

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Научная статья

УДК 597.552.511(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-499-520

EDN: GPTOII

**КЕТА *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM)
МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ.
СООБЩЕНИЕ 1. ПРОИЗВОДИТЕЛИ****С.Л. Марченко***

Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19

Аннотация. На материковом побережье Охотского моря кета — широко распространенный вид. Она представлена исключительно рыбами типично анадромного фенотипа. Численность подходов кеты скоррелирована с протяженностью ее нерестовых рек, а динамику ее подходов определяют климатические условия в регионе и пресс промысла. В статье приведены уточненные данные по географической и темпоральной структуре кеты, обобщены сведения о сроках и динамике ее нерестовой миграции, представлены сведения о географической и межгодовой изменчивости биологических показателей.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, биологическая характеристика, нерестовая миграция, внутривидовая структура, темпоральные группировки, промысел

Для цитирования: Марченко С.Л. Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря. Сообщение 1. Производители // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 499–520. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-499-520. EDN: GPTOII.

Original article

**Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the continental coast
of the Okhotsk Sea. Communication 1. The spawners****Sergey L. Marchenko**

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okružhnoj proezd, Moscow, 105187, Russia
Ph.D., adviser, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939

Abstract. Chum salmon is a widely spread species on the continental coast of the Okhotsk Sea presented exclusively by typical anadromous phenotype. Abundance of the runs is well correlated with length of the spawning rivers, whereas dynamics of the runs is determined by variations of climate conditions and press of commercial fishery. Detailed data on geographic and temporal structure of the species are presented, as the summarized data on timing and dynamics of the spawning migration and information on geographic and interannual variability of biological parameters of the spawners.

* Марченко Сергей Леонидович, кандидат биологических наук, советник, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939.

© Марченко С.Л., 2022

Keywords: chum salmon, *Oncorhynchus keta*, biological parameters, spawning migration, intraspecific structure, temporal groups, commercial fishery

For citation: Marchenko S.L. Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea. Communication 1. The spawners, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 499–520. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-499-520. EDN: GPTOII.

Введение

Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) — широко распространенный и наиболее востребованный промыслом вид тихоокеанских лососей на материковом побережье Охотского моря. По численности и объемам вылова в регионе она уступает только горбуше *O. gorbusha* (Walbaum, 1792). Однако в периоды малочисленных подходов последней (например, в начале 2000-х гг.) кета занимала доминирующее положение как по численности подходов, так и по объему вылова.

Цель настоящей работы — обобщение данных о динамике нерестового хода, численности подходов, эколого-географической структуре и условиях воспроизводства кеты материкового побережья Охотского моря за весь период наблюдений.

Материалы и методы

Материалы для настоящей статьи собраны в реках материкового побережья Охотского моря, которое протянулось от р. Пенжина (Пенжинская губа) на северо-востоке до мыса Меньшикова (зал. Сахалинский) на юго-западе (рис. 1).

Сбор биологического материала и регистрирующих возраст структур выполняли в соответствии с общепринятыми методическими рекомендациями [Clutter, Whitesel, 1956; Правдин, 1966; Инструкция..., 1987*].

Биологический анализ кеты выполняли с дискретностью 5 дней. Производителей отлавливали активными (закидные невода, спиннинги, удочки) и пассивными (сети, ставные невода) орудиями лова в нерестовых реках и в морском побережье. В случаях сбора материала на рыболовных участках (на базе рыбодобывающих бригад) кету на биологический анализ отбирали из промышленных уловов после их доставки на берег. Объем стандартной пробы — 100 рыб. В период разреженного хода (например, в начале и конце миграции, а также в паводки) допускалось объединение проб в пределах пятидневки и уменьшение объема стандартной пробы. Биологический анализ включал отбор пробы на возраст, измерения длины по Смитту, массы тела (общая и без внутренностей) и гонад, а также определение пола и стадии зрелости половых продуктов. Для расчета индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) просчитывали икринки из фрагмента средней части ястыка.

Морфометрические измерения рыб проводили один раз в декаду по модифицированной схеме И.Ф. Правдина [1966]. Объем выборки составлял 25–30 рыб без выраженных брачных изменений. Для нивелирования аллометрической изменчивости и полового диморфизма пластические признаки трансформировали в индексы Хаксли [Huxley, 1932].

Возраст кеты определен по чешуе с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 (ОАО ЛЗОС, Россия). Чешуи без признаков повреждения просматривали в проходящем свете при увеличении 7×8 .

Сведения о вылове кеты в водных объектах материкового побережья Охотского моря до 2009 г. предоставлены Охотским филиалом Главрыбвода, с 2009 г. — Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства. Численность производителей кеты, прошедших в реки, определяли в соответствии с рекомендациями

* Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНП бассейновых управлений рыбоохраны и станциях ТИНРО. Владивосток: ТИНРО, 1987. 24 с.

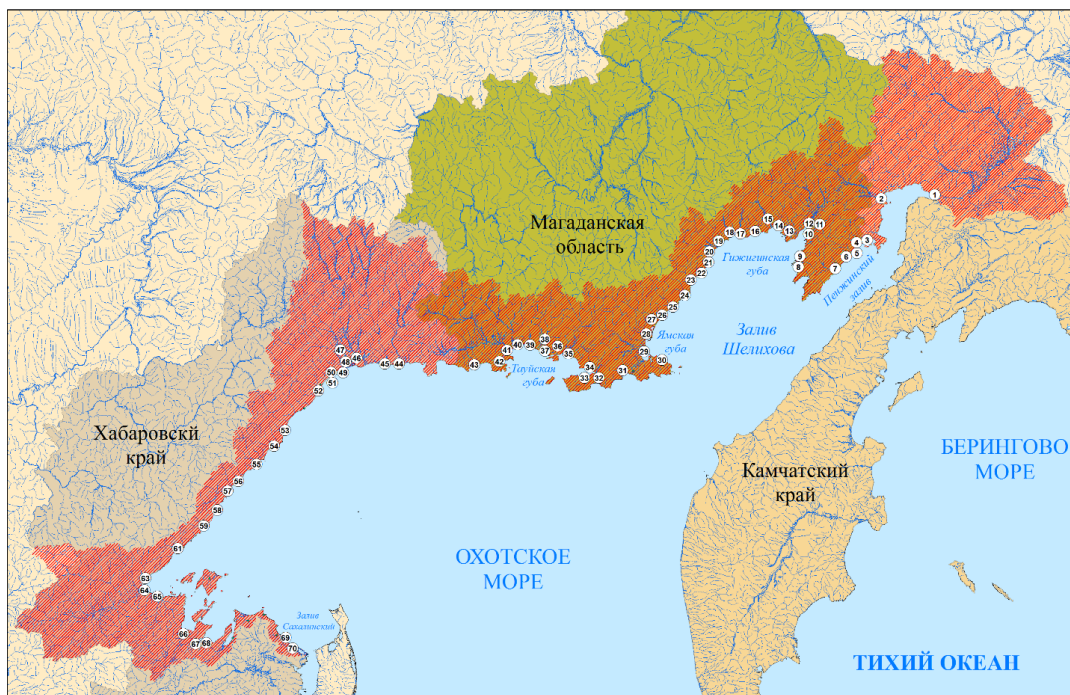


Рис. 1. Карта-схема материкового побережья Охотского моря: 1 — Пенжина, 2 — Парень, 3 — Иттитян, 4 — Айчан, 5 — Кыгтаваям, 6 — Вавачун, 7 — Кенгевеем, 8 — Имповеем, 9 — Тополовка, 10 — Большая Чайбуха, 11 — Авекова, 12 — Гижига, 13 — Вархалам, 14 — Большая Гарманда, 15 — Наяхан, 16 — Уйкане, 17 — Таватум, 18 — Широкая, 19 — Пропащая, 20 — Вилига, 21 — Калалага, 22 — Кананыга, 23 — Туманы, 24 — Булун, 25 — Угулан, 26 — Тактояма, 27 — Иреть, 28 — Малкачан, 29 — Яма, 30 — Иткилан, 31 — Средняя, 32 — Сиглан, 33 — Кулькуты, 34 — Нюрчан, 35 — Ола, 36 — Дукча, 37 — Окса, 38 — Армань, 39 — Ойра, 40 — Яна, 41 — Тауй, 42 — Мотыклейка, 43 — Шельтинга (Быструха), 44 — Иня, 45 — Ульбея, 46 — Кухтуй, 47 — Охотá, 48 — Урак, 49 — Чильчикан, 50 — Толмот, 51 — Американ, 52 — Улья, 53 — Унче, 54 — Кекра, 55 — Тукчи, 56 — Эйкан, 57 — Алдома, 58 — Уйка, 59 — Лантарь, 60 — Мутэ, 61 — Немуй, 62 — Киран, 63 — Огне, 64 — Уда, 65 — Тором, 66 — Тугур, 67 — Ульбан, 68 — Иткан, 69 — Коль, 70 — Иска

Fig. 1. Scheme of the continental coast of the Okhotsk Sea with the spawning grounds (mainly the spawning rivers): 1 — Penzhina, 2 — Paren', 3 — Ittitian, 4 — Ajchan, 5 — Kyggivayam, 6 — Vavachun, 7 — Kengeveem, 8 — Impoveem, 9 — Topolovka, 10 — Chajbukha, 11 — Avekova, 12 — Gizhiga, 13 — Varkhalam, 14 — Garmanda, 15 — Nayakhan, 16 — Ujkane, 17 — Tavatum, 18 — Shirokaya, 19 — Propashchaya, 20 — Viliga, 21 — Kalalaga, 22 — Kanya, 23 — Tumany, 24 — Bulun, 25 — Ulugan, 26 — Takhtoyama, 27 — Iret', 28 — Malkachan, 29 — Yama, 30 — Itkilan, 31 — Srednyaya, 32 — Siglan, 33 — Kal'kuty, 34 — Nyurchan, 35 — Ola, 36 — Dukcha, 37 — Oksa, 38 — Arman', 39 — Ojra, 40 — Yana, 41 — Tauj, 42 — Motykleyka, 43 — Shel'tinga (Bystruha), 44 — Inya, 45 — Ul'beya, 46 — Kukhtuj, 47 — Okhota, 48 — Urak, 49 — Chil'chikan, 50 — Tolmot, 51 — Amerikan, 52 — Ul'ya, 53 — Unche, 54 — Kekra, 55 — Tukchi, 56 — Ejkan, 57 — Aldoma, 58 — Ujka, 59 — Lantar', 60 — Mute, 61 — Nemuj, 62 — Kiran, 63 — Ognyo, 64 — Uda, 65 — Torom, 66 — Tugur, 67 — Ul'ban, 68 — Itkan, 69 — Kol', 70 — Iska

В.В. Кондюрина [1965] и А.В. Евзерова [1973, 1975]. Общую численность подхода производителей кеты оценивали как сумму рыб, пропущенных на нерест и изъятых промыслом.

Обобщение рек по сходству динамики численности подходов кеты и исследование изменчивости ее темпоральной структуры выполнили непарно-групповым методом (UPGMA) кластерного анализа. В качестве меры расстояния в первом случае исполь-

зовали 1—коэффициент корреляции Пирсона (1-Pearson r), во втором — Евклидово расстояние (Euclidean distance). Разделение дендрограмм на отдельные дендриты (кластеры) выполняли по точкам перелома, представленным на соответствующих графиках объединения (Graph of amalgamation schedule).

Классификация рек по протяженности на средние (10–100 км) и крупные (> 100 км) дана в соответствии с рекомендациями А.И. Чебатарева [1975]. Жизненные стратегии описаны по М.К. Глубоковскому и С.Л. Марченко [2019].

Статистическая обработка материалов биологических анализов выполнена автором в электронных таблицах MS Excel в соответствии с рекомендациями И.Ф. Правдина [1966] и Г.Ф. Лакина [1980]. Визуализация данных на топооснове проведена в ArcGIS, графики построены в MS Excel, дендрограммы — в Statistica.

