

УДК 597.552.511(282.257.2)

О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец, Ж.Х. Зорбиди*

Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

**ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК
ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ,
ВОЗВРАТИВШИХСЯ В РЕКИ АВАЧИНСКОГО ЗАЛИВА
(ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА) В 1989–2014 ГГ.**

Проведён анализ динамики биологических характеристик производителей кеты, нерки, горбуши, кижуча и чавычи в бассейнах рек Авачинского залива. Для нерки трёх популяций показано, что общий возраст возврата положительно коррелирует с длительностью пресноводного периода, а со сроками подхода на нерест — отрицательно. У чавычи р. Авача отмечено постепенное снижение массы самок, в отличие от самцов. Время нерестового хода и тренды изменения размеров горбуши из рек Авача и Налычева существенно различаются. Аналогичные данные получены для кеты. Возраст возврата кижуча и плодовитость его самок колеблются вокруг средних значений, а масса постепенно убывает.

Ключевые слова: производители тихоокеанских лососей, структура стад, биологические характеристики, динамика показателей, юго-восточная Камчатка.

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., 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. TINRO*. — 2016. — Vol. 184. — P. 23–40.

Dynamics of biological parameters for adults of chum, sockeye, pink, coho, and chinook salmon in the rivers of the Avachinsky Bay is analyzed. There is shown for three populations of sockeye salmon that general age of the returned adults correlates positively with duration of their fresh-water life but negatively with timing of their approach for spawning. Tendency to decreasing of weight is revealed for chinook females, but weight of their males is stable. Dynamics of weight and timing of spawning run is significantly different for pink and chum salmon of the rivers Avacha and Nalycheva. Weight of coho females has negative trend, in spite of stable fecundity and age of return.

Key words: pacific salmon spawner, stock structure, biological parameter, dynamics of biological parameter, south-eastern Kamchatka.

Введение

Мониторинг состояния стад тихоокеанских лососей является одной из важнейших задач рыбохозяйственной науки. В связи с этим с конца XX в. было организовано

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: kamzaporozh@gmail.com; Зорбиди Жанна Харитоновна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: zorbidi.g.h@kamniro.ru.

Zaporozhets Oleg M., D.Sc., leading researcher, e-mail: zaporozhets.o.m@kamniro.ru; Zaporozhets Galina V., Ph.D., leading researcher, e-mail: kamzaporozh@gmail.com; Zorbidi Zhanna Kh., Ph.D., leading researcher, e-mail: zorbidi.g.h@kamniro.ru.

регулярное обследование основных водоёмов Авачинского залива — рек Авача (длина ~120 км) и Паратунка (длина ~80 км), впадающих в Авачинскую губу, самой губы и, позже (уже в XXI в.), р. Налычева (длина ~80 км). Ранее были представлены обзоры динамики запасов тихоокеанских лососей в этом районе (Запорожец, Запорожец, 2007а, 2011а). К настоящему времени накоплен новый материал, который включён в следующий обзор.

Цель работы — анализ биологических характеристик разных видов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинского залива в период 1989–2014 гг.

Материалы и методы

В работе использованы материалы, собранные авторами в результате ихтиологических съёмок в бассейнах рек Авачинского залива (реки Паратунка, Авача и Налычева), а также сотрудниками Севвострыбвода (Камчатрыбвода) в 1989–2014 гг. (табл. 1).

Таблица 1

Объём материала, собранного в бассейнах рек Авачинского залива в 1989–2014 гг., экз.

Table 1

Volume of the material collected in the rivers of the Avachinsky Bay in 1989–2014, specimens

Река	Нерка	Чавыча	Кета	Горбуша	Кижуч	Всего
Паратунка	1617	43	18258	2698	3896	26512
Авача	2406	898	8969	3087	3991	19351
Налычева	607	11	384	821	1518	3341
Всего	4630	952	27611	6606	9405	49204

В ходе ихтиологических съёмок проводили контрольный лов плавной сетью. Описывали видовой состав уловов, рыб измеряли, взвешивали, определяли пол, массу гонад, среднюю массу икринок, отбирали пробы чешуи и рассчитывали плодовитость самок. Возраст рыб определяли сотрудники КамчатНИРО: нерки — Е.Г. Погодаев и О.М. Запорожец, кеты — О.М. Запорожец и Л.О. Заварина, кижуча — Ж.Х. Зорбиди, чавычи — Б.Б. Вронский и О.В. Зикунова. Обозначение возраста приведено по европейской системе (Коо, 1962).

Поскольку в последние годы возникли значительные трудности с оценкой заполнения нерестилищ из-за отсутствия авиаучётов, данные по численности запасов лососей Авачинского залива в представленной работе не приведены.

Результаты и их обсуждение

Нерка — один из самых ценных видов лососей. Большая её часть относится к озёрной форме, нерест которой проходит в озёрах Ближнем и Дальнем (бассейн р. Паратунка), а также Верхнеавачинском, Медвежьем (бассейн р. Авача) и Налычево. Производители речной формы значительно крупнее, имеют большую плодовитость и меньший пресноводный возраст (Крогиус, Крохин, 1948; Запорожец, Запорожец, 2008, 2011б).

Нерестовый ход у нерки растянут: начинается с конца мая и заканчивается в сентябре. Ещё в начале 1990-х гг. нерку в р. Паратунка можно было поймать и в октябре, но ныне поздняя раса практически утрачена.

Достоверные различия по срокам хода через устьевую зону между самками и самцами отсутствуют. В то же время результаты дисперсионного анализа данных свидетельствуют, что сроки хода производителей отрицательно связаны с их возрастом возврата (от $p < 0,023$ — на р. Налычева до $p < 0,00001$ — на р. Паратунка), т.е. сначала идут на нерест старшие возрастные группы, затем — младшие. Самый ранний пик хода — у налычевской нерки, а поздний — у паратунской (рис. 1).

Ранее (в 1993–2005 гг.) в р. Паратунка самки численно преобладали в уловах. В последние годы запасы красной значительно уменьшились и поимки её там были единичны. Однако на озёрных нерестилищах доли тех и других были примерно равны. В 2014 г. соотношение полов в уловах в районе устья реки также было близко к 1.

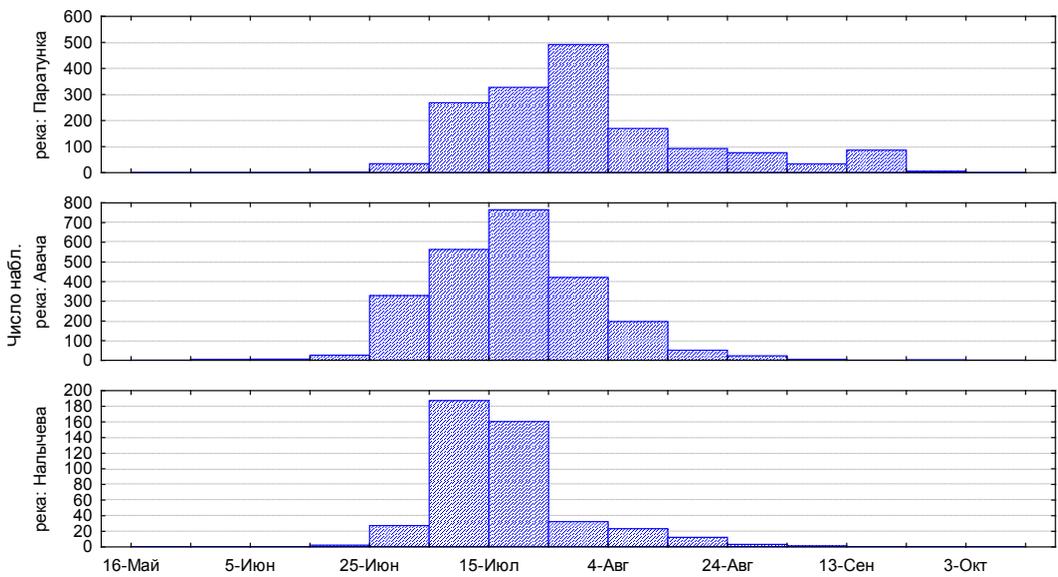


Рис. 1. Динамика встречаемости производителей нерки Авачинского залива в устьевых исследовательских уловах 1989–2014 гг.

Fig. 1. Dynamics of sockeye spawners occurrence in research catches obtained in the estuaries of the Avachinsky Bay in 1989–2014

В бассейне р. Нальчева, как и в р. Паратунка, численность самок превышала количество самцов (62 % в 2006–2014 гг.). В р. Авача в 1993–2014 гг. соотношение полов в целом было близко к 1.

Возрастная структура различных стад нерки довольно сложна (рис. 2). У нерки р. Паратунка 14 возрастных классов с модой 2.2 (50 % особей); на субмодальные группы — 1.2 и 1.3 — приходится 29 % рыб, остальные малочисленны. В р. Авача у нерки 13 возрастных групп, 41 % особей имеет возраст 2.2, на два субмодальных класса (1.3 и 2.3) приходится около 37 % рыб. У нальчевской нерки 16 возрастных классов, где к двум модальным (1.3 и 2.3) принадлежат 61 % особей. Отметим, что в авачинском и паратунском стадах присутствуют особи, скатывающиеся сеголетками;

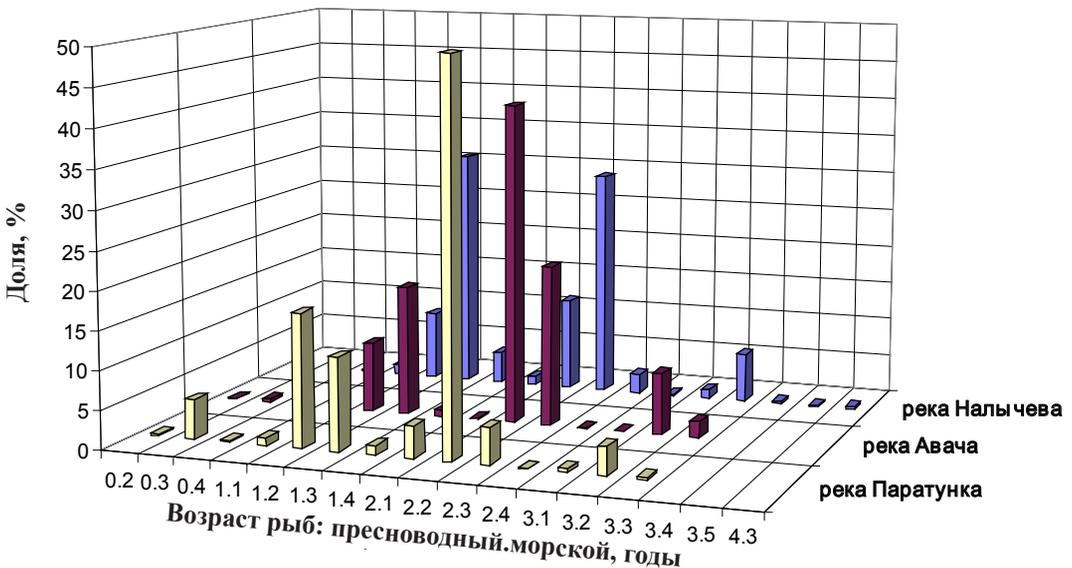


Рис. 2. Возраст нерки рек Паратунка, Авача и Нальчева в 1989–2014 гг.

