

5.8.2. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ

5.8.2.1. ГОРБУША

Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum, 1792)

Характерные признаки. Жировой плавник имеется. Спинной плавник короткий, менее 17 лучей. Боковая линия полная. Тело покрыто мелкой чешуей (177–240 чешуй в боковой линии). В море окраска горбуши серебристая, на хвостовом плавнике много темных пятнышек. В реке у рыб появляются темные пятна на спине, боках и голове; ко времени нереста голова и плавники становятся почти черными, тело коричневатым, брюхо белым. Меняются пропорции тела; у самцов на спине вырастает огромный горб, челюсти удлиняются, появляются сильные зубы. Относительно небольшая, до 68 см длины, рыба; средний размер 44–49 см (Берг, 1948; Лебедев и др., 1969). Исчерпывающе полное описание горбуши приведено в работе И.А. Черешнева и др. (2002).

Распространение. Горбуша обладает одним из самых обширных ареалов среди других видов тихоокеанских лососей. Она повсеместно заходит на нерест в реки северной части Тихого океана, от Берингова пролива до Северной Кореи (р. Туманган) по азиатскому побережью и до Калифорнии (р. Сакраменто) по североамериканскому побережью. По арктическому побережью в очень небольших количествах горбуша мигрирует в реки к западу от Берингова пролива до р. Лена и к востоку до р. Маккензи (Берг, 1948; Scott, Crossman, 1973; Смирнов, 1975; Lindsey, McPhail, 1986; Heard, 1991; Черешнев и др., 2002; Quinn, 2005).

Горбуша интродуцирована в бассейны Белого и Баренцева морей (Дягилев, Маркевич, 1979), а также в Великие озера Северной Америки (Kwain, Chappel, 1978; Heard, 1991).

На Дальнем Востоке России особенно высоко промысловое значение горбуши на Камчатке, о-ве Сахалин и на Курильских островах (Крохин, Крогиус, 1937с; Семко, 1939; Берг, 1948; Семко, 1954; Смирнов, 1975; Бирман, 1985; Уловы..., 1989; Гриценко и др., 1987; Голованов, 1994; Черешнев, 1996; Макоедов и др., 2000; Гриценко и др., 2000а; Черешнев и др., 2001; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; и др.).

Образ жизни. Горбуша — самый многочисленный вид среди тихоокеанских лососей. Это наиболее мелкий и самый быстрорастущий лосось. Как и другие представители рода *Oncorhynchus*, горбуша — моноциклический вид, который размножается один раз в жизни, а затем погибает. Она, как и кета, наименее связана с пресными водами, т. к. ее молодь скатывается в море сеголетками.

Горбуша, как численно доминирующий вид, оказывает большое влияние на условия существования других видов лососей и, в конечном итоге, на их распределение и численность. Однако влияние это не прямое, а косвенное, действующее через кормовую базу (Бирман, 1985).

Общеизвестно, что характерной особенностью горбуши, как вида, является наличие двух линий поколений — четных и нечетных лет, которые в природе практически не перекрываются, репродуктивно изолированы и, как правило, обычно отличаются по численности. Формально их можно рассматривать как виды-двойники (Майр, 1974; Степанов, 1983; Иванков, 1997).

У горбуши общеизвестны случаи смены численности доминантных поколений, когда высокочисленное поколение после превышения оптимальной численности на нерестилищах резко снижало свою численность, а смежное, прежде малочисленное поколение, становилось доминантным. Факты свидетельствуют, что такие смены доминант у горбуши имели и могут иметь место в будущем (Крогиус, 1960; Бирман, 1985; Горшков и др., 1989; Уловы..., 1989; Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002; Шунтов, Темных, 2004а; и др.), и это может отражаться на численности и биологических показателях других видов тихоокеанских лососей (Бирман, 1985; Бугаев, 1995, 2000; Bugaev, Dubynin, 2000; Bugaev et al., 1996, 2001; Bugaev, 2001, 2002; Бугаев, Дубынин, 2002; Шунтов, Темных, 2004а; и др.). Имеются свидетельства (Ruggerone et al., 2003), что численность камчатской горбуши может влиять на динамику численности нерки Бристольского залива (Аляска).

У горбуши самый простой возрастной состав среди всех видов тихоокеанских лососей. Подавляющее большинство рыб созревает в возрасте 1+ лет. В литературе имеются сведения о случаях созревания в возрасте 0+ (Иванков и др., 1975; Ефанов, Кочнева, 1980) и 2+ лет (Кагановский, 1949; Лапин, 1971; Смирнов, 1975; и др.), но они единичны. Тем не менее этих единичных случаев, в исключительных ситуациях, вполне достаточно для образования второй линии поколений горбуши, что произошло в Великих озерах (Северная Америка) после интродукции рыб только одного поколения (Kwain, Chappel, 1978).

У горбуши, по сравнению с другими видами тихоокеанских лососей, хоминг наименее выражен, поэтому удаление от мест рождения у этого вида может достигать сотни и тысячи километров (Кагановский, 1949; Ricker, 1972; Смирнов, 1975; Бирман, 1985; Глубоковский, Животовский, 1986; Heard, 1991; Карпенко, 1998; Черешнев и др., 2002; и др.).

По азиатскому побережью горбуша заходит в реки в разные сроки: в Приморье — с конца мая – первых чисел июля и до конца июля; в р. Амур — с первых чисел июня и до конца июля и даже, в отдельные годы, до середины августа; в реки материкового побережья Охотского моря — с третьей декады июня – первой декады июля по середину августа; на Западной Камчатке — с первых чисел июля до середины августа и позже

(массовый ход в середине – третьей декаде июля); в реки Восточной Камчатки горбуша идет в массе несколько ранее, чем — Западной Камчатки (Кузнецов, 1928; Семко, 1954; Смирнов, 1975; Черешнев и др., 2002).

К рекам о-ва Сахалин горбуша подходит из разных районов нагула, что отражается на сроках хода: на юго-западном побережье — с 15–20 июня до конца августа; севернее ход запаздывает на 10–15 дней (Двинин, 1952; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002).

Заход в реки Южных Курильских островов продолжается более 3.5 месяцев: ранней (летней) формы — начинается со второй декады июня, а поздней (осенней) — с середины августа, и длится до середины или конца октября (Иванков, 1967; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 2000).

В разных реках о-ва Хоккайдо мигранты горбуши появляются в конце июля и середине августа и наблюдаются до начала или конца октября; количественно преобладают рыбы позднего хода (Sano, 1966; Смирнов, 1975).

В годы высокой численности горбуша, мигрирующая по реке к местам нереста, образует колоссальные скопления, сплошь занимающие очень большие участки русел рек (Кузнецов, 1928; Двинин, 1952; Семко, 1954; Остроумов, 1975а).

Для размножения основная масса горбуши избирает русла рек, протоки и ручьи, ложе которых омывается подрусловым аллювиальным потоком. Нерестилища сосредоточены от верховьев почти до низовьев. Горбуша обычно поднимается выше ранней (летней) кеты, но при обильных подходах эти лососи могут размножиться в непосредственной близости (Кузнецов, 1928; Семко, 1954; Леванидов, 1969; Остроумов, 1975а; Смирнов, 1975; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002; и др.).

Сроки нереста горбуши, относительно сроков захода в реки, в зависимости от длины рек сдвинуты на более поздние сроки, на 5–20 (в р. Амур, в некоторых случаях, даже более чем на 30) суток.

В местах массового нереста горбуши преобладают глубины 20–50 см, реже 100, иногда 150 см. В засушливые годы и при переполнении нерестилищ гнезда встречаются на отмелях глубиной 10–15 см. В местах расположения гнезд скорость течения обычно варьирует от 0.3 до 1.0 м/сек. Непосредственно над буграми, в 5–7 см от вершин, скорость течения меньше и редко превышает 0.6–0.7 м/сек (Смирнов, 1975).

Нерест горбуши продолжается от 1–3 до 8 суток. В пасмурную (дождливую) погоду бугры сооружаются быстрее. В этих случаях самки, отметавшие икру, задерживаются у бугров до 10–13 суток. Горбуша чаще выметывает икру 2–3 порциями, иногда и по 4 кладки икринок. Икра редко находится у поверхности дна, чаще лежит в грунте на глубине 25–40 см, иногда глубже — до 50 см. Отдельные порции располагаются внутри нерестового бугра на расстоянии 30–50 см, по диагонали к потоку и на разной глубине. В зависимости от размера самок, плотности грунта и скорости течения, ширина нерестовых бугров варьирует в пределах 60–150, а длина — от 107 до 250 см; при рыхлом грунте икра закладывается глубже (Кузнецов, 1928; Семко, 1939; Таранец, 1939; Канидьеv, 1967; Смирнов, 1975).

Как было показано Н.А. Чебановым (1991), на процесс формирования соотношения полов в дочерних поколениях горбуши оказывают значительное влияние численность рыб, которая является ведущим фактором, и половая структура родительских поколений. С увеличением численности родителей у потомства увеличивается доля самцов, с уменьшением — самок. Один из механизмов влияния численности родителей на соотношение полов в дочерних поколениях обусловлен размерной структурой производителей. Чем, в среднем, мельче особи в родительских поколениях, тем больше в потомстве доля самцов, и наоборот. Положительная асимметрия распределения по длине тела родителей также способствует сдвигу соотношения полов в потомстве в сторону самцов, отрицательная — в сторону самок. Данная зависимость наиболее четко проявляется для поколений, в которых родители характеризовались в многолетнем плане средними размерами.

По данным Н.А. Чебанова (1995), у горбуши потомство рыб-доминантов в гнездовых группах отличается самым низким, а рыб-сателлитов — самым высоким уровнем смертности в процессе инкубации. Промежуточное положение по величине данного показателя обычно занимают рыбы-субдоминанты. Отклонения в соотношении полов на нерестилищах горбуши в сторону численного преобладания самцов приводят, в результате действия зоосоциальных факторов, к снижению общего уровня выживаемости потомков.

Весной – в начале лета сеголетки горбуши мигрируют в море. Так, по данным В.И. Карпенко (1998), значительная часть покатников горбуши р. Хайлюля имеет остатки желточного мешка, составляющие до 15 (реже 20) % массы тела. Количество таких рыб равняется от 0 до 54%, составляя в среднем в четные годы 18%, а в нечетные — 14.5% (Карпенко, 1998). Скот подобной молодежи характерен для многих регионов ареала горбуши: р. Амур, о-вов Хоккайдо и Сахалин, северного побережья Охотского моря и Камчатки. Доля таких рыб обычно в южных районах ареала ниже, чем в северных. Смертность покатников с большим остатком желточного мешка обычно выше (Карпенко, 1998).

По данным В.И. Карпенко (1998), в 1978–1992 гг. сеголетки горбуши из р. Хайлюля (северо-восток Камчатки) в разные годы имели среднюю длину 30.7–32.9 мм и массу тела 163–197 мг. Такие характеристики аналогичны показателям из других районов ареала этого вида. Различий в средних размерах молодежи в четные и нечетные годы, соответственно, урожайных и неурожайных поколений, не обнаружено (Карпенко, 1998). В течение миграции по р. Хайлюля покатники горбуши активно питаются. Питание горбуши во время ската, в

том числе и захват песка, отмечали во многих регионах. Существует мнение, что наличие в желудках молоди горбуши в реке песчинок свидетельствует о ее готовности к морскому питанию (Карпенко, 1998).

В прибрежных водах горбуша обитает непродолжительное время, а затем откочевывает в открытые районы моря. В сентябре мигрирует в океан, где проводит менее года, — всего 8–9 месяцев (Берг, 1948; Смирнов, 1975; Heard, 1991; Карпенко, 1998; Черешнев и др., 2002; и др.).

Существует заметная приуроченность горбуши отдельных районов воспроизводства к определенным районам в Тихом океане во время ее морского нагула (Бирман, 1985; Атлас распределения, 2002).

Горбуша р. Камчатка

Изученность. У горбуши р. Камчатка более многочисленны особи нечетных лет. В связи со своей относительно низкой численностью горбуша данной реки относится к малоизученным популяциям этого вида и до начала 1990-х гг. почти не привлекала внимания исследователей. Имеются лишь сведения Л.Е. Грачева и др. (1982) о биологических показателях горбуши р. Камчатка за несколько лет в период 1953–1974 гг. Систематически материалы стали собирать только с середины 1990-х гг. Биология горбуши р. Камчатка пока изучена явно недостаточно.

Популяционная структура. Популяционная структура горбуши р. Камчатка, также как и биология, не изучена. На основании авиаучетных данных (Остроумов, 1975а), можно уже сейчас говорить о локальном стаде горбуши 2-го порядка, воспроизводимом в бассейне оз. Нерпичье, и группировке локальных стад горбуши 2-го порядка из притоков р. Камчатка.

Как показали многолетние обловы молоди лососей, скатывающиеся сеголетки горбуши в июне встречаются единично во многих (практически всех) притоках бассейна р. Камчатка, от р. Радуга до верховьев у пос. Мильково. Последнее свидетельствует о систематическом нересте горбуши в этих притоках и в верхнем течении р. Камчатка, что подтверждают и эпизодические наблюдения в период авиаучетов нерки и кеты. Другое дело, что численность производителей горбуши в большинстве притоков р. Камчатка практически ничтожна и, вероятно, исчисляется десятками–сотнями штук.

По данным А.В. Маслова (устное сообщение), в нижнем течении р. Бушуева (бассейн оз. Азабачье) в нечетные годы обычно нерестится до 200–400 производителей горбуши. Сеголетки горбуши неоднократно были отмечены при проведении траловых работ в бассейне озера. Все это свидетельствует в пользу существования в оз. Азабачье локального стада горбуши р. Камчатка 2-го порядка, но численность этого стада невелика.

По срокам нереста и площадям нерестилищ горбуши в бассейне р. Камчатка около 98% относится к ранней, а 2% — к поздней сезонной расе этого вида (Остроумов, 1995).

Созревание и анадромная миграция. Практически вся горбуша созревает в одном возрасте — 0.1 (1+ лет). В уловах плавных сетей в р. Камчатка и ставных неводов в Камчатском заливе, что в известной мере отражает сроки анадромной миграции, горбуша встречается с начала июля и до начала–середины

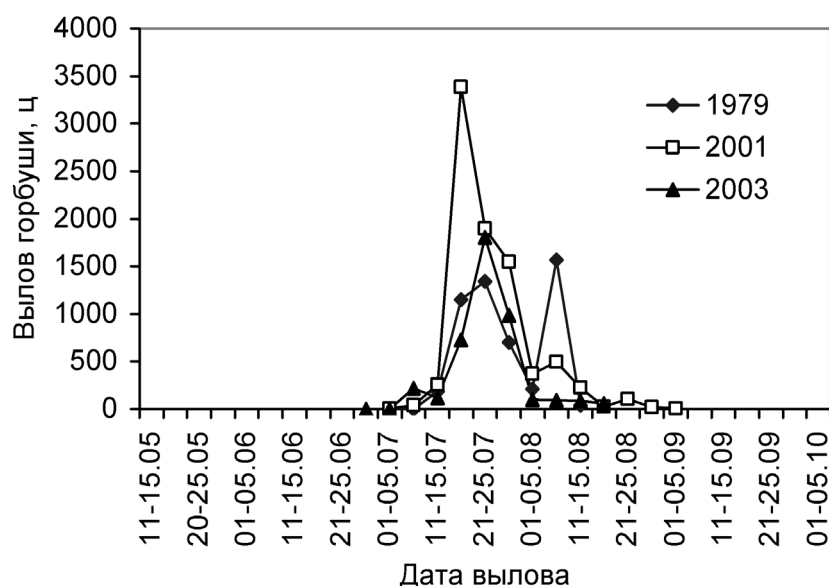


Рис. 29. Динамика вылова горбуши р. Камчатка в некоторые нечетные годы (1979, 2000, 2003 гг.), когда наблюдалась ее высокая численность.

августа и даже до начала сентября; ее максимальный вылов приходится на конец второй – третью декаду июля.

На рис. 29 представлена динамика вылова горбуши р. Камчатка в 1979, 2001, 2003 гг., когда в нечетные годы она имеет здесь высокую численность. Из-за низкой численности по четным годам, данные о динамике вылова горбуши данной реки в такие годы отсутствуют.

Структура стада

Возраст. В имеющихся материалах по горбуше р. Камчатка все рыбы имели возраст только 0.1 (1+ лет), т. е. скатившиеся сеголетки горбуши проводили в море только одну зиму, после чего возвращались на нерест. Особи возраста 0.0 (0+) и 0.2 (2+ лет) в бассейне р. Камчатка пока встречены не были.

Длина и масса тела. Эти показатели горбуши р. Камчатка из уловов ставных морских неводов в некоторые годы периода 1953–2002 гг. приведены в табл. 40. Как видно из материалов этой таблицы, самцы горбуши здесь гораздо чаще (исключение 1998, 2000 гг.) в среднем несколько крупнее самок и имеют несколько большие показатели длины и массы тела, чем самки.

В период 1993–2002 гг. средние показатели самцов и самок горбуши нечетных (высокочисленных) поколений были несколько выше, чем в четные. Для периода 1953–1974 гг., за исключением длины тела у самок, наблюдается подобная же ситуация (табл. 40). Обращает на себя 2000 г., когда горбуша ловилась еще в начале сентября, что не характерно для этого вида в данной реке. К сожалению, имеющиеся ряды наблюдений за длиной и массой тела горбуши р. Камчатка пока еще явно недостаточны для более подробных выводов.

В целом, коэффициенты упитанности по Фульгону самцов горбуши р. Камчатка во все рассмотренные периоды были в среднем несколько выше, чем самок (табл. 41). Обращает на себя внимание более низкая упитанность особей в 1993–2002 гг., чем в период 1953–1974 гг. (четных и нечетных поколений).

Коэффициенты зрелости. Многолетних материалов о коэффициентах зрелости горбуши р. Камчатка нет. В 2001 г. средний вес гонад самок из уловов ставных неводов в Камчатском заливе составлял 134 г, а коэффициент зрелости самок был 11.34%; самцов — 101 г и 8.19%, соответственно. В 2002 г. средний вес гонад самок составлял 136 г, а коэффициент зрелости — 11.55%; самцов — 104 г, коэффициент зрелости — 8.36%.

Плодовитость. Плодовитость горбуши в нечетные годы периода 1993–1999 гг. в среднем составляла 1366 шт. икринок, в четные годы периода 1996–2000 гг. — 1434 шт. икринок. Встречаемость самок (%) в уловах ставных неводов в Камчатском заливе в четных поколениях (1993, 1995, 1999, 2001 гг.) наблюдалась равной 55.1%, а в

Таблица 40. Длина и масса тела половозрелой горбуши р. Камчатка из уловов морских ставных неводов

Год	Дата лова	Длина тела, см		Масса тела, кг	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки
Нечетное поколение (высокая численность)					
1953	–	49.6	44.4	1.56	1.06
1967	–	47.0	45.8	1.29	1.19
1969	–	47.6	46.3	1.42	1.27
1971	–	48.0	47.0	1.49	1.37
Среднее		48.05	45.87	1.44	1.22
1953–1971					
1993	26.07–11.08	48.7	46.5	1.38	1.18
1995	22.07	50.7	49.2	1.37	1.18
1999	03.07–26.07	46.2	45.6	1.20	1.12
2001	02.07–31.07	47.44	46.81	1.26	1.19
Среднее		48.25	47.03	1.30	1.17
1993–2001					
Четное поколение (низкая численность)					
1958	–	48.1	45.5	1.47	1.20
1974	–	45.4	46.6	1.25	1.29
Среднее		46.75	46.05	1.36	1.25
1958–1974					
1996	13.07	49.7	47.3	1.36	1.12
1998	11.07–25.07	46.0	46.0	1.10	1.00
2000*	25.06–04.09	47.1	48.6	1.10	1.20
2002	21.06–28.07	47.0	45.75	1.30	1.19
Среднее		47.45	46.90	1.21	1.13
1996–2002					

Примечание. 1953–1974 гг. — данные Л.Е. Грачева и др. (1982), 1993–2002 гг. — архивные данные В.В. Мидяной (о количестве самцов и самок можно судить по данным табл. 42). *В 2000 г. горбуша р. Камчатка заходила в р. Камчатка в более в поздние сроки, чем в другие годы; последняя проба была собрана в начале сентября.

