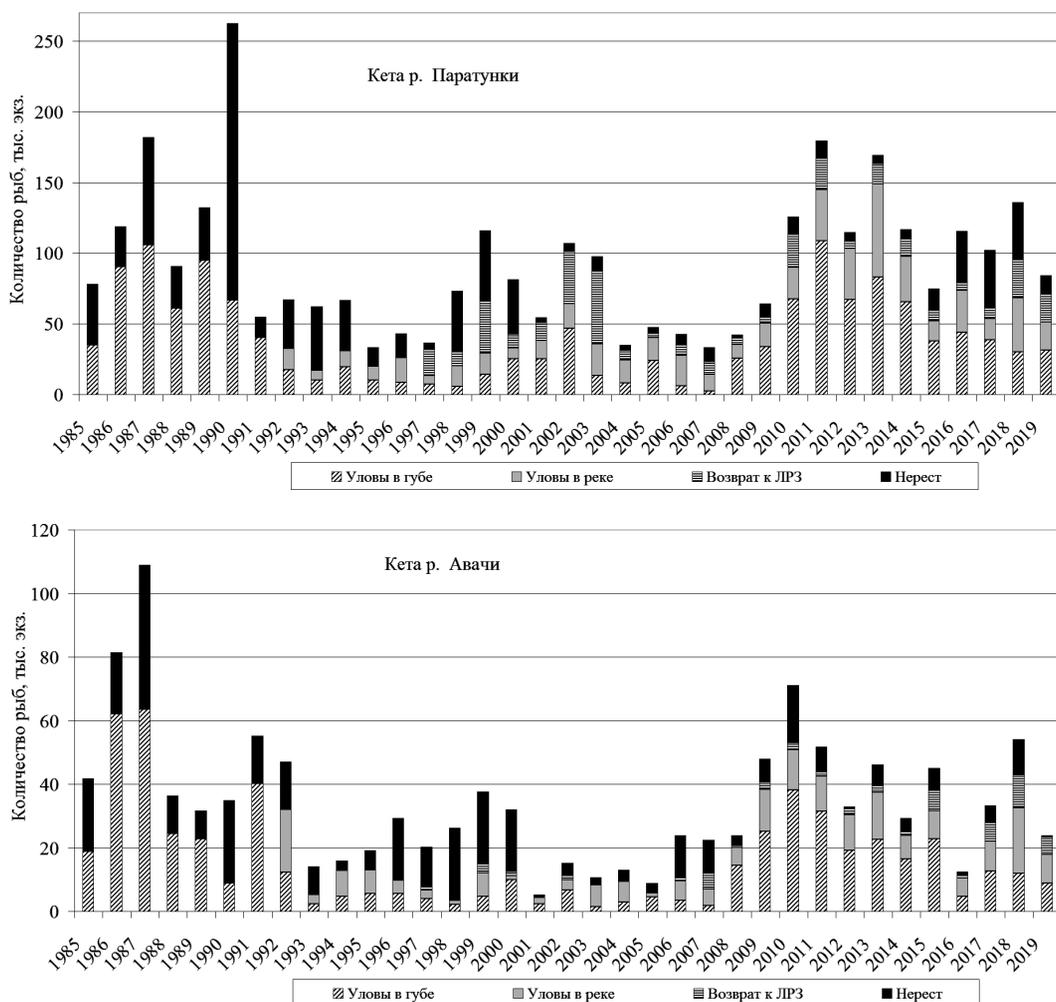


Рис. 7. Динамика запасов кеты в реках Паратунке и Аваче в 1985–2019 гг.  
 Fig. 7. Dynamics of chum salmon stocks in the Paratunka and Avacha Rivers in 1985–2019

При детальном рассмотрении ежегодных паттернов нерестового хода кеты в реки и анализе динамики коэффициентов зрелости гонад у рыб [Запорожец, Запорожец, 2017] выявляются две или три темпоральные группировки [Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995; Иванков и др., 2010; Иванков, Иванкова, 2013; Золотухин, 2019], как правило — «летняя раннего хода» (июнь-июль), «летняя позднего хода» (август) и «осенняя» (сентябрь) (рис. 8), которые в свою очередь значительно различаются ( $p = 0,000$ ) по длине (рис. 9) и массе тела (ранговый ДА Краскела-Уоллиса).

К началу сентября массовый ход кеты заканчивается, а к концу месяца, когда температура воды в реке падает до  $6\text{ }^{\circ}\text{C}$  и ниже, кету можно поймать только существенно выше по течению — в районе ее нерестилищ.

В устьях рек соотношение полов в целом за весь период хода обычно сильно варьирует по годам, но в среднем в 1990–2019 гг. в низовьях р. Паратунки — 57 % самцов, а в р. Аваче — 53 %.

Возрастная структура производителей кеты в бассейне Авачинской губы представлена 5 классами: 0.2–0.6 с модой 0.3 или 0.4, меняющейся по годам. В 1992–2019 гг. средний возраст возврата самцов кеты обоих стад, колеблясь, постепенно уменьшался (рис. 10). При этом и самцы, и самки из р. Авачи старше ( $p = 0,000$ ) паратунских (табл. 2); в р. Паратунке самцы старше самок ( $p < 0,043$ ) (ранговый ДА Краскела-Уоллиса).

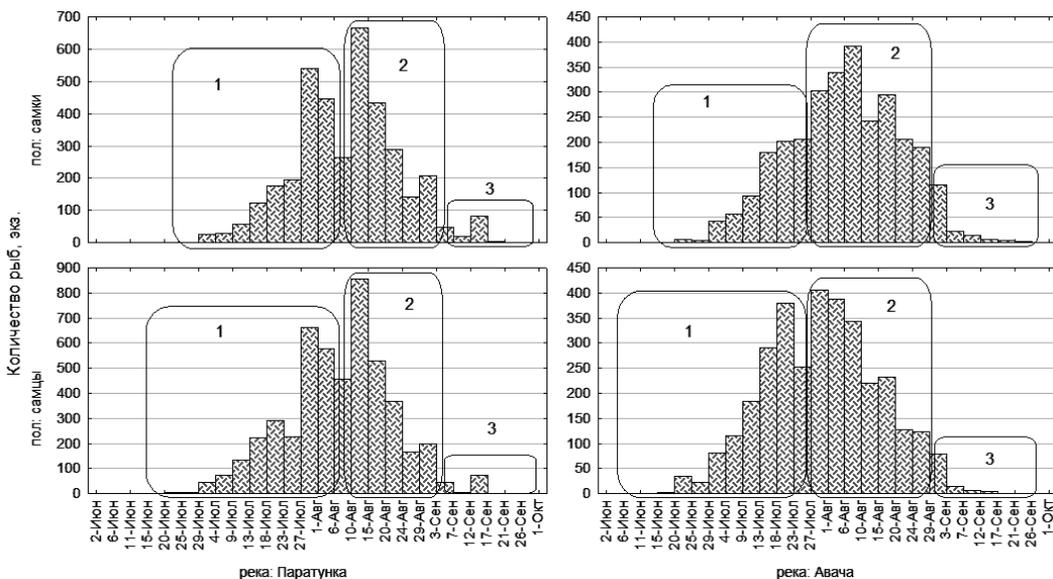


Рис. 8. Динамика исследовательских уловов кеты в низовьях рек Паратунки и Авачи в 1990–2019 гг. и выделение темпоральных группировок: 1 — «ранняя летняя», 2 — «поздняя летняя», 3 — «осенняя»

Fig. 8. Dynamics of adult chum salmon research catches in the Paratunka and Avacha lower reaches in 1990–2019 and allocated temporal groupings of chum salmon. The groupings: 1 — early summer, 2 — late summer, 3 — autumn

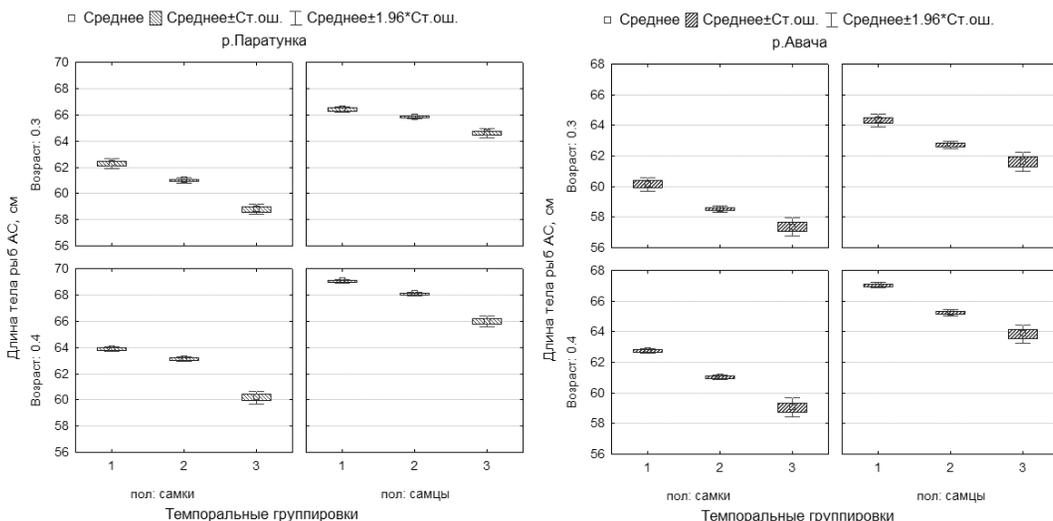


Рис. 9. Сравнение длины тела (АС) в выделенных темпоральных группировках кеты основных возрастных классов в 1990–2019 гг.: 1 — «ранняя летняя», 2 — «поздняя летняя», 3 — «осенняя»

Fig. 9. Comparison of body size (AC) for the main age classes of selected temporal groupings of chum salmon in 1990–2019: 1 — early summer, 2 — late summer, 3 — autumn

Анализ динамики массы тела кеты (рис. 11) по трем возрастным группам (0.3, 0.4 и 0.5) показал, что, судя по коэффициентам при аргументе (x), масса тела рыб старшего возраста со временем уменьшается, особенно у самцов из р. Паратунки.

Более подробный анализ массы (и длины) тела производителей с помощью рангового дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса по возрастным классам (рис. 12)

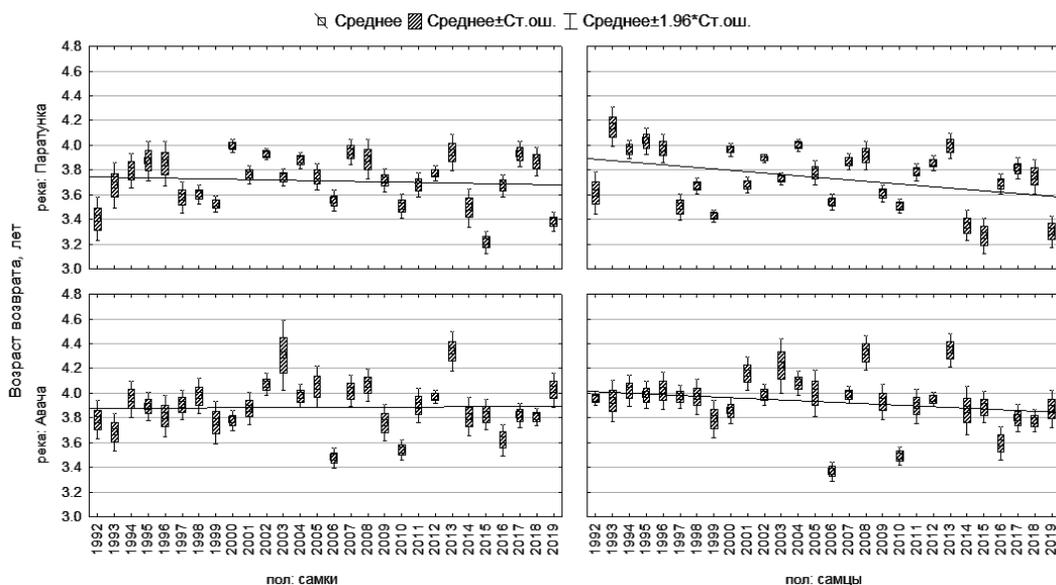


Рис. 10. Изменения среднего возраста производителей кеты в реках Паратунке и Аваче в 1992–2019 гг.

Fig. 10. Trends of average age of adult chum salmon in the Paratunka and Avacha Rivers for 1992–2019

Таблица 2

Средний возраст возврата кеты в реки Авачу и Паратунку в 1992–2019 гг. (в низовьях рек)

Table 2

Average age of return for chum salmon stocks in the Avacha and Paratunka lower reaches in 1992–2019

Река	Пол	Возраст, годы	N, экз.
Паратунка	Самки	3,67 ± 0,01	3682
	Самцы	3,71 ± 0,01	4845
Авача	Самки	3,82 ± 0,01	2876
	Самцы	3,88 ± 0,01	3226

подтвердил, что самцы кеты значимо ( $p = 0,000$ ) крупнее одновозрастных самок; длина и масса тела рыб с возрастом ( $p = 0,000$ ) увеличиваются.

Плодовитость самок кеты из обеих рек в исследуемый период в целом росла, причем в р. Паратунке быстрее, о чем свидетельствуют коэффициенты при  $x$  в уравнениях аппроксимации:

$$p. \text{ Паратунка} — Y = 2263,08 + 8,73x; \quad p. \text{ Авача} — Y = 2006,54 + 3,34x,$$

где  $Y$  — плодовитость, экз.;  $x$  — номер года по порядку на оси абсцисс.