Fig. 2. Age composition of adult sockeye salmon in the Paratunka, Avacha and Nalycheva Rivers in 1989–2014

в р. Налычева таковые отсутствуют, но отмечены производители восьми- и девяти-летнего общего возраста.

В реальности популяционная структура нерки ещё сложнее, ведь в каждой из рассматриваемых рек, как было отмечено выше, имеются озёрные и речные формы, у каждой из которых свои специфические особенности, зависящие от конкретных экологических условий (Запорожец, Запорожец, 2008).

Общий возраст возврата (пресноводный + морской) у нерки р. Паратунка в период 1993–2014 гг. медленно увеличивался ($p < 0,03$), у авачинской — уменьшался ($p < 0,00001$), а у налычевской — в 2006–2014 гг. — заметно увеличивался ($p < 0,00001$) (рис. 3, А), что может быть связано с изменением соотношения озёрных и речных форм в этих стадах. Более детальный анализ показал, что на данном этапе во всех трёх стадах общий возраст возврата наиболее тесно коррелирует с длительностью пресноводного периода ($R = 0,65$, $p < 0,001$). В целом в 2006–2014 гг. средний возраст возврата был максимален у налычевских самок, а минимален у паратунских самцов ($p < 0,0001$) (рис. 3, Б), при этом во всех трёх стадах самцы нерки возвращались на нерест раньше самок ($p < 0,001$), т.е. в более раннем возрасте.

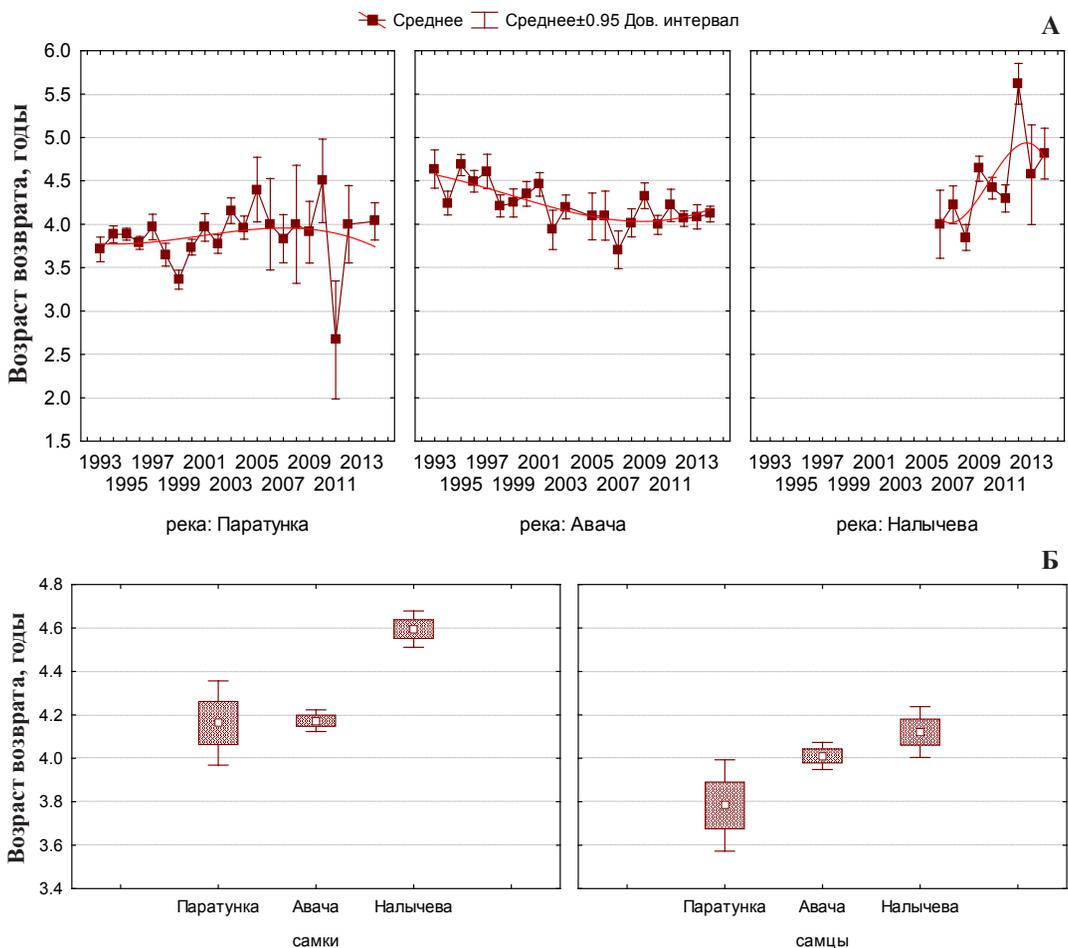


Рис. 3. Динамика возраста возврата нерки в реки Паратунка, Авача и Налычева в 1993–2014 гг. (А) и статистика средних значений в 2006–2014 гг. (Б)

Fig. 3. Dynamic of age of return for sockeye salmon of the Paratunka, Avacha and Nalycheva Rivers in 1993–2014 (А) and its statistics for 2006–2014 (Б)

При анализе изменения размеров у производителей этого вида (рис. 4, А) выявлено, что у паратунской и авачинской нерки тренды данного показателя в целом сходны с таковыми для динамики возраста возврата, в отличие от налычевской (см. рис. 3).

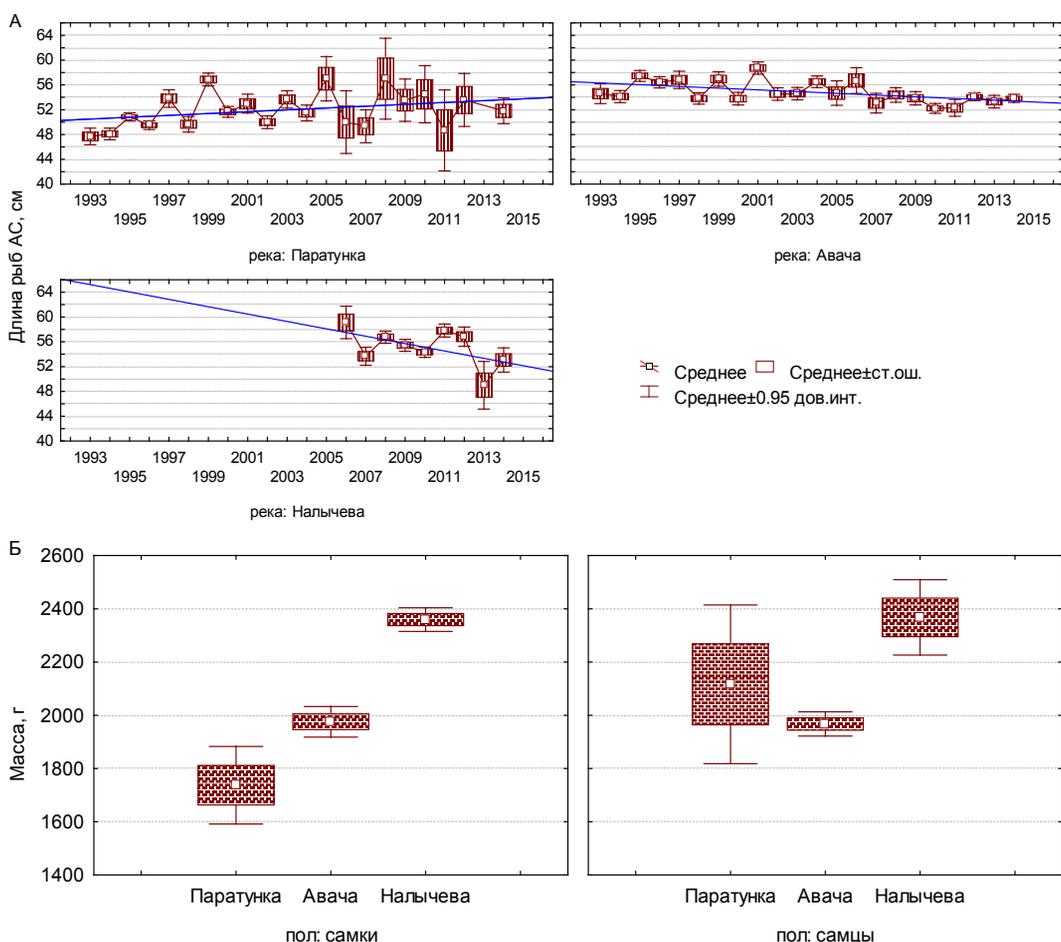


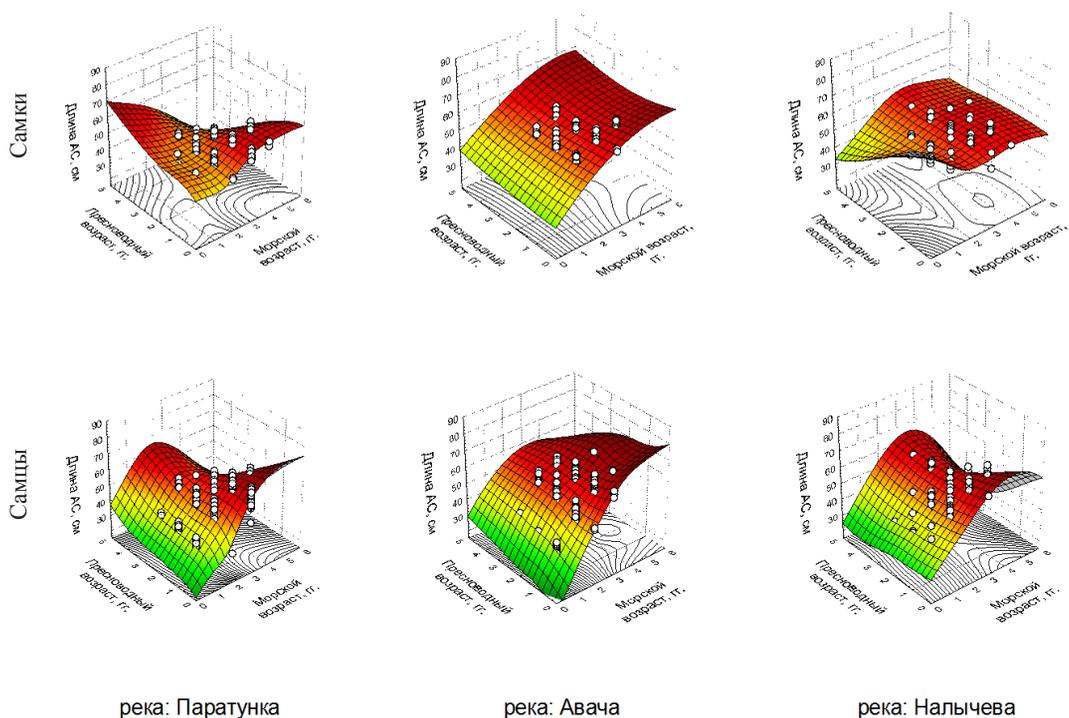
Рис. 4. Динамика размеров нерки в реках Паратунка, Авача и Нальчева в 1993–2014 гг. (А) и статистика средних значений в 2006–2014 гг. (Б)