нечетных (1999, 1998, 2000, 2002 гг.) — 36.3% (табл. 42). Сохраняются ли отмеченные межгодовые различия доли встречаемости самок по четным и нечетным годам на нерестилищах, сказать пока невозможно. Для выяснения этого вопроса необходимы прямые наблюдения в бассейне р. Камчатка в период нереста горбуши.

Нерестилища горбуши. В бассейне р. Камчатка, по сравнению с другими видами лососей, этот вид малочислен. По данным А.Г. Остроумова (1975а), отдельные пары производителей поднимаются выше пос. Мильково, но основные нерестилища находятся в нижней части реки — в бассейне оз. Нерпичье.

Нерестилища горбуши располагаются у границ между плесами и перекатами и на напорном скате перекатов, как у чавычи, но производители горбуши, в случае совпадения нерестовых площадей этих видов, воспроизводятся выше по течению (рис. 30).

Грунт нерестилищ галечно-гравийный со значительной примесью песка, преобладает фракция размером 4–8 см, местами встречается булыжник, примесь лёсса и ила незначительна. Отмечается тяга к местам, затененным деревьями или высокими берегами. Сильно заиленные плесы, зарастающие и заболачиваемые участки горбуша не занимает.

По данным А.Г. Остроумова (1975а), нерестилища горбуши в реках полуострова расположены в основном в среднем и нижнем течении рек, но широко распространяясь по водным артериям, горбуша достигает верховьев рек, особенно в годы ее высокой численности. Однако было бы неверно считать, что в годы ее

Таблица 41. Коэффициенты упитанности по Фультону самцов и самок горбуши р. Камчатка из уловов морских ставных неводов по периодам динамики численности поколений горбуши на Западной Камчатке (до смены доминантных поколений — до 1984 г. включительно, и после смены доминантных поколений — начиная с 1985 г. и по настоящее время)

Годы	Самцы	Самки
Нечетные поколения		
1953–1971	1.30	1.26
1993–2001	1.16	1.12
Четные поколения		
1958–1974	1.33	1.28
1996–2002	1.13	1.10

Таблица 42. Абсолютная плодовитость самок горбуши р. Камчатка в 1967–2002 гг., шт. икринок

Год	Плодовитость, шт. икринок	Встречаемость самок, % (шт.)	Число рыб
1967	1375	—	—
1969	1395	—	—
1971	1581	—	—
Среднее 1967–1971	1450	—	—
1993	1387	64.5 (129)	200
1995	1366	62.0 (31)	50
1999	1344	33.2 (63)	190
2001	1525	60.9 (182)	299
Среднее 1993–2001	1405	55.1	—
1974	1622	—	—
1996	1699	38.0 (38)	100
1997	1136	42.7 (35)	82
2000	1468	22.5 (18)	80
2002	1359	42.0 (37)	88
Среднее 1996–2002	1415	36.3	—

Примечание. 1967–1974 гг. — данные Л.Е. Грачева и др. (1982), 1993–2002 гг. — архивные данные В.В. Мидяной.

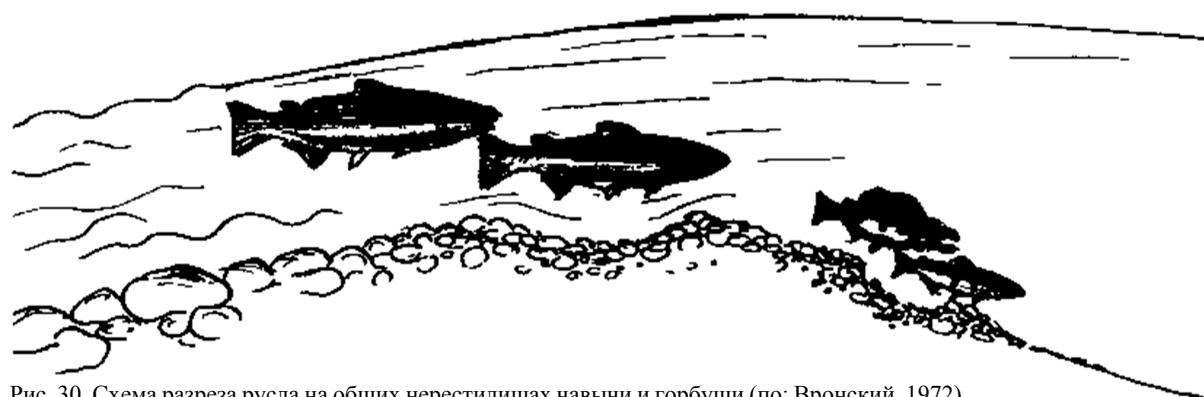


Рис. 30. Схема разреза русла на общих нерестилищах чавычи и горбуши (по: Вронский, 1972).

низкой численности или в реках, в которых ее никогда не бывает много (например, р. Камчатка), она вообще не поднимается в верховья. Весьма часто горбуша в этих случаях нерестится в самых верховьях (600–700 км от устья), но в совершенно ничтожных количествах, которые по этой причине бывает трудно обнаружить.

На Западной Камчатке в р. Большая (р. Быстрая, длина 275 км) нижняя граница нерестилищ горбуши лежит вблизи устья, а верхняя — в 250–260 км от него. Прежде, в годы высокой численности горбуши, она проникала в самые истоки реки. На северо-востоке Камчатки в р. Вывенка (длина — 395 км) нерестилища этого вида имеются на протяжении значительной части русла, важнейшие — на участке верхнего течения реки. Верхняя граница распространения горбуши лежит в 350–370 км от устья, а единичные экземпляры проникают еще выше. Большие пороги, имеющиеся в верховьях некоторых камчатских рек, не являются непреодолимым препятствием для горбуши. Подобно нерке и кижучу, она проходит через пороги, которые избегают кета (Остроумов, 1975а).

В бассейне р. Камчатка нерестилища горбуши имеются, по существу, только в пределах региона, охватывающего северную часть Центральной Камчатской депрессии, имеющую морской генезис (Мокроусов, 1964). Горбуша наиболее многочисленна на нерестилищах в тех районах, которые заливались морскими трансгрессиями. В южной части бассейна р. Камчатка (выше пос. Козыревск) горбуши бывает крайне мало; выше пос. Щапино в некоторых притоках ее еще можно насчитывать десятками и сотнями штук, а выше пос. Мильково поднимаются единичные рыбы (в некоторые годы наблюдаются отдельные группы, насчитывающие десятки рыб).

В главном русле и притоках р. Камчатка горбуша нерестится единичными экземплярами только в верховьях — от пос. Мильково до пос. Пушино, а также, в отдельные годы, в районе пос. Долиновка. Нерест наблюдается вблизи берегов и в средней части русел на глубине 1–2 м. Изредка горбуша образует здесь скопления до 40–50 рыб.

Горбуша заходит почти во все реки, которые впадают в лагунно-лиманное оз. Нерпичье. В наибольших количествах она встречается в реках, впадающих в озера с севера и северо-запада. В отдельные годы в реках Халница, Тарховая и Беленькая нерестятся по несколько десятков тысяч штук. Систематический учет производителей горбуши на нерестилищах не ведется.

По данным А.Г. Остроумова (1995), площадь нерестилищ горбуши в бассейне р. Камчатка составляет 100 348–141 990 га, в том числе ранней расы — около 98 228–139 050 га и поздней — 2120–2940 га.

Сроки нереста. По результатам авиаучетов, заметный нерест горбуши в бассейне р. Камчатка наблюдается с третьей декады июля по конец первой декады августа, хотя в отдельные годы имеет место и позже. В бассейне оз. Нерпичье он происходит несколько раньше, чем в верховьях и верхних притоках р. Камчатка.

Размножение. Наземные наблюдения за нерестом горбуши в бассейне р. Камчатка носят эпизодический характер. В частности, совместный нерест горбуши и чавычи на одном нерестилище, показанный на рис. 30, Б.Б. Вронский наблюдал в р. Асхава (приток р. Радуга) в начале августа 1969 г. В первой декаде августа того же года им же был отмечен нерест нескольких десятков производителей горбуши в р. Правая Радуга на типичных нерестилищах, расположенных на напорных скатах перекаатов. Скорость течения 0.5 м/сек, грунт гравийно-галечный.

По авианаблюдениям В.Ф. Бугаева в 1975 г., одновременный нерест чавычи и горбуши на совмещенных нерестовых площадях (рис. 30) имел место в верховьях р. Камчатка в районе пос. Пушино.

По сообщению Б.Б. Вронского, в конце июля 1975 г. несколько пар горбуши нерестовало на типичном нерестилище этого вида, в русле р. Камчатка в 8 км ниже пос. Пушино. В первых числах октября 1973 г. он же наблюдал нерест двух пар горбуши в оз. Ушковское, на выходах грунтовых вод. По срокам нереста это была поздняя раса; тип нерестилища совершенно несвойственен для горбуши, но характерен для кеты.

Как показали исследования Н.А. Чебанова (2000), уровень нерестовой активности производителей горбуши наиболее высок в условиях отсутствия на ее нерестилищах представителей других видов и соотношения полов 2 самца : 1 самка. Присутствие готовых к нересту особей другого вида (нерки) может подавлять активность первых вплоть до полного ее прекращения. Уровень эмбриональной смертности потомства горбуши — самый низкий при протекании нереста родителей в условиях отсутствия межвидовой конкуренции и соотношения полов 2 самца : 1 самка. Транзитные перемещения производителей другого вида (нерки) через гнездовые участки горбуши и, тем более, совместный нерест обоих видов на одних и тех же нерестилищах способствуют увеличению уровня эмбриональной смертности потомств горбуши (в последних ситуациях, по крайней мере, до 30% или более чем в 7 раз по сравнению с таковой при оптимальных условиях).

Отрицательное воздействие производителей нерки на производителей горбуши происходит прежде всего благодаря большим, чем у горбуши, размерам нерки и других видов лососей, обуславливающим более высокий уровень их конкурентоспособности в столкновениях за места нереста и нерестовых партнеров (Чебанов, 2000).

Как подчеркивает Н.А. Чебанов (2000), полученные им результаты еще раз доказывают значительную роль эмоционально-стрессового состояния у нерестящихся производителей лососей в выживаемости потомства. Высокая плотность нереста и конкуренция, значительное преобладание на нерестилищах самцов и необыч-

ность обстановки могут менять в организмах рыб содержание гормонов катаболического действия продуктов секреторной активности интерренальной железы (Подлесных, Ардашов, 1990) и приводят к перерасходу энергетических веществ у самцов (Семенченко, 1985), что, в свою очередь, может влиять на качество их половых продуктов и жизнестойкость потомства.

Имеющаяся информация дает основания предположить, что основной формой взаимодействия между производителями близкородственных видов лососей в период нереста может быть агонистическое поведение (Чебанов, 2000).

В связи с вышеизложенным, применительно к нашему случаю можно сделать предположение, что низкая численность горбуши в р. Камчатка в значительной мере определяется прежде всего большим количеством нерки, воспроизводящейся в бассейне этой реки, т. к. по зоосоциальным факторам эти виды не совместимы между собой.

В какой-то мере, вероятно, все вышесказанное относится и к отрицательному воздействию на воспроизводство горбуши р. Камчатка и производителей кеты (заходящих в реку вместе с неркой в июне–июле), мигрирующих через нерестилища горбуши, имеющих большие размеры тела чем горбуша и достаточно высокую численность в бассейне этой реки.

Можно только предполагать, что производители чавычи в бассейне р. Камчатка, нерестящиеся на перекатах на больших скоростях течения, чем горбуша, и вне ее поля зрения (рис. 30), прежде всего из-за значительно более низкой численности чавычи, по сравнению с неркой и кетой, не оказывают значительного отрицательного влияния на воспроизводство горбуши.

Подробно развитие икры горбуши после оплодотворения изложено в монографии А.И. Смирнова (1975).

Питание. Данные о питании сеголетков горбуши р. Камчатка в течение пресноводного периода жизни отсутствуют.

Скат молоди. По данным Л.И. Жолудева (2002), сеголетки горбуши в период учетных работ в нижнем течении р. Камчатка (район Верхние Щеки — 60 км от устья р. Камчатка) с середины мая по конец августа в 1988–2002 гг. встречались в среднем (табл. 7 — Приложение): в четные годы (скат от нечетных лет нереста) — в 33.9 (пределы 4.0–92.2) %, в нечетные годы (скат от четных лет нереста) — в 4.6 (0.3–16.8)% от всей численности скатывающихся сеголетков (кеты, нерки, чавычи, кижуча и горбуши). Наиболее интенсивный скат горбуши наблюдали в первой половине июня (он начинался в середине–конце мая и заканчивался в конце июня — середине июля).

В период исследований в устье р. Камчатка, сеголетки горбуши отмечались В.Ф. Бугаевым единично в конце мая — июне; в другие месяцы необходимых наблюдений для заключения о сроках ската горбуши нет (табл. 2 — Приложение). Скатывающиеся сеголетки горбуши в устье р. Камчатка имеют длину 30–34 (в среднем — 31.71) мм и массу тела 0.150–0.220 (в среднем — 0.184) г.

По данным В.И. Карпенко (1998), длина (масса) покатников горбуши р. Хайлюля в разные годы периода 1978–1992 гг. составляла от 30.7–32.9 мм (163–197 мг).

Морской период жизни. Специальных исследований горбуши р. Камчатка в ранний морской и последующий периоды жизни, ввиду ее низкой численности в данном регионе и отсутствия метода ее идентификации в смешанных морских выборках, до настоящего времени не проводили. Однако довольно подробно изучал эти этапы жизненного цикла для горбуши Карагинского района В.И. Карпенко (1998), биология которой вряд ли принципиально отличается от таковой р. Камчатка.

Основные черты распределения и миграций молоди горбуши в эстуарии и побережье имеет некоторое сходство с молодью кеты. Однако сроки пребывания горбуши в непосредственной близости от берега значительно короче и задержки характерны лишь для некоторых районов ее ареала (Карпенко, 1998).

Например, в литоральной зоне Карагинского залива молодь горбуши встречается обычно вместе с кетой в течение относительно короткого, по сравнению с другими регионами, периода. Стайки только что скатившейся молоди обитают на литорали в течение 3–7 дней, лишь в некоторых эстуариях они задерживаются на 10–15 дней. Вероятно, одна из причин быстрой миграции от берега заключается в серебристой окраске, хорошо заметной хищникам в мутных прибрежных водах. В открытых частях небольших бухт и заливов горбуша держится около одного месяца, образуя стайки, состоящие из 15–20 или 100 и более одноразмерных особей (Карпенко, 1998).

Пищевой спектр молоди горбуши в прибрежных водах Камчатки отличается значительным разнообразием, которое обусловлено как процессом роста и сменой стадий обитания, так и межгодовой и сезонной изменчивостью состояния кормовой базы. В пище ее обнаружено более 60 видов и групп животных (Карпенко, 1998).

В открытых водах бухт и заливов в пище молоди горбуши встречено более 40 видов пресноводных, солоноватоводных и морских животных. В этот период ее основной пищей являются ракообразные неритического комплекса *Acartia clausi*, *Pseudocalanus minutus*, *Oithona sumilis*, *Tortanus discaudatus*, *Centropages mcmurrici* и другие. Одновременно в пище появляются представители океанического комплекса *Calanus*

plumchrus, *Parathemisto japonica*, *Oikopleura* sp., *Parasagitta* sp., эвфаузииды, личинки крабов. Однако по отдельным годам здесь могут наблюдаться значительные различия в спектрах питания, когда могут доминировать отдельные группы кормовых организмов (Карпенко, 1998).

У откочевывающей в открытые воды Берингова моря молоди горбуши пищевой спектр сужается, а накормленность начинает падать (50–150‰). Трудно определить предпочитаемые кормовые объекты молоди. Горбуша питается как мелкими животными *Podon leuckarti*, *Calanus plumchrus* и личинками *Chionocetes opilio*, так и относительно крупными эвфаузиидами, молодью песчанки и минтая.

Следует подчеркнуть, что пищевая активность молоди горбуши в процессе откочевки в море возрастает, достигая максимума в период освоения ею кормовых ресурсов морских вод в первой половине августа. В этот период отмечаются наиболее высокая накормленность молоди и самый широкий пищевой спектр. К нему же приурочен наиболее высокий темп роста рыб (Карпенко, 1998).

Горбуша западного побережья Камчатки в период весенне-летнего нагула на восток доходит до 180°. Она распределяется в довольно узком широтном диапазоне: северная граница нагула основной массы популяции приходится на 47–48° с. ш., южная — 42–43° с. ш. (Бирман, 1985; Атлас распространения, 2002).

Горбуша северо-восточного побережья Камчатки в период весенне-летнего нагула на восток доходит до 160° з. д. Северная граница нагула основной массы популяции приходится на 56–57° с. ш., южная — 42–43° с. ш. (Бирман, 1985; Атлас распространения, 2002).

Немногочисленная горбуша Юго-Восточной Камчатки, к которой принадлежит популяция р. Камчатка, в период весенне-летнего нагула доходит на восток до 170° з. д. Северная граница нагула приходится на 55–56° с. ш., южная — 43–44° с. ш. (Атлас распространения, 2002).

По данным Л.Д. Андриевской (1998), основной пищей сеголетков горбуши в юго-западной части Берингова моря являются эвфаузииды и гипериды. В годы нагула многочисленных поколений горбуши пищевой спектр сеголетков расширяется за счет таких второстепенных кормовых объектов как копеподы.

Сеголетки горбуши поколений четных лет обеспечены пищей лучше, чем нечетных: величина суточных рационов в четные годы составляет в среднем 4.15 г, в нечетные — 3.17 г. В течение периода наблюдений (август–сентябрь) темп увеличения массы тела сеголетков горбуши составляет в среднем 0.86 г/сутки. В поколениях четных лет он выше — 0.96 г/сутки, чем в нечетных — 0.83 г/сутки. В результате горбуша четных поколений покидает юго-западную часть Берингова моря более крупной, чем нечетных поколений (соответственно, 79.3 и 69.8 г) (Андриевская, 1998).

Дифференциация горбуши в море, в отличие от других тихоокеанских лососей, таких как нерка, кета, затруднена. В связи с коротким жизненным циклом у нее отсутствует на чешуе пресноводная зона, весьма слабо проявляются морфологические различия отдельных стад, менее развит хоминг, ее стада занимают большую область распространения в море (Грачев, 1983; Иванков, 1993).

Тем не менее в последнее время методом дискриминантного анализа показано некоторое морфологическое разнообразие структуры чешуи у этого вида лососей (Антонов, Балуева, 2000). Выделены популяционные группировки северо-восточного побережья Камчатки, магаданского побережья Охотского моря; островов Сахалин, Итуруп и Хоккайдо. Соотношение этих группировок соответствует численности поколений горбуши.

