ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УНИТАРНОЕ ПРЕДПРИЯТИЕ
«МАГАДАНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»

В.В. ВОЛОБУЕВ, С.Л. МАРЧЕНКО

ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

(БИОЛОГИЯ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ, ПРОМЫСЕЛ)

Магадан
2011

УДК 597.552.51(265.53)
ББК 28.693.32(9)
В68

Ответственный редактор и рецензент: д.б.н., проф. *В.И. Карпенко*

Утверждено к печати Ученым советом ФГУП «МагаданНИРО».

Волобуев В.В., Марченко С.Л.

Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) / В.В. Волобуев, С.Л. Марченко; [отв. ред. В.И. Карпенко]; ФГУП « МагаданНИРО». – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. – 303 с.

ISBN 978-5-94729-120-9

Обобщены материалы по различным аспектам биологии, распределению, динамике численности, внутривидовой структуре, промыслу, формированию жизненных стратегий четырех видов лососей, обитающих в водоемах материкового побережья Охотского моря. Цель данной работы – попытка объединить многочисленные разрозненные сведения об изученности тихоокеанских лососей региона. Собраны сведения почти полувекового периода исследования этой группы рыб. Основная часть книги посвящена наиболее многочисленным и широко распространенным видам – кете и горбуше. Объем информации по другим двум видам – кижучу и нерке – несколько меньше, что обусловлено их меньшими численностью и хозяйственным значением, а также более узким районом распространения.

Представленная монография позволяет читателю получить довольно полную картину по всем исследованным до настоящего времени вопросам биологии, условиям воспроизводства и динамики численности лососей, населяющих такой участок ареала, как материковое побережье Охотского моря, протяженностью почти 3,5 тыс. км.

Для специалистов в области проведения рыбохозяйственных исследований, работников рыбоохранных организаций, заповедного дела, студентов биологического профиля, рыбопромышленников.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, кета, кижуч, нерка, материковое побережье, Охотское море, биологические показатели, нерест, воспроизводство, популяционная структура, миграции, численность, запас, промысел.

Ил. 70. Табл. 115. Библиогр.: 720 назв.

© Волобуев В.В., Марченко С.Л., 2011
© ФГУП «МагаданНИРО», 2011
© Редакционно-издательское оформление.
СВНЦ ДВО РАН, 2011

ISBN 978-5-94729-120-9

THE FEDERAL AGENCY FOR FISHERIES
OF THE RUSSIAN FEDERATION

THE FEDERAL STATE UNITARY ENTERPRISE MAGADAN RESEARCH INSTITUTE
OF FISHERIES AND OCEANOGRAPHY

V.V. VOLOBUEV, S.L. MARCHENKO

PACIFIC SALMON OF THE CONTINENTAL COAST OF THE OKHOTSK SEA

(BIOLOGY, POPULATION STRUCTURE, ABUNDANCE DYNAMICS, FISHERY)

Magadan
2011

Volobuev V.V., Marchenko S.L.

Pacific salmon of the continental coast of the Okhotsk Sea (biology, population structure, abundance dynamics, fishery) / V.V. Volobuev, S.L. Marchenko; [ed. by V.I. Karpenko]; FGUP «MagadanNIRO». – Magadan : NESC FEB, 2011. – 303 p.

The book provides a general material on different aspects: biology, distribution, abundance dynamics, intraspecific structure, fishery, formation of life strategies of four salmon species which inhabit in water reservoirs of the continental coastal area of the Okhotsk Sea. The monograph is aimed at combining various data on Pacific salmon study in the region. Almost half of a century study of these fish species is collected here. The main part of the book covers the most numerous and widely-distributed species – pink and chum salmon. The amount of information on other species – coho and sockeye salmon – is somewhat more limited, what is caused by their smaller population, lesser economic importance and rather narrow regional distribution.

The presented monograph allows the reader to obtain a comprehensive picture of all significant biological issues, reproduction conditions and abundance dynamics of salmon which inhabit the continental coastal area of the Okhotsk Sea with the length of about 3.5 thousand kilometers.

The monograph is intended for scientists conducting fisheries research, workers of preserving fishing resources and reserve management, students studying biology, workers in fishery industry.

Key words: Pacific salmon, pink salmon, chum salmon, coho salmon, sockeye salmon, continental sea coast, the Okhotsk Sea, biological characteristics, spawning, reproduction, population structure, migrations, abundance, stock, fishery.

Ills. 70. Tables 115. Refs.: 720 titles.

Предисловие редактора

Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*, воспроизводящиеся на континентальном побережье Охотского моря, имеют большое значение в оценке возможностей представителей этого рода обитать в суровых условиях и давать в отдельные годы значительную часть российского вылова. В связи с тем, что условия их размножения, развития и обитания являются практически пограничными для ареала лососей, получение данных о биологии и экологии в рассматриваемом районе является трудоемкой задачей, связанной не только с его климатом, но и с его малой населенностью, труднодоступностью и крайне коротким периодом полевого сбора материалов.

Многие исследователи, работавшие и продолжающие работать на территории Магаданской области, Чукотки и восточной Якутии, по крупицам собирали материалы о биологии обитающих здесь тихоокеанских лососей – кеты, горбуши, нерки и кижуча, лишь изредка встречая самого крупного лосося – чавычу. Бо́льшая часть материалов опубликована, но еще ни один ученый не выпустил обобщающую сводку по их биологии в этих регионах, за исключением ряда книг и монографий, изданных Институтом биологических проблем Севера под руководством И.А. Черешнева. Однако эти публикации носили преимущественно систематический и краткий описательный анализ тихоокеанских лососей, наряду с другими рыбами региона. Настоящая работа является первой в истории региональных исследований лососей.

Повышенная интенсивность промысловой эксплуатации тихоокеанских лососей, опыты по их искусственному воспроизводству, а также по оценке роли условий их нагула не только в пресных водах, но и в морских требовали обобщения данных об этих видах за весь период изучения, включая огромный массив собственных материалов. В этих целях авторы выбрали удачную общую компоновку материалов для всех четырех видов тихоокеанских лососей – кеты, горбуши, кижуча и нерки, включающую все этапы жизненного цикла, популяционную структуру, анализ большинства факторов, определяющих выживаемость и численность поколений, роль искусственного воспроизводства, а также промысла в формировании запасов и разработке мер рационального использования. Однако из-за разной численности и значения отдельных видов лососей этого региона не во всех случаях была соблюдена аналогия в построении глав описания биологии видов. Кроме того, приходилось приводить данные, собранные разными исследователями, к единому, наиболее удобному формату, а также выбирать соответствующие методики сравнительного анализа.

Представленная монография позволяет читателю получить полную картину по всем исследованным до настоящего времени вопросам биологии, условиям воспроизводства и динамики численности четырех видов тихоокеанских лососей североохотоморского района. Кроме того, авторы выделили некоторые черты биологии отдельных видов лососей этого региона, которые резко отличают их от лососей других регионов ареала. Например, задержку молоди кеты в пресных водоемах на зимовку, особенности популяционной структуры или жизненной стратегии. Очень удачна характеристика особенностей воспроизводства североохотоморских лососей в сравнении с таковыми других регионов обитания этих рыб. На основании полученных данных и их анализа представлены воззрения авторов на многие вопросы биологии и экологии четырех видов тихоокеанских лососей как исследованного региона, так и их ареала в целом.

Несомненно, некоторые специалисты могут согласиться не со всеми положениями авторов. Тем не менее мнение авторов по отдельным вопросам, а также общее мнение о биологии и экологии, жизненной стратегии исследованных видов в регионе будет способствовать как дальнейшему прогрессу в их изучении, так и построению схемы рационального использования промысловых запасов.

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанские лососи – это природный феномен, с изучением и хозяйственным использованием которого сопряжен целый ряд теоретических и практических проблем. Основное преимущество и необычность реализации жизненного цикла тихоокеанских лососей состоит в том, что, размножаясь в пресных водах, они затем совершают миграции большой протяженности для пастбищного нагула в океане, где используют его пищевой ресурс, а, возвращаясь в родные реки, приносят с собой огромное количество аллохтонной органики (Леванидов, 1981), благодаря которой обеспечиваются потребности населения в высококачественной рыбной продукции и увеличивается продуктивность экосистем лососевых водоемов. На протяжении всего XX столетия и первого десятилетия XXI в. велись интенсивные исследования морфологии, физиологии, этологии, фенетики, генетики, популяционной структуры и микроэволюции тихоокеанских лососей. Изучались особенности биологии, сезонные и нерестовые миграции, механизмы регуляции численности, разрабатывались и совершенствовались методы управления стадами и прогнозирования численности возвратов. Результатом этого можно считать создание в стране достаточно хорошо организованного и управляемого комплекса лососевого хозяйства.

Изучение и мониторинг состояния стад лососей материкового побережья Охотского моря осуществляет ФГУП «МагаданНИРО» (до 2001 г. – Магаданское отделение ТИНРО) с 1959 г. на североохотоморском побережье и с 1954 г. в юго-западной части побережья (Охотский район Хабаровского края). За эти годы собран огромный биологический и промыслово-статистический материал более чем на 20 реках и озерах региона. Выделены 10 модельных водоемов, на которых проводится ежегодный мониторинг биологической структуры, сроков и динамики анадромной миграции, распределения и численности производителей и покатной молоди лососей. Эти материалы послужили основой для написания книги.

Состав ихтиоценов водоемов материкового побережья Охотского моря довольно беден: число видов не превышает 29, проходные лососевые и лососевидные рыбы доминируют в пресноводных экосистемах по численности – 4 рода, 10 видов (Черешнев, 1998), а в годы возвратов урожайных поколений и по биомассе. Это самая многочисленная и широко распространенная группа рыб на Северо-Востоке Азии. В реках и озерно-речных системах материкового побережья Охотского моря протяженностью по линии берега около 3,5 тыс. км от Удской до Пенжинской губы обитают 5 видов тихоокеанских лососей (нерка, кета, горбуша, кижуч и чавыча), из которых горбуша и кета встречаются практически во всех реках, имеющих сток в Охотское море. Кижуч наиболее многочислен в центральной и юго-западной частях побережья. Нерка обитает в бассейнах 10–12 рек, а чавыча отмечается единично. Максимальная численность подходов горбуши к материковому побережью Охотского моря составила 50 млн рыб (1993 г.), кеты – 9 млн рыб (1995 г.), кижуча – 0,63 млн рыб (1972 г.).

Тихоокеанские лососи являются объектами промышленного и рекреационного рыболовства – уровень добычи по лицензиям достигает нескольких сотен тонн, а промышленного лова – 35–37 тыс. т. Основу уловов – до 98%

составляют кета и горбуша, доля кижуча не превышает 4–5%, нерки – 1%. Высокие подходы горбуши отмечены в начале 1990-х гг. – до 74% общей численности возвратов лососей, к середине 1990-х гг. в подходах возросла доля кеты – до 76%. В последние годы из-за снижения численности кеты в возвратах опять увеличилась доля горбуши – до 85–90%.

Тихоокеанские лососи – традиционно один из основных продуктов питания аборигенных жителей Крайнего Северо-Востока России. Наделение коренного населения квотами на добычу лососей является обязательным элементом национальной политики администраций Магаданской области и Хабаровского края в плане обеспечения рыбопродукцией представителей малых народностей Севера. Традиционно ежегодно, в зависимости от уровня подходов, выделяется от 50 до 100 кг лососей на каждого представителя коренных малых народов Севера.

Воспроизводство лососей в регионе поддерживается в основном за счет природных популяций. Одним из факторов, влияющих на величину запасов и воспроизводительный потенциал популяций лососей, является состояние нерестовых водоемов. Нерестовый фонд находится в хорошем состоянии, насчитывает около сотни рек разной величины и десятка озерно-речных систем. Места размножения лососей практически не затронуты хозяйственной деятельностью, однако в последние годы в некоторых нерестовых водоемах побережья проводятся изыскания на предмет оценки запасов и передачи в промышленную эксплуатацию золотоносных месторождений, что неизбежно приведет к сокращению нерестового фонда. Кроме того, в настоящее время ведутся предварительные работы по оценке запасов месторождения углеводородного сырья на Примагаданском шельфе с его последующей широкомасштабной добычей. Разработка нефтегазоносных месторождений на биологически высокопродуктивных участках североохотоморского шельфа в случае техногенных аварий несет угрозу загрязнения прибрежных вод и негативного влияния на условия среды и выживаемость молоди лососей в начальный морской период жизни, а также на распределение и подходы производителей к нерестовым водоемам во время анадромных миграций.

Одними из ведущих факторов, влияющих на динамику численности популяций, являются браконьерство и нерегулируемый нелегальный вылов лососей в нерестовых водоемах. По экспертной оценке во второй половине 1990-х гг. суммарный уровень промыслового и незаконного лова лососей в Магаданской области составлял по отдельным водоемам до 80–90% подхода. В итоге нерестилища ряда рек, составляющих основу естественного воспроизводства лососей, были опустошены. Кроме этого, вследствие сортировки рыб по половому признаку (изъятие самок) в ходовых косяках, искажалось соотношение полов производителей на нерестилищах, что снижало воспроизводительный потенциал популяций. В результате в настоящее время наблюдается депрессивное состояние запасов горбуши по линии четных лет и относительно низкое состояние запасов североохотоморской кеты – численность ее подходов снизилась в 1,5–2 раза по отношению к уровню 1980-х гг. Из-за смены доминант в реках Тауйской губы в 2000 г. по всему североохотоморскому побережью с 2001 г. урожайной стала линия горбуши нечетных лет.

Тихоокеанские лососи – один из самых перспективных объектов искусственного воспроизводства. В целях восстановления запасов лососей в Магаданской области начиная с 1983 г. введены в строй четыре лососевых рыбоводных завода (ЛРЗ). На магаданских ЛРЗ воспроизводятся 4 вида лососей: кета,

горбуша, кижуч и нерка. Основным объектом, культивируемым на ЛРЗ, служит кета. По оценке рыбоводов МагаданНИРО, доля возвратов кеты заводского происхождения невелика – 6–11% от численности подхода. Необходимое условие высоких возвратов лососей заводского происхождения – соблюдение технологии культивирования, подращивания мальков перед смолтификацией и выпуском в море. Подтверждением этому могут служить сравнительно высокие возвраты искусственно воспроизведенного кижуча в реки Тауйской губы, что, очевидно, является результатом выпусков подрощенной молоди в возрасте 1+. Однако численность выпусков этого вида невелика – в последние 5 лет не превышает 4,2 млн молоди (в среднем 2,6 млн шт.) в год. Следует заметить, что производственная емкость магаданских лососевых заводов составляет 120 млн мальков, однако реально из-за обветшания производственных помещений и дефицита посадочного материала она составляет менее половины этой величины. Ежегодные выпуски за последние 5 лет (2006–2010 гг.) не превышают в среднем 25 млн шт. молоди, при этом доля кеты колебалась от 19 до 52%. Несмотря на довольно длительный срок существования рыбоводных заводов, до сих пор нет отработанной методики выдерживания производителей в приустьевых зонах базовых рек для получения от них зрелых половых продуктов в массовых объемах. Поэтому инкубационный материал заготавливается на нерестилищах тех рек, где еще имеются в необходимом количестве производители кеты и кижуча. Однако негатив таких мероприятий заключается в том, что, во-первых, с ключевых природных нерестилищ изымаются уже пришедшие на нерест зрелые производители, выживаемость потомства которых в этих условиях и так достаточно высока, во-вторых, продолжаются перевозки икры с рек-доноров, нецелесообразность и низкая эффективность которых давно доказаны (Салменкова и др., 1983; Altukhov, Salmenkova, 1987).

Перспективным направлением в промышленном лососеводстве следует считать создание сети индустриально-пастбищных популяций кеты, кижуча и нерки на базе малых водотоков, которые могут использоваться как выростные водоемы для достижения высокой стартовой навески молоди и выработки импринтинга родного водоема. Высокопродуктивная экспериментальная индустриально-пастбищная популяция кеты создана в 1992 г. рыбоводами МагаданНИРО на небольшой р. Кулькуты в зал. Одян Тауйской губы с возвратами производителей до 1,9%. Создание серии таких искусственных популяций позволит дополнительно получать не менее 1,5–2 тыс. т лососей искусственного происхождения и значительно увеличить объем лососевой продукции. Кроме того, за счет индустриальных популяций вполне реально решить проблему нехватки производителей для ЛРЗ, снизив тем самым нагрузку на природные популяции рек-доноров.

Таким образом, тихоокеанские лососи занимают важное место в пресноводных экосистемах региона, представляют огромный интерес как модельные объекты для изучения и экспериментальных исследований, играют значительную роль в экономике региона и в целом являются особым самостоятельным направлением как научных изысканий и мониторинга, так и рыбохозяйственной индустрии. Несмотря на достигнутые усилиями отечественных и зарубежных ученых результаты, необходимо продолжать изучение и мониторинг природных и затронутых рыбоводством популяций лососей, их популяционной структуры и динамики численности, поддерживать их внутривидовое разнообразие и совершенствовать методы управления запасами. Одной из проблем искусственного

воспроизводства лососей являются смешанные популяции, образующиеся в результате деятельности лососевых рыбоводных заводов. Считается, что в смешанных популяциях снижаются генетическое разнообразие и выживаемость, ухудшаются адаптационные характеристики и показатели биологической структуры.

С учетом приведенных обстоятельств, целью данной монографии стало обобщение многолетних данных по биологической и пространственной структуре стад, динамике численности, особенностям воспроизводства, внутривидовой дифференциации, питанию, паразитофауне и промысловому использованию тихоокеанских лососей. При написании монографии использованы данные сотрудников МагаданНИРО: В.В. Поспехова – глава «Гельминтофауна», в 4-й главе по данным М.В. Волобуева написан раздел «Структура чешуи», карты-схемы нерестилищ лососей выполнены П.В. Григорьевым. Кроме того, в работе использованы опубликованные и архивные данные сотрудников лаборатории по изучению лососевых рыб, искусственного воспроизводства лососей и Охотской ихтиологической лаборатории института: В.Л. Костарева, В.К. Клокова, А.В. Евзерова, Л.Д. Кондрашова, В.А. Пастырева, С.Д. Пономарева, В.В. Китова, Л.А.Фроленко, О.А. Никулина, А.Ю. Рогатных, И.С. Голованова, М.В. Волобуева, И.Л. Изергина, Е.Е. Изергиной, В.В. Поспехова, А.И. Мордовина, Л.Л. Хованской, Б.П. Сафроненкова, К.А. Яковлева, Л.И. Морозова и многих других.

Авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам лабораторий лососевых экосистем и экологического мониторинга, искусственного воспроизводства и Охотской ихтиологической лаборатории Хабаровского филиала ТИНРО-Центра, которая до 2000 г. входила в состав ФГУП «МагаданНИРО», работавшим в институте в разное время, за сбор и обработку полевых материалов, неоценимую помощь в исследованиях и выполнении многочисленных научно-практических и технических задач. Подготовка этой книги стала возможной благодаря самоотверженной работе, зачастую в экстремальных условиях Крайнего Северо-Востока, научного и инженерно-технического персонала.

Авторы надеются, что представленная монография удачно обобщит многолетний коллективный труд лососевиков института разных поколений и позволит составить целостное представление о распределении, особенностях биологии, популяционной структуре, запасах и хозяйственном использовании тихоокеанских лососей, обитающих в речных и озерно-речных системах материкового побережья Охотского моря.

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНОВ МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

Материковое побережье Охотского моря протяженностью около 3,5 тыс. км от Сахалинского залива до Пенжинской губы входит в состав территории Северо-Востока России и включает в себя обширную прибрежную полосу в пределах Хабаровского края и Магаданской области (рис. 1).

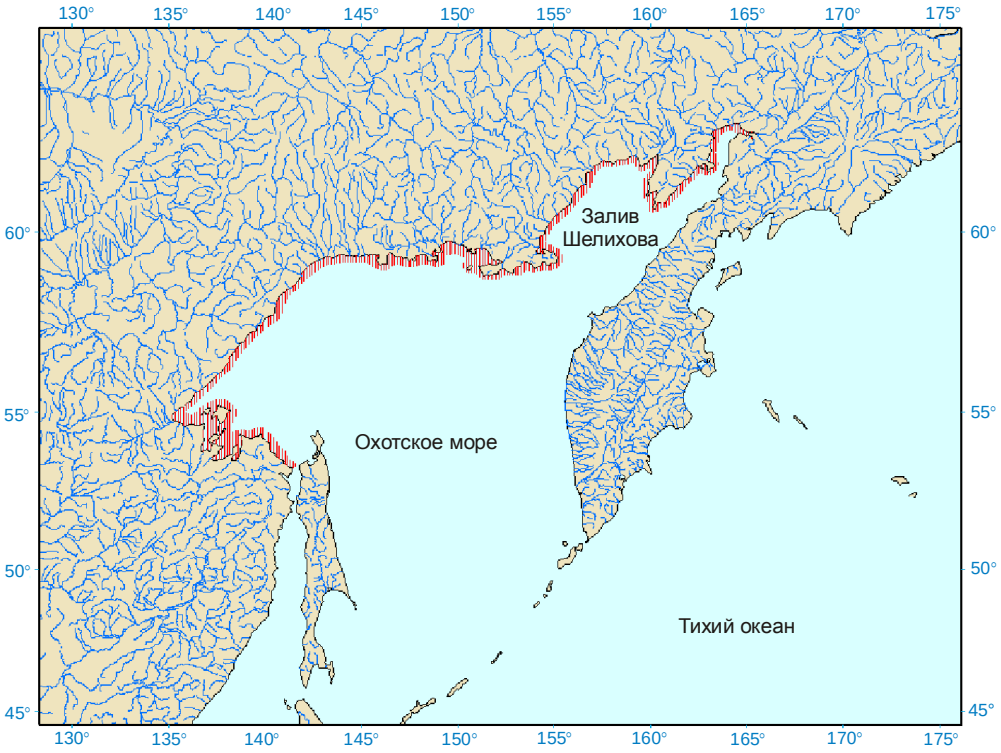


Рис. 1. **Карта-схема района работ (штриховкой выделено материковое побережье Охотского моря)**

Этот район представляет собой часть обширной горной страны, изрезанной сложной гидрографической сетью. Характерными особенностями ее в среднем течении и верховьях нерестовых лососевых рек являются суровый и резко континентальный климат, широкое распространение на водосборной площади рек сезонной и многолетней мерзлоты и наледей. Лесной ландшафт на горных хребтах и нагорьях сменяется тундрой, которая вклинивается на больших участках между бассейнами рек, впадающих в Охотское море. В тесной связи с

резкой и своеобразной пересеченностью рельефа побережья находится густая сеть рек. Большинство из них имеют горный и полугорный характер, который сохраняется до выхода на равнину. Почти все реки этого района испытывают в самом нижнем течении влияние морских приливов, наиболее резко выраженных в северо-восточной части побережья, в частности, в Гижигинской и Пенжинской губах, где их средняя высота достигает 10 м. В ряде рек имеются мелководные хорошо прогреваемые эстуарии (лиманы), в которых молодь лососей после ската проходит осморегуляторную адаптацию и этап нагула перед выходом в море.

Климат материкового побережья Охотского моря суровый, регион испытывает неблагоприятное влияние холодного Охотского моря, а также господствующих зимой и весной сильных ветров северного и северо-западного направлений. Летом преобладают южные и юго-восточные ветры с туманами и дождями. Муссоны несколько повышают температуру зимой и понижают ее летом. В целом по региону среднегодовая температура воздуха -5,8°С, средняя температура января -23,2°С, июля – +12,2°С. В среднем и верхнем течении лососевых рек в районе нерестилищ температура воздуха в январе-феврале опускается до очень низких значений: в бас. р. Охота средняя за февраль температура составляет -27,0°С, минимальная – -50,0°С; р. Тауй средняя -28,1°С, минимальная – -51,5°С; р. Яма средняя – -28,7°С, минимальная – -54,3°С.

Период вегетации короткий и холодный. Безморозный период длится в среднем 80 дней. Среднегодовое количество осадков в разных районах колеблется, характерно уменьшение их с юга на север. Так, например, на юго-западе побережья в районе пос. Охотск, по данным метеостанции «Арка» Колымского управления гидрометеослужбы, среднегодовое количество осадков составляет 442 мм; в бас. р. Тауй, по данным метеостанции «Талон», среднемноголетняя величина выпадения осадков составила 738, а в бас. р. Гижига (метеостанция «Гижига»), удаленной в северо-восточном направлении, их количество составило 348 мм. Наибольшее количество годовой нормы осадков выпадает летом (июнь – август) и осенью (сентябрь-октябрь). Снег ложится с середины по конец октября и сходит в мае (Алисов, 1956; Клюкин, 1960). Среднемноголетние показатели толщины снежного покрова выше в юго-западной части побережья: в бас. р. Тауй этот показатель составляет 88 см, в бас. р. Яма – 29 см и в бас. р. Гижига – 23 см. Ледостав на озерах наступает в середине октября, на реках – в ноябре.

Вся рассматриваемая территория расположена в зоне многолетней мерзлоты, прерываемой островами талых грунтов, мощность ее не превышает 20–30, реже 50 м. Многолетняя мерзлота – важный компонент тундрово-таежных ландшафтов Северо-Востока России. Наличие ее и глубина залегания влияют на запасы и уровень дебита грунтовых вод, почвенно-растительный покров и морфологию речных долин.

Охотоморское побережье отличается сложной орографией: здесь сочетаются разнообразные формы рельефа: от типично альпийских до равнинных, в связи с чем рельеф побережья характеризуется как горный и горно-долинный. Площадь горных массивов значительно превосходит площадь долин. Геологический возраст территории определяется как сравнительно молодой. Формирование рельефа земной поверхности и дна дальневосточных морей в основном закончилось к концу плейстоцена. Наиболее существенные перестройки рельефа происходили в конце третичного (миоцен – плиоцен) – четвертичном периоде. Они были обусловлены тектонической и вулканической деятельностью, неоднократными крупными (до нескольких сотен метров) колебаниями (трансгрессиями и регрессиями) уровня моря, развитием мощных покровных, полу-

покровных и горно-долинных оледенений. Наиболее крупные оледенения происходили в середине – конце плейстоцена. Позднеплейстоценовое оледенение характеризовалось значительными масштабами – его площадь занимала до 40% площади Северо-Востока (Север..., 1970; Линдберг, 1972; Беспалый, Глушкова, 1987; Черешнев, 1996, 1998). Свободными от ледников оставались низовья Охотско-Кухтуйской депрессии, Кава-Челомджинская, Ямская, Гижигинская и Пенжинская низменности (Глушкова, 1984), явившиеся рефугиумами для рыб пресноводного комплекса.

Почвы описываемой территории относятся к Восточно-Сибирской континентальной фации (Наумов, Градусов, 1964). Для нее характерно широкое развитие криогенных явлений, связанных не только с сезонной, но и с неглубоко залегающей многолетней мерзлотой. Подзолообразовательный процесс развивается здесь слабо, происходит ожелезнение почвенной толщи и обогащение ее сульфитами железа. Бо́льшая часть территории побережья сложена горно-арктическими и горно-тундровыми почвами, тундрово-арктическими, горно-таежными кислыми неоподзоленными и тундрово-глеевыми.

Горные массивы слагаются главным образом эффузивными и интрузивными плотнокристаллическими породами кислого, среднего, редко – основного состава (граниты, гранодиориты, филлиты, андезито-базальты и др.) (Наумов, Градусов, 1964). На склонах гор материнской породой почв являются элювий и элюво-делювий указанных пород. В верхних горизонтах элювиально-делювиальных отложений часто встречается примесь вулканического стекла (Симаков, 1957).

Суровый климат региона определяет своеобразный характер растительного покрова. Главной древесной породой в этом районе является лиственница (Стариков, 1958). Геоботаники выделяют охотско-колымскую тайгу в особый тип под названием «арктолесье» (Васьковский, 1956, 1958) или «тундролесье» (Пармузин, 1967). Юго-западная и центральная части побережья относятся к подзоне предтундровых редколесий зоны светлохвойных лесов. Преобладают в этой зоне редкостойные лиственничные леса, произрастающие по речным долинам и горным склонам. В поймах по островам и берегам рек на дренированных почвах лиственничники вместе с тополем душистым и чозенией образуют густые высокоствольные древостои. Среди лиственничных массивов здесь встречаются рощи берез. В бас. р. Яма имеется участок, где произрастает реликтовая сибирская ель.

Северная часть территории района относится к лесотундровой (лесокустарниковой) зоне с преобладанием кедрового стланика. Основной фон растительности – кустарниковый, подгольцовый, представлен кустарниковообразными лесами из кедрового стланика и ольхи стланиковой. Наиболее широко распространены редкостойные лиственничники с кедровым стлаником и брусничномоховым напочвенным покровом.

Особенности орографии, лесного покрова и строения почв оказывают влияние на формирование речных долин. В горных районах они, как правило, имеют V-образную форму с очень глубоким врезом и крутым углом падения ложа. Дно долин заполнено крупнообломочным материалом (глыбами, валунами, галькой) и мелкофракционными наносами аллювиального происхождения. В районе среднегорного рельефа преобладают корытообразные (троговые) долины с наличием пойм. С приближением к равнинам долины расширяются, появляются двусторонние поймы. Речные долины низменных равнин очень широкие, их склоны пологие и часто сливаются с прилегающей местностью.

На участках перехода от горного рельефа к плоскогорному или равнинному иногда распространены разветвленные русла, напоминающие внутреннюю

дельту. Здесь реки формируют свое русло в относительно мелкозернистом аллювии (галька, гравий, песок) и вследствие большой скорости течений имеют неустойчивое, легкоподвижное русло, образующее множество меандров. Такие участки характерны для абсолютного большинства исследованных рек материкового побережья, имеющих сток в Охотское море.

На реках побережья наблюдаются весенне-летнее снеговое половодье и летние дождевые паводки. Средняя дата начала половодья – конец II декады мая в центральной и конец III декады мая в северной части побережья. Пик половодья в юго-западных районах отмечается в конце III декады мая – начале июня, в северо-восточной части – в I декаде июня. Дождевые паводки по интенсивности и уровню подъема воды иногда превышают уровень весеннего половодья.

Отмеченные особенности района накладывают отпечаток на гидрологический режим рек, газовый и химический состав воды. Реки побережья по гидрологическому режиму близки к арктическому типу. В целом режим рек характеризуется резкими колебаниями стока в году, чередованием высоких паводков и периодов межени, которая отличается относительно низким стоком летом и очень малым (3–5% годового) стоком зимой (Воскресенский, 1962). По данным гидрометеорологических станций Колымского управления гидрометеослужбы минимальные расходы воды на лососевых нерестовых реках отмечаются в конце зимы – начале весны (в марте). В это время на юго-западе территории (р. Тауй) расходы воды по среднемноголетним данным составляют 33,4 м^3/с при колебаниях от 6 до 74 м^3/с. В северо-восточной части побережья в р. Гижига расходы воды в марте составляют в среднем 8,4 м^3/с при межгодовых колебаниях от 4 до 13 м^3/с. Максимальные расходы воды в реках североохотоморского побережья отмечены в июне. Среднемноголетний показатель для р. Тауй составил 1260, для р. Гижига – 797 м^3/с. Температура воды в реках начинает увеличиваться после ледохода, начало которого приходится на середину – конец мая, и достигает максимума в июле. Так, среднемноголетняя температура воды в мае уменьшается в направлении с юго-запада на северо-восток: р. Тауй – 1,4°С (0–6,2°С), р. Ола – 1,2°С (0–5,3°С), р. Гижига – 0,9°С (0–3,8°С). Такой же градиент температуры сохраняется и в летнее время – в июле: р. Тауй – 13,6°С (9,9–16,2°С), р. Ола – 10,9°С (8,1–12,7°С), р. Гижига – 9,9°С (5,4–12,5°С).

Мерзлые толщи затрудняют и обедняют подземное питание рек, так как даже глубокие речные эрозионные врезы в условиях многолетней мерзлоты никакого влияния на режим меженного стока не оказывают. На большинстве рек под руслами залегают насыщенные водой песчано-галечные отложения, которые благодаря отепляющему действию вод не промерзают. Мощность их определяется глубиной сезонного оттаивания пород, в этих отложениях и формируется меженный сток. В летний период он зависит от количества и характера выпадающих осадков и оттаивания деятельного слоя, а также от поступления глубинных подмерзлотных вод. Воды, поступающие на водосбор в период половодья и дождевых паводков, аккумулируются в толще этих отложений, а затем разгружаются в речную сеть, обеспечивая меженный сток в безосадочный период.

Для некоторых рек побережья характерно после прекращения почвенного стока сохранение подруслового стока, который также связан со слоем аллювиальных отложений, достигающих в горных районах большой мощности – нескольких десятков метров. Питание этих подрусловых потоков происходит по сквозным таликам подмерзлотными водами. Расход воды в подрусловых потоках в начале зимы может достигать 10–30, снижаясь к началу весны до 0,5–3,0 л/с.

Таким образом, реки материкового побережья Охотского моря в зимнее время питаются исключительно водами подземного генезиса – приповерхностными таликовыми и глубинными подмерзлотными, разгружающимися в подрусловые аллювиальные отложения и через них в реки. На формирование зимней межени также влияют водность предшествующей осени и погодные условия осенне-зимнего периода. В суровые малоснежные зимы промерзание поверхностного слоя почвы происходит быстрее и интенсивнее, в результате чего запасы таликовых вод переходят в кристаллическое состояние и уровень стока значительно снижается. То есть снег выполняет роль теплоизолятора, обеспечивающего более равномерный сток в реках в зимнее время.

На материковом побережье Охотского моря насчитывается около 4,5 тыс. водотоков различной протяженности, в том числе не менее 90 нерестовых лососевых рек разной величины, протяженности и промысловой значимости. Длина таких водотоков колеблется от 10 до 700 км. Наиболее крупными водоемами первой величины, протяженностью более 300 км, являются рр. Пенжина, Парень, Яма, Тауй, Иня, Ульбея, Кухтуй, Охота, Улья, Уда, Тугур. Из них наиболее важны в воспроизводстве лососей Пенжина, Охота и Уда. Значительный воспроизводительный потенциал лососей составляют реки средней величины, до 300 км: Гижига, Авекова, Б. Гарманда, Наяхан, Вилига, Тахтояма, Ола, Армань, Яна, Урак.

От величины водотока, площади нерестового фонда и имеющихся в нем условий для воспроизводства зависит разнообразие заходящих на нерест видов лососей и их численность. Малые реки (10–50 км) занимают по территории довольно узкую климатогеографическую зону. Набор микроусловий, удовлетворяющих видоспецифическим требованиям воспроизводства кеты или кижуча, в них гораздо меньше, чем в средних и крупных по протяженности водоемах. Преобладающими видами, размножающимися в реках малой величины, являются горбуша, в некоторых – ранняя форма кеты, которая по экологии нереста сходна с горбушей. Русла малых рек разработаны слабо, мощность водоносных пластов в их долинах незначительна. Поэтому количество участков с постоянно высоким дебитом грунтовых вод в бассейнах таких рек крайне невелико или они совсем отсутствуют. В реках средних и крупных по величине набор условий среды обитания значительно разнообразнее благодаря более широкому спектру климатических, гидрологических и гидрогеологических характеристик. В таких реках могут размножаться горбуша, кета ранней и поздней форм, кижуч и реофильная форма нерки.

Прибрежная зона Охотского моря характеризуется довольно жесткими фоновыми условиями в весеннее время (май-июнь): низкими температурами воды, слабым развитием кормовой базы, а в отдельные годы – высокой ледовитостью, как, например, 1967, 1978–1980, 1999, 2001 г., когда мощные ледовые поля держались в Тауйской губе и зал. Шелихова до конца июня. В такие годы общая площадь, занимаемая льдом, составляла 94–97% моря.

По среднемноголетним данным температура воды в заплеске составляет в мае в среднем 1,5, в июне – 6,7, в июле 12,2°С. Соленость в Тауйской губе в районе м. Алевина колеблется от 32,6 до 33,6‰, в зал. Шелихова – от 29,3 до 31‰, в Ямской губе – от 28,5 до 32,6‰, в районе пос. Охотска – от 26,9 до 33,9‰. Максимальное распреснение прибрежных вод отмечается в летние месяцы (июнь – август) за счет выноса вод из рек. Условия прибрежной зоны моря обусловливают уровень выживаемости скатившейся молоди: раннее очищение прибрежья ото льда и быстрый прогрев воды способствуют хорошей (6–8-кратной) выживаемости потомства лососей и, наоборот, затяжная холодная весна и высокая ледовитость могут привести к гибели большей части поко-

ления. В такие годы низкие температуры воды прибрежной зоны и слаборазвитая кормовая база отрицательно влияют на выживаемость скатившейся молоди. По литературным данным, элиминация сеголетков горбуши в прибрежье на Камчатке может доходить до 94,4% (Карпенко, 1998), в Британской Колумбии – до 95% (Parker, 1964, 1965), сеголетков кеты на Сахалине – до 42% (Шершнев, 1975), элиминация молоди кеты в Амурском лимане хищными рыбами и миногой составляет 93, горбуши – 96% (Рослый, Новомодный, 1996), а ее общая величина смертности в море может достигать 98,7% (Карпенко, 1998; Parker, 1968). Морская смертность лососей, по разным оценкам, может составлять 55–84% (Мельников, 1997; Шунтов, Темных, 2008).

Подводя итог изложенному, следует отметить, что нерестовые лососевые водоемы континентального побережья Охотского моря расположены в более суровых природных условиях, нежели реки Камчатки, Сахалина и Приморья. В целом климат исследуемого района является более жестким, и поэтому можно считать, что условия естественного воспроизводства и пресноводного периода жизни лососей довольно своеобразны и накладывают отпечаток на различные особенности их биологии. Условия воспроизводства и обитания молоди тихоокеанских лососей в водоемах материкового побережья Охотского моря сопоставимы с условиями закраины ареала таких видов, как кета и горбуша, особенно в северо-восточной части региона.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу монографии положены материалы и результаты многолетних (с 1954 по 2010 г.) исследований биологии, распределения, численности, популяционной и внутривидовой структуры четырех видов тихоокеанских лососей: горбуши, кеты, кижуча и нерки, воспроизводство которых происходит в водоемах материкового побережья Охотского моря. Сбор материала проводили сотрудники лаборатории лососевых экосистем МагаданНИРО на 26 реках побережья и озерах: Чукча (бас. р. Кава, р. Тауй), Хэл-Дэги и Агарган (бас. р. Иня), Б. Уегинское и Корраль (бас. р. Охота) (рис. 2). Стационарные мониторинговые наблюдения выполнены на 10 основных лососевых реках побережья: Гижига, Наяхан, Яма, Туманы, Кулькуты, Ола, Яна, Тауй, Кухтуй, Охота.

Ежегодно с контрольных рек на полный биологический анализ (ПБА) отбирали по 500–1200 экз. кеты и горбуши, по 200–600 экз. кижуча. Объем одной стандартной пробы составил 100 экз., сбор проб осуществляли в течение всего нерестового хода лососей с периодичностью 4–5 дней. Всего за все годы исследований биологическому анализу подвергнуто около 104 тыс. экз. горбуши, 107 тыс. экз. кеты, 27 тыс. экз. кижуча и 1,65 тыс. экз. нерки (табл. 1).

Биологические анализы включали: определение пола рыб, измерения рыбы (длина по Смитту, промысловая длина и длина тела от начала боковой линии до окончания чешуйного покрова), массу целой и массу рыбы без внутренностей, массу гонад, сбор чешуи для определения возраста и отбор навески икры для определения абсолютной плодовитости. Морфометрический анализ выполняли по схеме И.Ф. Правдина (1966). Для анализа отбирали рыбы без брачного наряда сходного размера. Минимальный объем выборки на морфометрические промеры составлял 25 экз. Промеры проводились штангенциркулем с точностью до 1 мм. Для оценки морфоэкологического разнообразия кеты использован дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных, реализованный в программном пакете Statistica. Для устранения размерной и половой изменчивости экстерьерные признаки были трансформированы в индексы Хаксли (Huxley, 1932). Численность поколений определяли суммированием численности возвратов рыб одного поколения, созревающих в разном возрасте. Кратность естественного воспроизводства устанавливали как отношение численности потомства к численности родителей. Коэффициент ската молоди лососей определяли как отношение скатившейся молоди к потенциалу плодовитости, выраженное в процентах (Леванидов, 1969).