Fig. 4. Dynamic of body size for sockeye spawners of the Paratunka, Avacha and Nalycheva Rivers in 1993–2014 (A) and its statistics for 2006–2014 (B)

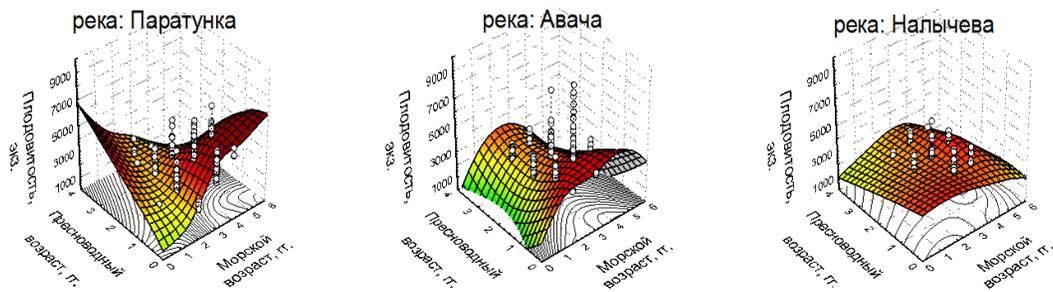
Самки нерки р. Нальчева по массе (и длине) оказались в среднем за период 2006–2014 гг. не только старше других из трёх сравниваемых стад (рис. 4, Б), но самыми крупными ($p < 0,0002$); а нальчевские самцы — больше авачинских ($p < 0,0001$). Дисперсия показателей у паратунской нерки значимо ($p < 0,001$) выше, чем в других стадах. Различия по плодовитости между стадами не достоверны.

Для оценки связей размеров (и массы), а также плодовитости возвращающихся производителей нерки со временем пребывания рыб в пресных и морских водах были проанализированы соответствующие массивы данных по разным стадам и построены поверхности отклика этих факторов (рис. 5, 6). В результате можно увидеть различия по анализируемому признаку не только между стадами, но и между самками и самцами внутри стад. Например, размеры производителей нерки из бассейна р. Паратунка увеличивались с удлинением срока пребывания в пресной воде при условии возврата с моря через 1–2 года (озёрные популяции), а в бассейне р. Нальчева задержка самок в пресных (озёрных) водах при раннем возврате с моря уменьшала их конечные размеры по сравнению с другими самками из той же популяции.

Как видно на рис. 6, зависимость плодовитости от продолжительности жизни в пресной и в морской воде заметно различается у нерки трёх рассматриваемых стад, что также свидетельствует об их популяционных различиях. В частности, на р. Паратунка этот показатель максимален у рыб, скатившихся сеголетками и проживших в море 3 или 4 года, а минимален у особей, имеющих наименьший пресноводный и морской возраст или, наоборот, наибольший, но одновременно.



река: Паратунка река: Авача река: Налычева
 Рис. 5. Зависимость размеров нерки от пресноводного и морского возраста
 Fig. 5. Dependence of sockeye spawners size AC on their fresh-water and marine age



река: Паратунка река: Авача река: Налычева
 Рис. 6. Зависимость плодовитости нерки от пресноводного и морского возраста
 Fig. 6. Dependence of sockeye spawners fecundity on their fresh-water and marine age

Средние значения длины AC, массы и плодовитости производителей нерки из разных стад в исследованный период составляли: р. Паратунка (1993–2014 гг.) — $51,1 \pm 0,2$ см, 1777 ± 20 г, 2852 ± 32 экз.; р. Авача (1989–2014 гг.) — $55,6 \pm 0,1$ см, 2073 ± 13 г, 2941 ± 48 экз.; р. Налычева (2006–2014 гг.) — $55,6 \pm 0,2$ см, 2362 ± 31 г, 3094 ± 44 экз.

Чавыча — самый крупный и наиболее ценный вид тихоокеанских лососей, и в то же время один из самых малочисленных. Её доля в подходах к устьям рек Авачинского залива — менее 1 % (Запорожец, Запорожец, 2011а).

Чавыча первой из тихоокеанских лососей идёт на нерест в реки Авачинского залива — с конца мая и до второй половины августа. По имеющимся данным уловов, в р. Паратунка доля самцов около 60 %, а в р. Авача — 80 %, что отчасти связано с селективностью её лова: более крупных самок отлавливают сетями с ячеёй 80–120 мм в Авачинской губе на подходах к устьям рек.

Возрастная структура чавычи р. Паратунка представлена 7 классами с модой 1.3, а р. Авача — 12 классами с модой 1.2, а 1.1 и 1.3 — субмодальные (рис. 7). В р. Авача производители этого вида возвращаются в среднем примерно на год раньше, чем в

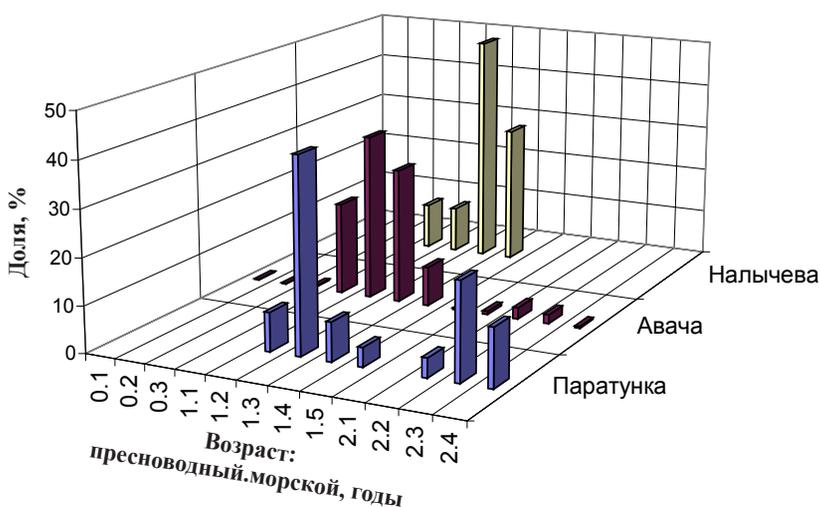


Рис. 7. Возраст чавычи рек Паратунка, Авача и Нальчева в 1993–2014 гг.
 Fig. 7. Age of chinook salmon from the Paratunka, Avacha and Nalycheva Rivers in 1993–2014

р. Паратунка. Для понимания причин такой ситуации был выполнен более подробный анализ возрастной структуры авачинского стада отдельно по самцам и самкам, который показал, что она значительно различается: у первых модальный класс 1.2 (43 % особей), а у вторых — 1.3 (59 %). Поскольку доля самцов у чавычи р. Авача в уловах — 80 %, средний возраст возврата производителей в эту реку ниже, чем в Паратунку.

Самцы чавычи р. Авача достоверно меньше самок ($p < 0,00002$), при этом размеры паратунских самцов больше ($p < 0,042$), чем авачинских (рис. 8), поскольку последние моложе ($p < 0,007$).

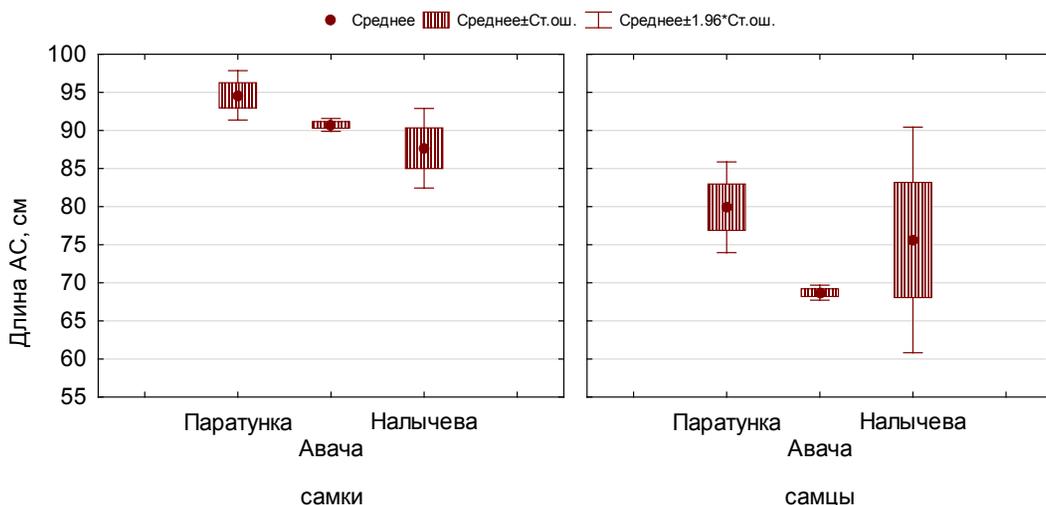


Рис. 8. Размеры чавычи из рек Авачинского залива в период 1993–2014 гг.
 Fig. 8. Length of chinook salmon from the rivers of the Avachinsky Bay in 1993–2014

При сравнении чавычи разных рек в группах одинакового общего возраста различия по размерам отсутствуют. Плодовитость самок также достоверно не различается.

Отдельно был выполнен анализ динамики ряда показателей чавычи р. Авача (как самой многочисленной в Авачинском заливе), в частности массы производителей. Данные, представленные на рис. 9, свидетельствуют о постепенном снижении означенного параметра у самок и его периодическом изменении у самцов, в отличие от самок.