Автор систематизировал и обобщил в электронные таблицы MS Excel материалы, накопленные Магаданским и Хабаровским филиалами ВНИРО, Охотским филиалом Главрыбвода, Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства, которые отражают сроки и динамику миграции производителей кеты, их качественные и количественные показатели, результаты аэровизуального учета и промысловой статистики, а также организовал сбор данных по морфометрическим характеристикам кеты. Был инициатором расширения сети сезонных наблюдательных пунктов на реках Магаданской области, на которых осуществляли сбор материалов по качественному составу кеты — с трех до двенадцати. Принимал непосредственное участие в организации исследований, а также в сборе, обобщении и обработке материалов.

Результаты и их обсуждение

Жизненные стратегии. Кета реализует в онтогенезе только проходную жизненную стратегию и представлена только типично анадромным фенотипом [Глубоковский, Марченко, 2019].

Состояние запасов и промысел. На материковом побережье Охотского моря кета — широко распространенный вид, который проходит на нерест во все средние и крупные водотоки. Полные сведения о ее численности, включающие вылов и учет на нерестилищах, есть только с 1966 г. В то же время информация о вылове доступна с 1925 г. (рис. 2). Промысловая статистика в силу значительного варьирования коэффициента изъятия не может быть объективным показателем численности кеты, тем не менее она дает общее представление об уровне ее запасов [Иванков, 1984].

Опираясь на данные промысловой статистики, в динамике запасов кеты материкового побережья Охотского моря можно выделить пять периодов (рис. 2):

— 1925–1956 гг. — период высоких запасов. Численность подходов кеты к побережью достигала 18 млн экз. В этот период был получен максимальный исторический вылов — 33,2 тыс. т (1956 г.), а средний объем добычи был на уровне 14,7 тыс. т. В Магаданской области вылов кеты варьировал от 1,3 до 8,4, в Хабаровском крае — от 4,2 до 23,0 тыс. т. Высоким уловам способствовали не только многочисленные подходы кеты, но и наращивание рыболовных мощностей за счет увеличения числа орудий лова, выставляемых на промысел. Так, только в Охотском районе в этот период на промысле работало до 160 неводов [Волобуев, Марченко, 2011];

— 1957–1967 гг. — период снижения запасов. Он был связан с чередой лет с неблагоприятными для воспроизводства условиями (суровые малоснежные зимы, обсыхание и промерзание нерестилищ), что было причиной закономерного появления ряда неурожайных поколений. Деградацию численности усугубил мощный пресс морского дрейферного промысла в сочетании с избыточным прибрежным ловом [Волобуев, Марченко, 2011]. Средний вылов за период составил 10,2 тыс. т, в том числе в Магаданской области — 1,9, в Хабаровском крае — 8,3 тыс. т;

— 1968–1977 гг. — период депрессии запасов. Численность подходов кеты не превышала 3,3 млн рыб. Средний вылов по региону составил 1,0 тыс. т, из них в Магаданской

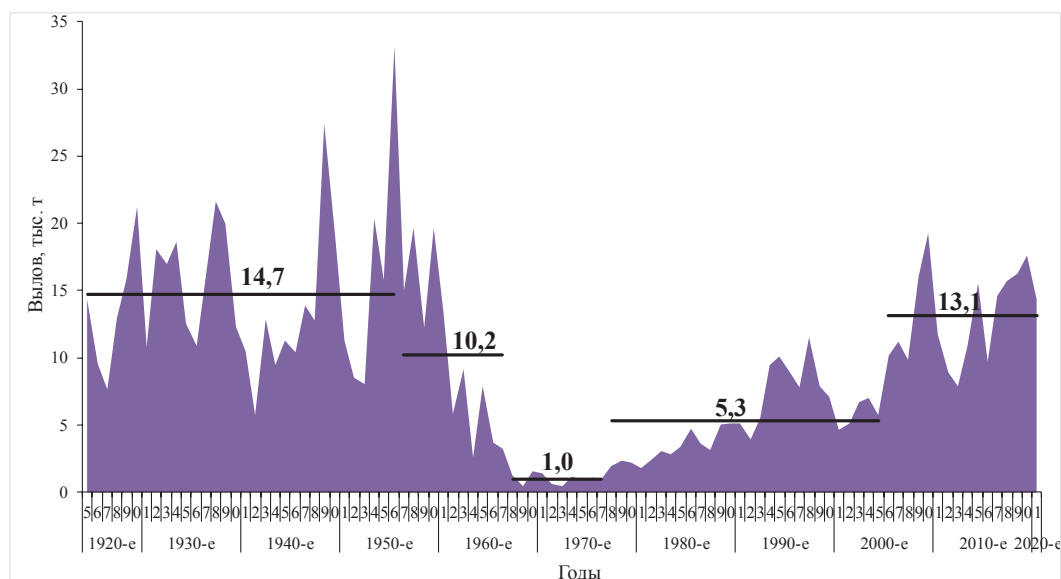


Рис. 2. Динамика вылова кеты на материковом побережье Охотского моря в 1925–2021 гг.

Fig. 2. Dynamics of the chum salmon commercial catch on the continental coast of the Okhotsk Sea in 1925–2021

области — 0,6, в Хабаровском крае — 0,4 тыс. т. Минимальный исторический объем вылова кеты был получен в 1969 г. — 423,4 т при численности подхода в 523,6 тыс. рыб;

— 1978–2005 гг. — период роста запасов. К рекам региона подходило до 7,3 млн производителей кеты. Средний вылов составил 5,3 тыс. т, из них в Магаданской области — 1,6, в Хабаровском крае — 3,7 тыс. т;

— 2006–2021 гг. — период высоких запасов. Численность производителей кеты варьировала от 5,8 до 14,4 млн рыб. Средний вылов составил 13,1 тыс. т, из них в Магаданской области — 2,0, в Хабаровском крае — 11,1 тыс. т.

Крупнейшей нерестовой рекой кеты в регионе является Охота́. Среднемноголетняя численность подходов кеты в нее составляет 1,4 млн рыб при максимуме 3,8 млн рыб. Субдоминантами по численности подходов являются реки Уда (1,0 млн рыб) и Тугур (0,7 млн рыб). Численность подходов кеты в реки Гижига, Наяхан, Яма, Тауй и Кухтуй находится в пределах 0,2–0,3 млн особей, в реки Вилига, Иня, Улья и Тором — от 0,1 до 0,2 млн рыб. В большинство рек побережья подходит до 0,1 млн производителей кеты (рис. 3, А).

Численность подходов кеты скоррелирована с протяженностью ее нерестовых рек, что является отражением площади нерестового фонда и разнообразия гидрологических условий, обеспечивающих эффективное воспроизводство вида. При этом в регионе неоднородность факторов среды, влияющих на численность кеты, прослеживается по формированию нескольких кривых регрессий, которые сохраняют общую закономерность — с увеличением длины реки возрастает численность подхода кеты (рис. 3, Б и 3, В).

Локальные стада (группы рек). Динамика численности поколений кеты имеет выраженную пространственную компоненту — на дендрограммах реки объединены по географическому принципу: гижигинская, ямская, тауйская и охотская группы. При этом р. Яма вошла в гижигинскую группу, что, по-видимому, обусловлено недостатком данных по численности подходов ямской кеты (рис. 4).

Отсутствие длительных рядов наблюдений за динамикой численности поколений кеты рек материкового побережья Пенжинской губы, а также рек, расположенных южнее охотской группы, не позволяет использовать методы многомерного статистичес-

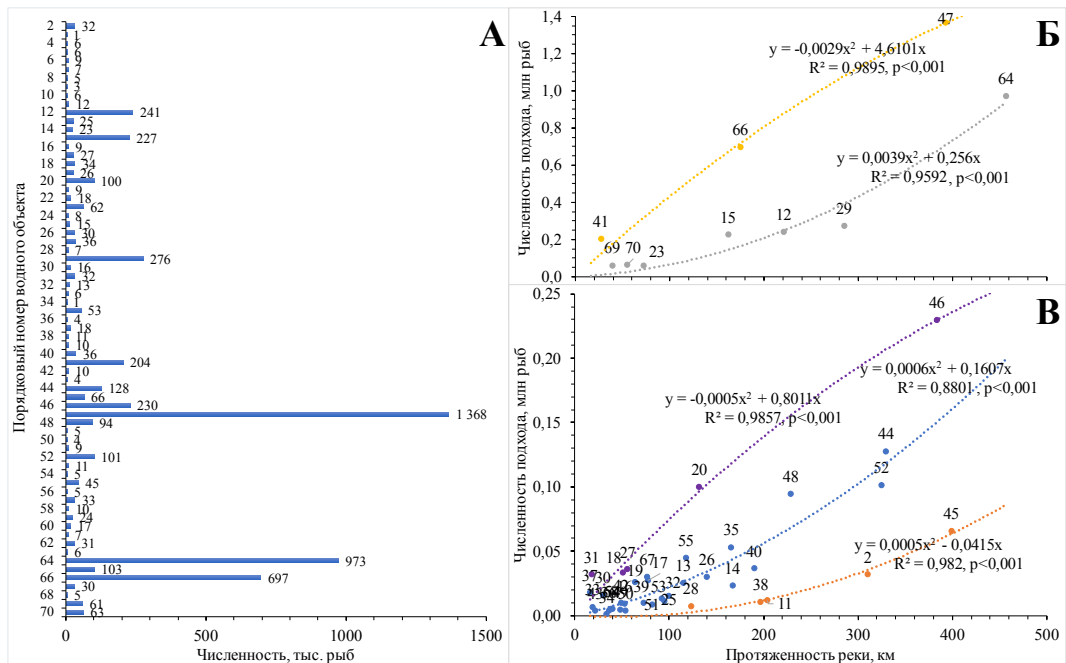


Рис. 3. Средняя численность подходов кеты материкового побережья Охотского моря (А) и ее зависимость от длины нерестовых рек (Б и В). Нумерация рек соответствует приведенной на рис. 1

Fig. 3. Mean abundance of the chum salmon runs on the continental coast of the Okhotsk Sea (A) and its dependence on length of the spawning rivers (Б and В). The rivers numbers as at Fig. 1

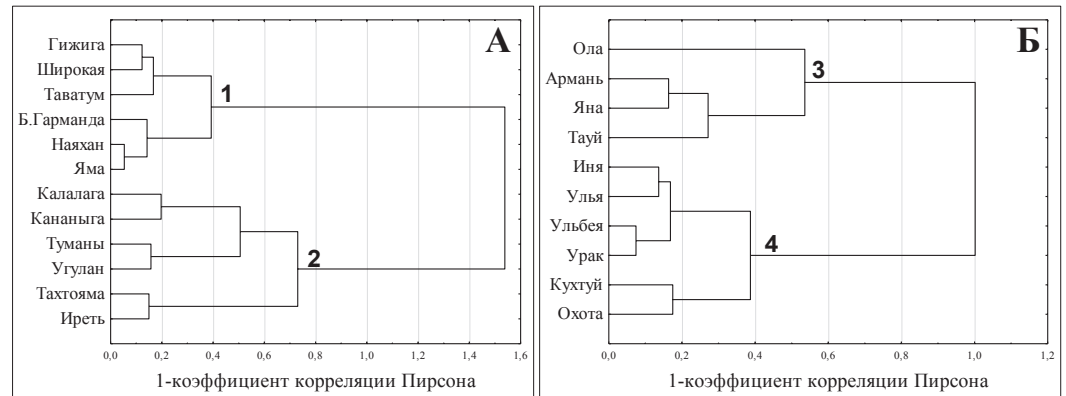


Рис. 4. Дендрограмма объединения рек материкового побережья Охотского моря по динамике численности поколений кеты 1966–2014 гг.: А — зал. Шелихова, Б — Охотское море. Группы рек: 1 — гижигинская, 2 — ямская, 3 — тауйская, 4 — охотская

Fig. 4. Tree diagram for the rivers on the continental coast of the Okhotsk Sea by dynamics of chum salmon year-classes in 1966–2014: А — in the Shelekhov Bay, Б — in the Okhotsk Sea. The groups named by the main rivers: 1 — Gizhiga, 2 — Yama, 3 — Taj, 4 — Okhota

кого анализа для определения границ локальных стад. По этой причине использованы литературные данные. Согласно им реки материкового побережья Пенжинской губы объединены в пенжинскую группу [Клоков, 1973; Волобуев, Марченко, 2011], а реки, расположенные южнее охотского стада, — в удскую (аяно-тугурскую) и улыбано-искинскую группы [Кульбачный, 2010] (рис. 5). Открытым остается вопрос о восточной границе пенжинского стада. Так, не исключено, что в его состав входит р. Таловка [Коваль и др., 2017], а также другие камчатские реки, впадающие в Пенжинскую губу.