Массовые пробы, которые включали оценку соотношения полов, среднего размера и сбор проб чешуи для определения возраста, брали в промежутках между пробами ПБА, их объем составлял 200–300 экз. По нерке ввиду ее малочисленности имеются разрозненные фрагментарные данные за отдельные годы из бас. рр. Гижига, Ола, Быструха, Иня, Охота.

Для характеристики динамики численности использованы данные промысловой статистики (Уловы..., 1989; Historical..., 1979; технические доклады NPAFC за разные годы), сведения об уловах, полученные в отделе регулирования промысла ФГУ «Охотскрыбвод», Охотского территориального управления Росрыболовства, а также результаты аэровизуального учета производителей лососей в реках побережья.

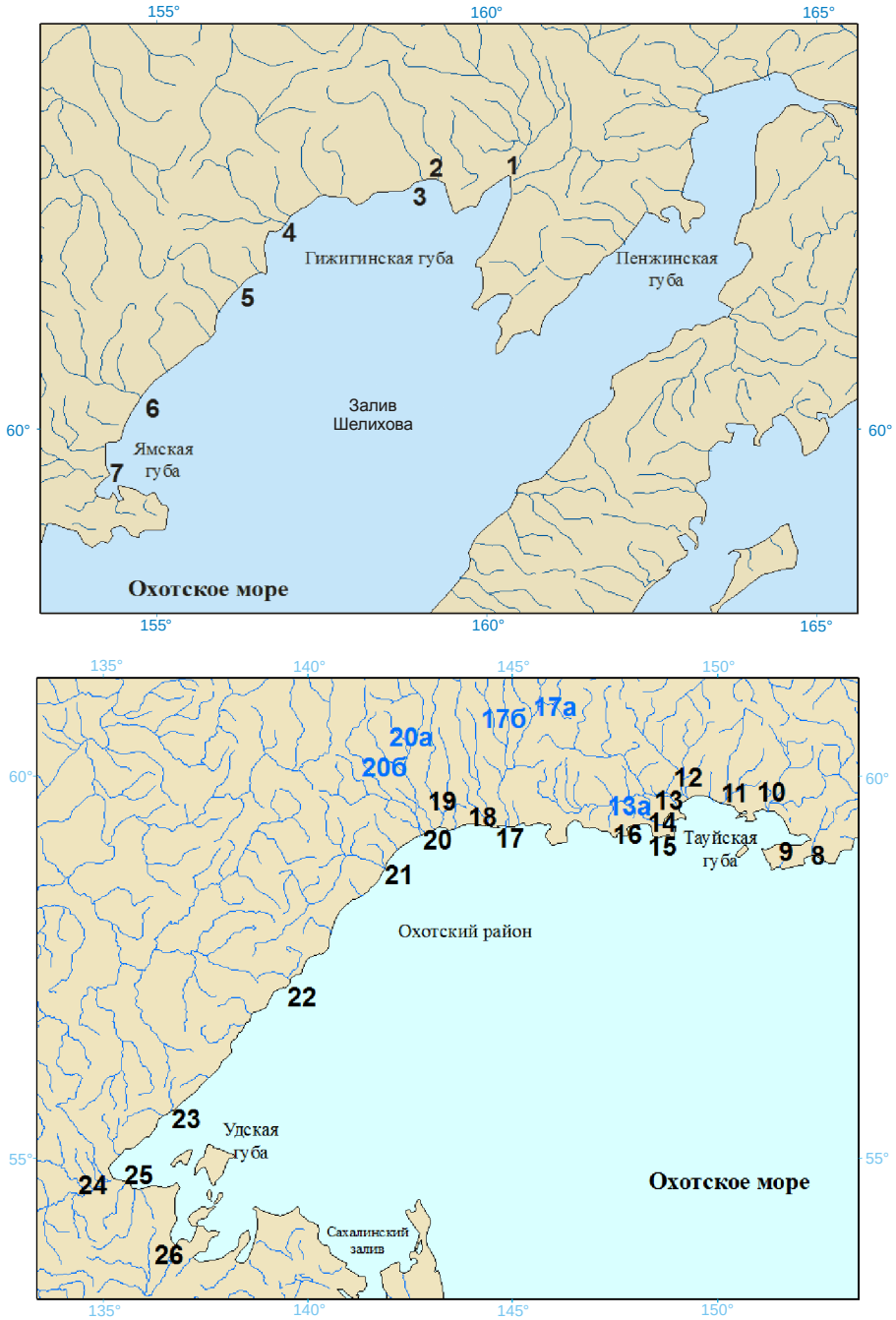


Рис. 2. **Карта-схема района работ:** 1 – р. Гижига; 2 – р. Б. Гарманда; 3 – р. Наяхан; 4 – р. Вилига; 5 – р. Туманы; 6 – р. Тахтояма; 7 – р. Яма; 8 – р. Сиглан; 9 – р. Кулькуты; 10 – р. Ола; 11 – р. Армань; 12 – р. Яна; 13 – р. Тауй; 13а – оз. Чукча; 14 – р. Мотыклейка; 15 – р. Улукан; 16 – р. Быструха; 17 – р. Иня; 17а – оз. Хэл-Дэги; 17б – оз. Агарган; 18 – р. Ульбея; 19 – р. Кухтуй; 20 – р. Охота; 20а – оз. Б. Уегинское; 20б – оз. Корраль; 21 – р. Улья; 22 – р. Алдома; 23 – р. Киран; 24 – р. Уда; 25 – р. Тором; 26 – р. Тугур

Таблица 1. **Объем использованного материала, экз.**

Водоем	Горбуша			Кета			Кижуч			Нерка		
	Длина по Смитту	Масса тела	ИП	Длина по Смитту	Масса тела	ИП	Длина по Смитту	Масса тела	ИП	Длина по Смитту	Масса тела	ИП
Гижига	9838	9838	4115	10 619	9136	1547	12	12	0	23	23	20
Б. Гарманда	–	–	–	1063	1063	536	–	–	–	–	–	–
Наяхан	3925	3925	1996	6739	6738	2619	15	15	3			
Вилига	1845	1843	747	4070	3638	0	–	–	–	–	–	–
Туманы	400	400	175	4141	4140	1593	–	–	–	–	–	–
Тахтояма	102	102	37	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Яма	730	729	276	4685	4685	2220	729	729	290	–	–	–
Сиглан	1878	1877	580	–	–	–	240	240	51	–	–	–
Кулькуты	9911	9831	4296	609	217	18	–	–	–	–	–	–
Ола	22 331	15 047	6484	5079	4950	1677	2876	2860	1422	639	639	194
Армань	1336	1288	683	1503	1414	657	280	280	41	–	–	–
Яна	4915	3066	1035	3657	3271	1325	1077	1076	459	–	–	–
Тауй	18 658	18 656	8013	22 918	22 835	8020	5153	5119	1584	–	–	–
Мотыклейка	2950	2950	1476	–	–	–	199	199	66	–	–	–
Улукан	–	–	–	–	–	–	51	50	14	–	–	–
Быструха	606	606	350	302	302	151	73	73	25	27	27	19
Иня	1000	1000	542	2598	2598	1160	399	400	197	155	155	0
Улья	2078	2078	1060	–	–	–	1978	1978	349	–	–	–
Толмот	–	–	–	–	–	–	100	100	60	–	–	–
Охота	2319	2199	590	5506	5127	1522	2271	2271	655	449	449	207
Кухтуй	19 132	19 130	8162	33 848	33 194	11 703	11 553	11 553	5249	200	200	0
оз. Агарган	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14	14	2
оз. Корраль	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7	7	0
оз. Б. Уегинское	–	–	–	–	–	–	–	–	–	90	90	37
оз. Хэл-Дэги	–	–	–	–	–	–	–	–	–	50	50	20
Всего	103 954	94 566	40 617	107 337	103 308	34 748	27 006	26 955	10 465	1654	1654	499

Авиаучеты численности производителей лососей, пропущенных на нерест в реки побережья, ежегодно осуществляли сотрудники лаборатории лососевых экосистем с 1966 г. согласно отработанным методам (Остроумов, 1964; Евзеров, 1970, 1975). До 1966 г. характеристика запасов дана по уловам с учетом того, что величина вылова в определенной мере отражает численность подходов лососей.

Численность подходов лососей определяли как суммарную величину вылова и пропуска производителей на нерест. Величину промыслового изъятия вычисляли в процентах вылова лососей от общей численности рыб в подходе.

Распределение лососей в нерестовых реках и топографию нерестилищ оценивали при аэровизуальных работах по учету их численности. С воздуха картировали места локализации лососей в бассейнах нерестовых рек (Евзеров, 1983; Рогатных, Морозов, 1988; Путивкин и др., 2001).

Расчет динамики нерестового хода выполняли на основе данных промысловой статистики и работы контрольных лососевых неводов. В годы мощных подходов статистика промысла не отражает истинную динамику нерестового хода, так как во время рунного хода добыча лососей лимитируется пропускной способностью приемоперерабатывающей базы. В такие годы объективные данные давали только сведения об уловах на единицу усилия.

В основу разделов о покатной миграции молоди положены материалы, собранные сотрудниками лаборатории лососевых экосистем МагаданНИРО с начала 1980-х гг. по 2010 г. Следует отметить, что наиболее значимые для воспроизводства кеты нерестовые реки материкового побережья Охотского моря имеют протяженность от 100 до 300 км, из-за сравнительно большой глубины и высоких расходов воды в период прохождения паводков в реках побережья провести учет абсолютной численности покатной молоди невозможно. Метод сплошного учета можно применять лишь на небольших притоках первого-второго порядков лососевых рек, как это было, например, проделано В.Л. Костаревым (1970а) на р. Улхан – притоке первого порядка р. Кухтуй, С.П. Воловиком (1967а) на сахалинской р. Лесная, Дж.Хантером (Hunter, 1959) на небольшом притоке Хукноуз Крик в Британской Колумбии. Однако сравнение результатов абсолютного и относительного учетов, проведенных другими исследователями (Воловик, 1967а; Костарев, 1970а; Николаева, 1970; Чупахин, 1973), показало, что данные, получаемые обоими методами, дают сходные результаты и вполне сопоставимы.

Учетные работы по оценке численности покатной молоди лососей осуществлялись методом выборочных обловов с помощью мягкой ловушки длиной 2 м с площадью входного отверстия 0,25 м^2, изготовленной из газ-сита № 7 или безузелковой дели 3 × 3 мм. За основу был принят выборочный метод учета, использованный А.Я. Таранцом (1939) на р. Иска в бассейне Амура, модифицированный нами для проведения учетных работ на гидрологических створах. Ловушки ставили с троса, натянутого над рекой, на станциях, расположенных друг от друга на расстоянии 20 м. Учетные работы выполняли круглосуточно. Продолжительность экспозиции ловушки обычно составляла 10 мин, но в зависимости от численности (интенсивности улова на ловушку) скатывавшейся молоди могла варьировать от 5 до 30 мин. Таким образом, облавливалась молодь, мигрировавшая по всему сечению русла реки в верхнем слое воды. Установлено, что основная масса молоди лососей при скате держится в поверхностном слое потока. Во время учетных работ ежедневно параллельно с обловами мальков измеряли температуру воды и воздуха, уровень воды в реке, регистрировали метеорологическую обстановку. Нагуливающуюся молодь отлавливали мальковым неводом с ячеей в кутце 3 мм в период покатной миграции (май-июнь) и в летнее время (июль-август) в реках и эстуариях. В озерах производителей и молодь нерки отлавливали ставными сетями с различной ячеей.

Наблюдения за воспроизводством лососей в природной обстановке проводили на рр. Мотыклейка, Сиглан (горбуша), Кава и Челомджа (притоки р. Тауй), Чукчинка, Яма, Улья, Амка, Кухтуй, Охота, Кюренджа, руч. Бюк и Кременец, (кета, кижуч), оз. Б. Уегинское и Хэл-Дэги (нерка) в 1970–1980-х гг. Развитие горбуши контролировали путем сбора информации, получаемой с искусственных нерестовых гнезд, заложенных в грунт нерестилищ (Голованов, 1982). На р. Челомджа наблюдения проводили в весенний (май-июнь) и осенне-зимний периоды (сентябрь – апрель). В руч. Бюк и Кременец – в июле-августе, в оз. Б. Уегинское – с июня по октябрь, в остальных водоемах в основном во время нереста лососей (август – октябрь). Поверхностную температуру воды измеряли ртутным термометром, измерения температуры руслового, подруслового и грунтового потоков проводили с помощью портативного электротермометра, снабженного щупом. Содержание кислорода в воде оценивали портативным полевым анализатором US-12 (Япония), концентрацию ионов водорода – pH-метром L-7 «Horiba» (Япония), глубину над нерестовыми гнездами определяли водомерной рейкой, скорость течения – гидрологической вертушкой ГР-51 и с помощью секундомера.

Наблюдения за размножением производителей, развитием икры кеты и кижуча и экологией их молоди проводили с сентября 1979 г. по март 1980 г., а также в июне и октябре – декабре 1981 г. на незамерзающей протоке ключевого типа, устье которой расположено в 3 км выше левого притока Хурэн (среднее течение р. Челомджа). Икру кеты и кижуча, оплодотворенную сухим способом (Смирнов А.И., 1963), инкубировали в решетчатых пластиковых контейнерах, зарытых в грунт нерестилища на глубину 20–25 см в ключевой протоке р. Челомджа (Волобуев, 1984; Рогатных, 1987). В течение инкубации в инкубаторах регулярно (2 раза в месяц) осуществляли профилактический осмотр развивающейся икры и учитывали ее отход. Извлечение и погружение в грунт развивающейся икры выполняли с максимальной осторожностью. Осмотр содержимого инкубаторов проводили в воде. В период инкубации икры измеряли температуру воды и воздуха 3 раза в сутки. В 2000-е гг. температурный режим инкубации оплодотворенной икры лососей в природной обстановке определяли с помощью стационарных температурных датчиков «Термохрон».

Осенью-зимой 1978/79 г. молодь кеты в нерестовой протоке отлавливали сачком, изготовленным из мелкоячейной дели, а в реке – ловушкой из сита № 7 с площадью входного отверстия 0,25 м^2. Всего за это время подвергнуто анализу 100 экз. зимующей, 137 – предпокатной и 120 – покатной молоди кеты.

Фауну амфибиотических беспозвоночных, кормовую базу и питание молоди тихоокеанских лососей изучали в основных нерестовых лососевых реках североохотоморского побережья: Гижиге, Яме, Тауе (Фроленко, 1970; Хаменкова, 2002). Качественные и количественные пробы бентоса собирали в рр. Ола, Челомджа и Кава на разных биотопах при помощи рамочного бентометра размерами 40 × 40 см с сачком-уловителем. Биомассу донных организмов определяли путем пересчета полученных результатов на 1м^2 площади грунта.

Сбор и обработку проб по питанию проводили количественно-весовым методом (Руководство..., 1961; Методическое…, 1974). Биомассу кормового бентоса рассчитывали методом исключения крупных объектов, выходящих за пределы пищевого спектра молоди лососей. При обработке материалов по питанию молоди лососей определяли длину и массу рыб, содержимое пищеварительных трактов взвешивали с точностью до третьего знака. При расчислении общих индексов наполнения желудков учитывали всех рыб в пробе как с полными, так и с пустыми желудками. Пищевые компоненты определяли по

возможности до вида, остальные кормовые организмы определяли до более крупных систематических групп – отрядов, семейств.

Исследование генетической структуры ранней и поздней кеты выполняли на материалах, собранных в бас. р. Тауй, методом молекулярной гибридизации ДНК, описанным в литературе ранее (Медников и др., 1977, 1988; Шубина, 1980).

Мониторинг популяционно-генетической структуры кеты ряда рек Североохотоморского побережья – Охота, Тауй, Армань, Яна, Ола, Яма, Гижига, Пенжина – проводили с начала 1990-х гг. (Бачевская, 1990, 1992). Для электрофоретического анализа отбирали пробы скелетных мышц (более 7000 шт.). Электрофорез белков проводили с использованием трис-ЭДТА-боратного буфера pH 8,3 в блоке 7%-ного полиакриламидного геля. Гистохимическими методами (Manchenko, 1994) выявляли активность следующих ферментов (локусов): лактатдегидрогеназы (LDH-A1*), малик-энзима (m-MEP-2*), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (PGDH*), эстеразы-D (ESTD*) и аспартатаминотрансферазы (s-AAT-1,2*). При генетической интерпретации зимограмм изолокусов s-AAT-1,2* исходили из модели одного полиморфного и одного мономорфного локуса. Обозначения локусов и аллелей соответствуют номенклатуре генов, кодирующих белки у рыб (Shaklee et al., 1990). Степень генетического сходства между выборками определяли величиной стандартного генетического расстояния Нея (Nei, 1972), рассчитанного по средним значениям частотот пяти аллозимных локусов. Дендрограмму строили невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA) (Волобуев и др., 2005а).

В основу предложенной новой схемы рыбопромыслового районирования (раздел 5.2) положены величины ежегодных подходов горбуши в реки северного побережья Охотского моря с 1966 по 2000 г. и циркуляция вод деятельного слоя в прибрежной зоне в теплый период (Марченко, Голованов, 2001). Величины подходов исследованы методом главных компонент, позволяющим провести классификацию данных. Для сохранения дисперсий величины ежегодных подходов были переведены в логарифмический масштаб. Анализ схемы течений проведен на основании опубликованных данных (Чернявский, 1981; Чернявский и др., 1981; Шунтов, 2001).

Декадные и месячные данные об уровнях, расходах, температуре воды в реках, высоте снежного покрова, температуре воздуха в районе нерестилищ, температуре воды заплеска в прибрежье, ледовитости Охотского моря за 1967–1987 гг. получены в Колымском управлении гидрометеослужбы.

Экологию молоди лососей в эстуариях рек и прибрежье изучали в 1970–1990 и в 2005–2010 гг. путем ее обловов закидными неводами с берега, а в 1986–1990 гг. – с судов Тихоокеанского управления рыболовного научно-исследовательского флота (ТУРНИФ) типа РС «Лорино» и «Мирный», СРТМ «Дончак» и «Современник», СТМ «Очаков». С борта этих судов выполнялись пелагические траловые съемки, оценивалась кормовая база и энергоемкость среды обитания молоди в прибрежной 20-мильной зоне (Афанасьев и др., 1994а,б; Афанасьев, Михайлов, 1994).

Оценка связей выживаемости молоди лососей с условиями среды подготовлена на архивных материалах МагаданНИРО за 1997–2006 гг. с привлечением данных по ледовому режиму и концентрации хлорофилла-«а», полученных с сайтов NOAA и NASA. Зависимости выживания горбуши и кеты в море от уровня весенних паводков построены на собственных материалах.

Комплекс научно-исследовательских работ по изучению морского периода жизни лососей осуществлялся в весенне-летнее время в 1993–1995 гг. на японских судах «Канэй-мару», «Коэй-мару», «Кайо-мару» в северной части Охот-

ского моря – пятом районе (57–58° с. ш. и 148–152° в. д.) в рамках российско-японских соглашений в области рыболовства. В 1997–1998 гг. работы по контролю преднерестовой миграции лососей в Петропавловско-Командорской подзоне Тихого океана и в Охотском море проводились на рыболовном судне «Рубиновый». В 2001–2003 гг. исследования преднерестовых миграций лососей выполнялись на РТМ «Дальокеан-2» в Петропавловско-Командорской, Тихоокеанской и Северо-Охотоморской подзонах (табл. 2, рис. 3).

Таблица 2. **Районы и сроки работ по изучению лососей в морской период жизни в 2001–2003 гг.**

Подзона	Координаты	Сроки работ
2001 г.		
Петропавловско-Командорская	52°01′–52°27′ с. ш., 161°15′–163°38′ в. д.	С 27 июня по 2 июля
Тихоокеанская (Северо-Курильская зона)	49°43′–50°47′ с. ш., 158°10′–158°40′ в. д.	С 4 по 16 июля
Северо-Охотоморская	51°06′–55°02′ с.ш., 152°05′–153°26′ в. д.	С 4 по 23 июня; с 20 июля по 1 августа
2002 г.		
Петропавловско-Командорская	52°17′–53°38′ с. ш., 166°10′–169°08′ в. д.	С 19 мая по 2 июня
Тихоокеанская (Северо-Курильская зона)	49°31′–51°34′ с. ш., 159°07′–162°13′ в. д.	С 5 июня по 3 июля
Северо-Охотоморская	50°32′–52°16′ с. ш., 152°58′–153°27′ в. д.	С 6 по 21 июля
2003 г.		
Петропавловско-Командорская	52°54′–53°29′ с. ш., 163°42′–164°39′ в. д.	С 12 июня по 1 июля
Тихоокеанская (Северо-Курильская зона)	50°24′–50°45′ с. ш., 158°40′–159°07′ в. д.	С 3 по 6 июля
Северо-Охотоморская	50°23′–56°25′ с. ш., 150°17′–153°28′ в. д., 55°48′–56°25′ с. ш., 150°17′–151°35′ в. д.	С 8 июля по 15 августа

Исследования включали ежедневный биологический анализ лососей, сбор массовых проб отолитов кеты для оценки доли маркированных термическими метками рыб, оценку содержимого желудков и степени развития гонад. Кроме того, проводили контроль температурного режима в поверхностном 10-метровом слое и отмечали аномалии в развитии гонад. Лососей отлавливали дрифтерными жаберными сетями с ячеей 55 × 55 и 65 × 65 мм.

Объем собранного биологического материала в ходе исследования морского периода жизни лососей приведен в табл. 3.

Промысловые и биологические материалы накапливали в MS Excel, их обработку осуществляли в MS Excel при помощи надстроек (Add-Ins), написанных С. Л. Марченко на базе VBA по общепринятым в ихтиологии методам статистических обсчетов (Правдин, 1966; Лакин, 1980), построение карт – в ArcView 3.2a и ArcGIS 9.0.

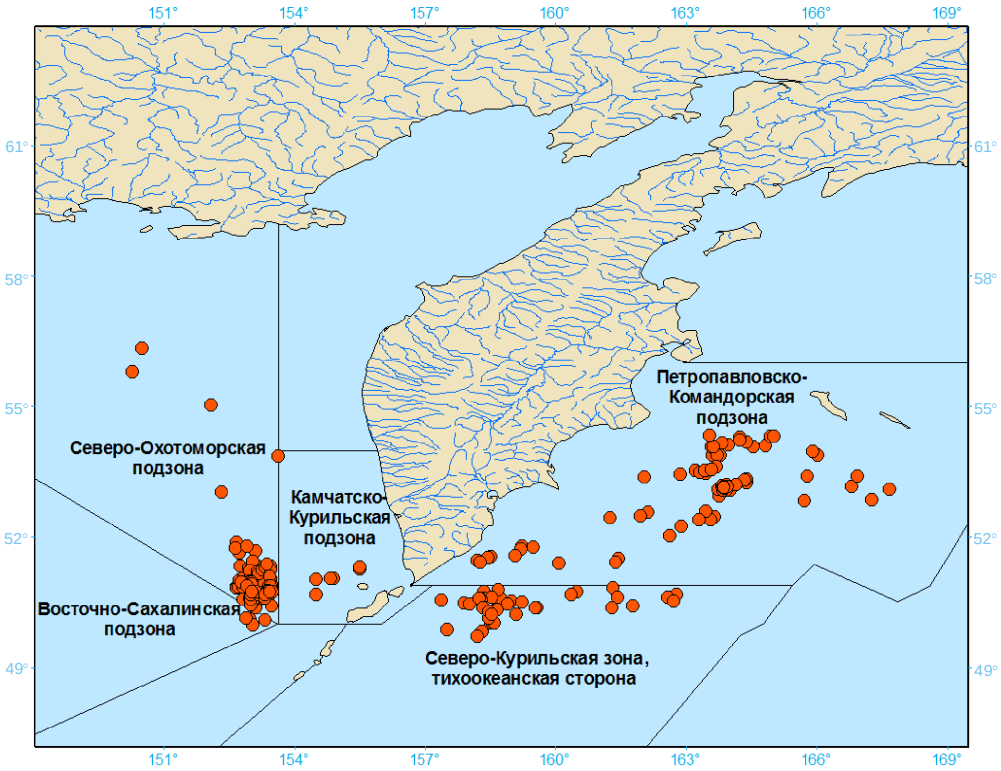


Рис. 3. **Карта-схема районов работ в 2001–2003 гг.**

Таблица 3. **Количество собранного материала в 2001–2003 гг. в период морских исследований лососей**

Год	Кол-во сетедрейфов	Собрано на ПБА, экз.						Собрано отолитов кеты, пар
		кеты	нерки	горбуши	кижуча	чавычи	симы	
2001	243	1947	945	782	368	170	41	1200
2002	312	1800	703	391	50	40	–	1800
2003	291	1280	660	426	298	6	–	1280

Сбор морфометрического материала проводили по методике, предложенной И.Ф. Правдиным (1966). Для анализа отбирали рыб обоих полов без брачных изменений. Морфометрические признаки переведены в индексы: промеры головы выражены в процентах от ее длины, промеры длины тела и плавников – в процентах от длины тела по Смитту. Собранный материал обработан как общепринятыми в ихтиологии методами (Правдин, 1966; Лакин, 1980), так и с применением кластерного анализа и анализа соответствий. При изучении структуры чешуи информацию о количестве склеритов в каждой зоне и в целом на чешуйной пластинке, а также о ширине зон учитывали по наибольшему радиусу чешуи. Темпы роста рассчитаны по формуле обратной пропорциональности, с учетом длины, при которой у молоди закладывается базальная пластинка – 4 см (Веденский, 1954).

Материалами для анализа структуры чешуи кеты послужили сборы 2002–2003 гг. на рр. Гижига, Б. Гарманда, Ола и Тауй. Пробы чешуи отбирали в стандартной зоне: выше боковой линии между спинным и жировым плавниками.

Обработка материала включала определение возраста рыб, подсчет числа склеритов и измерение ширины межсклеритных расстояний в первой годовой зоне роста (включая первую годовую зону и зоны сближенных склеритов (ЗСС) у рыб трех возрастных групп: 3+...5+ лет). Измерения намеренно проводили только в первой годовой зоне роста, так как для этого периода жизни кеты наиболее вероятны различия в структуре чешуи у рыб разных популяций, обусловленные разнообразием экологических условий, особенно на начальном этапе морского обитания (Каев, 1998).

Дальнейший анализ чешуйных препаратов выполняли на системе «Биосоникс» (модель OPR-513, OPRS, BioSonics Inc., Seattle, WA, USA). Измерения проводили от центра чешуи по визуально выбираемому наибольшему радиусу, в соответствии с методическими рекомендациями (Бугаев А.В., 2003; Davis et al., 1990). В зоне широких склеритов первого года жизни проводили 15 измерений, которые выполнялись по оси, пересекающей линию чешуйного кармана под прямым углом. Измерение межсклеритных дистанций в первый год нагула в море произведено на основе их группировки в триплеты (TR1-TR6), начиная от первого морского склерита, и обратные триплеты (RTR1-RTR6), начиная от последнего склерита первой годовой морской зоны (Бугаев А.В., 2003) (рис. 4).

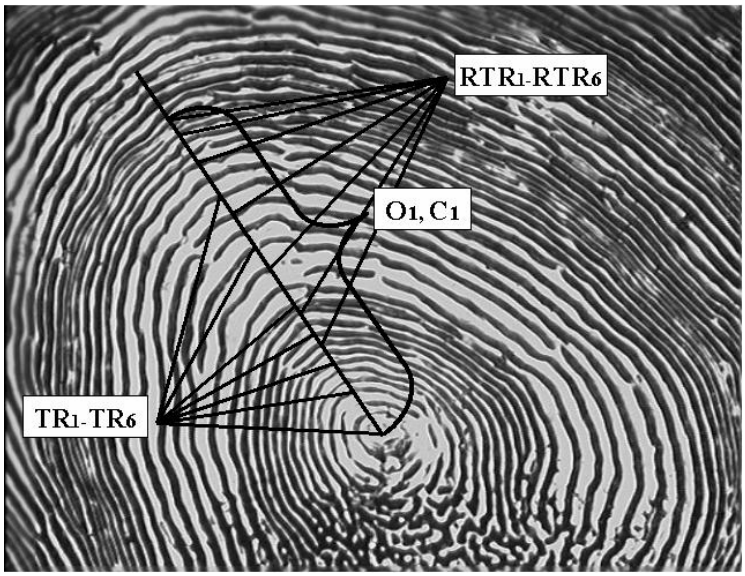


Рис. 4. **Схема чешуйных измерений, использованных для идентификации фенотипов кеты:** O_1 – размер первой морской годовой зоны; C_1 – число склеритов в первой годовой зоне; TR_1–TR_6 – триплеты межсклеритных дистанций, начиная от первого морского склерита (6 шт.); RTR_1-RTR_6 – обратные триплеты, начиная от последнего зимнего склерита первой морской годовой зоны (6 шт.)

Набор фенотипов чешуи определяли путем визуального анализа склеритограмм чешуи рыб от поколений 1998–1997 гг. (3+, 4+) сборов 2002–2003 гг., доминирующих в выборках, и последующей сортировки склеритограмм и оценки их частоты встречаемости в выборках.

Глава 3. СОСТАВ ИХТИОЦЕНОВ И ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРЕСТОВО-ВЫРОСТНЫХ ЛОСОСЕВЫХ ВОДОЕМОВ МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

Предыдущими исследователями (Берг, 1949; Андреев, Решетников, 1981) территория материкового побережья Охотского моря отнесена к Охотско-Камчатскому округу тихоокеанской провинции. Согласно новой схеме зоогеографического районирования, предложенной И.А.Черешневым (1998), указанная территория возведена в ранг самостоятельного Охотского округа Азиатской тихоокеанской провинции с выделением в нем трех районов: Североохотского, Центрального и Южноохотского. Объективность такого деления региона аргументирована данными по распространению и видовому составу фауны пресноводных моллюсков, обладающих сходной с пресноводными рыбами способностью к расселению. По мнению этого автора, такие данные способствуют более полному пониманию генезиса ихтиофауны, общих закономерностей ее формирования (Черешнев, 1986, 1996). Рассмотрим распространение проходных и пресноводных рыб в прибрежных районах материкового побережья Охотского моря в свете новой схемы районирования.

Североохотский район охватывает прибрежную территорию от р. Гижига до р. Иня, где располагается около 60 рек различной величины и промыслового значения, из которых наиболее значительны Гижига, Наяхан, Яма, Ола, Армань, Яна и Тауй. Условной границей со смежным районом может служить п-ов Лисянского. В бассейнах некоторых указанных рек имеются озерно-речные системы. В бас. р. Гижига расположены оз. Ложниковское, Красовское, Ледниковое и др., р. Наяхан – оз. Нерка, р. Яма – Эликчанские озера, р. Ола – оз. Киси, Мак-Мак, Чистое, р. Тауй – оз. Чукча (табл. 4). В этих озерно-речных системах обитают щука, налим, валек, жилые формы малоротой корюшки и кунджи, сибирский хариус, девятииглая колюшка, нерка, кета, кижуч, гольцы р. *Salvelinus* и другие виды (Волобуев и др., 1985; Гудков, 1991; Черешнев, 1996; Гудков, Радченко, 2000; Атрашкевич и др., 2005). Ихтиофауна пресноводных рыб довольно бедная, всего насчитывается 26 видов, из них наиболее широко распространен только речной гольян, остальные виды встречаются мозаично, а ихтиоцены некоторых рек лишены типично пресноводных видов. Эндемичным видом является голец Леванидова. Преобладают лососевидные рыбы – 4 рода, 10 видов (Черешнев, 1998). В бас. рр. Гижига и Наяхан обитают щука, налим, валек. В бас. р. Тауй отмечено существование озерного гольяна, не встречающегося ни в одной из рек, расположенных к северу до р. Пенжина. Характерно мозаичное распространение подвидов сибирского хариуса: восточносибирского и камчатского. В бас. р. Наяхан отмечены обыкновенный валек и налим (Черешнев, 1998).

В ***Центральный охотский район*** входят шесть крупных рек материкового побережья: Иня, Ульбея, Кухтуй, Охота, Урак и Улья, и не менее десятка малых водотоков и озерно-речных систем, также имеющих значение лососевых нерестово-выростных водоемов. Помимо того, что в этих водоемах сосредоточены основные запасы тихоокеанских лососей – нерки, горбуши, кеты и кижуча, в них отмечается наиболее разнообразный на побережье состав ихтиофауны. Наряду с обычно распространенными видами появляются такие, как

щука, карась, окунь (бас. р. Урак), валек (бас. р. Охота). Наиболее крупные озерно-речные системы имеются в бас. рр. Иня (Хэл-Дэги) и Охота (см. табл. 4). Эти озера населяют жилая и проходная нерка, крупные и мелкие формы жилого гольца, сибирский хариус, пестроногий подкаменщик, озерный гольян (Никулин, 1975; Волобуев, Рогатных, 1998). Один вид озерного гольца – нейва – является эндемиком (Таранец, 1933, 1936; Волобуев, 1976, 1977). Типично пресноводных видов – 9. Преобладают лососевидные рыбы – 4 рода, 10 видов. Считается, что часть перечисленных видов вселилась через верховья сибирских рек – Лены, Индигирки и Колымы (Черешнев, 1996).

Таблица 4. **Основные лососевые озерно-речные системы материкового побережья Охотского моря**

№ п/п	Озерно-речная система и основные виды рыб, обитающих в ней	Общая площадь водосбора, км²	Площадь зеркала, км²	Куда впадает исток из озера
1	оз. Гранд (Эликчанские озера) (голец озерный и голец Леванидова*, хариус восточносибирский, пелядь, пестроногий подкаменщик, девятииглая колюшка, гольян речной)	–	3,7	р. Яма
2	оз. Киси (нерка, кижуч, кунджа, голец, колюшка девятииглая, пестроногий подкаменщик), бас. р. Ола	–	4,6	р. Ола
3	оз. Б. Мак-Мак (нерка, голец, пестроногий подкаменщик колюшка девятииглая), бас. р. Ола	–	4,5	р. Ола
4	оз. Чистое (кунджа, кета, нерка, кижуч, хариус восточносибирский, малоротая корюшка, девятииглая колюшка, чир, голец, гольян речной, пестроногий подкаменщик, минога), бас. р. Ола	374	40,5	р.Ола
5	оз. Чукча (кета, кижуч, хариус, малоротая корюшка, кунджа, голец, девятииглая колюшка, пестроногий подкаменщик), бас. р. Тауй	256	13,5	р. Кава
6	оз. Хэл-Дэги (нерка, озерные формы гольца, хариус сибирский, пестроногий подкаменщик), бас. р. Иня	238	9,8	р. Иня
7	оз. Нек, Черпулай, Хаканджа, Хизинджа, Кучи, Гырбы, Уегинские, Корраль (нерка, кижуч, гольян озерный, голец нейва, пестроногий подкаменщик), бас. р. Охота	–	38,0	рр. Охота, Делькю Охотская

*Видовой состав ихтиофауны приведен по нашим данным и данным других авторов (Никулин, 1975; Волобуев, 1976, 1977; Волобуев, Рогатных, 1984, 1998; Волобуев и др., 1985; Гудков, 1991; Черешнев, 1996; Гудков, Радченко, 2000; Хованский, 2004; Юсупов и др., 2004; Атрашкевич и др., 2005; устное сообщение Р.Р. Юсупова).

Примечание. Характеристики водоемов в табл. 4 и 5 взяты из книги «Ресурсы поверхностных вод СССР» (1967).

Южноохотский район включает в себя территорию побережья к западу от р. Улья до р. Уда, на которой преобладают небольшие по протяженности во-

дотоки – речки и ручьи, такие как Тагая, Отау, Манна, Алюнгджа, Унчи, Тукчи, Алдома и др. протяженностью от 20 до 100 км. Крупнейшей рекой района является Уда. Ихтиофауна изучена слабо. Имеются сведения об обитании в этих реках корюшковых, колюшковых и проходных лососевых рыб – гольцов р. *Salvelinus* и тихоокеанских лососей (горбуша, кета, кижуч).

Особенностью ихтиофауны всех трех районов является отсутствие сиговых рыб, редкая встречаемость валька (рр. Наяхан, Охота), небольшое количество карповых и типично пресноводных рыб (Черешнев, 1998).

Сложная история геологического развития Северо-Востока в целом и материкового побережья Охотского моря в частности обусловили облик, пути расселения и факторы, определяющие состав пресноводной ихтиофауны. Регион довольно молод в геологическом отношении: формирование его рельефа и гидросети происходило в основном в плиоцен-плейстоцене на фоне многократных мощных трансгрессий и регрессий океана и оледенений. Современный облик регион приобрел в голоцене, хотя в некоторых тектонически активных районах формирование рельефа продолжается до сих пор. Природные катаклизмы оказывали влияние на численность и видовую структуру рыбного населения континентального побережья Охотского моря. Этим, в частности, объясняется обедненный состав ихтиоценов, в которых преобладают лососевидные рыбы – 10 видов из 17 (Волобуев, Рогатных, 1984; Черешнев, 1998).

После формирования гидросети проходные лососевые рыбы первыми имели возможность заселить водоемы региона. Наличие свободных гидрологических и трофических ресурсов способствовало реализации адаптивных возможностей полиморфных видов в освоении различных экологических ниш. Бедность видового состава ихтиофауны региона компенсируется наличием разнообразных экотипов. Симпатрические экологические формы образуют кета, нерка, кунджа, голец, трех- и девятииглая колюшки.

В реках и озерах региона воспроизводятся 5 видов тихоокеанских лососей: горбуша, кета, нерка, кижуч и чавыча. Доминирующими видами являются горбуша и кета, составляющие до 98% подходов. Как правило, с увеличением протяженности и площади бассейна водотока возрастает разнообразие структурных компонентов ихтиоценов – от 2–3 видов в ручьях и малых реках до 10–12 в крупных речных бассейнах, что обусловлено более широким спектром условий обитания, создающих предпосылки для возникновения симпатричных экологических форм, экотипов и рас у полиморфных видов. Неравнозначны реки побережья и по количеству, и по численности видов тихоокеанских лососей: в некоторых реках доминирует один вид, как правило, это горбуша, в других реках воспроизводится до 4–5 видов (табл. 5).