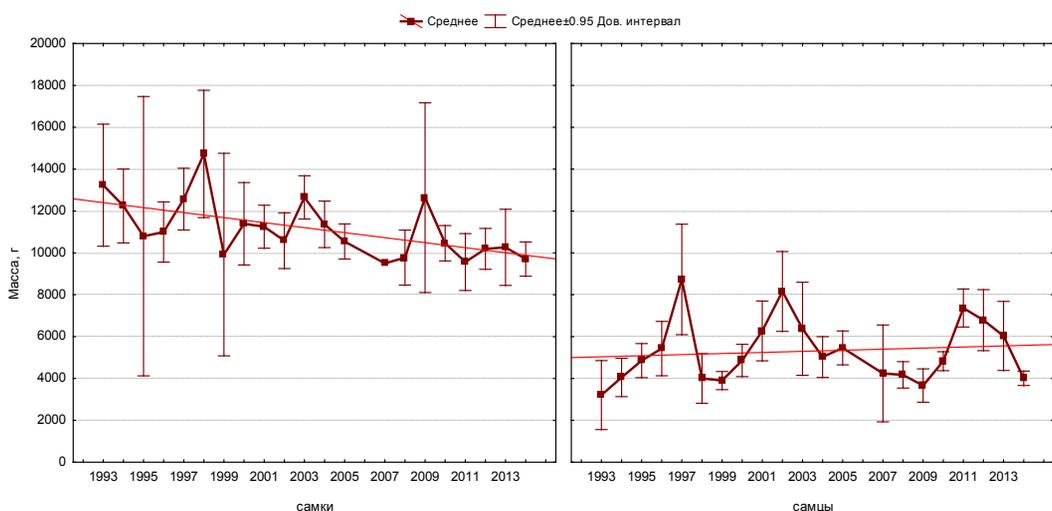


Рис. 9. Динамика массы чавычи р. Авача в период 1993–2014 гг.

Fig. 9. Dynamics of chinook spawners weight in the Avacha River in 1993–2014

Средние значения длины АС, массы и плодовитости чавычи в исследованный период составляли: р. Паратунка (1993–2007 гг.) — $86,1 \pm 2,2$ см, 8767 ± 722 г, 10267 ± 337 экз.; р. Авача (1993–2014 гг.) — $73,2 \pm 0,5$ см, 6333 ± 120 г, 9501 ± 138 экз.; р. Налычева (2010–2014 гг.) — $78,9 \pm 5,7$ см, 8009 ± 1382 г, 7544 ± 17 экз.

Горбуша — самый многочисленный вид среди тихоокеанских лососей, которому свойственна двухлетняя цикличность. В последние полвека на восточном побережье Камчатки доминирует поколение нечётных лет. В исследуемый период численность горбуши в реках Авача и Паратунка вписывалась в двухлетний цикл (за исключением одного-двух лет). В р. Налычева такая цикличность, судя по имеющимся данным, отсутствует. Возможно, это связано с недоучётом как уловов, так и заполнения нерестилищ в этой реке с очень мутной водой в период нерестового хода лососей, а также с отсутствием авиаучётов в последние годы.

Продолжительность хода производителей горбуши в реках Авачинского залива обычно составляет около 2,5 мес. — с конца июня по середину сентября. Изредка можно встретить горбушу в устьях рек и в конце сентября. Время нерестового хода на реках Авача и Налычева существенно различается (рис. 10). Так, в первой из рек горбуша идёт раньше в чётные годы, а во второй — в нечётные, причём в чётные — раньше в р. Налычева, а в нечётные — в реки Авача и Паратунка ($p < 0,0001$).

Обычно первыми идут по реке крупные самцы горбуши. Самки подходят и заканчивают ход несколько позже самцов. Размеры производителей к концу хода, как правило, уменьшаются. В среднем за сезон в устьях рек соотношение самцы/самки у этого вида близко к 1. Однако по мере продвижения рыб к нерестилищам доля самок уменьшается за счёт их браконьерского изъятия (Запорожец, Запорожец, 2007б; Запорожец и др., 2008).

Изменения длины АС горбуши из рек Паратунка, Авача и Налычева в исследуемый период показаны на рис. 11, где хорошо заметны различия в ходе показателей между стадами и у самцов, и у самок: размеры производителей в исследуемый период в первой из рек в целом имеют положительный тренд, а во второй — отрицательный, данных по горбуше р. Налычева пока недостаточно. Внутри стад в чётные и нечётные годы динамика также неодинакова.

При сравнении средних показателей длины и массы производителей горбуши из разных стад в период 2006–2014 гг. (рис. 12) выявлены следующие достоверные различия: налычевские самцы и в чётные и в нечётные годы крупнее паратунских и авачинских ($p < 0,00002$), которые, в свою очередь, по этим признакам не различаются между

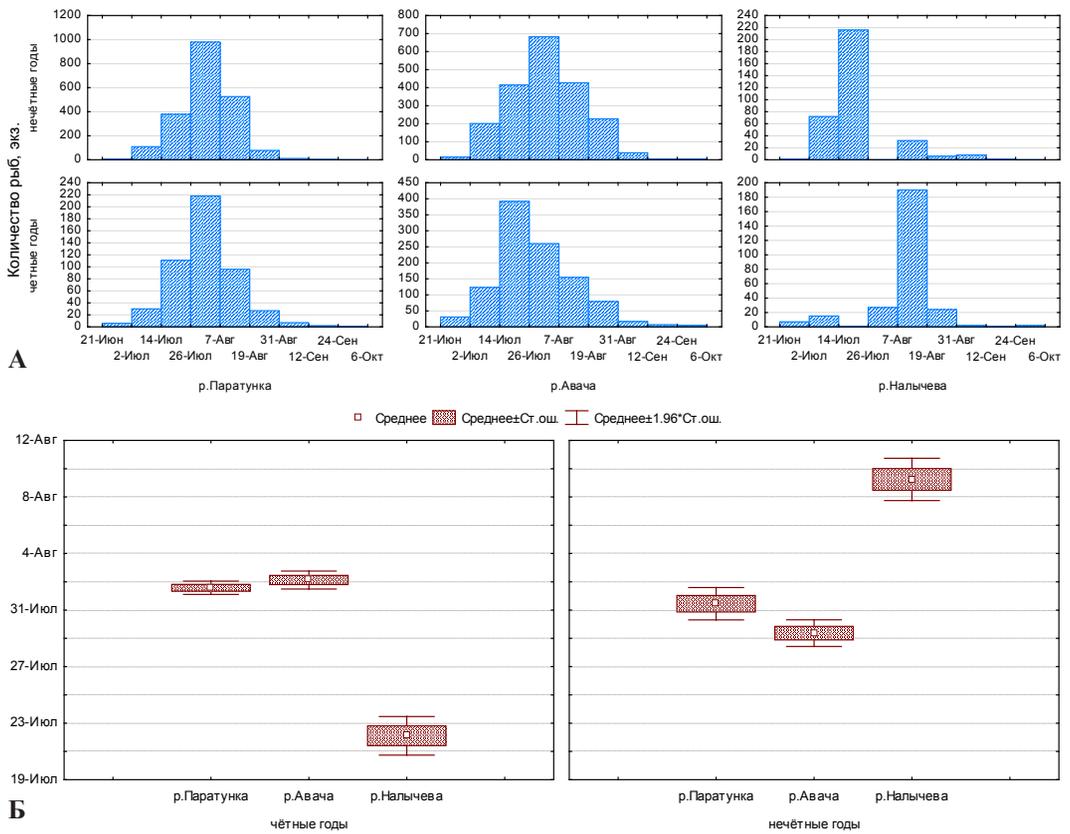


Рис. 10. Динамика встречаемости производителей горбуши Авачинского залива в устьевых исследовательских уловах 1991–2014 гг. (А) и статистика этих данных (Б)

Fig. 10. Dynamics of pink spawners occurrence in research catches obtained in the estuaries of the Avachinsky Bay in 1991–2014 (А) and its statistics (Б)

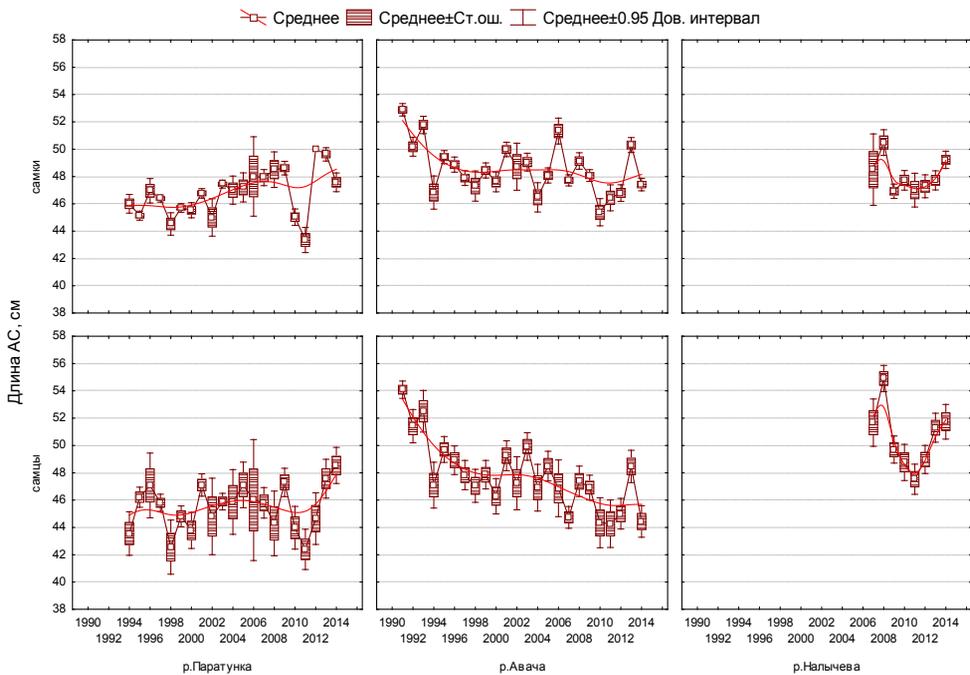


Рис. 11. Изменение размеров производителей горбуши в реках Паратунка, Авача и Нальчева в 1991–2014 гг.

Fig. 11. Dynamics of pink spawners body size in the Paratunka, Avacha and Nalycheva Rivers in 1991–2014

собой; налычевские самки в чётные годы крупнее паратунских по длине ($p < 0,01$), а в нечётные — меньше по массе ($p < 0,00005$); половые различия по длине и массе обычно значимы во всех трёх популяциях ($p < 0,00002$), за исключением паратунской в чётные годы, но если налычевские самцы всегда достоверно крупнее самок, то в двух других популяциях — наоборот.