Зараженность паразитами. По данным И.В. Кармановой (1991), паразитофауна половозрелой камчатской горбуши включает следующие виды: *Zschokkella orientalis*, *Leptotheca krogiusi*, *Gyrodactylus strelkovi*, *Eubothrium crassum*, *Diphyllobothrium* sp., *Nybelinia surmenicola*, *Pelechnibothrium speciosum*, *Scolex pleuronectis*, *Vucephalopsis gracilescens*, *Hemiurus levinseni*, *Brachyphallus crenatus*, *Genarchopsis muellery*, *Lecuihaster gibbosus*, *Syncoelium filiferum*, *Philonema oncorhynchi*, *Cucullanus truttae*, *Anisakis* sp., *Contracaecum aducum*, *Corinosoma semerme*, *Bolbosoma caenoforme*, *Lepeophtheirus salmonis*.

Промысел. Как уже было отмечено выше, у горбуши р. Камчатка более многочисленны поколения нечетных лет. Статистика вылова горбуши усть-камчатскими предприятиями имеется с 1934 г. и по настоящее время (рис. 112; табл. 16 — Приложение). Исторический максимум вылова горбуши р. Камчатка приходится на 1997 г., когда было добыто 1546.7 т этого вида. В другие годы высокие выловы горбуши максимально находились на уровне 500–900 тонн.

Вылов горбуши р. Камчатка в последние 1990–2004 гг., по данным промысловой статистики, в нечетные годы составляет 36.8–1546.7 тонн, в четные годы — 0.5–30.0 тонн (табл. 16 — Приложение). Более подробно данные представлены в разделах 6.3, 6.5, посвященных промыслу и динамике численности запасов рыб бассейна р. Камчатка.

5.8.2.2. КЕТА

Oncorhynchus keta (Walbaum, 1792)

Характерные признаки. Жировой плавник имеется. Спинной плавник короткий, менее 17 лучей. Боковая линия полная. Тело покрыто плотной чешуей. Жаберных тычинок 19–25 (меньше по сравнению с горбу-

шей и неркой), жаберных лучей 12–15. Чешуя по сравнению с горбушей более крупная (125–150 чешуй в боковой линии). Хвостовой стебель толще и выше (по сравнению с неркой). В море кета окрашена в серебристый тон, в реке — буровато-желтая с темно-лиловыми или темно-малиновыми полосами. К началу нереста тело, небо, язык, основания жаберных дуг становятся черными. Зубы увеличиваются, мясо становится дряблым и беловатым (Берг, 1948; Лебедев и др., 1969). Исчерпывающе полное описание кеты приведено в работе И.А. Черешнева и др. (2002).

Распространение. Ареал кеты — наиболее обширный среди остальных видов тихоокеанских лососей (Берг, 1948; Смирнов, 1975; Salo, 1991; Черешнев и др., 2002). В Азии по арктическому побережью она встречается к западу от Берингова пролива до р. Лена, а по арктическому побережью Аляски — к востоку до р. Маккензи. По тихоокеанскому побережью Азии кета заходит в реки от Берингова пролива на севере до северных рек о-ва Кюсю на юге. В Северной Америке она нерестится от Берингова пролива до рек залива Монтерей в Калифорнии (Берг, 1948; Sano, 1966; Смирнов, 1975; Salo, 1991; Черешнев и др., 2002; Quinn, 2005).

В прибрежье и реках арктического побережья Азии кета встречается практически в ничтожных количествах. Небольшие популяции размножаются в водоемах южной части Чукотского полуострова. Крупное стадо кеты воспроизводится в бассейне р. Анадырь. Далее к югу она повсеместно встречается в водоемах Камчатки. Также практически сплошной ареал распространения характерен для кеты в северной части Охотского моря, где наибольшей численности она достигает в охотской группе рек. Самое крупное стадо кеты в Азии в прошлом воспроизводилось в бассейне р. Амур. Кета в массе нерестится в реках о-ва Сахалин и Курильских островов (Кузнецов, 1928; Правдин, 1940; Берг, 1948, 1953; Clemens, Wilby, 1961; Sano, 1966; Леванидов, 1969; Куликова, 1970; Клоков, 1975; Смирнов, 1975; Бирман, 1985; Гриценко и др., 1987; Николаева, 1988; Волобуев, 1994; Черешнев, 1996; Макоедов и др., 2000; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Каев, 2003; и др.).

Образ жизни. Кета, как и другие виды рода *Oncorhynchus*, моноциклическая рыба. Вид представлен только проходной формой, по численности стоит на втором (после горбуши) месте, расселился шире других представителей своего рода. Кета относится к тихоокеанским лососям с коротким пресноводным периодом жизни. Период нагула ее мальков в реках длится обычно не более 3 месяцев. Скат их в море происходит весной–летом этого же года (Семко, 1939, 1954; Леванидов, 1964а; Николаева, 1968; Рухлов, 1969; Костарев, 1970; Клоков, 1973; Смирнов, 1975; Рослый, 1975; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Карпенко, Николаева, 1989; Salo, 1991; Заварина, 1993; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Каев, 2003; Quinn, 2005; и др.). Но в редких случаях, из-за позднего выклева, физиологической неподготовленности и отсутствия побудительных обстоятельств (водность рек, фотопериод и др.), как и в некоторых крупных реках Аляски (Meritt, Raymond, 1983), возможна зимовка молоди кеты в отдельных реках севера-востока России (Волобуев, 1983, 1984; Штундук, 1987; Черешнев и др., 2002).

Кета достигает половой зрелости и идет на нерест, главным образом, в возрасте 0.3 и 0.4. На юге ареала небольшая часть созревает в возрасте 0.1, при максимальном в более северных регионах — 0.6 (Sano, 1959; Смирнов, 1975; Salo, 1991; Заварина, 2003).

По азиатскому побережью кета заходит в реки с конца мая – начала июня и до конца сентября – октября и даже до конца декабря (Кузнецов, 1928; Берг, 1948, 1953; Бирман, 1952, 1956; Смирнов, 1975; Николаева, Овчинников, 1988; Salo, 1991; Заварина, 1995; Николаева и др., 1995; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002; и др.).

Нерестится кета в реках и ключах, в крайне ограниченном количестве — в озерах в местах выходов грунтовых вод (Кузнецов, 1928; Леванидов, 1969; Смирнов, 1975; Остроумов, 1975а; и др.).

Существует заметная приуроченность кеты отдельных регионов воспроизводства к определенным районам в Тихом океане во время ее морского нагула (Бирман, 1985; Атлас распределения, 2002; Кловач, 2002, 2003; Zavarina et al., 2004).

Для кеты в пределах ареала в ряде случаев известны сезонные расы, выделяемые прежде всего по срокам миграции на нерест и срокам нереста, а только во вторую очередь — по некоторым биологическим характеристикам: ранняя (летняя) и поздняя (осенняя) (Солдатов, 1912; Кузнецов, 1928; Бирман, 1952; Берг, 1953; Бирман, 1956; Остроумов, 1975а; Смирнов, 1975; Волобуев, 1983, 1986; Бирман, 1985; Гриценко и др., 1987; Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1994, 1995а; Николаева и др., 1995; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Кловач, 2002, 2003; и др.). В некоторых районах у кеты помимо ранней (летней) сезонной расы выделяют раннюю (весеннюю) расу (Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1994, 1995а; и др.).

Основоположником изучения популяционной структуры кеты был Л.С. Берг (1953), который в бассейне р. Амур описал раннюю (летнюю) и позднюю (осеннюю) сезонные расы этого вида, различающиеся сроками нерестового хода, сроками и местами нереста, размерами тела и плодовитостью. В изучении дифференциации сезонных рас много сделал И.Б. Бирман (1952). Как справедливо указывает О.Ф. Гриценко с соавторами (1987), с момента описания Л.С. Бергом сезонных рас кеты, размножающейся в бассейне р. Амур, многие исследователи, изучающие кету, отождествляют выделенные ими популяции с той или иной сезонной расой.

В бассейне р. Амур ранее количественно преобладала ранняя кета. В суровые зимы 1911–1914 гг. ее численность катастрофически снизилась, и до сих пор ее запасы находятся в депрессивном состоянии (Никольский, 1956; Смирнов, 1975; Бирман, 1985).

В результате кета р. Амур уже почти столетие имеет сравнительно малочисленную раннюю форму (нерест с конца июля до начала сентября) и значительно более многочисленную позднюю (нерест с середины сентября по середину декабря). Если особи первой поднимаются по реке до 600 км, то поздней — более чем на 2000 км (Берг, 1948; Смирнов, 1975). В одном и том же притоке нерестилища поздней кеты располагаются выше. Ранняя кета созревает несколько скорее поздней и дружнее: главным образом, в возрасте 0.3, иногда — 0.2, тогда как у поздней кеты значительный удельный вес занимают рыбы возраста 0.3 и 0.4 при максимальном возрасте 0.6. Развитие эмбрионов ранней кеты происходит в подрусловом потоке, к которому примешаны грунтовые воды, а развитие эмбрионов поздней — в грунтовых водах (Леванидов, 1968, 1969; Смирнов, 1975).

На Сахалине кета представлена ранней (нерест с конца июля по середину сентября) и поздней (нерест с конца сентября по декабрь включительно) формами, аналогичными амурским. Это представляется вполне закономерным (Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002), так как реки Сахалина являются остатками системы Палеоамура (Линдберг, 1972).

Нерест охотоморской кеты происходит с июля по ноябрь включительно, в некоторых случаях до января (Волобуев, 1984). Ранняя кета этого региона нерестится в июле–августе (Волобуев, Кузицин, 1988; Волобуев и др., 1992); а поздняя — в сентябре–ноябре и даже в январе (Волобуев, 1984; Волобуев, Рогатных, 1997).

Популяция кеты р. Анадырь, напротив, экологически однородна (нерест начинается во второй декаде августа и заканчивается в ноябре и даже, вероятно, в январе), хотя в течение лета в динамике хода ее мигрантов обычно наблюдаются 2–3 пика, которые в некоторые годы слабо выражены (Агапов, 1941; Волобуев, Никулин, 1970; Штундук, 1982; Путивкин, 1999; Черешнев и др., 2002).

В североамериканских реках ход кеты не имеет такого четкого разграничения по сезонам, как во многих азиатских реках. В подавляющем числе популяций кеты Северной Америки нерест происходит преимущественно осенью (Clemens, Wilby, 1961). Выделяется только кета р. Юкон, в которую рыбы заходят рано, т. к. в конце июля ход заканчивается, но здесь рыбы поднимаются на большие расстояния (Gilbert, 1924, цит. по: Смирнов, 1975).

Кета занимает нерестилища двух принципиально отличных типов. Одни располагаются в реках и омываются подрусловым потоком с некоторой примесью грунтовых вод поверхностного залегания. В этих случаях термический и гидрохимический режимы нерестовых бугров находятся в тесной зависимости от степени охлаждения вод, чем объясняются затухание икрометания при осеннем похолодании и высокая гибель потомства в суровые зимы. Нерестилища другого типа располагаются в разного рода водоемах на местах выходов грунтовых вод. Эти воды беднее кислородом, содержат много свободной углекислоты, имеют слабую кислую реакцию. Их режим стабильнее, не стоит в прямой связи с колебаниями температуры воздуха и речной воды, и на подобных участках нерест может происходить в разные сезоны, в том числе глубокой осенью и зимой. Нерестилища первого типа свойственны ранней, а второго — поздней кете р. Амур, а также рек Приморья, Сахалина и Хоккайдо (Смирнов, 1975).

Необходимо подчеркнуть, что кета, размножающаяся в один и тот же сезон, в разных регионах образует качественно своеобразные формы. Например, ранняя (летняя) камчатская кета избирает нерестилища, снабжаемые грунтовыми водами, и, следовательно, по экологии развития аналогична не ранней (летней), а поздней (осенней) амурской кете (Смирнов, 1975).

В целом, все имеющиеся в настоящее время данные свидетельствуют об исключительно большом экологическом и морфобиологическом разнообразии этого вида по азиатскому побережью (Леванидов, 1969; Гриценко и др., 1987; Salo, 1991; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; и др.).

Кета р. Камчатка

Стадо кеты р. Камчатка — самое крупное на п-ве Камчатка. В бассейне этой реки стабильно воспроизводится 40–50% этого вида всего восточного побережья полуострова.

Изученность. С.П. Крашенинников (1755, цит. по: Крашенинников, 1994) и Г.В. Стеллер (1774, цит. по: Стеллер, 1999) в своих трудах отмечали кету, подчеркивая, что русские ее называют «кета», а ительмены — «кайко».

Сведения о биологии и экологии кеты в бассейне р. Камчатка, а также из других водоемов полуострова, представлены в ряде работ (Николаева, 1968; Куликова, Николаева, 1972а, б; Николаева, 1974, 1975, 1978, 1980, 1983а, 1983б, 1986, 1987, 1988; Николаева, Овчинников, 1988; Карпенко, Николаева, 1989; Николаева, Заварина, 1991; Заварина, 1993, 1995а-с; Николаева и др., 1995; Заварина, 1997; Карпенко, 1998; Заварина, 1999; Zavarina, 2001; Заварина, 2003; и др.).

Имеются сведения об особенностях экологии и распределении азиатских стад кеты в прибрежных морских водах полуострова (Бирман, 1985; Карпенко, 1998; Заварина, 2000а).

Изучение структуры чешуи кеты п-ва Камчатка из морских и береговых уловов показало, что она идентифицируется по выбранным чешуйным критериям (Николаева, Максименков, 1980; Николаева, 1983а; Николаева, Семенец, 1983; Николаева, 1988; Заварина, 1998; Zavarina, Sinyakov, 1999; Antonov, Zavarina, 2001; Zavarina et al., 2004).

Анализ структуры чешуи позволил установить встречаемость кеты р. Камчатка во всех скоплениях у восточного побережья Камчатки (Zavarina et al., 2004).

Популяционная структура. Как пишут исследователи (Николаева, Овчинников, 1988), внутривидовая структура кеты, воспроизводящейся на п-ве Камчатка, достаточно сложна. Кроме ранней (летней) кеты, называемой «хайко», составляющей основу промысла, здесь в небольшом количестве встречаются рыбы еще двух сезонных форм — ранней (весенней) и поздней (осенней) (Кузнецов, 1928; Правдин, 1940; Абрамов, 1948; Берг, 1948; Берг, 1964; Николаева, Овчинников, 1988; Токранов, 2004а). Некоторые ученые (Кузнецов, 1928; Николаева, Овчинников, 1988; Токранов, 2004а) обе эти формы называют «монако» (весеннее «монако», осеннее «монако»), а некоторые позднюю форму называют «манок» (Абрамов, 1948; Бирман, 1964). Эти сезонные формы кеты долгое время мало привлекали исследователей.

Основываясь на анализе сроков хода и некоторых качественных показателях производителей, И.Б. Бирман (1964) выделил позднюю кету также в реках южной части полуострова (на север до рек Большая и Камчатка). Автор подчеркивал, что на юге полуострова в отдельные годы улов поздней кеты достигает 13% вылова и она более многочисленна на юго-западном побережье. Этот автор полагал, что данную кету следует отнести к осенней форме под названием «манок».

Как уже неоднократно отмечали выше, главной отличительной особенностью сезонных рас у лососей считают сроки анадромной миграции на нерест и сроки нереста. Описание биологических параметров носит уже вторичный характер, так как рыб для таких анализов всегда отбирают прежде всего исходя из сроков поимки и существующего предположения о принадлежности их к той или иной сезонной расе (Берг, 1948; Бирман, 1952; Берг, 1953; Бирман, 1956; Остроумов, 1975а; Смирнов, 1975; Вронский, 1979; Иванков и др., 1984; Бирман, 1985; Зорбиди, 1990а; Бугаев, 1995; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Кловач, 2002, 2003; и др.).

Кета, воспроизводящаяся в бассейне р. Камчатка, представлена тремя сезонными расами (Николаева, 1988; Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995а; Николаева и др., 1995): ранней (весенней) из бассейна солоноватоводного оз. Нерпичье, ранней (летней) и поздней (осенней). Учитывая, что в бассейне р. Камчатка существует две формы ранней кеты, при изложении материалов использовано двойное определение: ранняя (весенняя) и ранняя (летняя). Такой подход однозначно характеризует принадлежность к определенной расе и не нарушает принятый в настоящей работе принцип подразделения всех лососей р. Камчатка на две темпоральные формы: раннюю и позднюю, как это рекомендовал А.Г. Остроумов (1975а).

Ход ранней (весенней) кеты р. Камчатка наблюдается в июне, нерест — в июле. По данным А.Г. Остроумова (1975а), размножается она главным образом в притоках оз. Нерпичье (реки Халница, Тарховая, Култучная и др.). В 1950–1960-х годах отмечался нерест ранней (весенней) кеты в самом озере (Николаева, Овчинников, 1988).

Основу промысла кеты р. Камчатка составляют рыбы ранней (летней) сезонной расы, которые нерестятся в среднем и верхнем ее течениях. Собственно ранняя (весенняя) кета и поздняя (осенняя) немногочисленны и малоизучены. Поздняя воспроизводится в бассейне оз. Ушковское и верховьях р. Камчатка. Ранняя (весенняя) кета оз. Нерпичье в отдельные годы в общем улове кеты составляет 2–3% (Заварина, 1995а).

По данным Е.Т. Николаевой (1988) и наблюдениям сотрудников КамчатНИРО, нерестовый ход ранней (летней) кеты р. Камчатка начинается в начале июля, пик его приходится на третью декаду июля – середину августа, а заканчивается в первой половине сентября. Начало ее нереста приходится на конец августа, пик нереста — на конец сентября, а конец — на начало октября.

Можно полагать, что нерестовый ход поздней кеты р. Камчатка начинается в середине сентября, а заканчивается в первой половине октября. По данным наблюдений сотрудников Севвострыбвода, начало нереста поздней кеты оз. Ушковское приходится на конец сентября – начало октября, а пик нереста — на конец октября; его окончание — на середину – конец ноября.

По данным исследователей (Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995а; Николаева и др., 1995), ранняя (весенняя) кета р. Камчатка обладает меньшими размерами тела, замедленным темпом роста, меньшей плодовитостью и отличается структурой чешуи в сравнении с особями ранней (летней) формы.

На основании морфометрии самок в III–IV стадии зрелости, было установлено, что ранняя (весенняя) кета оз. Нерпичье достоверно отличается от ранней (летней) из остальной части бассейна р. Камчатка по 16 пластическим и 5 меристическим признакам (Заварина, 1995а).

Созревание и анадромная миграция. В р. Камчатка кета начинает заходить в начале июня. В начале третьей декады этого месяца уловы кеты снижаются в связи с окончанием хода ранней (весенней) расы. В конце первой декады июля начинается ход ранней (летней) кеты, который имеет наибольшую интенсивность в конце июля – первой половине августа, заканчивается в начале сентября. Поздняя кета идет на нерест в сентябре, но в устье реки половозрелые рыбы этой расы встречаются до середины октября (Николаева, 1988; наши наблюдения).

Кета р. Камчатка в массе созревает в возрасте 0.3 и 0.4, реже встречается в возрасте 0.2 и 0.5 (Николаева, 1988; Николаева, Заварина, 1991; Заварина, 1995а; Zavarina, 2001).

Поскольку специального контроля за нерестовым ходом всех видов лососей не существует, суждение о его динамике строится только на основе анализа данных промысловой статистики. Но следует иметь в виду, что динамика хода и промысла — это не всегда одно и то же, так как в некоторые периоды лов лососей прекращается органами рыбоохраны с целью дополнительного пропуска рыб на нерестилища.