Таблица 5. **Характеристика основных нерестовых лососевых рек материкового побережья Охотского моря**

Река				Вид				
название	длина, км	площадь водосбора, км^2	место впадения	горбуша	кета	кижуч	нерка	чавыча
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Пенжина	713	73 500	Пенжинская губа	+	+	+	+	+
Парень	310	13 200	То же	+	+	+	+	
Эпповеем	45	–	– « –	+	+			
Иттитят	41	–	– « –	+	+			

Продолжение табл. 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Айчан	68	791	Пенжинская губа	+	+			
Кычувеем	79	744	То же	+	+			
Вавачун	50	–	– « –	+	+			
Кенгевеем	100	2060	– « –	+	+			
Висничун	24	–	Внутренняя губа	+	+			
Имповеем	65	–	Гижигинская губа	+	+			
Тополовка	29	–	бух. Тополовка	+	+			
Б. Чайбуха	66	–	Гижигинская губа	+	+			
Авекова	204	3040	То же	+	+		+	
Гижига	226	11 900	– « –	+	+	+	+	
Вархалам	115	1360	– « –	+	+			
Б. Гарманда	167	2480	– « –	+	+			
Наяхан	162	3490	– « –	+	+	+	+	
Уйкане	53	–	– « –	+	+			
Студеная	48	–	– « –	+	+			
Таватум	78	–	– « –	+	+			
Широкая	73	–	– « –	+	+			
Пропащая	64	–	– « –	+	+			
Вилига	132	4490	– « –	+	+	+		
Калалага	43	–	– « –	+	+			
Кананыга	116	1870	– « –	+	+			
Туманы	72	–	зал. Шелихова	+	+	+		
Наслаган	57	–	То же	+	+			
Булун	48	–	– « –	+	+			
Угулан	100	2150	– « –	+	+			
Тахтояма	140	5110	– « –	+	+	+		
Иреть	56	–	Иретский лиман	+	+			
Хобота	48	–	Ямская губа	+	+		+	
Малкачан	123	1380	зал. Малкачанский	+	+			
Яма	316	12 500	зал. Переволочный	+	+	+	+	+
Поперечная	43	–	То же	+	+			
Устье	50	–	– « –	+	+			
Иткилан	30	–	– « –	+	+	+		
Вторая Шкиперова	34	–	зал. Бабушкина	+	+			
Накхатанджа	27	–	бух. Шкиперова	+	+			
Средняя	31	–	зал. Бабушкина	+	+	+		
Сивуч	38	–	бух. Сиглан	+	+	+		
Сиглан	92	2030	То же	+	+	+		+
Хинджа	23	–	Тауйская губа	+				
Умара	18	–	То же	+				
Орохолинджа	19	–	– « –	+	+	+		
Кулькуты	19	–	– « –	+	+	+	+	
Богурчан	32	–	– « –	+	+	+		
Окурчан	20	–	– « –	+				
Нюрчан	34	–	– « –	+	+	+		
Ола	166	8570	– « –	+	+	+	+	+

Окончание табл. 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Армань	174	7770	Тауйская губа	+	+	+		+
Ойра	73	–	То же	+	+	+		
Яна	217	8660	– « –	+	+	+	+	+
Тауй	378	25 900	– « –	+	+	+	+	+
Маллер	28	–	– « –	+	+	+		
Мотыклейка	49	–	– « –	+	+	+		
Быструха	22	–	– « –	+	+	+	+	
Кулку	29	–	бух. Песчаная	+				
Шилкан	26	–	бух. Лошадиная	+	+			
Заворот	31	–	Охотское море	+				
Алагля	39	–	То же	+				
Иня	330	19 700	– « –	+	+	+	+	+
Ульбея	399	13 500	– « –	+	+	+		+
Б. Мрекан	88	–	– « –	+	+			
Кухтуй	384	8610	– « –	+	+	+	+	+
Охота	468	19 100	– « –	+	+	+	+	+
Урак	229	10 700	– « –	+	+	+	+	+
Чильчикан	48	306	– « –	+	+			
Толмот	54	491	– « –	+	+			
Американ	82	1230	– « –	+	+			
Андыч	68	437	– « –	+	+			
Юдман	73	918	– « –	+	+			
Улья	325	15 500	– « –	+	+	+		
Тагая	50	364	– « –	+	+			
Отау	52	219	– « –	+	+			
Гырбы	43	621	– « –	+	+			
Мана	25	–	– « –	+	+			
Алюнгджа	20	213	– « –	+				
Унчи	95	1250	– « –	+	+			
Тукчи	101	2720	– « –	+	+			
Улкан	84	2150	– « –	+	+			
Алдома	118	3440	– « –	+	+			
Лантарь	67	1620	– « –	+	+			
Мутэ	70	944	– « –	+	+			
Немуй	80	2230	– « –	+	+			
Киран	97	2800	– « –	+	+			
Уда	520	6130	Удская губа	+	+	+		
Тыль	108	1490	То же	+	+			
Тором	162	4430	– « –	+	+			
Тугур	371	11 900	зал. Тугурский	+	+	+		

Примечание. Видовой состав лососей приведен по нашим данным, устному сообщению В.А. Пастырева, В.В. Волобуева и А.Ю. Рогатных (1984) и И.А.Черешнева (1996).

Кроме того, каждый из водоемов характеризуется разным «удельным весом», или долей в воспроизводстве того или иного вида. Наиболее значимыми в воспроизводстве горбуши являются такие реки, как Гижига, Ола, Яна, Тауй,

Кухтуй, Охота; кеты – Гижига, Наяхан, Яма, Тауй, Иня, Кухтуй, Охота, Уда; кижуча – Яма, Ола, Яна, Тауй, Иня, Кухтуй, Охота.

Все виды рыб, населяющие регион, являются холодолюбивыми, предъявляющими жесткие требования к составу и качеству воды, местам и условиям воспроизводства. Учитывая довольно сходные и однообразные условия обитания в пресноводных водоемах побережья, можно было бы ожидать более широкого и равномерного распределения зарегистрированных видов и состава ихтиофауны. Однако реальное распространение видов показывает крайне неравномерную, мозаичную и трудно объяснимую встречаемость тех или иных таксонов рыб в одних и их отсутствие в других водоемах региона (Черешнев, 1998).

Очевидно, разнообразие форм и видов рыбного населения региона сопряжено с двумя факторами: наличием свободных экологических ниш, обусловленных разнообразием климатических, гидрогеологических и гидрологических условий, создающих предпосылки для внутривидовой дифференциации, и наличием рефугиумов с типично пресноводной фауной, вероятно, сохранившихся после вселения в бассейны некоторых рек побережья (Гижига, Наяхан, Ола, Охота, Урак) ряда видов через водоразделы речных систем Лены, Индигирки и Колымы: сибирского гольца *Nemacheilus toni*, карася якутского *Carassius carassius jacuticus*, валька *Prosopium cylindraceum*, щуки *Esox lucius*, налима *Lota lota leptura*, окуня *Perca fluviatilis*.

Глава 4. КЕТА

Кета является вторым по значимости видом после горбуши на материковом побережье Охотского моря. Постоянные мониторинговые исследования этого вида начаты в 1954 г. в Охотском рыбопромысловом районе на базе Охотской ихтиологической лаборатории Магаданского отделения ТИНРО. На североохотоморском участке побережья изучение биологии, динамики численности и запасов кеты началось с 1959 г., когда было основано Магаданское отделение ТИНРО. Наибольший вклад в исследования закономерностей динамики численности, экологии, биологической структуры популяций, оценки запасов, выживаемости и условий формирования поколений охотоморской кеты внесли такие ученые-пионеры, как В.Л. Костарев (1964а, б, 1967, 1970а-в, 1975, 1983) и В.К. Клоков (1970, 1973а, б, 1974, 1975, 1976). Среди дальневосточных регионов материковое побережье Охотского моря по уровню подходов кеты занимает одно из ведущих мест наряду с другими регионами Дальнего Востока. Доля кеты материкового побережья Охотского моря в ее общем вылове по Дальнему Востоку за последние 15 лет достигала 63%, составив в среднем 32,9%.

4.1. Распространение

Ареал кеты – самый обширный из всех видов тихоокеанских лососей и совпадает с ареалом рода *Oncorhynchus*. Она широко распространена как по североамериканскому, так и по азиатскому побережьям Тихого океана. По азиатскому побережью репродуктивный ареал азиатской кеты простирается от арктического побережья морей Лаптевых и Восточно-Сибирского и северо-восточной Чукотки до южной Кореи и японского о. Кюсю (Берг, 1927, 1948; Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Черешнев, 1980; Черешнев, Агапов, 1992а; Atkinson et al., 1967; Salo, 1991). На Дальнем Востоке наиболее значительными по запасам являются стада кеты р. Анадырь, Западной и Восточной Камчатки, материкового побережья Охотского моря, р. Амур, южных Курил, западного и восточного Сахалина.

По североамериканскому побережью кета распространена от р. Маккензи на арктическом побережье (море Бофорта) на запад, охватывает все тихоокеанское побережье Северной Америки, включая Алеутские острова, к югу до Калифорнии (Dymond, 1939; Atkinson et al., 1967; Holmes, 1982; Salo, 1991). Наиболее значительные подходы кеты на североамериканском побережье отмечены между зал. Коцебу и бух. Тилламук в Орегоне (Henry, 1953, 1954). Самыми крупными промысловыми районами Северной Америки в отношении кеты являются западная Аляска, центральная Аляска, юго-восточная Аляска, Британская Колумбия и группа южных штатов – Вашингтон, Орегон и Калифорния (Marine..., 2004).

В бассейне Охотского моря кета – один из самых распространенных видов тихоокеанских лососей, заходящий для размножения во все основные реки материкового побережья от Пенжинской губы до Сахалинского залива. Наибольшей численности достигает в крупных реках – таких как Гижига, Наяхан, Вилига, Туманы, Яма, Тауй, Иня, Ульбея, Кухтуй, Охота, Урак, Улья (рис. 5).

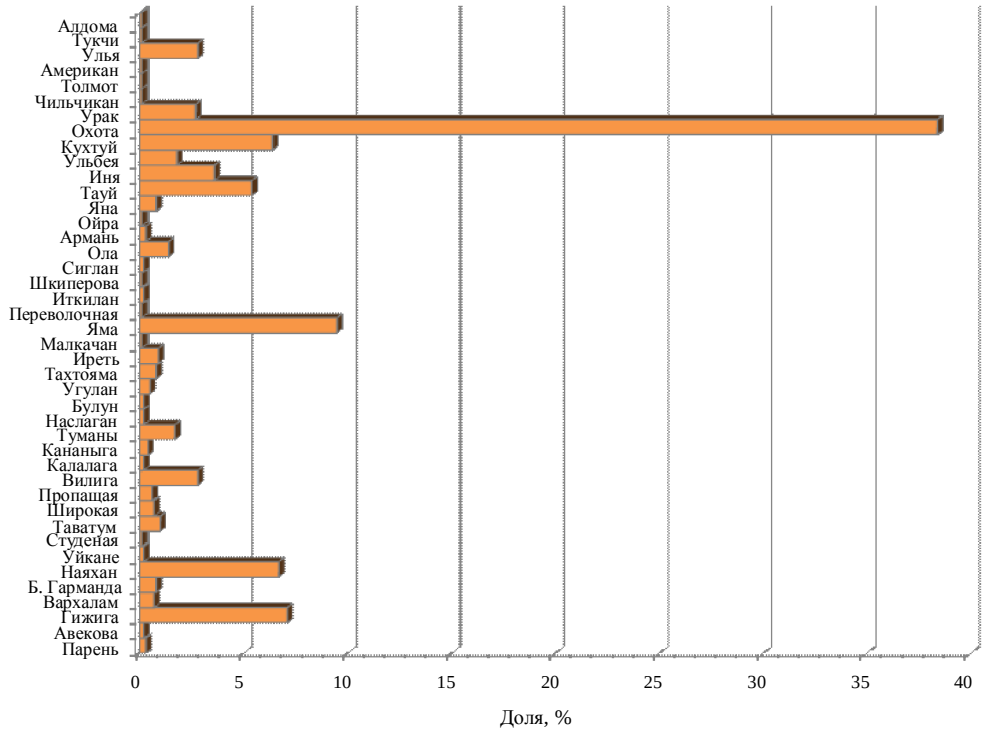


Рис. 5. **Распределение рек материкового побережья Охотского моря по их вкладу в воспроизводство кеты**

Обусловлено это их большей экологической емкостью, более значительным нерестовым фондом, большей водностью рек, более широким спектром гидрологических условий, удовлетворяющих видоспецифичным требованиям кеты. Указанные свойства нерестовых водоемов обеспечивают более высокую выживаемость потомства и, соответственно, более высокие возвраты и биомассу подходов кеты. Максимальные подходы кеты зарегистрированы в р. Охота – до 2,5 млн рыб. В пределах речных систем кета занимает в основном нерестилища нижнего и среднего течения, распределяясь дискретно, мозаичными пятнами, приуроченными, в соответствии с особенностями репродуктивной экологии, к определенным биотопам.

4.2. Внутривидовая структура

В настоящее время имеются многочисленные сведения о внутривидовой неоднородности кеты. На Дальнем Востоке первоначально выделены две расы вида: летняя и осенняя, различающиеся сроками анадромной миграции, биологическими характеристиками и экологическими адаптациями, присущими им в период воспроизводства (Берг, 1948, 1953). Главное различие рас заключается в особенностях размножения: осенняя кета нерестится на выходах грунтовых вод, инкубация икры летней кеты происходит в подрусловом потоке (Смирнов А.Г., 1947; Леванидов, 1968, 1976). Кроме того, выделяются различные группировки и локальные стада как осенней, так и летней кеты, отличающиеся сроками и местами нереста, биологическими характеристиками. Довольно подробный обзор внутривидовых группировок кеты по азиатскому

участку ареала приведен в монографиях А.И. Смирнова (1975) и А.Н. Макоедова с соавторами (2009).

Летняя раса описана в качестве основной, типичной формы вида (Берг, 1948). Она широко расселилась, область ее распространения охватывает бореальную и арктическую зоны. Распространение типично осенней расы кеты связано в основном с системой Палеоамура: Амур, реки Приморья, Сахалина, острова Курильского и Японского архипелагов. Формы кеты, сходные с летней и осенней расами, имеются в бассейне Юкона и реках, входивших в систему Палеоюкона в плиоцен-плейстоцене. Так, в Юконе, например, размножаются две группировки кеты: «silver» – хорошо упитанные, менее зрелые серебристые рыбы, поднимающиеся по реке для нереста на расстояние до 2800 км (Bucklis, Barton, 1984), и «dog salmon» – менее упитанные рыбы, имеющие уже в устьевой зоне хорошо выраженный брачный наряд и размножающиеся в нижнем течении реки. Эти разновидности кеты различаются сроками нерестовой миграции (Gilbert, 1924).

На основании сроков нерестовой миграции и морфологического сходства кеты северных популяций некоторые авторы считают, что северовосточную часть Азии и арктическое побережье материка населяет только летняя кета (Правдин, 1940; Берг, 1948; Андрияшев, 1954; Иванков, 1970; Куликова, 1972; Черешнев, 1980, 1981). Однако имеются данные, свидетельствующие об экологической и внутривидовой неоднородности кеты, обитающей на Камчатке, материковом побережье Охотского моря и в бас. р. Анадырь.

Так, на Камчатке летняя по срокам нерестового хода (июль-август) кета предпочитает для размножения ключевые протоки, заливы, затоны и лимнокрены с выходами грунтовых вод, что характерно для осенней расы вида (Кузнецов И.И., 1928, 1937; Крохин, Крогиус, 1937; Смирнов, 1975). Однако, кроме указанной, на Камчатке есть и типично летняя форма кеты, мигрирующая на нерест намного раньше (с первых чисел июня) и преобладающая в северо-западных районах полуострова. В юго-западной части Камчатки соотношение летней и осенней (по срокам нереста) кеты примерно равное или доминирует осенняя форма (Бирман, 1964). Представляет интерес описанная В.В. Абрамовым (1948) форма поздненерестующей (до декабря) кеты – м*а*нока, размножение которой в отличие от кеты позднего хода происходит в местах, не имеющих выходов грунтовых вод. Однако эта форма требует более основательного изучения. В последние годы экология кеты Камчатки исследована довольно подробно. Установлено, что в реках Камчатки сосуществуют четыре внутривидовые сезонные формы (расы) – весенняя, летняя ранняя, летняя поздняя и осенняя, нерестовый ход которых продолжается с мая по октябрь (Николаева, Овчинников, 1988; Макоедов, Овчинников, 1992; Заварина, 1994; Овчинников, Макоедов, 1994; Николаева и др., 1995; Кузищин и др., 2010).

В бас. р. Анадырь по экологии размножения отмечены формы вида, сходные с летней и осенней кетой (Остроумов, 1967; Штундюк, 1982; Путивкин, 1989). Летняя и осенняя расы кеты имеются на Сахалине (Гриценко и др., 1987).

В бас. Амура и сахалинской р. Поронай отмечена форма осенней кеты, размножающаяся на нерестилищах, водоснабжение которых осуществляется за счет вод подруслового потока (Махинов, Золотухин, 1999; Золотухин, 2009). Согласно устному сообщению С.Ф. Золотухина, нерест кеты этой формы происходит в конце сентября – начале октября при температуре воды 6–8°С в ряде притоков р. Амур второго порядка.

На материковом побережье Охотского моря некоторые авторы также предполагали возможность существования летней и осенней форм кеты, размножающихся как на русловых, так и на ключевых нерестилищах (Правдин, 1940; Костарев, 1970в). Воспроизводящиеся в указанном районе формы кеты иногда трудно

различимы по срокам анадромной миграции, которые могут перекрываться. Однако изучение репродуктивной экологии показывает гетерогенность популяций кеты. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют более детально рассмотреть особенности внутривидовых группировок кеты этого региона и попытаться проанализировать пути и закономерности их формирования.

В реках материкового побережья Охотского моря воспроизводятся две формы кеты – ранняя и поздняя, различающиеся по особенностям экологии (Волобуев, 1983а, 1984, 1986). Ранняя кета воспроизводится как в крупных реках (Ола, Кава, Кухтуй, Охота), протяженностью до 200–400 км, так и в малых (Иткилан, Мотыклейка, Быструха и др.), длиной 30–50 км. В настоящее время в крупных реках материкового побережья Охотского моря преобладает, как правило, поздняя, в малых – ранняя форма кеты.

Наиболее полно исследована экология кеты в бас. р. Тауй – крупнейшей реке Тауйской губы. Ранняя кета мигрирует на нерест в июне-июле, поздняя – с конца июля по ноябрь. Кета раннего хода размножается в бас. р. Кава, притоке тундрового типа, поздняя – в р. Челомджа, являющейся притоком горного типа.

Нерест ранней кеты происходит в июле – начале августа в русловой части рек и притоках первого и второго порядка. Размножение происходит при температуре воды 9,8–13,6°С, скорости течения 0,2–0,8 м/с; pH воды колеблется от 6,7 до 7,1, содержание кислорода – от 9,0 до 10,7 мг/л. В местах нереста ранней кеты не обнаружено выходов грунтовых вод, икра инкубируется в подрусловом потоке. В декабре температура воды на нерестилищах снижается до 0,1°С. Такие же показатели температурного режима воды (9,8–13,6, в среднем 11,9°С) приведены И.И. Кузнецовым (1937) для устьевых районов нерестовых рек, где размножается летняя кета Амура. Непосредственно на нерестилищах в период размножения летней амурской кеты температура составляла 6–7°С.

В русле рек ранняя охотоморская кета строит нерестовые бугры на участках с галечным грунтом в конце плесов перед перекатами, где скорость руслового и подруслового потоков наибольшая, а также на глубине до 1,5–2,0 м. Топография нерестилищ ранней кеты сходна с местами размножения горбуши. Зачастую нерестовые бугры ранней кеты и горбуши располагаются вперемешку. Большая глубина, на которой размещаются гнезда кеты, препятствует промерзанию нерестилищ в основном русле рек в зимнее время, а повышенный гидростатический напор на ложе реки перед перекатом в местах локализации нерестовых гнезд обеспечивает их удовлетворительную проточностъ.

В малых реках и притоках первого и второго порядка нерестовые площадки ранней кеты расположены на плесах глубиной 0,3–0,5 м. Казалось бы, в отсутствие притока теплых грунтовых вод и низких температурах воздуха мелководные нерестилища должны зимой промерзать, однако в ряде случаев этого не происходит. Например, промерзанию нерестовых бугров в водотоках, расположенных в тундровой местности, обычно препятствует слой снега, который доверху заносит профиль ложа ручьев, выполняя роль теплоизолятора. Такую ситуацию мы наблюдали на нерестилищах ранней кеты в руч. Бюк и Кременец – притоках второго порядка р. Кава.

Размножение поздней кеты приурочено к нерестилищам ключевого типа, расположенным, как правило, на выходах грунтовых вод. Скорость течения в местах нереста составляет 0,1–0,8 м/с, pH 6,3–6,4, глубина – от 0,2 до 1,5–2,0 м. Участки речных систем, на которых происходит размножение поздней кеты, отличаются довольно устойчивым дебитом грунтового потока в течение года и меньшими, чем в русле рек, годовыми колебаниями температуры. В летнее время температура воды на нерестилищах ниже, чем в основном русле рек. В течение зимнего периода эти участки характеризуются повышенными темпе-

ратурами воды по отношению к русловому потоку. На контрольных нерестилищах в бас. рр. Челомджа и Яма за счет интенсивного притока теплых ключевых вод температура воды к апрелю не опускается ниже 1,1–2,4°С. На нерестилищах с меньшим дебитом ключевых вод температура воды в течение зимы падает до 0,5–0,8°С.

В связи с этим в местах нереста поздней кеты в зимнее время образуются полыньи – незамерзающие участки рек с довольно устойчивым температурным режимом, приуроченные к выходам грунтовых вод, которые и определяют своеобразие гидрологического режима нерестилищ поздней кеты. Эта особенность гидрологии лососевых рек используется для картирования нерестилищ поздней формы кеты и оценки их площади (Рогатных, Морозов, 1988). В своем происхождении грунтовые воды связаны, во-первых, с приповерхностными (таликовыми) рыхлыми гравийными и песчано-галечными отложениями в поймах рек, в которых за летний период аккумулируются запасы воды за счет инфильтрации поверхностного стока и атмосферных осадков. Во-вторых, на температурный режим грунтовых вод оказывают влияние теплые подмерзлотные воды, наличие которых обусловлено напорной восходящей фильтрацией подземных вод глубинного залегания по трещинам и разломам земной коры (Романовский, 1983). Залегание подмерзлотных вод в бассейнах рек Магаданской области отмечено на глубине от 40 до 200 м и более (Калабин, 1960). Температура воды на выходах ключей на контрольных нерестилищах р. Челомджа в конце октября составляет 5,5–8,2°С. Термический режим подрусловых и пойменных таликов в случае отсутствия примеси глубинных вод незначительно отличается от температуры руслового потока, которая в зимнее время близка к 0°С.

По особенностям размножения поздняя охотоморская кета, по сути, является аналогом или викарирующей экологической формой амурской осенней кеты. По данным одного из первых исследователей осенней амурской кеты И.И. Кузнецова (1937), ее массовое размножение происходит в октябре при температуре воды 6°С, продолжаясь до ноября-декабря при температуре воды на ключах 2–4°С. Такие же формы кеты, воспроизводящиеся на подрусловом потоке и на ключах, отмечены на Сахалине (Гриценко и др., 1987) и в бас. р. Анадырь (Штундюк, 1983, 1987; Путивкин, 1999; Макоедов и др., 2000).

Помимо особенностей гидрологического режима нерестилищ, кета обеих форм различается и по биологическим характеристикам. Ранняя кета мельче поздней. Так, например, средняя длина ранней кеты в 1981 и 1983 г. составляла 59,7 и 60,1 см, масса –2,62 и 3,13 кг, поздней – соответственно 61,9 и 65,0 см и 3,65 и 4,43 кг. Однако нерестующие самки ранней кеты характеризуются большей плодовитостью по сравнению с одноразмерными особями позднего хода. Это обусловлено меньшими размерами икринок, что характерно для летней расы вида (Бирман, 1952). У обеих форм кеты модальная возрастная группа представлена 4-летними рыбами (3+). Кета ранней и поздней форм достоверно различается по количеству жаберных лучей (t_{st} = 4,39, p > 0,999) и пилорических придатков (t_{st} = 2,80, p > 0,99).

Ранняя и поздняя формы кеты различаются темпами эмбрионально-личиночного развития. У ранней кеты высокая скорость развития наблюдается в начальный период эмбриогенеза, что обусловлено повышенной температурой воды в летние месяцы. В дальнейшем, с понижением температуры, развитие эмбрионов тормозится.

Для поздней кеты характерен более равномерный темп развития, что также связано с особенностями температурного режима нерестилищ этой формы. Диапазон изменений температурного режима в период инкубации икры поздней

кеты уже, что является результатом инкубации икры в более благоприятных условиях среды.

Проведенные совместно с кафедрой ихтиологии МГУ работы по изучению генетической структуры кеты показали, что ранняя и поздняя формы различаются по генетическим характеристикам. Они были исследованы методом молекулярной гибридизации ДНК. Установлено, что в популяции кеты р. Тауй выделяются два нетрансгрессирующих уровня дивергенции, соответствующие двум формам. В качестве основного критерия внутривидовой гетерогенности кеты использован показатель ΔT_{50}*. Значение $ДТ_{50}$ для кеты р. Кава (ранняя форма) равно 78,18°, для кеты р. Челомджа (поздняя форма) – 79,48°, что свидетельствует о несоответствии в структуре ДНК кеты сравниваемых форм (Медников и др., 1988). Известно, что различие по показателю ΔT_{50} в 1,3°С соответствует 1–2% неправильно спаренных нуклеотидных последовательностей в молекулах ДНК (McCarthy, Farquhar, 1972). Кета ранней и поздней форм достоверно различается значениями ΔT_{50} по критерию Стьюдента ($t_{st} = 3,52$, $p > 0,99$).

Наличие в стадах кеты ранней и поздней форм, размножающихся на разных типах нерестилищ, накладывает отпечаток и на динамику численности вида. Доля нерестилищ ключевого типа в реках материкового побережья Охотского моря довольно стабильна, узколокализована и во много раз меньше нерестовой площади рек, потенциально пригодной для размножения ранней формы кеты.

Как уже отмечалось, кета, обитающая в реках материкового побережья Охотского моря, по срокам нерестовой миграции (июнь – август) сходна с летней формой, однако по особенностям репродуктивной экологии у нее выделяются два экотипа: экотип ранней кеты – аналог летней расы и экотип поздней кеты – аналог осенней расы. Летние сроки нерестовой миграции охотоморской кеты, размножающейся на выходах грунтовых вод, не являются свидетельством происхождения этой кеты от летней расы. Они выработались, закрепились отбором и обеспечивают нормальное протекание процесса размножения кеты в регионе с суровыми климатическими условиями и коротким периодом вегетации. По эффективности и стабильности воспроизводства, устойчивости к воздействию факторов среды кета летней и кета осенней форм неадекватны. Летняя кета, как и горбуша, размножающаяся в русловой части рек, в значительной степени подвержена негативному влиянию абиотических условий. Это является одним из основных факторов, определяющих ее численность. Резкое сокращение запасов ранней кеты в Охотском районе после нескольких неблагоприятных для воспроизводства лет (Костарев, 1964б, 1970б) свидетельствует о том, что ее численность может значительно флуктуировать. Воспроизводство поздней кеты протекает в более стабильных условиях. Выходы относительно теплых грунтовых вод обеспечивают благоприятные условия развития икры и препятствуют промерзанию нерестовых гнезд. Численность поздней кеты колеблется в меньшей степени и в значительной мере определяется емкостью нерестового фонда, нежели условиями среды в период размножения.

На нерестилищах поздней кеты в годы мощных подходов мы видели, что часть производителей вытесняется за пределы участков с выходами грунтовых вод. При этом роль подруслового потока в водоснабжении нерестовых гнезд поздней кеты возрастает. По-видимому, для кеты характерно использование нетипичных нерестовых участков в условиях высокой численности. В связи с этим можно полагать, что начальные этапы внутривидовой дифференциации связаны с периодами повышенной численности вида.

---

*Показатель ΔT_{50} – температура, при которой в процессе денатурации «распадается» 50% спирали ДНК.

Вопросы о месте и точной датировке возникновения кеты до сих пор остаются дискуссионными. Мы их не рассматриваем из-за явного отсутствия убедительных фактов и исходим из того, что в начале четвертичного периода предковая форма этого вида уже заселила ряд водоемов Северо-Востока Азии. Затем в силу неоднородности условий существования и действия факторов эволюции в популяциях кеты происходила внутривидовая дивергенция. По нашему мнению, формообразование дальневосточной кеты можно представить в виде следующей схемы. В условиях высокой численности размножение кеты осуществлялось на участках с различным соотношением грунтовых и подрусловых вод. Дифференциация, вероятно, происходила через этапы расхождения по типам нерестилищ и выработки соответствующего комплекса адаптаций для успешного воспроизводства при разных темпах эмбриогенеза: более равномерном на ключевых и «скачкообразном» на русловых нерестилищах. В популяциях кеты в результате симпатрической дивергенции происходило обособление экофенотипов, тяготеющих к воспроизводству на нерестилищах того или иного типа. Вероятно, получили предпочтение адаптации, направленные на максимальное использование нерестовых площадей. Дальнейшее накопление и закрепление различий в результате дизруптивного отбора, очевидно, привело к экологической и генетической неоднородности популяций.

Процесс симпатрического формообразования происходил, скорее всего, одновременно и независимо во многих водоемах, и в реках материкового побережья Охотского моря в том числе, но скорость формообразования, естественно, была неодинакова. Не исключено также, что, возникнув первоначально в пределах одного речного бассейна, например, в Амуре, ранняя и поздняя формы могли расселиться в другие водоемы. Как показывает практика расселения горбуши из бассейна Баренцева моря на восток, для этого не требуется длительного исторического отрезка времени, особенно если учесть, что у ранней кеты, которая размножается на подрусловом потоке, хоминг ослаблен.

В дальнейшем история лососевых водоемов Дальнего Востока складывалась неодинаково. Территории материкового побережья Охотского моря и Камчатки в среднем плейстоцене подвергались довольно мощным оледенениям. В связи с воздействием ледников и общим похолоданием климата произошло обеднение видового состава пресноводных ихтиоценов. В этот период численность кеты резко сократилась, в первую очередь вследствие элиминации ранней формы, нерестилища которой подверглись значительным промерзаниям. Кета, воспроизводство которой происходило на выходах грунтовых вод, на материковом побережье Охотского моря могла сохраниться лишь в виде отдельных вкраплений на территориях, не подвергавшихся оледенениям. Это участки рр. Кава, Яма и Гижига (Глушкова, 1984). Не было оледенений и в бассейнах таких крупных рек, расположенных на северо-востоке и юго-западе от рассматриваемой территории, как Анадырь, Пенжина и Амур. В этих водоемах наиболее теплолюбивые виды третичной фауны вымерли (Берг, 1962; Цепкин, 1967), но элиминации форм кеты не происходило. После последнего (менее мощного) оледенения в позднем плейстоцене и потепления климата в реки материкового побережья Охотского моря и Камчатки произошло вторичное заселение кеты, причем иммиграция, вероятно, шла в двух направлениях: из Анадыря через затопленный в период регрессии океана Парапольский дол (Савин и др., 2009) и Пенжины с северо-востока и из Амура с юго-запада. В зоне интерградации происходило смешение аборигенных и аллохтонных форм, что и обусловило столь пеструю картину генетической неоднородности в популяциях кеты материкового побережья Охотского моря и Камчатки, которую мы и наблюдаем сейчас (Викторовский и др., 1988; Медников и др., 1988; Царев, 1990). Популяции кеты

рр. Яма и Тауй, где в период оледенений могла сохраниться поздняя форма, в настоящее время являются наиболее гетерогенными (Викторовский и др., 1986).

Экологическая и генетическая неоднородность кеты по ареалу связана с разнообразием условий воспроизводства. Наиболее благоприятные условия для формообразования складывались в крупных речных системах благодаря широкому спектру климатических, гидрологических и гидрогеологических характеристик водоемов. Хорошо известно о существовании двух четко обособленных группировок кеты, различающихся сроками нерестового хода, выраженностью брачного наряда и протяженностью нерестовых миграций в бассейнах крупнейших лососевых рек Дальнего Востока и Северной Америки, таких как Амур и Юкон (Берг, 1953; Gilbert, 1924; Dymond, 1939). Кроме того, в сезонных расах амурской кеты выделяются биологически неоднородные локальные стада, приуроченные к крупным притокам (Бирман, 1956, 1977; Световидова, 1961). Между летней и осенней расами амурской кеты имеются достоверные различия по биологическим характеристикам, кариотипам, генным частотам белков (Григо, 1953; Бирман, 1956; Куликова, 1971; Омельченко, 1985).

В то же время в бас. р. Анадырь преобладает кета, размножающаяся в основном на выходах грунтовых вод, – до 80–90% (Путивкин, 1986, 1989). Незначительная численность ранней формы кеты в крупнейшей реке Северо-Востока Азии, на наш взгляд, объясняется двумя причинами: 1) в среднем и нижнем течении Анадыря ложе реки имеет корытообразную форму без четко выраженных элементов русла – «плес – перекат», и практически нет участков, которые по составу грунтов и гидрологии подходят для размножения этой формы; 2) в притоках Анадыря и его верхнем течении эффективному воспроизводству ранней формы кеты препятствуют промерзание нерестилищ из-за низких атмосферных температур и слабый зимний сток – 1–4% годового (Кузнецов А.С., 1960; Глотов, Глотова, 2010). Вследствие этих причин численность горбуши и ранней кеты в р. Анадырь крайне низка.

В реках меньшей протяженности (до 300–400 км), где набор условий достаточно разнообразен или они значительно различаются по гидрологии (как, например, в бас. р. Тауй), также известны симпатрические группировки кеты, отличающиеся сроками и местами размножения. Несколько внутривидовых форм кеты описано для средних по величине рек Камчатки (Абрамов, 1948; Бирман, 1964), летне- и осенненерестующая кета обитает в реках Сахалина (Гриценко и др., 1987). Как правило, в реках этой категории преобладает поздняя форма кеты.

Малые реки занимают по территории довольно узкую климатогеографическую зону. Условия воспроизводства кеты в них, как правило, не отличаются большим набором микроусловий, вероятность экологической дивергенции и обособления форм гораздо меньше. Преобладающей формой кеты, населяющей мелкие реки, является ранняя. Русла малых рек разработаны слабо, мощность водоносных пластов в их долинах незначительна. Поэтому количество участков с постоянно высоким дебитом грунтовых вод в бассейнах этих рек крайне ограничено. Это и определяет низкую численность размножающейся в них ключевой кеты.

В распределении форм кеты по азиатской части ареала прослеживается закономерность: доля ранней кеты уменьшается в направлении с юга на север, что, по-видимому, обусловлено климатическими факторами.

Очевидно, наблюдаемое по ареалу разнообразие внутривидовых форм кеты является результатом микроэволюционных процессов в популяциях, происходивших на основе симпатрической дивергенции и экологической радиации, однако в отдельных регионах не следует исключать и аллопатрические варианты формообразования.

В зависимости от условий среды и стадии формообразовательного процесса степень различий морфобиологических характеристик и генетической дивергенции форм кеты может изменяться в значительных пределах. Поэтому в разных водоемах отмечается различный уровень внутривидовой дифференциации – от биотопических группировок до хорошо обособленных сезонных рас.

Известно, что кета – филогенетически относительно молодой монотипический вид, являющийся наиболее крупной менделеевской популяцией и состоящий из множества локальных популяций, которые находятся друг с другом в определенных отношениях, а их особи потенциально в состоянии обмениваться генами в потомстве. Иерархические отношения в системе вида формируют его популяционную структуру. Его структура представлена популяциями разного размера, конфигурации и численности. Под популяционной структурой понимаются существование прочных, относительно устойчивых связей и взаимодействия популяций внутри вида (Грант, 1980; Глубоковский, 1987). Другими словами, популяционную структуру вида можно определить как множество локальных популяций, или демов, которые находятся друг с другом в соподчиненных отношениях (Майр, 1974). Изменяют и формируют популяционную структуру видов факторы эволюции: естественный отбор, миграция и дрейф генов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, Юсуфов, 1976; Айяла, 1984; Алтухов, 1989; Dobzhansky, 1970). Количество популяционных группировок, их границы и объем входят в понятие популяционного состава вида, изучение которого всегда предшествует изучению его популяционной структуры (Глубоковский, 1995).

Исследования популяционной структуры видов привлекают к себе внимание биологов самых разнообразных специальностей. Не является исключением кета. От того, насколько полно представляем мы ее видовую структуру, зависит решение целого ряда теоретических и практических задач: проблемы микросистематики и биогеографии, вопросы управления ресурсами и стратегии развития рыбохозяйственного комплекса. За последние десятилетия накоплен большой материал, который позволил отметить ярко выраженную географическую дифференциацию кеты. На основании генетических характеристик кета подразделяется на североамериканскую и азиатскую (Варнавская, 2006; Okazaki, 1983; Beacham et al., 1987). К настоящему времени известно, что азиатская кета дифференцируется на ряд региональных суперпопуляций или региональных комплексов: восточного и западного побережий Камчатки, Сахалина, Приморья, Японии (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Алтухов и др., 1997; Варнавская, 2006; Савин и др., 2009; Okazaki, 1983; Beacham et al., 1987). Североохотоморские популяции наиболее близки по своим генетическим параметрам к камчатской кете (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Бачевская, 1990, 1992; Алтухов и др., 1997).

С помощью аэровизуальных, прямых визуальных наблюдений, исследований морфобиологических, генетических, фенетических признаков, сроков нерестового хода, биологической структуры, динамики численности выделены несколько локальных стад североохотоморской кеты (Клоков, 1975; Бачевская, 1983, 1990, 1992, 2002; Волобуев, 1990; Черешнев и др., 1992; Алтухов и др., 1997; Волобуев, Волобуев, 2000; Агапова и др., 2002; Волобуев и др., 2005а; Volobuev, 1999). Они приурочены к соответствующим районам воспроизводства, отличающимся друг от друга своеобразием гидрологических, гидрогеологических и гидрохимических условий. В свою очередь, локальные стада состоят из популяций, имеющих разную степень сходства и обособленности морфобиологических, генетических, фенетических показателей. Для ряда популяций кеты материкового побережья Охотского моря характерна темпоральная гетерогенность (Правдин, 1940; Костарев, 1970в; Бачевская, 1983, 1990, 1992, 2002; Воло-

буев, 1983а, 1984, 1986; Медников и др., 1988; Волобуев и др., 1990; Макоедов, Бачевская, 1992).

Изучение популяционной структуры североохотоморской кеты приобретает еще больший интерес по мере накопления многолетних данных, полученных разными методами исследований. Только в процессе интеграции имеющихся в настоящий момент сведений могут сложиться полноценные адекватные представления о популяционной организации вида, которые имеют первостепенное значение в оценке сырьевых запасов и составлении обоснованных прогнозов возможных уловов. Вопросы дифференциации нагульных стад лососей и оценка их региональной принадлежности в последнее время становятся все более остро в связи с проблемами международного рыболовства и развивающегося искусственного воспроизводства кеты. Поэтому и предпринята попытка определить популяционную организацию кеты на исследованном участке ареала.

По комплексу биологических признаков и динамики численности на материковом побережье Охотского моря были выделены (Клоков, 1975, 1976) четыре локальные группы популяций (пареньская, гижигинская, ямская и тауйская). В своей работе автор подразумевал, что, например, пареньская популяция несет все признаки пенжинского локального стада. Современные представления о внутривидовой структуре кеты региона позволяют считать, что правильнее говорить не о пареньской популяции, а о пенжинском локальном стаде, которое включает в себя эту популяцию. Пенжинская кета резко выделяется среди охотоморских популяций наименьшими размерами и плодовитостью (табл. 6), а также генетическими показателями (Клоков, 1976; Бачевская, 1990, 1992; Черешнев и др., 1992). Кроме того, географически, по биологическим признакам и динамике численности на Охотоморском побережье четко обособлены еще два локальных стада кеты: охотское и удское (см. табл. 6). Они включают группы западных популяций Охотского и Тугуро-Чумиканского районов.

Кета выделенных стад различается между собой по биологическим характеристикам (возрастная и размерно-весовая структуры, абсолютная плодовитость, упитанность), признакам внешней морфологии, генным частотам основных ферментных систем (Клоков, 1975, 1976; Бачевская, 1990, 1992; Волобуев и др., 1992; Волобуев, Волобуев, 2000), а также по динамике численности и уровням нерестовых подходов.

Наибольшими размерно-весовыми показателями и абсолютной плодовитостью выделяется ямская, а наименьшими – тауйская кета. Кета разных стад отличается и по среднемноголетним показателям возрастного состава подходов: доля рыб доминирующей возрастной группы (3+) варьирует от 48,3 (охотское стадо) до 62,8% (удское стадо). Упитанность охотоморской кеты колеблется от 0,76 до 2,61. Средний коэффициент упитанности кеты всех стад снижается от начала к концу хода с 1,53–1,49 до 1,40–1,37. Максимальной упитанностью выделяется кета тауйского стада, затем идет кета ямского и охотского стад. Наименьшей упитанностью характеризуются популяции кеты гижигинского и удского стад. Кета ранней и поздней форм также различается по упитанности: упитанность поздней кеты выше (Волобуев, Волобуев, 2000). Таким образом, по указанным признакам на материковом побережье Охотского моря можно выделить шесть относительно изолированных друг от друга локальных стад кеты: пенжинское, гижигинское, ямское, тауйское, охотское и удское. При этом тауйское стадо включает группу нерестовых популяций кеты рек, впадающих в Тауйскую губу, гижигинское стадо – популяции рек Гижигинской губы и т. д.