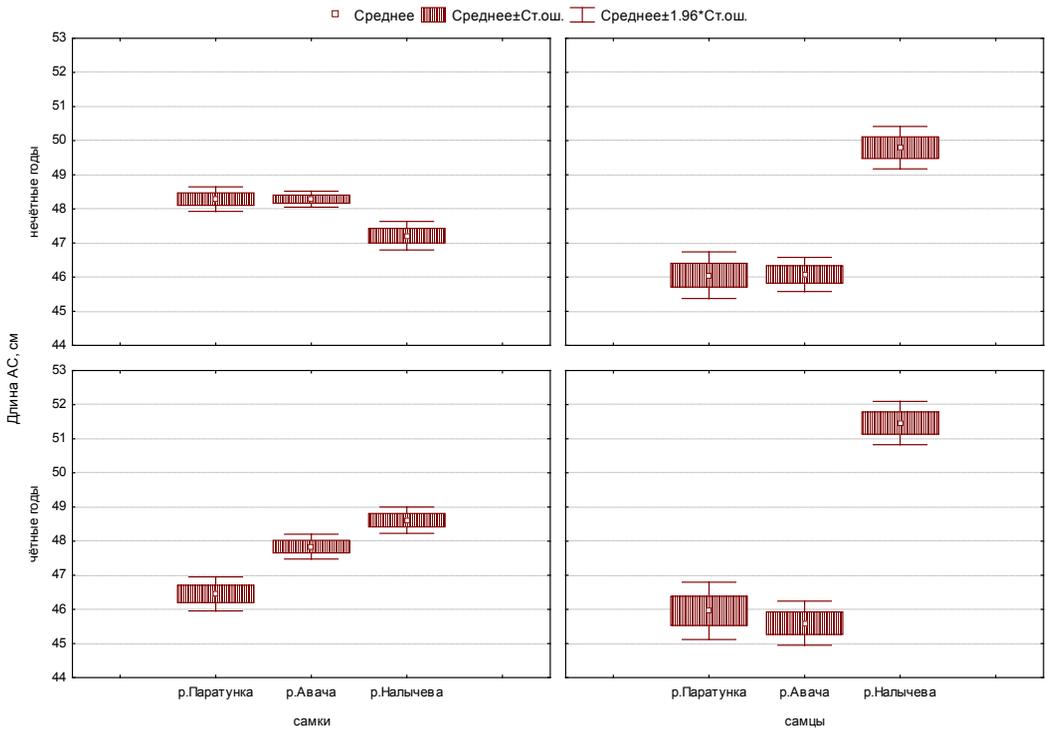


Рис. 12. Размеры горбуши рек Авачинского залива в 2006–2014 гг.

Fig. 12. Body size of pink salmon in the rivers of the Avachinsky Bay in 2006–2014

Динамика плодовитости горбуши основных рек Авачинского залива, показанная на рис. 13 (А), хорошо коррелирует с массой самок ($R = 0,57$, $p < 0,001$), поэтому в нечётные годы наименьшее количество икринок отмечено у налычевских особей ($p < 0,0005$), а наибольшее — у паратунских, а в чётные — наоборот (рис. 13, Б).

Средние значения длины АС, массы и плодовитости производителей горбуши из разных рек в исследованный период составляли: р. Паратунка (1994–2014 гг.) — соответственно $46,2 \pm 0,1$ см, 1274 ± 6 г, 1559 ± 7 экз.; р. Авача (1991–2014 гг.) — $48,6 \pm 0,1$ см, 1412 ± 7 г, 1603 ± 8 экз.; р. Налычева (2006–2014 гг.) — $49,4 \pm 0,2$ см, 1516 ± 16 г, 1595 ± 15 экз.

Кета — один из основных видов в реках Паратунка (~40 % от подходов) и Авача (~30 %) наряду с горбушей (Запорожец, Запорожец, 2011а). В р. Налычева кеты относительно немного, поскольку уклон её русла выше, течение (в среднем) быстрее и мест для её нерестилищ меньше.

Продолжительность хода производителей кеты обычно составляет более 3 мес. — с 20-х чисел июня по конец сентября, хотя отдельных особей этого вида на р. Авача ловят ещё в мае (рис. 14).

Самки чаще всего начинают идти на нерест позже самцов и позднее заканчивают. Пик первой «волны» хода в р. Паратунка приходится на конец июля — начало августа, а второй — на середину или вторую половину августа, в р. Налычева первый небольшой пик обычно приходится на начало июля, а основной — на первую половину сентября, в р. Авача главный пик наблюдается в начале августа.

В устьях рек соотношение самцы/самки в целом за весь период хода обычно близко к 1, а по мере продвижения к верховьям доля самок уменьшается из-за браконьерского изъятия (Запорожец, Запорожец, 2007б).

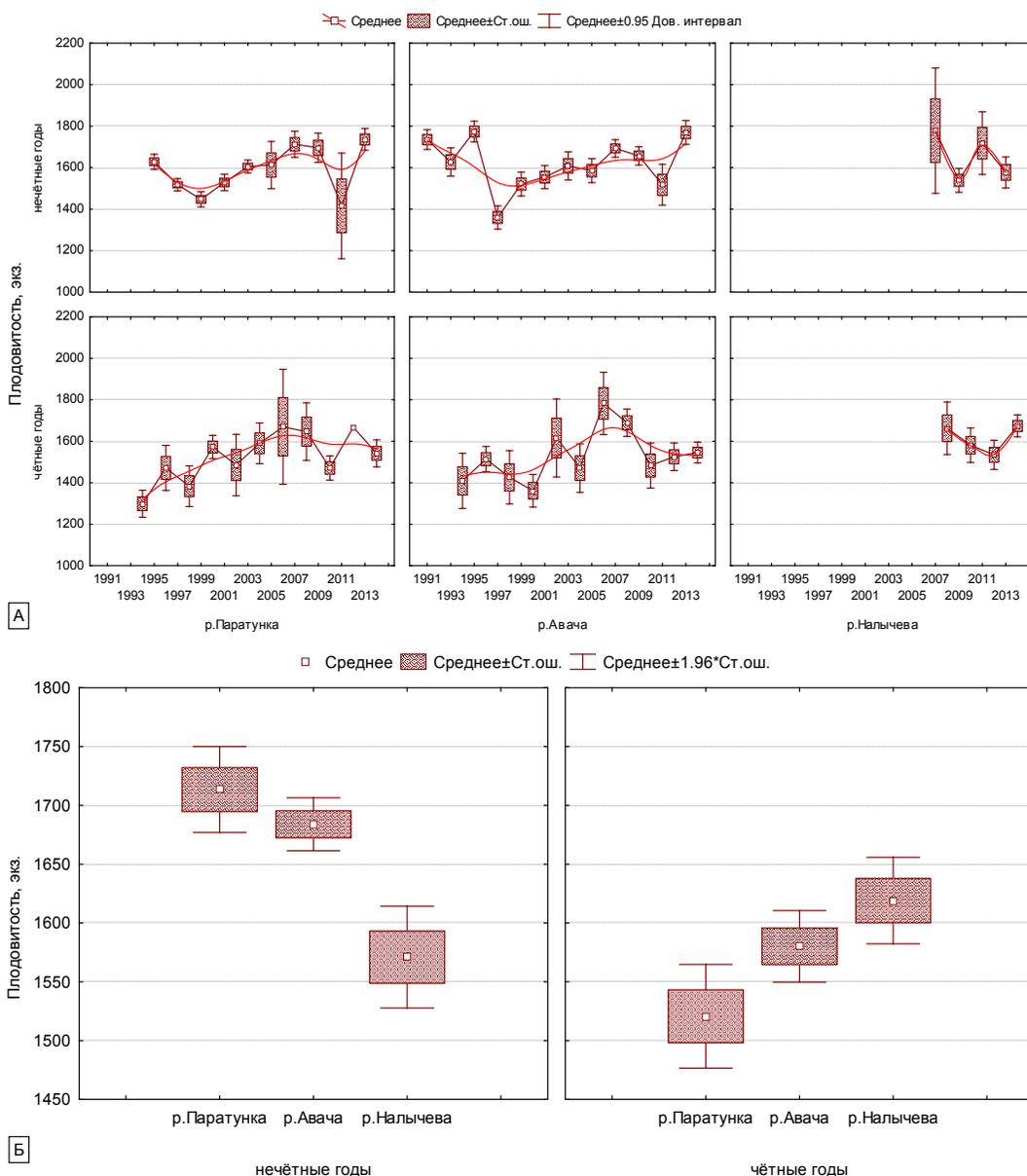


Рис. 13. Изменения плодовитости горбуши рек Авачинского залива в 1991–2014 гг. (А) и статистика средних в период 2006–2014 гг. (Б)

Fig. 13. Dynamic of pink salmon fecundity in the rivers of the Avachinsky Bay in 1991–2014 (А) and its statistics for 2006–2014 (Б)

Представление о динамике изменения среднего возраста созревания кеты за 23-летний ряд наблюдений дает рис. 15. Слабый отрицательный тренд возраста кеты р. Паратунка объясняется постепенным омоложением заводской популяции, вклад которой в ресурсы весьма значителен (Запорожец, Запорожец, 2011б).

Сравнение среднего возраста возврата кеты в три реки Авачинского залива в период 2007–2014 гг., выполненное с помощью однофакторного дисперсионного анализа, показало (рис. 16, А), что паратунские самки и самцы достоверно моложе авачинских и налычевских ($p < 0,001$). В целом средний возраст кеты р. Паратунка в тот же период составлял $3,62 \pm 0,01$ года, р. Авача — $3,92 \pm 0,01$ года, р. Налычева — $4,04 \pm 0,03$ года; в первой реке основные возрастные классы — 0.3 и 0.4 (самцы моложе самок ($p < 0,001$)), во второй и третьей — 0.3, 0.4 и 0.5 (рис. 16, Б).