Анализ связи плодовитости с другими характеристиками производителей подтвердил, что она положительно коррелирует с массой тела самок (р. Паратунка —  $R = 0,52$ ,  $p < 0,00001$ ; р. Авача —  $R = 0,55$ ,  $p < 0,00001$ ), а с возрастом — нелинейно: у крупных одноразмерных рыб она с возрастом уменьшается, а у мелких — в р. Паратунке — несколько увеличивается, у таких же мелких из р. Авачи не зависит от возраста (рис. 13).

Сравнение рассмотренных показателей кеты из рек Авачи и Паратунки с помощью рангового дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса по возрастным группам за последние 5 лет (2015–2019 гг.) выявило, что длина и масса тела паратунских производителей статистически больше, чем авачинских ( $p = 0,000$ ), а самки плодовитее ( $p = 0,000$ ). В то же время возраст возврата самок в р. Паратунку значимо меньше, чем в р. Авачу ( $p = 0,000$ ). Половой диморфизм в обоих стадах хорошо выражен по массе и длине тела — одновозрастные самцы больше ( $p = 0,000$ ). Самцы паратунской кеты

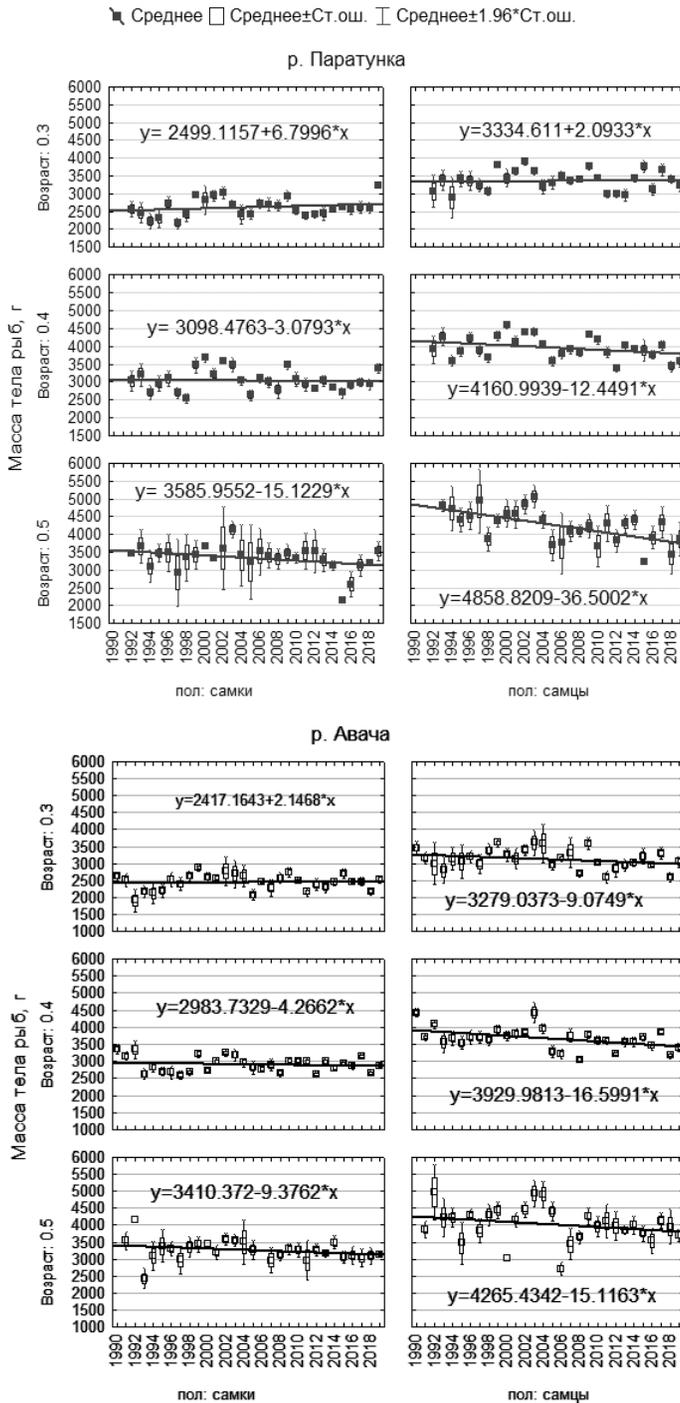


Рис. 11. Динамика массы тела кеты рек Паратунки и Авачи в 1992–2019 гг.  
 Fig. 11. Dynamics of adult chum salmon weight in the Paratunka and Avacha Rivers in 1992–2019

возвращаются на нерест в среднем позже, чем самки ( $p < 0,043$ ), а для авачинской кеты возрастные различия по полу не достигают статистически значимого уровня.

Средние значения длины АС, массы, плодовитости и возраста возврата производителей кеты из разных популяций в 2015–2019 гг. в приустьевых уловах составляли: р. Паратунка —  $63,5 \pm 0,1$  см,  $3291 \pm 24$  г,  $2415 \pm 24$  экз.,  $3,61 \pm 0,02$  года; р. Авача —  $61,8 \pm 0,1$  см,  $3014 \pm 19$  г,  $2041 \pm 16$  экз.,  $3,77 \pm 0,02$  года.

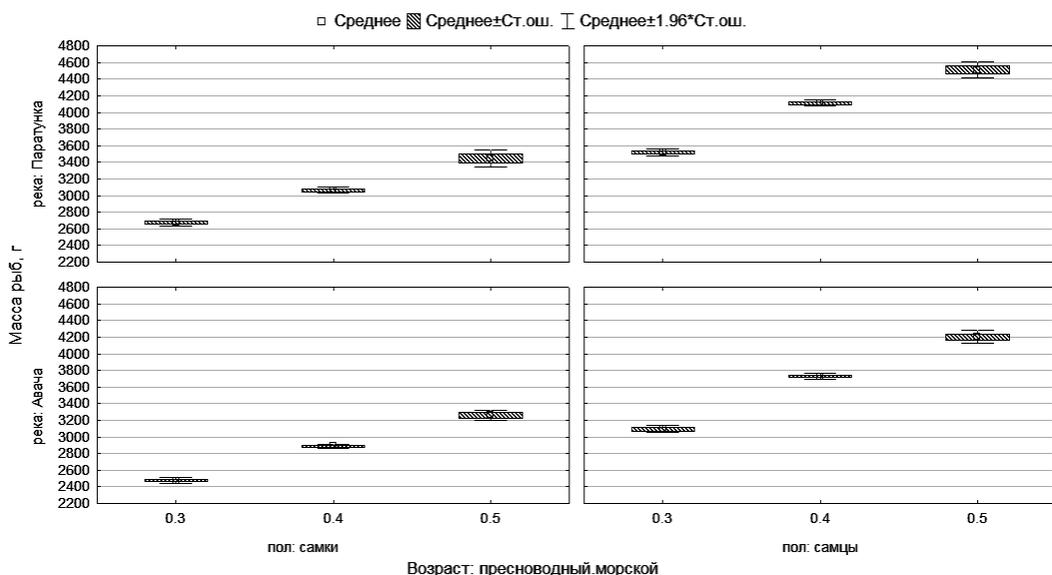


Рис. 12. Масса тела кеты разного возраста из рек Авачинской губы в 1992–2019 гг.  
 Fig. 12. Body weight of chum salmon from the rivers of Avacha Bay in 1992–2019, by age classes

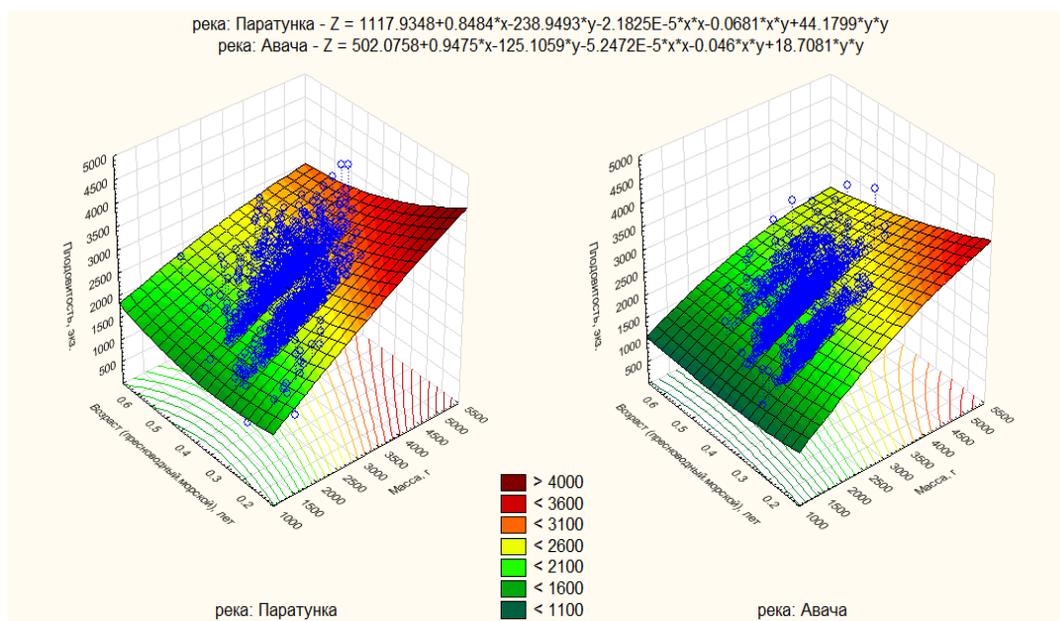


Рис. 13. Зависимость плодовитости кеты рек Паратунки и Авачи от массы тела самок и их возраста. Аппроксимация полиномом второй степени

Fig. 13. Dependence of chum salmon fecundity on body weight and age for the Paratunka and Avacha Rivers (approximated by second-degree polynomials)

**Некоторые последствия искусственного разведения кеты.** В бассейне Авачинской губы активно занимаются искусственным воспроизводством кеты. На Паратунском ЛРЗ (ПЛРЗ) выращивают и выпускают ежегодно до 20 млн экз. молоди в приток р. Паратунки — ручей Трезубец, а на ЛРЗ «Кеткино» (КЛРЗ) — до 10 млн экз. мальков в ручей Зеленовский (бассейн р. Авачи). Возвраты производителей в период 1997–2019 гг. непосредственно к ПЛРЗ составляли 3,5–52,0 тыс. экз., к КЛРЗ — 0,15–6,4 тыс. экз. (см. рис. 7).

Суммарный возврат заводской кеты в 1997–2019 гг. к ПЛРЗ от поколений 1993–2014 гг. составил 328 тыс. экз., а суммарный выпуск за эти годы — 299 млн экз. Следовательно, возврат заводской кеты непосредственно к ПЛРЗ от выпусков этих лет — 0,11 %. Аналогично суммарный возврат заводской кеты к КЛРЗ от поколений 1994–2014 гг. составил 48 тыс. экз., суммарный выпуск за эти годы — 120 млн экз., а коэффициент возврата заводской кеты непосредственно к КЛРЗ от выпусков этих лет 0,04 %. С учетом промыслового изъятия в Авачинской губе и в реках средние возвраты заводских рыб в эти речные бассейны за тот же период были: ПЛРЗ — 0,30 %, КЛРЗ — 0,13 %. Ранее было показано, что выживаемость кеты естественного происхождения от икры до возврата производителей в 2,4 раза выше, чем искусственного [Запорожец, Запорожец, 2017].

Доля кеты искусственного происхождения в смешанных уловах в низовьях р. Паратунки в 2009–2018 гг., определенная на основе идентификации происхождения особей по чешуе и отолитам, изменялась от 27 до 48 %, в среднем — 41 %, в р. Аваче — 4–16 %, в среднем — 9 %.

На обследованных естественных нерестилищах также идентифицированы особи кеты заводского происхождения, причем доля таких рыб увеличивается по мере приближения мест нереста к заводам; среди производителей, подошедших к ЛРЗ, в свою очередь зачастую присутствуют и «дикие» [Запорожец, Запорожец, 2017].

Для оценки влияния искусственного воспроизводства на качественные характеристики возвращающихся производителей мы сравнили биологические показатели рыб разного происхождения: возраст, размеры и плодовитость. В результате выявлено, что и самцы, и самки кеты естественного происхождения в р. Паратунке статистически значимо ( $p = 0,0000$ ) старше заводских (ранговый ДА Краскела-Уоллиса); в р. Аваче такие различия отсутствуют (рис. 14). Причиной некоторого омоложения заводской кеты р. Паратунки является повышенная температура воды при инкубации икры и подращивании молоди на ПЛРЗ [Запорожец, Запорожец, 2011б].