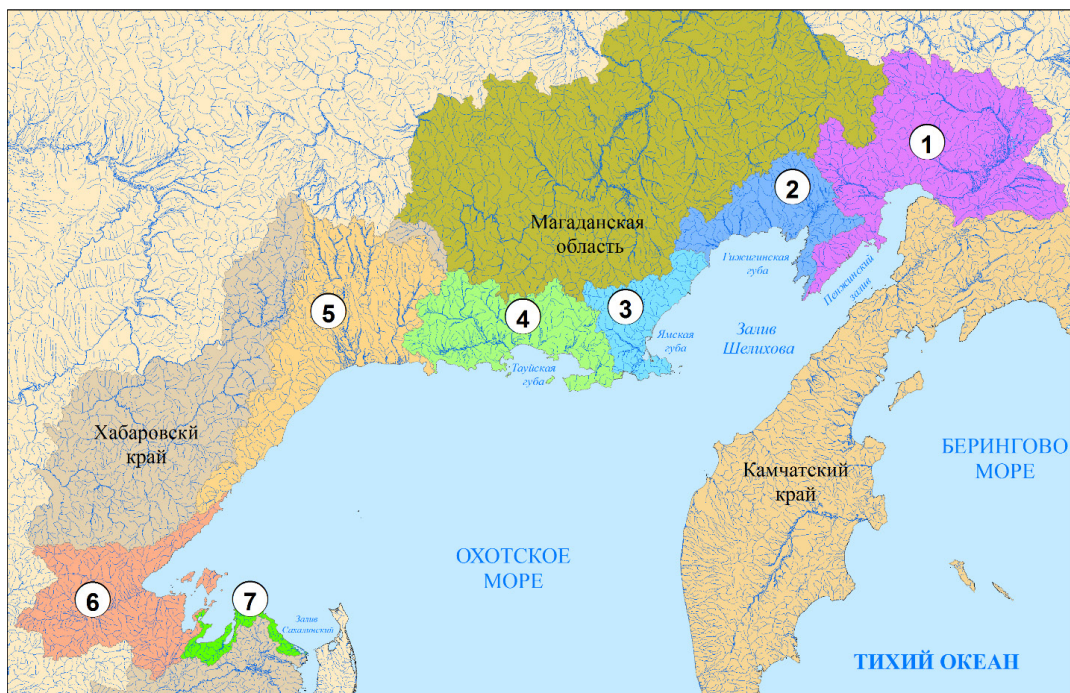


Рис. 5. Карта-схема локальных стад кеты материкового побережья Охотского моря. Группы рек: 1 — пенжинская, 2 — гижигинская, 3 — ямская, 4 — тауйская, 5 — охотская, 6 — удская (аяно-тугурская), 7 — ульбано-искинская

Fig. 5. Scheme of local populations of chum salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea: 1 — penzhinskaya, 2 — gizhiginskaya, 3 — yamskaya, 4 — taujskaya, 5 — okhotskaya, 6 — udsкая (ayano-tugurskaya), 7 — ulbano-iskinskaya

Сроки и динамика нерестовой миграции. На материковом побережье Охотского моря наиболее рано гонцы кеты появляются в р. Тауй — в начале мая. Жители пос. Балаганное, расположенного в приустьевой части реки, облавливают их, выставляя короткие сети в промоины во льду. К концу мая — началу июня производители кеты поднимаются на нерестилища, расположенные в озерно-речной системе Чукча, преодолевая свыше 180 км от устья р. Тауй.

В первой половине июня гонцы кеты проходят в реки Гижига и Ола, в конце июня — в реки Наяхан, Туманы, Яма, Армань, Яна, в начале июля — в реки охотской и удской групп, в середине июля — в реки ульбано-искинской группы. Наиболее поздно начинается ход кеты в реки пенжинской группы и в р. Кулькуты — конец июля — начало августа.

Сроки массовой миграции кеты, как правило, определяют на основе данных промысловой статистики. В конце июня — начале июля к промышленному рыболовству кеты приступают в реках тауйской группы (за исключением р. Кулькуты), в начале июля — в реках гижигинской и ямской групп, а в середине июля — в реках охотской и ульбано-искинской групп. В реках удской группы промысел начинают в конце июля. При этом в крупнейшей реке группы, давшей ей название, — в р. Уда — к промышленному лову приступают на декаду раньше. Наиболее поздно — в начале августа — начинают промысел в Пенжинской губе (табл. 1).

Промышленное рыболовство кеты в регионе завершают в середине-конце сентября (табл. 1), что связано с ухудшением гидрометеорологической обстановки в районах промысла. В то же время рыбы на стадии «серебрянка» продолжают заходить в р. Тауй до сентября включительно, а особи со слабо выраженным брачным нарядом в конце сентября — начале октября обычны на нерестилищах в нижнем течении р. Хурен

Динамика нерестового хода кеты материкового побережья Охотского моря по пятидневкам, %
Dynamics of the chum salmon spawning runs on the continental coast of the Okhotsk Sea, by 5-days, %

Таблица 1

Table 1

Водный объект, река	Месяц, пятидневка																	
	Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь			Ноябрь		
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV
<i>Пенжинская группа рек</i>																		
Пенжина	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,8	3,2	8,2	1,1	13,5	4,2	7,4	8,7	15,1
Парень	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10,9	14,7	18,6	15,4	12,1	8,9	9,4	10,0	–
<i>Гижиинская группа рек</i>																		
Гижига	Ед.	Ед.	0,4	1,8	9,2	12,7	12,7	11,9	10,5	11,5	15,4	13,6	3,7	2,3	1,7	4,0	1,3	–
Наяхан	–	–	1,1	0,5	1,6	2,4	4,1	11,3	14,0	13,1	18,7	11,5	12,1	5,8	1,3	1,7	0,8	–
<i>Ямская группа рек</i>																		
Туманы	–	–	0,2	3,4	1,9	7,5	8,5	11,0	10,4	7,7	6,8	10,5	13,9	8,5	5,3	4,4	–	–
Яма	–	–	–	0,1	3,4	4,1	6,4	15,7	12,7	18,9	19,1	7,9	3,6	4,9	1,9	1,2	0,1	–
<i>Тауйская группа рек</i>																		
Кулькuty	–	–	–	–	–	–	–	–	0,6	–	6,0	6,2	2,7	4,1	1,7	10,7	7,1	29,0
Ола	1,1	2,5	8,5	6,6	7,0	13,4	9,6	7,8	9,0	8,4	9,0	6,4	4,4	4,7	0,6	1,0	–	14,0
Армань	–	Ед.	0,9	2,2	5,7	6,9	8,5	7,8	21,1	5,1	7,6	3,7	4,8	8,8	9,1	7,8	–	–
Яна	–	Ед.	0,5	1,4	5,8	11,9	12,6	18,7	5,7	4,4	5,9	4,8	9,2	6,8	12,3	Ед.	–	–
Тауй	0,2	3,9	11,9	4,7	8,7	7,2	4,0	3,5	10,2	6,2	8,2	13,0	2,6	14,7	1,0	Ед.	Ед.	Ед.
<i>Охотская группа рек</i>																		
Иня	–	–	–	0,1	1,3	4,9	6,1	12,6	7,9	11,6	13,3	10,4	6,7	8,3	5,7	3,4	3,4	1,3
Ульбея	–	–	–	–	0,8	1,1	2,9	4,6	9,5	10,8	10,0	17,0	21,0	11,8	6,2	2,6	1,7	–
Охота	–	–	–	Ед.	0,1	0,8	2,1	4,1	5,9	9,8	20,2	18,8	16,7	12,9	5,8	1,4	1,2	0,2
Кухтуй	–	–	–	Ед.	0,3	1,8	2,9	6,2	5,8	11,6	21,4	16,1	16,0	10,6	5,0	1,4	0,8	0,1
Урак	–	–	–	Ед.	0,3	1,5	3,6	11,7	9,4	13,5	15,9	18,2	14,7	7,1	2,4	0,8	0,4	0,3
Чильчikan	–	–	–	–	–	–	–	11,3	6,4	10,3	5,5	Ед.	5,2	28,8	19,4	10,2	1,9	0,5
Толмог	–	–	–	–	Ед.	0,7	1,6	4,6	6,9	9,5	12,7	9,6	11,5	22,1	9,4	3,7	0,9	2,0
Американ	–	–	–	–	–	–	Ед.	7,0	12,4	0,6	17,7	5,2	20,4	18,3	9,4	5,9	2,1	1,0
Улья	–	–	–	–	–	–	–	3,9	4,2	12,1	3,3	10,9	10,7	18,1	12,1	23,2	1,5	–
Гырбы	–	–	–	–	–	–	–	1,6	Ед.	3,0	Ед.	38,6	Ед.	10,0	39,4	7,4	–	–
Аллома	–	–	–	–	1,1	1,1	9,4	15,3	17,4	8,4	11,9	12,2	9,4	5,1	7,4	1,3	–	–

Удская группа рек																				
Уда	—	—	0,1	0,1	3,7	6,2	15,3	10,7	14,1	11,7	7,9	5,2	12,7	3,3	3,2	2,8	1,7	0,8	0,5	—
Тором	—	—	—	—	—	1,7	1,1	10,0	9,7	3,0	10,0	13,7	6,7	15,3	9,9	0,9	5,3	2,8	9,9	—
Тугур	—	—	—	—	—	0,3	5,5	6,5	14,0	14,4	10,1	12,5	13,7	4,4	8,9	5,2	2,5	2,0	Ед.	—
Ульбано-искинская группа рек																				
Зал. Ульбанский	—	—	—	—	3,4	7,2	10,4	9,3	10,4	5,2	15,7	6,1	10,7	7,4	2,3	2,3	2,0	5,1	2,5	—
Коль	—	—	—	—	Ед.	0,2	0,1	1,2	0,8	2,4	7,9	16,6	18,4	16,0	13,5	6,3	7,0	9,6	—	—
Зал. Сахалинский	—	—	—	—	Ед.	0,1	Ед.	0,2	0,4	1,1	1,9	1,7	8,4	20,9	21,4	12,4	17,2	5,8	4,4	4,1

(левый приток р. Челомджа (р. Тауй)), которые расположены примерно в 130 км от устья р. Тауй. Нерестовая миграция тауйской кеты продолжается до декабря включительно. Также до декабря кета проходит в р. Коль (зал. Сахалинский). В конце нерестовой миграции она занимает нерестилища, расположенные в лимнокренах в нижней части водотока, в районе старого пос. Коль-Никольский.

В регионе наиболее поздние сроки массовой нерестовой миграции характерны для кеты р. Кулькуты, созданной искусственно в ходе выполнения научно-исследовательских работ МагаданНИРО по воспроизводству кеты. Посадочный материал был собран в октябре с нерестилищ, расположенных в р. Яма. Иными словами, в р. Кулькуты культивируется ямская кета, которая в родном водотоке не прослеживается в динамике нерестового хода из-за раннего прекращения промысла (табл. 1).

Рассмотрим биологические показатели кеты.