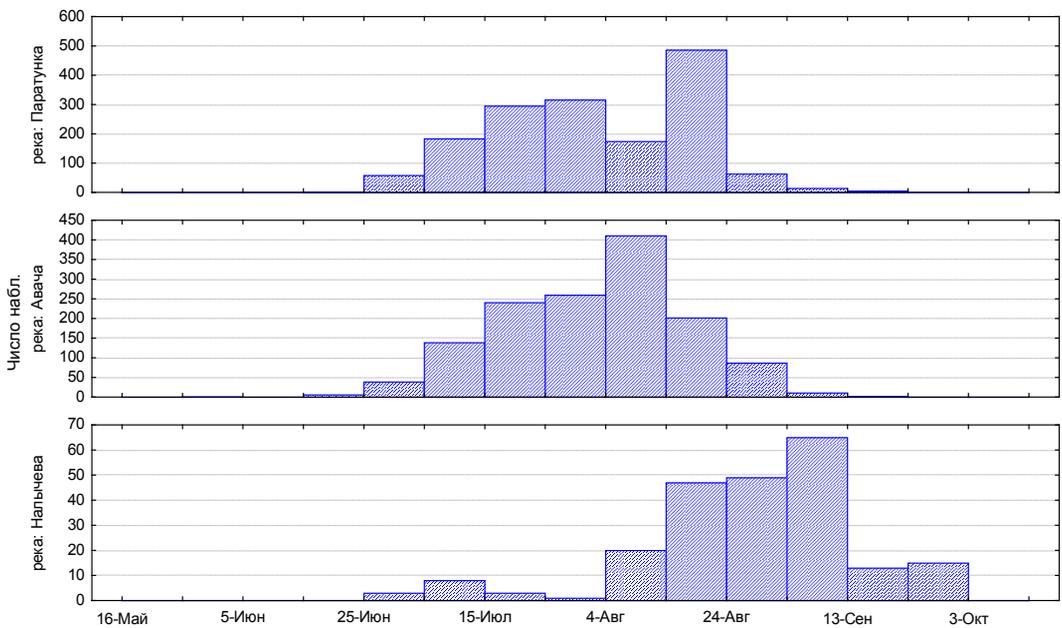


Рис. 14. Динамика встречаемости производителей кеты Авачинского залива в устьевых исследовательских уловах 2007–2014 гг.

Fig. 14. Dynamics of chum spawners occurrence in research catches obtained in the estuaries of the Avachinsky Bay in 2007–2014

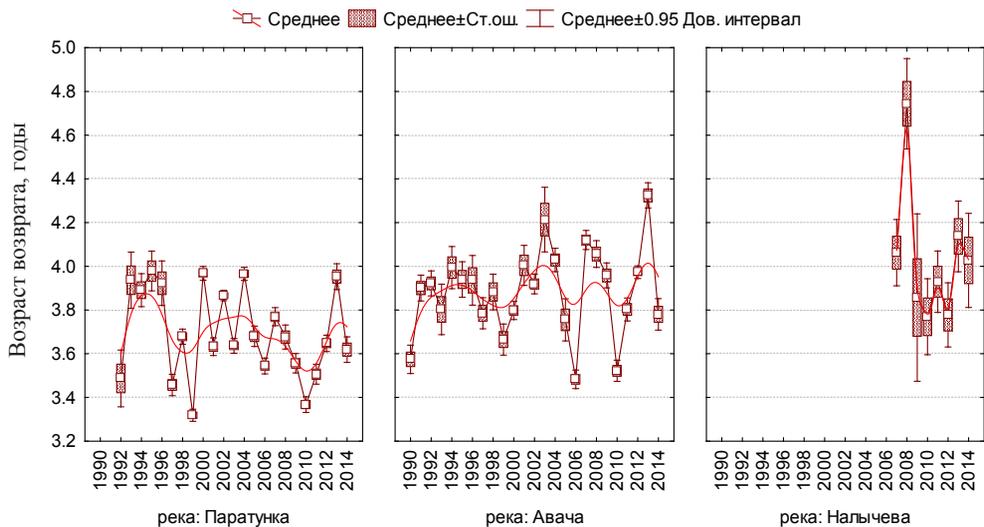


Рис. 15. Динамика среднего возраста производителей кеты в реках Паратунка, Авача и Нальчева в 1990–2014 гг.

Fig. 15. Dynamics of mean age of chum spawners in the Paratunka, Avacha and Nalycheva Rivers in 1990–2014

Динамика массы и плодовитости в основных возрастных группировках производителей кеты из рек Паратунка, Авача и Нальчева представлена на рис. 17, который достаточно полно отражает изменения важнейших биологических показателей стад на изученном временном отрезке.

При сравнении средних показателей кеты из разных рек Авачинского залива в период 2007–2014 гг. по возрастным группам выявлено (рис. 18), что паратунские производители крупнее ($p < 0,005$) и плодовитее авачинских ($p < 0,022$). В то же время размеры, масса и плодовитость производителей из р. Нальчева не отличаются от таковых из двух других рек.

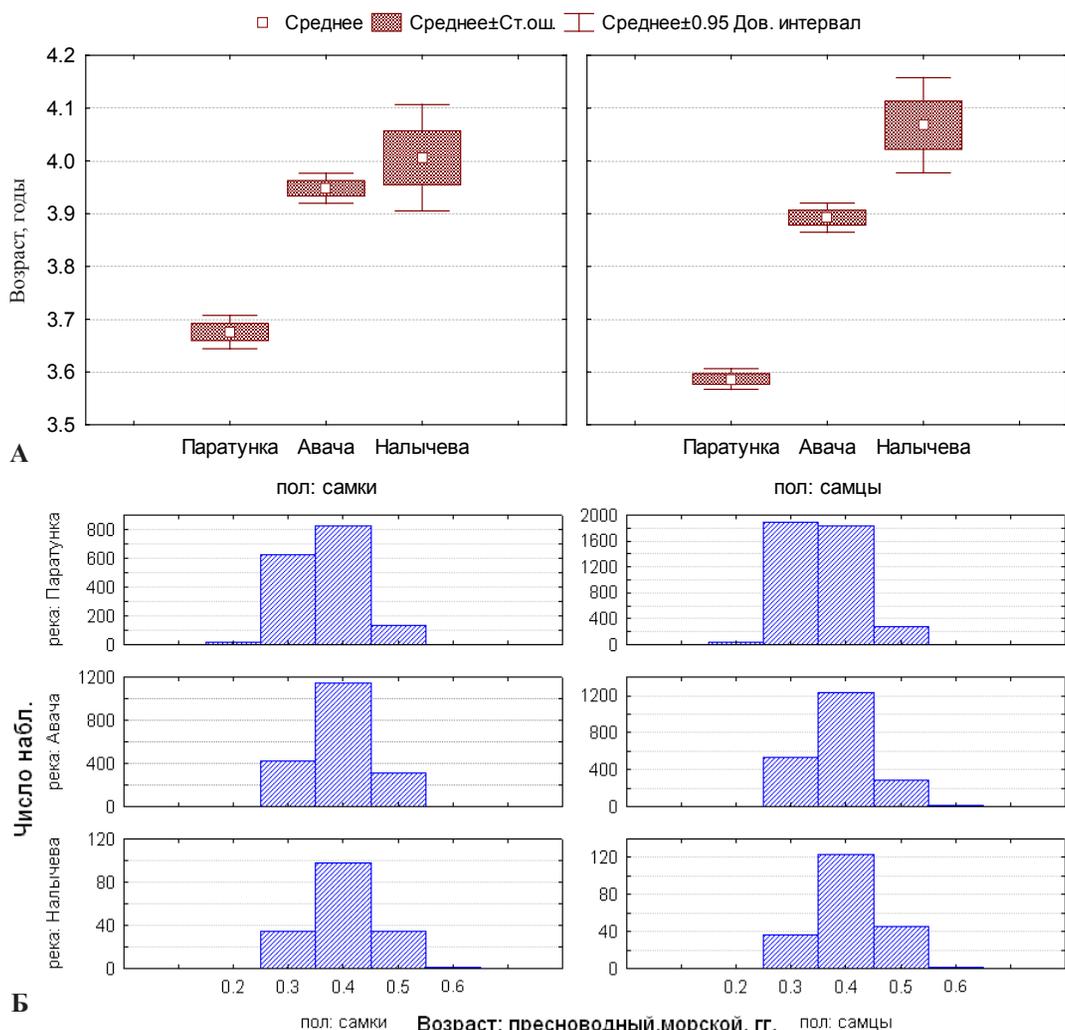


Рис. 16. Статистика возраста возврата кеты в реки Авачинского залива в 2007–2014 гг. (А) и его структура (Б)

Fig. 16. Statistics of age of chum salmon return to the rivers of the Avachinsky Bay in 2007–2014 (А) and structure of the return (Б)

Проведённый анализ подтверждает общие закономерности: самцы кеты крупнее одновозрастных самок; размеры и масса рыб с возрастом увеличиваются. Можно отметить и постепенное увеличение массы (и размеров) производителей возраста 0.3 и 0.4 в р. Паратунка в 1990–2014 гг., при одновременном снижении тех же показателей в р. Авача. Плодовитость от возраста зависит нелинейно: у крупных одноразмерных рыб из рек Паратунка и Авача она с возрастом уменьшается, у мелких паратунских — увеличивается, а авачинских — нет (рис. 19). У кеты р. Налычева зависимости ещё сложнее, но полагаем, что данных к настоящему времени недостаточно, чтобы делать определённые выводы.

Средние значения длины АС, массы и плодовитости производителей кеты из разных рек в исследованный период составляли: р. Паратунка (1992–2014 гг.) — $65,67 \pm 0,04$ см, 3542 ± 6 г, 2414 ± 12 экз.; р. Авача (1990–2014 гг.) — $63,62 \pm 0,05$ см, 3221 ± 9 г, 2043 ± 10 экз.; р. Налычева (2007–2014 гг.) — $63,40 \pm 0,23$ см, 3221 ± 42 г, 2422 ± 39 экз.