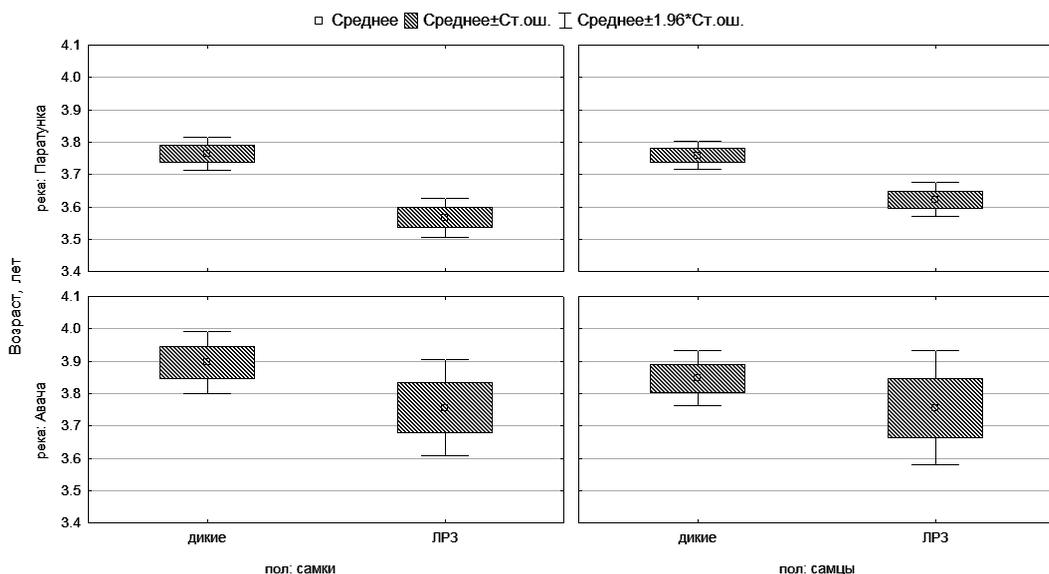


Рис. 14. Возраст возврата производителей кеты разного происхождения в реках Авачинской губы в 2009–2018 гг.

Fig. 14. Age of return for wild-hatched and artificially hatched spawners of chum salmon in the rivers of the Avacha Bay in 2009–2018

Средний возраст кеты естественного воспроизводства в 2009–2018 гг. в р. Паратунке  $3,76 \pm 0,02$  года, а заводской —  $3,60 \pm 0,02$  года, в р. Аваче — соответственно  $3,87 \pm 0,03$  и  $3,76 \pm 0,06$  года.

Показатели длины тела, массы и плодовитости производителей кеты разного происхождения в обоих стадах в 2009–2018 гг. значимо не различались, хотя ранее различия по этим показателям имелись [Запорожец, Запорожец, 2011б].

**Кижуч** — один из ценных видов в бассейнах рек Авачинского залива, его среднегодовые запасы (уловы в реке и Авачинской губе и заполнение нерестилищ) в 1986–1993 и 1994–2019 гг. составляли соответственно: в р. Паратунке 19 и 5 тыс. экз., в р. Аваче — 81 и 7 тыс. экз. (рис. 15). Доля кижуча в общих подходах лососей в 1986–2019 гг. к р. Паратунке — 3 %, к р. Аваче — 12 %.

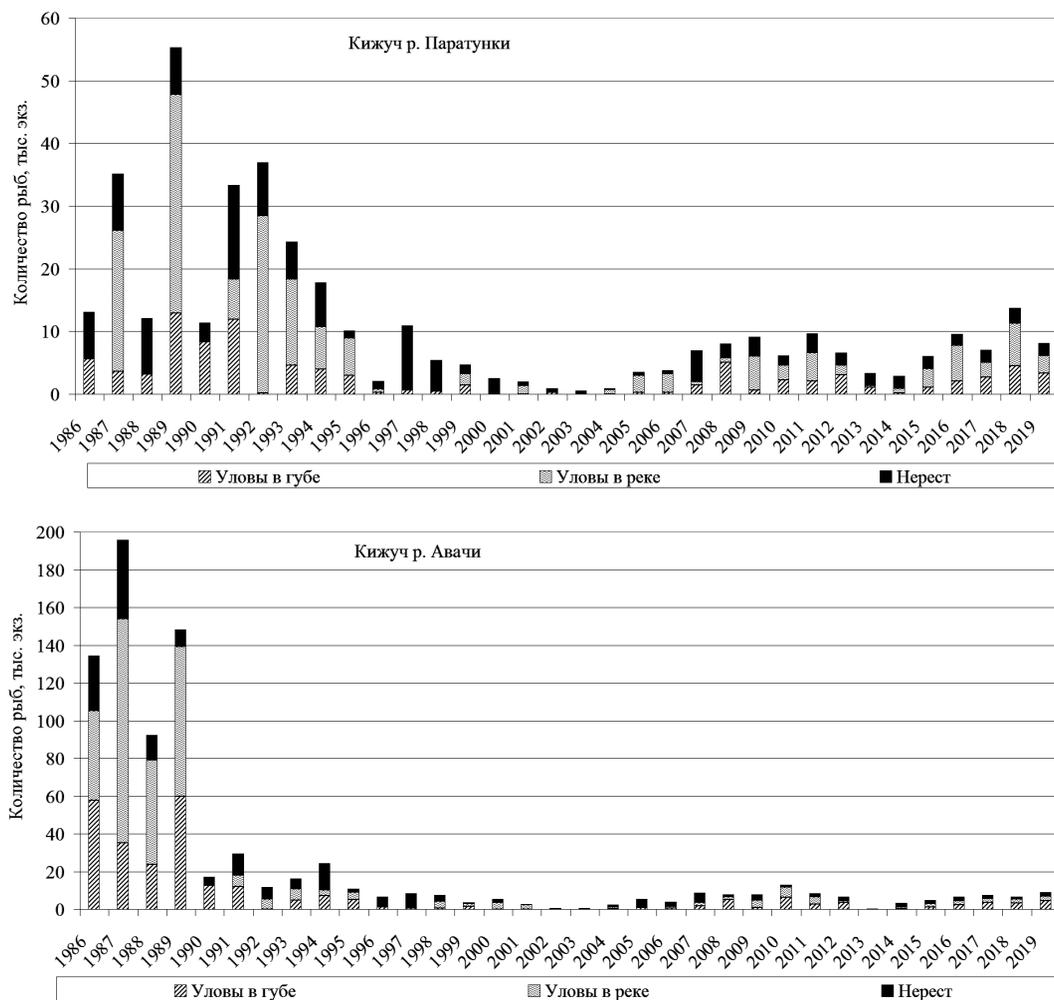


Рис. 15. Структура запасов кижуча в реках Паратунке и Аваче в 1986–2019 гг.

Fig. 15. Stock structure of coho salmon in the Paratunka and Avacha Rivers in 1986–2019

Численность кижуча в бассейне Авачинской губы значительно сократилась: в р. Аваче с 1990 г., в р. Паратунка с 1993 г. Впоследствии восстановления запасов не наблюдали.

На Паратунском ЛРЗ с 1992 г. занимаются воспроизводством этого вида, выпуская почти ежегодно молодь массой около 6 г в количестве около 500 тыс. экз. Возвраты непосредственно к заводу не были зарегистрированы ни разу. В устьевых уловах по данным отолитного мечения доля заводского кижуча варьировала от 2,0 до 12,0 % (в среднем ~8,5 %). Вычисленный промысловый возврат от выпуска 2012 г. (единственного обнаруженного в уловах 2014 г.) составил 0,02 %. Можно констатировать, что искусственное воспроизводство кижуча не привело к восстановлению его ресурсов (рис. 15).

Обычно ранний кижуч появляется в уловах в конце июля — начале августа; массовый ход происходит во второй половине августа — начале сентября, в конце сентября — начале октября наблюдается поздний кижуч, который идет до декабря [Грибанов, 1948; Смирнов, 1975; Sanderscock, 1991; Зорбиди, 2010; Запорожец и др., 2016] (рис. 16). В устьях рек Авачинской губы доля самок в стаде авачинского кижуча составляет 53 %, а паратунского — 62 %.

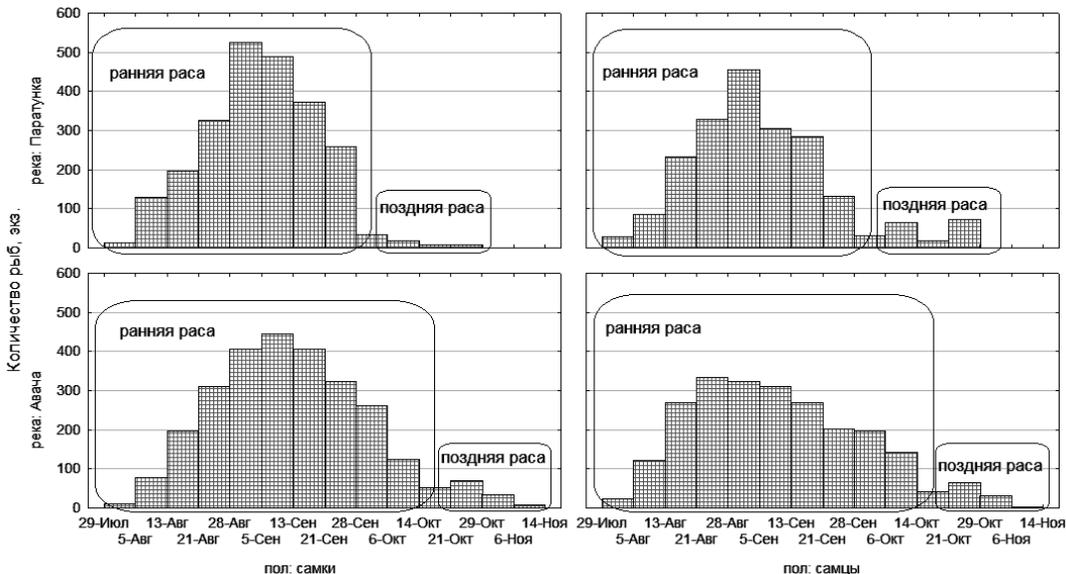


Рис. 16. Динамика исследовательских уловов кижуча в низовьях рек Паратунки и Авачи в 1993–2019 гг.

Fig. 16. Dynamics of research catches of adult coho salmon in the Paratunka and Avacha lower reaches in 1993–2019

Абсолютное большинство особей кижуча (~97 %) в исследуемый период в реках Паратунке и Аваче имело возраст 1.1 и 2.1. Другие возрастные группы — 1.0, 1.2, 2.0, 2.2, 3.0, 3.1 — составляли небольшую долю (рис. 17).

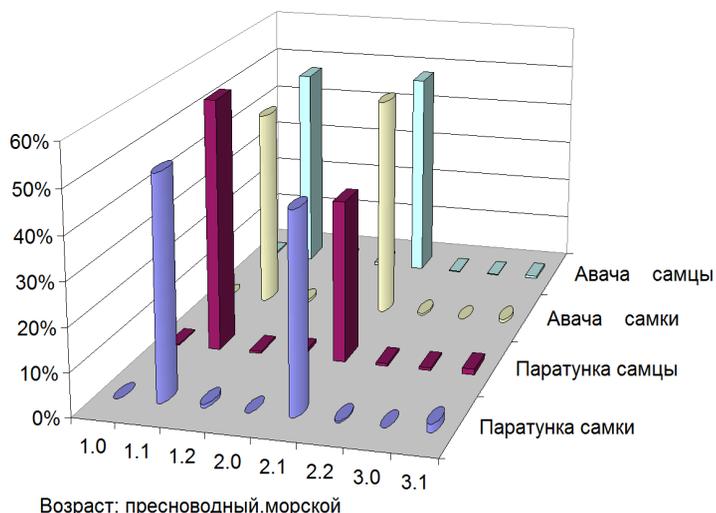


Рис. 17. Распределение возрастных групп у кижуча из рек Паратунки и Авачи в 1993–2019 гг.

Fig. 17. Age compositions of adult coho salmon in the Paratunka and Avacha Rivers in 1993–2019

Чередование двух основных возрастных групп в скате (1+ и 2+) у авачинского и в меньшей степени паратунского кижуча, о котором писала Ж.Х. Зорбиди [2010], определяет и чередование в возврате трех- и четырехлеток (рис. 18).

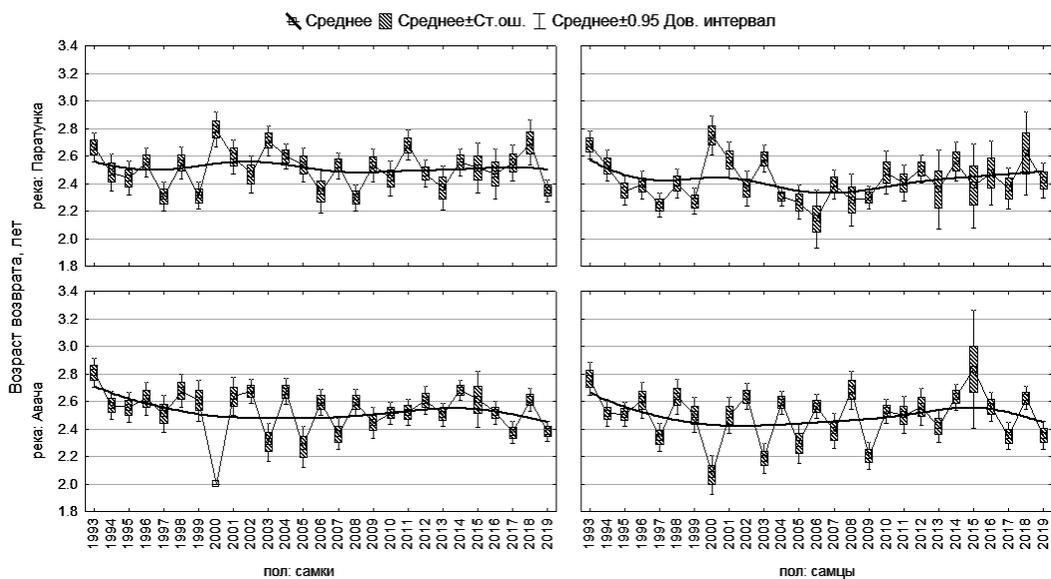


Рис. 18. Возраст возврата кижуча из разных рек Авачинской губы в 1993–2019 гг.