Возрастной состав. Нерестовые подходы кеты в реки побережья состоят из рыб в возрасте 1+–6+ лет. В подходах доминируют четырех- (3+) и пятилетние (4+) особи. В сумме они формируют 78,07–97,20 % подходов. Доля рыб в возрасте 2+, 5+ и 6+ лет варьирует соответственно от 0,34 до 21,93, от 0,26 до 14,77 и от 0,03 до 0,91 %. Единственный случай поимки кеты в возрасте 1+ был зарегистрирован 15 августа 1998 г. на р. Армань. Это был самец с длиной тела 45 см и массой 1,03 кг (табл. 2).

Длина и масса тела. Плодовитость. Средние показатели длины и массы тела, а также плодовитости кеты материкового побережья Охотского моря равны соответственно 64,0 (41,0–86,0) см, 3,52 (0,85–10,00) кг и 2629 (278–14045) икр. Самцы крупнее самок. Соотношение полов в подходах, как правило, близко 1 : 1. Преобладание в биологических анализах самцов или самок наблюдается в случаях, когда исследования охватывают не весь период нерестовой миграции кеты (табл. 3).

Наибольшими средними показателями длины и плодовитости характеризуется кета ямской группы рек, а максимальной средней массой тела — кета охотской группы рек. Наименьшие значения средней длины тела характерны для кеты удского стада, средней массы тела — для удского и ульбано-искинского стада, средней плодовитости — для тауйского стада (табл. 3).

Географическая изменчивость линейно-весовых показателей и плодовитости кеты, также как и численность ее подходов, связана с протяженностью нерестовых рек (рис. 6). По сути, эта изменчивость отражает условия воспроизводства кеты. Так, в небольших по протяженности реках основу нерестового фонда составляют мелководные нерестилища, на которых отбор смещен в сторону небольших по размерам рыб. По мере увеличения длины водотоков в нерестовом фонде кеты возрастает доля глубоких нерестилищ и отбор смещается в сторону крупных особей [Кирпичников, 1979; Коновалов, Шевляков, 1980]. В этом случае у кеты рек Авекова и Уда

Таблица 2

Возрастной состав кеты материкового побережья Охотского моря, %

Table 2

Age composition of chum salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea, %

Река	Возраст, лет						N, экз.
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
Гижигинская группа							
Авекова	—	0,72	42,46	48,41	8,41	—	690
Гижига	—	2,49	42,42	52,04	3,02	0,03	6917
Вархалам	—	4,28	29,63	60,94	5,15	—	1495
Бухта Гарманда	—	1,21	37,62	52,16	9,01	—	1409
Наяхан	—	1,98	42,73	48,12	7,09	0,08	13281
Вилига	—	0,34	51,44	43,07	5,07	0,08	1184
Среднее по группе	—	2,10	41,98	49,97	5,90	0,05	24976
Ямская группа							
Туманы	—	3,96	39,84	49,38	6,79	0,03	7422
Яма	—	7,93	37,32	46,31	8,24	0,20	14264
Среднее по группе	—	6,57	38,19	47,36	7,75	0,14	21686
Тауйская группа							
Кулькuty	—	21,93	78,07	—	—	—	693
Ола	—	1,27	30,40	59,10	8,32	0,91	8502
Армань	0,030	0,89	31,15	58,94	8,66	0,33	3027
Яна	—	0,45	28,82	55,79	14,77	0,17	4632
Тауй	—	2,23	41,25	49,24	7,09	0,19	38752
Мотыклейка	—	0,45	53,67	40,31	5,57	—	509
Быструха	—	5,66	54,71	32,08	7,55	—	53
Среднее по группе	0,002	2,10	38,59	51,08	7,93	0,30	56168
Охотская группа							
Иня	—	3,19	50,47	36,94	9,35	0,05	2193
Кухтуй	—	3,89	49,14	43,22	3,71	0,04	32259
Охота	—	3,07	42,53	47,83	6,54	0,03	7793
Улья	—	0,35	40,42	56,78	2,45	—	856
Алдома	—	5,51	55,1	37,42	1,89	0,08	1216
Среднее по группе	—	3,68	48,03	43,83	4,42	0,04	44317
Удская группа							
Уда	—	4,36	87,64	8,00	—	—	275
Тугур	—	7,58	78,62	13,54	0,26	—	3428
Среднее по группе	—	7,35	79,29	13,12	0,24	—	3703
Ульбано-искинская группа							
Коль	—	7,54	67,08	23,94	1,44	—	2427
Иска	—	4,27	78,47	16,55	0,71	—	562
Среднее по группе	—	6,93	69,22	22,55	1,30	—	2989
По побережью	0,001	3,41	43,38	46,81	6,25	0,15	153839

отклонение от общей зависимости размеров от протяженности водотоков, вероятно, объясняется воспроизводством на мелководных нерестовых акваториях.

Вместе с тем в регионе на фоне увеличения длины нерестовых рек снижается относительная плодовитость кеты (рис. 6, Б). Рост соматической составляющей, по-видимому, связан как с необходимостью преодоления рыбами значительных расстояний от устьев до нерестилищ в условиях выраженного течения в реках, что требует повышенных энергетических затрат [Kinnison et al., 2001; Crossin et al., 2004], так и с нерестовым поведением, когда крупные размеры производителей важны для захвата и охраны нерестового участка.

Таблица 3

Биологическая характеристика кеты материкового побережья Охотского моря

Table 3

Biological characteristics of chum salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Гижигинская группа рек									
Авекова	64,8 ± 0,2 54,0–76,5	61,6 ± 0,2 54,5–75,0	63,0 ± 0,2 54,0–76,5	3,02 ± 0,04 1,88–6,00	2,60 ± 0,02 1,73–4,35	2,79 ± 0,02 1,73–6,00	2362 ± 23 710–3967	56,2	690
Гижига	66,4 ± 0,1 45,0–85,0	63,7 ± 0,1 44,5–79,0	64,9 ± 0,1 44,5–85,0	3,85 ± 0,01 1,33–8,27	3,29 ± 0,01 1,18–5,94	3,55 ± 0,01 1,18–8,27	2681 ± 7 605–5379	53,6	14178
Вархалам	66,0 ± 0,2 51,0–81,0	62,9 ± 0,1 53,0–76,5	64,5 ± 0,1 51,0–81,0	3,46 ± 0,02 1,32–7,27	3,00 ± 0,02 1,70–5,49	3,23 ± 0,02 1,32–7,27	2478 ± 15 1080–3705	50,4	1500
Бухта Гарманда	64,7 ± 0,1 49,5–78,0	62,2 ± 0,1 51,5–75,0	63,4 ± 0,1 49,5–78,0	3,69 ± 0,02 1,45–7,28	3,22 ± 0,02 1,72–5,72	3,44 ± 0,02 1,45–7,28	2813 ± 18 672–8820	53,6	2312
Наяхан	65,0 ± 0,1 46,0–86,0	62,6 ± 0,1 51,0–76,7	63,8 ± 0,1 46,0–86,0	3,60 ± 0,01 1,21–8,38	3,16 ± 0,01 1,32–6,08	3,38 ± 0,01 1,21–8,38	2656 ± 8 506–8480	51,3	16394
Вилига	65,6 ± 0,1 45,0–84,0	64,1 ± 0,1 41,0–82,0	64,8 ± 0,1 41,0–84,0	3,79 ± 0,01 0,85–8,20	3,42 ± 0,01 1,60–6,45	3,60 ± 0,01 0,85–8,20	2594 ± 10 1425–4160	49,3	5233
Среднее	65,6 ± 0,1 45,0–86,0	63,2 ± 0,1 41,0–82,0	64,3 ± 0,1 41,0–86,0	3,70 ± 0,01 0,85–8,38	3,23 ± 0,01 1,18–6,45	3,45 ± 0,01 0,85–8,38	2656 ± 1 506–8820	52,0	40307
Ямская группа рек									
Туманы	64,9 ± 0,1 42,0–82,0	62,6 ± 0,1 47,0–76,0	63,8 ± 0,1 42,0–82,0	3,31 ± 0,01 0,92–7,06	2,94 ± 0,01 1,22–6,23	3,13 ± 0,01 0,92–7,06	2994 ± 18 666–14045	47,2	8824
Яма	67,1 ± 0,1 50,0–83,0	63,8 ± 0,1 44,5–79,5	65,5 ± 0,1 44,5–83,0	3,93 ± 0,01 1,51–10,00	3,31 ± 0,01 1,41–6,34	3,63 ± 0,01 1,41–10,00	2623 ± 8 308–9555	48,0	17256
Среднее	66,3 ± 0,1 42,0–83,0	63,4 ± 0,1 44,5–79,5	64,9 ± 0,1 42,0–83,0	3,71 ± 0,01 0,92–10,00	3,18 ± 0,01 1,22–6,34	3,46 ± 0,01 0,92–10,00	2736 ± 1 308–14045	47,7	26080
Тауйская группа рек									
Кулькuty	64,9 ± 0,2 57,0–78,0	60,8 ± 0,1 53,0–70,0	62,8 ± 0,1 53,0–78,0	3,21 ± 0,03 2,05–5,29	2,70 ± 0,03 1,80–3,92	2,97 ± 0,03 1,80–5,29	2591 ± 24 1520–4154	52,5	699
Ола	65,7 ± 0,1 45,0–83,0	62,2 ± 0,1 48,5–76,0	63,8 ± 0,1 45,0–83,0	3,56 ± 0,01 1,20–7,16	2,96 ± 0,01 1,34–7,10	3,24 ± 0,01 1,20–7,16	2515 ± 8 428–9161	53,9	12127
Армань	65,9 ± 0,1 45,0–80,0	62,2 ± 0,1 50,0–73,0	64,1 ± 0,1 45,0–80,0	3,81 ± 0,01 1,03–6,94	3,07 ± 0,01 1,54–5,27	3,46 ± 0,01 1,03–6,94	2508 ± 12 828–5328	47,6	3702
Яна	67,0 ± 0,1 49,0–82,0	63,4 ± 0,1 49,0–76,0	65,1 ± 0,1 49,0–82,0	3,94 ± 0,01 1,13–7,44	3,22 ± 0,01 1,38–5,70	3,57 ± 0,01 1,13–7,44	2705 ± 9 300–6526	52,1	8047
Тауй	65,6 ± 0,1 47,2–82,0	62,1 ± 0,1 47,0–78,0	63,7 ± 0,1 47,0–82,0	3,90 ± 0,01 1,20–8,25	3,18 ± 0,01 1,09–6,72	3,52 ± 0,01 1,09–8,25	2492 ± 4 278–8611	53,3	39392
Моты-клеика	64,1 ± 0,3 54,0–78,0	60,7 ± 0,2 52,0–71,0	62,2 ± 0,2 52,0–78,0	3,13 ± 0,03 2,07–5,46	2,68 ± 0,03 1,52–4,06	2,87 ± 0,03 1,52–5,46	2472 ± 14 1974–2832	56,6	509
Быструха	64,0 ± 0,4 43,0–80,0	59,8 ± 0,3 52,0–71,0	61,9 ± 0,3 43,0–80,0	2,97 ± 0,04 0,87–7,10	2,45 ± 0,04 1,64–3,83	2,71 ± 0,04 0,87–7,10	2870 ± 54 1170–5197	50,3	302
Среднее	65,8 ± 0,1 43,0–83,0	62,2 ± 0,1 47,0–78,0	63,9 ± 0,1 43,0–83,0	3,82 ± 0,01 0,87–8,25	3,13 ± 0,01 1,09–7,10	3,45 ± 0,01 0,87–8,25	2529 ± 1 278–9161	52,9	64778
Охотская группа рек									
Иня	64,6 ± 0,1 46,0–78,0	61,2 ± 0,1 49,0–78,0	63,1 ± 0,1 46,0–78,0	4,05 ± 0,02 1,26–7,72	3,32 ± 0,02 1,58–6,14	3,72 ± 0,02 1,26–7,72	2542 ± 16 1008–5249	45,1	2598
Кухтуй	65,2 ± 0,0 45,0–81,0	62,3 ± 0,0 48,2–77,0	63,8 ± 0,0 45,0–81,0	4,07 ± 0,00 1,37–8,70	3,40 ± 0,00 1,36–7,17	3,73 ± 0,00 1,36–8,70	2673 ± 4 816–10012	50,9	35263
Охота	65,1 ± 0,1 47,5–84,0	62,0 ± 0,1 47,5–78,0	63,6 ± 0,0 47,5–84,0	4,05 ± 0,01 1,39–8,00	3,37 ± 0,01 1,46–5,92	3,72 ± 0,01 1,39–8,00	2618 ± 7 784–4394	48,6	8074
Улья	66,3 ± 0,2 48,9–78,9	62,7 ± 0,1 53,0–74,5	64,5 ± 0,1 48,9–78,9	3,92 ± 0,02 1,40–6,30	3,19 ± 0,02 1,83–6,25	3,55 ± 0,02 1,40–6,30	2583 ± 20 759–4099	50,8	1464
Алдома	66,2 ± 0,2 52,0–79,5	62,6 ± 0,1 50,5–74,0	64,6 ± 0,1 50,5–79,5	4,11 ± 0,02 1,81–7,02	3,36 ± 0,03 1,80–5,66	3,76 ± 0,02 1,80–7,02	2822 ± 23 892–5270	45,9	1227
Среднее	65,2 ± 0,1 45,0–84,0	62,2 ± 0,1 47,5–78,0	63,7 ± 0,1 45,0–84,0	4,06 ± 0,01 1,26–8,70	3,39 ± 0,01 1,36–7,17	3,72 ± 0,01 1,26–8,70	2657 ± 1 759–10012	50,0	48626