Исходя из многолетней статистики, за путину ставные невода в Камчатском заливе вылавливали порядка 30–70 (в среднем — 50)%, а 30–70 (в среднем — 50)% добывали специализированным сетным промыслом преимущественно в нижнем течении р. Камчатка. В июне ранняя (весенняя) кета добывается в качестве прилова к ранней нерке. В июле ход и промысел ранней (летней) кеты совпадают с промыслом поздней нерки, а в августе — с ходом и промыслом кижуча. Начиная с середины 1990-х годов и по настоящее время, в связи с ориентацией промысла на добычу преимущественно ставными неводами в Камчатском заливе, доля добычи кеты ставными неводами несколько возросла (табл. 13 — Приложение).

На рис. 31 представлена динамика вылова кеты р. Камчатка в некоторые годы. Для характеристики динамики вылова (рис. 31) специально выбрали годы с высокой (2000–2002 гг.) и низкой (1995–1997 гг.) численностью кеты и привели их в одном масштабе, что в межгодовом аспекте более показательнее. Как видно из материалов, промысел кеты данной реки базируется в основном на вылове ранней (летней) сезонной расы и прекращается к началу хода поздней сезонной расы в середине сентября (в связи с ее малочисленностью). В случае, если бы поздняя кета, а также поздний кижуч имели достаточно высокую численность, промысел этих видов плавными сетями в реке мог бы продолжаться и в более дальние сроки (до середины октября). Позже начинается шугоход.

В табл. 13 (Приложение) представлена динамика вылова кеты р. Камчатка за период 1992–2002 гг. (за 1998–1999 гг. данные отсутствуют) в относительных величинах по пятидневкам.

Кета заходит в реку в основном в III–III–IV стадии зрелости (в разные периоды средние коэффициенты зрелости самцов из промысловых уловов составляли 5.42–6.15, самок — 9.81–11.72%).

Структура стада

Главным объектом настоящего исследования служит ранняя (летняя) сезонная раса кеты р. Камчатка, являющаяся основой промысла и по которой имеются многолетняя характеристика биологических показателей рыб и наиболее полные данные о численности выловленных и пропущенных на нерестилища особей.

По данным исследователей (Николаева, 1988; Заварина, 1995с; Zavarina, 2001), изменения численности кеты отражаются на ее биологических показателях: возрастном составе, длине и массе тела, плодовитости и других характеристиках.

Возрастная структура. Материалы о возрастном составе кеты р. Камчатка приведены в ряде работ (Николаева, 1988; Николаева, Заварина, 1991; Заварина, 1995а; Zavarina, 2001).

Как и в случае с другими видами лососей (чавыча, нерка, кижуч), в данной работе имеющийся возрастной состав кеты этой реки за 1957–2002 гг. (табл. 43) был рассмотрен по пятилетиям и по отдельным более продолжительным периодам (1957–1976, 1977–1984, 1985–1991 и 1992–2002 гг.), соответствующим различиям в многолетней дислокации дрейфтерного промысла лососей в море и особенностям синхронной и асинхронной динамики численности доминантных поколений горбуши на Западной и Восточной Камчатке. Обоснование выделения вышеназванных периодов приведено в главе «Материал и методы исследований».

Из табл. 43 видно, что у кеты р. Камчатка всего существует 5 возрастных групп. Основу составляют две — 0.3 и 0.4. При анализе по пятилетним периодам обращает на себя внимание, что в 1957–1980 гг. в

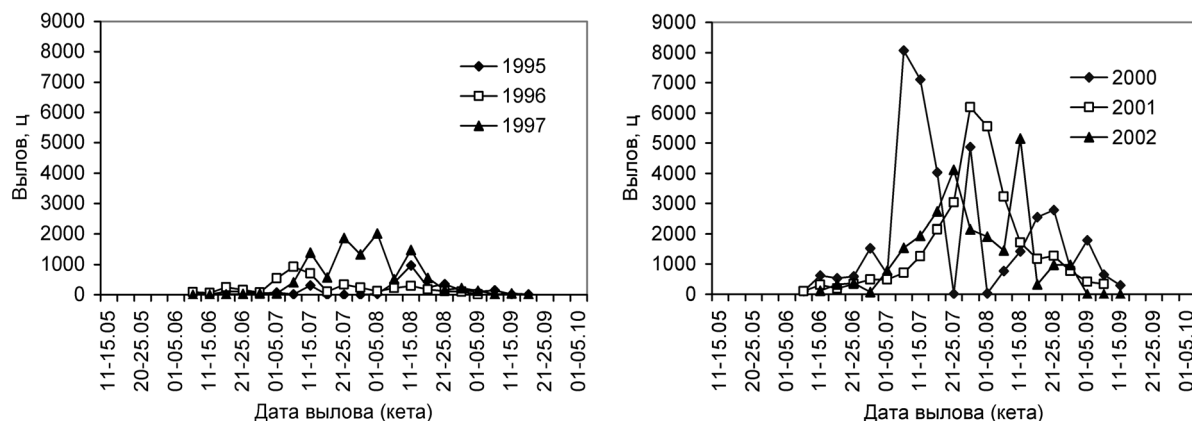


Рис. 31. Динамика вылова кеты р. Камчатка в годы ее низкой (1995–1997 гг.) и высокой численности (2000–2002 гг.), ц.

уловах значительно преобладали особи возраста 0.3 (в сравнении с 0.4), а в 1981–2000 гг. встречаемость рыб этих двух групп становится более соизмерима и даже, в отдельные периоды, в уловах преобладали особи возраста 0.4 (табл. 43).

Анализируя данные табл. 43 не по пятилетиям, а по более длительным периодам, можно отметить, что возрастной состав половозрелой кеты р. Камчатка в целом по периодам 1957–1976, 1977–1984, 1985–1991 и 1992–2002 гг. претерпевает значительные изменения, а имеющиеся различия носят вполне закономерный характер.

Прежде всего обращает на себя внимание, что во всех случаях от периода 1957–1976 гг. к 1992–2002 гг. происходит последовательное уменьшение встречаемости в уловах особей возраста 0.3 и последовательное увеличение — 0.5 (табл. 43).

Начиная с 1977–1984 гг., по сравнению с предыдущими 1957–1976 гг., происходит увеличение доли особей возраста 0.4, которое в 1985–1991 гг. несколько понижается. Но, тем не менее, встречаемость рыб возраста 0.4 сохраняется на довольно высоком уровне. В 1992–2002 гг. доля особей этой возрастной группы достигает максимума — 49.5% (по сравнению с 25.4% в 1957–1976 гг.). В 1992–2002 гг. в уловах начинают появляться рыбы возраста 0.6, прежде отсутствующие (табл. 43).

Таблица 43. Возрастная структура половозрелой ранней (летней) кеты р. Камчатка из промысловых уловов в 1957–2002 гг., %

Годы	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	Число рыб*
1957–1960	4.0	68.7	26.1	1.2	–	2021
1961–1965	1.3	67.8	29.7	1.2	–	2219
1966–1970	4.9	70.3	24.6	0.2	–	2445
1971–1975	2.8	73.0	24.1	0.1	–	1371
1976–1980	1.7	68.2	29.8	0.3	–	2281
1981–1985	0.6	47.7	50.2	1.5	–	2802
1986–1990	3.7	54.5	40.0	1.8	–	3473
1991–1995	1.2	38.7	56.7	3.4	–	3006
1996–2000	1.1	49.4	42.6	6.9	+	4033
2001–2002	0.1	39.1	48.4	12.3	0.1	1658
1957–1976	3.2	70.9	25.4	0.5	–	8156
1977–1984	1.0	54.7	43.6	0.7	–	4393
1985–1991	3.0	53.4	41.3	2.3	–	4485
1992–2002	0.9	43.1	49.5	6.5	+	8275

Примечание. + — менее 0.1%. * — общее число рыб в пробах за период исследований.

В целом, материалы табл. 43 свидетельствуют об увеличении общего среднего возраста стада кеты р. Камчатка, то есть о прогрессирующем «старении» стада. Последнее, вероятнее всего, связано с экологическими последствиями крупномасштабного искусственного разведения кеты Японией (Гриценко и др., 2001; Zavarina, 2001; Кловач, 2002, 2003).

Можно предполагать, что дислокация и объемы дрейферного промысла лососей в море в какой-то мере, также как у чавычи и нерки, влияли на возрастные характеристики рыб, мигрирующих в р. Камчатка (табл. 43). Но не исключено, что это может быть связано и с результатами крупномасштабного разведения кеты в Японии.

В пользу предположения о влиянии дислокации дрейферного промысла в море на возрастные характеристики кеты р. Камчатка (табл. 43) свидетельствует то, что подразделение всего материала за 1957–2002 гг. по периодам различной дислокации дрейферного промысла носит более закономерный и направленный характер изменчивости возрастного состава, чем при подразделении только по пятилетним периодам.

Длина и масса тела. Как видно из табл. 44–45, при сравнении по пятилетиям средние длина и масса тела самцов и самок кеты р. Камчатка в названные периоды не имеют однонаправленных закономерных изменений.

При сравнении по периодам различной дислокации дрейферного промысла и особенностям синхронной и асинхронной динамики численности доминантных поколений горбуши на Западной и Восточной Камчатке, видно, что у кеты р. Камчатка так же, как и по пятилетним периодам, не прослеживается закономерных изменений в характеристиках рыб ни по длине, ни по массе тела (табл. 44–45).

В табл. 46 приведены данные о длине и массе тела кеты р. Камчатка второстепенных возрастных групп — 0.2 и 0.5 — по пятилетним и периодам различной дислокации дрейферного промысла лососей в море и синхронной и асинхронной динамики численности доминантных поколений горбуши на Западной и Восточной Камчатке. Как и в предыдущих случаях для особей основных возрастных групп (табл. 44–45), здесь однозначно не прослеживается закономерных изменений в характеристиках рыб.

Рис. 32 иллюстрирует межгодовые изменения длины и массы тела ранней (летней) кеты р. Камчатка в 1957–2002 гг., материалы его несколько дополняют выводы, сделанные при анализе табл. 45–46. Как видно из рис. 32, для кеты этой реки характерны, порой значительные, межгодовые колебания длины и массы тела, но все они носят непредсказуемый характер. Говорить о каких-то устойчивых временных трендах (или циклах) изменений длины и массы тела производителей кеты по отдельным периодам, из-за значительных их межгодовых колебаний и еще короткого ряда наблюдений, пока преждевременно.

Обращает на себя внимание (рис. 32), что с начала 1990-х годов межгодовые колебания массы тела кеты значительно снизились по сравнению с предыдущим периодом (по длине тела это не прослеживается). Не исключено, что снижение межгодовой амплитуды массы тела рыб в последний период (рис. 32) может быть следствием перемещения дрифтерного промысла в зону РФ, где селективный промысел вылавливает половозрелых рыб преимущественно азиатского происхождения. Но возможны и другие причины.

Коэффициенты зрелости. По данным Е. Т. Николаевой (1974), значения коэффициентов зрелости гонад кеты р. Камчатка в многолетнем плане весьма устойчивы. Относительно низкие значения этого показателя для рыб стада объясняются большой удаленностью ее основных нерестилищ от устья реки.

Материалы о коэффициентах зрелости половозрелой кеты р. Камчатка имеются начиная с 1958 г. и по настоящее время (табл. 47–48). При анализе по пятилетиям, значения коэффициентов зрелости не показывают закономерных изменений за весь период исследований.

При анализе по более длительным периодам (табл. 47–48), можно отметить, что в 1958–1976 гг. средние значения коэффициентов зрелости (за исключением одного случая — 0.2, табл. 48), как у самцов, так и у самок, были несколько ниже, чем в 1977–1984, 1985–1991 и 1992–2001 гг.

Плодовитость. По сравнению с другими видами лососей, плодовитость кеты довольно низка и превосходит лишь таковую горбуши (Смирнов, 1975).

Таблица 44. Длина тела самцов и самок половозрелой ранней (летней) кеты р. Камчатка наиболее многочисленных возрастных групп из промысловых уловов в 1957–2002 гг., см

Годы	0.3		0.4		Все возрасты	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1957–1960	64.57	61.80	66.40	64.03	64.95	62.05
1961–1965	64.08	60.22	66.12	63.18	64.02	61.26
1966–1970	65.27	62.43	67.57	65.13	65.44	63.08
1971–1975	65.86	62.40	69.16	65.50	66.36	63.28
1976–1980	67.6	64.43	71.35	66.85	67.90	64.92
1981–1985	66.18	63.80	68.42	64.58	67.62	64.18
1986–1990	65.48	62.86	69.44	64.82	67.48	64.04
1991–1995	64.34	61.30	67.38	63.50	66.42	62.52
1996–2000	67.16	63.76	70.34	66.28	68.58	65.08
2001–2002	65.90	62.95	66.95	63.35	66.75	63.40
1958–1976	64.95	61.67	67.35	64.44	65.11	62.40
1977–1984	66.44	63.87	70.05	65.75	68.33	64.94
1985–1991	65.66	62.83	68.56	64.29	67.19	63.63
1992–2002	66.08	62.85	68.81	64.91	67.56	63.99

Таблица 45. Масса тела самцов и самок половозрелой ранней (летней) кеты р. Камчатка наиболее многочисленных возрастных групп из промысловых уловов в 1957–2002 гг., кг

Годы	0.3		0.4		Все возрасты	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1957–1960	3.86	3.29	4.20	3.47	3.85	3.23
1961–1965	3.63	3.01	4.00	3.37	3.78	3.22
1966–1970	4.11	3.50	4.52	3.93	4.16	3.61
1971–1975	4.07	3.42	4.65	3.92	4.17	3.54
1976–1980	4.01	3.40	4.75	3.91	4.17	3.55
1981–1985	3.57	3.08	4.17	3.37	3.87	3.23
1986–1990	3.42	2.81	4.11	3.14	3.77	3.06
1991–1995	3.20	2.91	3.85	3.05	3.63	2.94
1996–2000	3.38	2.94	3.85	3.18	3.71	3.08
2001–2002	3.89	3.29	4.06	3.61	4.05	3.35
1957–1976	3.91	3.29	4.35	3.68	3.99	3.41
1977–1984	3.81	3.28	4.49	3.67	4.12	3.45
1985–1991	3.38	2.80	3.99	3.14	3.71	3.03
1992–2002	3.41	3.00	3.90	3.21	3.74	3.08

Таблица 46. Длина и масса тела половозрелой ранней (летней) кеты р. Камчатка второстепенных возрастных групп из промысловых уловов в 1957–2002 гг.

Годы	Длина тела, см				Масса тела, кг			
	0.2		0.5		0.2		0.5	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1957–1960	58.30	56.75	–	–	3.05	2.69	–	–
1961–1965	57.23	54.85	67.57	62.77	2.63	2.27	4.15	3.29
1966–1970	59.03	56.67	71.70	66.10	2.94	2.58	5.83	4.21
1971–1975	59.63	60.55	–	61.00	3.21	3.16	–	3.00
1976–1980	62.40	59.80	69.00	65.00	2.96	2.77	4.30	3.60
1981–1985	60.16	60.23	71.5	68.15	2.75	2.44	4.51	3.91
1986–1990	61.42	61.95	70.92	66.73	2.65	2.13	4.48	3.57
1991–1995	58.92	58.93	70.30	66.97	2.63	2.51	4.33	3.47
1996–2000	62.05	61.50	71.40	66.75	2.60	2.53	3.95	3.22
2001–2002	58.00	57.00	69.00	64.90	2.45	2.25	4.40	3.53
1957–1976	58.61	57.76	68.60	63.47	2.96	2.75	4.57	3.51
1977–1984	61.01	59.82	72.20	67.07	2.88	2.68	4.62	3.88
1985–1991	60.96	60.03	70.41	66.87	2.59	2.21	4.35	3.57
1992–2002	60.39	60.44	70.74	66.63	2.59	2.53	4.19	3.37

Примечание. Средняя длина (масса) тела самок кеты возраста 0.6 в 1999–2002 гг. — 65.57 см (3.49 кг).

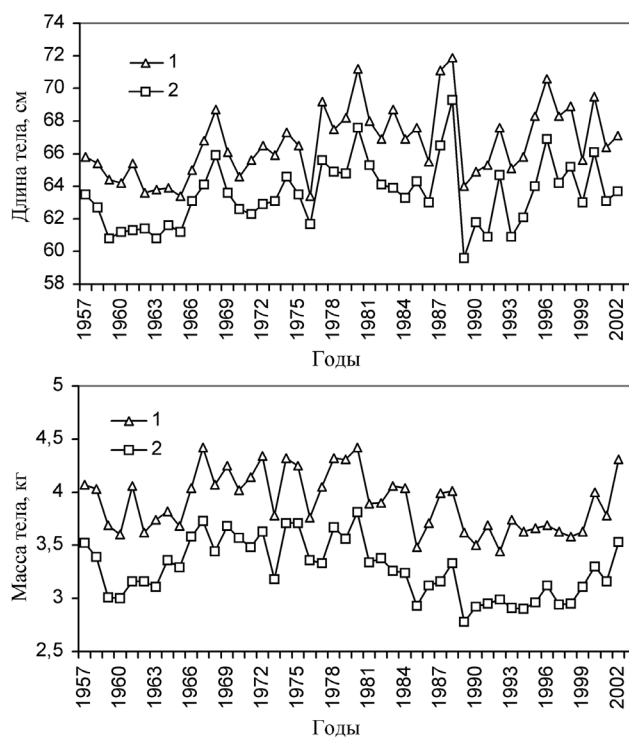


Рис. 32. Длина и масса тела самцов (1) и самок (2) кеты р. Камчатка из промысловых уловов в 1957–2002 гг. (объединенные данные по всем возрастным группам).

Абсолютная плодовитость отдельных стад камчатской кеты значительно трансгрессирует. Но в целом, восточнокамчатская кета плодовитее по сравнению с рыбами из рек западного побережья (Куликова, Николаева, 1972; Николаева, 1974).

Модальная величина вариационного ряда индивидуальной абсолютной плодовитости кеты западного побережья смещена влево и равна 2400 шт. икринок, восточного — вправо и равна 2800 шт. икринок (Николаева, 1974).

Исчерпывающий анализ плодовитости кеты рек Камчатка и Большая и некоторых других был проведен Е.Т. Николаевой (1974), а впоследствии Л.О. Завариной (1995b, 1997, 1998; Zavarina, 2001).

У кеты р. Камчатка в прошлом отмечали явное преобладание самок. В 1939–1946 гг. они составляли в среднем 57.8%. В конце 1950-х – начале 1960-х годов в соотношении полов отмечается равновесие, которое нарушилось, начиная с 1966 г., и в дальнейшем существовал дефицит самок. С 1986 г. в соотношении полов у кеты р. Камчатка наблюдаются значительные отклонения от обычного 1:1 в сторону увеличения численности самцов. В последние годы образовался постоянный дефицит самок всех возрастов в нерестовых подходах.