Fig. 18. Age of return for coho salmon from certain rivers of the Avacha Bay in 1993–2019

Возраст возврата авачинского кижуча ( $2,53 \pm 0,01$  года) больше, чем у паратунского ( $2,47 \pm 0,01$  года) ( $p < 0,0001$ ). При этом самцы, возвращающиеся в р. Паратунку, младше самок ( $p < 0,02$ ) (ранговый ДА Краскела-Уоллиса).

В 1993–2019 гг. динамика массы тела производителей кижуча в паратунском и авачинском стадах в целом имела отрицательный тренд, особенно у самцов (рис. 19).

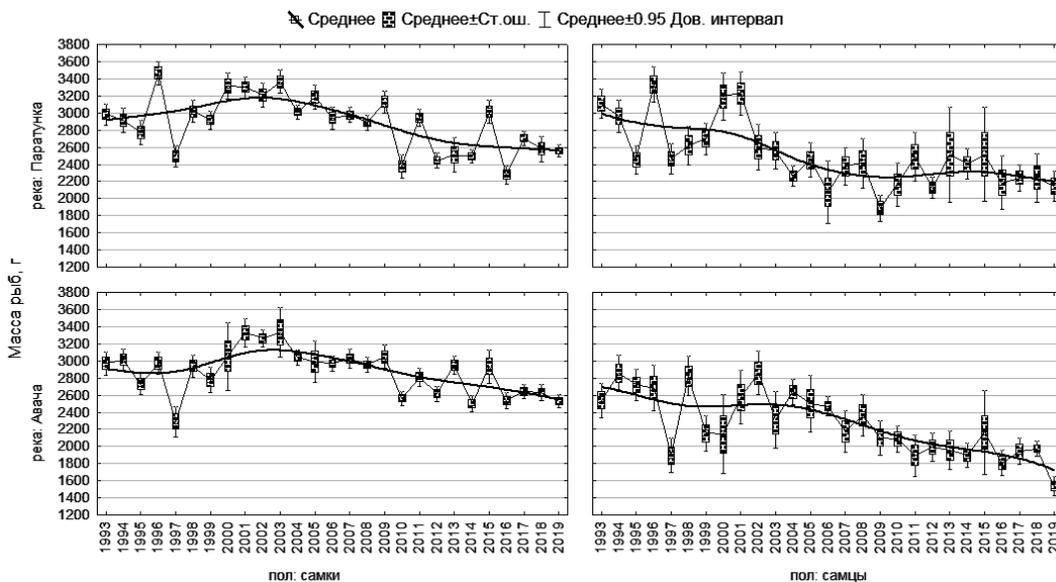


Рис. 19. Изменение массы тела производителей кижуча из рек Паратунки и Авачи в 1993–2019 гг.

Fig. 19. Dynamic of body weight for coho salmon in the Paratunka and Avacha Rivers in 1993–2019

Ранговый дисперсионный анализ (Краскела-Уоллиса) показателей длины (и массы) тела рыб основных возрастных групп кижуча выявил значимые статистические различия ( $p = 0,000$ ) по длине тела между самцами из рек Паратунки и Авачи (рис. 20), а также по массе тела самок из разных стад ( $p = 0,0000$ ).

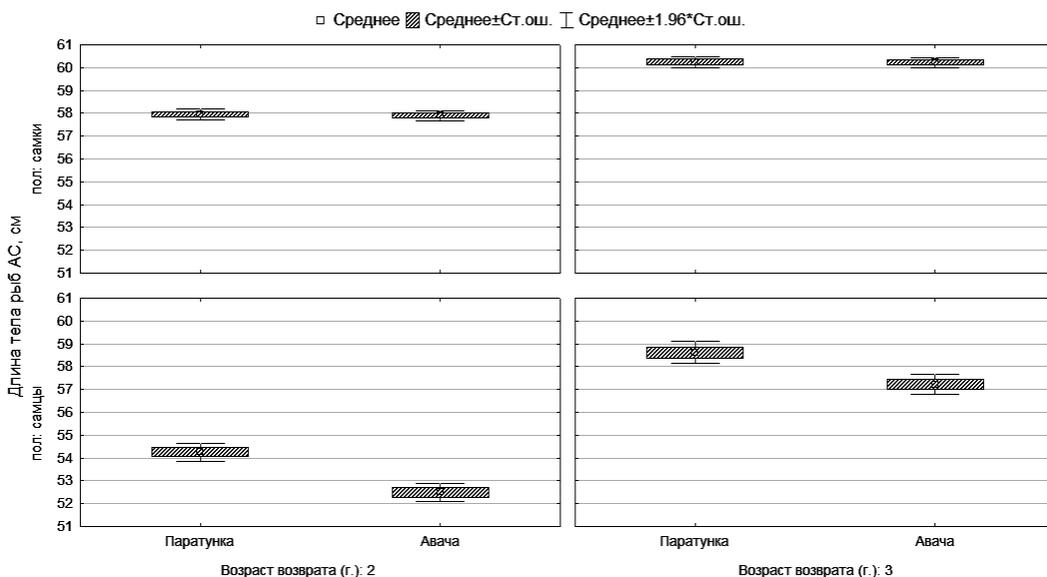


Рис. 20. Длина тела кижуча основных возрастных групп из рек Паратунки и Авачи в 1993–2019 гг.

Fig. 20. Body length of coho salmon from the Paratunka and Avacha Rivers in 1993–2019, by main age classes

Для авачинских и паратунских производителей характерен заметный половой диморфизм: длина тела одновозрастных самок и их масса значительно больше, чем самцов ( $p = 0,000$ ) (ранговый ДА Краскела-Уоллиса). О больших размерах самок, чем самцов, у производителей кижуча в р. Паратунке писал В.И. Грибанов [1948]. Подобную тенденцию для восточнокамчатского кижуча отмечала и Ж.Х. Зорбиди [2010], особенно для возрастной группы 1.1. В то же время у большещерецкого кижуча трехлетние самки в среднем крупнее одновозрастных самцов, а четырехлетние самки меньше самцов-ровесников [Запорожец и др., 2013]. По данным для других регионов — Северной Америки [Sandercock, 1991], некоторых районов Сахалина [Смирнов, 1975] — самцы обычно крупнее самок.

Плодовитость кижуча в 1993–2019 гг. по-разному изменялась в реках Аваче и Паратунке в основных возрастных группах возврата — 2 и 3 года (рис. 21). Интересно отметить и чередование величины этого показателя по годам в отдельные периоды у авачинского кижуча. В целом плодовитость авачинского кижуча ниже, чем паратунского ( $p < 0,0001$ ).

Средние значения длины, массы тела, плодовитости и возраста возврата производителей кижуча из разных стад в 2015–2019 гг. в приустьевых уловах составляли: р. Паратунка —  $55,7 \pm 0,2$  см,  $2499 \pm 24$  г,  $4318 \pm 37$  экз.,  $2,45 \pm 0,02$  года; р. Авача —  $54,7 \pm 0,2$  см,  $2289 \pm 21$  г,  $4148 \pm 29$  экз.,  $2,48 \pm 0,02$  года.

Запасы *нерки*, бывшей еще в середине прошлого века одним из многочисленных видов лососей в бассейне Авачинской губы, достигали по данным Ф.В. Крогиус [1948] 360 тыс. экз., в настоящее время находятся на крайне низком уровне, составляя в среднем за последние 5 лет ~1 тыс. экз., или ~0,36 % от былого. В суммарных подходах лососей к р. Паратунке в 1985–2019 гг. доля нерки изменялась от 46,0 (в 1988 г.) до 0,3 % (в 2010 и 2018 гг.), в среднем — 6,0 %; в р. Аваче в тот же период — от 16,0 (1994 г.) до 0,1 % (2015 г.), в среднем — 4,0 %.

Значительная часть нерки Авачинской губы относится к озерной форме, которая нерестится в озерах Ближнем и Дальнем (бассейн р. Паратунки), а также в Авачинском и Медвежьем (бассейн р. Авачи) [Крохин, Куренков, 1967]. Производители речной формы крупнее, плодовитее и имеют меньший пресноводный возраст [Крохин, Крогиус, 1936;

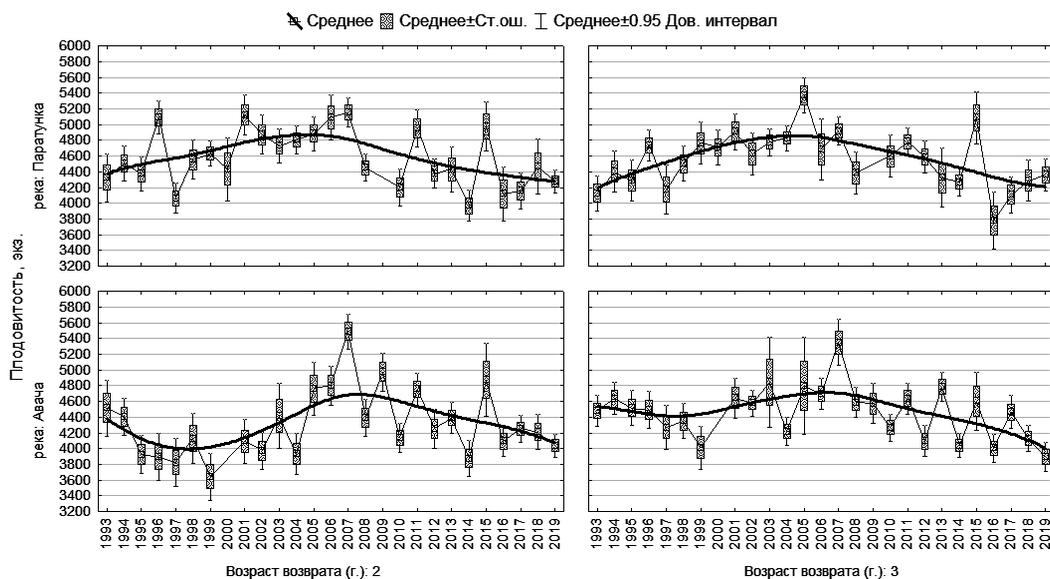


Рис. 21. Плодовитость кижуча возраста 2+ и 3+ рек Паратунки и Авачи в 1993–2019 гг.

Fig. 21. Fecundity of coho salmon in age 2+ and 3+ in the Paratunka and Avacha Rivers in 1993–2019

Крогиус, Крохин, 1948; Rogodaev et al., 2000; Запорожец, Запорожец, 2008]. Во второй половине 1980-х гг., когда численность азиатской нерки была на подъеме, подходы в р. Паратунку дальнеозерской нерки достигали 90 тыс. экз., ближнеозерской — 70 тыс. экз., речной — 10 тыс. экз. [Rogodaev et al., 2000] (рис. 22).

В исследуемый период не только уменьшилось число производителей нерки, идущих на нерест в р. Паратунку, но и сократилось время их хода. Количество нерки, доходящей до озер Дальнего и Ближнего, не превышает нескольких сотен, а до речных и ключевых нерестилищ — десятков особей. Похожая ситуация сложилась и в бассейне р. Авачи. Такая депрессия явилась следствием мощного пресса незаконного вылова этого вида лососей, места нереста которого легкодоступны для браконьеров. Промысел нерки в реках Аваче и Паратунке в последние годы запрещен, однако она попадает в жаберные сети (включая и ставные) при отлове производителей кеты и кижуча бригадами ЛРЗ для их искусственного воспроизводства.

Нерестовый ход нерки растянут с начала июня до конца сентября (рис. 23), и в нем можно отметить несколько пиков, по-видимому, связанных с наличием разных субпопуляций (речных, озерных, ключевых). Начиная с 2004 г. на р. Паратунке уже не удавалось поймать нерку, идущую на нерест в сентябре: поздняя раса этого вида практически уничтожена.

В р. Паратунке, в отличие от р. Авачи, в уловах обычно значительно преобладали самки. Ф.В. Крогиус [1948] отмечала, что у нерки оз. Дальнего в 1930–1940-х гг. доля самок колебалась около 50 %, а в оз. Ближнем в те же годы самок было заметно больше половины. В 1993–2019 гг. доля самок в устьевых уловах в р. Паратунке составляла в среднем 68 %, в р. Аваче — 47 %, а в последние 5 лет — соответственно 57 и 48 %. Во время нереста непосредственно в Паратунских озерах соотношение полов гораздо ближе к 1 [Погадаев, 1995б] за счет вовлечения в этот процесс жилых карликовых самцов [Крогиус, 1981; Запорожец, Запорожец, 2008]. По данным Ф.В. Крогиус с соавторами [1987] доля карликов нерки оз. Дальнего увеличивалась в периоды депрессивного состояния популяции, а доля проходных самцов уменьшалась, что обеспечивало более стабильное воспроизводство.