Окончание табл. 3
Table 3 finished

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Удская группа рек									
Уда	63,8 ± 0,4 54,5–73,5	59,8 ± 0,3 51,5–68,5	61,9 ± 0,3 51,5–73,5	3,08 ± 0,04 1,77–5,03	2,48 ± 0,05 1,44–3,97	2,80 ± 0,04 1,44–5,03	2566 ± 44 1084–3920	46,2	275
Тугур	64,2 ± 0,1 45,0–80,0	60,6 ± 0,1 48,0–73,0	62,5 ± 0,1 45,0–80,0	3,73 ± 0,01 1,17–7,50	3,06 ± 0,02 1,20–5,98	3,41 ± 0,01 1,17–7,50	2811 ± 17 432–5723	47,9	4789
Среднее	64,2 ± 0,1 45,0–80,0	60,6 ± 0,1 48,0–73,0	62,5 ± 0,1 45,0–80,0	3,70 ± 0,01 1,17–7,50	3,03 ± 0,01 1,20–5,98	3,38 ± 0,01 1,17–7,50	2796 ± 1 432–5723	47,8	5064
Ульбано-искинская группа рек									
Коль	64,8 ± 0,1 45,0–85,0	62,1 ± 0,1 51,0–73,0	63,7 ± 0,1 45,0–85,0	3,51 ± 0,02 1,00–7,26	3,03 ± 0,02 1,44–5,14	3,30 ± 0,02 1,00–7,26	2833 ± 18 844–5564	42,9	2597
Иска	64,0 ± 0,3 50,0–76,0	60,5 ± 0,2 51,0–69,0	62,3 ± 0,2 50,0–76,0	3,41 ± 0,03 1,48–6,55	2,80 ± 0,03 1,59–4,50	3,11 ± 0,03 1,48–6,55	2538 ± 34 1002–3851	48,9	585
Среднее	64,6 ± 0,1 45,0–85,0	61,6 ± 0,1 51,0–73,0	63,3 ± 0,1 45,0–85,0	3,48 ± 0,01 1,00–7,26	2,96 ± 0,00 1,44–5,14	3,25 ± 0,00 1,00–7,26	2629 ± 0 278–14045	44,4	3182
Материковое побережье Охотского моря									
Среднее	65,6 ± 0,1 42,0–86,0	62,5 ± 0,1 41,0–82,0	64,0 ± 0,1 41,0–86,0	3,83 ± 0,01 0,85–10,00	3,22 ± 0,01 1,09–7,17	3,52 ± 0,01 0,85–10,00	2629 ± 1 278–14045	51,0	188034

Примечание. Над чертой — арифметическая средняя ± ошибка арифметической средней; под чертой — пределы варьирования признака.

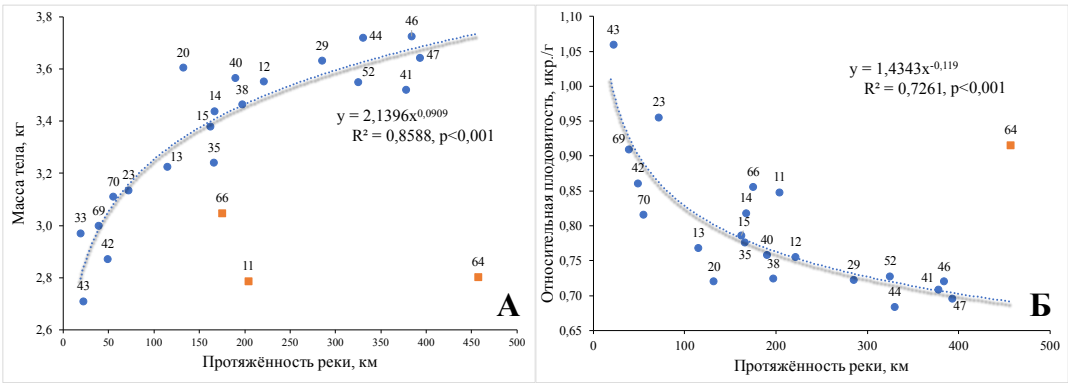


Рис. 6. Зависимость относительной массы тела (А) и относительной плодовитости (Б) кеты материкового побережья Охотского моря от протяженности нерестовых рек. Нумерация рек соответствует приведенной на рис. 1

Fig. 6. Dependence of the chum salmon relative body weight (А) and relative fecundity (Б) on length of the spawning rivers on the continental coast of the Okhotsk Sea. The rivers numbers as at Fig. 1

Темпоральная структура. Биологические показатели кеты на протяжении нерестового хода подвержены существенным изменениям. По переломам в их динамике отслеживают проход на нерест разных сезонных групп [Бирман, 1964, 1977; Волобуев, 1983; Николаева, Овчинников, 1988].

По современным представлениям [Волобуев, 1983; Волобуев и др., 2005; Кульбачный, 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Кульбачный, Иванов, 2011], темпоральная структура кеты материкового побережья Охотского моря представлена ранней и поздней формами.

Обобщение многолетних материалов по динамике соотношения полов кеты (рис. 7) и ее морфометрических характеристик (рис. 8) подтверждает ранее опубликованные данные [Волобуев, 1983; Волобуев и др., 2005; Волобуев, Марченко, 2011] о том, что в

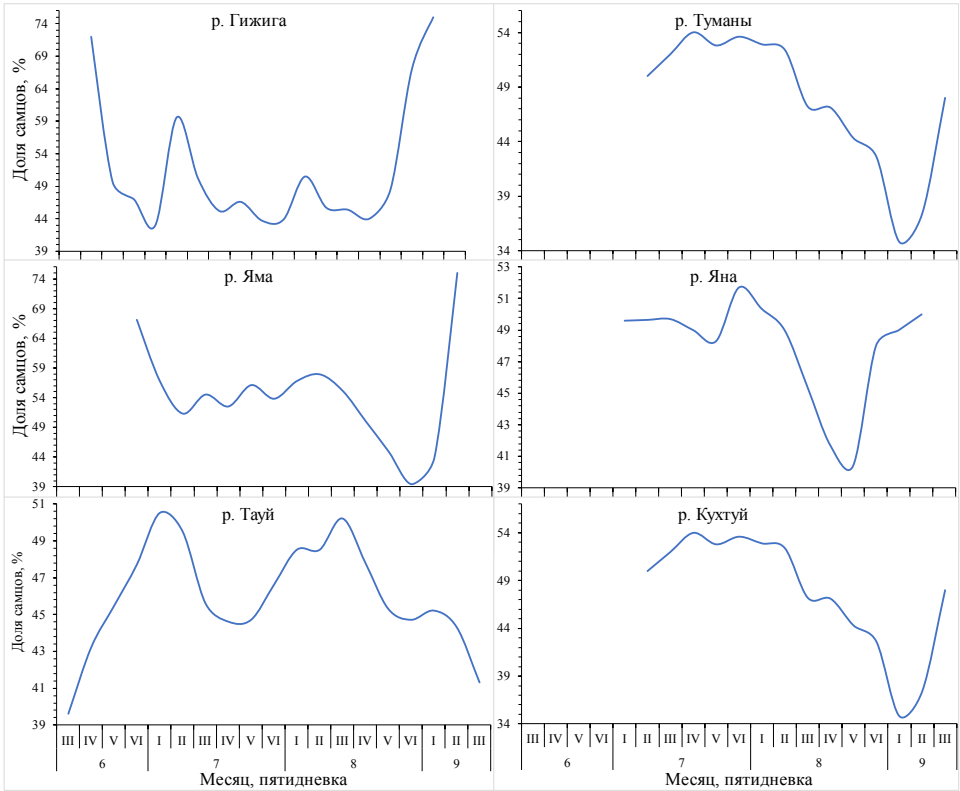


Рис. 7. Динамика доли самцов кеты на протяжении нерестовой миграции
Fig. 7. Dynamics of the portion of chum salmon males during their spawning migration

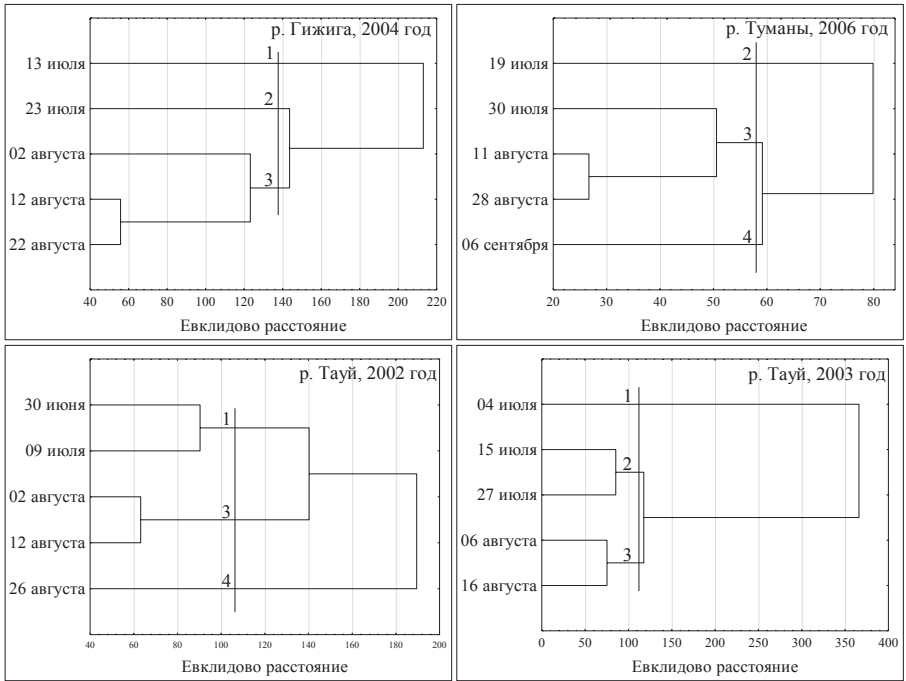


Рис. 8. Дендрограммы сходства морфометрических выборок кеты: 1 — ранняя группировка летней расы, 2 — поздняя группировка летней расы, 3 — ранняя группировка осенней расы, 4 — поздняя группировка осенней расы

Fig. 8. Tree diagrams of similarity for morphometric samples of chum salmon: 1 — early summer form, 2 — late summer form, 3 — early autumn form, 4 — late autumn form

северной части материкового побережья Охотского моря смена ранней и поздней форм происходит в конце июля — начале августа. В период воспроизводства эти темпоральные группировки кеты занимают разные биотопы: ранняя нерестится на акваториях с подрусловым потоком, поздняя — на участках с выходами ключей, т.е. первая является аналогом летней расы амурской кеты, вторая — осенней [Берг, 1932].