Таблица 47. Коэффициенты зрелости самцов и самок половозрелой ранней (летней) кеты р. Камчатка наиболее многочисленных возрастных групп из промысловых уловов в 1958–2002 гг., %

Годы	0.3		0.4		Все возрасты	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1958–1960	5.28	10.55	5.00	10.35	5.19	10.59
1961–1965	5.71	9.78	5.34	9.63	5.59	9.71
1966–1970	5.33	10.13	6.05	10.07	5.39	10.06
1971–1975	5.50	9.57	5.32	9.53	5.45	9.59
1976–1980	5.54	9.73	5.20	9.53	5.47	9.73
1981–1985	6.06	11.16	5.84	11.43	5.89	11.25
1986–1990	6.34	12.16	6.43	12.08	6.34	12.02
1991–1995	5.98	11.68	6.20	11.63	6.11	11.69
1996–2000	5.49	11.10	5.90	10.78	5.52	10.84
2001–2002	5.69	10.37	4.95	9.94	5.46	10.05
1958–1976	5.46	9.85	5.44	9.67	5.42	9.81
1977–1984	5.85	10.72	5.62	10.86	5.74	10.75
1985–1991	6.18	11.78	6.15	11.77	6.15	11.72
1992–2002	5.74	11.18	5.79	10.97	5.77	11.02

Таблица 48. Коэффициенты зрелости половозрелой ранней (летней) кеты р. Камчатка второстепенных возрастных групп из промысловых уловов в 1957–2002 гг., %

Годы	0.2		0.5	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1958–1960	4.38	12.94	5.22	11.15
1961–1965	5.73	9.55	5.08	9.35
1966–1970	5.86	9.73	5.59	10.41
1971–1975	5.80	9.93	–	9.67
1976–1980	6.28	10.63	7.47	–
1981–1985	6.69	11.52	5.31	10.60
1986–1990	5.56	11.49	5.51	10.34
1991–1995	5.52	12.25	6.20	11.02
1996–2000	4.88	10.35	5.90	10.18
2001–2002	4.26	8.44	4.93	9.69
1957–1976	5.43	9.91	5.26	9.58
1977–1984	6.97	11.59	6.18	10.47
1985–1991	5.54	11.28	5.51	11.17
1992–2002	5.09	10.88	5.84	9.97

Подобное изменение половой структуры не может не сказываться отрицательно на воспроизводстве и запасах кеты (Заварина, 1995b).

По имеющимся данным (Заварина, 1995b), индивидуальная абсолютная плодовитость кеты р. Камчатка колеблется в пределах от 800 до 5400 икринок, тогда как Е.Т. Николаева (1974, 1975) указывала на более широкие пределы колебаний (700–7900 шт.). Причем, по мнению этого автора, средние показатели находились в пределах 2400–3000 шт. и испытывали меньшие колебания. Дисперсия абсолютной плодовитости кеты камчатских стад в 1970-е годы (Николаева, 1974) и в настоящее время (Заварина, 1995b, 1997) практически одинакова.

Е.Т. Николаева (1974) показала, что особи кеты р. Камчатка в возрасте 3+ плодовитее по сравнению с рыбами в возрасте 4+. По более поздним данным, в отдельные годы (1986, 1987, 1996–1998 гг.) абсолютная плодовитость кеты р. Камчатка в возрасте 3+ и 4+ была практически одинаковой. В целом, изменения плодовитости кеты не связаны с межгодовыми изменениями возрастной структуры (Заварина, 1995a).

Абсолютная плодовитость кеты отдельных камчатских стад обоих побережий изменяется в широтном направлении. В частности, плодовитость восточнокамчатских стад кеты имеет тенденцию к увеличению с юга на север (Николаева, 1974; наблюдения Л.О. Завариной). Напротив, кета южных районов западнокамчатского побережья несколько более плодовита, нежели рыбы, воспроизводящиеся в его более северных районах (Николаева, 1974). По данным Ж.Х. Зорбиди (1974), аналогичная закономерность наблюдается у камчатского кижуча.

Среди кеты из рек Большая, Ича, Камчатка и Авьяваям, наиболее высокими показателями массы тела обладает кета р. Камчатка; это же в равной мере свойственно и основным возрастным группам (0.3 и 0.4) рыб данного стада. Наряду с этим, внутри каждой конкретной популяции камчатской кеты прослеживается прямая зависимость абсолютной плодовитости от длины и массы тела рыб (Николаева, 1974).

Медленно растущие рыбы в большинстве случаев менее плодовиты. Однако величина плодовитости в значительной мере определяется темпом роста рыб лишь в год нереста ($r = 0.940$ для возраста 0.3, $P < 0.01$;

$r = 0.830 - 0.4$, $P < 0.01$) и несколько меньше в год, предшествующий нересту (для обеих возрастных групп 0.3 и 0.4 — $r = 0.590$, $P < 0.05$) (Николаева, 1974).

У кеты р. Амур абсолютная плодовитость особей имеет связь с длительностью пребывания молоди в пресной воде (Рослий, 1967). О степени задержки молоди кеты в пресной воде судят по наличию или отсутствию на чешуе рыб зоны склеритов со сближенными межсклеритными расстояниями, именуемых «мальковым кольцом». У кеты из р. Камчатка мальковое кольцо ежегодно бывает у 90% зрелых рыб, а из р. Большая — лишь у 10%. Безотносительно к тому, что плодовитость вообще не зависит от темпа роста рыб на первом году жизни, как уже упоминали ранее, абсолютная плодовитость восточнокамчатской кеты выше, чем особей большерецкого стада (Николаева, 1974).

У особей разного возраста кеты р. Камчатка в большинстве своем средняя абсолютная плодовитость различается не достоверно. Средняя абсолютная и популяционная плодовитость у отдельных стад камчатской кеты не стабильна по годам. Так, средняя плодовитость западнокамчатской кеты в отдельные годы может достигать уровня плодовитости восточнокамчатских стад и наоборот, хотя столь значительные вариации крайне редки (Николаева, 1974).

Особь кеты, пойманная в приустьевых пространствах рек и непосредственно на нерестилищах, существенно различаются степенью зрелости гонад и практически не отличаются абсолютной плодовитостью. Следовательно, таковую, наблюдаемую в предустьевых пространствах рек, можно условно принять в качестве «конечной» (Николаева, 1974).

Несомненно, большой интерес представлял бы анализ плодовитости и численности камчатской кеты. Но для кеты р. Камчатка динамика численности не оказывает значительного влияния на величину абсолютной плодовитости рыб. В количественном выражении межгодовая связь плодовитости и относительной численности рыб очень слабая и недостоверная ($r = 0.190$, $P > 0.05$). Следовательно, подъем численности популяций камчатской кеты может быть достигнут только за счет абсолютного увеличения количества производителей на нерестилищах (Николаева, 1974), либо устойчивых изменений условий выживания.

Как видно из табл. 49, при анализе по пятилетиям и по периодам дислокации дрейферного промысла в море и особенностям синхронной и асинхронной динамики численности доминантных поколений горбуши на Западной и Восточной Камчатке, абсолютная плодовитость кеты р. Камчатка не обнаруживает однозначных однонаправленных закономерных изменений за весь период исследований с 1961 по 2002 гг. Но в 1985–1991 и 1992–2002 гг., которые соответствуют по классификации исследователей (Bugayev, 2001, 2002; Бугаев, Дубынин, 2002) периоду асинхронной динамики численности доминантных поколений горбуши Западной и Восточной Камчатки, плодовитость, исключая второстепенную возрастную группу 0.2, во всех случаях значительно ниже, чем в 1961–1976 и 1977–1984 гг., относящихся к периоду синхронной динамики численности горбуши. Наиболее низкая плодовитость, исключая 0.2, отмечена в 1992–2002 гг. (табл. 49).

Уменьшение плодовитости кеты р. Камчатка в 1991–2000 гг., по сравнению с 1981–1990 гг., отмечали и ранее (Zavagina, 2001).

Не исключено, что наиболее низкая плодовитость в 1992–2002 гг. (табл. 49), в известной мере, связана и с перемещением дрейферного промысла в экономическую зону РФ, где, как и у нерки, рабочие сети вылавливают наиболее крупных половозрелых особей кеты, в подавляющем большинстве азиатского происхождения. О наличии положительной корреляции между массой тела и плодовитостью кеты р. Камчатка уже было сказано ранее (Николаева, 1974).

Встречаемость самок у кеты р. Камчатка, при расчете по всем возрастам и в старших возрастных группах 0.4 и 0.5, в периоды 1985–1991 и 1992–2002 гг. несколько ниже, чем в 1957–1976 и 1977–1984 гг. (табл. 50).

Таблица 49. Абсолютная плодовитость самок половозрелой ранней (летней) кеты р. Камчатка из промысловых уловов в 1961–2002 гг., шт. икринок

Годы	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	Все возрасты
1961–1965	2196	2789	2777	2754	–	2783
1966–1970	2114	2711	2839	3479	–	2968
1971–1975	2858	3161	3299	–	–	3202
1976–1980	2370	2304	2456	3341	–	2919
1981–1985	1451	2844	3037	3374	–	2909
1986–1990	2424	2457	2625	2753	–	2556
1991–1995	2590	2279	2410	2605	–	2349
1996–2000	2259	2332	2241	2169	–	2280
2001–2002	1648	2622	2618	2835	2017	2639
1961–1976	2456	2879	2957	2995	–	2957
1977–1984	2171	2955	3130	3501	–	3010
1985–1991	2121	2404	2578	2831	–	2502
1992–2002	2667	2351	2363	2379	2017	2359

Как известно (Леванидов, 1965), размеры икринок у кеты р. Амур являются величиной постоянной и не меняются при колебаниях уровня запасов и размера рыб.

По данным Е.Т. Николаевой (1974), средняя масса икринки, при практически сходной ее изменчивости, у кеты из р. Камчатка ниже, чем у кеты из р. Большая. Разность высокодостоверна и сохраняется даже у рыб с одинаковыми коэффициентами зрелости гонад. Покатная молодь кеты из р. Камчатка с нерассосавшимся желточным мешком и перешедшая на внешнее питание, мельче по сравнению с молодь из р. Большая. Весьма возможно, что смертность мальков, находящаяся, как известно, в обратной зависимости от их размеров, у кеты р. Камчатка выше, чем особей р. Большая, что частично может компенсироваться ее несколько более высокой плодовитостью (Николаева, 1974).

Таблица 50. Встречаемость самок половозрелой ранней (летней) кеты р. Камчатка в промысловых уловах в 1957–2002 гг., %

Годы	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	Все возрасты
1957–1976	27.6	47.7	50.8	68.7	–	48.5
1977–1984	26.3	40.9	46.5	52.4	–	43.5
1985–1991	37.8	35.8	40.2	35.3	–	37.4
1992–2002	26.4	42.8	43.3	37.4	100	42.7

Сравнительные качественные показатели половозрелых рыб ранней (весенней) и ранней (летней) кеты.

Как можно видеть из табл. 51, относительная встречаемость особей возраста 0.4 у ранней (весенней) кеты в 1990–1991 гг. была выше, чем у ранней (летней) кеты. В 1992 г. встречаемость основных возрастных групп 0.3 и 0.4 была почти одинакова у ранней (весенней) и ранней (летней) рас кеты. В целом, имеющиеся материалы о возрастной структуре двух рас ранней кеты пока не позволяют говорить о каких-то устойчивых различиях (Заварина, 1995а).

В табл. 52 приведен возрастной состав поздней кеты из лимнокрена оз. Ушковское. Имеющиеся материалы также пока не позволяют говорить о какой-то специфике возрастной структуры поздней кеты, по сравнению с таковой ранней (весенней) и ранней (летней) рас (табл. 51).

В табл. 53–54 приведены данные по длине и массе тела поздней кеты оз. Ушковское в 1996–2002 гг. в период нереста. Коэффициенты зрелости самок в период нереста в 1996–2002 гг. в возрастной группе 0.3 составляли 12.64–19.10 (в среднем — 17.20)%, возраста 0.4 — 16.56–19.02 (в среднем — 17.56)%.

По данным Л.О. Завариной (1995а), в эстуарной зоне чешуи кеты р. Камчатка насчитывается от 5 до 16 склеритов. Ранняя (весенняя) и ранняя (летняя) кета достоверно различаются по числу склеритов в эстуарной зоне как в возрасте 0.3, так и в возрасте 0.4; у первой их больше. Четырехлетки (возраст 0.3) разных форм кеты различаются по количеству склеритов на втором, пятилетки (возраст 0.4) — на пятом году жизни, больше их у ранней (летней) кеты.

В среднем у ранней (весенней) кеты в возрасте 0.3 в эстуарной зоне на чешуе наблюдается 10.36, 0.4 — 11.25 склеритов; у ранней (летней) — 7.12 и 6.75 склеритов, соответственно. К концу первого года закладываются 25–26 склеритов. В последующие годы формируются на втором году 16 у ранней (весенней) и 17–18 склеритов у ранней (летней); на третьем — 11–12 и 10–11, соответственно; на четвертом — 6–7 и 7–9; на пятом — 4 у ранней (весенней) и 7 склеритов у ранней (летней) кеты (Заварина, 1995а).

Биологические показатели ранней (весенней) кеты р. Камчатка приведены в табл. 55. В связи с тем, что рыб этой расы отлавливали у нерестовых притоков бассейна оз. Нерпичье, сравнение длины и массы тела особей, а также коэффициентов зрелости рыб (табл. 55) с таковыми показателями ранней (летней) нерки р. Камчатка из промысловых уловов (табл. 44–48) будет некорректным, и его не проводили. Сравнение же плодовитости показывает, что ранняя (весенняя) кета (табл. 55) имеет несколько меньшую плодовитость, чем ранняя (летняя) (табл. 49).

Результаты обратного расчисления темпа роста двух форм ранней кеты р. Камчатка приведены в табл. 56, данные которой свидетельствуют, что ранняя (весенняя) кета обладает заметно более низким темпом роста, чем ранняя (летняя).

Таблица 51. Возрастной состав ранней кеты р. Камчатка в 1990–1992 гг. (по: Заварина, 1995а), %

Год	Сезонная раса	Возрастные группы				Число рыб
		0.2	0.3	0.4	0.5	
1990	Ранняя (весенняя)	–	10.0	90.0	–	90
	Ранняя летняя)	0.7	37.7	61.4	0.2	462
1991	Ранняя (весенняя)	1.0	25.0	71.0	3.0	96
	Ранняя (летняя)	2.4	44.8	48.3	4.5	422
1992	Ранняя (весенняя)	1.1	58.2	40.7	–	90
	Ранняя (летняя)	2.1	40.3	56.3	1.3	450

Примечание. Ранняя (весенняя) кета — рыбы из оз. Нерпичье, ранняя (летняя) — рыбы из промысловых уловов, взятых на Усть-Камчатском РКЗ.

В табл. 56 приведены средние результаты обратного расчисления темпа роста длины тела двух рас кеты. В табл. 57 показаны средние приросты. Наиболее достоверные различия выявлены у четырехлеток (возраст — 0.3) по темпу роста на втором–четвертом годах жизни и по величине средних приростов — на втором и четвертом годах (табл. 56–57).

По данным исследователей (Николаева, Овчинников, 1988), ранняя (весенняя) кета обладает большим числом пилорических придатков, меньшими размерами тела (не более 60 см) и замедленным темпом роста, а также меньшими плодовитостью, числом чешуй в боковой линии, высотой хвостового стебля и антедорсальным расстоянием.

Таблица 52. Возрастной состав поздней кеты лимнокрена оз. Ушковское в 1996–2002 гг., %

Год	Сезонная раса	Возрастные группы				Число рыб
		0.2	0.3	0.4	0.5	
1996	Поздняя	–	70.7	24.4	4.9	41
1997	Поздняя	–	95.5	4.5	–	44
1998	Поздняя	–	36.8	63.2	–	19
1999	–	–	–	–	–	–
2000	Поздняя	–	30.0	70.0	–	10
2001	Поздняя	4.7	64.3	26.2	4.8	42
2002	Поздняя	–	76.0	24.0	–	50

Таблица 53. Длина тела самцов и самок поздней кеты лимнокрена оз. Ушковское по отдельным возрастным группам в 1996–2002 гг., см

Год	0.2		0.3		0.4		0.5	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1996	–	–	70.5	62.5	74.1	62.0	79.3	–
1997	–	–	69.2	62.5	71.5	–	–	–
1998	–	–	71.5	62.1	70.7	62.8	–	–
1999	–	–	–	–	–	–	–	–
2000	–	–	72.0	67.0	78.0	71.4	–	–
2001	61.2	–	69.9	64.9	72.0	67.3	72.5	–
2002	–	–	73.3	67.8	74.1	68.6	–	–

Таблица 54. Масса тела самцов и самок поздней кеты лимнокрена оз. Ушковское по отдельным возрастным группам в 1996–2002 гг., кг

Год	0.2		0.3		0.4		0.5	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
1996	–	–	4.58	2.90	4.88	2.56	–	–
1997	–	–	4.23	3.21	4.63	–	–	–
1998	–	–	4.55	2.89	4.41	2.84	–	–
1999	–	–	–	–	–	–	–	–
2000	–	–	4.98	3.48	5.24	4.68	–	–
2001	2.97	–	4.70	3.68	5.25	4.24	5.81	–
2002	–	–	5.34	4.33	5.76	4.31	–	–

Таблица 55. Некоторые биологические показатели ранней (весенней) кеты р. Камчатка (пойманы в бассейне оз. Нерпичье у нерестовых притоков) в 1990–1992 гг. (по: Заварина, 1995а)

Год	Возраст	Пол	Длина тела, см	Масса тела, кг	Плодовитость, шт. икр.	Коэффициент зрелости	Число рыб
1990	0.4	Самцы	64.46	3.78	–	3.89	58
	0.4	Самки	63.94	2.93	2190	16.75	32
1991	0.3	Самцы	62.47	2.68	–	7.19	15
	0.3	Самки	57.11	2.00	1760	15.73	10
	0.4	Самцы	67.41	3.44	–	6.15	44
1992	0.4	Самки	62.30	2.59	2090	17.45	27
	0.3	Самцы	58.72	2.31	–	6.65	23
	0.3	Самки	59.80	2.27	2000	19.52	30
	0.4	Самцы	65.82	3.01	–	5.33	14
	0.4	Самки	62.09	2.53	1850	17.92	23

Как показали исследования в бассейне р. Камчатка (Заварина, 1995а), рост особей кеты в течение первого года жизни ничем существенно не отличается у рыб раннего и более позднего сроков нереста. В последующие годы ранняя (летняя) кета опережает в росте рыб ранней (весенней) расы, и в дальнейшем это преимущество у нее сохраняется. В год нерестовой миграции разница достигает в среднем 2.8–4.6 см. Подобный характер роста отмечен у амурской поздней кеты (Бирман, 1968) и позднего кижуча (Зорбиди, 1990а), которые не отличаются от ранней расы по темпу роста на первом году жизни, но в последующие годы он заметно ускоряется. По мнению Ж.Х. Зорбиди (1990а), существующие различия между расами по средней длине рыб определяются главным образом ростом в год нерестовой миграции.

Таблица 56. Темп роста ранней (весенней) и ранней (летней) кеты р. Камчатка по данным 1990–1992 гг. (по: Заварина, 1995а)

Год роста	Ранняя (весенняя) раса		Ранняя (летняя) раса	
	0.3	0.4	0.3	0.4
I	28.92	28.91	29.01	29.57
II	43.97	43.21	46.32	45.12
III	53.67	53.18	56.58	54.29
IV	59.98	60.99	64.58	61.44
V	–	65.53	–	68.33

Таблица 57. Средние годовые приросты ранней (весенней) и ранней (летней) кеты р. Камчатка по данным 1990–1992 гг. (по: Заварина, 1995а)

Год роста	Ранняя (весенняя) раса		Ранняя (летняя) раса	
	0.3	0.4	0.3	0.4
I	28.92	28.91	29.01	29.57
II	15.05	14.17	17.32	15.55
III	9.71	9.62	10.37	9.16
IV	6.31	7.84	7.99	7.15
V	–	4.72	–	6.90

Нерестилища кеты. По данным А.Г. Остроумова (1995), площадь нерестилищ кеты в бассейне р. Камчатка составляет 445 210–596 508 га, в том числе ранней (весенней и летней) расы — около 408 255–539 610 га и поздней (осенней) — 36 955–56 898 га.