При исследованиях популяционной структуры вида, наряду с анализом основных биологических показателей, интерес представляет изучение морфологического облика особей.

Таблица 6. **Основные биологические показатели кеты охотоморских стад**

Река	Показатель	Годы									
		1961–1965	1966–1970	1971–1975	1976–1980	1981–1985	1986–1990	1991–1995	1996–2000	2001–2002	1961–2002
Пенжина	Длина, см	–	–	60	–	–	55,4	–	–	–	–
	Масса, кг	–	–	–	–	–	2,39	–	–	–	–
	Абс. плодовитость, икр.	–	–	2457	–	–	1584	–	–	–	–
	Средний возраст, лет	–	–	–	–	–	2,46	–	–	–	–
Гижига	Длина, см	63,0	65,3	67,0	67,3	64,20	63,9	62,1	65,2	66,0	65,2
	Масса, кг	3,51	3,85	3,85	3,78	3,59	3,39	3,48	3,12	3,33	3,60
	Абс. плодовитость, икр.	2930	2975	3130	3137	2688	2613	2650	2546	2584	2727
	Средний возраст, лет	3,41	3,50	3,59	3,40	3,30	3,48	3,25	3,91	3,51	3,51
Яма	Длина, см	67,8	68,9	71,9	68,3	65,80	64,5	64,7	63,2	67,4	67,0
	Масса, кг	3,89	4,19	4,54	4,28	4,07	3,87	4,05	3,22	3,83	4,04
	Абс. плодовитость, икр.	2873	3005	3119	3189	3000	3606	2818	2802	3229	3052
	Средний возраст, лет	3,43	3,30	3,30	3,42	3,48	3,51	3,56	3,33	3,86	3,47
Тауй	Длина, см	64,0	65,3	67,4	64,6	63,60	64,1	62,9	61,8	62,8	63,4
	Масса, кг	3,66	3,90	3,90	3,79	3,79	3,73	3,52	3,42	3,38	3,60
	Абс. плодовитость, икр.	2563	2522	2672	2836	2721	2654	2438	2392	2590	2532
	Средний возраст, лет	3,39	3,28	3,24	3,23	3,37	3,44	3,67	3,74	3,72	3,53
Кухтуй	Длина, см	63,3	64,1	65,9	65,5	64,60	64,0	62,9	62,8	–	63,7
	Масса, кг	3,66	3,69	4,20	4,01	3,89	3,80	3,61	3,64	–	3,72
	Абс. плодовитость, икр.	2686	2816	2875	2958	2725	2626	2600	2541	–	2678
	Средний возраст, лет	3,56	3,31	3,34	3,38	3,33	3,38	3,60	3,69	–	3,46
Уда	Длина, см	–	63,7	66,0	64,9	63,90	61,5	–	–	–	64,0
	Масса, кг	–	3,92	3,80	3,75	3,68	3,50	–	–	–	3,73
	Абс. плодовитость, икр.	–	3037	3286	3042	3442	2916	–	–	–	3145
	Средний возраст, лет	–	3,35	3,43	3,18	3,08	3,17	–	–	–	3,24

Известно, что реализация генетически закрепленного фенотипа происходит под влиянием абиотических факторов среды (Медников, 1962; Куликова, 1972; Коновалов, Шевляков, 1980; Иванков, 1997; Иванова, Свирская, 2002; и др.) и в случае отсутствия более или менее постоянного обмена мигрантами между разными участками нерестового ареала различия, формируемые под воздействием тех или иных факторов среды, постепенно закрепляются и усиливаются.

При исследовании географической изменчивости морфологического облика мы провели сравнительный анализ экстерьера кеты гижигинского, ямского и тауйского стад. Поскольку в алгоритмах дискриминантного анализа используется вычисление обратной матрицы, то для предупреждения формирования плохо обусловленной или вырожденной матрицы перед проведением расчетов мы удалили все тесно скоррелированные морфометрические признаки. В результате из 24 пластических промеров были оставлены 16 признаков. В ходе дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных построена модель, наглядно иллюстрирующая положение выборок в плоскости канонических переменных (рис. 6).

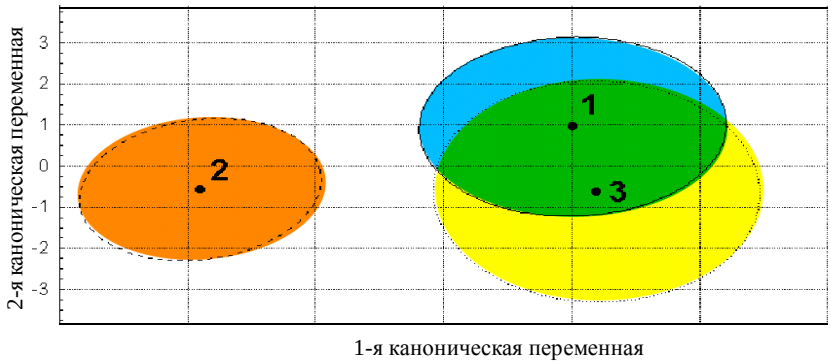


Рис. 6. **Взаиморасположение выборок кеты гижигинского (1), ямского (2) и тауйского (3) стад в плоскости канонических переменных**

Степень различий между стадами по морфологическому облику оценивали при помощи расстояния Махаланобиса D^2_M, отражающего удаленность центроидов выборок друг от друга в многомерном пространстве канонических переменных. На наименьшем расстоянии друг от друга располагаются центроиды выборок кеты гижигинского и тауйского стад – 2,65 D^2_M ($F = 23,67$, $p < 0,001$), тогда как расстояние между центроидами соседних стад – гижигинским и ямским и ямским и тауйским – значительно больше и составляет соответственно, 36,42 ($F = 48,61$, $p < 0,001$) и 38,54 ($F = 52,91$, $p < 0,001$) D^2_M (см. рис. 6, табл. 7).

Таким образом, наибольшим морфологическим сходством, которое, по-видимому, обусловлено наличием общих независимо приобретенных фенотипических характеристик (сходство, очевидно, имеет конвергентный характер), характеризуется кета территориально удаленных стад: гижигинского и тауйского, а наименьшим – соседних стад: гижигинского и ямского и ямского и тауйского. Тем не менее анализ F-значений и p-уровней расстояний Махаланобиса позволяет нам с определенной долей уверенности говорить о том, что кета исследованных стад достоверно различается по морфооблику, так как, во-первых, p-уровни во всех случаях превышают 0,001%-ный порог значимости, а, во-вторых, уровень внутригрупповой дисперсии (16,62) во всех случаях ниже расчетных F-значений.

Наибольший вклад в дифференциацию стад по признакам внешней морфологии вносят такие признаки, как горизонтальный диаметр глаза, длина заглазничного отдела головы, а также высота головы у затылка и длина брюшных плавников – признаки, которые, с одной стороны, обладают наибольшим каноническим весом, а с другой – имеют наибольшую связь с дискриминирующими функциями (см. табл. 7).

Таблица 7. **Расчетные значения канонических весов и факторной структуры**

Признак	Канонические веса		Факторная структура	
	Корень 1	Корень 2	Корень 1	Корень 2
Диаметр глаза (горизонтальный)	2,491	-0,917	0,343	-0,271
Заглазничный отдел головы	1,468	0,140	0,519	0,081
Высота головы у затылка	0,139	0,291	0,140	0,284
Ширина лба (между глазами)	-1,208	0,518	-0,091	0,095
Наибольшая высота тела	0,234	0,022	0,195	0,059
Наименьшая высота тела	-0,220	-1,013	0,015	-0,137
Вентроанальное расстояние	0,229	-0,405	0,240	-0,225
Постанальное расстояние	-0,085	0,185	0,140	0,168
Длина хвостового стебля	-0,047	-0,086	0,130	0,038
Длина основания спинного плавника	-0,471	-0,436	-0,093	-0,226
Наибольшая высота спинного плавника	0,610	0,410	0,321	0,008
Длина основания анального плавника	0,078	0,321	0,120	-0,011
Наибольшая высота анального плавника	-0,404	-0,417	-0,043	-0,280
Длина грудных плавников	-0,627	-0,115	0,099	-0,104
Длина брюшных плавников	0,232	-0,717	0,260	-0,454
Пектовентральное расстояние	-0,010	0,273	0,114	0,395

С помощью биохимических методов исследования и оценки изменчивости частот гаплотипов митохондриальной ДНК, как уже отмечалось, было определено, что среди дальневосточных популяций кета североохотоморского побережья имеет ярко выраженную генетическую обособленность, хотя в некоторых случаях обнаружено сходство с популяциями кеты Камчатки и даже Чукотки. В свою очередь, североохотоморские популяции подразделялись на три группы. В первую объединились три близкорасположенные популяции рр. Яма, Ола, Тауй, во вторую вошли географически более отдаленные популяции рр. Гарманда и Охота. Пенжинская кета отличалась от всех популяций обеих групп (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Бачевская, 1990, 1992). Дальнейшие исследования были направлены на более глубокое изучение внутрипопуляционной структуры кеты. Впервые были исследованы популяции кеты рр. Армань, Яна (Bachevskaya et al., 2000) и продолжено изучение взрослой кеты других рек континентального побережья Охотского моря: Охоты, Тауя, Олы, Ямы, Гарманды, Пенжины. Суммарные значения частот генов, полученные по исследованным локусам, представлены в табл. 8.

Дендрограмма, построенная на основании генетического расстояния Нея, показывает, что кета данного региона образует несколько кластеров, выделяющихся на разных уровнях сходства популяций (рис. 7).

Как отмечалось ранее в других подобных исследованиях (Бачевская, 1992), пенжинская кета значительно отличается от всех исследованных нами популяций. Она выделилась в отдельный кластер и обнаружила минимальное сходство с другими исследованными популяциями кеты. Несмотря на географическую удаленность охотской и гармандинской кеты друг от друга, они имеют наибольший уровень генетической близости. Такое сходство может иметь либо случайный характер из-за небольшой выборки изученных генов, либо сходство носит конвергентный характер вследствие сходства условий среды обитания на разных стадиях онтогенеза, что отражается в адаптации по исследован-

Таблица 8. **Суммарное распределение частот генов в некоторых популяциях кеты материкового побережья Охотского моря**

Река	LDHA-1*			m-MEP-2*			PGDH*			ESTD*			s-AAT-1,2*		
	*100	*110	S p	*100	*110	S p	*100	*90	S p	*100	*90	S p	*100	*90	S p
Пенжина	0,952	0,048	0,0122	0,835	0,165	0,0214	0,963	0,037	0,0109	0,832	0,168	0,0216	0,933	0,067	0,0144
Гарманда	0,901	0,099	0,0150	1,000	0,000	0,0000	0,969	0,031	0,0087	0,938	0,062	0,0121	0,917	0,083	0,0138
Яма	0,883	0,117	0,0041	0,906	0,094	0,0038	0,966	0,034	0,0023	0,889	0,111	0,0040	0,920	0,080	0,0035
Ола	0,899	0,101	0,0050	0,918	0,082	0,0047	0,930	0,070	0,0034	0,915	0,085	0,0046	0,924	0,076	0,0042
Армань	0,863	0,137	0,0122	0,875	0,125	0,0117	0,944	0,056	0,0081	0,885	0,115	0,0113	0,908	0,092	0,0102
Яна	0,868	0,132	0,0098	0,894	0,106	0,0089	0,928	0,072	0,0075	0,901	0,099	0,0086	0,902	0,098	0,0086
Тауй	0,920	0,080	0,0037	0,887	0,113	0,0430	0,939	0,061	0,0090	0,877	0,123	0,0240	0,898	0,102	0,0140
Охота	0,969	0,031	0,0066	0,929	0,071	0,0044	0,960	0,040	0,0048	0,915	0,085	0,0061	0,910	0,090	0,0064

ным генам и определяет высокий уровень их генетической близости. Другой причиной может быть недостаточность изученности гармандинской популяции, которая, в отличие от охотской кеты, представлена пока единичными выборками. Возможно, по мере накопления генетических данных, она займет другую позицию в дендрограмме сходства. Среди последних двух популяций по генетическим показателям гармандинская кета более сходна с тауйской. Тауйская кета имеет различную степень сходства с ольской, ямской, арманской и янской популяциями. Между производителями арманской и янской кеты, образующими одну группу, наблюдается полное генетическое сходство. К ним присоединяется ямская кета, географически более удаленная, чем тауйская и ольская. Исследования предыдущих лет показывали, что генетическое сходство между популяциями рр. Тауй, Яма, Ола очень велико, но больше все же оно проявлялось между тауйской и ямской кетой (Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Бачевская, 1990, 1992; Алтухов и др., 1997). В настоящее время ямская кета больше сходна с ольской, а ольская с тауйской. Таким образом, мы видим, что к настоящему времени местоположение некоторых популяций в дендрограмме генетического сходства изменилось. Это могло произойти в силу ряда причин. Например, в связи с тем, что все эти популяции подвержены влиянию искусственного воспроизводства, и это могло сказаться на генетической структуре каждой из них.

С помощью различных методов было установлено, что ряд популяций североохотоморской кеты имеют высокий уровень темпоральной гетерогенности (Правдин, 1940; Костарев, 1970в; Бачевская, 1983, 1990, 1992; Волобуев, 1983а, 1986; Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Медников и др., 1988; Волобуев и др., 1990, 1992; Макоедов, Бачевская, 1992; Макоедов, 1999).

Авторы имеют неодинаковые взгляды на причины, вызывающие неоднородность кеты разных сроков нерестовой миграции. Многие не исключают, что одной из них может быть наличие сезонных рас. По биологическим показателям ранняя и поздняя формы североохотоморской кеты существенно отличаются: средняя масса ранней кеты на 0,5–0,7 кг, а длина на 3–4 см меньше, чем у доминирующей поздней кеты (Волобуев, Голованов, 2001).

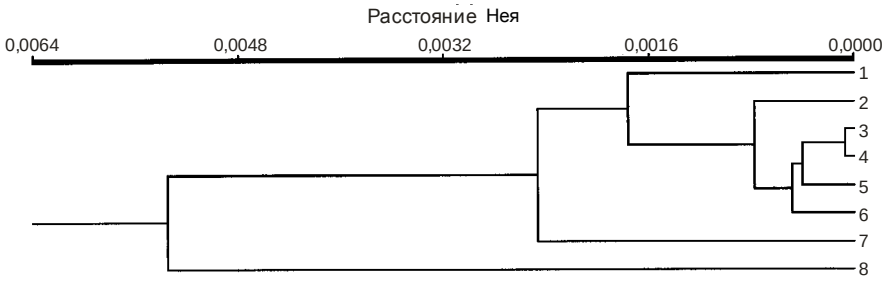


Рис. 7. **Дендрограмма генетического сходства популяций кеты рек материкового побережья Охотского моря. Реки:** 1 – Охота, 2 – Тауй, 3 – Яна, 4 – Армань, 5 – Ола, 6 – Яма, 7 – Б. Гарманда, 8 – Пенжина (по: Волобуев и др., 2005)

Кета ранней и поздней форм отличается также степенью развития гонад, абсолютной плодовитостью и соотношением полов в течение анадромной миграции. У ранней формы икра более мелкая, поэтому у рыб одного размера, относящихся к разным сезонным расам, более высокую плодовитость имеет ранняя кета (Волобуев, 1984, 1986; Медников и др., 1988; Волобуев и др., 1990, 1992; рис. 8).

Ранняя и поздняя кета различаются сроками и местами нереста (Волобуев, Волобуев, 2000), а также достаточно четко различаются по экстерьерным признакам. Например, расстояние Махаланобиса между центроидами ранней и поздней форм кеты р. Тауй, равняется 4,16 ($F = 12,50$, $p < 0,001$), а величина F-значения больше уровня внутригрупповой дисперсии, равной 9,11. Экологические формы кеты различаются нерестовыми биотопами, поэтому основной вклад в разграничение форм вносят признаки, формирующиеся под влиянием температуры (длина основания анального плавника), глубины (наибольшая высота спинного и анального плавников, наибольшая высота тела) и скорости течения на нерестилищах (ширина лба) (табл. 9).

Таблица 9. **Расчетные значения канонических весов и факторной структуры морфометрических признаков кеты тауйского стада**

Признак	Канонические веса	Факторная структура
	Корень 1	
Наибольшая высота анального плавника	1,330	0,603
Наибольшая высота тела	0,510	0,481
Наименьшая высота тела	-1,915	-0,006
Длина основания анального плавника	0,901	0,410
Ширина лба (между глазами)	0,762	0,393
Длина основания спинного плавника	-0,943	0,026
Наибольшая высота спинного плавника	0,755	0,420
Длина грудных плавников	-0,582	0,287
Пектовентральное расстояние	0,145	0,165

Методом молекулярной гибридизации ДНК среднеповторяющейся фракции с последующим анализом термостабильных гибридных дуплексов установлено, что в популяции р. Тауй, в которой симпатрично обитают две формы кеты – ранняя и поздняя, выделяются два нетрансгрессирующих уровня дивергенции, соответствующие этим формам.

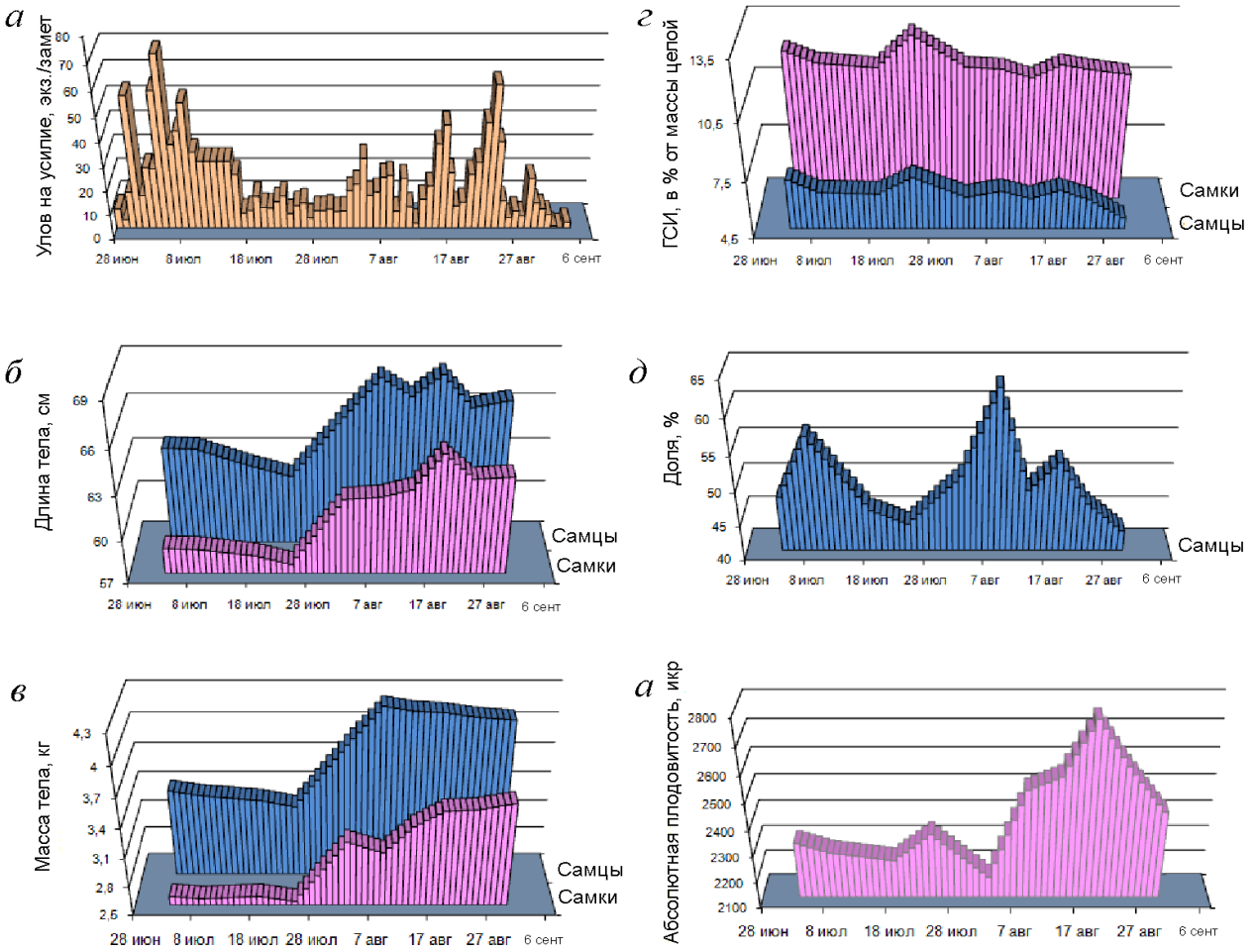


Рис. 8. **Динамика нерестового хода (уловы на усилие) (*а*), длины тела по Смитту (*б*), массы тела (*в*), гонадо-соматического индекса (*г*), относительной численности самцов (*д*), абсолютной плодовитости (*е*) кеты ранней и поздней форм р. Тауй в течение анадромной миграции**

Между популяциями ранней и поздней кеты существует обмен генами в пределах до 10%, тем не менее выявленные сезонные группировки поддерживают свою самостоятельность и присущие им морфобиологические характеристики (Медников и др., 1988).

Исследования, проводимые с помощью методов биохимической генетики, позволили обнаружить генетическую неоднородность выборок производителей тауйской кеты практически по всем исследованным полиморфным ферментным системам. При этом следует отметить, что в разные годы она наблюдалась по различным локусам и наиболее рельефно проявилась по ESTD* и s-AAT-1, 2* (Бачевская, 2002). При парном сравнении выборок кеты одного года отличия зачастую проявлялись между выборками кеты, относящимися к разным сезонным группировкам, но в некоторых случаях они обнаруживались и между выборками одного срока нерестовой миграции. Например, по ESTD* были обнаружены отличия между производителями тауйской кеты от 08.07.94 и 24.08.94, $X^2 = 6{,}73$**; 25.07.95 и 24.08.95, $X^2 = 3{,}996$*; 16.07.99 и все последующие: 22.07.99, $X^2 = 6{,}18$*; 03.08.99, $X^2 = 5{,}96$*; 15.08.99, $X^2 = 8{,}95$**; 25.08.99, $X^2 = 10{,}06$**; выборка 05.07.00 отличалась от выборки 05.08.00, $X^2 = 8{,}20$**, а также от 10.08.00, $X^2 = 9{,}97$**; 10.07.00 от 05.08.00, $X^2 = 6{,}93$** и от 10.08.00, $X^2 = 8{,}57$**. По LDH-A1* отмечены отличия между производителями кеты, добытыми 10.07.96 и 26.07.96, $X^2 = 7{,}85$**; 10.07.00 и 10.08.00, $X^2 = 6{,}29$*. Достоверные отличия наблюдались и по другим локусам (s-AAT-1.2*, PGDH*, m-MEP-2*). Генетическая дифференциация, наблюдаемая между выборками одного времени нерестовой миграции, требовала объяснения. В этих целях в 2001–2002 гг. был собран материал, более полно отражающий сроки нерестовой миграции тауйской кеты. Кроме того, впервые собран материал на нерестилищах ранней и поздней кеты. Как уже отмечалось, в бас. р. Тауй (образованном слиянием двух притоков – р. Кава равнинного тундрового типа и р. Челомджа горного типа) существуют две сезонные расы кеты. Ранняя нерестится в р. Кава, поздняя – в р. Челомджа (Волобуев, 1983а, 1984; Волобуев и др., 1990). Таким образом, тауйская кета имеет как временную, так и пространственную разобщенность. Для наглядного представления взаимоотношений тауйской кеты разных сезонных группировок проведен кластерный анализ. На основе полученных генетических расстояний Нея построены дендрограммы сходства (рис. 9).

Дендрограмма показывает, что исследованная кета распределилась в три кластера. Первый включает раннюю кету только одного (2002) года. Второй кластер объединяет выборки обеих сезонных группировок разных лет, включая производителей поздней кеты, добытых на нерестилище р. Челомджа. Третий кластер образован исключительно поздней кетой из выборок 2001 и 2002 г. Полученные результаты отчетливо показывают, что популяционно-генетическая структура кеты р. Тауй определяется наличием двух сезонных рас – ранней и поздней. Между ними имеются существенные генетические различия. Отметим, что они проявляются более контрастно в последние годы на фоне увеличения доли ранней кеты в общей численности тауйской кеты, что может быть еще одной причиной изменения ее положения в дендрограмме сходства северо-охотоморских популяций.

Ранняя кета, представленная выборками одного года, однородна. Поздняя кета, напротив, обнаруживает генетическую гетерогенность. Вполне вероятно, что поздняя кета заходит на нерест не только в р. Челомджа, но и в р. Кава. То есть мы наблюдаем производителей единой сезонной расы, размножающихся в разных биотопических условиях. Если учесть, что одна из рек является горной, а другая принадлежит к типу равнинных тундровых рек и условия размно-

жения и развитие кеты на их нерестилищах очень отличаются, то возможно разнонаправленное действие естественного отбора. Возможно, результат такого отбора мы наблюдаем в виде генетических различий, проявляющихся между производителями поздней кеты.

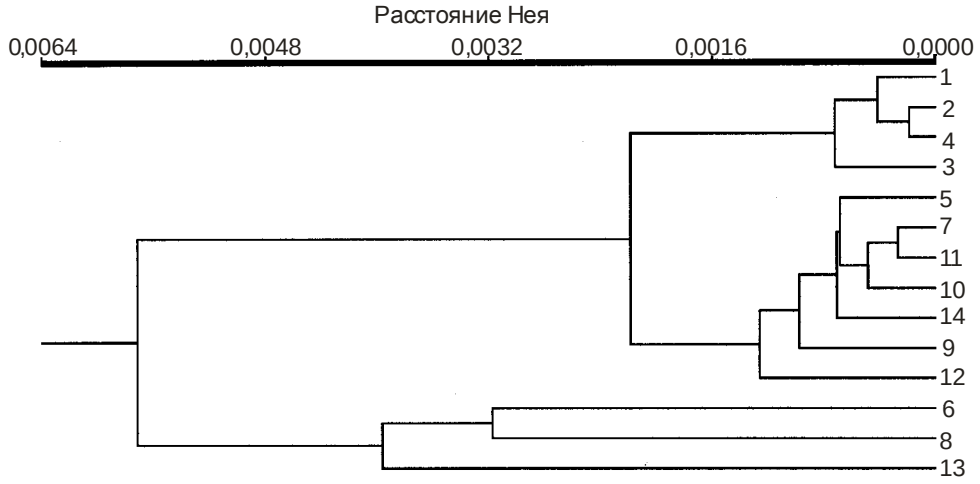


Рис. 9. **Дендрограмма генетического сходства выборок кеты р. Тауй разных сроков нерестовой миграции:** 1 – 30.06.02; 2 – 04.07.02; 3 – 14.07.02; 4 – 19.07.02; 5 – 23.07.02; 6 – 03.08.02; 7 – 07.08.02; 8 – 12.08.02; 9 – 10.07.01; 10 – 14.07.01; 11 – 12.08.01; 12 – 16.08.01; 13 – 02.09.01; 14 – 14.09.01 (по: Волобуев и др., 2005)

На основании многолетних собственных исследований и результатов, полученных другими авторами (Клоков, 1970, 1975, 1976; Костарев, 1970а,б; Волобуев, 1983а, 1984, 1986; Бачевская, 1990, 1992; Волобуев, Тюрнин, 1995; Волобуев и др., 1990, 1992; Волобуев, Волобуев, 2000; Агапова и др., 2002; и др.), изучавшими биологическую, фенетико-генетическую, внутривидовую структуру, распределение по участку ареала, динамику численности и другие особенности кеты, считаем возможным представить свое видение популяционной структуры кеты, популяции которой воспроизводятся в реках материкового побережья Охотского моря. Мы присоединяемся к мнению других исследователей и считаем, что популяционная организация кеты вполне удовлетворительно описывается пространственной и биологической структурами.

Пространственная структура вида отражает особенности географического распределения особей по ареалу, топографию, границы и конфигурацию популяций и локальных стад, количество и объем популяционных группировок разного иерархического уровня. Согласно классификации распределения особей по ареалу (Одум, 1986), для лососей характерно групповое или, точнее, дискретно-групповое распределение в репродуктивном и нагульном участках ареала. В пределах бассейна реки или озерно-речной системы топография нерестилищ всех видов лососей, как правило, будет различаться, что обусловлено видоспецифичными требованиями каждого вида к условиям размножения. Границы и конфигурация нерестовых агрегаций лососей будут определяться наличием пригодных для размножения вида площадей и субстрата, гидрологическим режимом, численностью особей отдельных локальных нерестовых группировок, а также их общим количеством на участке ареала.

Биологическая структура включает сведения о морфологической, фенетической, генетической, экологической, трофической, размерно-весовой, возраст-

ной, половой и других структурах для всех изученных популяций вида. Биологическая структура характеризует относительно устойчивые связи и взаимодействия на внутри- и межпопуляционном уровнях. Назначение биологической структуры видов заключается в выработке адаптаций к среде обитания. Различают два типа внутривидовой дифференциации: популяционную (собственно внутривидовую) и внутрипопуляционную (эпигенетическую) (Глубоковский, 1987; Василенко, 1994), которые могут существовать одновременно и независимо. Перестройка и трансформация популяционной организации вида занимает значительный промежуток времени, измеряемый периодами жизни многих поколений, эпигенетическая дифференциация проявляется в разнокачественности особей одной генерации в онтогенезе: вид может иметь несколько эпигенетических траекторий развития или вариантов реализации жизненной стратегии.

К таким онтогенетическим группировкам у кеты можно отнести особей с нарушениями типичного жизненного цикла, например, молодь, задерживающуюся на зиму в натальных водоемах (Волобуев, 1983б; Штундюк, 1987; Merrit, Raymond, 1983) и скатывающуюся в море следующей весной в возрасте годовика.

Имеются сведения об озерном экотипе кеты – генеративно лимнофильной форме, размножение и нагул молоди которой проходит в озерах – оз. Краснено в бассейне Анадыря (Остроумов, 1967), оз. Сопочное на о. Итуруп (Иванков, 1984), оз. Лагунное, Песчаное и Алигер о. Кунашир (Иванков, Броневский, 1974, 1975; Каев, 1986), в оз. Нерпичье в бас. р. Камчатка (Бугаев В.Ф., 2007). Однако не исключено, что часть потомства кеты, воспроизводящейся в озерах, может возвращаться на нерест как в озера, так и в реки.

Другим примером эпигенетических вариантов развития может служить разновременность созревания у кеты рыб одного поколения, которые могут возвращаться на нерест в возрасте от 1+ до 6+ лет и обусловливать степень перекрывания и обмен генами между особями разных возрастных групп и поколений во времени и пространстве. Эпигенетические группировки являются формой реализации биологической структуры популяций. Сходство эпигенетических вариантов развития в разных популяциях или у родственных видов объясняется гомологической изменчивостью (Савваитова, 1969; Максимов, 1976; Василенко, 1994). Примером существования эпигенетических формирований у лососевых могут быть нормально развивающиеся и карликовые (неотенические) группировки, планктофаги и хищники, мигрирующие и резидентные формы и др., которые могут выщепляться в поколениях в течение одного жизненного цикла. Сумма знаний об этих параметрах в пределах ареала или участка ареала вида дает представление о его популяционной структуре.

Рассмотрим популяционную структуру кеты материкового побережья Охотского моря на участке протяженностью более 3,5 тыс. км по линии берега от Удской до Пенжинской губы (см. рис. 1). Эта часть ареала подразделяется на ряд относительно изолированных локальных участков воспроизводства кеты. Выделение указанных районов воспроизводства основано на предположении, что природные физические преграды (водоразделы, полуострова, морские заливы) являются своеобразными барьерами, ограничивающими поток генов и обеспечивающими определенную степень изоляции. При этом учитывались различия по морфобиологическим признакам, срокам нерестового хода, возрастной и размерно-весовой структуре, динамике численности, наличие внутривидовых форм и др. (Клоков, 1975; Волобуев, 1990; Волобуев, Волобуев, 2000). Таким образом, выделены несколько групп популяций, или локальных стад, приуроченных к соответствующим районам воспроизводства, отличающимся друг от друга своеобразием гидрологических, гидрогеологических и гидрохимических условий. В связи с этим популяционную организацию кеты североохотоморского побережья можно представить в виде следующей блок-схемы (рис. 10).

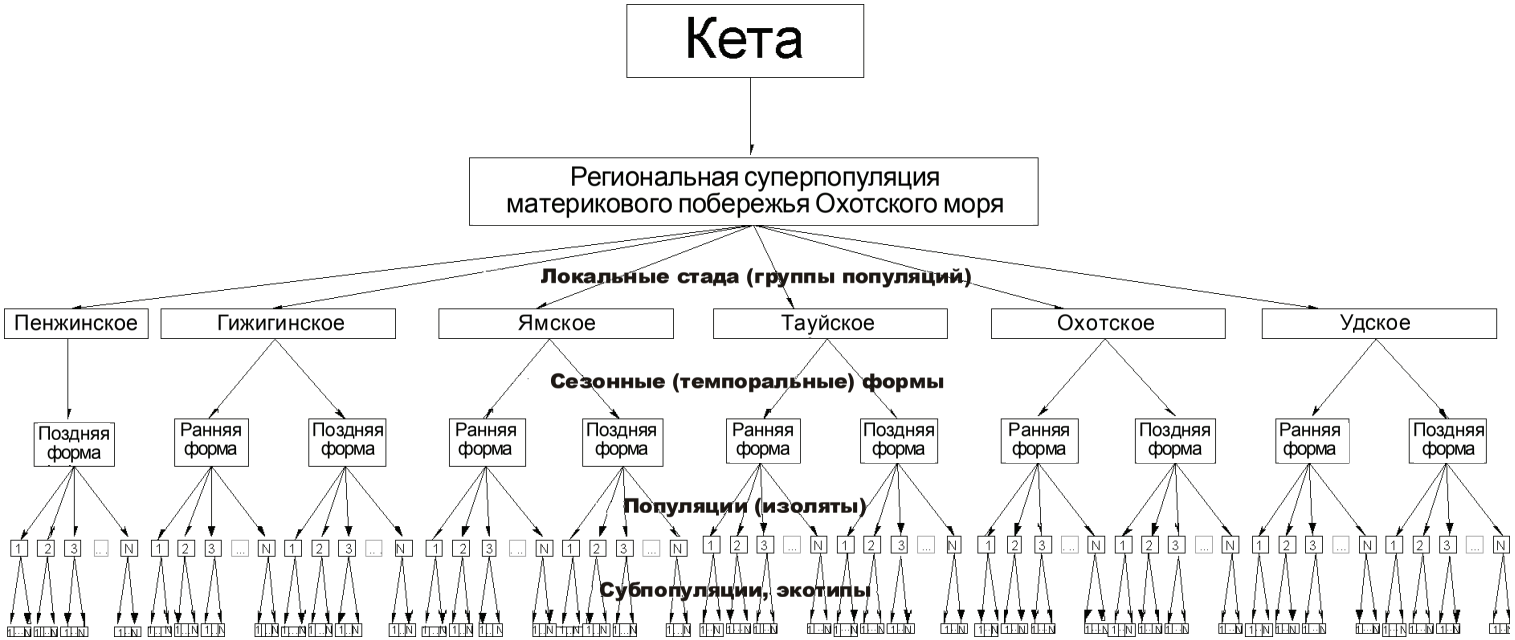


Рис. 10. **Схема популяционной структуры кеты материкового побережья Охотского моря**

Верхний уровень предлагаемой схемы занимает региональная суперпопуляция (региональный комплекс) кеты материкового побережья Охотского моря по аналогии с региональными комплексами лососей других районов происхождения – восточного и западного побережий Камчатки, Сахалина, Японии, Аляски, Британской Колумбии и др., подразделенных по принципу географической обособленности (Okazaki, 1983). Она имеет ярко выраженное генетическое своеобразие, хотя в некоторых случаях обнаруживается сходство с популяциями рек Камчатки и Чукотки.

Второй уровень занимают локальные стада (в понимании И.Б.Бирмана (1956,1964), С.М. Коновалова (1971, 1980), Ю.П. Алтухова (1974), В.Н. Иванкова (1993), Б.М. Медникова с соавторами (1988), В.Ф. Бугаева (1995), П. Ларкина (Larkin, 1972), У. Рикера (Ricker, 1972) и др.), которые состоят из групп популяций (популяционных систем, изолятов), приуроченных к отдельным районам воспроизводства. Факторами, определяющими ту или иную степень изоляции локальных стад, являются природные физические преграды, которые служат своеобразными барьерами, ограничивающими поток генов и обеспечивающими определенную степень изоляции между локальными группировками. Естественно, между популяциями, входящими в состав локального стада, в той или иной мере должен существовать обмен генами, иначе само понятие популяционной системы теряет смысл. Совокупность популяций, изолятов, входящих в состав крупных речных систем или групп более мелких самостоятельных популяций, интегрированных в пределах какой-либо локальности, обычно принято называть стадами. В этом смысле можно говорить о нерестовых стадах кеты рр. Анадырь, Камчатка, Амур, или о локальных стадах кеты Пенжинской, Гижигинской, Ямской, Тауйской, Удской губ, включающих популяции нескольких групп нерестовых рек, расположенных на материковом побережье Охотского моря.

Третий уровень представлен сезонными или темпоральными формами кеты. Они аналогичны, но не тождественны летней и осенней расам амурской кеты и могут обитать как симпатрично в бассейне одной реки, так и раздельно в разных речных системах. В нашем случае это ранняя и поздняя по срокам анадромной миграции и размножения формы кеты, отличающиеся по местам нереста, размерно-весовым характеристикам, степени развития гонад, плодовитости и соотношению полов в течение анадромной миграции (Волобуев, 1983а, 1986; Волобуев и др., 1990, 1992; см. рис. 8). Кета этих сезонных форм обитает в популяциях удского, охотского, тауйского и ямского стад (Правдин, 1940; Костарев, 1970в; Волобуев, 1984, 1986; Волобуев и др., 1990). Документальных подтверждений о существовании временны*х* или сезонных форм в стадах, расположенных в северо-восточной части региона (Гижигинская и Пенжинская губа), к настоящему времени нет, однако имеются сведения о ранних (в июне) немногочисленных подходах кеты в р. Гижига (устное сообщение С.Л. Марченко). Как уже отмечалось, доля ранней кеты в нерестовых подходах снижается с продвижением на северо-восток побережья.

Четвертый уровень в нашей схеме занимают популяции, приуроченные к определенным речным бассейнам с характерными химическими, гидрологическими, гидрогеологическими и ценотическими условиями обитания и воспроизводства. Эти особенности во многом определяют хоминг, обеспечивающий необходимый уровень изоляции популяций в популяционных системах. Объем и численность воспроизводящихся в пределах стада единиц запаса кеты различны. Таких устойчивых во времени и пространстве популяций кеты в пенжинском локальном стаде насчитывается 17, в гижигинском – 16, в ямском – 21, в тауйском – 8, в охотском – 14 и в удском – 5 (наши данные; Путивкин и др., 2001).

Численность производителей в нерестовых популяциях кеты, воспроизводящихся в реках побережья, существенно колеблется год от года и может составлять от 2–5 тыс. рыб в малых популяциях (рр. Малкачан, Б. Гарманда, Шилкан и др.) до 2–2,5 млн рыб в крупных водоемах (рр. Охота, Уда).