Возрастная структура различных стад нерки в выборках, взятых в нижнем течении рек в 1993–2019 гг., представлена на рис. 24. У паратунской нерки выявлено 14 возрастных

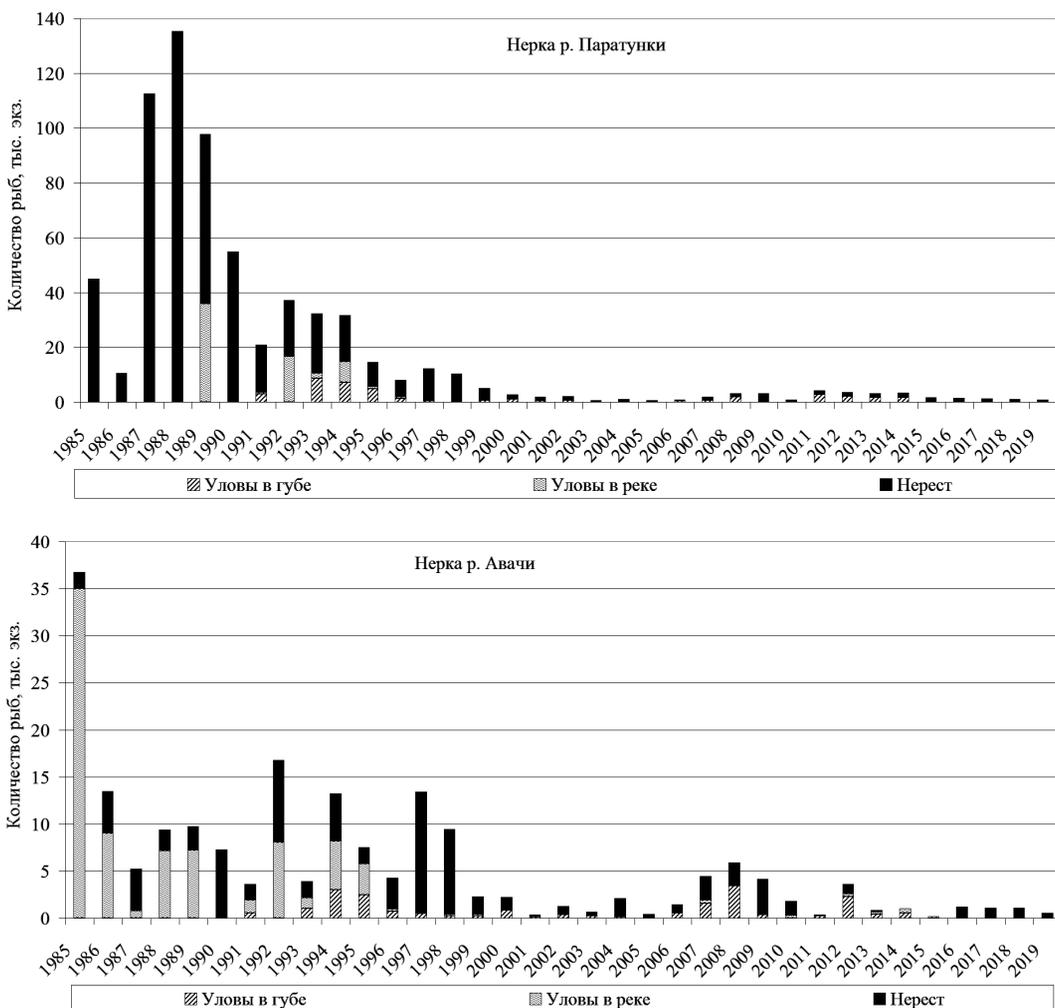


Рис. 22. Динамика запасов нерки в реках Паратунке и Аваче в 1985–2019 гг.  
 Fig. 22. Dynamics of sockeye salmon stocks in the Paratunka and Avacha Rivers in 1985–2019

групп с модой 2.2 (48 % особей); на субмодальные группы — 1.2 и 1.3 — приходится 30 % рыб, остальные — малочисленны. У авачинской нерки — также 14 возрастных групп, 42 % ее особей имеют возраст 2.2, и на два субмодальных класса (1.3 и 2.3) приходится около 39 % рыб.

Представляет интерес сравнение разных форм нерки по возрастному составу. К сожалению, данные о характеристиках авачинской нерки с мест нереста отсутствуют. В р. Паратунке имеются озерные и речные выборки, и возрастной состав рыб в них сильно различается (рис. 25): у озерных доминантный класс 2.2 (52–55 %), а у речных — 1.3 (46 %). Отметим также, что в авачинском и паратунском стадах присутствуют особи, скатывающиеся сеголетками и относящиеся преимущественно к речной форме.

Для нерки р. Паратунки в 1993–2019 гг. характерно постепенное увеличение возраста возврата, значимое для самок ( $R^2 = 0,21$ ,  $F(1,25) = 6.6$ ,  $p < 0,014$ ), а для авачинской в 1989–2019 гг. — уменьшение, особенно для самцов ( $R^2 = 0,21$ ,  $F(1,26) = 6.9$ ,  $p < 0,017$ ) (рис. 26).

Некоторое увеличение среднего возраста возврата нерки в р. Паратунку можно объяснить уменьшением численности производителей и улучшением кормовой базы молоди. Это в свою очередь вызывает задержку пребывания молоди озерной формы в

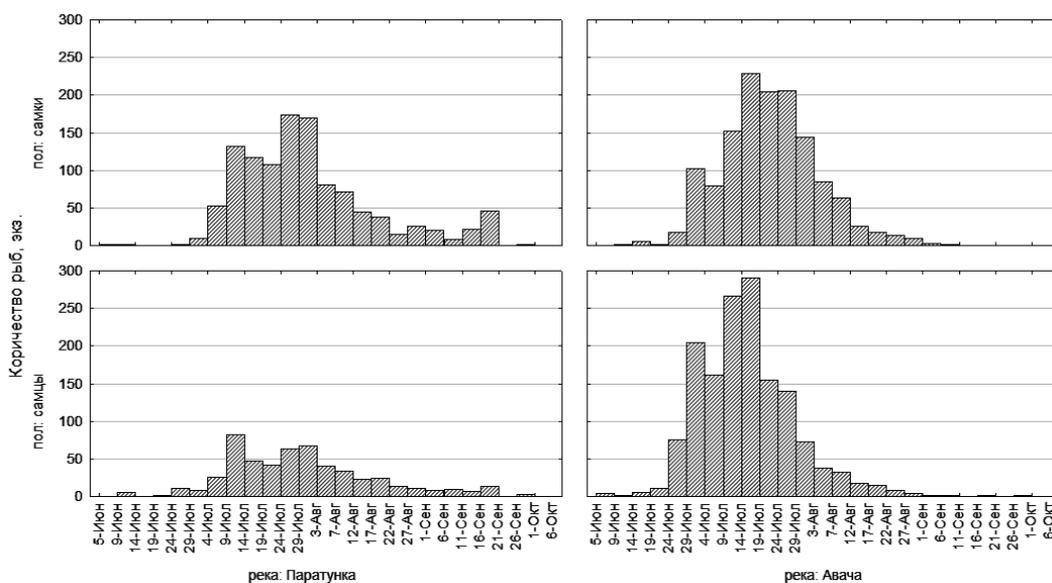


Рис. 23. Динамика исследовательских уловов нерки в низовьях рек Паратунки и Авачи в 1991–2019 гг.

Fig. 23. Dynamics of research catches of adult sockeye salmon in the Paratunka and Avacha lower reaches in 1991–2019

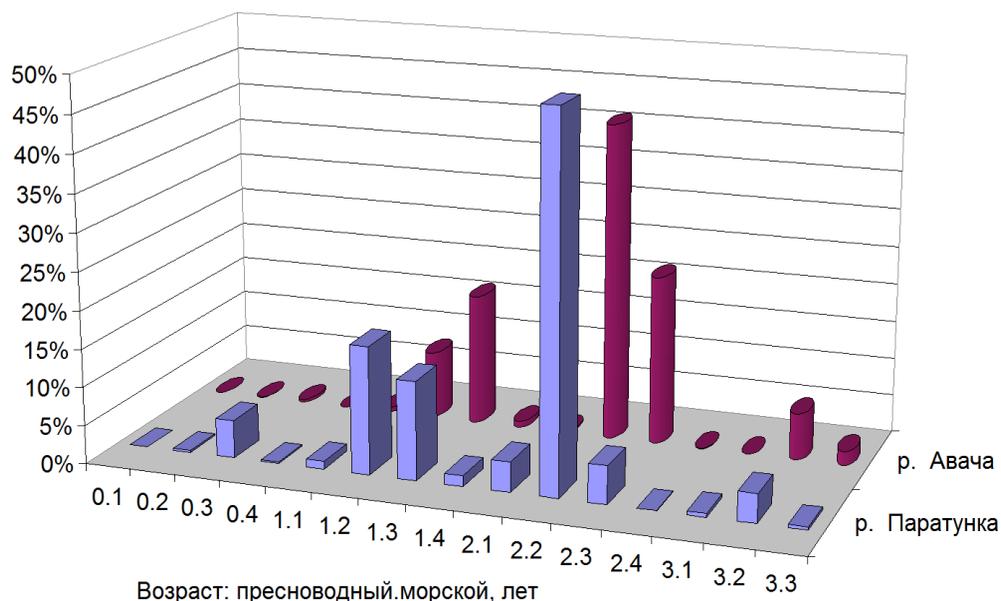


Рис. 24. Возрастной состав нерки, заходящей в реки Паратунку и Авачу, в 1993–2019 гг.

Fig. 24. Age compositions of adult sockeye salmon in the Paratunka and Avacha Rivers in 1993–2019

пресной воде до ската в море [Вещлер, Погодаев, 2011], что в дальнейшем сказывается на размерах возвращающихся рыб. Доля речной формы нерки в этом бассейне в последние годы мала [Запорожец и др., 2016], и она почти не влияет на общие показатели. Коэффициенты детерминации в регрессионных моделях изменения средней по годам продолжительности пресноводного периода у самцов из р. Паратунки —  $R^2 = 0,18$ ,  $F(1,25) = 5.3$ ,  $p < 0,03$ , у самок —  $R^2 = 0,27$ ,  $F(1,25) = 9.1$ ,  $p < 0,006$  — указывают на значимое увеличение пресноводного периода, а для р. Авачи — соответственно

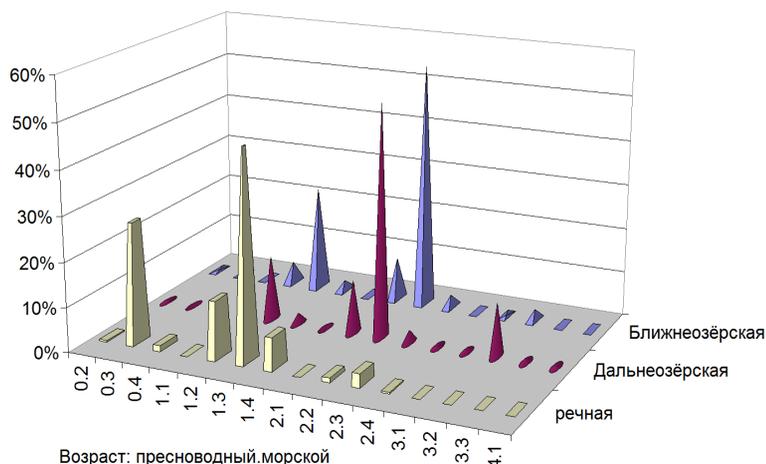


Рис. 25. Возрастной состав нерки из разных популяций, нерестующих в бассейне р. Паратунки, в 1993–2019 гг.

Fig. 25. Age composition of sockeye salmon belonged to certain populations spawned in the Paratunka River basin in 1993–2019

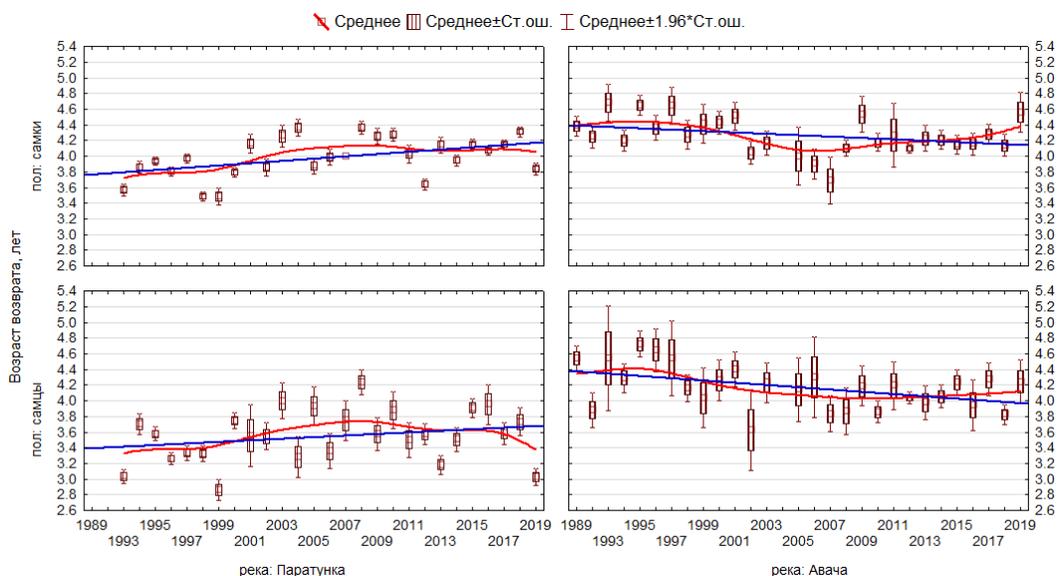


Рис. 26. Возраст возврата нерки в реки Паратунку и Авачу в 1989–2019 гг.