В бассейне р. Камчатка нерестилища кеты могут располагаться в основном русле, протоках, ключах, лимнокренах и группируются в два типа стаций: участки с выходами напорных грунтовых вод, где размножается 60–70% всей кеты, и участки, грунт которых омывается водами подруслового потока (Леман, 1992). Кета выбирает для нереста места с глубиной 60–100 см и, как правило, ближе к берегам, где есть тень (Кузнецов, 1928).

Нерестилища, расположенные на выходе грунтовых вод, характеризуются тем, что для них свойственен избыточный напор воды в грунте и термические аномалии — летом они холодные, зимой теплые, по сравнению с поверхностным потоком, осенью и весной временно наблюдается изотермия. Температура в грунте в среднем равна 3–5°C. Содержание кислорода пониженное, вплоть до 1.1 мг/л (Леман, 1988).

Основное русло р. Камчатка. Выше пос. Пушино, где р. Камчатка течет одним руслом, кета нерестится редко. Нерестовые участки располагаются у берегов в непосредственной близости от уреза воды. На каждом нерестилище обыкновенно насчитывается по 2–6 шт. лососей, очень редко по 20–40 шт. На всем протяжении реки, где главное русло зачастую по водности, скорости течения, глубине, ширине и извилистости сравнительно мало отличается от ближайших к нему проток (район пос. Пушино – пос. Шаромы), кета нерестится у берегов и в средней части русла группами по 5–50 и даже 50–100 шт.

На нерестилищах, расположенных на выходах вод подруслового потока, размножается до 30–40% производителей. Гидростатический напор в грунте положительный. Суточные изменения температуры в грунте отсутствуют, а сезонные — ярко выражены; знак температурного градиента летом дважды в сутки меняется: утром температура в грунте выше, вечером — ниже температуры воды в реке. Кислородные условия на нерестилищах этого типа разнообразны, от 1 до 10 мг/л (Леман, 1988).

В бассейне р. Камчатка нерестилища кеты могут располагаться в основном русле реки, основных руслах притоков 1-го, 2-го и т. д. порядков, впадающих в р. Камчатка и озера (Остроумов, 1975а).

Основные русла притоков 1-го, 2-го и т. д. порядков, впадающих в р. Камчатка и озера. В р. Камчатка кета поднимается в самые верховья рек и нерестится в притоках 1–6-го порядков. Из всего количества кеты, заходящей в реки Камчатской области, 80–90% нерестится в притоках 1–2-го порядков. Относительно много кеты бывает в некоторых притоках 3-го порядка. В притоках 4-го порядка — мало, 5–6-го — ничтожно мало. Плот-

ное сосредоточение кеты на нерестилищах (подобно тому, что наблюдается у нерки) отмечается редко. Почти никогда и нигде в главных руслах рек-притоков не бывает, чтобы нерестящаяся кета, подобно нерке, занимала хотя бы небольшую часть русла по всей ширине (исключение — протоки ключевого типа).

В притоки, обладающие широкой сетью протоков (р. Андриановка), заходит много нерки и кеты. В притоках, для которых характерно преобладание нерестилищ «чисто речного типа» (малое число небольших протоков, недалеко отстоящих от главного русла, или их отсутствие), может размножаться очень много нерки и чавычи, но мало кеты (реки Двухюрточная, Половинная, Крюки).

Из всего количества кеты, заходящей в р. Камчатку — главную кетовую реку области (в 1957–1971 гг. нерестилось от 75 до 1300 тыс. шт.), 70–80% размножались в притоках: от нескольких десятков штук до 100 и более тысяч штук в каждом из них.

Рассматривая нерестилища кеты в притоках озер, следует отметить, что из всех озер на Камчатском полуострове наибольшее количество кеты размножается в притоках оз. Нерпичье (до 30–50 тыс. шт.). А.Г. Остроумов (1975а) отмечал на нерестилищах оз. Нерпичье, что там, где много кеты, мало нерки, и наоборот. В оз. Азабачье кета заходит в очень небольших количествах в самый крупный приток озера — р. Бушуева, где ее численность в отдельные годы доходит до нескольких сотен штук.

Совместные нерестилища кеты и нерки. Характеристика совместных нерестилищ нерки и кеты в бассейне р. Камчатка представлена в разделе 5.8.2.5 «Нерка».

Сроки нереста. Нерест ранней (весенней) кеты в бассейне оз. Нерпичье начинается с конца июля, становится массовым в августе и заканчивается в начале сентября. Размножение ранней (летней) кеты из бассейна р. Камчатка начинается с начала августа, становится массовым в середине сентября и заканчивается в начале октября. Нерест поздней кеты в бассейне лимнокрена оз. Ушковское начинается в конце сентября, становится массовым в середине октября и заканчивается в середине ноября.

Размножение. Нерестовые бугры кеты занимают, по И.И. Кузнецову (1928), участки размером 239×171 см, 134×98 см, а величина очищаемых рыбами индивидуальных площадок на дне водоемов достигает 245×300 см, 210×192 см. Обычной плотностью заполнения речных нерестилищ кетой следует признать такую, при которой на пару рыб-производителей приходится 2.0–3.0 м² площади дна водоема. У кеты, как и у нерки, оптимум может быть и иным: 1.5–2.0 м².

По данным Ф.Н. Рухлова (1969а, 1969б), на Сахалине нормальной плотностью заполнения нерестилищ поздней (осенней) кетой считают 120 производителей на 100 м² нерестовой площади. По проведенным замерам 235 нерестовых бугров, средний размер не превышал 1.6 м².

В нижнем и среднем течениях большинства рек и их притоков на основных нерестилищах кеты преобладают галечно-песчаный и песчано-галечные грунты, иногда с отдельными крупными камнями. В верховьях притоков кета нерестится среди очень крупных камней и валунов, подбирая у берега небольшие участки с галечно-гравийно-песчаным грунтом.

Брачные игры лососей, процесс закапывания икры описывали многие авторы (Кузнецов, 1928; Семко, 1954; Смирнов, 1975; Salo, 1991; и др.). На избранном участке самка останавливается у дна головой против течения, поворачивается на бок и производит хвостом энергичные волнообразные движения, перемещаясь вперед. Мощные удары хвоста поднимают со дна ил, песок, мелкие камни. Течение реки способствует сносу поднятого со дна материала. Однако выбивание ям и устройство нерестовых бугров успешно осуществляется лососями и при отсутствии течения. Когда образуется ямка значительной величины, в нее вместе с самкой заходит самец (иногда два или три самца). Около нерестящихся самок держится несколько самцов. Самка и чаще самый крупный самец останавливаются рядом, сближаются, опускают хвосты ко дну и по их телу проходят волны конвульсионных движений, которые способствуют выметыванию икры и молока. Икру, политую молоками, самки тут же начинают закрывать грунтом, действуя как и при устройстве ямки. Ранняя (летняя) кета выметывает икру двумя, чаще тремя порциями, каждая из которых в общем нерестовом бугре располагается таким образом, что омывается свежей водой. Рассредоточение икры повышает шансы на выживание потомства. Закладывается она на значительную глубину: в рыхлом грунте до 30–40, даже 50 см, в твердом — ближе к поверхности (Смирнов, 1975).

Икрометание обычно совершается ночью, реже в сумерки и днем. Процесс откладки икры длится в 50% случаев 3–5 суток, но может совершиться и за сутки или растянуться на неделю. Гибель самок после икрометания чаще наступает через 9–14 суток (Кузнецов, 1928; Смирнов, 1975; Salo, 1991).

По данным Н.А. Чебанова (1979, 1983), в условиях преобладания на нерестилищах самцов, что на нерестилищах бассейна р. Камчатка в настоящее время является обычным явлением, самки кеты не могут играть ведущей роли в выборе партнера для нереста. Такая роль принадлежит самцам. Видимо, это объясняется значительной агрессивностью последних в столкновениях за право лидерства, большим количеством миграций по нерестовой территории, полигамностью и др. Ни разу не наблюдалось, чтобы лидирующий в семей-

ной группе самец был отвергнут самкой, а на его место выбирался другой. Лидирующий самец покидал самку сам, по-видимому, оплодотворив предварительно часть ее икры.

Мелкие самцы по сравнению с крупными отличаются меньшей агрессивностью и активностью, совершают большее количество миграций по нерестилищу (преимущественно неактивных), гибнут несколько позже и имеют при этом большее недоиспользование половых продуктов (Чебанов, 1979; Salo, 1991).

Вся или большая часть выметываемой самкой за весь период нереста икры оплодотворяется крупными самцами (одним или несколькими). Мелкие самцы могут оплодотворять одну (реже две) последнюю порцию, и то, если большинство крупных к этому времени уже погибло или находилось в ослабленном состоянии. Преобладание самцов у кеты приводит к тому, что подбор производителей близких размеров при составлении ими нерестовых пар наблюдается только среди среднеразмерных и крупных рыб. С уменьшением же размеров самок размеры самцов-лидеров и самцов-сателлитов, напротив, увеличиваются (Чебанов, 1979).

Для самок кеты отмечен консерватизм в отношении однажды выбранных ими участков нереста. Значительные перемещения их с этих участков происходят редко. В эксперименте продолжительность жизни самцов кеты на нерестилище была меньше, чем самок, в среднем на 3 суток. Если самки гибли позже, то вполне вероятно, что и способность к нересту они сохраняли дольше мелких самцов. Среди самцов более мелкие жили на нерестилище дольше, чем более крупные (Чебанов, 1979, 1983).

Отмечено (Чебанов, 1979), что роль самцов разных размеров на нерестилище в условиях значительного преобладания их над самками неодинакова. Крупные, более агрессивные самцы занимают обычно лидирующее положение в семейных группах и участвуют в нересте в первую очередь, оплодотворяя большую часть выметанной икры. По мнению этого же автора, эффективный нерест имеет место в условиях преобладания самцов (до трех на одну самку) (Чебанов, 1983).

Как считает Л.О. Заварина (персональное сообщение), дефицит самок в нерестовых подходах отрицательно сказывается на воспроизводстве и запасах кеты. Наиболее эффективный нерест, по мнению этого автора, складывается при соотношении полов 1:1 или близкого к этому.

В теле отнерестившихся самок, как правило, остаются единичные икринки, и их количество редко превышает 1.0–1.5% плодовитости. Со времени работ И.И. Кузнецова (1928) известен также высокий процент оплодотворения икры. Иначе дело обстоит с потерями во время нереста. В бассейне р. Амур они составляют 21–31% (Леванидов, 1954), на Камчатке достигают 68% (Семко, 1954), на Сахалине — 75% (Рухлов, 1969а) от средней плодовитости. Основные факторы смертности — промерзание, обсыхание в маловодные годы, заиление и снижение проточности гнезд. Условия развития поздней кеты стабильнее (Смирнов, 1975).

Икра в гнездах ранней (летней) амурской и сахалинской кеты в основном омывается подрусловым потоком, обновляющимся за счет поступления в него русловой воды. Отмечается небольшая примесь грунтовых вод поверхностного залегания (Леванидов, 1969). На нерестилищах ранней (летней) охотоморской кеты не обнаружено выходов грунтовых вод, икра инкубируется в подрусловом потоке (Волобуев, Кузицин, 1988; Волобуев и др., 1992). Камчатская ранняя (летняя) кета тяготеет к выходам грунтовых вод. Скорость течения на ее нерестилищах составляет 0.12–0.33 м/сек. В воде речных нерестилищ содержится кислорода 8–9 мг/л (около 70% насыщения), свободной углекислоты — 5.80–13.75 (в среднем — 7–9) мг/л, рН колеблется от 6.4 до 6.9 (Крохин, Крогиус, 1937с; Смирнов, 1975).

По данным В.Н. Базаркина (1990), на нерестилищах р. Тарховая (бассейн оз. Нерпичье) отмечена мелкая галька диаметром 2.0–2.5 см. Величина мутности была оптимальной и составляла 0–20 мг/л. Икра закладывалась на глубину 30–40 см. В нерестовых буграх температура воды была несколько ниже (на 0.6–0.8°C), чем на поверхности, в то время как на соседних участках, не используемых для нереста, она была одинакова. Содержание кислорода в нерестовых буграх в среднем равнялось 8.7 мг/л. Скорость течения 0.30 м/сек, рН изменялась от 7.0 до 8.5, что несколько выше, чем на нерестилищах в бассейне р. Большая (Крохин, Крогиус, 1937с; Смирнов, 1975).

В ключе Карымайском (бассейн р. Большая) количество молоди, выходящей из гнезд, в разные годы составляло 1.2–4.8% от количества икры. Хищники, которых здесь много, уничтожали от 1.6 до 68% вышедшей из гнезда молоди. В итоге на одну нерестящуюся самку кеты из ключа мигрировало 20.5–106.0 (в среднем за 7 лет — 53.8) шт. сеголетков (Семко, 1954). В дальнейшем эта величина еще более снизилась и за 19 лет составила в среднем 40 сеголетков (Леванидов, 1969; Смирнов, 1975). Количество мигрантов в процентах к средней плодовитости (коэффициент ската) — величина весьма изменчивая. В ключе Карымайском пределы колебаний составили 0.68–4.2% (в среднем — 2.3) (Смирнов, 1975).

Основными факторами смертности икры на нерестилищах являются обсыхание нерестовых бугров в маловодный период года, а также истощение подземного запаса грунтовых вод в зимнее время, что определяется сезонными изменениями уровней рек, температурой воздуха и высотой снежного покрова (Николаева, 1980; Леман, 1988, 1992). Кроме того, у данного вида лососей на эмбрионально-личиночном этапе развития

жизнестойкость потомства от категории крупных производителей выше, чем от рыб среднего размера (Чебанов, 1984).

Развитие икры кеты после оплодотворения подробно описано в работе А.И. Смирнова (1975).

Пресноводный период. В начале личиночного периода развивающиеся особи кеты приобретают способность добывать и переваривать пищу. Кета при наличии доступных кормовых объектов и подходящей температуре переходит на внешнее питание при большом остатке желтка, достигающем почти половины его величины во время вылупления. Поэтому у личинок длительное время сохраняется смешанное эндо- и экзогенное питание. В природе кета начинает добывать пищу — детрит, диатомовые водоросли, циклопов, изредка мелких личинок хирономид — находясь еще в грунте. Возможность начала питания в гнездах связана с обилием кормовых организмов в грунте (Смирнов, 1975; Salo, 1991).

К концу пребывания в гнездах светобоязнь и положительная тактильная реакция личинок ослабевают. Постепенно они приближаются к поверхности. Первые выходы из гнезд совершаются ночью, а днем личинки снова прячутся под камнями. Выйдя из грунта, личинки поднимаются к поверхности воды, заглатывают пузырьки воздуха и заполняют ими плавательный пузырь. После этого они приобретают способность устойчиво удерживаться в толще воды. Первое время личинки остаются в районе нерестилищ, скапливаются в мелководных прибрежных участках со слабым течением, часто поросших высшей растительностью. Их пища состоит из представителей фауны зарослей, обрастаний камней, обитателей грунта; планктонные организмы потребляются редко. Личинки держатся стайно (Смирнов, 1975).

Личинка кеты превращается в малька при достижении длины 38–40 мм (Дислер, 1954; Смирнов, 1975), а чешуя начинает закладываться при длине 27–40 мм (Sano, 1959). Формирование чешуи у молоди камчатской кеты происходит с хвостовой части тела при длине рыб 39–43 мм (Николаева, 1972а).

В конце мая – июне в верховьях р. Камчатка начинается скат молоди кеты из притоков в основное русло реки, которая, мигрируя вниз по течению реки, заходит на кратковременный нагул в мелкие пойменные озера бассейна р. Камчатка. Скат сеголетков кеты из притоков р. Камчатка, где располагается значительное количество нерестилищ этого вида, происходит в темное время суток. Сроки его в разных частях бассейна р. Камчатка довольно сходны, что, вероятно, является следствием ската этого вида в возрасте сеголетков.

По данным Н.И. Виленской и Н.Б. Маркевича (устное сообщение), 8 августа 2001 г. в русле р. Андриановка (590 км от устья р. Камчатка) была поймана молодь кеты с размерами тела 44.5–56.5 мм и массой 1.03–1.98 г. Не исключено, что такая молодь могла остаться в реке на зимовку.

Начало ската мальков кеты из р. Жупанка в разные годы приходится на конец апреля – конец мая (чаще: середина–конец мая), массовый скат — конец мая – начало июля (чаще: начало–середина июня), конец — на конец июня – начало августа (табл. 4 — Приложение).

В табл. 58 и табл. 5 (Приложение) представлены средняя длина и масса тела молоди кеты, скатывавшейся из р. Жупанка (район пос. Мильково) в 1993–2002 гг. Одновременно с молодь кеты из р. Жупанка скатывались сеголетки чавычи, нерки и кижуча.

В табл. 7 (Приложение) приведены данные результатов учета скатывающихся сеголетков кеты (и других видов лососей) в нижнем течении р. Камчатка (район «Верхние Щеки» — 60 км от устья р. Камчатка), проводившегося в июне – середине августа 1988–2002 гг. сотрудниками Севвострыбвода. Однако данные этих учетов плохо коррелируют с численностью производителей-родителей ($r = 0.426$, $P > 0.05$, $n = 15$) и вернувшихся поколений кеты р. Камчатка ($r = -0.289$, $P > 0.05$, $n = 11$), рассчитанных авторами монографии на основании численности промысловых уловов и учета производителей на нерестилищах, знания возрастного состава и др. Причин неудовлетворительных результатов может быть много. Возможно, что основная причина заключается в недостаточном техническом оснащении сотрудников Севвострыбвода при планировании и проведении учетов в этом глубоком, отличающемся исключительно высокой скоростью течения, месте реки.

Таблица 58. Средняя длина и масса тела сеголетков кеты, скатывавшихся из р. Жупанка (по данным Мильковского КНП Севвострыбвода)

Годы	Длина тела, мм	Масса тела, г	Число рыб
1993	40.0	0.493	60
1994	39.0	0.406	89
1995	41.0	0.420	100
1996	40.8	0.430	100
1997	40.8	0.446	100
1998	44.1	0.606	100
1999	47.1	1.021	100
2000	44.3	0.806	100
2001	44.4	0.897	100
2002	44.3	1.085	100

Таблица 59. Биологические показатели молоди кеты, пойманной в нижнем течении р. Камчатка (район «Верхние Щеки») в 1989 г. (по: Заварина, 1993)

Дата, год	Длина тела, мм		Масса тела, г		Коэффициент упитанности по Фульгону		Число рыб
	Среднее	Ошибка	Среднее	Ошибка	Среднее	Ошибка	
04.06.1989	41.1	1.7	0.67	0.09	0.84	0.03	24
26–27.06.1989	58.7	1.2	1.76	0.10	0.85	0.02	19
02–12.07.1989	66.2	0.7	2.68	0.09	0.90	0.01	71
30.07.1989	62.7	1.1	2.36	0.11	0.95	0.02	18
05–16.08.1989	59.8	1.7	2.01	0.14	0.92	0.03	18

Биологические показатели сеголетков кеты, пойманных в районе Верхние Щеки в 1989 г., представлены в табл. 59. Самцы в этом районе в течение ската в 1989 г. составляли 57–83% (Заварина, 1993).