В пятый уровень можно выделить субпопуляции, или демы, кеты. Субпопуляции – это естественные самовоспроизводящиеся субъединицы вида, образующие в бассейне реки в определенной степени изолированные группировки, приуроченные к отдельным нерестовым участкам или притокам (Волобуев, 1990). Кроме того, у охотоморской кеты выделены два экотипа по местам размножения: русловой и ключевой (Волобуев, Рогатных, 1997). В некоторых случаях, как, например, в тауйском стаде кеты, понятие «субпопуляция» совпадает с понятием «экотип».

Отметим, что предлагаемая нами схема популяционной структуры кеты материкового побережья Охотского моря имеет генерализованный вид и не претендует на законченность. По мере накопления новых данных она может уточняться, дополняться и видоизменяться.

Таким образом, кета как вид представляет собой сложноорганизованную многоуровневую популяционную систему. Наличие внутривидовой подразделенности позволяет виду осваивать обширный ареал, адаптироваться к разнообразным условиям среды обитания и воспроизводства в виде озерных, речных и ключевых экотипов. Образование устойчивых во времени и пространстве экологических форм обусловливает закрепление их на генетическом уровне (Новосельская и др., 1982; Алтухов и др., 1983; Варнавская, 1983; Омельченко, 1985; Ильина, 1987а, б). Адаптационные особенности по местам размножения, выработанные в филогенезе, обусловили расхождение по срокам нерестового хода, что привело к образованию темпоральных форм различной степени выраженности, вплоть до хорошо обособленных сезонных рас практически у всех видов тихоокеанских лососей: симы (Иванков, Свирский, 1976; Семенченко, 1983, 1989), кижуча (Смирнов А.И., 1975; Зорбиди, 1983, 1990; Ковтун, 1994), чавычи (Вронский, 1972, 1983; Slater, 1963; Kjelson et al., 1982; Kwain, Thomas, 1984), нерки (Куренков, 1977; Коновалов, 1980; Вецлер, Горшков, 1985; Глубоковский, 1995; Burgner, 1991), горбуши (Иванков, 1967а; Алтухов и др., 1983; Омельченко, 1985; Ефанов, 1989), кеты (Бирман, 1964; Салменкова и др., 1986; Николаева, Овчинников, 1988; Овчинников, Макоедов, 1994; Salo, 1991; Volobuev, 2000).

Помимо межпопуляционных различий, для тихоокеанских лососей, и для кеты в частности, характерна внутрипопуляционная разнокачественность по признакам внешней морфологии, биологическим и фенотипическим показателям, полиморфизму частот аллелей тех или иных локусов, уровню гетерозиготности, нерестовым биотопам и др. (Андреев, Никулин, 1977; Бирман, 1977; Черешнев, 1980; Семенченко, 1983, 1989; Алтухов и др., 1983, 1997; Бачевская, 1990, 2002; Царев, 1990; Макоедов, Бачевская, 1992; и др.).

Гомеостаз популяционных систем определяется целостностью сложившейся биологической структуры стада. В случае упрощения популяционной структуры, сокращения количества слагающих ее элементов, очевидно, сужается адаптивная норма реакции как отдельных структурных элементов, так и всей популяционной системы вида в целом. Сложноструктурированные системы более устойчивы во времени и пространстве по отношению к популяционным системам с относительно простой структурой.

Сложноструктурированные системы обладают более совершенными компенсационными свойствами и способны поддерживать свои численность и разнообразие даже при резких изменениях условий среды. Так, например, кета по отношению к горбуше является более сложноорганизованным видом, который

более ровно, сглаженно реагирует на изменения внешних факторов таких, как нарушения условий воспроизводства, пресс промысла и др.

Таким образом, кета, как и все лососи рода *Oncorhynchus*, является монотипическим полиморфным видом. Многокомпонентность вида в форме существования нескольких (Берг, 1948; Бирман, 1964; Николаева, Овчинников, 1988; Кузищин, 2010) форм (рас, экотипов) следует рассматривать как адаптацию к условиям обитания или как различные варианты реализации жизненной стратегии, повышающие его выживаемость и стабильность во времени и пространстве как популяционной системы. Встречающиеся по ареалу формы кеты следует рассматривать как внутривидовые группировки разной иерархии, крайним вариантом внутривидовой дифференциации которых на современном этапе являются сезонные экологические формы.

При рассмотрении популяционной организации кеты мы исходим из положений концепции «локального стада», предусматривающей иерархичность популяционных систем, высокую степень хоминга и приуроченность возвратов лососей в конкретную географическую местность. Концепция локального стада в абсолютном большинстве случаев удовлетворительно объясняет и с высокой степенью достоверности позволяет прогнозировать периодические изменения численности лососей как в отдельных регионах, так и в целом по Дальнему Востоку. Распределение промысловых усилий соразмерно численности темпоральных группировок позволяет поддерживать численность стад и создает предпосылки к сохранению биологического разнообразия внутривидовых форм. На принципах модели локального стада основана система представления краткосрочных и перспективных прогнозов оценки возвратов, стратегия управления и рациональная эксплуатация запасов лососей.

4.3. Сроки и динамика нерестовой миграции

Исследуемая кета начинает заходить на нерест уже в первых числах июня, и продолжается ее ход до конца сентября – начала октября.

Продолжительность и динамика нерестовой миграции охотоморской кеты определяется наличием темпоральных группировок и их численностью. Например, благодаря относительно высокой численности ранней и поздней форм, наиболее ранние и длительные массовые нерестовые подходы кеты отмечены в Тауйской губе.

В стадах кеты, воспроизводящихся севернее и южнее нерестового ареала тауйской кеты, – пенжинском, гижигинском и ямском, а также в охотском и удском, в подходах преобладают рыбы поздней формы. Однако в некоторых реках зал. Шелихова – Тахтояма, Иреть, Булун, Угулан и др., относящихся к нерестовому фонду ямского стада, преобладает группировка ранней кеты.

Сроки хода ранней и поздней форм темпорально разнесены. Гонцы кеты ранней формы мигрируют на нерест уже в начале июня, ее устойчивые промысловые уловы отмечены с конца июня по конец июля (реже – по начало августа), а массовый ход приходится на середину июля (с 8–10 по 15–20.07). Ход поздней формы кеты начнается в конце июля – начале августа, и продолжается ее миграция в реки до середины сентября (10–15.09), в некоторые годы – до конца сентября – начала октября. Пик нерестового хода (поздней кеты) отмечен во второй половине августа (с 15 по 25.08).

Характерно, что у кеты материкового побережья Охотского моря нет перерыва между нерестовыми подходами обеих форм – на конец хода ранней кеты накладывается начало хода поздней кеты, а прохождение группировок отслеживается по изменению интенсивности нерестового хода и качественного состава рыб (см. рис. 8). Представление о распределении кеты в подходах по

Таблица 10. **Интенсивность анадромной миграции кеты в реки материкового побережья Охотского моря (в % по пятидневкам)**

Река	Месяц, пятидневка																				
	Июнь		Июль						Август						Сентябрь						
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV			
Северное побережье																					
Гижига	–	0,01	–	0,3	–	–	4,8	8,4	12,6	15,0	19,3	17,9	15,0	4,0	1,5	1,2	–	–			
Наяхан	–	–	–	–	4,1	25,6	12,0	9,4	7,3	13,6	12,2	10,5	5,2	0,1	–	–	–	–			
Туманы	–	–	–	–	2,0	2,7	10,7	15,8	15,4	23,0	6,0	12,1	7,5	4,8	–	–	–	–			
Яма	–	–	–	–	–	–	1,6	10,3	26,4	19,0	11,8	11,9	0,6	12,3	3,6	2,5	–	–			
Ола	–	–	10,3	5,8	14,7	41,6	15,7	6,0	0,3	1,7	0,9	1,1	1,4	0,4	0,1	0,03	–	–			
Армань	–	0,5	0,8	0,8	3,4	5,8	45,4	7,1	16,4	6,9	12,7	0,2	–	–	–	–	–	–			
Тауй	0,2	3,9	11,9	4,7	8,7	7,2	4,0	3,5	10,2	6,2	8,2	13,0	2,6	14,7	1,0	–	–	–			
Охотский район																					
Охота	–	–	–	–	0,01	0,2	0,5	0,4	8,8	36,1	24,3	2,1	14,9	11,3	0,7	0,6	0,1	–			
Кухтуй	–	–	–	–	–	0,1	0,6	1,2	28,7	37,6	11,5	1,5	7,6	9,6	0,7	0,2	0,4	0,3			
Иня	–	–	–	–	–	–	1,4	2,2	11,0	46,4	28,9	2,5	2,5	4,1	0,8	0,2	–	–			
Урак	–	–	–	–	–	–	0,1	0,3	2,1	20,6	36,9	27,7	6,2	3,7	1,3	0,9	0,2	–			
Ульбея	–	–	–	–	–	–	–	–	0,4	65,6	29,0	–	1,5	3,5	–	–	–	–			

срокам нерестовой миграции в некоторые реки материкового побережья дает табл. 10 и рис. 11.

За полувековой период наблюдений соотношение в подходах рыб ранней и поздней форм существенно изменялось. Например, в зал. Шелихова относительно высокие подходы ранней кеты были в 1970–1980-х гг. – до 43–53% от общей величины подхода. В 1990-е гг. доля ранней кеты снизилась до 22–36%, а в 2000-е она составляла около 6% от общей величины подхода. В частности, в первом десятилетии XXI в. наибольшие подходы ранней кеты наблюдались в р. Наяхан – 12,5%, в остальных реках ее численность, как правило, ниже: в р. Туманы – около 2%, в р. Яма – 2,8%, в р. Гижига – 3% (см. рис. 11).

В Тауйской губе в 1970-е гг. основу подходов составляла поздняя форма кеты. На долю ранней приходилось 6–8%. В 1980-е гг. доля ранней кеты увеличилась до 25–30%, а в 1990-е гг. ее численность практически сравнялась с численностью поздней и составляла до 45–50% подходов. Восстановление запасов ранней кеты в реках Тауйской губы объясняется, по-видимому, снижением промысловой нагрузки на азиатские стада вследствие прекращения океанического промысла и более благоприятных условий воспроизводства. Известно, что ранняя кета достигала в этом районе высокой численности и в додепрессионный период (Волобуев, Тюрнин, 1995).

В Охотском промысловом районе в 1970-е гг. доля ранней кеты составляла 15–27%. В 1980-е гг. она не изменилась – 16–25%, в 1990-е гг. ее доля также варьировала в пределах 7–26%. То есть доля ранней кеты, мигрирующей на нерест в реки юго-западного участка побережья Охотского моря, оставалась практически неизменной на протяжении последних 30 лет.

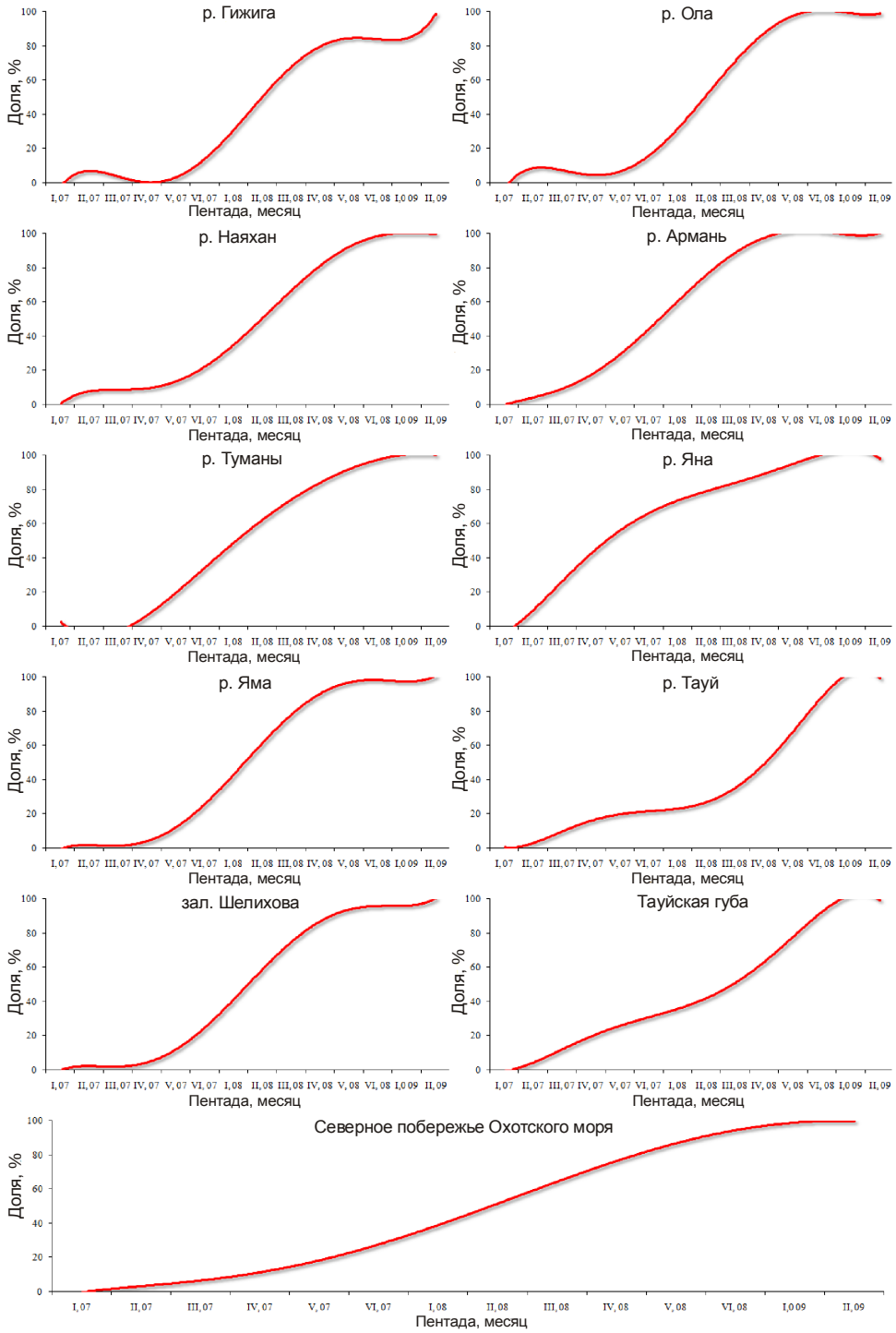


Рис. 11. **Кумулятивные кривые динамики анадромной миграции североохотоморской кеты (по оси абсцисс – пятидневки, по оси ординат – относительная численность, %)**

Возможно, это объясняется более стабильным состоянием запасов вида в районе. Известно, что уловы кеты в юго-западной части побережья достигали 32 тыс. т (Волобуев, Тюрнин, 1995; Волобуев, Голованов, 2001) и, очевидно, запасы ее восстановились быстрее, чем в северо-восточной части побережья.

4.4. Топография нерестилищ

Тихоокеанские лососи – очень удобный объект для проведения тотальных учетов численности, так как концентрируются в реках в течение ограниченного отрезка времени и характеризуются дискретно-групповым распределением. Из нескольких существующих в настоящее время методов учета пропускаемых на нерест производителей лососей (методы пеших учетов, хронометрирования неводных уловов, использования эхолокационных счетчиков и др.) метод аэровизуальных учетов является наиболее приемлемым и оперативным, поскольку он дает возможность проводить практически синхронные оценки численности и распределения рыб на большой площади. Впервые на Дальнем Востоке этот метод применен Ф.В. Крогиус (1955) для наблюдений за нерестом камчатских лососей. В дальнейшем метод был доработан, проведена его объективизация и определены погрешности учета (Остроумов, 1967; Евзеров, 1970, 1975). В настоящее время метод аэровизуального учета является основным для таких регионов, как Камчатка, Чукотка и материковое побережье Охотского моря, которые характеризуются крупными речными гидросистемами и большой протяженностью участков нерестового ареала лососей. Ежегодно в реках побережья на самолете типа АН-2 или вертолете МИ-8 в объеме до 120 летных часов проводится учет и картируется распределение кеты в пределах основных речных бассейнов, что позволяет охарактеризовать роль отдельных нерестовых участков в ее воспроизводстве.

Мы располагаем сведениями о распределении кеты на материковом побережье Охотского моря от р. Пар*е*нь, расположенной на северо-востоке п-ова Тайгонос, до р. Тугур, впадающей в Тугурский залив в районе Шантарских островов. В бассейнах нерестовых лососевых рек побережья кета может распределяться от приустьевых участков до границ верхнего течения. Обычно более плотным бывает заполнение нерестилищ, расположенных в среднем течении рек, в их нижнем и верхнем течении нерестовые скопления более разреженные. В бассейнах нерестовых рек кета распределяется как в основном русле, так и в придаточной системе: в многочисленных рукавах и протоках основного русла, которыми изобилуют лососевые реки охотоморского побережья, а также в притоках первого и второго порядков.

В р. Пар*е*нь нерестилища кеты располагаются на 100-километровом участке нижнего и среднего течения (рис. 12).

В различные годы на нерестилищах этой реки учитывалось от 5 до 100 тыс. шт. кеты, а максимальный вылов достигал 100 т. В реках восточного побережья п-ова Тайгонос, расположенных к югу от р. Пар*е*нь, удалось провести лишь разовый учет производителей в 2001 г. Запасы кеты в них невелики и составили в р. Ититян 2,5, в р. Айчан – 12, в р. Кэчувэвеем – 10, в р. Вавачун – 20 и в р. Кенгевеем – 18 тыс. рыб. В реках западного побережья п-ова Тайгонос учеты проводились на постоянной основе с 1960-х гг. Наибольшими запасами кеты выделяется р. Авекова – до 50 тыс. рыб, в р. Имповеем учитывалось от 2 до 12 тыс. рыб, а в р. Б. Чайбуха – от 2 до 17 тыс. рыб. Во всех перечисленных реках нерестилища кеты располагаются в основном в нижнем и среднем течении (см. рис. 12).

Река Гижига является крупнейшим нерестовым водоемом северо-восточной части побережья. Численность учтенных производителей кеты во второй

половине XX в. колебалась в широком диапазоне: от 1045 в середине 1960-х гг. до 10 тыс. рыб в конце 1990-х гг. В 1980-е гг. численность производителей кеты в ней варьировала в пределах 150–350 тыс. рыб. В бас. р. Гижига основная масса производителей (50–55%) нерестится на отрезке реки между устьем правобережного притока р. Туромча и устьем левобережного притока р. Ахавеем. Кета размножается на этом участке преимущественно в многочисленных протоках основного русла; доля нерестилищ, расположенных в основном русле, невелика (см. рис. 12).

Рис. 12. **Карта-схема расположения нерестилищ кеты в реках побережья зал. Шелихова и Пенжинской губы**

Выше устья р. Ахавеем до устья левобережного притока Ирбычан в протоках и основном русле происходит нерест примерно 15% всех производителей. Четвертая-пятая часть этих рыб размножается в основном русле. Выше р. Ирбычан кета поднимается в годы больших подходов почти до левобережного притока р. Домбычан, впадающего на 185-м км, однако нерестилища на этом участке встречаются разреженно. Воспроизводится здесь около 1% производителей. Небольшая часть кеты (около 5%) размножается в притоках Ахавеем и Ирбычан.

Значительная доля кеты размножается в притоках р. Гижига – Туромча и Черная. В протоках и основном русле р. Туромча нерестится до 20% кеты. По р. Туромча кета поднимается на нерест до ее правобережного притока Ирокал. По Туромче основная масса кеты занимает нерестилища нижнего участка реки до ущелья, выше него нерест разреженный.

В левобережном притоке р. Черная размножается около 5% кеты. Нерестилища в этом притоке находятся в протоках и основном русле среднего и нижней части верхнего течения (Евзеров, 1983).

В р. Вархалам в отдельные годы на нерестилищах учитывалось до 60 тыс. производителей кеты, но были годы, когда их количество не превышало 2–3 тыс. рыб. Основные нерестилища расположены на протяжении 45–50 км от устья до левобережного притока Хайчана (см. рис. 12).

В р. Б. Гарманда нерест кеты наблюдается до 60-го км, но основные нерестилища расположены ниже ущелья (см. рис. 12). Численность производителей кеты в этой реке колебалась от 2 до 64 тыс. рыб. Максимальные подходы отмечены в 1967 г., минимальные – в конце 1990-х гг.

В р. Наяхан нерестилища кеты отмечаются практически от устьевой зоны до Наяханской котловины, расположенной в 110 км от устья. Основная часть производителей (85–90%) размножается в системе проток, расположенных ниже правобережного притока Хаканджа вплоть до устья Наяхана. Основная масса производителей строит нерестовые гнезда в левобережных протоках. Выше р. Хаканджа до Наяханской впадины нерестилища разреженные, так как река на этом отрезке протекает в узкой горной долине и имеет слаборазвитую систему проток. Здесь нерестится 1–2% кеты. Наяханская впадина расположена в верхнем течении реки, представляет собой котловину, окруженную высокими горами. В этом месте долина расширяется, река образует систему проток. Кета нерестится здесь как в основном русле, так и в протоках. На этом участке размножается 10–12% кеты (Евзеров, 1983). Максимальный пропуск производителей кеты на нерест составил 480 тыс. рыб в 1989 г.

В рр. Уйкане, Студеная, Таватум, Широкая, Пропащая расположение нерестилищ схожее. Нерестилища располагаются от устья до 25–30 км. Наибольшее значение в воспроизводстве кеты имеют реки Таватум – пропуск производителей достигал 130 тыс. рыб, Широкая – до 47 тыс. рыб и Пропащая – до 55 тыс. рыб. Максимальный пропуск кеты в р. Уйкане составил 23, в р. Студеная – 13 тыс. рыб.

В бас. р. Вилига выделяются два участка, на которых нерестится основная масса кеты. Первый участок расположен ниже устья правобережного притока Алики на протяжении 25–30 км. В этом месте река выходит из гор и течет по приморской низменности, образуя множество проток, в которых происходит нерест кеты. На этом участке размножается около 40–45% кеты, бо́льшая часть из которой (до 70%) нерестится в левобережных протоках. Второй участок расположен в среднем течении р. Вилига на отрезке между устьями правобережных притоков Меренга и Тап. На этом участке нерестилищ размножается около 30–35% кеты. Здесь основной нерест происходит в левобережных протоках. Около 10% кеты размножается на участке реки от устья р. Меренга до устья р. Алики. В правом притоке р. Алики воспроизводится около 10% кеты на 25-километровом участке выше его устья. Выше р. Тап по Вилиге поднимается всего 1–2% рыб (Евзеров, 1983). Максимальный пропуск кеты на нерест составил 263 тыс. рыб, среднемноголетняя численность производителей близка к 60 тыс. рыб.

В расположенной южнее Ямской губе основными нерестовыми водоемами кеты являются рр. Туманы, Тахтояма, Иреть и Яма. К второстепенным рекам этой группы относятся Наслачан, Булун, Угулан, Малкачан и несколько малых рек п-овов Пьягина и Кони. В р. Туманы нерест кеты наблюдается от устья до 25–30 км вверх по течению. В р. Тахтояма основные нерестилища кеты расположены от устья до 70–80 км вверх по реке. В отдельные годы нерест кеты отмечается и в нижнем течении правого притока р. Нявленга. В р. Иреть кета размножается также на 20-километровом участке, начиная от приустьевой зоны (рис. 13).

Максимум учтенных производителей в р. Туманы составил 155, в Тахтояме достигал 150–200, в Ирети – 100 тыс. рыб. То же самое можно сказать и

о характере распределения нерестилищ в рр. Наслачан, Угулан, Булун, Малкачан: нерестовыми являются их нижние участки (см. рис. 13). Из этих водоемов наиболее значимыми по запасам являются Наслачан и Угулан, где учитывалось до 30–50 тыс. кеты.

Рис. 13. **Карта-схема расположения нерестилищ кеты на участке побережья от р. Кананыга до р. Ола**

В р. Яма нерестилища располагаются от приустьевых проток до места впадения правобережного притока Маякана на участке около 180 км. Основные нерестилища в бас. р. Яма отмечены в ее среднем течении на отрезке реки между устьями правобережных притоков Студеная и Тоб. Здесь размножается около 55% кеты. Нерест происходит как в лево-, так и в правобережных протоках. Около 35% кеты размножается на участке реки, расположенном ниже впадения р. Студеная практически до самого устья. Из притоков р. Яма нерестовое значение имеют лишь правобережные – Халанчига, Студеная, Дулкачан, Алут и Тоб. В этих притоках размножается 5–7% кеты. Наиболее плотное заполнение нерестилищ отмечено в рр. Студеная и Халанчига. Однако основные нерестилища расположены в низовьях этих притоков. Максимальное заполнение нерестилищ в бас. р. Яма отмечено в 1990 г. – 675, среднемноголетнее – 320 тыс. рыб. В последние годы эта величина не превышает 120–150 тыс. рыб (Евзеров, 1983; наши данные).

Между устьем р. Яма и Тауйской губой в зал. Переволочный и на п-овах Пьягина и Кони имеется ряд малых рек – Поперечная, Переволочная, Иткилан, Шкиперова, Накхатанджа, Средняя, Буксенджа, Сиглан. Протяженность этих рек невелика, нерестилища расположены в низовьях рек (см. рис. 13). Числен-

ность кеты в этой группе рек в начале 1990-х гг. достигала 150 тыс. рыб, в конце 1990-х гг. снизилась до 40–50 тыс. рыб.

В Тауйской губе основными водоемами, обеспечивающими естественное воспроизводство кеты, являются рр. Ола, Армань, Яна, Тауй (рис. 14).

Рис. 14. **Карта-схема расположения нерестилищ кеты в реках Тауйской губы**

В бас. р. Ола к настоящему времени площадь нерестилищ сократилась. Нерест кеты наблюдается на участке реки между притоками Ланковая и Нух, в русле левого притока Маякан, по р. Ланковая и ее притоку р. Нильберкан. Отмечен нерест кеты и в нижнем правобережном притоке р. Ола – р. Танон. В прежние годы на нерестилищах Олы учитывалось до 80 тыс. шт. кеты.

В бас. р. Армань запасы кеты находятся в депрессивном состоянии. Максимальный пропуск на нерест составил 28 тыс. шт. кеты (1990 г.), обычно учитывается от 5 до 15 тыс. рыб. Основные нерестилища в р. Армань располагаются от места впадения левого притока р. Хасын вверх по течению до 90–95 км основного русла, по р. Хасын – от устья вверх до впадения в него р. Уптар. По р. Ойра, имеющей общий с Арманью лиман, нерест кеты отмечается на небольшом участке реки ниже ущелья и на протяжении 10–12 км выше ущелья. Максимум производителей кеты в р. Ойра отмечен в середине 1990-х гг. – 10 тыс. рыб, обычно проходит на нерестилища 2–3 тыс. рыб.

В р. Яна основные нерестилища кеты расположены на протяжении 130 км от устья вверх до впадения притока Правой Яны. Небольшое количество кеты нерестится выше этого места. Максимально зарегистрированное количество производителей кеты в Яне составило 66 тыс. рыб, в среднем ежегодный пропуск на нерест составляет 20–30 тыс. рыб.

В бас. р. Тауй, образованной слиянием двух примерно равновеликих притоков – Челомджи и Кавы, бо́льшая часть производителей заходит на нерест в р. Челом-

джа (до 70%). В бас. Челомджи нерестилища кеты располагаются от устья до левобережного притока Бургагылкан, впадающего на 150 км. Основной нерест происходит на участке реки, расположенном от устья до впадения правого притока Кутана на 87-м км. Нерест идет в протоках по обоим берегам с преобладанием нерестовых участков в левобережных протоках. Около 5% производителей кеты нерестится в протоках и основном русле р. Челомджа выше впадения р. Кутана. Нерест кеты отмечен в нижнем течении левого притока Хурэн, где размножается около 5% кеты. Заходящая на нерест в р. Кава кета размножается в притоках Омылен, Олачан, Кавинка, Черемуховая, в притоках оз. Чукча и в основном русле на протяжении 45–50 км выше места впадения р. Черемуховая. В связи с увеличением численности ранней кеты в бас. р. Кава с середины 1990-х гг. стало размножаться до 30–40% тауйской кеты. Численность производителей, пропущенных на нерест в р. Челомджа, достигала 370 тыс. рыб., в р. Кава – 45 тыс. рыб.

От р. Тауй до р. Иня побережье имеет скалистый характер, значительных нерестовых водоемов нет, в ряде небольших рек – Маллер, Мотыклейка, Быструха, Шилкан, Заворот, Алагля в основном наблюдается нерест горбуши, доля кеты в их нерестовом балансе невелика – 1–5 тыс. производителей в каждой из рек.

В бас. р. Иня нерестилища кеты располагаются на протяжении 200–220 км от ее устья. Наиболее значимый для воспроизводства участок нерестилищ находится на отрезке реки между устьями правобережных притоков Нялоп и Нилгысыг – здесь размножается до 50% кеты (рис. 15).

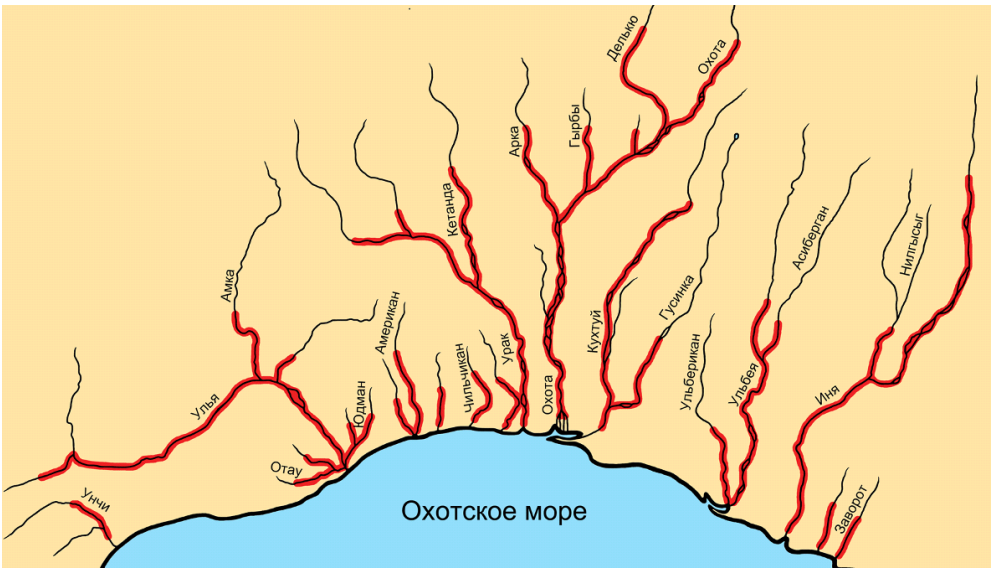


Рис. 15. **Карта-схема расположения нерестилищ кеты в реках Охотского района**

Ниже устья р. Нилгысыг до устья Ини размножается около 30% кеты. Выше впадения р. Нялоп по р. Иня размножается 3–5% кеты. Среди притоков Ини нерестовое значение имеют правобережные рр. Нилгысыг, Нялоп, Нижний и Верхний Хейджан. В р. Нилгысыг воспроизводится около 10% кеты, 2–3% нерестится в р. Нижний Хейджан, по 1–2% рыб заходит на нерест в рр. Нялоп и Верхний Хейджан. Нерестилища в этих реках находятся преимущественно в протоках нижнего течения (Евзеров, 1983). Наибольшая величина пропуска производителей кеты на нерест составила 240 тыс. рыб, при средних уровнях подходов около 100–120 тыс. рыб.

По р. Ульбея кета нерестится на протяжении 100-километрового отрезка, начиная от устья. Имеются нерестилища и в ее правом притоке Ульберикане. Наибольшее количество производителей кеты в р. Ульбея отмечено в 1991 г. – 255 тыс. рыб, в среднем проходит на нерест 60–70 тыс. рыб.

По р. Кухтуй нерестилища кеты распространяются на 250 км вверх по реке от ее устья. Основные нерестилища расположены в протоках и частично в основном русле на участке между устьем правобережного притока Хумнак и устьем левобережного притока Гусинка – протяженность его около 70 км. Выше впадения р. Хумнак Кухтуй почти на всем протяжении течет в узкой горной долине. Нерестилища здесь распределены локально и приурочены к выходам ключей и немногочисленным протокам. Ниже устья р. Гусинка кета размножается только в притоках р. Кухтуй. Притоки в воспроизводстве кеты в бас. р. Кухтуй имеют большое значение. В нижнем течении кета нерестится в правобережных притоках Булгинка, Ареа, Канай и Горячая. Производители заполняют эти реки от устьевой зоны до верховьев. В среднем течении р. Кухтуй основными нерестовыми притоками являются Громовская, Улахан и Хумнак, впадающие справа. В р. Громовская кета нерестится от устья до верховьев, в р. Хумнак – в нижнем и среднем течении, в р. Улахан – в среднем и верхнем течении (см. рис. 15; Евзеров, 1983).

Река Охота является главным нерестовым водоемом на всем побережье: в ней размножается до 80% кеты, подходящей на нерест в реки Охотского района (см. рис. 15). В бас. р. Охота выделяется шесть основных нерестовых участков: 1 – устье р. Охоты – приток Медвежка; 2 – р. Медвежка – устье правобережного притока Арка; 3 – устье р. Арка – ущелье; 4 – ущелье – устье р. Кюренджа; 5 – устье р. Кюренджа – устье правобережного притока Делькю Охотская; 6 – участок выше впадения р. Делькю Охотская (Евзеров, 1983). Общая протяженность нерестилищ кеты в бас. р. Охота составляет около 350 км. На самом нижнем участке размножается около 15% кеты. Основные нерестилища расположены здесь в протоке Хайбас, соединяющей рр. Кухтуй и Охота. Нерестится кета также и в протоках, в основном в правобережных, расположенных между пос. Дуран и Медвежка.

Выше Медвежки до устья р. Арка размножается 30–35% кеты. На этом участке до 85% рыб нерестится в правобережных протоках, из которых главной является Симгинская. Из левобережных наибольшее значение имеет протока, впадающая в р. Охота напротив Медвежки.

Между устьем р. Арка и ущельем размножается 10–15% кеты, основная часть которой нерестится в правобережных протоках, в частности, наиболее плотное заполнение кетой наблюдается в системе проток ниже правобережного притока Гырбы. По левому берегу на этом участке значение придаточной системы невелико, так как горы подходят вплотную к реке.

Участок нерестилищ выше ущелья до р. Кюренджа (в районе пос. Уега) характеризуется разреженными нерестилищами. На этом участке размножается 3–5% кеты.

Участок р. Охота между устьем р. Кюренджа и р. Делькю Охотская имеет хорошо развитую систему проток. Наблюдается равномерный нерест кеты как в лево-, так и в правобережных протоках. На этом участке размножается около 10% кеты.

Выше места впадения Делькю Охотской по р. Охота производители кеты поднимаются еще на 70–100 км. Нерестилища на этом участке располагаются разреженно, в основном по ключам и лимнокренам. Размножается в этом районе 1–2% кеты.

Из притоков р. Охота наибольшее значение в воспроизводстве кеты имеют рр. Делькю Охотская, Кюренджа, Гырбы и Арка. По Делькю Охотской кета поднимается на 150 км, нерестилища распределяются в ней мозаично. Нерестится в этом притоке 3–5% кеты. В р. Кюренджа нерестилища расположены плотно, занимая почти все русло в нижнем и среднем течении. В этом притоке размножается 1–2% кеты. По р. Гырбы нерестилища расположены разреженно в протоках нижнего и среднего течения, а также в основном русле и впадающих в верхнем течении ключах. Всего в бас. р. Гырбы воспроизводится 1–2% кеты. Нерест кеты в р. Арка происходит преимущественно в протоках нижнего и среднего течения. В р. Арка размножается около 5% кеты (см. рис. 15; Евзеров, 1983). Максимальная численность производителей кеты, учтенных в бас. р. Охота, составила 2,5 млн рыб (1996 г.).

В бас. р. Урак нерестилища распространены от устья до 150–170 км. В бассейне этой реки выделяются пять нерестовых участков: 1 – устье р. Урак – ущелье; 2 – ущелье – устье левобережного притока Кетанда; 3 – устье р. Кетанда – устье левобережного притока Таклакан; 4 – устье р. Таклакан – устье левобережного притока Котла; 5 – р. Кетанда (Евзеров, 1983). После выхода из ущелья р. Урак течет по приморской низменности и образует систему проток, особенно по правому берегу. На этом участке воспроизводится около 55% кеты.

Между ущельем и устьем р. Кетанда нерестится 10–15% производителей кеты. Нерестилища расположены по обоим берегам реки. Выше р. Кетанда до устья р. Таклакан размножается 10–15% кеты. Река на этом участке имеет мало проток, поэтому нерестилища распределяются здесь мозаично; до 25% рыб, размножающихся на этом отрезке реки, строит нерестовые гнезда в основном русле реки.

Вверх по р. Урак от устья р. Таклакан проходит на нерест около 2–3% кеты. Нерестилища здесь разрежены и приурочены главным образом к немногочисленным протокам.

В р. Кетанда заходит на нерест 15–20% кеты, которая заполняет практически всю реку до верховьев. Размножение происходит преимущественно в протоках, около 10–15% рыб нерестится в основном русле реки (Евзеров, 1983).

Между Ураком и Ульей имеется ряд небольших нерестовых рек – Чильчикан, Толмот, Американ, Андыч, в которых кета размножается в небольших количествах. Основные нерестилища в этих реках располагаются на 15–25-километровых участках нижнего течения. В годы возвратов урожайных поколений численность производителей кеты в этих реках может достигать 60 тыс. шт.

В р. Улья до 95% производителей кеты размножается ниже устья левобережного притока р. Амка. Здесь выделяются три локальных участка нерестилищ: 1– устье р. Улья – выход из гор; 2 – выход из гор – 10 км ниже устья правобережного притока Чукманчан; 3 – отрезок реки в 10 км ниже р. Чукманчан – устье р. Амка. В пределах первого нерестового участка, расположенного на приморской низменности, основной нерест (около 75% производителей) проходит в правобережных протоках. Второй участок расположен в узкой горной долине шириной 1–2 км. Здесь нерест происходит в основном в правобережных протоках, так как по левому берегу близко к реке подходят горы. Выше этого участка долина реки расширяется до 4–6 км, но систему проток река образует лишь по левому берегу. В пределах третьего нерестового участка около 80% рыб размножается в придаточной системе и около 15% – в основном русле реки.

Вверх от устья р. Амка Улья имеет слаборазвитую систему проток, большей частью течет одним руслом. Из-за особенностей структуры ложа реки в этом районе русловые нерестилища встречаются редко. На этом участке размножается 3–5% кеты. Основные притоки, в нижнем и среднем течении которых происходит нерест кеты, – Амка, Уенма, Гырбыкан и Чукманчан. Макси-

мальный пропуск производителей кеты на нерест составил 330 тыс. рыб, средний уровень – 80–100 тыс. рыб. В имеющих с Ульей общий лиман и устьевую зону рр. Юдман, Тагая с притоком Отау производители кеты поднимаются до самых верховьев (см. рис. 15; Евзеров, 1983).

В небольших речках Гырбы, Мана, Алюнгджа, Унчи, Тукчи, Улкан, расположенных между Ульей и Алдомой, запасы кеты незначительны, в основном в них размножается горбуша. В р. Алдома нерестилища кеты располагаются в нижнем течении на 12–15-километровом отрезке от устья (рис. 16). Численность кеты, размножающейся в р. Алдома, невелика – 15–20 тыс. шт.

Южнее р. Алдома значительных нерестовых рек до Удской губы практически нет. В Удской губе кета заходит на нерест в рр. Немуй, Уда, Тором, Тыль, Тугур. Сведения о численности и заполнении нерестилищ кетой в этих водоемах имеют фрагментарный характер. По данным отчетов Тугуро-Чумиканской контрольно-наблюдательной станции Охотскрыбвода за 1970–1988 гг., основные нерестилища кеты в бас. р. Уда располагаются в притоках Джана, Туткан, Тайкан, Нелькан, Шевли, Чогор, Галам, Мая. В бас. р. Тугур нерестилища кеты имеются в основном русле и в притоках Уйги, Ассыни, Муникан, Конин (см. рис. 16).