Вместе с тем в начале июля и в конце августа на кривой, отражающей динамику соотношения полов, присутствуют дополнительные переломы (см. рис. 7), а морфометрические выборки, собранные в конце июня — начале июля и в конце августа — начале сентября, на дендрограммах сходства формируют самостоятельные дендриты (рис. 8), что позволяет говорить о наличии у летней и осенней рас ранних и поздних подходов (форм).

Специфической характеристикой, на которую обратили внимание К.В. Кузищин и М.А. Груздева [2015] при описании сезонных форм кеты западной Камчатки, является цвет икры, который усиливается у последовательно проходящих на нерест темпоральных форм. Интенсивность окраски икры зависит от содержания в ней каротиноидного пигмента — астаксантина. Он обеспечивает резистентность развивающейся икры и личинок к продуктам метаболизма, концентрация которых возрастает по мере уменьшения скорости водообмена в нерестовых гнездах из-за снижения расхода воды в реках [Яржомбек, 1966, 1970].

В реках Гижига и Тайу у летней ранней и летней поздней кеты (ЛРК и ЛПК) икра окрашена в светло-оранжевый и желто-оранжевый цвета, а у осенней ранней и осенней поздней кеты (ОРК и ОПК) — в оранжевый и насыщенно оранжевый. ЛРК строит нерестовые бугры на стрежне реки на участках со скоростью течения 1,2–1,6 м/с, что обеспечивает максимальную проточность гнезд. ЛПК и ОРК для нереста занимают участки на периферии стрежневого потока реки, где скорость речного потока варьирует соответственно от 0,7 до 1,3 и от 0,3 до 0,8 м/с. На нерестовых акваториях ОПК скорость течения не превышает 0,3–0,4 м/с. Характерно, что снижение проточности нерестовых участков сопровождается ростом их минимальной зимней температуры воды. Так, в холодный период года температура воды в нерестовых буграх ЛРК снижается до 0,1–0,3 °С, у ЛПК — до 0,5–1,1 °С, у ОРК — до 1,7–2,4 °С, а у ОПК не опускается ниже 4,0 °С. Исходя из того, что от температуры воды зависит скорость эмбриогенеза и развития личинок, различия в термическом режиме нерестовых акваторий темпоральных форм кеты позволяют синхронизировать формирование физиологически зрелой молоди кеты для ската из рек в море к периоду высокой плотности кормового зоопланктона в морском прибрежье фенологической весной. В таком случае, различия в содержании астаксантина представляют собой адаптацию, направленную на расширение эксплуатации нерестовых акваторий кетой за счет снижения лимитирующего влияния сезонного хода температуры воды на эмбриогенез и развитие личинок кеты. Дифференциация сроков анадромной миграции и разобщенность мест нереста, а также адаптированность ЛРК, ЛПК, ОРК и ОПК к локальным условиям воспроизводства позволяют рассматривать эти темпоральные группировки как экотипы [Иванков, 1991].

В южной части материкового побережья Охотского моря (например, в реках Тугур и Иска) смена летней и осенней рас происходит на месяц позже, чем на севере региона. Эта особенность объясняется тем, что оптимальные термические условия для эффективного воспроизводства на нерестилищах летней кеты в реках юга побережья формируются позже, чем в реках северного побережья, и связаны с остыванием вод после летнего максимума. Вместе с тем в холодный период года температурный режим на нерестилищах экотипов кеты в реках южной части региона соответствует описанному выше для рек северной части побережья. Так, в р. Тугур на нерестилищах, последовательно заполняемых рыбами разных сезонных форм, в зимний период вода остывает соответственно до 0,1–0,4 °С, 0,6–1,2 и 1,0–2,0 °С [Кульбачный, Иванков,

2011], а в р. Коль на нерестилищах, которые кета занимает в ноябре — декабре, температура воды не снижается ниже 4 °С.

В изменчивости линейно-весовых показателей экотипов кеты материкового побережья Охотского моря нет единой закономерности. Например, в реках Гижига и Яма наиболее крупными является ЛПК и ОРК, в р. Туманы — ЛПК, в реках Яна и Тауй — ОРК, в р. Кухтуй — ЛРК. По обобщенным данным, летняя и осенняя расы кеты материкового побережья Охотского моря практически не различаются средней длиной тела, но осенняя раса характеризуется большей средней массой тела (табл. 4).

Таблица 4

Биологическая характеристика темпоральных группировок кеты материкового побережья Охотского моря

Table 4

Biological characteristics of the chum salmon temporal groups on the continental coast of the Okhotsk Sea

Река	Эко-тип/ раса	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Возрастной состав, %					Сред- ний возраст, лет	N, экз.
		Сам- цы	Сам- ки	Оба пола	Сам- цы	Сам- ки	Оба пола		2+	3+	4+	5+	6+		
Гижига	ЛРК	66,0	62,5	64,1	3,75	3,18	3,49	2529	—	7,6	85,4	6,7	0,3	4,04	341
	ЛПК	67,0	64,3	65,6	3,87	3,32	3,59	2731	0,2	30,6	65,3	3,9	—	3,80	2251
	ОРК	66,2	63,5	64,7	3,85	3,29	3,54	2672	2,8	50,4	44,3	2,4	0,1	3,57	3860
	ОПК	64,8	63,0	63,9	3,70	3,25	3,46	2625	12,5	59,1	26,9	1,5	—	3,31	465
Туманы	ЛПК	66,3	63,8	65,3	3,52	3,14	3,37	2998	1,2	17,4	64,4	16,9	0,1	4,07	2522
	ОРК	64,4	62,2	63,3	3,24	2,89	3,07	3057	3,4	51,0	43,9	1,7	—	3,54	4450
	ОПК	59,1	60,5	59,8	2,38	2,54	2,46	2365	25,1	55,4	19,3	0,2	—	3,10	450
Яма	ЛРК	67,0	63,5	65,5	3,72	3,11	3,46	2039	0,2	5,1	70,3	23,7	0,7	4,26	586
	ЛПК	67,9	64,4	66,3	4,01	3,37	3,71	2605	9,1	16,9	59,4	14,3	0,3	3,97	4457
	ОРК	67,2	64,0	65,7	3,98	3,37	3,70	2700	5,4	45,9	43,1	5,4	0,2	3,63	7172
	ОПК	64,6	62,1	63,2	3,50	3,05	3,24	2576	16,5	61,2	21,6	0,7	—	3,20	2049
Яна	ЛРК	66,2	63,7	65,0	3,70	3,15	3,44	2659	—	3,2	75,0	21,4	0,4	4,24	252
	ЛПК	66,4	63,0	64,7	3,83	3,16	3,49	2660	0,0	20,4	61,1	18,2	0,3	4,08	2123
	ОРК	67,8	63,6	65,5	4,10	3,31	3,68	2719	0,9	41,7	46,9	10,5	—	3,79	1795
Тауй	ЛРК	64,1	60,3	62,1	3,38	2,72	3,04	2414	0,4	23,7	62,8	12,4	0,7	3,99	4355
	ЛПК	64,8	60,9	62,7	3,64	2,89	3,23	2436	0,7	31,9	57,6	9,5	0,3	3,87	9724
	ОРК	66,4	62,9	64,6	4,15	3,40	3,76	2553	1,5	46,6	47,7	4,1	0,1	3,65	15723
	ОПК	65,6	62,6	63,9	3,94	3,31	3,59	2531	6,8	55,3	36,3	1,6	—	3,44	7799
Кух- туй	ЛРК	65,8	63,7	64,8	4,34	3,72	4,03	—	—	2,0	69,0	29,0	—	4,33	100
	ЛПК	65,1	62,4	63,8	4,07	3,41	3,76	2667	0,9	31,3	58,7	9,0	0,1	3,86	8221
	ОРК	65,4	62,6	64,0	4,11	3,46	3,78	2706	3,0	54,1	40,9	1,9	0,1	3,52	18688
	ОПК	63,8	61,0	62,1	3,68	3,14	3,36	2594	17,1	64,5	18,2	0,2	—	3,14	3453
Тугур	ЛК	63,0	59,9	61,6	3,15	2,68	2,94	2587	6,8	81,4	11,4	0,4	—	3,05	1584
	ОК	63,1	59,4	61,3	3,57	3,08	3,33	2644	14,4	78,3	7,3	—	—	2,93	700
Коль	ЛК	63,3	60,8	62,3	3,05	2,64	2,88	2618	6,9	74,0	18,6	0,5	—	3,13	921
	ОК	64,6	61,5	63,2	3,41	2,92	3,20	2865	8,4	74,2	17,4	—	—	3,09	511
Иска	ЛК	65,3	58,0	59,8	3,44	2,27	2,56	2130	6,3	68,7	25,0	—	—	3,19	16
	ОК	63,9	60,6	62,4	3,41	2,82	3,12	2570	4,2	78,8	16,3	0,7	—	3,14	545
Общее	ЛК	65,6	62,3	64,0	3,75	3,11	3,44	2574	2,1	29,6	57,4	10,7	0,2	3,77	37453
	ОК	65,8	62,7	64,2	3,94	3,31	3,61	2672	4,8	52,1	40,2	2,9	—	3,41	68122

Изменчивость линейно-весовых показателей темпоральных группировок кеты, по-видимому, отражает как варьирование условий воспроизводства, к которым относится глубина нерестилищ [Кирпичников, 1979; Коновалов, Шевляков, 1980], так и нерестовое поведение, направленное на выбор крупных партнеров [Чебанов, 1986; Foote, Larkin, 1988; Fleming, Gross, 1994].

Плодовитость самок кеты тесно скоррелирована с длиной и массой тела, а функциональные связи «длина–плодовитость» и «масса–плодовитость» хорошо описывают степенные уравнения

$$y = 21,871x^{1,1757}, R^2 = 0,7867, p < 0,001 \text{ и}$$

$$y = 107,62x^{0,3952}, R^2 = 0,7949, p < 0,001.$$

У сезонных группировок кеты материкового побережья Охотского моря, последовательно проходящих на нерест, снижается средний возраст полового созревания (табл. 4), что, по-видимому, обусловлено двумя причинами. Во-первых, более продолжительным периодом нагула рыб, позже приходящих на нерест, а во-вторых, более высоким уровнем накопления ими астаксантина. В частности, экспериментальными работами [Christiansen et al., 1995; Nakano, Wiegertjes, 2020] показано, что с пигментом связано ускорение темпа роста лососей.

Межгодовая изменчивость биологических показателей. С середины 1950-х до конца 1970-х гг. средняя масса кеты материкового побережья Охотского моря увеличивалась, а с 1980-х по 2010-е гг. — снижалась. Синхронно, но в противофазе изменялся средний возраст полового созревания рыб (рис. 9). Данные изменения, вероятно, являются отражением динамики соотношения в подходах кеты летней и осенней рас. Так, со второй половины 1950-х по конец 1970-х гг. причиной роста средней массы тела и снижения среднего возраста полового созревания кеты было уменьшение в подходах доли летней расы кеты. В то же время рост ее доли в подходах с 1980-х по 2010-е гг. сопровождался снижением средней массы и увеличением среднего возраста полового созревания кеты (рис. 9).