Fig. 26. Age of return for sockeye salmon spawners to the Paratunka and Avacha Rivers in 1989–2019

$R^2 = 0,09$ ,  $F(1,26) = 2.7$ ,  $p < 0,12$  и  $R^2 = 0,15$ ,  $F(1,26) = 4.6$ ,  $p < 0,04$  — на его уменьшение у самок ( $B = -0,01$ ). Линейные регрессионные модели для динамики продолжительности морского периода жизни нерки обеих стад статистически незначимы.

В целом линейные тренды размеров тела самцов нерки в исследуемый период свидетельствуют об отрицательной динамике этого параметра, хотя у производителей из р. Паратунки до начала 2000-х гг. отмечено некоторое увеличение длины тела, которое затем сменилось уменьшением (рис. 27). Коэффициент детерминации в регрессионной модели для средней по годам длины тела у самцов из р. Паратунки —  $R^2 = 0,15$ ,  $F(1,25) = 4.33$ ,  $p < 0,048$ ; для р. Авачи —  $R^2 = 0,60$ ,  $F(1,27) = 39.93$ ,  $p < 0,000001$ .

Сравнение биологических характеристик рыб по основным возрастным классам (1.2, 1.3, 2.2, 2.3) за последние пять лет (2015–2019 гг.) с помощью рангового дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса выявило, что производители авачинской нерки статистически значимо ( $p < 0,03$ ) крупнее по длине (рис. 28) и массе тела, а самки плодовитее паратунских, за исключением группы 1.3.

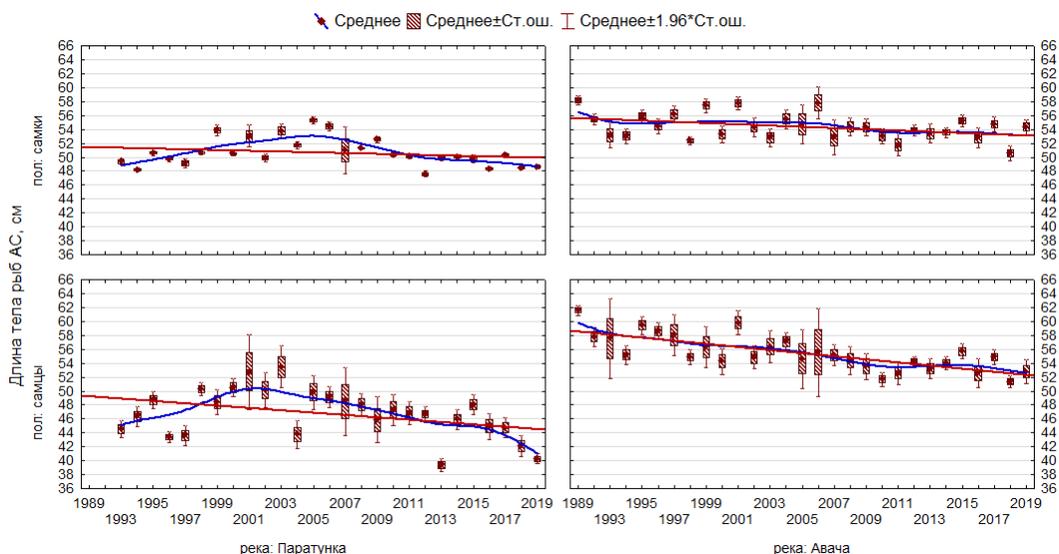


Рис. 27. Динамика длины тела нерки, идущей в реки Паратунку и Авачу, в 1989–2019 гг. Аппроксимация проведена методами наименьших квадратов (синий цвет) и линейным (красный)   
 Fig. 27. Dynamic of body length for sockeye salmon running to the Paratunka and Avacha Rivers in 1989–2019. The approximation was performed using least squares (blue) and linear (red) methods

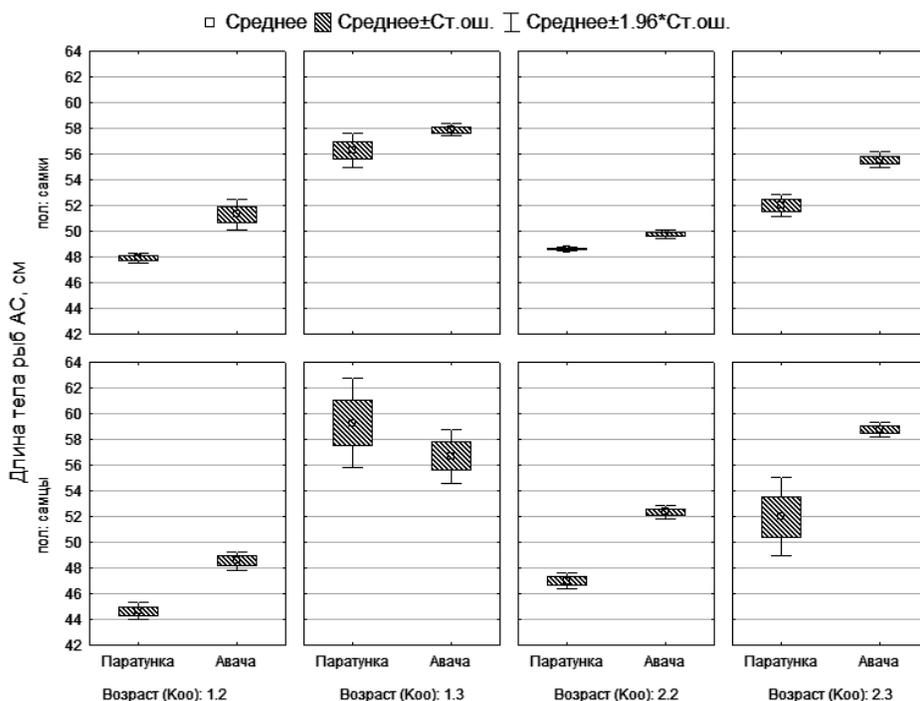


Рис. 28. Длина тела нерки из рек Паратунки и Авачи в основных возрастных группах в 2015–2019 гг.   
 Fig. 28. Body length of sockeye salmon from the Paratunka and Avacha Rivers in 2015–2019, by main age classes

Зависимость плодовитости самок нерки из рек Авачи и Паратунки от массы их тела и возраста сложная и неоднородная в связи с существованием разных форм (речных и озерных). В целом плодовитость отрицательно коррелирует с продолжительностью пресноводного периода жизни производителей ( $R$  соответственно  $-0,60$  и  $-0,54$ ,  $p < 0,001$ ) и

положительно — с продолжительностью морского ( $R = 0,61$  и  $0,69$ ,  $p < 0,001$ ). В то же время она максимальна у рыб, скатившихся сеголетками и годовиками (преимущественно у речной формы) и проживших в море 3 или 4 года, а минимальна — у особей, имеющих наименьший пресноводный и морской возраст или, наоборот, — наибольший, но одновременно (рис. 29).

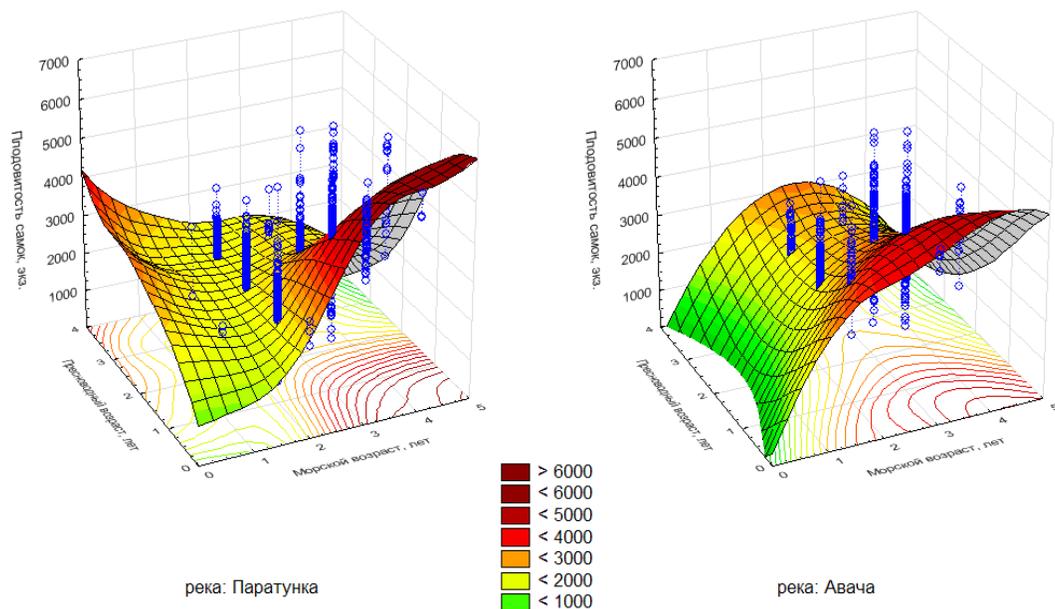


Рис. 29. Зависимость плодовитости нерки ( $z$ ) от пресноводного ( $x$ ) и морского ( $y$ ) периодов жизни в стадах рек Паратунки и Авачи

Fig. 29. Dependence of sockeye salmon fecundity ( $z$ ) on duration of freshwater life ( $x$ ) and marine life ( $y$ ) for the stocks of Paratunka and Avacha Rivers

Средние значения длины, массы тела, плодовитости и возраста возврата производителей нерки из разных стад в 2015–2019 гг. в приустьевых уловах составляли: р. Паратунка —  $53,7 \pm 0,7$  см,  $2192 \pm 92$  г,  $3934 \pm 131$  экз.,  $4,08 \pm 0,08$  года; р. Авача —  $53,8 \pm 0,2$  см,  $1998 \pm 25$  г,  $3250 \pm 60$  экз.,  $4,17 \pm 0,03$  года.

Значительное сокращение запасов нерки Авачинской губы, особенно стада р. Паратунки, требует усиления охранных и контрольных мероприятий. Считаем необходимым запретить использование ставных жаберных сетей при отлове лососей в низовьях рек для целей искусственного воспроизводства.

**Чавыча** — самый крупный и наиболее ценный вид тихоокеанских лососей, в то же время является и одним из самых малочисленных. Ее доля в суммарных подходах лососей к устьям рек Авачинской губы в целом  $\sim 0,6\%$ , а отдельно по рекам:  $0,2\%$  — к р. Паратунке и  $1,4\%$  — к р. Аваче. Динамика запасов чавычи в Аваче и Паратунке в 1985–2019 гг. отражает крайне депрессивное состояние ее ресурсов к настоящему времени и имеет сходный характер, различаясь масштабами (рис. 30): численность второго стада в среднем вчетверо меньше, чем первого.

Чавыча первой из тихоокеанских лососей идет на нерест в реки Авачинского залива — с мая и до второй половины августа.

Возрастная структура стада чавычи р. Паратунки представлена семью классами (у самок — 4, у самцов — 6) с модой 1.3, а р. Авачи — 12 классами у самцов (с модой 1.2) и 7 — у самок (с модой 1.3) (рис. 31).

В р. Авачу производители этого вида возвращаются в среднем примерно на год раньше, чем в р. Паратунку. Более детальный анализ возрастной структуры показывает, что период пресноводной жизни паратунских самок ( $1,42 \pm 0,15$  года) значимо больше ( $p < 0,0021$ ), чем авачинских ( $1,04 \pm 0,02$  года), а паратунские самцы живут в море дольше ( $p < 0,00001$ ), чем авачинские (соответственно  $3,08 \pm 0,10$  и  $2,06 \pm 0,03$ ).