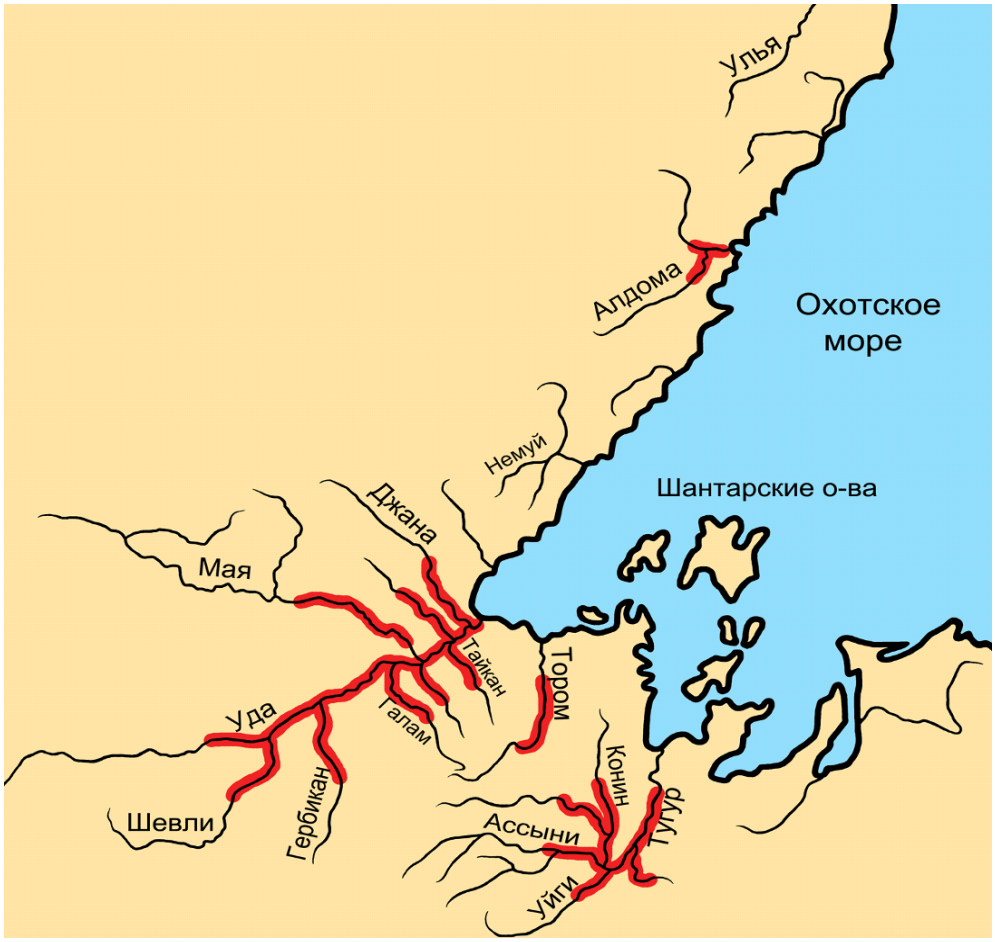


Рис. 16. **Карта-схема расположения нерестилищ кеты в реках Удской губы**

Максимальное количество производителей на нерестилищах р. Уда учтено в объеме 1,33 млн рыб; средний уровень заполнения нерестилищ составляет 600–800 тыс. рыб. В 1970-е гг. пропуск на нерест составлял 550–640 тыс. рыб, в 1980-х гг. численность кеты увеличилась, величины пропуска возросли до 800–900 тыс. рыб. В р. Тугур численность производителей кеты, очевидно, может достигать 660 тыс. рыб (Канзепарова, 2009).

4.5. Воспроизводство

4.5.1. Естественное воспроизводство

Запасы кеты материкового побережья Охотского моря поддерживаются в основном за счет природных популяций. Воспроизводство кеты природных стад происходит в бассейнах более чем 90 основных нерестовых лососевых рек побережья различной величины (см. табл. 5). Всего же самостоятельных водотоков, впадающих в Охотское море, в которых в той или иной мере может протекать нерест лососей, насчитывается на материковом побережье более 4500. Протяженность крупных рек достигает 500–700 км, средних – 100–300 км и малых – 10–50 км. Топография нерестилищ кеты связана с протяженностью рек и рельефом местности. В малых водотоках с узкими долинами и слаборазвитой системой проток преобладают русловые нерестилища. В средних и крупных реках с хорошо развитой гидрографической сетью основные нерестилища расположены в среднем течении в многочисленных протоках, затонах, ключах и лимнокренах. Русловые нерестилища характерны, как правило, для участков верхнего течения рек.

В реках материкового побережья Охотского моря производители ранней кеты размножаются со второй половины июля по конец августа, поздняя кета нерестится с конца августа до конца октября. Однако в некоторых реках, где имеются условия для длительного и продуктивного нереста (наличие незамерзающих ключевых проток, лимнокренов), он может продолжаться до конца ноября-декабря (рр. Челомджа, Вилига). Например, на тепловодных ключевых нерестилищах р. Челомджа в годы урожайных подходов нерест кеты продолжается до января. Благоприятный гидрологический режим на ключевых нерестилищах, по-видимому, обусловливает столь продолжительные сроки размножения поздней кеты. Подобные незамерзающие в течение зимы участки рек характерны для водотоков Северо-Востока и называются «полыньями» или «аимами» (Кузнецов, 1960; Некрасов, 1962; Север..., 1970). Полыньи образуются за счет значительных запасов грунтовых вод, аккумулированных в аллювиальных отложениях поймы. Грунтовые воды пойменных таликов получают питание в летний период, и этих ресурсов хватает на устойчивое водоснабжение речного русла в течение всего зимнего времени. В грунтовых пойменных водах сохраняются значительные запасы тепла. Кроме того, пойменные талики могут подпитываться теплыми глубинными водами подмерзлотного генезиса, которые поступают по трещинам и разломам земной коры (Волобуев, Рогатных, 1997). Перемешивание русловых вод с теплыми грунтовыми водами пойменных таликов и подмерзлотными водами обусловливает наличие полыней, аналогичных описанной нами.

Здесь уместно отметить, что, по данным аэровизуальных наблюдений за распределением поздней кеты в бассейнах нерестовых рек охотоморского побережья, максимальная численность и концентрации ее производителей приурочены к тепловодным нерестилищам ключевого типа, как правило, не замерзающим в течение всей зимы. Очевидно, постоянно высокий возврат произво-

дителей кеты на подобные нерестилища определяется высокой выживаемостью ее потомства. В свою очередь, большая численность кеты, посещающей такие нерестилища, не позволяет отнереститься всем производителям в более короткие сроки, поэтому размножение происходит в несколько приемов, что в конечном итоге обусловливает растянутость нереста.

Основные наблюдения за воспроизводством ранней и поздней форм кеты проводились в бас. р. Тауй, являющейся крупнейшей рекой Тауйской губы и образованной в результате слияния двух крупных притоков – рр. Кава и Челомджа. Ранняя кета размножается в Каве, причем самцы этой формы в брачном наряде встречаются уже в I декаде июля. Нерестовая миграция поздней кеты в Челомджу начинается в начале августа и продолжается до конца ноября. Размножение поздней кеты происходит в притоках, ключевых протоках, лимнокренах и русловых участках, имеющих выходы грунтовых вод (ключей). Аэровизуальные обследования других основных нерестовых рек побережья, проведенные в ноябре-декабре, выявили в них значительные площади незамерзающих участков, пригодные для размножения кеты (Рогатных, Морозов, 1988). Установлено, что топография нерестилищ кеты и кижуча практически полностью совпадает с участками незамерзающей воды в нерестовых водоемах.

Нерест кеты на основном ключевом нерестилище р. Челомджа (ключевой протоке) в районе впадения р. Хурэн практически ежегодно наблюдается с конца августа по декабрь. Это нерестилище кета использует многие годы, причем на протяжении ряда лет его морфология и характер водоснабжения не меняются. Бо́льшая часть нерестовых участков протоки мелководная – 0,3–0,7 м, но в некоторых местах кета нерестится на глубине до 1,5–2,0 м. Скорость течения в октябре составляет 0,4, к марту она снижается до 0,2 м/с. Уровень воды за период наблюдений с сентября по март упал на 26 см. Несмотря на суровые зимние условия (температура воздуха в районе наблюдений опускалась до -45°С), нерестилище не покрывается льдом. Температура руслового потока в районе нерестилищ в течение зимы не опускалась ниже 2,4°С (табл. 11), тогда как в основном русле реки она составляла 0,1–0,2°С.

Таблица 11. **Некоторые гидрометеорологические показатели в районе нерестилищ кеты на р. Челомджа (бас. р. Тауй)**

Показатель	Гидрометеорологические показатели*					
	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март
Температура воды, °С	4,1 3,0–4,6	3,1 2,4–3,7	3,1 2,4–3,8	3,2 2,8–3,8	3,2 2,8–3,4	3,4 3,2–3,5
Температура воздуха, °С	-7,9 -23...+5	-29,6 -43...-5	-24,8 -45...-2	-19,9 -45...-2	-23,1 -45...-10	-14,2 -30...-7
Уровень воды, см	30	10	7	5	4,5	4
Высота снежного покрова, см	51	87	114	226	245	247

*Над чертой – среднее значение, под чертой – колебания признака.

Температурный режим на контрольном участке нерестилища в значительной мере смягчается обильными выходами грунтовых вод у коренного берега протоки. Температура воды в ключах, вытекающих из коренного берега, в период массового нереста (октябрь) кеты колебалась от 5,5 до 8,2°С. При измерении температуры воды руслового потока над грунтом на поперечных разрезах нерестовой протоки в октябре отмечен температурный градиент. Температура руслового потока понижалась по мере удаления от коренного берега с выходами ключей. Разница температуры на поперечных разрезах протоки составляла 2,3–4,5°С на конечных участках.

Температура руслового потока в местах наибольшей концентрации производителей кеты в октябре варьировала от 2,7 до 7,4°С. Температура грунтового потока скоррелирована с температурой руслового, но на 0,1–3,3°С была выше. В одном из ключевых заливов р. Челомджа в октябре нами зафиксирована максимальная температура в нерестовом бугре кеты – 9,8°С.

На некоторых участках нерестилища наблюдалась концентрация производителей кеты вдоль коренного берега на выходах грунтовых вод, в других они распределялись более или менее равномерно по всему ложу протоки, даже в тех местах, где влияние грунтовых вод незначительно. В годы многочисленных подходов часть кеты нерестится в местах, где температура подруслового потока составляет всего 0,5–0,8°С, т. е. за пределами зоны термопреферендума нереста.

Температура водного потока в нерестовых буграх кеты в зоне выходов грунтовых вод в первую половину зимы снижается незначительно, что объясняется их мощным дебитом. Более велик перепад температуры во второй половине зимы, когда расходы теплых грунтовых вод снижаются и на термическом режиме водоснабжения в буграх в большей степени сказывается влияние руслового потока. В течение зимы происходит охлаждение вод грунтового потока с 8,2 до 3,4–3,0°С. В июне при выполнении серии измерений температуры руслового потока на поперечном разрезе этой же нерестовой протоки наблюдался обратный градиент температуры: пониженная температура воды отмечалась у коренного берега, возрастая в сторону низменного берега протоки.

Основные нерестовые участки кеты расположены на отрезке протоки протяженностью около 1,5 км, начиная от ее устья. Это нерестилище производители обычно заполняют довольно плотно (до 30–40 тыс. рыб на 12,6 тыс. м^2 нерестовой площади). Производители кеты на отдельные участки нерестилища заходят несколькими порциями, или «волнами». Пока часть рыб нерестится, остальная масса производителей отстаивается и дозревает на глубине в устье протоки. Возрастной состав кеты, взятой в устье Челомджи и размножающейся в протоке, приведен в табл. 12. Можно заметить, что в течение анадромной миграции происходит возрастание доли трехлетних рыб и снижение относительного количества пятилетних. Сходные изменения соотношения рыб этих возрастных групп в пробах кеты, взятых в нерестовой протоке с одного и того же места, свидетельствуют о заполнении этого участка нерестилища рыбами разных сроков хода.

Длина нерестовых бугров поздней охотоморской кеты колеблется от 1,5 до 2,1 м, в среднем 1,78 м, ширина – от 1,0 до 1,6 м, в среднем 1,25 м. Площадь бугров составляет 1,6–3,4 м^2, в среднем 2,24 м^2. Можно отметить, что параметры нерестовых бугров осенней кеты меньше на Сахалине – в среднем 1,39 и 1,16 м

Таблица 12. **Возрастной состав кеты в устьевой части р. Челомджа и в районе нерестилищ, %**

Дата взятия проб	Доля рыб в возрасте				N, экз.
	2+	3+	4+	5+	
Устье р. Челомджа					
6 авг.	–	44,4	55,6	–	36
11 авг.	–	47,9	52,1	–	48
20 авг.	1,0	56,6	42,4	–	99
29 авг.	3,0	70,7	26,3	–	99
4 сент.	18,0	62,0	24,0	1,0	100
11 сент.	17,9	57,7	24,4	–	78
В среднем	7,8	59,2	32,8	0,2	–
Нерестовая протока р. Челомджа, район р. Хурэн (100 км от устья)					
1 окт.	5,0	65,0	30,0	–	50
14 окт.	4,0	70,0	26,0	–	50
24 окт.	8,3	64,6	27,1	–	50
3 ноября	10,3	69,0	20,7	–	31
В среднем	6,6	67,1	26,3	–	–

Примечание. Описание нерестилищ этого типа дано в работе Е.М. Крохина и Ф.В. Крогиус (1937).

(Рухлов, 1972) и на Камчатке – в среднем 1,34 и 0,98 м (Кузнецов И.И., 1928). Для амурской осенней кеты И.И. Кузнецов (1928) приводит следующие колебания размеров нерестовых бугров: длина – 1,25–3,2 м, ширина – 1,06–2,13 м. Сходные размеры бугров амурской осенней кеты (длина 2–3 м, ширина – 1,5–2,5 м) приводятся этим автором в другой публикации (Кузнецов, 1937). Параметры нерестовых бугров поздней охотоморской кеты занимают промежуточное положение по отношению к амурской осенней и сахалинской и камчатской осенней формам. Очевидно, следует согласиться с мнением В.Я. Леванидова (1954), что размеры нерестовых бугров скоррелированы с размерами производителей лососей.

В процессе нереста нескольких смен, или «волн», производителей кеты происходит перекапывание одних и тех же нерестовых бугров и гибель икры, что подтверждается прямыми наблюдениями, а также большим количеством вымытой из гнезд икры, устилающей участки нерестилища к концу периода размножения. Неоднократное перекапывание производителями нерестовых бугров, очевидно, не оказывает отрицательного влияния на общий выход потомства лососей с данного участка нерестовой площади. Как было показано ранее (Леванидов, 1964), несмотря на частичную гибель икры лососей при повторном перекапывании нерестовых бугров, выход абсолютного количества молоди с определенной площади в этом случае оказывается максимальным. В результате размножения на одних и тех же участках нерестилища производителей кеты разных сроков подхода нерест может растягиваться до декабря-января. В большинстве других лососевых рек региона нерест кеты протекает в более сжатые сроки – в сентябре-октябре.

Ранняя и поздняя формы кеты различаются темпами эмбрионально-личиночного развития. У ранней кеты высокая скорость развития наблюдается в начальный период эмбриогенеза, что обусловлено повышенной температурой воды в летние месяцы (9–13°С). В дальнейшем с понижением температуры до 0,1–0,2°С развитие эмбрионов тормозится. Для поздней кеты характерен более равномерный темп развития, что также связано с особенностями температурного режима нерестилищ этой формы.

Диапазон изменений температурного режима в период инкубации икры поздней кеты *уже*, чем ранней, – от 7–8 до 1,5–2,5°С, поэтому развитие эмбрионов происходит в более благоприятных условиях (Волобуев и др., 1990).

Наблюдения за эмбриональным развитием кеты в природной обстановке на нерестилище в нерестовой протоке в районе притока Хурэн (р. Челомджа) продолжались с 22 октября (пик нереста) по 25 февраля. Температурный датчик был установлен в нерестовом бугре кеты. Глубина воды над бугром составила 80 см, длина его 1,7 м, ширина 1,3 м, глубина погружения в грунт 25 см. Грунт бугра – крупная и средняя галька. Рядом с нерестовым бугром из коренного берега на урезе воды наблюдался выход грунтовых вод с температурой 5,2°С. С небольшими колебаниями от начала к концу инкубации температура (согласно данным регистратора температуры «Термохрон») в нерестовом бугре изменялась от 7,6 до 4,2°С (рис. 17).

Резкое понижение температуры воды до 0,8–1,0°С с 19 мая по 3 июня обусловлено начавшимся паводком. В результате подъема воды в нерестовую протоку стала поступать охлажденная вода со снегом и льдом из основного русла реки. В дальнейшем, несмотря на то что температура водного потока в основном русле уже в июне достигла 12–13°С, температура в грунте нерестового бугра оставалась в пределах 3,8–7,6 (в среднем 5,1°С) до конца лета.

Оплодотворенную икру кеты помещали в специальные пластиковые контейнеры и закапывали в грунт нерестилищ. Инкубация контрольных закладок икры продолжалась 125 сут. Начало вылупления отмечено на 112-е сут (10 февраля), массовое вылупление наблюдалось в возрасте 117–122 сут (с 15 по 20 февраля).

Рис. 17. **Ход температуры в нерестовом бугре поздней формы кеты в период эмбриогенеза и после выхода личинок из грунта в р.Челомджа**

Число градусо-дней от начала до окончания инкубации колебалось от 353 до 405. В процессе инкубации прослежен отход икры. Смертность ее в пяти инкубаторах колебалась от 12,7 до 47,0%. В среднем по всем инкубаторам она составила 30,9% (табл. 13). По-видимому, повышенный отход икры в указанные сроки развития (ноябрь-декабрь) связан с началом основных процессов морфогенеза, когда в организме происходит перестройка типа обмена и синтеза белков (Иванова, 1974). В дальнейшем, после профилактических осмотров и удаления пораженных сапролегниевым грибком икринок, смертность заметно снизилась. Поскольку вылупление личинок в контрольных партиях икры наблюдалось 15–25 февраля, можно предполагать, что этот процесс в естественных условиях происходит в те же сроки – в феврале-марте.

Заметим, что размеры вылупившихся предличинок связаны с диаметром икринок – из более крупных икринок вылупляются предличинки большей длины (R = 0,88), но между диаметром икринки и массой предличинки корреляционная связь была низкой (R = 0,32) (см. табл. 13).

Подобная связь была отмечена рядом авторов как для тихоокеанских лососей (Смирнов А.И., 1954; Персов, 1960; Привольнев, 1960; Ястребков, 1965; и др.), так и для других видов рыб (Мейен, 1940; Морозов, 1951). Длина личинок челомджинской кеты колебалась от 20,1 до 22,4 мм, в среднем 21,1 мм (см. табл. 13). Сходные размеры предличинок кеты при вылуплении приведены в монографии И.И. Кузнецова (1937) – от 17,5 до 24 мм, в среднем 21–22 мм.

До конца марта – начала апреля личинки кеты находятся в грунте. В течение апреля и до середины мая происходит их массовый выход из бугров. После выхода из грунта молодь кеты образует скопления на мелководных (глубина 10–20 см) и хорошо прогреваемых (до 4,5–6,0°С) участках нерестилища. Мальки кеты образуют плотные стаи, занимающие по площади примерно 1,5–2,5 м^2. В момент опасности они прячутся в обрастаниях дна или под камнями.

Приуроченность молоди к тепловодным участкам нерестилища объясняется благоприятными условиями для нагула и роста на этих биотопах. В этот период на нерестилище отмечены небольшая скорость течения, повышенная

Таблица 13. **Результаты инкубации икры кеты в природной обстановке (р. Челомджа)**

№ инкубатора	Гибель икры, %								Кол-во икр., шт.	Диаметр икр., мм	Показатели личинок при вылуплении	
	Дата взятия проб (кол-во градусо-дней)							За весь период			длина, мм	масса, мг
	22.X (18)	7.IX (54)	23.XI (105)	9.XII (152)	24.XII (204)	9.I (254)	26.I (305)	10.II (353)	25.II (405)					
1	0,7	–	–	–	–	–	–	–	–	29,2	1056	7,3	22,4	200,5
2	0,3	0,1	10,5	25,9	3,2	1,5	1,9	1,3	0,6	45,3	1118	7,2	21,2	282,2
3	16,8	2,3	8,9	10,4	4,3	1,6	0,6	1,4	0,7	47,0	1392	7,1	20,6	183,4
4	1,9	0,6	8,1	6,4	1,7	0,9	0,3	0,3	0,2	20,4	1069	6,9	20,1	206,4
5	1,1	0,2	5,1	2,6	1,3	0,7	0,3	0,7	0,7	12,7	604	7,0	21,0	189,8
В среднем	4,2	0,7	8,1	11,3	2,6	1,2	0,8	0,9	0,5	30,9	5239	7,1	21,1	212,5

(по отношению к другим участкам реки) вследствие инсоляции температура воды, отсутствие хищных рыб и рыбоядных птиц и хорошее развитие кормовой базы благодаря высокому содержанию в воде биогенов, поступающих в результате разложения после нереста трупов производителей кеты. В апреле-мае биомасса бентоса на этих участках нерестилища была довольно высока и колебалась от 25,9 до 52,5 г/м^2, в том числе биомасса кормового бентоса составляла 13,6–28,8 г/м^2 (табл. 14).

В зимний период биомасса донных организмов на контрольном нерестилище р. Челомджа колебалась от 11,6 до 20,6, биомасса кормового бентоса – от 5,0 до 9,4 г/м^2. В марте-апреле продуктивность кормового бентоса значительно увеличилась – до 14–28 г/м^2 (см. табл. 14).

Предпокатная молодь кеты интенсивно питалась. Средние значения индекса наполнения желудков варьировали от 223 до 356, максимальные показатели достигали 688‰ (табл. 15). Сходные черты экологии молоди кеты в предпокатной и покатной периоды были отмечены другими авторами (Леванидов, Леванидова, 1951; Семко, 1954; Костарев, 1970а; Фроленко, 1970).

Пребывание предпокатной молоди на нерестилищах мы наблюдали с 22 апреля по 20 мая, однако период предпокатного нагула у нее, по-видимому, более продолжителен, так как к III декаде апреля численность кочующих стай молоди по нерестилищу была довольно высока.

Как уже указывалось, вылупление основной массы предличинок кеты проходит в феврале-марте. Однако оказалось, что сроки их появления могут быть более поздними.

Так, например, 14 мая при взятии пробы бентоса с нерестилища в грунте были обнаружены только что вылупившиеся предличинки с большим жировым мешком и развивающиеся икринки кеты на стадии «глазка». Икринки на этой же стадии развития найдены в желудках хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas), выловленного 18 мая. Вероятно, эта икра была вымыта из бугров начавшимся паводком.

Таблица 14. **Количественная характеристика бентоса на контрольном нерестилище кеты (р. Челомджа)**

Дата	Бентос				
	общий		кормовой		
	экз./м^2	г/м^2	экз./м^2	г/м^2	доля хирономид, %
26 янв.	3006	11,6	2606	5,0	78,9
10 февр.	2874	20,6	2218	9,4	93,4
20 марта	4111	20,9	3724	13,9	92,3
30 апр.	21 244	52,5	20 150	28,8	50,5
14 мая	17 930	25,9	12 599	13,6	91,5

Таблица 15. **Некоторые показатели питания и роста охотоморской молоди кеты в зимне-весенний период (нерестовая протока р. Челомджа, район р. Хурэн)**

Показатель	Молодь																	
	зимующая								предпокатная				покатная					
	22.10	01.11	09.12	09.01	20.01	10.02	25.02	10.03	23.04	30.04	09.05	14.05	19.05	28.05	04.05	10.06	15.06	25.06
Длина рыб, мм	34,7	36,6	36,1	34,3	35,4	35,9	38,2	42,8	37,4	37,3	37,2	38,1	37,3	36,7	35,2	35,6	35,5	37,4
Масса, рыб, мг	213	321	311	314	375	382	512	748	368	388	374	421	364	297	274	319	308	348
Доля питавшихся рыб, %	100	100	29	55	100	100	27	–	100	100	95	100	85	25	30	25	70	60
Общий индекс наполнения желудков, ‰:																		
средний	267	215	178	244	208	190	41	–	350	356	223	342	119	102	83	115	186	209
колебания	136–520	79–333	157–200	82–458	84–476	79–476	33–56	–	142–661	110–688	117–390	96–672	35–294	65–202	60–129	58–142	91–345	103–634
Частота встречаемости в желудках представителей сем. Chironomidae, %:																		
личинки	100	100	29	89	100	88	50	–	98	94	21	10	53	10	0	50	55	40
куколки	13	23	0	50	28	25	50	–	75	100	100	95	65	35	10	50	40	50
N, экз.	15	8	7	33	7	8	15	7	47	50	20	20	20	20	20	20	20	20
Температура воды, °С	3,9	3,4	3,3	3,3	3,2	3,3	3,0	3,4	4,5	4,6	4,6	4,8	0,2	0,0	4,2	5,6	6,9	9,1

Примечание. До 14 мая приведены показатели питания и роста молоди на нерестилище в протоке, с 19 мая – данные о покатной молоди, пойманной в русле реки при проведении учетов покатной молоди.

То есть, очевидно, развитие части эмбрионов в грунте происходит в местах с менее оптимальным режимом инкубации, поэтому вылупление предличинок и тем более сроки выхода личинок из бугров могут значительно запаздывать по времени. Видимо, сроки выхода мальков из бугров могут быть и более поздними.

В конце октября (22.10) 1979 г. отмечен необычный факт – присутствие молоди кеты на контрольном нерестилище (Волобуев, 1983б). Стайки мальков кеты плавали между нерестящимися производителями кеты. Было отловлено, определено и зафиксировано 15 экз. молоди. Дальнейшие наблюдения показали, что небольшие стайки молоди кеты (от 5–10 до 50–100 экз.) постоянно держались на мелководных незамерзающих участках нерестилища в Хурэнской протоке до конца марта. В зимний период молодь кеты продолжала нагуливаться на нерестилищах. В среднем индексы наполнения ее желудков колебались от 267 до 41‰ (см. табл. 15).

Показатель накормленности зимующей молоди заметно уменьшался с понижением температуры воды. В течение зимы молодь не прекращала питаться, однако индексы наполнения желудков в зимнее время были значительно ниже, чем в весенний предпокатной период. Зимующая и предпокатная молодь кеты питалась в основном личинками амфибиотических насекомых. Основное значение имели личинки и куколки хирономид, мошки, мелкие формы веснянок и поденок; водные клещи встречались редко и в небольшом количестве. До середины февраля в питании зимующей молоди кеты преобладали личинки хирономид, затем, с переходом части генерации в стадию куколки, соотношение личинок и куколок стало примерно равным до конца апреля, а с мая отмечено доминирование куколок. Куколки и личинки хирономид составляли от 50,5 до 93,4% от биомассы кормового бентоса (см. табл. 14).

В питании зимующей молоди кеты из сем. Chironomidae преобладали *Pseudodiamesa branickii* (Nov.), *Diamesa tsutsui* Tok., *Orthocladius* sp., *Eukiefferiella* sp. Основными видами хирономид в питании весенней нагульной молоди были *P. branickii*, *Eukiefferiella* sp., *Orthocladius* sp., *Synorthocladius oxyrhynchus* (Linevitch).

За период наблюдений размеры зимующей молоди в среднем увеличились с 34,7 до 42,8 мм, масса – с 213 до 748 мг (см. табл. 16). Некоторые особи за это время достигли 49 мм длины и 1 г массы.

Наблюдения за зимующей молодью кеты начаты 22 октября, затем были прерваны 20 марта и возобновлены 22 апреля. Однако в апреле среди предпокатной молоди выделить перезимовавшую не удалось. Скат перезимовавшей молоди, вероятно, происходит ранней весной, раньше ската мальков нового поколения, о чем косвенно свидетельствует отсутствие в пробах предпокатной и покатной молоди кеты особей длиной 50 мм и более.

По нашим наблюдениям, основная масса производителей кеты в р. Челомджа размножается в зоне интенсивных выходов грунтовых вод, а меньшая часть – вне действия пойменных таликовых и грунтовых вод или в местах, где их влияние значительно ослаблено. В остальных реках охотоморского побережья, по данным осенне-зимних аэровизуальных наблюдений, нерест кеты происходит как в русловой части рек, так и в их придаточной системе на выходах грунтовых вод, о чем свидетельствует наличие полыней на месте расположения ключевых нерестилищ.

Известно, что на режим инкубации икры кеты в подрусловом потоке колебания гидрологического режима рек оказывают значительно большее влияние, чем на темп эмбриогенеза в условиях развития икры на выходах грунтовых вод. Установлено, что в зависимости от температуры воды в русле, мощности

грунтовых вод и характера их распределения в аллювиальном потоке температура подруслового потока может значительно варьировать (Леванидов, 1968). Поэтому темп эмбриогенеза кеты даже в пределах одного участка нерестилища может сильно различаться. Разные сроки нереста и различная скорость протекания процессов эмбриогенеза, очевидно, обусловливают и разные сроки развития и выхода личинок из грунта.

Принимая это во внимание, появлению на нерестилище мальков кеты в столь необычное время (октябрь) можно дать следующее объяснение. Скорее всего, это молодь, произошедшая от позднего нереста, причем инкубация икры, вероятно, происходила под воздействием холодных вод подруслового потока. По-видимому, температура воды подруслового потока на отдельных участках нерестилища в зимний период опускается до очень низких значений, при которых развитие эмбрионов замедляется. В этом случае инкубация икры могла продлиться до конца июля – августа, т. е. на 8–9 мес.

В притоках Амгуни и нижнего течения Амура температура воды подруслового потока зимой на нерестилищах летней кеты опускается до 0,2–0,6°С (Васильев, 1958,1959; Леванидов, 1969). Если допустить, что вылупление предличинок наступило в конце лета, затем после 1,5-месячного периода формирования произошел их выход из бугров, то появление на нерестилище в конце октября мальков кеты вполне объяснимо. Выход из грунта в октябре уже сформировавшихся мальков кеты от нереста текущего года практически невозможен по причине низкой температуры воды на нерестилище в конце августа (9–4°С) и дефицита времени, необходимого на инкубацию икры и формирование мальков в грунте нерестовых бугров. Вероятность задержки мальков кеты с весны до осени в реке также исключается, так как в этом случае их длина и масса должны быть значительно больше.

Отметим, что обычно основная часть молоди кеты покидает пресные воды не позднее конца июля. Известны единичные случаи задержки молоди в пресных водах позднее обычных сроков. Описаны поздний нерест осенней кеты (до I декады декабря) и нахождение крупной молоди (до 62 мм) в бас. р. Тымь на Сахалине до сентября (Воловик, Гриценко, 1968). Скат этой молоди произошел одновременно с осенним паводком. Задержка молоди кеты до сентября указана для Амура (Кузнецов И.И., 1937; Леванидов, 1964; Рослый, 1967). Имеются сведения о зимовке молоди кеты в р. Анадырь (Штундюк, 1981) и в некоторых крупных реках Аляски (Merrit, Raymond, 1983). Отмечена зимовка молоди кеты на Чукотке в лагуне р. Сеутакан (Черешнев, 2008).

Осенний скат запоздавшей в развитии молоди кеты, по-видимому, не происходит из-за ее физиологической неподготовленности и отсутствия факторов, определяющих покатную миграцию. Зимний скат невозможен, вероятно, и по причине низкого уровня активизации Na^+, K^+ АТФ-азы жабр молоди. При низкой активности фермента, стимулирующего осморегуляторные адаптации, наблюдаются длительный стресс и значительная гибель молоди (до 90%) при переходе ее в воду морской солености (Boeuf et al., 1977; Lasserre et al., 1978).

Как известно (Кузнецов И.И., 1937; Смирнов А.Г., 1947; Леванидов, 1969), нерест осенней амурской кеты происходит в основном в ключевых протоках, нерестовых ключах, лимнокренах и ключевых заливах на выходах грунтовых вод глубокого залегания. Летняя амурская кета размножается только в руслах рек и постоянных речных рукавах, лишенных выхода грунтовых вод либо имеющих выходы, но слабого, поверхностного залегания. Видимо, подобные различия мест нереста и различная репродуктивная экология характерны для осенней и летней рас азиатской кеты южной области ее распространения (Канидьев, 1967;

Леванидов, 1969; Смирнов А.И., 1975). Кету же северных территорий Азиатского материка довольно сложно дифференцировать как типично летнюю или осеннюю форму.

По общепринятому мнению, североазиатскую кету, распространенную по арктическому побережью Азии, в бассейнах Берингова и Охотского морей, относят к летней форме (Дрягин, 1933; Кузнецов И.И., 1937; Таранец, 1937; Правдин, 1940; Берг, 1948; Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Остроумов, 1967; Иванков, 1970; Куликова, 1972; Черешнев, 1980, 1981). Однако имеются сведения, которые не позволяют считать кету этих районов типично летней.

Так, например, камчатская летненерестующая кета, в отличие от летней амурской, размножается на выходах грунтовых вод, тогда как осенненерестующая форма (м*а*нок) предпочитает для нереста места, характерные для размножения летней амурской кеты (Крохин, Крогиус, 1937; Абрамов, 1948; Смирнов А.И., 1975). И.Б. Бирман (1964) также выделяет на Камчатке летнюю и осеннюю формы кеты, различающиеся сроками хода, районами распространения и качественными показателями. Е.Т. Николаева и К.А. Овчинников (1988) описали для Камчатки три внутривидовые формы кеты: весеннюю, летнюю и осеннюю.

В.Л. Костарев (1970в) приводит данные, указывающие, что в реках Охотского района имеется кета, размножение которой приурочено как к водам аллювиального потока, так и к выходам грунтовых вод. По мнению этого автора, суровость зимних условий ведет к падению уровня воды, снижению интенсивности подруслового потока и в конечном итоге к промерзанию нерестилищ. Главной причиной низкой эффективности естественного воспроизводства охотской кеты В.Л. Костарев (1964б, 1970г) считает гибель ее икры и личинок от промерзания нерестовых площадей, питаемых подрусловым потоком.

Отмеченные в бас. р. Тауй особенности размножения кеты (Волобуев, 1984) характерны для других рек побережья, и их можно рассматривать как видовые адаптации, направленные на повышение выживаемости потомства в нестабильных условиях воспроизводства. Подобные нерестовые образования кеты представляют интерес для исследования внутривидовой дифференциации и морфоэкологической разнокачественности в группировках ранга субпопуляции, или дема, а также для изучения репродуктивной экологии и адаптивных механизмов воспроизводства тихоокеанских лососей в условиях Северо-Востока Азии.

В Северо-Азиатском регионе Тихого океана обитают разные по экологии формы кеты. Разнообразие их не ограничивается различиями биотопического или временн*о*го характера и репродуктивной экологией, но между ними имеются отличия в генетической и внутривидовой структуре. Анализ публикаций и собственных наблюдений показал, что размножение кеты в северных регионах может происходить в сравнительно широком температурном диапазоне, на разных типах нерестилищ и в значительном временн*о*м интервале. Растянутость сроков нереста и воспроизводство в условиях различного гидрологического режима создают предпосылки для дифференциации отдельных нерестовых группировок на более мелкие экологические структурные единицы и, видимо, может инициировать формирование различных вариантов жизненной стратегии кеты.

4.5.2. Искусственное воспроизводство

Воспроизводство тихоокеанских лососей в Магаданской области до 1983 г. происходило исключительно за счет природных популяций. В 1983 г. введен в строй первый лососевый рыбоводный завод (ЛРЗ) на р. Ола, затем в разные

годы были пущены еще три завода – Арманский, Янский и Тауйский. С вводом в строй ЛРЗ воспроизводство лососей на базовых реках стало поддерживаться двумя путями: естественным и искусственным. Во второй половине 1990-х гг. из-за слабых подходов, высокого пресса промыслового и браконьерского лова в нерестовых водоемах и увеличившейся смертности в морской период жизни в несколько раз сократилась численность природных популяций лососей – как кеты, так и горбуши. На нерест проходило в 2–3 раза меньше кеты, чем в 1980-е гг. У горбуши в 2000 г. произошла смена доминант, в результате чего по всему северному побережью преобладающим стало поколение нечетной линии лет, поколение четного ряда лет до сих пор находится в депрессии. В принципе, в условиях снижения запасов именно с помощью рыбоводства возможно довольно быстрое восстановление численности лососей. Однако из-за снижения подходов кеты значительно сократились объемы заготавливаемой с природных нерестилищ икры для закладки ее на ЛРЗ. Отметим, что технология получения зрелых половых продуктов от производителей кеты на заводских забойках не разработана. Обусловлено это в основном тем, что кетовые реки региона в своем большинстве значительны по протяженности, рыбы в районе приустьевых участков, где расположены ЛРЗ, имеют невысокую степень зрелости половых желез, поэтому выдерживание их в целях дозревания обычно успеха не приносит. Практически вся рыба погибает во время ее выдерживания для дозревания в садках от сапролегниевого грибка.

Искусственное воспроизводство лососей является составной частью управляемого лососевого хозяйства. Особая необходимость возникает в заводском разведении лососей в тех регионах, где численность их находится на низком уровне или в депрессии. При заводском культивировании лососей все условия и параметры инкубации задаются и контролируются человеком, поэтому выживаемость потомства лососей при искусственном воспроизводстве, как правило, оказывается максимальной. Кроме восстановительной функции рыбоводства, применительно к условиям Магаданской области разработана технология создания индустриально-пастбищных популяций в тех водоемах, где раньше в природных условиях этот вид лососей не воспроизводился. Поскольку искусственно воспроизводимые виды лососей на нерест не пропускаются, то для этих целей пригодны ручьи и небольшие речки. Главным условием является наличие водоисточника необходимого качества.

Всего на материковом побережье Охотского моря имеется 6 ЛРЗ – 4 из них находятся в Магаданской области и 2 в территориально пограничном Охотском районе Хабаровского края. В Магаданской области суммарная производственная мощность рыбоводных заводов составляет 120 млн шт. молоди в год, в том числе Ольского ЛРЗ – 20 млн шт., Арманского ЛРЗ – 20 млн шт., Янского ЛРЗ – 30 млн шт., Тауйского ЛРЗ – 50 млн шт. Основным объектом разведения на них является кета (Хованская, 1994, 2008), в то же время отрабатываются технологии воспроизводства и других видов – горбуши, кижуча и нерки. Всего с 1984 по 2010 г. магаданскими рыбоводными предприятиями выпущено более 800 млн шт. молоди лососей, в том числе кеты 574,6 горбуши – 191,2, кижуча – 35,4, нерки – 7,0 млн шт. Доля кеты составила 71,1, горбуши – 23,7, кижуча – 4,4 и нерки – 0,8%. С 2000 по 2010 г. ежегодно в водоемы Магаданской области выпускалось от 12 до 45 млн шт. молоди лососей, что составляет от 10 до 37% потенциальной мощности заводов, при максимальном выпуске за все время 51 млн мальков (1992 г.). В последние годы произошло увеличение в искусственном воспроизводстве доли кижуча – до 4 млн мальков в отдельные годы. В динамике выпуска основного воспроизводимого на заводах вида – кеты, наоборот, отмечено снижение объемов. Если до 1992 г. ежегодно с заводов

выпускалось в среднем более 32 млн шт. молоди, то в последние 10 лет (2001–2010) эта величина снизилась в среднем до 14,5 млн шт.