Питание. Анализ питания молоди кеты с 23 апреля по 31 мая 1965 г. показал (Николаева, 1968), что скатывающиеся из р. Плотникова (в основное русло р. Большая) мальки кеты по размеру мало отличаются от едва вышедших из грунта. В пресноводный период у молоди отмечается небольшое преобладание самцов (56.5%). Мальки кеты питаются бентосом, преимущественно куколками и личинками водных насекомых, проявляя видовую избирательную способность: предпочитают организмы мелкие и взвешенные в толще воды. Активность питания наиболее высока в светлое время суток. К усиленному питанию мальки приступают по истечении нескольких дней после выхода из гнезд; накормленность их в мае средняя. Интенсивность питания с повышением температуры воды значительно возрастает (Николаева, 1968).

По экспериментальным и наблюдаемым данным с 23 мая по 23 июня 1970 г. в нижнем течении р. Авача (Николаева, 1972b), максимум суточной активности молоди камчатской кеты приходился на вечерние и утренние часы. Выяснено, что мальки кеты хорошо берут корм со дна и в толще воды, но не реагируют на пищу, находящуюся на поверхности воды. Крупные водные беспозвоночные для молоди кеты малодоступны даже в искусственных условиях и, возможно, малоэффективны. Количество потребляемой молодью кеты пищи изменчиво и обусловлено непостоянством температуры воды, видовым составом пищевых компонентов, количеством кислорода и различным возрастом рыб. Наиболее эффективным кормом являются личинки хирономид (кормовой коэффициент — 2.6), несколько хуже — поденки (кормовой коэффициент — 3.8). Смена пищи понижает темп роста рыб и повышает потребление корма на единицу прироста массы. Средне-суточный прирост массы тела составляет 1–3%. Переваривание пищи у молоди кеты при температуре воды 12–18°C длится 24 часа. Темп усвоения пищи наиболее высок в первую половину периода (Николаева, 1972b).

В июне 1989 г. основу питания молоди кеты в районе Верхние Щеки составляли личинки хирономид (табл. 60), представленные 30 видами. Наиболее массовыми из них являлись *Cricotopus silvstris* (26%), *Orthocladius thienemanni* (24%), *Psectrocladius psilopterus* (23%). Большое значение играли личинки веснянок, поденок и куколки хирономид (табл. 60). К концу июня увеличилась доля имаго воздушных насекомых и хирономид (39.7‰ и 35‰, соответственно). В июле кета по-прежнему питалась в основном личинками хирономид (80%), из которых доминировали *C. silvstris*, *Potthastia campestris*, *O. thienemanni* (Заварина, 1993).

Часто и интенсивно поедались имаго воздушных насекомых и личинки поденок (70%, 21.6‰, и 55%, 18.8‰, соответственно). В конце июля – начале августа кета стала поедать рыбу (табл. 60), представленную малоротой корюшкой, трехиглой колюшкой и карасем, из которых в желудках преобладала трехиглая колюшка длиной 10–15 мм. Личинки хирономид встречались единично, увеличилась интенсивность потребления имаго воздушных насекомых. Соперода в районе Верхние Щеки были представлены *Cyclops scutifer* и *Acantocyclops* sp. (табл. 60).

У кеты, пойманной в районе Верхних Щек, в июне–августе 1989 г. отмечено снижение среднего индекса потребления с 886.9 по 101.4‰ (табл. 60), в связи с уменьшением потребления личинок хирономид и веснянок. Обусловлено это вылетом амфибиотических насекомых, соответственно, уменьшается численность кормовых организмов в водоеме и изменяются состав пищи и величины индексов потребления.

В июне 1982 г. В.Ф. Бугаевым мальковым неводом в устье р. Камчатка были собраны пробы кеты (табл. 2 — Приложение), одна из которых была суточная. В дальнейшем эти материалы были использованы (Карпенко, Николаева, 1989) в статье по характеристике суточного ритма питания и расчета рационов в речной и ранний морской периоды жизни.

Было выяснено (Карпенко, Николаева, 1989), что 06–07.06.1982 молодь кеты в устье р. Камчатка имела следующий спектр питания (% массы): Mysidacea — 9.1, Cumacea — 63.1, Gammaridae — 1.8, Chironomidae (larvae, pupa, imago), соответственно — 6.0, 2.9, 0.4; Ephemeroptera (nimpha) — 0.8, Plecoptera (nimpha, imago), соответственно — 0.6, 0.4; Insecta (imago) — 1.0, Pisces (сненка) — 12.4, Varia — 1.5 (общий индекс наполнения, ‰ — 205.6; общее число желудков — 309, число пустых желудков — 25).

Таблица 60. Состав пищи сеголетков кеты в нижнем течении р. Камчатка (район Верхние Щеки) в 1989 г. (по: Заварина, 1993)

Компоненты	04 июня		26 июня		02 июля		30 июля		15 августа	
	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰
Chironomidae larvae	100	299.0	100	230.1	80	24.0	22	1.6	27	1.8
Chironomidae pupa	56	81.5	42	4.9	40	3.1	17	0.7	7	0.1
Chironomidae imago	56	23.0	53	35.0	60	9.3	44	16.5	27	2.5
Insecta larvae	11	1.3	—	—	75	7.8	—	—	20	1.1
Insecta pupa	—	—	53	11.7	10	3.6	—	—	—	—
Insecta imago	44	10.6	90	39.7	70	21.6	67	6.2	67	59.5
Ephemeroptera nimpha	56	87.5	42	9.0	55	18.8	28	3.2	20	2.8
Ephemeroptera subimago	11	37.0	21	19.2	5	1.0	—	—	—	—
Plecoptera nimpha	56	311.3	5	2.6	5	4.8	11	1.0	7	1.9
Plecoptera subimago	11	17.7	16	9.5	—	—	—	—	—	—
Trichoptera larvae	—	—	16	2.0	10	3.7	11	2.6	27	1.2
Trichoptera pupa	—	—	5	1.6	—	—	6	1.3	—	—
Gammaridae	11	7.7	—	—	—	—	—	—	—	—
Copepoda	—	—	16	0.6	5	+	—	—	13	0.1
Pisces	—	—	11	15.2	—	—	61	72.8	33	49.8
Varia	44	10.3	42	2.6	60	3.7	50	4.2	67	6.9
Средний индекс потребления, ‰	886.9		387.7		101.4		110.1		127.7	
Количество желудков, шт.	9		19		20		18		15	
Количество пустых желудков, шт.	—		—		—		5		—	

По данным исследователей (Карпенко, Николаева, 1989), в устье р. Камчатка период интенсивного питания кеты растянут и приходится на послеполуденное и вечернее время, когда потребление кумовых раков увеличивается в 8 раз. Динамика потребления пищи во всех случаях не связана ни с изменениями температуры воды в течение суток, ни с размерно-массовыми показателями рыб. Расчет суточных рационов на материалах 1982 г. показал, что количество фактически потребленного корма в течение суток свидетельствует об аномально низкой обеспеченности пищей молоди кеты в устье р. Камчатка, что подтверждается высокой изменчивостью состава пищи и распределения частот индивидуальной накормленности (Карпенко, Николаева, 1989).

Авторы предполагают, что с наступлением паводка в русле и устье р. Камчатка (также как и в других реках) резко снижается доступность пищи, что, возможно, и стимулирует скат молоди кеты. Для нее свойственны высокие пищевые потребности, которые, видимо, удовлетворяются после выхода в море. Снижение уровня обеспеченности пищей при переходе молоди из пресных вод в морские может быть одним из существенных факторов, увеличивающих ее смертность (Карпенко, Николаева, 1989).

Последующие исследования 1988–1989 гг. (Заварина, 1993) показали несколько лучшую характеристику кормовых условий в устье р. Камчатка в период ската кеты, чем это было отмечено в 1982 г. (Карпенко, Николаева, 1989). Все это свидетельствует о наличии существенных межгодовых различий в обеспеченности кормом молоди кеты в устье р. Камчатка и, вероятно, различной выживаемости молоди в период ската.

По материалам 1988 г., во время миграции покотники кеты в устье р. Камчатка довольно интенсивно питались (табл. 61). В начале июня 1988 г. в устье р. Камчатка основу пищи составляли личинки хирономид (встречаемость 93%, индекс потребления — 514.1‰), которые представлены 19 видами (табл. 61). Среди них преобладали *Paratrichocladius inserpens* (55%), *Orthocladius thienemanni* (16%), *Polypedilum sp.* (13%).

Значительную роль в питании играли личинки веснянок, гаммариды, имаго хирономид (табл. 61). К концу месяца доминирующим кормом становятся куколки хирономид (455.0‰). В табл. 61 в группу Varia включены такие компоненты питания как нематоды, клещи, пауки, икра колюшки и растительные остатки, доля которых невелика.

В течение всего июня 1988 г. в устье реки наиболее часто в желудках встречались личинки хирономид, к концу месяца их встречаемость возросла с 52 до 100%. Кроме того, кета поедала в это время гаммарид и

кумовых раков (*Lamprops korroensis*), а также личинок и куколок амфибиотических насекомых. Сорепода в 1988 г. были представлены *Cyclops* sp.

Интенсивность питания рыб характеризуется индексом потребления, величина которого у отдельных покатников кеты варьирует в широких пределах от — 2.2 до 2283‰ (Заварина, 1993).

Высокие индексы потребления были у кеты, пойманной в устье р. Камчатка в 1988 г. Столь большая величина (969.8‰) определялась интенсивным потреблением личинок хирономид.

В 1989 г. кета, пойманная в устье, имела средние индексы потребления в несколько раз ниже, чем в 1988 г., что связано с преобладанием других организмов в составе пищи (табл. 61). Сорепода в 1989 г. были представлены *Cyclops gallata* (табл. 61).

В 1989 г. было отмечено, что в устье р. Камчатка более низкие индексы потребления имели покатники кеты больших размеров. Так, 13 июня покатники длиной 34–40 мм имели средний индекс потребления 281.0‰, а длиной 41–59 мм — 168.0‰; при общем среднем — 224.5‰ (табл. 61).

Проведенный анализ характера питания молоди кеты в устье р. Камчатка свидетельствует о наличии существенных межгодовых различий в обеспеченности кормом в устье реки, что, вероятно, отражается и на различной выживаемости в период ската в Камчатский залив.

Скат молоди. Сроки ската кеты зависят от географического положения и длины реки, климатических особенностей района, экологических характеристик производителей и изменяются по годам и сезонам (Карпенко, 1998). Скат из небольших рек может продолжаться около месяца, а из крупных речных систем — более трех (Леванидов, 1964; Рослый, 1972; Salo, 1991; Гриценко, 2002). Более ранний скат в начале весны наблюдается в южных районах воспроизводства, севернее — сроки покатной миграции кеты сдвигаются к лету (Карпенко, 1998).

Для молоди камчатской кеты, покидающей пресные воды (р. Русская — юго-восток Камчатки и р. Култушная — северо-восток Камчатки), характерна высокая биологическая разнокачественность. Амплитуда колебаний и средние размерно-массовые показатели кеты из географически отдаленных районов в одни и те же сроки сходны. Связь между длиной и массой тела у молоди кеты подчиняется кубической функциональной зависимости. Различие между самцами и самками в длине, массе, упитанности и содержании внут-

Таблица 61. Состав пищи покатников кеты в устье р. Камчатка в 1988–1989 гг. (по: Заварина, 1993)

Компоненты	1988 г.				1989 г.					
	04 июня		24 июня		13 июня		18 июня		27 июня	
	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰	Встречаемость, %	Индекс потребления, ‰
Chironomidae larvae	93	514.1	100	48.6	52	23.7	75	26.2	100	164.9
Chironomidae pupa	29	7.3	63	455.0	28	10.7	8	3.4	33	50.5
Chironomidae imago	64	33.2	25	5.0	38	12.9	—	—	33	8.0
Insecta larvae	—	—	25	2.1	3	12.3	8	5.1	—	—
Insecta imago	29	8.3	38	7.0	28	5.1	25	3.8	33	8.0
Ephemeroptera nimpha	29	27.6	25	3.5	13	5.5	8	6.9	—	—
Ephemeroptera subimago	14	5.4	12	3.4	8	9.6	—	—	0	—
Plecoptera nimpha	50	165.9	12	4.5	30	25.3	8	3.7	—	—
Plecoptera subimago	14	24.5	12	7.1	13	15.3	—	—	—	—
Trichoptera larvae	7	12.5	—	—	—	—	—	—	—	—
Trichoptera pupa	—	—	—	—	40	46.6	17	13.6	—	—
Gammaridae	14	129.9	12	68.2	25	45.7	42	61.2	—	—
Cumacea	—	—	63	31.4	43	8.8	100	66.3	33	7.2
Sorepoda	7	+	—	—	5	0.1	—	—	—	—
Pisces	—	—	12	11.5	—	—	—	—	—	—
Varia	29	31.1	25	0.2	10	2.9	—	—	—	—
Средний индекс потребления, ‰	959.8		647.6		224.5		190.2		238.6	
Количество желудков, шт.	14		8		40		12		3	
Количество пустых желудков, шт.	7		—		—		—		—	

ренного жира статистически недостоверно. Соотношение полов у покатной молодежи близко 1:1. Пищевые спектры у молодежи кеты в устьях рек широки (Николаева, 1972а).

Выход в море на разных этапах развития и нагул у берегов, где соленость изменчива, свидетельствуют о продолжительном сохранении у кеты механизма гипер- и гипотонической осморегуляции. Исчезновение молодежи из прибрежных районов после достижения длины 100–120 мм связано, вероятно, с перестройкой этого механизма и адаптацией к жизни в условиях океанической солености (Смирнов, 1975).

Сеголетки кеты, скатываясь в море (в отличие от горбуши), иногда задерживаются в эстуариях и устьях рек для нагула. Материалы, касающиеся этого периода жизни кеты р. Камчатка, немногочисленны (Карпенко, Николаева, 1989; Заварина, 1993).

Обловы В.Ф. Бугаева в устье р. Камчатка (табл. 2 — Приложение) и данные Л.О. Завариной (1993) свидетельствуют, что скат сеголетков кеты этой реки происходит в довольно сжатые сроки — начинается с самого начала июня, 10–25 июня отмечается массовый скат, и в основном заканчивается в первой декаде июля, хотя отдельные особи кеты встречаются и до середины августа.

Покатники кеты, пойманные 06–07.06. 1982 в устье р. Камчатка (309 экз.), имели среднюю длину 40.4 (пределы — 33–51) мм, а массу тела — 0.528 (0.30–1.50) г; 16.06.1982 (39 экз.) — 43.4 (35–54) мм и 0.734 (0.30–1.40) г, соответственно (Карпенко, Николаева, 1989).

Кета, пойманная в устье р. Камчатка в 1988 г. в начале июня, имела большую длину тела, чем в середине и конце месяца (табл. 62). Кета из Верхних Щек (табл. 59) в первой декаде июня 1989 г. была менее упитана, чем кета из уловов в устье р. Камчатка в этом же году (табл. 62). Различие это высокодостоверно, хотя по длине и массе тела различия не были выявлены. В конце июня 1989 г. кета из Верхних Щек (табл. 59) имела более высокие размерно-массовые показатели, чем из устья реки (табл. 60). Рыбы наиболее крупных размеров попадались в начале июля; в конце месяца и в августе молодежь была мельче (66.2, 62.7 и 59.8 мм, соответственно). Во всех уловах в устье реки преобладали самцы, составлявшие в 1988 г. 58–71% от общего количества пойманных рыб (Заварина, 1993).

У кеты, пойманной в июле–августе 1988–1989 гг. в нижнем течении р. Камчатка, на чешуе было от 2 до 8 склеритов (табл. 63). Для анализа была взята молодежь кеты, в основном из района Верхние Щеки и, в меньшем объеме, из устья р. Камчатка (Заварина, 1993). На рис. 33 представлена иллюстрация связи между средней длиной тела и числом склеритов на чешуе молодежи кеты р. Камчатка по данным табл. 63 ($r = 0.989$, $P < 0.001$, $n = 7$).

Важной особенностью покатного поведения молодежи кеты является относительно продолжительный нагул в эстуариях рек, когда она периодически мигрирует в морские воды и возвращается обратно, что сказывается на ее распределении в море (Карпенко, 1998).

Так, если в реках покатники кеты обычно образуют небольшие по численности скопления в 50–100 рыб, то в прибрежье стайки молодежи кеты состоят из нескольких сотен или тысяч особей, подобно молодежи горбуши. Эти виды часто образуют общие скопления в литоральной зоне; молодежь кеты крупнее.

Основным фактором, стимулирующим миграцию кеты из одной зоны прибрежных вод в другую, большинство исследователей считают температуру воды. Прогрев прибрежных мелководий выше 14°C вызывает

Таблица 62. Биологические показатели молодежи кеты, пойманной в устье р. Камчатка в 1988–1979 гг. (по: Заварина, 1993)

Дата, год	Длина тела, мм		Масса тела, г		Коэффициент упитанности по Фультону		Число рыб
	Среднее	Ошибка	Среднее	Ошибка	Среднее	Ошибка	
04–10.06.1988	43.5	0.4	0.83	0.03	0.97	0.01	124
13–16.06.1988	42.4	0.4	0.85	0.02	1.09	0.01	187
20–30.06.1988	42.3	0.5	0.77	0.03	0.97	0.01	84
13.06.1989	41.6	0.6	0.80	0.03	1.07	0.01	72
18–27.06.1989	41.9	1.5	0.83	0.10	1.07	0.03	15

Таблица 63. Длина тела молодежи кеты р. Камчатка и число склеритов на ее чешуе в 1988–1989 гг. (по: Заварина, 1993, с дополнениями*)

Показатели	Число склеритов						
	2	3	4	5	6	7	8
Длина тела — среднее (пределы колебаний), см	5.45 (5.0–5.9)	5.90 (4.5–6.3)	6.20 (5.3–7.2)	6.30 (5.8–7.0)	6.60 (5.6–7.4)	7.10 (6.3–7.7)	7.40 (7.1–8.2)
Число рыб	2	4	23	22	24	11	6

* — добавлены особи с двумя склеритами на чешуе, ранее из-за опечатки не включенные издательством в публикацию (Заварина, 1993).

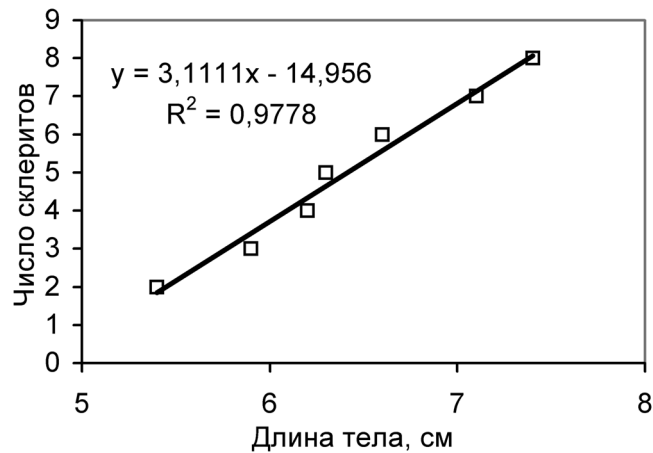


Рис. 33. Соотношение между средней длиной молоди кеты р. Камчатка и средним числом склеритов на ее чешуе в 1988–1989 гг.