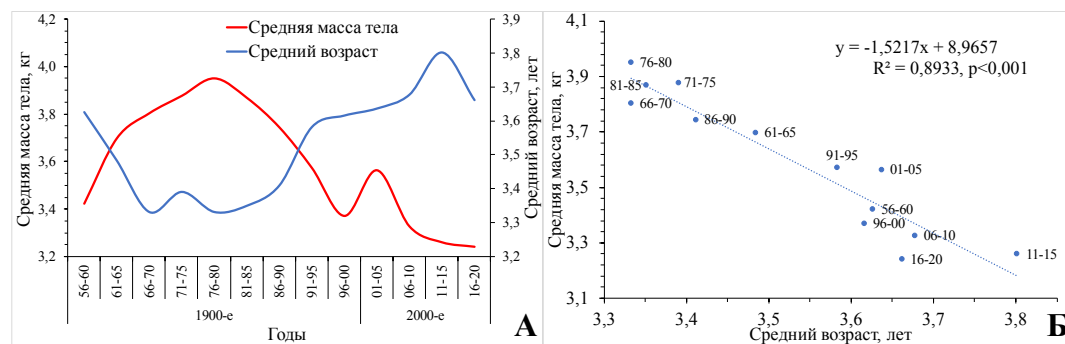


Рис. 9. Динамика (А) и корреляционная связь (Б) средней массы тела и среднего возраста кеты материкового побережья Охотского моря (данные осреднены по пятилетиям)

Fig. 9. Dynamics of mean body weight and average age of the chum salmon spawners on the continental coast of the Okhotsk Sea, by pentades (А) and correlation between these parameters (Б)

Варьирование доли летней и осенней рас в подходах кеты связано с изменениями климата. Так, похолодание в 1960–1970-е гг. сопровождалось снижением уровня осадков [Булыгина и др., 2014]. В результате объем дождей, выпадавших в предзимний период, не мог обеспечить дебит воды в бассейнах рек для формирования устойчивого стока в холодный период года. Кроме того, снижение стока в зимнюю межень было связано с сильными морозами [Булыгина и др., 2014], которые в условиях слабого снеготалопа в начале ледостава были причиной увеличения доли вод, отвлеченных на формирование покровных и почвенных льдов. В морозные и малоснежные зимы возрастала частота образования наледей, которые, перехватывая русла рек, отводят речной поток на дневную поверхность, снижая расход воды в водотоках [Глотов, Глотова, 2013]. В результате, по данным Колымской УГМС, в р. Тауй в 1960–1970-е гг. минимальный расход воды в зимнюю межень был на 27 % ниже среднееголетней величины. В 1964 г. эта разница составила 150 %, что стало причиной снижения численности подхода кеты в 1969 г. до исторического минимума (см. рис. 2). Кроме того, в 1960–1970-е гг.

зимняя межень продолжалась до апреля включительно, тогда как обычно в регионе она завершается в марте.

Снижение объема стока в реках в первую очередь оказывало негативное влияние на эффективность воспроизводства летней расы кеты, так как дебит на ее нерестилищах обеспечивают главным образом дождевые воды, накопленные в бассейнах рек в предзимний период, и уменьшение расхода воды приводило к обсыханию и последующему промерзанию нерестовых бугров, что было причиной гибели развивающейся икры и личинок. В результате доля летней расы в подходах кеты сократилась до 8 % [Марченко, 2021], что прослеживалось по смещению сроков начала массовой миграции кеты в реки региона с конца июня — начала июля на вторую половину июля.

Меньшее влияние снижения стока воды в реках в холодный период года на эффективность воспроизводства осенней кеты связано с тем, что водозапас ее нерестилищ, помимо вод, накопленных в бассейнах рек, формируют воды, поступающие при разгрузке родников разного генезиса [Глотов, Глотова, 2013].

По мере потепления климата, которое приобрело устойчивый характер в 1980-е гг. [Шкаберда, Василевская, 2013; Kennedy et al., 2019], вырос объем осадков [Булыгина и др., 2014]. Это не только повысило зимний дебит вод в нерестовых реках кеты, но и привело к расширению площади русловых нерестилищ летней расы кеты, что создало дополнительные условия для роста ее численности. В 2010-е гг. доля кеты летней расы в подходах выросла до 23,3–26,6 %, а сроки ее анадромной миграции расширились главным образом за счет смещения начала нерестового хода на июнь.

С соотношением в подходах летней и осенней рас связана географическая изменчивость среднего возраста полового созревания кеты в регионе (рис. 10). Так, в подходах кеты наибольшая доля летней расы наблюдается в реках Ола, Армань и Яна. В реках зал. Шелихова и Охотского района, а также в реках Тауй, Мотыклейка и Шельтинга (Быструха) ее доля снижается. Минимальная доля летней расы кеты характерна для рек южной части побережья: Уда, Тугур, Коль и Иска. От всех рек побережья по среднему возрасту полового созревания кеты резко отличается р. Кулькuty, в которой культивировали исключительно рыб осенней расы.

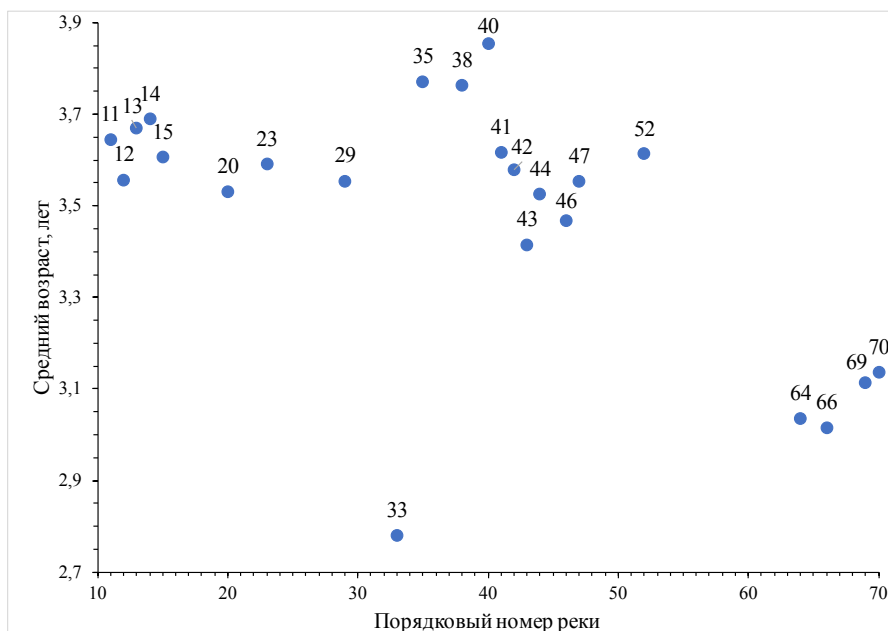


Рис. 10. Географическая изменчивость среднего возраста кеты материкового побережья Охотского моря. Нумерация рек соответствует приведенной на рис. 1

Fig. 10. Geographic variation for average age of the chum salmon spawners on the continental coast of the Okhotsk Sea. The rivers numbers as at Fig. 1

Заключение

За почти 100-летний период наблюдений численность подходов кеты материкового побережья Охотского моря варьировала от 0,5 до 18,0 млн рыб, а вылов — от 0,4 до 33,2 тыс. т. В динамике запасов кеты выделены пять периодов: 1925–1956 гг. — высокий уровень запасов; 1957–1967 и 1968–1977 гг. — соответственно снижение и депрессия запасов; 1978–2005 и 2006–2021 гг. — соответственно рост и выход на очередной высокий уровень запасов.

Подходы кеты представлены рыбами в возрасте 1+ — 6+ лет, из которых четырех- (3+) и пятилетние (4+) особи обеспечивают основу подходов. Средние показатели длины, массы тела и плодовитости кеты равны соответственно 64,0 (41,0–86,0) см, 3,52 (0,85–10,00) кг и 2629 (278–14045) икр. Самцы крупнее самок. Соотношение полов в подходах, как правило, близкое 1 : 1.

Кета материкового побережья Охотского моря представляет собой сложную темпорально-географическую систему. Темпоральная структура представлена летней и осенней расами, каждая из которых состоит из раннего и позднего экотипа. Специфической характеристикой темпоральных группировок является цвет икры. Пространственную структуру кеты в регионе формируют семь локальных стад: пенжинское, гижигинское, ямское, тауйское, охотское, удское (аяно-тугурское), ульбано-искинское.

В основе межгодовой изменчивости биологических показателей и географической изменчивости возраста полового созревания кеты в регионе лежит соотношение в подходах доли летней и осенней рас. В то же время численность подходов кеты в реки региона и изменчивость ее качественного состава связаны с протяженностью нерестовых рек.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотрудникам Магаданского и Хабаровского филиалов ВНИРО, Охотского филиала Главрыбвода, Охотского и Амурского территориальных управлений Росрыболовства, участвовавшим в сборе материалов по кете материкового побережья Охотского моря, а также предоставившим данные для настоящей работы.

Автор выражает глубокую признательность С.Е. Кульбачному (ХабаровскНИРО) и Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО) за ценные советы и замечания в процессе работы над статьей.

The author is sincerely thankful to the staff of Magadan and Khabarovsk branches of VNIRO, Okhotsk branch of Glavrybvod, and Okhotsk and Amur regional departments of the Federal Agency of Fishery for collection of the data on chum salmon spawning on the continental coast of the Okhotsk Sea and the data submission for this study.

The author appreciates valuable advices and remarks for the article from S.E. Kulbachny (KhabarovskNIRO) and E.A. Kirillova (KamchatNIRO, IPEE RAS).

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена по личной инициативе, без дополнительного финансирования.
The study was initiated personally, without additional funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Список литературы

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1 : моногр. — 3-е изд. — Л. : АН СССР, 1932. — 540 с.

Бирман И.Б. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты // Вопр. географии Камчатки. — 1964. — Вып. 2. — С. 82–87.

Бирман И.Б. О внутривидовых группировках амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 5(106). — С. 879–889.

Булыгина О.Н., Коршунова Н.Н., Разуваев В.Н. Специализированные массивы данных для климатических исследований // Тр. ВНИИГМИ–МЦД. — 2014. — Вып. 177. — С. 136–148.

Волобуев В.В. О внутривидовой дифференциации кеты р. Тауй (Североохотоморское побережье) // Тез. докл. 10-го Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». — Магадан, 1983. — Ч. 2. — С. 155–156.

Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 4. — С. 489–501.

Волобуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 303 с.

Глотов В.Е., Глотова Л.П. Влияние основания Охотско-Чукотского вулканоплутонического пояса на водные ресурсы зоны активного водообмена // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2013. — № 4. — С. 69–76.

Глубоковский М.К., Марченко С.Л. К вопросу о становлении жизненных стратегий у тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 4. — С. 429. DOI: 10.1134/S0042875219040064.

Евзеров А.В. Оценка достоверности результатов разовых аэровизуальных учетов лососей // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 113–118.

Евзеров А.В. Оценка погрешностей аэровизуального метода учета лососей // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 82–84.

Иванков В.Н. Популяционная организация у проходных рыб (на примере тихоокеанских лососей) // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. — Владивосток : ДВГУ, 1991. — С. 5–21.

Иванков В.Н. Причины периодических и ежегодных флюктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, вып. 6. — С. 895–906.

Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб : моногр. — Л. : Наука, 1979. — 391 с.

Клоков В.К. Динамика численности кеты в различных районах северного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 66–80.

Коваль М.В., Горин С.Л., Романенко Ф.А. и др. Условия среды и биологическое сообщество гиперприливного эстуария рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) // Океанол. — 2017. — Т. 57, вып. 4. — С. 597–610. DOI: 10.7868/S0030157417040086.

Кондюрин В.В. Некоторые данные по аэровизуальному учету тихоокеанских лососей и обследованию нерестовых рек материкового побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 156–159.

Коновалов С.М., Шевляков А.Г. Наследование размеров, формы и массы тела у тихоокеанских лососей // Популяционная биология и систематика лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 30–50.

Кузисин К.В., Груздева М.А. Разнообразие сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в связи со структурно-функциональной организацией речных экосистем // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. 16-й междунар. науч. конф., посвящ. 20-летию образования природных парков на Камчатке. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2015. — С. 68–72.