В общем воспроизводство кеты в бассейне Авачинской губы вносят вклад лососевые рыболовные заводы — Паратунский, который выпускает около 20 млн экз. молоди в приток Паратунки — ручей Трезубец, и «Кеткино», выпускающий ~10 млн экз. мальков в ручей Зеленовский (бассейн р. Авача). В возвратах доля заводской

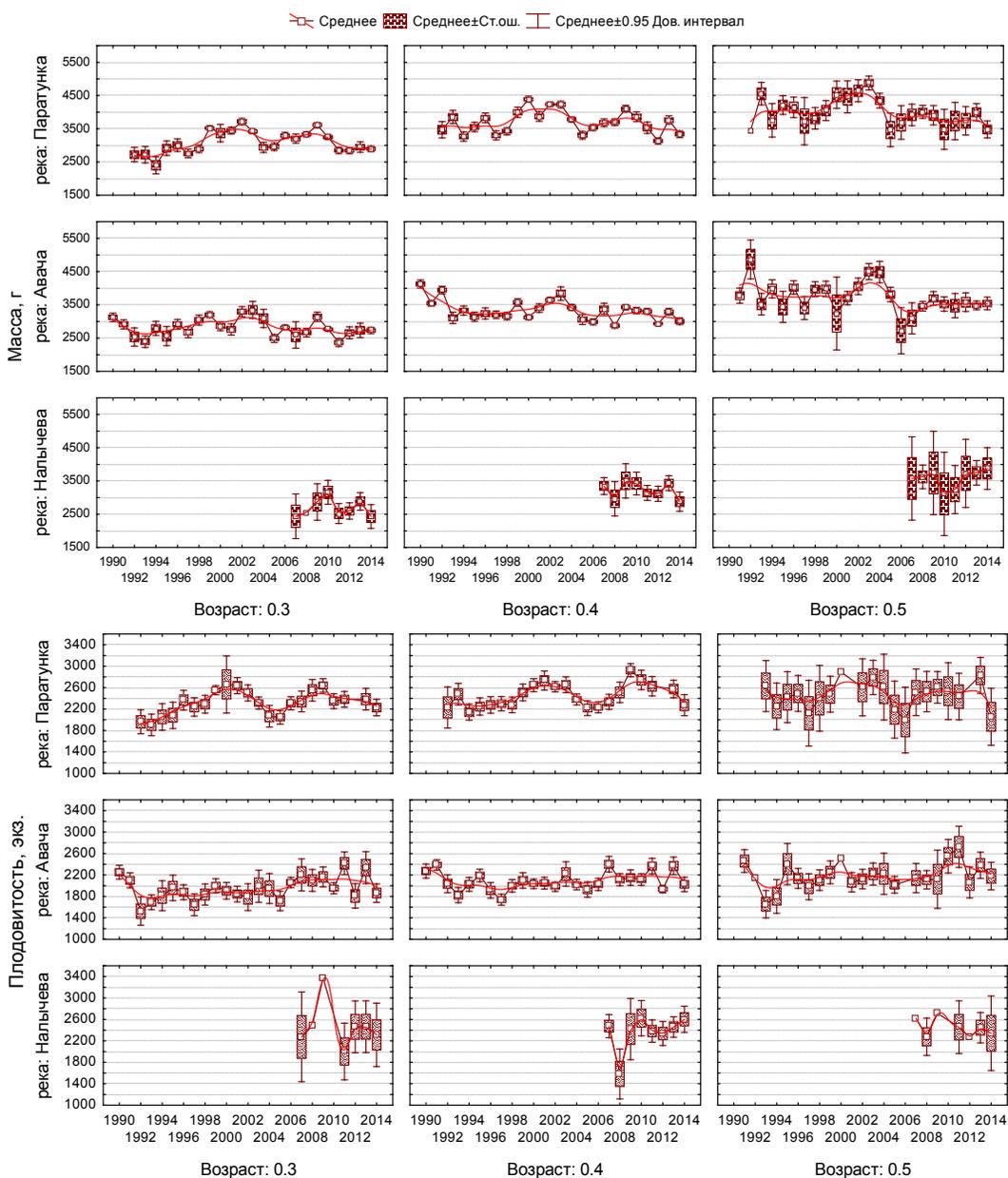


Рис. 17. Динамика изменения массы и плодовитости кеты рек Паратунка, Авача и Нальчева в возрастных группах 0.3–0.5 в 1990–2014 гг.

Fig. 17. Dynamics of weight and fecundity for chum salmon of the Paratunka and Avacha Rivers for age groups 0.3–0.5 in 1990–2014

кеты в р. Паратунка, определённая на основе идентификации происхождения особей (Запорожец, Запорожец, 2000), составляла в среднем ~65 %, а в р. Авача — 12–20 % (Запорожец, Запорожец, 2011б). Подробная информация об искусственном воспроизводстве лососей на Камчатке, в том числе в Авачинском заливе, изложена в отдельной монографии авторов (Запорожец, Запорожец, 2011б).

Кижуч. Обычно ранняя раса кижуча появляется в уловах в конце июля — начале августа; массовый ход происходит во второй половине августа — сентябре, в сентябре-октябре и до декабря идёт поздний кижуч (рис. 20). В устьях рек Авачинского залива, так же как у кеты и горбуши, соотношение самцы/самки у кижуча близко к 1, с небольшим преобладанием самок.

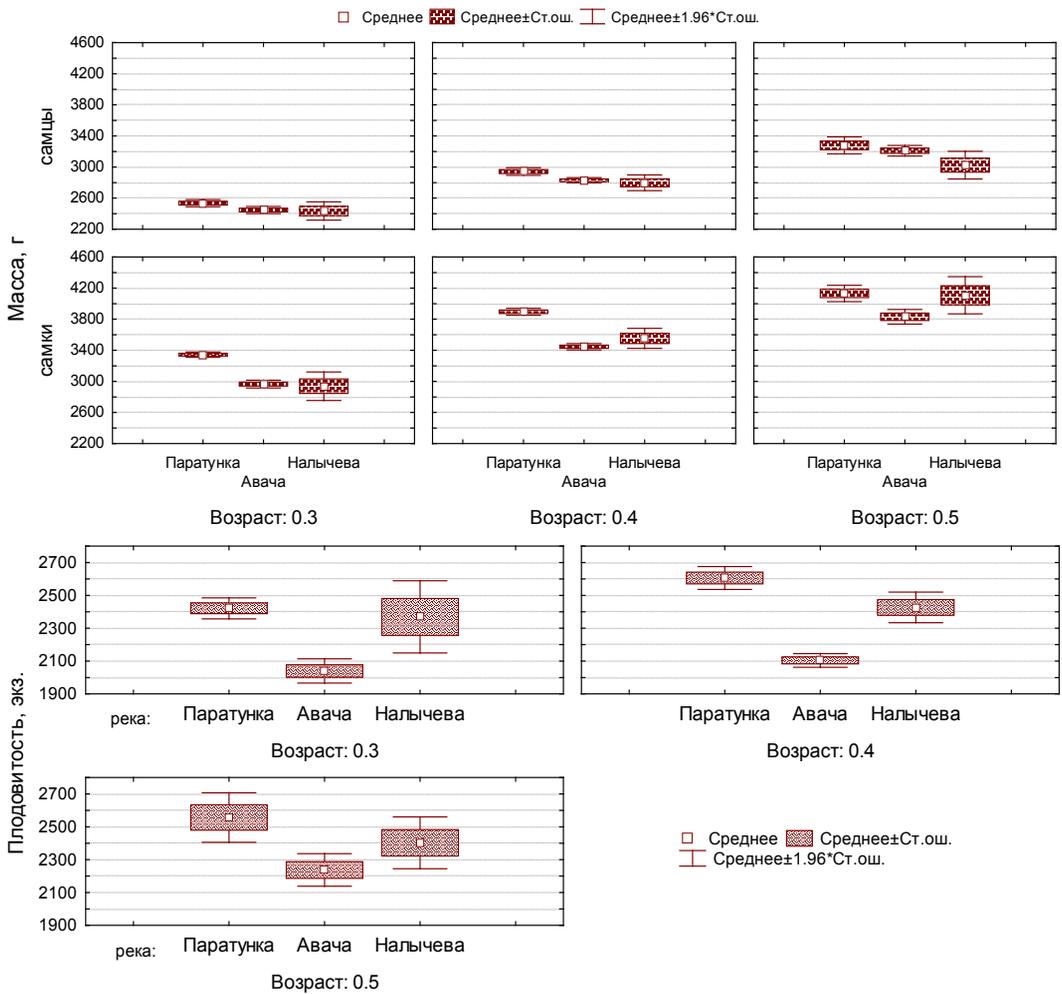


Рис. 18. Статистика массы и плодовитости кеты разного возраста из рек Авачинского залива в 2007–2014 гг.

Fig. 18. Statistics of body weight and fecundity for chum salmon from the rivers of the Avachinsky Bay in 2007–2014

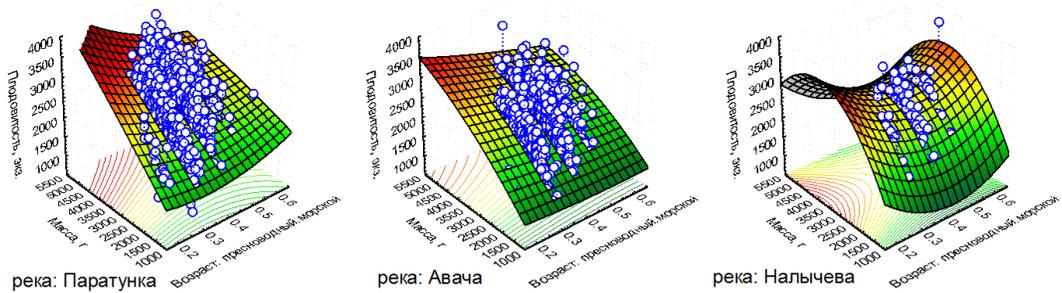


Рис. 19. Зависимость плодовитости кеты Авачинского залива от массы самок и их возраста
 Fig. 19. Dependence of fecundity on weight and age for chum females of the Avachinsky Bay

Кижуч юго-восточной Камчатки достигает половой зрелости и идёт на нерест в основном на третьем и четвёртом году жизни (Грибанов, 1948). Особи кижуча возрастов, отличных от 1.1 и 2.1, встречаются на восточной Камчатке относительно редко (Зорбиди, 2010). В исследованный период абсолютное большинство особей (96 %) кижуча имело возраст 1.1 и 2.1. Другие возрастные группы составляли небольшую

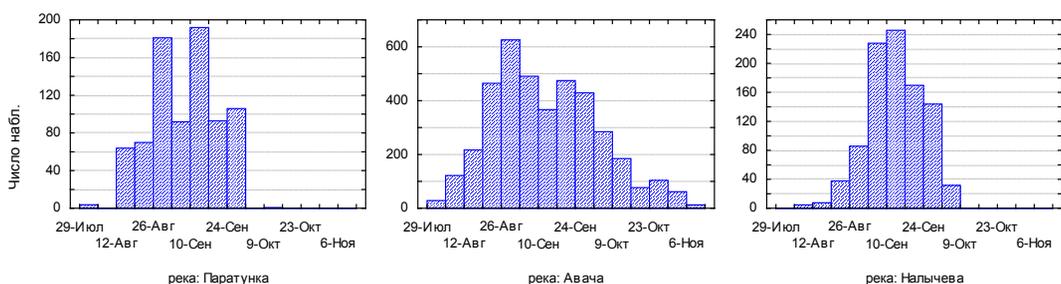


Рис. 20. Динамика встречаемости производителей кижуча Авачинского залива в устьевых исследовательских уловах 1993–2014 гг.