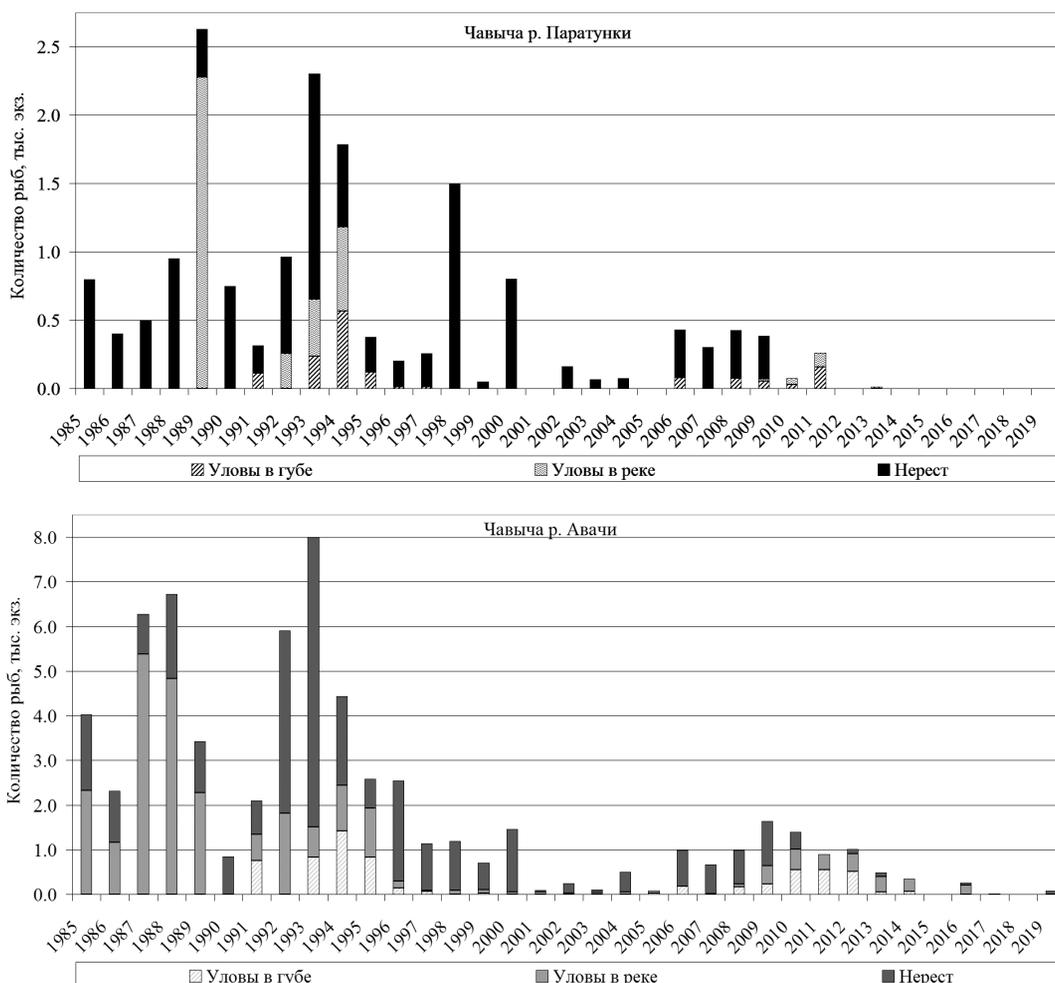
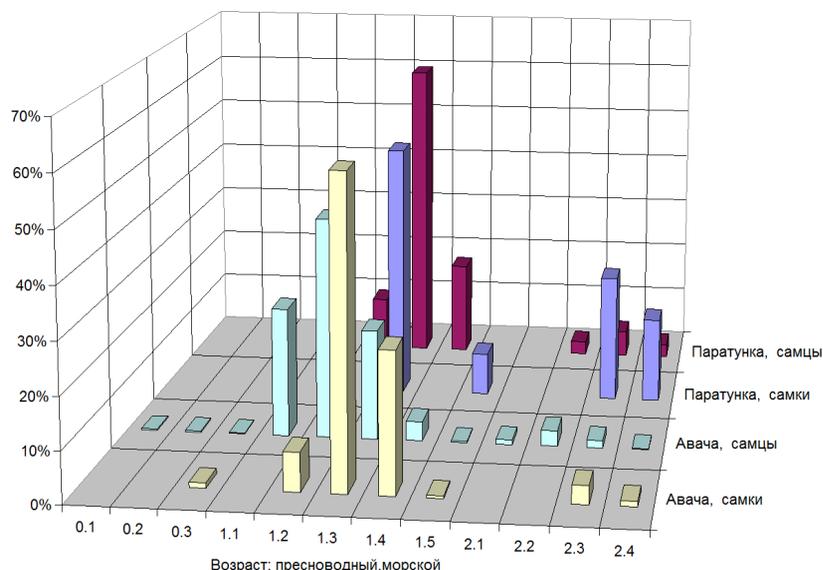


Рис. 30. Структура и динамика запасов чавычи в реках Паратунке и Аваче в 1985–2019 гг.

Fig. 30. Structure and dynamics of chinook salmon stocks in the Paratunka and Avacha Rivers in 1985–2019

Рис. 31. Возрастная структура производителей чавычи из рек Паратунки и Авачи в 1993–2019 гг.

Fig. 31. Age compositions of chinook salmon spawners in the Paratunka and Avacha Rivers in 1993–2019



Доля самцов у чавычи в уловах из р. Авачи — 81 %, а из р. Паратунки — 71 %, что отчасти связано с селективностью ее лова: более крупных самок отлавливают сетями с ячеей 80–120 мм в Авачинской губе на подходах к устьям рек.

Самцы паратунской чавычи заметно крупнее авачинских ( $p < 0,000013$ ), а самки не различаются. Размеры авачинских самок больше ( $p < 0,00001$ ), чем самцов из той же реки (рис. 32); плодовитость самок значимо не различается.

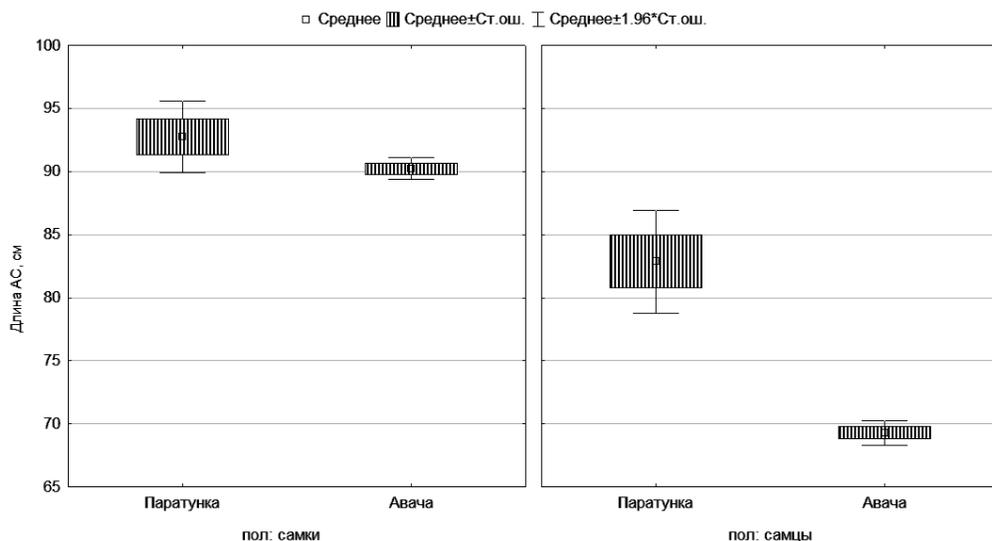


Рис. 32. Длина тела чавычи в реках Авачинской губы в 1993–2019 гг.

Fig. 32. Body length of adult chinook salmon in the rivers of the Avacha Bay in 1993–2019

Средние значения длины АС, массы, возраста возврата и плодовитости чавычи в 1993–2019 гг. составляли: р. Паратунка —  $86,0 \pm 1,6$  см,  $8647 \pm 515$  г,  $4,32 \pm 0,10$  года,  $9761 \pm 439$  экз.; р. Авача —  $73,7 \pm 0,5$  см,  $6483 \pm 116$  г,  $3,34 \pm 0,03$  года,  $9578 \pm 129$  экз. (характеристики представлены за весь период наблюдений в связи с небольшим количеством данных).

Для сохранения чавычи и поддержания ее численности прежде всего необходимы охрана нерестилищ и борьба с браконьерским ловом на путях миграции рыб, а также запрет на использование ставных жаберных сетей при отлове лососей в низовьях рек с целью искусственного воспроизводства (как и для нерки).

### Заключение

По результатам многолетних исследований оценено состояние запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинской губы, значительное сокращение которых, вызванное антропогенным воздействием, произошло в середине 1990-х — начале 2000-х гг. Деградация среды обитания и незаконный промысел нанесли наибольший урон популяциям нерки, чавычи и кижуча. Заводское воспроизводство кеты и кижуча в реках Аваче и Паратунке не смогло компенсировать убыль соответствующих ресурсов.

Существенную долю в запасах лососей составляла горбуша (63 % в нечетные годы, 36 % — в четные). Следующий вид по численности — кета, затем — кижуч и самые малочисленные — нерка и чавыча. Суммарные ресурсы производителей пяти видов в р. Паратунке в 1985–2019 гг. почти вдвое превышали ресурсы в р. Аваче. Популяции каждого из видов тихоокеанских лососей обеих рек, впадающих в Авачинскую губу, различаются между собой по ряду признаков.

В 1991–2019 гг. длина и масса тела производителей паратунской горбуши в целом увеличивались, а авачинской — уменьшались. В среднем размерно-массовые показатели и плодовитость рыб из первого стада значительно меньше, чем из второго.

Возраст возврата кеты обоих стад постепенно уменьшался, так же как и длина и масса тела самцов. Паратунские производители заметно крупнее и плодовитее одно-возрастных авачинских; в то же время последние старше. Плодовитость положительно коррелирует с массой тела самок. Самцы кеты крупнее одновозрастных самок, длина и масса тела рыб с возрастом увеличиваются.

Средние промысловые возвраты заводской кеты к устью р. Паратунки в 1997–2019 гг. от выпусков предыдущих лет составили 0,30 %, а к устью р. Авачи — 0,13 %. Доля кеты искусственного происхождения в 2009–2018 гг. в устьевых уловах в среднем в Паратунке была 41 %, в Аваче — 9 %. Самцы и самки кеты естественного происхождения в Паратунке значительно старше заводских, в Аваче такие различия отсутствуют.

У кижуча отмечено чередование в возврате трех- и четырехлеток. Возраст возврата авачинского кижуча значимо больше, чем паратунского, а плодовитость — меньше. Тренды длины и массы тела производителей в обоих стадах отрицательны. Половой диморфизм у кижуча ярко выражен — самки крупнее самцов.

У озерной нерки доминирующий возрастной класс — 2.2, у речной — 1.3. У паратунской нерки возраст возврата постепенно увеличивается (за счет пресноводного периода), а у авачинской — снижается. Размеры тела производителей нерки уменьшаются. Плодовитость нерки отрицательно коррелирует с ее пресноводным возрастом и положительно — с морским, но формы связи в разных группах не совпадают.

Производители чавычи возвращаются в р. Авачу в среднем на год раньше, чем в р. Паратунку. Доля самцов у этого вида в Авачинской губе превышает 70 %. Самцы паратунской чавычи значительно крупнее авачинских.

Поскольку численность нерки и чавычи в бассейне Авачинской губы уменьшилась до крайне малых величин — нескольких сотен особей, необходимы срочные меры охраны их нерестилищ и путей миграции, а также запрет на использование ставных жаберных сетей при отлове кеты и кижуча в низовьях рек с целью их заводского воспроизводства.

Изменения, происходящие в стадах тихоокеанских лососей исследуемого района Камчатки, требуют постоянного мониторинга, а его результаты — пристального внимания с целью корректировки стратегии рационального природопользования.

### **Благодарности**

Авторы благодарят сотрудников лаборатории лососевых рыб КамчатНИРО, предоставивших данные идентификации производителей по отолитным меткам, Н.А. Растягаеву и О.О. Ким, а также всех, кто с 1985 по 2019 г. в полевых условиях собирал, а в лабораторных — обрабатывал материалы, представленные в обзоре.

Кроме того, авторы благодарны В.И. Островскому за ценные замечания, которые были учтены при подготовке статьи к печати.

### **Финансирование работы**

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

### **Соблюдение этических стандартов**

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.

### **Список литературы**

**Введенская Т.Л., Улатов А.В.** Обзор результатов исследований состояния лососевых водных объектов с различной степенью антропогенной нагрузки в Камчатском крае // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 157. — С. 173–188.

**Вецлер Н.М., Погодаев Е.Г.** Влияние трофических условий в озере Дальнем на массу тела и возрастную структуру смолтов нерки // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 272–282.

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

**Заварина Л.О.** Морфобиологическое описание «весенней» формы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Камчатки // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1995. — Вып. 3. — С. 120–124.

**Запорожец Г.В., Запорожец О.М.** Динамика запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинского залива (восточная Камчатка) в конце XX — начале XXI века // Изв. ТИНРО. — 2011а. — Т. 166. — С. 3–37.

**Запорожец Г.В., Запорожец О.М.** Лососевые рыболовные заводы Дальнего Востока в экосистемах Северной Пацифики : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011б. — 268 с.

**Запорожец Г.В., Запорожец О.М.** Структура возврата, численность и биологические характеристики заводской и дикой кеты в бассейне реки Паратунки (юго-восточная Камчатка) в 2010–2015 гг. // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 190. — С. 49–61. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-190-95-101.

**Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Браконьерский промысел лососей в водоемах Камчатки: учет и экологические последствия. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007а. — 60 с.

**Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Состояние запасов и регулирование промысла тихоокеанских лососей в бассейне Авачинской губы // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИПРО-центр, 2007б. — С. 169–177.

**Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Дифференциация естественных и искусственно воспроизводимых популяций кеты (*Oncorhynchus keta*) по особенностям структуры чешуи // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2000. — Вып. 5. — С. 139–146.

**Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Лососи реки Паратунки (Восточная Камчатка): история изучения и современное состояние : моногр. — Петропавловск-Камчатский : СЭТО-СТ Плюс, 2008. — 132 с.

**Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Методика учета браконьерского изъятия лососей, заходящих на нерест // Вопр. рыб.-ва. — 2005. — Т. 6, № 4(24). — С. 791–796.

**Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х.** Динамика биологических характеристик производителей тихоокеанских лососей, возвратившихся в реки Авачинского залива (юго-восточная Камчатка) в 1989–2014 гг. // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 184. — С. 23–40. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-184-23-40.

**Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х.** Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 38–67.

**Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х.** Темпоральные группировки у производителей тихоокеанских лососей реки Большой (Западная Камчатка) // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление : сб. маг.-лов Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию Камчат. науч.-исслед. ин-та рыб. хоз-ва и океаногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. — С. 182–189.

**Запорожец О.М., Шевляков Е.А., Запорожец Г.В.** Динамика численности камчатских лососей с учетом их легального и нелегального изъятия // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 109–134.

**Золотухин С.Ф.** Внутривидовые группировки кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) реки Амур и их распределение по бассейну // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 197. — С. 21–34. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-21-34.

**Зорбиди Ж.Х.** Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 308 с.

**Иванков В.Н.** Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 167. — С. 101–109.

**Иванков В.Н., Иванкова Е.В.** Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 103–118.

**Иванков В.Н., Иванкова Е.В., Кульбачный С.Е.** Внутривидовая экологическая и темпоральная дифференциация у тихоокеанских лососей. Эколого-темпоральные расы и темпоральные популяции кеты *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 91–105.

**Каев А.М.** Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 62–71.

**Крогнус Ф.В.** Зависимость численности стада красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) от условий размножения и биологии молоди : дис. ... д-ра биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО, 1948. — 246 с.

**Крогнув Ф.В.** Роль карликовых форм в воспроизводстве проходной красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 6. — С. 976–984.

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

**Крогнув Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В.** Тихоокеанский лосось — нерка (красная) в экологической системе оз. Дальнего (Камчатка) : моногр. — Л. : Наука, 1987. — 198 с.

**Крохин Е.М., Крогнув Ф.В.** Экология и биология красной бассейна р. Паратунки : Бюл. КоТИНРО «Рыбное хозяйство Камчатки». — Петропавловск-Камчатский, 1936. — 298 с.

**Крохин Е.М., Куренков И.И.** Авачинские озера // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 187–198.

**Марченко С.Л.** О неоднородности горбуши р. Гижига // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2001. — Вып. 1. — С. 152–158.

**Николаева Е.Т., Овчинников К.А.** О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на Камчатке // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, вып. 3. — С. 493–497.

**Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю.** Ущерб, нанесенный нерестовому фонду лососей сельскохозяйственной деятельностью // Мат-лы 5-й регион. науч.-практ. конф. «Рациональное использование ресурсов Камчатки, прилегающих морей и развитие производительных сил до 2010 г.» — Петропавловск-Камчатский, 1989. — Т. 1. — С. 73–75.

**Погодаев Е.Г.** Экологические закономерности роста и формирование возрастной структуры популяции нерки в пресноводный период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1995а. — 18 с.

**Погодаев Е.Г.** Сравнительная характеристика ихтиофауны Паратунских озер // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб западнокамчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1995б. — Вып. 3. — С. 61–66.

**Растягаева Н.А.** Возраст возврата кеты и нерки искусственного воспроизводства, определенный по отолитам, и сравнение с данными по чешуе // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. 12-й междунар. науч. конф., посвящ. 300-летию со дня рождения С.П. Крашенинникова. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — С. 84–85.

**Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.

**Улатов А.В., Введенская Т.Л., Хивренко Д.Ю.** Оценка экологического состояния лососевого водотока — ручья Каменистого (бассейн реки Авачи, юго-восточная Камчатка) — в условиях разработок россыпей золота // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 17–18-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2018. — С. 83–91.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

**Шунтов В.П., Темных О.С., Найденко С.В.** Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 3–22. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-3-22.

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

**Pogodaev E.G., Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V.** Current State and Developmental Prospect for Sockeye Salmon Stock in the Paratunka River System // Proc. of Russian-American Conf. on Salmon Conservation. — Khabarovsk, 2000. — P. 91–92.

**Sandercock F.K.** Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific salmon life histories. — Vancouver, 1991. — P. 395–445.

## References

**Vvedenskaya, T.L. and Ulatov, A.V.,** A Review on the Results of Studying the State of Salmon Water Objects in Kamchatsky Krai Depending on Anthropogenic Pressure, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 157, pp. 173–188.

**Vetsler, N.M. and Pogodaev, E.G.,** Effects of trophic conditions on body weight and age structure of sockeye salmon smolts in Dalneye Lake, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 165, pp. 272–282.

**Gribanov, V.I.,** Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (Biological essay), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1948, vol. 28, pp. 43–101.

**Zavarina, L.O.,** Morphobiological description of the “spring” form of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) in the Kamchatka river basin, in *Issledovaniye biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh*

*ryb zapadnokamchatskogo shel'fa* (Research on the biology and dynamics of the number of commercial fish in the West Kamchatka shelf), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1995, no. 3, pp. 120–124.

**Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M.**, Dynamics of pacific salmon stocks in the river systems of the Avachinsky Bay (East Kamchatka) in the late XX — early XXI Centuries, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011a, vol. 166, pp. 3–37.

**Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M.**, *Lososevyye rybovodnyye zavody Dal'nego Vostoka v ekosistemakh Severnoy Patsifiky* (Salmon hatcheries of far east in the north pacific ecosystems), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011b.

**Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M.**, Structure of run, abundance and biological characteristics of hatchery and wild chum salmon in the basin of the Paratunka River (southeastern Kamchatka) in 2010–2015, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 190, pp. 49–61. doi 10.26428/1606-9919-2017-190-95-101

**Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V.**, *Brakon'yerskiy promysel lososey v vodoyemakh Kamchatki: uchet i ekologicheskkiye posledstviya* (Salmon Poaching in the Streams and Water Bodies of the Kamchatka Peninsula), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007a.

**Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V.**, Status of stocks and regulation of Pacific salmon fishing in the Avacha Bay basin, in *Byull. N 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoiprogrammy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 2 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007b, pp. 169–177.

**Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V.**, Differentiation of natural and artificially reproduced populations of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) according to the structural features of scales, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki, Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2000, no. 5, pp. 139–146.

**Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V.**, *Lososi reki Paratunki (Vostochnaya Kamchatka): istoriya izucheniya i sovremennoye sostoyaniye* (Salmon of the Paratunka River (Eastern Kamchatka): history of study and current status), Petropavlovsk-Kamchatsky: SETO-ST Plyus, 2008.

**Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V.**, Method of assessment of pouch harvest of Pacific Salmon coming to spawn, *Vopr. Rybolov.*, 2005, vol. 6, no. 4(24), pp. 791–796.

**Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.H.**, Dynamics of biological parameters of spawners of pacific salmon returned to the rivers of the Avachinsky Bay (south-eastern Kamchatka) in 1989–2014, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 184, pp. 23–40. doi 10.26428/1606-9919-2016-184-23-40

**Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.Kh.**, Stock dynamics and biological parameters of pacific salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 38–67.

**Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.Kh.**, Temporal groupings of Pacific salmon producers of the Bolshoi River (Western Kamchatka), in *Sb. mater. Vseross. nauchn. konf. mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 85-letiyu Kamchatskogo nauchno-issled. inst. rybn. khoz. okeanogr. "Vodnyye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. Int. Participation, Commem. 85<sup>th</sup> Anniv. Kamchatka Res. Inst. Fish. Oceanogr. "Aquatic Biological Resources of Russia: State, Monitoring, and Management"), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 182–189.

**Zaporozhets, O.M., Shevlyakov, E.A., and Zaporozhets, G.V.**, Dynamics of pacific salmon stocks in Kamchatka assessed with both legal and illegal removals considered, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 153, pp. 109–134.

**Zolotukhin, S.F.**, Intra-species groupings of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) of the Amur River and their distribution within the basin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 197, pp. 21–34. doi 10.26428/1606-9919-2019-197-21-34

**Zorbidi, J.H.**, *Kizhuch aziatskikh stad* (Coho salmon of Asian herds), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2010.

**Ivankov, V.N.**, Intraspecific differentiation and the population organizing of pink salmon in different parts of its natural habitat, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 167, pp. 64–76.

**Ivankov, V.N. and Ivankova, E.V.**, Intraspecific reproductive strategies of pacific salmon gen. *Oncorhynchus* (fundamental similarity and species differences), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 103–118.

**Ivankov, V.N., Ivankova, E.V., and Kulbachny, S.E.**, Intraspecific ecological and temporal differentiation of pacific salmon. Ecologo-temporal races and temporal populations of chum salmon *Oncorhynchus keta*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 91–105.

**Kaev, A.M.**, Temporal structure and some features of stock dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, no. 1, pp. 57–67.

**Krogius, F.V.**, Dependence of abundance of red herd (*Oncorhynchus nerka* Walb.) On breeding conditions and biology of juveniles, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KoTINRO, 1948.

**Krogus, F.V.**, The role of dwarf forms in the reproduction of the migratory red *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 6, pp. 976–984.

**Krogus, F.V. and Krokhin, E.M.**, On the yield of juvenile red (*Oncorhynchus nerka* Walb.), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1948, vol. 28, pp. 3–27.

**Krogus, F.V., Krokhin, E.M., and Menshutkin, V.V.**, *Tikhookeanskiy losos' — nerka (krasnaya) v ekologicheskoy sisteme oz. Dal'nego (Kamchatka)* (Pacific salmon — sockeye salmon (red) in the ecological system of Lake Far (Kamchatka)), Leningrad: Nauka, 1987.

**Krokhin, E.M. and Krogus, F.V.**, Ecology and biology of the red basin of the river. Paratunka: *Byul. KoTINRO «Rybnoye khozyaystvo Kamchatki»* (Bull. KoTINRO «Kamchatka Fisheries»), Petropavlovsk-Kamchatsky, 1936.

**Krokhin, E.M. and Kurenkov, I.I.**, Avacha lakes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 57, pp. 187–198.

**Marchenko, S.L.**, On the heterogeneity of pink salmon p. Gizhiga, in *Sb. nauchn. tr. "Sostoyaniye i perspektivy rybokhozyaystvennykh issledovaniy v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya"* (Collect. Sci. Works "The Status and the Prospects of Fishery Research in the Northern Sea of Okhotsk Basin"), Magadan: Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2001, vol. 1, pp. 152–158.

**Nikolaeva, E.T. and Ovchinnikov, K.A.**, On the intraspecific structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) in Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 3, pp. 493–497.

**Ostroumov, A.G. and Nepomnyashchy, K.Yu.**, Damage to the spawning salmon fund by agricultural activities, *Mat-ly 5-y region. nauch.-prakt. konf. «Ratsional'noye ispol'zovaniye resursov Kamchatki, prilegayushchikh morey i razvitiye proizvoditel'nykh sil do 2010 g.»* (Materials 5<sup>th</sup> region. scientific-practical conf. "Rational use of Kamchatka's resources, adjacent seas and development of productive forces until 2010"), Petropavlovsk-Kamchatsky, 1989, vol. 1, pp. 73–75.

**Pogodaev, E.G.**, Ecological patterns of growth and the formation of the age structure of the sockeye salmon population in the freshwater period of life, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1995a.

**Pogodaev, E.G.**, Comparative characteristics of the ichthyofauna of Paratunsky lakes, in *Issledovaniye biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb zapadnokamchatskogo shel'fa* (Research on the biology and dynamics of commercial fish in the West Kamchatka shelf), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1995b, no. 3, pp. 61–66.

**Rastyagaeva, N.A.**, Age of return of chum and sockeye salmon artificial reproduction, determined by otoliths, and comparison with data on scales, in *Tezisy dokl. 12 mezhdunar. nauchn. konf. posvyashch. 300-letiyu dnya rozhdeniya S.P. Krasheninnikova "Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morey"* (Proc. 12<sup>th</sup> Int. Sci. Conf. Commem. 300 Year Anniv. Birth S.P. Krasheninnikov "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, pp. 84–85.

**Smirnov, A.I.**, *Biologiya, razmnozheniye i razvitiye tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.

**Ulatov, A.V., Vvedenskaya, T.L., and Khivrenko, D.Yu.**, Assessment of the ecological status of the salmon watercourse — the Kamenisty stream (Avachi river basin, southeastern Kamchatka) — under the conditions of development of gold placers, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters : proceedings of XVII–XVIII international scientific conferences, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2016–2017*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 83–91.

**Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhookeanskii lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Sea and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.

**Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., and Naydenko, S.V.**, Once again on factors limiting the number of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp., fam. Salmonidae) during the oceanic period of their life, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 3–22. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-3-22

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

**Pogodaev, E.G., Zaporozhets, O.M., and Zaporozhets, G.V.**, Current State and Developmental Prospect for Sockeye Salmon Stock in the Paratunka River System, in *Proc. of Russian-American Conf. on Salmon Conservation*, Khabarovsk, 2000, pp. 91–92.

**Sandercock, F.K.**, Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), in *Pacific salmon life histories*, Vancouver, 1991, pp. 395–445.

Поступила в редакцию 5.03.2020 г.

После доработки 23.03.2020 г.

Принята к публикации 20.05.2020 г.