Дефицит производителей не позволяет производить закладку икры на инкубацию за счет запасов базовых рек ЛРЗ, поэтому ежегодно основная масса оплодотворенной икры завозится из рек-доноров. Отметим, что начальная фаза формирования заводских популяций кеты, когда посадочный материал берется из природных популяций, в Магаданской области неоправданно растянулась на 28 лет. Начиная с 1983 г. до сих пор не создано ни одного высокопродуктивного заводского стада кеты, способного давать стабильно высокие возвраты потомства и обеспечивать нужды рыбоводных заводов, поэтому рыбоводство базируется на ресурсах природных популяций. В результате происходит истощение природных популяций кеты, подвергающихся прессу промышленного, рыбоводного и браконьерского лова. По результатам оценки возвратов лососей заводского происхождения на основе разработанного и внедренного МагаданНИРО на ЛРЗ методов массового термического маркирования отолитов установлено, что их доля в подходах невелика – 6–11% (Акиничева, 2001; Akinicheva, Rogatnykh, 2001). В отдельные годы возвраты заводской кеты на порядок ниже, чем природной. Коэффициенты возврата заводских рыб составляют 0,01–0,30%, тогда как у природных популяций они варьируют от 0,4 до 1,0%. Более того, расчеты показывают, что при коэффициенте возврата рыб заводского происхождения ниже 0,14% численность потомства, полученного в процессе рыбоводства, будет меньше численности родителей.

Из-за несоответствия температурного режима водоисточников, используемых для инкубации икры, температура воды в весеннее время на магаданских ЛРЗ опускается до 1,5–2,0°С, а на некоторых заводах снижается до 0,7–0,9°С (Самойленко, 2004). При такой температуре молодь становится вялой, плохо питается и усваивает пищу. Поэтому она истощается и к моменту выпуска имеет более низкие физические и физиологические показатели, чем природная молодь. Исследования показали, что заводская молодь существенно отличается от дикой по массе тела, упитанности, морфофизиологическим (индексам внутренних органов) и гематологическим показателям (Хованская и др., 2004). Чтобы избежать этого, рыбоводы для адаптации и подращивания молоди прибегают к использованию природных водоемов – проток нерестовых рек или озер. Так, например, хорошие результаты дает подращивание заводской молоди перед выпуском ее в море в оз. Соленое и Глухое, расположенных неподалеку от Арманского ЛРЗ, где она за 3 недели при регулярном искусственном кормлении увеличивает свою массу в 3–4 раза (Рябуха и др., 2004, 2009), достигая в среднем массы 1,3 г.

Одной из причин низкой продуктивности ЛРЗ является существующая практика массовых ежегодных перевозок оплодотворенной икры с других рек-доноров, популяции которых отличаются по эколого-генетическим адаптационным характеристикам от популяций нативных водоемов. Очевидно, генотип вселенцев не находит подходящего набора микроусловий для эффективной репродукции в новых водоемах, поэтому многолетние усилия по трансплантации оказываются безуспешными. Известно, что в процессе филогенеза рыбы природных популяций той или иной местности или водоема максимально адаптированы к уникальному набору гидрологических, гидрогеологических, химических и ценотических условий родной реки. Естественно полагать, что вселенцы из других водоемов будут гораздо менее приспособлены к условиям «чужих» водоемов. Трансплантации кеты, проведенные в Сахалино-Курильском регионе, показали крайне низкую эффективность этих мероприятий: из-за консервативности генетических адаптаций вселенцев возвраты интродуцированной кеты были на по-

рядок ниже, чем в нативной популяции, а в дальнейшем ее следы вообще не улавливались биохимическими методами контроля (Алтухов и др., 1980; Ковтун, 1980; Салменкова и др., 1986; Хоревина, 2004).

Кроме того, что перевозки икры нецелесообразны по экономическим соображениям (затраты на авиатранспорт), трансплантированные особи ухудшают генетическую структуру местных популяций за счет утери генетической изменчивости и гомогенизации популяционной структуры (Титов, Казаков, 1989; Hindar et al., 1991). «Разбавление» природной популяции рыбами искусственного происхождения до 30% приводит к снижению уровня дифференцированности природных популяций на 50–70% (Mork, 1991). Скрещивание диких и заводских рыб снижает приспособляемость потомства, ухудшает состояние природных популяций (Helle, 1976; Waples, 1991).

Все эти годы перевозки оплодотворенной икры с других рек Магаданской области были обусловлены малой численностью популяций кеты базовых рек, а также отсутствием эффективной биотехники получения зрелых половых продуктов от производителей в приустьевых участках рек. В связи с этим за прошедшие годы в бассейнах рек, на которых расположены ЛРЗ, образовались искусственно созданные конгломератные стада, которые значительно изменили биологический и генетический облик природных популяций кеты (Волобуев, 1998). Так, в р. Ола смешан генофонд кеты четырех популяций: рр. Челомджа, Яма, Туманы и Ланковая. Сходная ситуация наблюдается и на других реках, где расположены ЛРЗ. В этих реках в природной обстановке в размножении принимает участие потомство кеты 2–3 донорских популяций, многократно скрещенное в различных вариантах с кетой местных популяций.

В смешанной популяции кеты р. Ола наблюдаются изменения генетической структуры: отмечен сдвиг значений аллельных частот в сторону характеристик кеты ямской донорской популяции. Это является результатом накопления в смешанном стаде ольской кеты признаков ямской популяции, которая трансплантировалась ежегодно на Ольский ЛРЗ с 1984 г. в объемах от 6,4 до 15,8 млн икр. В то же время примесь кеты, перевезенной из р. Челомджа в 1983 г. (15,5 млн икр.), в ольском стаде не отмечена (Макоедов и др., 1994). Кроме того, в смешанной популяции ольской кеты в течение 1990-х гг. отмечено снижение уровня аллельного разнообразия при устойчивости этого показателя у кеты рек-доноров и рек, не затронутых рыбоводной деятельностью (Макоедов и др., 1994; Бачевская, Пустовойт, 1996).

Таким образом, согласно выводам исследователей, занимавшихся проблемой смешанных стад, трансплантация и смешение генофондов лососей разных популяций, особенно значительно удаленных, лежащих в разных, климатогеографических районах, приводит к снижению генетического разнообразия, упрощению структуры и деградации природных популяций. При искусственном воспроизводстве в результате отбора изменения в природных популяциях в той или иной степени все равно будут происходить. В связи с этим наиболее предпочтительным является вариант наращивания объемов искусственно воспроизводимых популяций за счет ресурсов родных рек. Необходимо отказаться от практики бессистемных перевозок икры из одного водоема в другой, так как такая стратегия рыбоводства способствует образованию неустойчивых смешанных низкопродуктивных популяций. В этом случае масштабы антропогенного воздействия на природные популяции будут значительно меньше.

Одной из проблем смешанных стад лососей в Магаданской области является интенсивное развитие брачного наряда у рыб заводского происхождения уже в устьях рек, что связано с расположением всех ЛРЗ области в приустьевых зонах базовых рек. Эта проблема наиболее остро встанет при увеличении

возвратов заводской кеты. Наличие ярко выраженного брачного наряда значительно снижает товарное качество и ценность продукции. Этот вопрос можно решить при условии переноса промысла из рек в прибрежье. Практика использования коротких дрифтерных порядков для промысла северокурильской кеты в море на подходах к берегу уже имеется и дала хорошие результаты.

Таким образом, наметившиеся отклонения в смешанных популяциях кеты свидетельствуют о преобладании или значительной доле в них трансплантированных рыб, которые, размножаясь с кетой природных группировок, искажают биогенетическую структуру диких популяций.

С учетом создавшейся ситуации с запасами лососей, особое внимание должно уделяться вопросам внедрения новых разработанных технологий, совершенствованию форм и методов искусственного воспроизводства лососей. Невысокая эффективность традиционного направления рыбоводства явилась побудительной причиной разработки альтернативных методов искусственного воспроизводства лососей. В настоящее время, кроме заводских, в регионе существует искусственно созданная высокопродуктивная индустриально-пастбищная популяция кеты (Рогатных и др., 2002). В небольшой горбушовый водоем длиной 19 км (р. Кулькуты, зал. Одян) уже в течение 15 лет отмечаются устойчивые возвраты от выпускаемой подрощенной молоди кеты – от 0,14 до 1,87% (в среднем 0,72%). От 1 млн шт. выпущенной молоди возврат составляет до 8–10 тыс. рыб, или в весовом выражении 35–45 т. В случае наращивания объемов выпуска молоди численность созданной популяции может быть доведена до любого необходимого размера. Особенностью таких популяций является то, что подошедших на нерест производителей полностью вылавливают и используют для получения рыбной продукции и оплодотворенной икры в качестве маточного стада. Разработанная МагаданНИРО биотехнология (патент на изобретение № 2370028 «Способ создания искусственной промыслово-маточной популяции тихоокеанских лососей») позволяет создавать промысловый запас лососей на тех водоемах, где нет подходящих видоспецифичных условий для их размножения. Принимая во внимание перспективность этого направления и отработанную технологию процесса, можно тиражировать подобные популяции в других водоемах области и других регионах Северо-Востока страны. Создание сети индустриальных популяций позволит значительно увеличить долю искусственно произведенной кеты в общих подходах и решить проблему с обеспечением ЛРЗ посадочным материалом, дефицит которого испытывается в последнее время. При этом можно получать объемы искусственно воспроизведенной кеты, сравнимые с промышленными. Однако, несмотря на довольно высокую выживаемость искусственно воспроизводимой кулькутинской промыслово-маточной популяции кеты, обнаружено некоторое снижение генетического разнообразия у возвращающихся на нерест производителей, что, возможно, обусловлено небольшой эффективной численностью производителей либо направлением отбора против гетерозигот на ранних стадиях развития (Бачевская и др., 2004).

Резюмируя сказанное, отметим, что одной из основных стратегических задач лососевого хозяйства Магаданской области должно стать сохранение генетической структуры природных популяций лососей как резерва сбалансированного и адаптированного к местным условиям генофонда. Второй не менее важной задачей является рациональное сочетание объемов искусственного воспроизводства и поддержание высокой численности природных стад лососей в целях создания высокопродуктивного управляемого лососевого хозяйства.

4.6. Экология и биология молоди в пресных водах

Покатная миграция молоди тихоокеанских лососей из мест рождения в реках Северо-Востока Азии в прибрежные морские акватории является важным этапом их жизненного цикла. Контроль за уровнем покатной миграции молоди лососей в реках материкового побережья Охотского моря позволяет оценить эффективность естественного воспроизводства лососей. Ежегодные мониторинговые работы по количественной оценке и качественному составу молоди кеты в период ее ската в море позволяют получать сведения о ее относительной численности и биологических показателях. Сопоставление полученных данных с имеющимися за предыдущие годы дает возможность оценить уровень выживаемости и биолого-физиологический статус покатной молоди. Данные об уровне ската молоди кеты, получаемые на модельных водоемах, используются в качестве оценки начальной численности ее генераций. Показателем выживаемости являются коэффициенты возврата от скатившейся молоди для малочисленных, средней численности и многочисленных поколений, которые используются в прогнозных оценках.

Период адаптации в эстуарно-прибрежной зоне и переход в воду морской солености сопровождается гибелью значительной части выжившей в пресных водах молоди лососей. Считается, что этот этап в жизненном цикле тихоокеанских лососей является одним из наиболее уязвимых. По оценкам ряда исследователей, смертность молоди от различных стрессов (низких температур, нарушения механизмов осморегуляторной адаптации, высокого уровня ледовитости в прибрежье, слаборазвитой кормовой базы, аномальных паводков и др.), хищников и болезней в морской и океанический периоды жизни может достигать 95–98% (Neave, 1953; Foerster, 1955) или даже 98–99% (Леванидов, 1969). В связи с этим в последние годы в эстуарии и прибрежье основной лососевой реки Тауйской губы (р. Ола) проводятся работы по оценке выживаемости, распределения, осморегуляторной адаптации и физиологического статуса молоди кеты перед ее выходом в прибрежье и откочевкой в открытые районы моря (Изергина, Изергин, 2008, 2009; Izergina et al., 2006).

Тем не менее информацию о сроках, суточной ритмике и динамике покатной миграции, показателях биологической структуры молоди считаем важной и необходимой для использования при проведении других работ, связанных с оценкой распределения, миграций и выживаемости молоди кеты.

Начало ската молоди кеты совпадает с наступлением весеннего паводка в реках материкового побережья Охотского моря (обычно это середина – конец II декады мая). Ежегодно проводимые на рр. Наяхан, Яма, Ола, Тауй, Челомджа, Кухтуй, Охота работы по оценке численности покатной молоди кеты показали, что стимулирующими факторами, определяющими ее миграционное поведение, являются увеличение скорости течения, подъем уровня и снижение прозрачности воды. Пик покатной миграции поздней кеты обычно приходится на начало – первую половину июня. Скат основной массы молоди заканчивается в конце июня. Слабая миграционная активность наблюдается в июле. Единичные экземпляры молоди кеты попадаются в уловах малькового невода в августе и даже в сентябре в нижнем течении нерестовых рек.

В течение суток в реках побережья наибольшее количество молоди кеты скатывается в темное время – с 0 до 3 ч, менее интенсивно скат продолжается до 6–7 ч утра. В ночные и утренние часы скатывается до 80–90% суточной численности покатной молоди. Разреженный скат наблюдается в дневное время, особенно в пасмурные дни и с подъемом уровня воды. Однако известны случаи, когда молодь мигрировала из рек и днем (Костарев, 1970а). По данным

этого автора, основной скат молоди кеты в нерестовой р. Улхан (Охотский район), являющейся притоком крупной нерестовой р. Кухтуй, приурочен к ясным и безоблачным дням с пиком миграции в утреннее время, тогда как в самой р. Кухтуй основная масса молоди скатывается в ночное время.

Дневной скат молоди кеты отмечен из рек Приморья (Горяинов и др., 2007). Б*о*льшая часть молоди скатывается с 12 до 16 ч. Напротив, меньшая часть молоди мигрирует в ночное время – с 23 до 2 ч. Скат основной массы молоди происходит в I–II декаде апреля.

Время ската молоди кеты на азиатском и североамериканском побережье Тихого океана зависит от климатических условий, протяженности рек, наличия внутривидовых форм. В северных районах Дальнего Востока (р. Анадырь) покатная миграция кеты начинается в конце мая – июне (Черешнев и др., 2002), в южных районах (южные Курилы) – с конца апреля – начала мая (Каев, Струков, 1999; Каев, 2003), на о. Хоккайдо – в марте (Sano, 1966; Kobayashi, Kurohagi, 1968). В малых реках скат кеты проходит за один месяц, а в таких крупных водоемах, как Юкон, он может продолжаться от вскрытия рек до сентября (Martin et al., 1986).

О.Ф. Гриценко с соавторами (1987) для рек Сахалина также отмечает преимущественно ночной скат молоди кеты с пиком в 24 ч. Скат происходит с начала мая до начала августа. Длительность ската объясняется миграцией молоди двух рас кеты – летней и осенней. Авторы отмечают связь динамики покатной миграции кеты с температурой воды: согласно их данным, с повышением температуры интенсивность ската молоди увеличивается. Максимум ската отмечен при температуре воды 7–8°С. Другие авторы (Воловик, 1967а,б; Костарев, 1970а; Шершнев, Жульков, 1979) считают что колебания температуры воды не влияют на интенсивность ската молоди лососей. На Курилах интенсивность ската молоди кеты определяется только уровнем воды (Чупахин, 1975).

Длительность покатной миграции зависит от внутривидового экологического разнообразия кеты, воспроизводящейся в бассейне реки. На Сахалине молодь кеты разнокачественна по составу, выделяются две экологические группировки: первая – с преобладающими размерами 27–40, вторая – 40–54 мм, поэтому скат ее длится до 3 мес (Гриценко и др., 1987). Две группировки покатной молоди кеты отмечены и для Амура (Рослый, 2002): одна представлена относительно мелкой молодью с массой тела 240–320 мг, вторая – крупной молодью, с массой тела до 1,5–2,0 г. В бас. р. Тауй на побережье Охотского моря вследствие того, что в ней размножается кета двух экологических группировок, различающихся по времени захода на нерест, покатная миграция молоди продолжается с середины мая по конец июля и также выделяются две группировки молоди.

По всему ареалу размножения кеты суточный ритм ската ее молоди сходен и зависит в основном от освещенности и прозрачности воды. Как правило, миграция молоди с нерестилищ вниз по течению на всем ее ареале начинается с наступлением сумерек и заканчивается в утренние часы с рассветом. Пик ската приходится на самое темное время суток (Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Сметанин, 1991; Каев, Струков, 1999; Волобуев М.В., Волобуев, 2009; Neave, 1955; Hunter, 1959; McDonald, 1960; Kobayashi, Ishikawa, 1964; Koski, 1975; Martin et al., 1986; Salo, 1991; и др.).

Рассмотрим конкретные примеры динамики и особенностей ската молоди из основных нерестовых лососевых водоемов материкового побережья Охотского моря. Скат молоди кеты в р. Наяхан на северо-востоке побережья происходит с конца мая – начала июня по конец июня – начало июля (рис. 18, *а*).

Пик покатной миграции обычно наблюдается в I декаде июня. Температура воды за период ската молоди плавно повышалась от 1 до 8°С. Связи интенсивности ската с температурой воды не установлено. В большей степени обнаруживается связь ската с уровнем воды.

В р. Яма скат молоди происходит с конца мая – начала июня по конец июня – начало июля (рис. 18, *б*). Пик покатной миграции обычно наблюдается во II декаде июня. Всплески численности покатной молоди в виде малых пиков сопряжены, как правило, с подъемами уровня воды в реке.

Б*о*льшая часть молоди кеты (до 60%) скатывается в период с IV по VI пятидневку июня. В течение покатной миграции наблюдается постепенное повышение температуры воды от 0,2 до 13,0°С. Можно заметить, что интенсивность покатной миграции зависит от уровня воды в реке и слабо связана с температурой водного потока.

Скат покатной молоди кеты в р. Ола происходит с IV–V пятидневок мая по конец июня (рис. 18, *в*). Пик миграции приходится на I или II декаду июня, что зависит от погодных условий и паводкового режима реки. В динамике покатной миграции молоди кеты р. Ола (2004 г.) наблюдались два пика численности: первый отмечен в I–II пятидневках июня, второй – в III–V пятидневках июня. За это время скатилось, соответственно, 37,6 и 60,8% молоди. Незначительная прямая взаимосвязь отмечена между динамикой покатной миграции молоди и изменениями уровня и температуры воды. За период проведения работ температура воды в р. Ола возросла с 1,2 до 7,5°С.

Скат молоди поздней кеты в р. Тауй происходит с начала III декады мая по конец июня (рис. 18, *г*).

Основной скат молоди кеты в 2004 г. пришелся на III декаду мая – I декаду июня, за это время скатилось 80% покатников. Между динамикой ската кеты и изменениями уровня и температуры воды была отмечена прямая слабая взаимосвязь: $R = 0,3$ и 0,4, соответственно, ($p < 0,05$). Температура воды за время проведения работ повысилась с 0,6 до 12,0°С.

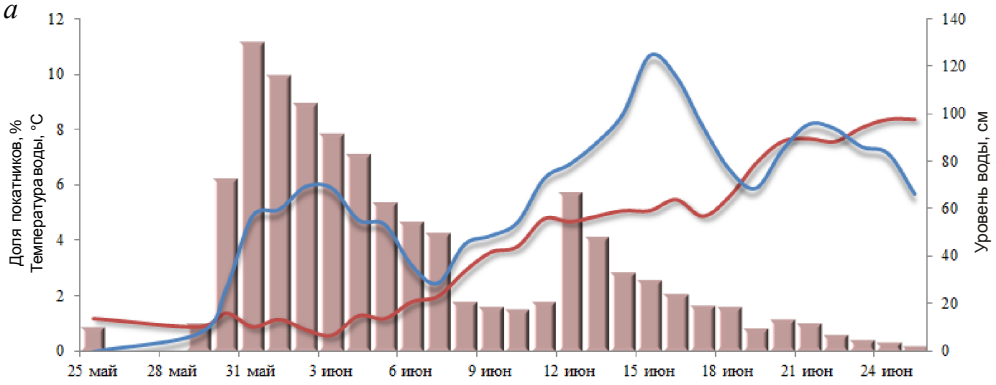
В бас. р. Кухтуй (р. Улхан) (рис. 18, *д*) скат молоди происходит с начала июня по начало июля. Пик покатной миграции обычно приходится на II–III декады июня.

Очевидно, скат молоди поздней формы кеты с нерестилищ в реках материкового побережья Охотского моря, как в северо-восточных, так и в юго-западных районах, происходит с конца мая по конец июня – начало июля. Более ранние или более поздние сроки начала и окончания ската молоди сопряжены с погодными условиями и могут отклоняться в ту или другую сторону на неделю – 10 дней. Отмечена связь интенсивности ската молоди кеты с подъемами уровня воды в реках. Зачастую ряд мелких пиков в динамике ската обусловлен колебаниями уровня воды. Связи уровня ската молоди с температурой не выявлено. Основная масса молоди скатывается в темное время суток. Такие же данные были получены при проведении учета молоди лососей на основном русле р. Кухтуй (Китов, 2005).

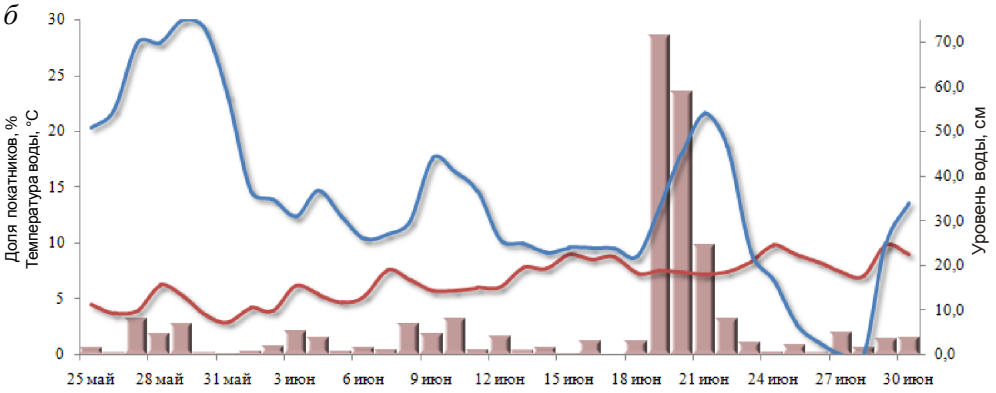
Основные показатели покатной молоди поздней кеты за ряд лет приведены в табл. 16.

Длина тела по Смитту в среднем колеблется от 35 до 39 мм, масса тела – от 344 до 465 мг. Значительная часть покатной молоди (от 33 до 83%) питается – общий индекс наполнения желудков не превышает 200‰. Следует отметить, что скат части молоди поздней формы (по экспертной оценке, до 15% покатников) происходит еще до ледохода и основного паводка. Это, как правило, крупная молодь, рано вышедшая из бугров и нагуливавшаяся на нерестилищах до подъема уровня воды в реке. То же самое отмечено и для р. Анадырь: около 12% молоди здесь мигрирует до основного ската подо льдом (Черешнев и др., 2001).

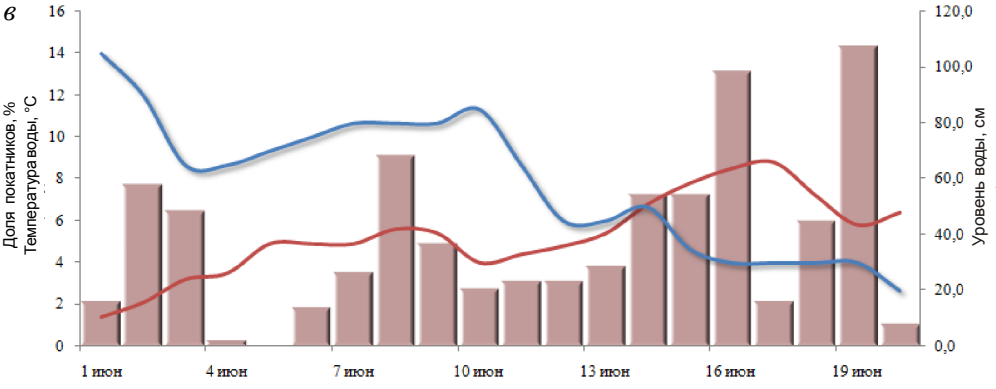
а


Доля покатников, %
Температура воды, °С
Уровень воды, см
0
2
4
6
8
10
12
0
20
40
60
80
100
120
140
25 май
28 май
31 май
3 июн
6 июн
9 июн
12 июн
15 июн
18 июн
21 июн
24 июн

б


Доля покатников, %
Температура воды, °С
Уровень воды, см
0
5
10
15
20
25
30
0,0
10,0
20,0
30,0
40,0
50,0
60,0
70,0
25 май
28 май
31 май
3 июн
6 июн
9 июн
12 июн
15 июн
18 июн
21 июн
24 июн
27 июн
30 июн

в


Доля покатников, %
Температура воды, °С
Уровень воды, см
0
2
4
6
8
10
12
14
16
0,0
20,0
40,0
60,0
80,0
100,0
120,0
1 июн
4 июн
7 июн
10 июн
13 июн
16 июн
19 июн

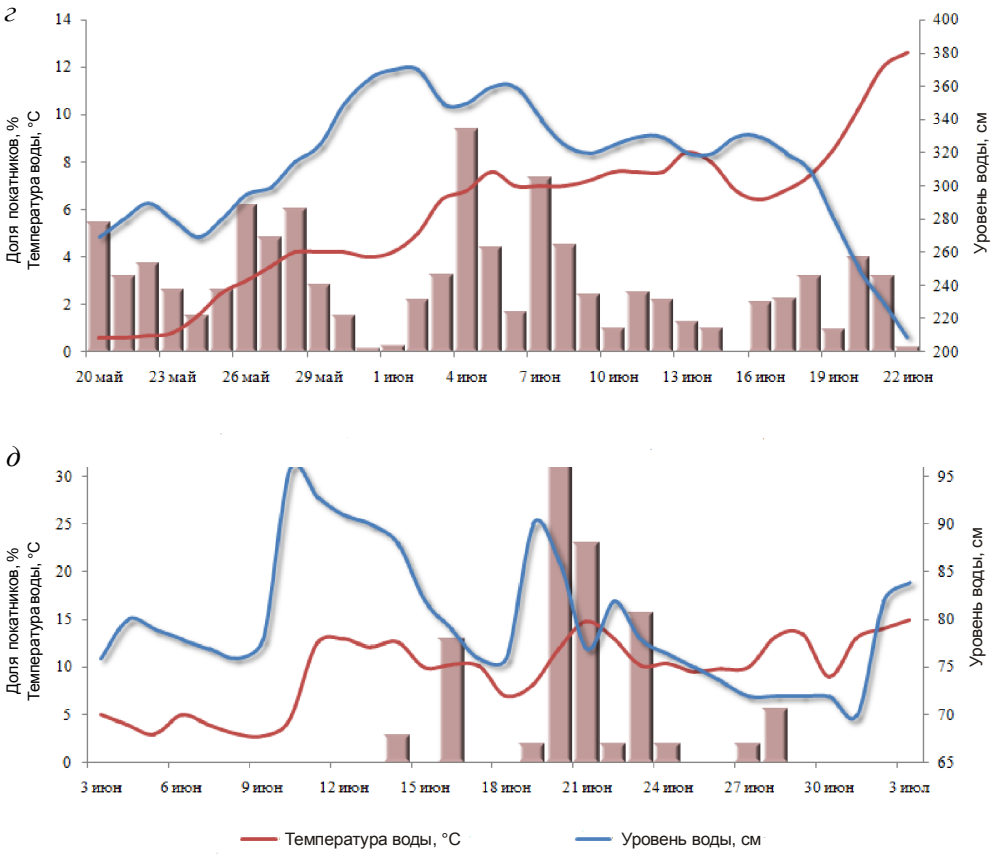


Рис. 18. **Динамика уровня, температуры воды и покатной миграции молоди кеты в рр. Наяхан (*а*), Яма (*б*), Ола (*в*), Тауй (*г*) и Улхан (*д*) (по: Костарев, 1970а)**

Таблица 16. **Некоторые биологические показатели покатной молоди поздней кеты р. Челомджа (1980–1996 гг.) и р. Тауй (1997–2007 гг.)**

Показатель	1980–1985 гг.	1986–1990 гг.	1991–1996 гг.	1997–2001 гг.	2002–2007 гг.
Длина тела, мм	36,2±0,73	35,5±0,29	36,1±0,12	38,3±0,14	39,0±0,77
Масса тела, мг	359,5±9,51	344,1±14,9	353,1±17,7	420,2±7,10	464,7±10,8
Масса желточного мешка, в % от массы тела	4,06±0,58	6,10±1,77	5,83±2,76	3,70±0,38	2,58±0,47
Общий индекс наполнения желудков, ‰	159,0±15,9	67,0±17,7	126,3±30,8	198,7	150,4±48,8
Доля питавшихся рыб, %	49,0±2,4	38,3±2,0	33,2±7,9	83,5	73,2±18,4
Коэффициент упитанности по Фультону	1,04±0,06	1,08±0,02	1,06±0,05	1,02±0,009	1,04±0,04
N, экз.	1353	1440	1295	498	1845

Сроки ската и биологические характеристики молоди ранней кеты могут отличаться в зависимости от типа и величины водоема. Так, например, скат молоди ранней кеты из рек равнинного типа, какой является р. Тауй с ее правым притоком р. Кава (протяженность 280 км), происходит с середины июня до середины июля.

Пик покатной миграции молоди ранней формы отмечается обычно в конце июня – I декаде июля. Основная масса молоди скатывается в темное время суток. Средняя длина тела покатной молоди ранней кеты р. Тауй поколений 1996–2001 гг. варьировала от 51,0 до 52,5 мм (48–63 мм), масса тела – от 1173 до 1378 мг (836–2433 мг) (табл. 17).

Таблица 17. **Размерно-весовая характеристика покатной молоди ранней и поздней форм кеты некоторых рек материкового побережья Охотского моря**

Год	Показатель	р. Ола		р. Тауй		р. Охота	
		ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя
1997	Длина тела по Смитту, мм	–	–	52,5±0,3 48–63	39,2±0,2 30–45	–	–
	Масса тела, мг	–	–	1317,9±21,9 836–2433	485,7±10,7 216–943	–	–
1998	Длина тела по Смитту, мм	–	36,2±0,5 31–41	52,2±1,7 48–58	37,3±0,5 30–45	–	–
	Масса тела, мг	–	297,9±20,0 180–589	1246,8±139,0 942–1680	394,4±23,4 179–761	–	–
1999	Длина тела по Смитту, мм	51,7±0,7 45–58	41	–	37,4±0,2 31–41	49,3±0,3 45–59	39,3±0,2 35–42
	Масса тела, мг	1443,9±66,0 880–2010	460	–	305±5,5 160–497	1041,8±2,0 682–2056	442,8±10,0 288–763
2000	Длина тела по Смитту, мм	–	35,9±0,5 31–40	52,5±0,7 48–58	37,4±0,2 31–45	–	–
	Масса тела, мг	–	35,8±1,8 236–507	1377,7±62,2 1095–1961	40,2±10,2 174–766	–	–
2001	Длина тела по Смитту, мм	46,0±0,6 45–47	36,4±0,2 32–41	52,0±1,4 48–60	37,2±0,1 30–45	–	–
	Масса тела, мг	974,7±65,0 893–1105	392,1±11,2 234–992	1315,3±114,0 1026–2012	431,6±4,6 170–936	–	–
2002	Длина тела по Смитту, мм	47,0±1,2 45–50	35,7±0,1 30–41	51,0±0,5 48–61	38,2±0,2 29–45	–	–
	Масса тела, мг	945,5±93,0 833–1224	353,5±6,0 185–690	1173,0±49,6 857–2212	426,4±1,2 151–837	–	–

В р. Ола молодь ранней кеты несколько мельче – ее средняя длина колеблется от 46 до 52 мм (45–58 мм), масса тела – от 945 до 1444 мг (833–2010 мг). По р. Охота данные о молоди ранней кеты имеются лишь за один год. Ее средняя длина и масса сходны с аналогичными показателями молоди из рр. Тауй и Ола.

На рисунках, приведенных в статье В.В. Китова (2005), также четко выделяются два пика численности мигрирующей молоди в р. Кухтуй: один до середины 20-х чисел июня – очевидно, это молодь поздней кеты, о чем свидетельствует небольшая масса тела рыб (300–400 мг). Второй – с 20-х чисел июня по начало – конец I декады июля (ранняя форма кеты с массой тела рыб 500–700 мг). Крупная молодь ранней кеты размером более 50 мм уже может иметь чешую. Число склеритов у таких рыб варьирует от 1 до 4. Размерно-весовые показатели покатной молоди поздней кеты других рек сходны с таковыми для р. Тауй (см. табл.17).

Сроки, суточная динамика ската и биологические показатели молоди ранней кеты могут не отличаться от таковых поздней формы. Так, в р. Мотыклейка (протяженность ее 49 км) молодь ранней кеты совершает покатную миграцию со II декады мая по конец июня, бо́льшая часть ее скатывается в темное время суток. Средний размер покатной молоди мотыклейской кеты (N = 300 экз.) составил 35,6 мм (30–42 мм), масса тела – 266 мг (165–580 мг).

Значительные размеры и масса тела молоди ранней кеты из крупных нерестовых водоемов обусловлены, по-видимому, особенностями воспроизводства кеты этой формы в бассейнах рек. Нерест ее происходит преимущественно в предгорных притоках 1–2-го порядка, значительно удаленных от устья. Так, например, в бас. р. Кава, скатываясь весной с нерестилищ, молодь попадает в основное русло, где медленное течение, хорошая кормовая база и высокая (до 15–18°С) температура воды. Река Кава играет роль выростного водоема для скатывающейся молоди ранней кеты. Продвигаясь вниз, она интенсивно питается веснянками, поденками, хирономидами и двукрылыми. В реках побережья молодь ранней кеты выходит из бугров раньше, чем молодь поздней формы, нагуливается на нерестилищах и питается во время покатной миграции, поэтому в период ската имеет гораздо бо́льшие размерно-весовые характеристики.

В малых реках, какой является Мотыклейка, молодь ранней кеты не имеет условий для длительного речного нагула и выносится весенним паводком сразу в морское прибрежье зал. Мотыклейский.

Очевидно, выживаемость молоди ранней кеты должна быть выше, так как она характеризуется более высокими размерно-весовыми характеристиками к моменту ската. В последние годы действительно отмечено увеличение доли ранней кеты в отдельных популяциях до 45–47% (Волобуев, Голованов, 2001), тогда как в 70–80-е гг. XX в. ее доля в подходах не превышала 5–6% (Евзеров, 1983). Рост численности ранней кеты, обусловлен, по-видимому, прекращением масштабного океанического дрифтерного лова и общим улучшением климатоокеанологической обстановки в экосистемах дальневосточных морей и в северо-западной части Тихого океана, что позволило восстановить внутривидовую структуру популяций.

В целом следует отметить, что скат мальков кеты поздней формы происходит в более сжатые сроки, тогда как скат молоди ранней формы может быть растянутым по времени и труднее поддается учету. Поэтому в качестве предикторов прогнозных оценок численности формирующихся поколений кеты, как правило, используются более полные данные о количественных показателях покатной миграции и коэффициентах возврата поздней кеты, которая в настоящее время является доминирующей экологической формой на материковом побережье Охотского моря. Однако учитываются имеющиеся данные о численности и биологической структуре и ранней формы кеты.

Выживаемость кеты от откладывания икры в грунт до ската молоди в море определяется влиянием комплекса абиотических и биотических факторов. Абиотические факторы основное влияние оказывают в период нереста, эмбриогенеза и в эстуарно-морской период жизни; воздействие биотических факторов происходит в основном после выхода личинок из бугров и перехода их на экзогенное питание (Костарев, 1964б, 1970; Леванидов, 1969; Рослый, 1970; Гриценко и др., 1987; и др.). Влияние абиотических факторов сопряжено с особенностями климатических условий. Их роль и изменения обусловлены сезонными и долгопериодными колебаниями климата. Воздействие абиотических факторов на воспроизводство лососей начинается с захода их в реки. В период анадромной миграции, нереста, инкубации икры и ската молоди лососей основными факторами, определяющими эффективность воспроизводства лососей,

являются гидрологический и метеорологический режимы в районе нерестовых водоемов. Выживаемость кеты сильно колеблется по годам в зависимости от конкретных условий воспроизводства: водности рек в летне-осенний период, сроков и высоты образования снежного покрова, температуры воздуха, обсыхания и промерзания нерестилищ, выпадения осадков.

Большое значение имеет водность рек, которая обеспечивает проход производителей на нерестилища и обусловливает их распределение по бассейну. В годы с мощными паводками уменьшается промысловая нагрузка на популяции и на нерест проходит большее количество производителей, и, наоборот, в маловодные годы повышается интенсивность промыслового изъятия и ограничивается доступность нерестилищ. Повышенные уровни и паводковые воды снижают эффективность нереста, так как частично нерест при повышенных уровнях воды происходит за пределами оптимальных границ нерестилищ и после спада воды они обсыхают, а с наступлением холодов промерзают. Кроме того, в паводки типичные многолетние нерестилища становятся малопригодными для нереста, поскольку скорости течения на них возрастают и много икры – до 50% теряется вследствие вымывания ее из гнезд (Леванидов, 1965). Гибель амурской кеты в среднем составляет около 50% от средней абсолютной плодовитости (Кузнецов И.И., 1937). По данным В.Н. Иванкова (1968), на Курилах потери икры при нересте составляют от 20 до 36% (33,6). За период инкубации гибнет в среднем около 43,5% икры от заложенной в грунт. По данным А.М. Каева (1980), выживаемость южнокурильской кеты превышает 80%. По мнению автора, такая высокая выживаемость объясняется высоким дебитом грунтовых вод, на выходах которых размножается кета.

Особенно сильно колебания уровня воды в реках воздействуют на выживание икры в зимний период за счет обсыхания, промерзания нерестовых площадок, а также в результате снижения проточности и заиливания нерестовых бугров. Кроме того, паводки, проходящие после массового нереста, разрушают нерестовые бугры. Динамика водозапаса и уровень дебита грунтовых и таликовых вод во многом зависят от времени выпадения снега и высоты снежного покрова, так как своевременно выпавший снег играет роль теплоизолятора и способствует более равномерному расходу грунтовых вод в течение зимы. В малоснежные, с низкими температурами зимы происходит глубокое промерзание почвы, в результате чего отмечается промерзание таликовых образований, насыщенных водой, и снижается или вовсе прекращается ее поступление из водоносных горизонтов. Между высотой снежного покрова в декабре и величиной потомства, полученного от одной самки, установлена высокая степень корреляции – 0,79 (Костарев, 1970г). Таким образом, температурный фактор в сочетании с высотой снежного покрова существенно влияет на выживаемость икры и личинок кеты. В зависимости от степени влияния перечисленных факторов колеблется и выживаемость потомства лососей. Среднемноголетний коэффициент ската кеты в реках юго-западной части побережья колебался от 0,3 до 35,5%, составив в среднем 15,7% (Костарев, 1970б). В реках северо-восточного участка показатели выживаемости гораздо ниже – коэффициент ската колеблется в пределах 2,1–9,6%, что, возможно, обусловлено более суровыми климатическими условиями региона. Среднемноголетний коэффициент возврата северо-охотоморской кеты от отложенной икры составляет 0,11–0,13%, кеты западного участка побережья – 0,13% (Костарев, 1970б). Коэффициент возврата от скатившейся молоди кеты рек охотского стада составил 1,9% при колебаниях от 0,69 до 5,16% (Костарев, 1970б). В реках северо-восточного участка побережья (тауйское, ямское, гижигинское стада) среднемноголетний коэффициент возврата бли-

зок к 1,0% при колебаниях от 0,3 до 2,4%. Коэффициент возврата амурской летней кеты в среднем составляет 1,6–1,7, осенней – 1,9% (Рослый, 2002).