Fig. 20. Dynamics of coho spawners occurrence in research catches obtained in the estuaries of the Avachinsky Bay in 1993–2014

долю (табл. 2). В р. Налычева возрастная структура кижуча отличается от таковой двух предыдущих стад: основную долю составляют особи возраста 2.1 — ~67 %, 1.1 — ~21, 3.1 — ~10, а группы 2.2, 3.0, 3.2 — ~1 %. В этой реке не обнаружено на данном этапе рыб возраста 1.0 и 1.2.

Таблица 2

Доля возрастных групп в стадах кижуча из рек Авачинского залива в 1993–2014 гг., %

Table 2

Percentage of age groups in the stocks of coho salmon in the rivers of the Avachinsky Bay in 1993–2014

Возраст пресноводный/морской	Р. Паратунка	Р. Авача	Р. Налычева
1.0	0,11	0,16	–
1.1	54,54	46,13	21,38
1.2	0,84	0,70	–
2.0	0,45	0,28	0,07
2.1	41,63	51,41	67,32
2.2	0,48	0,39	0,41
3.0	0,29	0,10	0,47
3.1	1,66	0,83	10,35
Всего, экз.	3788	3865	1478

Чередование двух основных возрастных групп в скате (1+ и 2+) у авачинского и, в меньшей степени, паратунского кижуча, что было доказано ранее (Зорбиди, 2010), хорошо видно на диаграмме показателей возврата (рис. 21, А), при этом заметного общего тренда на возрастание или убывание не наблюдается. Интересно, что в исследованный период динамика массы (и длины АС) кижуча обоего пола во всех трёх стадах имела отрицательные тренды (рис. 21, Б).

Сравнение возраста возврата производителей из этих трёх стад показало, что он максимален у налычевского кижуча — $2,89 \pm 0,01$, а минимален у паратунского — $2,46 \pm 0,01$ ($p < 0,00003$) и самцы возвращаются в реки Паратунка и Авача раньше самок ($p < 0,02$). Среди рыб, возвратившихся через 2 года, самцы авачинского кижуча по размерам и массе достоверно меньше, чем паратунского и налычевского. Во всех остальных возрастных группах самцов и самок различия не обнаружены. Для производителей всех этих трёх стад в группах общего возраста 2 и 3 года характерен заметный половой диморфизм — размеры самок и их масса достоверно больше, чем самцов ($p < 0,001$), в других группах различия незначимы.

Плодовитость самок в годы исследований плавно колебалась вокруг среднего уровня, характерного для каждой возрастной группы (рис. 22). В среднем максимальна плодовитость паратунского кижуча — 4611 ± 19 экз., минимальна — налычевского — 4108 ± 38 экз., а промежуточное значение у авачинского — 4405 ± 21 экз., все различия достоверны ($p < 0,0001$).

Средние значения длины АС и массы производителей кижуча из разных рек в исследованный период составляли: р. Паратунка (1993–2014 гг.) — $58,0 \pm 0,1$ см, 2773 ± 14 г;

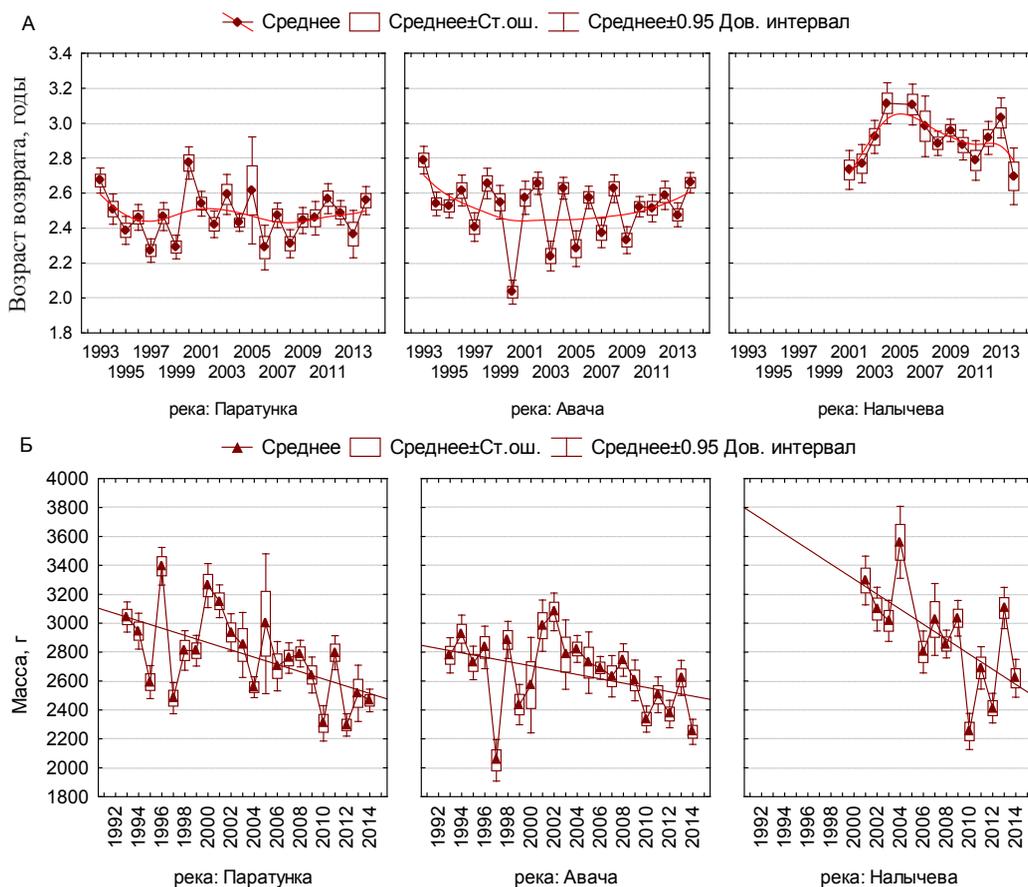


Рис. 21. Статистика изменения возраста возврата (А) и массы (Б) кижуча из разных рек Авачинского залива в 1993–2014 гг.

Fig. 21. Dynamics of age of return (A) and body weight (B) for coho salmon from certain rivers of the Avachinsky Bay in 1993–2014

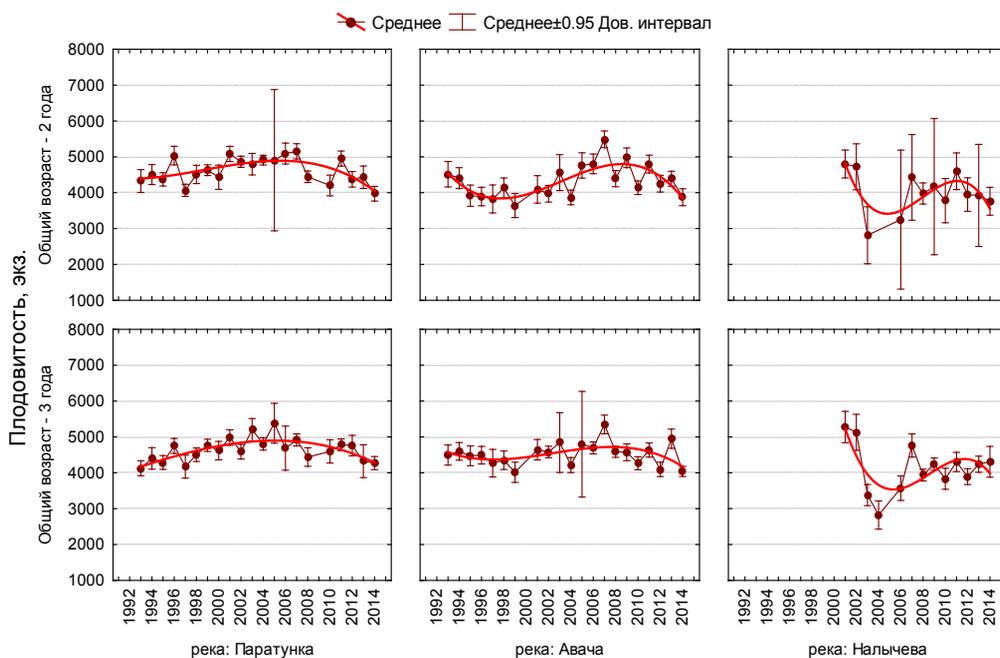


Рис. 22. Плодовитость кижуча рек Паратунка, Авача и Налычева в 1993–2014 гг.

Fig. 22. Fecundity of coho salmon from the Paratunka, Avacha and Nalycheva Rivers in 1993–2014

р. Авача (1993–2014 гг.) — $57,8 \pm 0,1$ см, 2648 ± 14 г; р. Налычева (2001–2014 гг.) — $59,0 \pm 0,1$ см, 2842 ± 21 г.

Заключение

В результате анализа биологических характеристик производителей тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинского залива в 1989–2014 гг. показано:

— у нерки изученных популяций общий возраст возврата положительно коррелирует с длительностью пресноводного периода, а со сроками подхода на нерест — отрицательно; тенденции изменения возраста в стадах разнонаправлены, также не совпадают связи размеров и плодовитости нерки с длительностью морского и пресноводного периодов;

— для чавычи р. Авача отмечено постепенное снижение массы самок, в отличие от самцов;

— время нерестового хода горбуши на реках Авача и Налычева существенно различается, как и тренды изменения размеров;

— аналогичные данные получены для кеты, в стадах которой в дополнение к этому различается и динамика плодовитости;

— возраст возврата кижуча и плодовитость его самок колеблются вокруг средних значений, а масса постепенно убывает.

Таким образом, несмотря на географическую близость и сходную длину трёх основных водотоков Авачинского залива, значительная часть биологических характеристик производителей в стадах лососей достоверно различается, что может быть связано как с гидрологическими особенностями рек (скорость течения, температура воды, мутность и т.д.), так и с расположением нерестилищ и антропогенными факторами.

Список литературы

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

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. 3–38.

Запорожец Г.В., Запорожец О.М. Лососевые рыболовные заводы Дальнего Востока в экосистемах Северной Пацифики : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011б. — 268 с. <http://www.kftig.com/archive/Zaporoj11.zip>. <http://www.npacific.ru/np/library/publikacii/zaporozhets/salmon-hatcheries.pdf>

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Дифференциация естественных и искусственно воспроизводимых популяций кеты (*Oncorhynchus keta*) по особенностям структуры чешуи // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 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. Состояние запасов и регулирование промысла тихоокеанских лососей в бассейне Авачинской губы // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007а. — С. 160–168.

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

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. 109–133.

Зорбиди Ж.Х. Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 306 с.

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

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

Поступила в редакцию 14.09.15 г.