интенсивное перемещение молоди в более мористые и холодные воды. В связи с географическими особенностями, сроки этих миграций в разных районах неодинаковы. У азиатского побережья они наблюдаются с марта (о-в Хонсю) до августа (Камчатка и Чукотка) (Карпенко, 1998).

Морской период жизни. По данным З.И. Петровой (1964), резкое падение запасов камчатских лососей во второй половине 1950-х годов привело к значительному увеличению длины и массы тела рыб. Увеличились, в частности, и размеры кеты, что, по мнению автора, было вызвано снижением численности самой кеты. Но И.Б. Бирман (1985) полагает, что данный факт был связан с сокращением ресурсов западнокамчатской горбуши.

При этом необходимо учесть и селективное воздействие дрейфтерного промысла. Пока в Алеутском районе японскими рыбаками применялись сети с ячеей размером 55 мм, ими отбирались в основном сравнительно мелкие рыбы, о чем свидетельствовало преобладание в уловах самок кеты и нерки (Ishida, 1963). После того, как такие орудия лова были сняты с промысла и в употреблении остались только сети с ячеей 60 и 65 мм, размеры кеты в береговых уловах продолжали расти.

Горбуша начинает влиять на обеспеченность кеты пищей уже с момента выхода ее в море. Из данных Л.Д. Андриевской (1970), относящихся к Западной Камчатке, видно, что накормленность молоди кеты в прибрежной 60-мильной полосе моря значительно ниже таковой горбуши. Правда, нельзя сказать, чтобы это привело к существенным различиям в их росте. К осени оба вида достигли примерно равных размеров и массы. Но нужно учесть, что кета скатывается из рек более крупной, и что в 1960-х годах численность обоих видов в водах Западной Камчатки достигла минимальных за всю историю промысла значений (Бирман, 1985).

Численность американской кеты, как раз, наименьшая в тех местах, где она быстрее всего созревает. Вместе с тем эти места бедны и горбушей. И наоборот, в районах, где темп созревания кеты сходен с таковым у камчатских стад, горбуши много. Это как бы косвенное свидетельство того, что кета и горбуша этих районов нагуливаются вместе (Бирман, 1985).

В период откочевки в океан миграционные потоки молоди кеты обычно направлены вдоль побережий и совпадают с основными течениями, прижимающими скопления молоди к берегам. Наиболее быстро уходит от берегов заводская молодь кеты, выпущенная в море в более поздние сроки (Salo, 1991).

Распределение и миграции молоди кеты в открытой части Берингова моря сходны с таковыми, описанными для молоди горбуши. Это обусловлено тем обстоятельством, что обычно оба вида образуют совместные скопления и перемещаются по одним и тем же путям (Бирман, 1985). Однако, в связи с преобладанием в этом районе горбуши, кета встречается реже и распределяется более дисперсно. Кроме того, она медленнее перемещается из одного района в другой, хуже растет, имеет высокую пищевую пластичность, что и определяет сроки ее нагула в разных частях прибрежных вод Берингова моря (Карпенко, 1998).

Спектр питания молоди кеты в прибрежных водах Камчатки уже, чем горбуши: включает более 50 видов и других таксономических групп животных. В связи с относительно длительным периодом обитания в непосредственной близости от берега, в пище молоди кеты долгое время доминируют животные пресноводной и солоноватоводной фаун. Освоение кетой морских ракообразных происходит постепенно, и часто в течение некоторого периода в ее пищевом спектре наблюдается доминирование то солоноватоводных, то морских организмов (Карпенко, 1998).

Молодь кеты мигрирует в открытые воды Карагинского залива позднее горбуши — во второй половине августа. В этот период ее основной пищей являются личинки крабов, эвфаузииды, копеподы и молодь рыб, причем доля их в разные годы неодинакова (Карпенко, 1998). В годы, когда не хватает основных кормовых объектов, обостряются пищевые отношения между горбушей и кетой, и последняя вынужденно переходит на второстепенные и менее калорийные объекты, что является обычным явлением в пищевых отношениях этих видов (Андриевская, 1975). В годы неурожайных поколений состав пищи обоих видов сходен, сходны и размеры потребляемых ими организмов, хотя кета обычно мельче горбуши. Накормленность кеты ниже, чем горбуши, и не превышает 100‰ (Карпенко, 1998).

По данным А. Харта (Hartt, 1962), азиатская кета распространяется в океане на восток до 145° з. д. По более современным данным (Атлас распределения, 2002), кета юго-восточного побережья п-ва Камчатка, к которой относится кета р. Камчатка, проникает на восток даже до 142° з. д. Северная граница ее распространения в море в период нагула находится на 57–58° с. ш., южная — 44–47° с. ш.

Наибольшее разнообразие стад кеты отмечено в Приалеутском районе Тихого океана. Кета американского происхождения распространена здесь на запад приблизительно до 177° в. д. и, вероятно, до 170° з. д. численно преобладает над азиатскими стадами этого вида. В этом же районе зимует кета чуть ли не всех дальневосточных стад. Миграции их прослежены к восточному и западному побережьям Камчатки, в р. Анадырь, к северному побережью Охотского моря, в реки Сахалина, о-ва Хоккайдо и в р. Амур (Бирман, 1985).

Среди рыб, мигрирующих из Алеутского района в направлении Олюторско-Карагинского района Камчатки, многие спускаются потом вдоль ее восточного побережья на юг. Среди них есть и поздняя (осенняя) кета. Часть этой поздно идущей на нерест поздней кеты, миновав Камчатку, направляется в реки Японии. Сотрудниками ТИНРО было проведено мечение кеты в Камчатском заливе. Среди вернувшихся рыб одна была с о-ва Хоккайдо (Бирман, 1985).

Значительная часть азиатской кеты, в том числе рыбы Восточной и частично Западной Камчатки, а также японская кета, нагуливаются совместно в течение лета и осени в юго-западной части Берингова моря (Карагинский и Олюторский районы) и сопредельных частях Тихого океана. В северной части Берингова моря (Анадырско-Наваринский район) помимо перечисленных выше стад нагуливается в первой половине лета и кета из рек Чукотки (анадырская кета). В августе–октябре неполовозрелые рыбы этих и других стад многочисленны в Беринговом море, особенно в северной его части (Бирман, 1985; Шунтов, 1989, 2001; Кловач, 2002, 2003).

Начиная с 1970-х годов, с ростом численности кеты, искусственно разводимой на японских рыбодобывочных заводах, постепенно сокращалась численность кеты рыб большинства азиатских стад (Гриценко и др., 2000, 2002).

В некоторые годы в случае обострения пищевых взаимоотношений, кета, как наиболее пластичный вид, может вынужденно переходить на питание второстепенными кормовыми организмами (Андриевская, 1975; Кловач, 2002, 2003).

По данным Н.В. Кловач (2002, 2003), в июне 1996 г. в Олюторском районе Берингова моря нерка и горбуша потребляли исключительно рыб и кальмаров. В пище кеты, напротив, нектон практически отсутствовал. Почти 100% пищевого комка составляли желетельные — гребневиками и аппендикуляриями. В июле состав пищи кеты стал более разнообразным, по сравнению с июнем. Помимо желетельных, составляющих 40.3% массы пищевого комка, она потребляла рыб (17.6%), эвфаузиид (16.4%), гиперейд (12.7%), а также крылоногих моллюсков и кальмаров. В августе 1996 г. в отсутствие горбуши и снижения количества нерки на местах нагула, соотношение отдельных компонентов в рационе кеты изменилось: снизилась роль желетельных, увеличилось значение рыб, заметным стало присутствие крылоногих моллюсков и гиперейд (Кловач, 2002, 2003).

В тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курильских островов закономерности межгодовой динамики состава пищи лососей в 1996–2000 гг. были схожи с описанными выше. Состав пищи кеты сильно отличался от такового нерки и горбуши, особенно в 1996 г., когда значительную долю в составе пищи кеты составляли второстепенные объекты питания. В 1996 г. в мае–июле их доля в пище кеты изменялась в пределах 2.7–66.8% (Кловач, 2002, 2003).

По данным В.Ф. Бугаева, в 1996 г. все технологи рыбодобывающих фирм пос. Усть-Камчатск отмечали исключительно плохое качество мяса кеты р. Камчатка; в известной мере, это относилось и к нерке этой реки.

В целом в Северной Пацифике максимальные уловы лососей (горбуши, кеты, нерки) были отмечены в 1995 и 1996 гг. К 1998 г. они снизились. Улучшились условия нагула лососей. Уменьшилось количество желетельных в питании кеты. Их доля в мае–августе 1998 г. изменялась в пределах 8.3–23.5%. В 2000 г. уловы лососей на усилии в Северной Пацифике были самыми низкими за период 1992–2000 гг., и роль желетельных в пище кеты еще больше снизилась и составила 1.4–10.9%. Спектр ее питания стал ближе к спектру питания нерки и горбуши (Кловач, 2002, 2003). Таким образом, преимущественное питание кеты желетельными (гребневиками, ойкоплеврами, кишечнополостными) является вынужденным (Кловач, 2002, 2004), хотя оно, в

известных пределах, обычно у половозрелых рыб (Волков, 1996; Дулепова, 1998а-б; Найдено, 2002; Найдено, Кузнецова, 2002; Темных и др., 2004; Шунтов, Темных, 2004б). Но оно становится преобладающим в периоды высокой численности лососей в океане, т. к. является следствием напряженных межвидовых и внутривидовых пищевых отношений и позволяет кете уходить от пищевой конкуренции, сохраняя численность вида на высоком уровне. Однако такой рацион не обеспечивает в полной мере энергетические потребности организма (Кловач, 2002, 2003), хотя этот вывод и не бесспорен (Шунтов, Темных, 2004б). В результате увеличения в питании кеты доли желетелых, по мнению Н.В. Кловач (2002, 2003), снижаются длина, масса тела, плодовитость особей и происходят другие, подчас необратимые изменения (Кловач, 2002, 2003).

В 1994 г. Н.В. Кловач (2002, 2003) было впервые обнаружено массовое размягчение мышц кеты. Сезонная динамика особей с размягченными мышцами в различных районах океана в деталях повторяла картину миграции японской кеты. Это дало основания считать, что именно она в первую очередь подверглась миопатии. Анализ структуры чешуи подтвердил это предположение.

При работах экспедиций ТИНРО кета с мягкой мускулатурой также встречалась, как в 1980-е гг. так и позднее, но всегда в незначительном количестве (Шунтов, Темных, 2004б). Последнее свидетельствует в пользу точки зрения Н.В. Кловач (2002, 2003), т. к. в рассматриваемый ею период это явление стало у кеты массовым.

Крупномасштабное разведение кеты в Японии обусловило помимо описанных выше следствий еще одно — расширение нагульного ареала японского стада (Ogura, 1994), что, с одной стороны, повышает устойчивость популяции к кратковременным неблагоприятным воздействиям среды, но с другой — может явиться предпосылкой для нарушения сформировавшихся в процессе эволюции связей рыб со средой (Шилов, 1985) и, в частности, с навигационными ориентирами, последовательно сменяющимися друг друга во время морских миграций лососей (Бирман, 1985; Isaksson, 1988; Кловач, 2002, 2003).

Применение данных по структуре чешуи кеты на первом году жизни позволило заключить, что по ней возможно выявление межпопуляционных различий кеты. Кластерный анализ позволил выделить следующие группировки кеты: западно- и восточнокамчатскую, сахалинскую, магаданскую, японскую и аляскинскую (Zavarina, Sinyakov, 1999; Antonov, Zavarina, 2001; Zavarina et al., 2004). Все годы промысла в экономической зоне РФ в уловах преобладали рыбы российских стад, преимущественно камчатских и североохотоморских. Последние по численности преобладали в мае, в дальнейшем их доля снижалась, в то время как относительная численность кеты из камчатских популяций увеличивалась. Сахалинская кета встречена в уловах в довольно незначительном количестве. Рыбы японского происхождения присутствовали в уловах в течение всего промысла, но их доля увеличивалась в июле–августе. В небольшом количестве отмечена в уловах американская кета.

На основании встречаемости основных комплексов локальных стад кеты в уловах дрейфтерных судов в экономической зоне РФ, сделано заключение, что в начале в район промысла подходят североохотоморские и камчатские стада кеты. В мае–июне их доля находится в пределах 70–90%. Относительная численность японских стад кеты колеблется в это время на уровне 10–20%, а к августу возрастает. Картина распределения практически совпадает с таковой по генетическим критериям (Варнавская, 2001), что позволяет сделать вывод о достаточно верной оценке состава морских уловов обоими методами (Antonov, Zavarina, 2001; Zavarina et al., 2004).

Зараженность паразитами. По данным И.В. Кармановой (1991), паразитофауна половозрелой камчатской кеты включает следующие виды: *Leptothecca krogiusi*, *Henneguya zschokkei*, *Gyrodactylus strelkovi*, *Eubothrium crassum*, *Diphyllobothrium* sp., *Pelechnibothrium speciosum*, *Scoles pleuronectis*, *Bucephalopsis gracilescens*, *Hemiurus levinseni*, *Brachyphallus crenatus*, *Genarchopsis muellery*, *Lecuihaster gibbosus*, *Philonema oncorhynchi*, *Anisakis* sp., *Contracaecum aducum*, *Corinosoma semerme*, *Bolbosoma caeniforme*.

Промысел. Издавна кета для коренных жителей Камчатки была одним из наиболее важных видов рыб. Г.В. Стеллер (1774, цит. по: Стеллер, 1999) писал: «Эта рыба ловится по всей Камчатке чаще и дольше всех прочих, а именно от начала июля и до конца октября. Так как в это время стоит лучшая на Камчатке погода, то эта рыба появляется чрезвычайно своевременно для приготовления юколы, представляющей настоящий камчатский хлеб и главнейший местный провиант... Из кетовой кожи выделывают обувь, которую летом носят женщины при сборе ягод и выкапывании мышиных норок на торфяниках, а зимою при сильных морозах — все во время путешествий».

Статистика вылова кеты р. Камчатка усть-камчатскими предприятиями имеется начиная с 1934 г. и по настоящее время (рис. 111, табл. 16 — Приложение). За этот период вылов кеты р. Камчатка существенно изменялся, достигнув максимума в 1963 г. — 5.03 и 2000 г. — 4.01 тыс. т. При этом спорадические минимумы наблюдали в 1937 г. — 0.50, 1953 г. — 0.47, 1959 г. — 0.50, 1971 г. — 0.31, 1972 г. — 0.49, 1975 г. — 0.50, 1990 г. — 0.30, при абсолютном минимуме в 1991 — 0.16 тыс. т. Средний ежегодный вылов кеты р. Камчатка за период 1934–2002 гг. составил 1.794 тыс. т.

В табл. 64 представлены среднегодовой береговой (речной) вылов и пропуск на нерестилища кеты р. Камчатка по пятилетиям в 1957–2004 гг. В табл. 13 (Приложение) приведена динамика вылова кеты р. Камчатка в 1992–2002 гг. В связи с тем, что ниже будут специально рассматриваться динамика численности и многовидовой промысел лососей в бассейне р. Камчатка (разделы 6.1.3–6.1.5), в настоящем разделе ограничимся только приведением материалов, которые в сжатом виде дают достаточно наглядную картину о вылове и состоянии его запасов в настоящее время.

Таблица 64. Среднегодовой вылов и пропуск (по пятилетиям) производителей кеты на нерестилища р. Камчатка в 1957–2004 гг. (без учета вылова дрейфтерным промыслом)

Годы	Вылов, т	Вылов, тыс. шт.	Пропуск на нерест, тыс. шт.	Подход к устью р. Камчатка, тыс. шт.	Интенсивность вылова, %
1957–1960	2907.5	802.0	662.5	1465.5	54.7
1961–1965	2820.2	826.2	510.0	1336.2	61.8
1966–1970	1065.0	276.8	167.0	443.8	62.4
1971–1975	546.8	141.2	76.0	217.2	65.0
1976–1980	2344.8	606.2	232.0	838.2	72.3
1981–1985	2156.2	415.6	228.2	643.8	64.6
1986–1990	1233.6	355.0	140.8	495.8	71.6
1991–1995	679.0	198.8	139.8	338.6	58.7
1996–2000	1665.0	484.4	241.3	725.7	66.7
2001–2004	2078.0	560.0	141.5	701.5	79.8

5.8.2.3. КИЖУЧ

Oncorhynchus kisutch (Walbaum, 1792)

Характерные признаки. Жировой плавник имеется. Спинной плавник короткий, менее 17 лучей. Боковая линия полная. Тело покрыто плотной ярко-серебристой чешуей, лоб широкий, хвостовой стебель высокий; бока выше боковой линии, спина, верхняя часть хвостового плавника — в темных пятнышках. Во время нереста бока темно-малиновые. Средняя длина 60 см, максимальная — до 88 см (Берг, 1948; Лебедев и др., 1969). Исчерпывающе полное описание кижуча приведено в работе И.А. Черешнева и др. (2002).

Распространение. В Азии кижуч встречается от южного побережья Чукотского полуострова до рек, впадающих в южную часть лимана р. Амур; редок в Приморье, заходит на нерест в реки Командорских, Алеутских, Курильских островов, о-ва Сахалин и северного побережья о-ва Хоккайдо. По североамериканскому побережью заходит в реки к югу от зал. Нортон на Аляске до зал. Монтерей в Калифорнии (Берг, 1948; Scott, Crossman, 1973; Смирнов, 1975; Sandercoc, 1991; Черешнев, 1996; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Quinn, 2005; и др.).

На Дальнем Востоке России кижуч малочислен в северных районах ареала (Чукотка, Анадырский бассейн). Имеет промысловое значение на обоих побережьях Камчатки и меньшее — на материковом побережье Охотского моря, где наибольшей численности достигает в охотской группе рек. Присутствует в водах Северного Сахалина (Берг, 1948; Грибанов, 1948; Гриценко, 1974; Зорбиди, 1974; Смирнов, 1975; Волобуев, Рогатных, 1982a-b; Черешнев, 1996; Макоедов и др., 2000; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; и др.).

Образ жизни. Кижуч относится к видам с длительным пресноводным периодом жизни, но коротким морским. Большинство рыб скатывается в море в возрасте 1+–2+, значительно реже — 3+ лет (Грибанов, 1948; Гриценко, 1973; Зорбиди, 1974; Смирнов, 1975; Рогатных, 1990; Sandercoc, 1991; Глебов, 2000; Гриценко, 2002; Quinn, 2005); как исключение, в некоторых районах небольшая часть скатывается в море сеголетками (Черешнев и др., 2002). Кижуч достигает половой зрелости и идет на нерест главным образом на третьем и четвертом году жизни. Он проводит в море несколько больше одного года (точнее 13–15 месяцев) (Грибанов, 1948; Зорбиди, 1974).

Кижуч входит в реки на нерест гораздо позже остальных видов лососей: его нерест во многих реках Камчатки растянут с сентября по декабрь–январь и даже, в отдельных случаях, наблюдается в марте. Нерестится кижуч всегда в реках или ключах, хотя молодь встречается как в реках, так и, практически всегда, в озерах, расположенных в бассейнах рек.

Кижуч — типично анадромный вид, но в то же время он иногда образует жилые формы в замкнутых водоемах (Двинин, 1949; Смирнов, 1975; Леванидов, 1976; Горшков, 1977; Куренков, 1977b; Куренков и др., 1982; Введенская, Куренков, 1988; Токранов и др., 2004).

Существует хорошо выраженная приуроченность кижуча отдельных районов воспроизводства к определенным районам в Тихом океане во время его морского нагула (Бирман, 1985; Глебов, 2000; Атлас распределения, 2002; Зорбиди, Антонов, 2002).