Кульбачный С.Е. Экология и структура популяций кеты северо-западной части континентального побережья Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2010. — 24 с.

Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. Темпоральная дифференциация и условия размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes: Salmonidae) бассейна реки Тугур (Хабаровский край) // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, № 1. — С. 70–79.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1980. — 292 с.

Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи в условиях глобального изменения климата // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 63–74. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-63-74.

Николаева Е.Т., Овчинников К.А. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // *Вопр. ихтиол.* — 1988. — Т. 28, № 3. — С. 493–496.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

Чебанов Н.А. Успех в нересте и определяющие его факторы у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) // *Вопр. ихтиол.* — 1986. — Т. 26, вып. 2. — С. 270–278.

Чеботарев А.И. Общая гидрология (воды суши) : учеб. пособие. — Л. : Гидрометеиздат, 1975. — 544 с.

Шкаберда О.А., Василевская Л.Н. Оценка изменений температуры воздуха на Камчатке за последние 60 лет // *Вестн. ДВО РАН.* — 2013. — № 3(169). — С. 69–77.

Яржомбек А.А. Динамика жира и астаксантина в гонадах лососей // *Вопр. ихтиол.* — 1966. — Т. 6, вып. 1(38). — С. 171–176.

Яржомбек А.А. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб // *Тр. ВНИРО.* — 1970. — Т. 69. — С. 234–267.

Christiansen R., Lie O., Torrisen O.J. Growth and survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fed different dietary levels of astaxanthin. First-feeding fry // *Aquaculture Nutrition.* — 1995. — Vol. 1, Iss. 3. — P. 189–198. DOI: 10.1111/j.1365-2095.1995.tb00043.x.

Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales : *Int. Pacif. Salmon Fish. Comm.* — 1956. — Vol. 9. — 159 p.

Crossin G.T., Hinch S.G., Farrell A.P. et al. Energetics and morphology of sockeye salmon: effects of upriver migratory distance and elevation. // *J. Fish Biol.* — 2004. — Vol. 6, Iss. 3. — P. 788–810. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2004.00486.x.

Fleming I.A., Gross M.R. Breeding competition in a Pacific Salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection // *Evolution.* — 1994. — Vol. 48, Iss. 3. — P. 637–657. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01350.x.

Foote C.J., Larkin P.A. The role of male choice in the assortative mating of anadromous and non-anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Behaviour.* — 1988. — Vol. 106(1–2). — P. 43–61. DOI: 10.1163/156853988X00089.

Huxley J.S. Problem of relative growth. — N.Y. : Dail Press, 1932. — 276 p.

Kennedy J.J., Rayner N.A., Atkinson C.P., Killick R.E. An Ensemble Data Set of Sea Surface Temperature Change from 1850: The Met Office Hadley Centre HadSST.4.0.0.0 data set // *J. Geophys. Res.: Atmospheres.* — 2019. — Vol. 124, Iss. 14. — P. 7719–7763. DOI: 10.1029/2018JD029867.

Kinnison M.T., Unwin M.J., Hendry A.P., Quinn T.P. Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations // *Evolution.* — 2001. — Vol. 55, Iss. 8. — P. 1656–1667. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00685.x.

Nakano T., Wiegertjes G. Properties of carotenoids in fish fitness: a review // *Marine Drugs.* — 2020. — Vol. 18, № 11. — C. 1–17. DOI: 10.3390/md18110568.

References

Berg, L.S., *Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran* (Fish of Freshwaters of the USSR and Adjacent Countries), Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1932, 3rd ed., part 1.

Birman, I.B., Some data for the study of the results of the stage and racial composition of the Kamchatka chum salmon, *Vopr. geografii Kamchatki*, 1964, no. 2, pp. 82–87.

Birman, I.B., On intrapopulation groups of the Amur autumn chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.), *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 5(106), pp. 879–889.

Bulygina, O.N., Korshunova, N.N., and Razuvaev, V.N., Specialized datasets for climate research, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.-MCD*, 2014, no. 177, pp. 136–148.

Volobuev, V.V., On intraspecific differentiation of chum salmon r. Tau (North Sea of Okhotsk coast), *Tezisy dokl. 10 Vses. simp. "Biologicheskiye problemy Severa"* (Proc. 10th All-Union Symp. "Biological problems of the North"), Magadan, 1983, part 2, pp. 155–156.

Volobuev, V.V., Bachevskaya, L.T., Volobuev, M.V., and Marchenko, S.L., Population structure of keta *Oncorhynchus keta* of the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 2005, vol. 45, no. 4, pp. 489–501.

Volobuev, V.V. and Marchenko, S.L., *Tikhookeanskiye lososi kontinental'nogo poberezh'ya Okhotskogo morya (biologiya, populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti, promysel)* (Pacific Salmon of the Continental Coast of the Okhotsk Sea (Biology, Population Structure, Abundance Dynamics, Fishery)), Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2011.

Glotov, V.E. and Glotova, L.P., The influence of the base of the Okhotsk-Chukotka volcano-plutonic belt on the water resources of the zone of active water exchange, *Vestn. Sev.-Vost. Nauch. Tsentra, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2013, no. 4, pp. 69–76.

Glubokovsky, M.K. and Marchenko, S.L., On the issue of life strategy formation in Pacific Salmon of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae), *Vopr. Ikhtiol.*, 2019, vol. 59, no. 4, pp. 516–526. doi 10.1134/S0032945219040040

Evzerov, A.V., The reliable estimation of the results of single aerovisual salmon registrations, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 86, pp. 113–118.

Evzerov, A.V., Estimate of errors occurring in the aerea visual method of counting salmon, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 82–84.

Ivankov, V.N., Population organization in anadromous fish (on the example of Pacific salmon), in *Biologiya ryb i bespozvonochnykh severnoy chasti Tikhogo okeana* (Biology of fish and invertebrates of the northern part of the Pacific Ocean), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ, 1991, pp. 5–21.

Ivankov, V.N., Causes of periodic and annual fluctuations in abundance and changes in biological characteristics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) in the southern Kuril Islands, *Vopr. Ikhtiol.*, 1984, vol. 24, no. 6, pp. 895–906.

Kirpichnikov, V.S., *Geneticheskiye osnovy selektsii ryb* (Genetic bases of fish breeding), Leningrad: Nauka, 1979.

Klokov, V.K., The dynamics of chum salmon abundance in various areas of the northern Okhotsk Coast, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 86, pp. 66–80.

Koval M.V., Lepskaya E.V., Polyakova A.A., Galyamov R.A., Gorin S.L., Esin E.V., Romanenko F.A. Environmental conditions and biological community of the Penzhina and Talovka hypertidal estuary (northwest Kamchatka) in the ice-free season, *Oceanology*, 2017, vol. 57, no. 4, pp. 539–551. doi 10.1134/S0001437017040129

Kondyurin, V.V., Some data on airborne surveys of Pacific salmon and survey of spawning rivers on the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 59, pp. 156–159.

Konovalov, S.M. and Shevlyakov, A.G., Inheritance of size, shape and body weight in Pacific salmon, in *Populyatsionnaya biologiya i sistematika lososevykh* (Population Biology and Taxonomy of Salmon), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1980, pp. 30–50.

Kuzishchin, K.V. and Gruzdeva, M.A., Seasonal races diversity in the local stock in the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and its linkages with the river ecosystem, in *Tezisy dokl. 16 mezhdunar. nauchn. konf. posvyashch. 20-letiyu obraz. prir. parkov Kamchatke "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morei"* (Proc. 16th Int. Sci. Conf. Dedicated 20 Year Anniv. Found. Nat. Parks Kamchatka "Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2015, pp. 68–72.

Kulbachny, S.E., Ecology and structure of chum salmon populations in the northwestern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2010.

Kul'bachnyi S.E. and Ivankov V.N., Temporal differentiation and conditions of reproduction of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes, Salmonidae) from the Tugur river basin (Khabarovsk Krai), *Vopr. Ikhtiol.*, 2011, vol. 5, no. 1, pp. 63–72. doi 10.1134/S0032945211010097

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1980.

Marchenko, S.L., Pacific salmon (*Oncorhynchus*) in the context of global climate change, *Vopr. Rybolov.*, 2011, vol. 22, no. 4, pp. 63–74. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-63-74

Nikolaeva, E.T. and Ovchinnikov, K.A., On the intraspecific structure of the chum salmon *Oncorhynchus keta* in Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 3, pp. 493–496.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Chebanov, N.A., Spawning success and factors determining it in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae), *Vopr. Ikhtiol.*, 1986, vol. 26, no. 2, pp. 270–278.

Chebotarev, A.I., *Obshchaya gidrologiya (vody sushi)* (General hydrology (land waters)), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1975.

Shkaberda, O.A. and Vasilevskaya, L.N., The estimation of air temperature changes in Kamchatka over the last 60 years, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2013, no. 3(169), pp. 69–77.

Yarzhombek, A.A., Dynamics of fat and astaxanthin in salmon gonads, *Vopr. Ikhtiol.*, 1966, vol. 6, no. 1(38), pp. 171–176.

Yarzhombek, A.A., Salmon carotenoids and their relationship with the reproduction of these fish, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 69, pp. 234–267.

Christiansen, R., Lie, O., and Torrissen, O.J., Growth and survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fed different dietary levels of astaxanthin. First-feeding fry, *Aquaculture Nutrition*, 1995, vol. 1, no. 3, pp. 189–198. doi 10.1111/j.1365-2095.1995.tb00043.x

Clutter, R.I. and Whitesel, L.E., Collection and interpretation of sockeye salmon scales, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm.*, 1956, vol. 9.

Crossin, G.T., Hinch, S.G., Farrell, A.P., Higgs, D.A., Lotto, A.G., Oakes, J.D., and Healey, M.C., Energetics and morphology of sockeye salmon: effects of upriver migratory distance and elevation, *J. Fish Biol.*, 2004, vol. 6, no. 3, pp. 788–810. doi 10.1111/j.0022-1112.2004.00486.x

Fleming, I.A. and Gross, M.R., Breeding competition in a Pacific Salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection, *Evolution*, 1994, vol. 48, no. 3, pp. 637–657. doi 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01350.x

Foote, C.J. and Larkin, P.A., The role of male choice in the assortative mating of anadromous and non-anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Behaviour*, 1988, vol. 106(1–2), pp. 43–61. doi 10.1163/156853988X00089

Huxley, J.S., Problem of relative growth, New York: Dail Press, 1932.

Kennedy, J.J., Rayner, N.A., Atkinson, C.P., and Killick, R.E., An Ensemble Data Set of Sea Surface Temperature Change from 1850: The Met Office Hadley Centre HadSST.4.0.0.0 data set, *J. Geophys. Res.: Atmospheres*, 2019, vol. 124, no. 14, pp. 7719–7763. doi 10.1029/2018JD029867

Kinnison, M.T., Unwin, M.J., Hendry, A.P., and Quin, T.P., Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations, *Evolution*, 2001, vol. 55, no. 8, pp. 1656–1667. doi 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00685.x

Nakano, T. and Wiegertjes, G., Properties of carotenoids in fish fitness: a review, *Marine Drugs*, 2020, vol. 18, no. 11, pp. 1–17. doi 10.3390/md18110568

Instruktsiya o poryadke provedeniya obyazatel'nykh nablyudeniy za dal'nevostochnymi lososyevymi na KNS i KNP basseynovykh upravleniy rybookhrany i stantsiyakh TINRO (Instructions on the procedure for conducting mandatory observations of Far Eastern salmonids at the CNS and CNP of basin fisheries protection departments and TINRO stations), Vladivostok: TINRO, 1987.

Поступила в редакцию 15.07.2022 г.

После доработки 5.08.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

The article was submitted 15.07.2022; approved after reviewing 5.08.2022; accepted for publication 1.09.2022