В реках материкового побережья Охотского моря основными видами рыб, уничтожающими молодь тихоокеанских лососей, являются хариус, голец и кунджа. Самый массовый вид – сибирский хариус. Наблюдения, проведенные на рр. Охота, Челомджа, Яма и Гижига в 70–80-е гг. XX в., показали, что икра и молодь лососей служат важными компонентами питания факультативных хищников в мае-июне во время ската молоди с нерестилищ и в руслах рек на пути ее к морю. Частота встречаемости молоди кеты и горбуши в желудках хариуса составила 48–100, гольца – 17–96, кунджи – около 1% (Волобуев, Кузищин, 1988).

В предпокатной и покатной периоды молодь кеты в реках охотоморского побережья интенсивно поедается сибирским хариусом, который выступает в роли основного факультативного хищника пресных вод. В конце мая – июне хариус в районе нерестилищ питается в основном покатной молодью кеты, которая составляет 78–95% от массы пищевого комка. В основном он образует массовые скопления в устьях нерестовых проток, где интенсивно поедает скатывающуюся с нерестилищ молодь. Максимальное значение индексов наполнения желудков при питании молодью лососей достигалось к пику ее покатной миграции, которая обычно приходится на конец мая – начало июня. В желудках хариуса встречено до 120–170 экз. молоди кеты. В среднем за годы наблюдений (1978–1992) количество мальков кеты на один желудок колебалось от 10 до 42 экз. Частные индексы наполнения желудков были высокими – 256–343‰ (Волобуев, Рогатных, 1999).

Следует отметить, что вторым по значимости факультативным хищником в реках материкового побережья является голец проходной (*Salvelinus malma*). В желудках крупных гольцов (45–50 см) насчитывалось до 330, в среднем 12,6 экз. молоди кеты. Сходный уровень потребления молоди лососей гольцом для рр. Кухтуй и Охота приводят К.И. Попов (1958) и В.Л. Костарев (1970а). Индексы наполнения желудков у гольца молодью кеты (до 170 экз. молоди кеты и горбуши в одном желудке) колебались от 60 до 570‰. Однако численность гольца, остающегося после зимовки в реках, к моменту ската молоди невелика, поэтому значительного негативного влияния на выживаемость и численность молоди лососей он не оказывает.

Значительное выедание мальмой молоди горбуши показано для прибрежья северо-востока Камчатки (Тиллер, 2007). В желудках гольцов количество съеденной молоди горбуши достигало 400–940 экз. при индексе наполнения желудков до 1000‰.

Кунджа (*S. leucomaenis*) скатывается в море после зимовки в течение апреля – начала мая, поэтому в период ската молоди лососей в реке она практически отсутствует и как факультативный хищник негативного влияния на формирующиеся поколения лососей не оказывает. В период нагула в морском прибрежье молодь лососей в ее питании встречалась редко и в небольшом количестве (в среднем менее 1 экз./желудок, средний частный индекс наполнения ее желудков молодью составил 2,18‰ (Волобуев, Никулин, 1975)). Основное значение в питании кунджи имели морские рыбы – навага и корюшка с наполнением желудков до 323‰.

В реках Сахалина кунджа интенсивно поедает молодь лососей (Воловик, Гриценко, 1970), в озерах Южного Сахалина она в основном потребляет песчанку, корюшку и гольяна (Савваитова, 1964). В Приморье кунджа в значительном количестве поедает покатную молодь горбуши (Василенко-Лукина, 1962). Отмечено, что в годы с маловодными, непродолжительными паводками доля молоди, поедаемой факультативными хищниками, увеличивается, и, наоборот, чем сильнее и продол-

жительнее весенний паводок, тем большее значение в их питании приобретает сносимый бентос. Отметим, что в маловодные весенние паводки с умеренной мутностью воды молодь доступна хищникам и в основном русле, тогда как в годы с сильными паводками и повышенной мутностью воды хариус и голец вынуждены уходить с речного русла и отстаиваться в затонах и заливах на участках со светлой водой. При этом основная масса молоди выходит из-под пресса факультативных хищников и беспрепятственно преодолевает речной отрезок пути в период миграции в море (Фроленко, 1983). По мнению некоторых авторов (Воловик, Гриценко, 1970), факультативные хищники поедают в основном недоразвитую, нежизнеспособную молодь. Однако регулярно проводимый нами внешний осмотр хорошо сохранившейся молоди, вынутой из глотки и верхнего отдела желудка хариусов и гольцов, показал, что она была нормально развитой, хорошей упитанности, без желточных мешков и каких-либо признаков уродств, т. е. вполне жизнеспособной.

Кроме того, следует отметить, что большое значение на выживаемость в пресных водах производителей, эмбрионов и мальков кеты имеют и другие факторы биотического порядка: рыбоядные птицы, хищные млекопитающие и грибок *Saprolegnia* sp. (Волобуев, Кузищин, 1988). Некоторое негативное влияние на общую численность покатной молоди оказывают такие рыбоядные птицы, как крачки и речные чайки, многочисленные сезонные скопления которых ежегодно наблюдаются в весеннее время на лососевых нерестовых реках северо-охотоморского побережья. В течение светового дня они б*о*льшую часть времени летают на низкой высоте над рекой, то и дело выхватывая скатывающуюся молодь из воды. По частоте охотничьих нырков чаек косвенно можно судить об интенсивности ската молоди лососей.

Значительное выедание молоди кеты факультативными хищными рыбами пресноводного комплекса (ленок, налим, хариус, гольян, голец) отмечено И.И. Кузнецовым (1937). Наибольший ущерб вследствие хищничества наносят ленок (до 35 экз. молоди в желудках), налим (до 43 экз. молоди) и гольцы (более 300 экз. молоди кеты). По мнению этого же автора, огромный ущерб численности формирующимся генерациям лососей причиняют рыбоядные птицы, например, крачки. На Камчатке в районе Азабачьего озера за 2-месячный период во время ската, по подсчетам автора, они поедают не менее 1 млн крупных (5–6 см) мальков кеты.

Выедание хищниками пресных вод скатывающейся молоди лососей в бассейне Амура может достигать 22,5% от ее общего количества (Леванидов, 1969). Значительный ущерб в лимане Амура и морском прибрежье Сахалинского залива и Татарском проливе наносит выедание молоди лососей миногой – до 50–60% (Рослый, 2002; Beamish, Rosly, 1995). В большом количестве молодь лососей в лимане Амура и эстуариях камчатских рек (более 50%) поедается азиатской корюшкой (Леванидов, 1969; Карпенко, 1983).

Отрицательное воздействие на численность лососей во время их анадромной миграции оказывают настоящие тюлени – в основном это ларга, являющаяся доминирующим видом в прибрежье. В летнее время (июль-август) ларга повсеместно встречается вдоль всей береговой полосы (3–5 экз. на 1 км), но значительные скопления ее отмечены в приустьевых участках нерестовых рек. Численность таких скоплений зависит от величины реки и количества заходящих на нерест лососей. По экспертной оценке, численность ларги в пределах Тауйской губы составляет не менее 10 тыс. экз. (Задальский, 2004). В прилив ларги находятся в воде и охотятся за лососями, активно поедая их; во время отлива на косах и банках они образуют залежки иногда численностью до нескольких тысяч. Рассчитанное теоретически возможное выедание лососей ларгой за сезон в прибрежье Тауйской губы составляет около 8 тыс. т.

Значительное количество нерестующих лососей поедается бурыми медведями, которые ко времени нереста концентрируются в районе нерестилищ. Особенно велико их влияние на лососей, преодолевающих перекаты и размножающихся на мелководных нерестилищах. В период нереста горбуши, кеты и кижуча на крупных нерестилищах охотоморских рек скапливается до 30–40 бурых медведей, которые в августе-сентябре питаются исключительно рыбой. По нашим наблюдениям, суточный рацион медведя в это время составляет 4–6 лососей. Подсчеты показывают, что за нерестовый период только на одном контрольном нерестилище медведями уничтожается до 10–12 тыс. рыб. Помимо этого, медведи создают фактор беспокойства и нарушают нормальное течение процесса распределения по нерестовым участкам и нереста производителей (Волобуев, Кузищин, 1988). Значительное выедание бурыми медведями лососей на нерестилищах (до 75–100%) отмечено С.М. Коноваловым (1980), В.А. Паренским (2005), Е.В. Голубь (2007).

В течение августа-сентября во время икрометания на нерестилищах лососей их икрой питаются хариус и голец. Накормленность хариуса икрой достигает 567‰, гольца – 233‰. Частота встречаемости икры в желудках рыб достигала 100%. Однако ущерба воспроизводительному потенциалу популяции этим не наносится, поскольку поедается, как правило, потерянная при нересте икра, вымытая течением из бугров. Поэтому хариус и голец выступают здесь в роли биологических мелиораторов лососевых нерестилищ.

Значительное количество оплодотворенной икры кеты и кижуча гибнет от грибка *Saprolegnia* sp. в период инкубации в грунте нерестилищ – до 47–91% (Волобуев, 1984; Рогатных, 1987). Повышенная гибель от *Saprolegnia* sp. наблюдается в нерестовых буграх во второй половине зимы, когда снижается инфильтрационная способность грунтового потока в результате уменьшения водозапаса, аккумулированного в таликовых структурах. В это время в водоснабжении бугров увеличивается роль подруслового потока и с ним в гнезда попадают споры сапролегниевого грибка, который обильно поселяется на трупах производителей лососей, находящихся на нерестилищах.

4.7. Экология молоди в эстуарно-прибрежный период жизни

После ската из рек молодь кеты некоторое время нагуливается и проходит физиологическую адаптацию в лиманах, эстуарных участках рек и опресненных районах моря. Выживание молоди лососей в ранний морской период определяется воздействием биотических и абиотических факторов среды. Работы, проведенные в лимане крупной лососевой р. Ола в 2003–2005 гг., показали, что распределение молоди кеты в основном зависит от солености воды (Izergina et al., 2006). Такие эстуарии отличаются довольно гомогенным составом водных масс и относятся к олигогалинному типу с соленостью от 0 до 20‰ в различное время суток и на разных участках. В течение июля отмечены значительные скопления молоди кеты как в приустьевой части реки, так и по акватории лимана, в основном на мезо- и олигогалинных участках.

Для оценки адаптационных возможностей молоди при изменении среды обитания изучалась периферическая кровь, так как она отвечает количественными и качественными изменениями своего состава на любые воздействия среды в целях поддержания гомеостаза.

Установлено, что для популяций кеты в реках, имеющих значительные лиманы, характерен длительный процесс смолтификации, связанный с постепенной адаптацией молоди к условиям нарастающей солености. Гематологические показатели, характеризующие состояние иммунной системы и определяющие компенсаторные возможности организма, претерпевают в этот период значитель-

ные изменения. Эксперименты показывают, что при быстром переходе из пресной воды в морскую с соленостью около 30‰ (обычно это происходит при мощных паводках) гибель молоди кеты может достигать от 30 до 40%. Исследования позволили выявить совокупность гематологических показателей, при наличии которых молодь не выдерживает резких колебаний солености.

Повышение уровня воды в реке в период ската молоди выше среднемноголетних показателей приводит к пассивному выносу значительного количества молоди в прибрежье, в зону повышенной солености, что является причиной резкого увеличения смертности и оказывает значительное влияние на формирование численности поколений. На наш взгляд, этот частный пример раскрывает механизм адаптации и выживания молоди лососей на одном из важнейших этапов жизненного цикла кеты – при переходе из пресной воды в морскую.

Обловы молоди кеты в эстуариях рек и прибрежной части Тауйской губы проводились в июне-июле мальковым неводом. Было исследовано 207 экз. Температура воды в июне была 7–11°С, в июле – 9–14°С. Средняя длина молоди кеты за весь период исследований составила 53,5 (±1,2) мм, средняя масса тела – 1,68 (±0,14) г. В течение месяца длина рыб увеличилась в 1,8 раза, а масса тела – более чем на порядок. Средний общий индекс наполнения желудков за период исследований составил 164,9‰.

В целом срок пребывания молоди кеты в охотоморском прибрежье может достигать 3 мес (Афанасьев и др., 1994б). Столь длительное нахождение молоди кеты в приливно-отливной зоне объясняется разновременностью ската, ее биологической разнокачественностью и более жесткими фоновыми условиями (ледовитость, температурный режим, кормовая база) прибрежных вод региона. Сходные данные имеются для кеты северо-востока Камчатки (Карпенко, 1998). В лагунах юго-западного Сахалина молодь кеты после ската из рек задерживается с апреля до середины июня, интенсивно питаясь и проходя осморегуляторную адаптацию при солености прибрежных вод от 4 до 29–31‰ (Фроленко, 1965; Шершнев, 1970, 1975). В Британской Колумбии пребывание молоди в межприливной зоне может достигать 1 мес и более (Mason, 1974), причем отмечено, что в течение мая-июня молодь совершала периодические перемещения из пресной воды в соленую и обратно в зависимости от приливно-отливных циклов, активно питаясь пресноводными, эстуарными и морскими организмами.

С ростом молоди и прогревом воды в конце июля она начинает отходить в более глубоководные мористые участки. В более поздних тралениях (вторая половина июля) в прибрежной части шельфа (10–30-мильная зона) в зал. Шелихова съемку проводили с середины по конец июля. Максимальные уловы сеголетков кеты были приурочены к наиболее прогретым участкам моря – до 12–14°С. Средняя длина рыб в этот период составила 57,3 (39,3–77,3) мм, масса – 4,48 (2,13–7,98) г. В пище молоди преобладали ракообразные (Gammaridae, Mysidacea, Calanidae) и личинки мойвы – *Mallotus villosus catervarius*. Средняя накормленность рыб составила 233,2‰.

Результаты тралений в прибрежных акваториях зал. Шелихова (Ямская, Наяханская, Вархаламская губы) показали, что основная масса молоди до 15–20 июля обитает в хорошо прогреваемой (до 10–12°С) мелководной зоне, концентрируясь в небольших заливах и бухтах с хорошо развитой кормовой базой. Молодь активно питается морскими ракообразными (Calanidae, Gammaridae, Mysidacea), насекомыми, личинками рыб. Накормленность рыб составила в среднем 238,8‰. В конце июня – начале июля длина молоди кеты достигала 43,8 мм, масса – 840 мг. Влияние хищников прибрежья было незначительным: из исследованных 1875 желудков хищных рыб молодь кеты обнаружена лишь у двух особей корюшки и у одного гольца. По мере удаления от берега темпе-

ратура воды понижалась, количество молоди в уловах уменьшалось, но размер и масса ее увеличивались.

4.8. Экология молоди в ранний морской период жизни

Траловые съемки северной части Охотского моря показали, что в сентябре основная масса сеголетков кеты смещается на юг к центральной части моря (55–54° с. ш.). Уловы на траление здесь колебались от 6 до 51 экз. Максимальные уловы сеголетков кеты отмечены при температуре воды от 10 до 12°С. Скопления молоди были привязаны к периферии кормовых полей мезопланктона, которые довольно постоянны во времени и пространстве, что позволяет сузить зону поиска при учетных работах. Основной район нагула молоди кеты перед откочевкой в океан (вторая половина августа – сентябрь) находится между 54–57° с. ш. и 144–154° в. д. К середине сентября сеголетки кеты достигают 16–22 см и массы тела 47–111 г (табл. 18).

Таблица 18. **Средние длина и масса тела молоди кеты в Охотском море в сентябре 1986–1990 гг.**

Показатель	1986 г.	1987 г.	1988 г.	1989 г.	1990 г.
Длина тела по Смитту, см	19,6	16,1	20,3	19,6	21,7
Масса тела, г	–	47,3	102,6	89,0	111,0
N, экз.	124	43	598	312	38

Сеголетки кеты из Охотского моря несколько крупнее восточнокамчатских (Карпенко, 1987, 1998). Пищевой спектр охотоморских сеголетков в сентябре расширяется и может включать 8–10 видов ракообразных (Euphausidae, Hyperiidae, Copepoda, Calanidae) и молодь рыб. В питании преобладали эвфаузиевые, гипериды, а также личинки и молодь рыб (мойва, минтай). Накормленность рыб в среднем составляла до 300 (80–570) ‰. Температура воды изменялась от 8,0 до 12,7°С.

В октябре-ноябре происходит миграция сеголетков кеты из Охотского моря через Курильские проливы в океан (Шунтов, 1989). Зимовка и 2–3-летний нагул кеты происходит в Беринговом море и Приалеутском районе Тихого океана, что подтверждается результатами мечения: особи, помеченные в водах Алеутской гряды, ловились на северном побережье Охотского моря в августе-сентябре (Бирман, 1985).

Реализация жизненной стратегии у кеты осуществляется в несколько этапов: пресноводный, эстуарно-прибрежный, морской, океанический. По эффективности воспроизводства, выживания на пресноводном этапе жизни и при переходе в морскую среду мы получаем оценку численности формирующихся поколений лососей. Исследование факторов, определяющих их конечную численность в морской период жизни, дает нам возможность, оценивая уровень преднерестовых миграций, осуществлять оперативное управление береговым промыслом и рационально эксплуатировать запасы вида.

4.9. Преднерестовые миграции

Работы по мониторингу морского периода жизни тихоокеанских лососей имеют большое значение в изучении выживаемости поколений, распределения лососей на местах нагула, оценке сроков и динамики преднерестовой миграции, оперативной корректировке прогнозов подходов и управлении береговым промыслом. Особую актуальность представляют исследования, проводимые на

конечной фазе морского периода жизни лососей – во время возврата созревающих производителей (рекрутов) к родным водоемам. Проведение судовых экспедиционных работ позволяет заблаговременно (до 2–3 недель) оценить интенсивность подходов производителей и скорректировать сроки начала путины, а также получить данные о распределении миграционных потоков и биологических характеристиках лососей. Накопление рядов лет наблюдений по срокам, условиям и интенсивности преднерестовых миграций тихоокеанских лососей дает возможность существенно повысить точность оперативных прогнозов и обеспечивает рациональное управление их запасами. Методической основой оценки уровня и численности подходов лососей с применением лова пелагическими сетями стало предположение о пропорциональности уловов на усилие (улов на 1 сеть длиной 50 м) на путях миграции и величин запаса лососей. Многолетние ряды данных уловов на усилие (экз./сеть) позволяют достоверно оценивать связи уловов на усилие с численностью возвратов. Так, например, степень связи дрифтерных уловов горбуши с численностью ее подходов к восточному побережью Камчатки довольно высока (значения R^2 составляли 0,74–0,87) (Ерохин, 2007а).

Таблица 19. **Уловы кеты на единицу усилия (экз./сеть) и ее доля в уловах в разных районах исследований (%)**

Год	Уловы, экз./сеть					Доля в уловах, %				
	Май	Июнь	Июль	Август	Общее	Май	Июнь	Июль	Август	Общее
Петропавловско-Командорская подзона										
2001	–	0,24 0,13–0,39	0,27 0,22–0,34	–	0,24 0,13–0,39	–	5,0	3,8	–	4,5
2002	0,21 0,10–1,02	0,40 0,31–0,46	–	–	0,23 0,10–1,02	4,9	6,0	–	–	5,1
2003	–	0,47 0,21–1,03	0,28	–	0,46 0,21–1,03	–	6,4	8,1	–	7,8
Тихоокеанская подзона										
2001	–	–	1,75 0,54–3,38	–	1,75 0,54–3,38	–	–	28,4	–	28,4
2002	–	0,31 0,04–2,81	0,18 0,11–0,24	–	0,29 0,04–2,81	–	13,0	7,1	–	12,2
2003	–	–	1,35 0,20–2,63	–	1,35 0,20–2,63	–	–	22,9	–	22,9
Северо-Охотоморская подзона										
2001	–	7,88 0,62–19,51	5,85 3,92–8,11	3,96	6,92 0,62–19,51	–	95,7	50,1	50,3	69,9
2002	–	–	4,18 1,27–9,58	–	4,18 1,27–9,58	–	–	80,7	–	80,7
2003	–	–	2,61 0,71–5,83	2,42 1,5–4,79	2,53 0,71–5,83	–	–	50,3	60,3	54,2

Проведение исследований морского периода жизни лососей с использованием контрольного дрифтерного лова является важным и необходимым инструментом анализа преданадромных потоков и оценки величин их подходов в регионы Дальнего Востока. Наличие таких данных позволяет осуществлять заблаговременную корректировку уровня, сроков подходов лососей и оперативное управление береговым промыслом (Синяков, 2008).

По результатам проведения в 2001–2003 гг. экспедиционных научно-исследовательских работ получены сведения о сроках, динамике, относительной численности, уловам на усилие и других показателях кеты во время ее преднерестовых миграций в северо-западной части Тихого океана и Охотском море на

этапе продвижения из мест нагула к местам воспроизводства (Волобуев и др., 2001; Volobuev et al., 2002). Работы выполнялись в Петропавловско-Командорской, Тихоокеанской, Северо-Охотоморской рыбопромысловых подзонах.

Кета ежегодно встречалась во всех рыбопромысловых подзонах на протяжении всего периода наблюдений. После достижения кетой, нагуливающейся в северо-западной части Тихого океана, генетически обусловленных морфофизиологических кондиций начинается ее преднерестовая миграция в направлении Охотского моря, куда она проходит в основном через Четвертый Курильский пролив (Бирман, 1985), а также через другие проливы, находящиеся между Четвертым и Фриза (Шунтов, 1994). Проводимые исследования позволили проследить зарождение миграционных потоков кеты в Петропавловско-Командорской подзоне, их развитие в Тихоокеанской подзоне (Северо-Курильской зоне) и завершение в Северо-Охотоморской подзоне (табл. 19).

Как следует из табл. 19, кета составляла основу уловов в Северо-Охотоморской подзоне и выступала в роли субдоминанта по отношению к другим видам лососей в Петропавловско-Командорской и Тихоокеанской подзонах. Ее наибольшие уловы на одно рыбопромысловое усилие в Петропавловско-Командорской подзоне наблюдались в июне, а в Тихоокеанской и Северо-Охотоморской подзонах, как правило, в июле, что обусловлено схемой ее миграционного пути в период морских преднерестовых миграций (см. табл. 19).

В морских уловах кета была представлена 6 возрастными группами: от 1+ до 6+. Рыбы в возрасте от 2+ до 5+ лет встречались ежегодно. Доминировали 4-летние (3+) и 5-летние (4+) особи, составлявшие в сумме от 87,5 до 100% уловов. Доля рыб в возрасте 2+ и 5+ лет не превышала 12,5%. Двух- (1+) и 7-летние (6+) особи встречались единично, и их доля не превышала 0,2% (табл. 20).

За время исследований размеры кеты варьировали от 37,6 до 79,9 см, масса тела – от 0,58 до 7,48 кг, составляя в среднем, соответственно, 59,5 см и 2,81 кг. В уловах практически всегда преобладали самки или соотношение полов было примерно одинаковым, доминирование самцов в уловах было отмечено однажды в июне 2001 г. в Северо-Охотоморской подзоне (табл. 21).

Таблица 20. **Возрастной состав кеты в морских уловах, %**

Год	Месяц	Возраст, лет					
		1+	2+	3+	4+	5+	6+
Петропавловско-Командорская подзона							
2001	Июнь	–	0,5	39,4	56,1	4,0	–
	Июль	–	1,0	41,5	55,0	2,5	–
	Среднее	–	0,8	40,5	55,5	3,2	–
2002	Май	–	0,7	30,6	61,2	7,3	0,2
	Июнь	–	–	35,0	60,0	5,0	–
	Среднее	–	0,6	31,1	61,1	7,0	0,2
2003	Июнь	–	2,1	52,6	37,4	7,9	–
	Июль	–	–	40,6	46,9	12,5	–
	Среднее	–	1,9	51,7	38,1	8,3	–
Тихоокеанская подзона							
2001	Июль	–	1,2	39,8	57,6	1,4	–
2002	Июнь	–	1,7	53,7	40,6	4,0	–
	Июль	–	5,1	59,6	28,3	7,0	–
	Среднее	–	2,1	54,3	39,2	4,4	–
2003	Июнь	–	2,3	58,1	32,6	7,0	–
Северо-Охотоморская подзона							
2001	Июнь	–	0,3	31,8	61,0	6,9	–
	Июль	–	1,8	44,0	51,7	2,5	–
	Август	–	–	48,0	52,0	–	–
	Среднее	–	0,8	36,8	57,3	5,1	–
2002	Июль	–	6,7	60,5	29,0	3,8	–
2003	Июль	0,2	4,2	77,1	17,9	0,6	–
	Август	–	8,5	73,8	16,6	1,1	–
	Среднее	0,1	6,1	75,6	17,4	0,8	–

Таблица 21. **Биологические показатели кеты**

Год	Месяц	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			Доля самок, %	N, экз.
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		
Петропавловско-Командорская подзона									
2001	Июнь	61,0±0,5 52,0–71,0	59,2±0,3 50,0–69,0	60,1±0,3 50,0–71,0	3,14±0,08 1,92–5,72	2,77±0,05 1,67–3,85	2,95±0,05 1,67–5,72	52,0	198
	Июль	61,1±0,5 54,0–70,0	60,2±0,3 51,0–69,0	60,6±0,3 51,0–70,0	3,09±0,09 1,70–4,87	2,96±0,05 1,80–4,53	3,01±0,04 1,70–4,87	62,5	200
	Среднее	61,1±0,3 52,0–71,0	59,8±0,2 50,0–69,0	60,3±0,2 50,0–71,0	3,12±0,06 1,70–5,72	2,88±0,03 1,67–4,53	2,98±0,03 1,67–5,72	57,3	398
2002	Май	59,3±0,2 45,0–66,0	58,3±0,2 51,0–67,0	58,8±0,1 45,0–67,0	2,65±0,03 1,54–4,43	2,50±0,03 1,60–3,88	2,57±0,02 1,54–4,43	54,6	454
	Июнь	60,9±0,6 54,0–69,0	59,1±0,5 53,0–67,0	60,0±0,4 53,0–69,0	2,80±0,11 1,77–4,22	2,55±0,10 1,81–4,61	2,68±0,07 1,77–4,61	50,0	60
	Среднее	59,5±0,2 45,0–69,0	58,4±0,2 51,0–67,0	58,9±0,1 45,0–69,0	2,67±0,03 1,54–4,43	2,51±0,03 1,60–4,61	2,58±0,02 1,54–4,61	54,1	514
2003	Июнь	60,2±0,4 44,8–72,5	59,5±0,3 47,7–70,5	59,8±0,2 44,8–72,5	3,06±0,07 0,94–5,88	2,91±0,05 1,29–5,20	2,97±0,04 0,94–5,88	55,1	383
	Июль	61,0±1,0 55,0–70,5	60,6±0,9 55,0–66,0	60,8±0,7 55,0–70,5	3,10±0,17 2,03–4,50	3,08±0,16 1,96–4,29	3,09±0,12 1,96–4,50	50,0	32
	Среднее	60,2±0,4 44,8–72,5	59,6±0,3 47,7–70,5	59,9±0,2 44,8–72,5	3,06±0,07 0,94–5,88	2,92±0,04 1,29–5,20	2,98±0,04 0,94–5,88	54,8	414
Тихоокеанская подзона									
2001	Июль	60,5±0,2 51,0–74,0	60,1±0,2 51,0–71,0	60,3±0,1 51,0–74,0	3,08±0,04 1,62–5,54	2,97±0,03 1,77–4,70	3,02±0,02 1,62–5,54	55,2	797
2002	Июнь	59,5±0,2 45,0–71,0	57,7±0,2 47,0–68,0	58,6±0,1 45,0–71,0	2,82±0,04 1,30–5,34	2,51±0,03 0,85–4,55	2,66±0,02 0,85–5,34	52,1	816
	Июль	59,3±0,8 48,0–70,0	58,6±0,6 50,0–67,0	58,9±0,5 48,0–70,0	2,80±0,12 1,32–4,90	2,75±0,09 1,34–3,97	2,77±0,08 1,32–4,90	53,5	99
	Среднее	59,5±0,2 45,0–71,0	57,8±0,2 47,0–68,0	58,6±0,1 45,0–71,0	2,82±0,03 1,30–5,34	2,53±0,03 0,85–4,55	2,67±0,02 0,85–5,34	52,2	915
2003	Июнь	61,4±1,3 51,4–70,5	59,0±0,8 49,0–67,0	59,9±0,7 49,0–70,5	3,52±0,25 1,96–5,39	2,94±0,13 1,56–4,31	3,15±0,13 1,56–5,39	62,8	43
Северо-Охотоморская подзона									
2001	Июнь	59,9±0,2 53,0–70,0	58,8±0,2 53,0–68,0	59,4±0,1 53,0–70,0	2,77±0,03 1,89–4,75	2,59±0,03 1,78–4,25	2,69±0,02 1,78–4,75	42,8	449
	Июль	61,2±0,4 52,0–69,0	60,5±0,2 52,0–68,0	60,8±0,2 52,0–69,0	3,23±0,06 1,88–4,60	3,10±0,04 2,22–4,35	3,15±0,03 1,88–4,60	59,3	275
	Август	63,9±2,1 54,0–71,0	59,5±0,7 56,0–65,0	60,9±0,9 54,0–71,0	3,69±0,27 2,40–4,70	3,03±0,11 2,40–4,10	3,24±0,13 2,40–4,70	68,0	25
	Среднее	60,4±0,2 52,0–71,0	59,6±0,1 52,0–68,0	60,0±0,1 52,0–71,0	2,93±0,03 1,88–4,75	2,83±0,02 1,78–4,35	2,88±0,02 1,78–4,75	49,7	749
2002	Июль	58,2±0,3 45,0–70,0	57,6±0,2 48,0–66,0	57,8±0,2 45,0–70,0	2,56±0,05 1,09–4,12	2,49±0,03 1,34–3,99	2,52±0,03 1,09–4,12	61,2	448
2003	Июль	59,4±0,3 48,1–70,0	58,6±0,2 37,6–68,0	58,9±0,2 37,6–70,0	2,78±0,05 1,21–5,27	2,70±0,03 0,58–4,37	2,73±0,03 0,58–5,27	61,0	474
	Август	61,0±0,4 46,6–79,9	61,0±0,3 52,0–72,0	61,0±0,3 46,6–79,9	3,09±0,09 1,34–7,48	3,00±0,05 1,55–5,14	3,03±0,05 1,34–7,48	53,6	349
	Среднее	60,1±0,3 46,6–79,9	59,6±0,2 37,6–72,0	59,8±0,2 37,6–79,9	2,91±0,05 1,21–7,48	2,80±0,03 0,58–5,14	2,84±0,03 0,58–7,48	57,8	823

Основные биологические показатели кеты подвержены как межгодовой, так и географической изменчивости. Например, кета с наименьшими средними значениями длины и массы тела была отмечена в 2002 г., а с наибольшими – в 2001 г., тогда как ежегодно наименьшими линейными и весовыми показателями характеризовалась кета, отлавливаемая в Северо-Охотоморской подзоне, наибольшими, как правило, кета Тихоокеанской подзоны. На протяжении исследований в течение одного сезона, как обычно, во всех подзонах в течение преднадромной миграции наблюдалось увеличение линейно-весовых размеров кеты, свидетельствующее о замещении в миграционном потоке ранней формы ее поздней темпоральной группировкой (см. табл. 21).

В Петропавловско-Командорской подзоне и Северо-Курильской зоне Тихоокеанской подзоны в уловах преобладала кета с гонадами на II–III и III стадиях зрелости. В Северо-Охотоморской подзоне отмечено преобладание кеты с гонадами на III–IV и IV стадиях зрелости (табл. 22). Это хорошо заметно по наиболее представительным данным 2001 г. В то же время в 2003 г. в уловах встречалось более 40% неполовозрелой кеты. Неполовозрелая кета среди мигрирующих к местам воспроизводства лососей в Охотском море встречалась и в прежние годы. В 1993 г. доля таких рыб составила 29%, а в 1994 г. – 38% (Волобуев и др., 1995). Среди неполовозрелых рыб (стадия зрелости гонад II) в эти годы преобладали 4-летки (3+): соответственно 62,8 и 63,5%. Бо́льшая часть (77,8–68,2%) неполовозрелой кеты была представлена самцами, причем основная ее масса встречалась в начале хода (июнь). В июле доля незрелых рыб понижалась до 8–10%. По результатам траловых съемок в зимний период неполовозрелой кеты в Охотском море не обнаружено (Радченко и др., 1991; Шунтов, 1994), а осенью ее численность очень низка (0,3%) (Шунтов, 1989). Наличие агрегаций неполовозрелых особей кеты в Охотском море в июне-июле, возможно, обусловлено привлечением их шлейфом видоспецифичных феромонов и аттрактантов, которые выделяются массой идущих на нерест зрелых рыб этого вида. Значительные скопления неполовозрелой кеты (до 80%) в океане в районе северных Курильских островов и в Охотском море отмечались ранее И.Б. Бирманом (1958, 1985), который считал, что сезонные миграции играют важную роль в реализации механизма хоминга.

В желудках кеты отмечены каляниды, гипериды, эвфаузииды, гаммариды, рыбы (преимущественно светящиеся анчоусы), крылоно-

Таблица 22. **Соотношение кеты с гонадами на разных стадиях зрелости, %**

Год	Месяц	Стадия зрелости				
		II	II–III	III	III–IV	IV
Петропавловско-Командорская подзона						
2001	Июнь	18,6	6,2	35,0	36,6	3,6
	Июль	12,5	7,5	22,5	45,0	12,5
	Среднее	15,5	6,9	28,7	40,8	8,1
2002	Май	1,5	30,8	67,7	–	–
	Июнь	6,7	38,3	55,0	–	–
	Среднее	2,1	31,7	66,2	–	–
2003	Июнь	48,7	15,0	32,7	3,6	–
	Июль	38,6	6,5	45,2	9,7	–
	Среднее	47,9	14,3	33,7	4,1	–
Тихоокеанская подзона						
2001	Июль	9,0	8,5	29,5	46,7	6,3
2002	Июнь	4,8	33,3	61,9	–	–
	Июль	7,0	19,0	74,0	–	–
	Среднее	5,1	27,4	67,5	–	–
2003	Июнь	23,2	20,9	46,5	4,7	4,7
Северо-Охотоморская подзона						
2001	Июнь	20,5	20,3	25,4	31,8	2,0
	Июль	2,9	1,5	26,5	46,9	22,2
	Август	–	–	20,0	40,0	40,0
	Среднее	13,4	12,7	25,5	37,7	10,7
2002	Июль	4,9	24,0	71,1	–	–
2003	Июль	41,3	7,7	33,3	11,0	6,7
	Август	44,7	11,0	27,3	10,6	6,4
	Среднее	42,5	9,0	31,1	10,8	6,6

гие моллюски, молодь кальмара, гребневики и щетинкочелюстные. Основу питания кеты практически всегда составляли ракообразные.

Как показано в табл. 23, спектр питания кеты был подвержен межгодовой и пространственной изменчивости. Например, в Петропавловско-Командорской подзоне в 2001 г. в желудках кеты наиболее часто встречались эвфаузиевые раки и гребневики, в 2002 г. – каляниды, а в 2003 г. – гипериидыи молодь рыб. Однако если в Петропавловско-Командорской подзоне в 2001 г. основу питания кеты составляли каляниды, то в Тихоокеанской и Северо-Охотоморской подзонах – гипериидыи.

Таблица 23. **Спектр питания кеты в северо-западной части Тихого океана и в Охотском море**

Год	Месяц	Доля в пище, %									
		каляниды	гипериидыи	эвфаузииды	гаммариды	крылоногие	кальмары	миктофиды	молодь рыб	щетинко-челюстные	гребневики
Петропавловско-Командорская подзона											
2001	Июнь	–	4,3	59,4	–	–	4,3	–	–	–	31,9
	Июль	–	2,6	34,2	2,6	–	–	–	13,2	–	50,0
	Среднее	–	3,8	51,4	0,9	–	1,0	–	4,8	–	39,0
2002	Май	56,3	35,5	17,1	–	–	0,7	52,1	1,4	–	1,5
	Июнь	78,4	11,8	2,0	–	–		31,4	7,8	–	
	Среднее	58,8	32,8	15,4	–	–	0,7	49,8	2,2	–	1,3
2003	Июнь	15,5	25,5	20,8	0,6	–	3,7	–	26,4		7,5
	Июль	18,6	1,4	4,3	72,9	–	–	–	1,4	–	1,4
	Среднее	16,1	21,2	17,9	13,5	–	3,1	–	21,9	–	6,4
Тихоокеанская подзона											
2001	Июнь	–	–	5,1	–	25,3	–	–	6,3	–	63,3
2002	Июнь	6,7	66,1	74,1	–	0,8	1,1	10,8	4,1	0,1	4,7
	Июль	8,5	76,9	54,7	–	2,6	3,4	6,8	6,8	–	13,7
	Среднее	6,2	69,0	69,4	–	0,7	1,1	10,1	3,7	0,1	5,0
2003	Июль	27,3	–	36,4	–	–	18,2	–	18,2	–	–
Северо-Охотоморская подзона											
2002	Июль	–	96,6	89,0	–	–	0,4	0,8	0,8	–	0,4
2003	Июль	32,5	57,0	6,0	2,6	–	0,7	1,3	–	–	–
	Август	29,1	28,2	–	39,1	–	–	3,6	–	–	–
	Среднее	31,0	44,8	3,4	18,0	–	0,4	2,3	–	–	–

У большинства рыб степень наполнения желудков варьировала от 1 до 3 баллов. Доля особей с полным растянутым желудком (4 балла) обычно не превышала 10% и лишь в отдельных случаях достигала почти 20%. Наряду с этим во всех районах исследования наблюдались особи с пустыми желудками и их доля варьировала от 11,8 до 67,3% (табл. 24). Столь широкий диапазон варьирования доли рыб, не имевших в желудках кормовых объектов, по-видимому, связан не с плохими условиями обитания, а с качественным составом пищи кеты, что ранее отмечали Н.В. Кловач с соавторами (1996). В нашем случае наибольшая доля рыб с пустыми желудками наблюдалась в июле 2001 г. (67,3%), когда основу питания составляли гребневики и эвфаузииды, а наименьшая доля

(11,8%) – в 2002 г., когда основными компонентами в питании кеты были рыбы и калянусы (см. табл. 23, 24). Кроме того, степень наполненности желудков пищей зависит от времени, проведенного рыбами в сетях.

Таблица 24. **Наполнение желудков кеты, %**

Год	Месяц	Наполнение желудков, балл					Средний балл	N, экз.
		0	1	2	3	4		
Петропавловско-Командорская подзона								
2001	Июнь	39,6	49,7	10,2	0,5	–	0,7	197
	Июль	67,3	25,2	5,5	2,0	–	0,4	199
	Среднее	53,4	37,5	7,8	1,3	–	0,6	395
2002	Май	11,4	12,1	35,8	24,0	16,7	2,2	455
	Июнь	15,0	5,0	50,0	23,3	6,7	2,0	60
	Среднее	11,8	11,3	37,5	23,9	15,5	2,2	515
2003	Июнь	27,4	12,8	30,0	24,8	5,0	1,7	383
	Июль	15,6	6,6	12,5	59,0	6,3	2,3	32
	Среднее	21,5	9,5	21,3	42,1	5,6	1,8	420
Тихоокеанская подзона								
2001	Июль	65,7	31,7	2,3	–	0,3	0,4	398
2002	Июнь	12,1	5,2	30,5	32,6	19,6	2,4	820
	Июль	13,0	16,0	34,0	27,0	10,0	2,1	100
	Среднее	12,2	6,4	30,8	32,0	18,6	1,77	920
2003	Июнь	27,9	16,3	30,2	23,3	2,3	1,6	43
Северо-Охотоморская подзона								
2002	Июль	47,5	7,8	19,8	16,2	8,7	1,3	450
2003	Июль	50,6	8,8	21,1	19,3	0,2	1,1	478
	Август	57,6	15,6	16,0	10,4	0,4	0,8	288
	Среднее	54,1	12,2	18,6	14,8	0,3	1,10	766

Во всех исследованных районах проведены массовые анализы для оценки анатомических отклонений в развитии гонад кеты.

Все основные выявленные фенодевианты можно отнести к аномалиям, могущим снижать репродуктивный потенциал: перехлесты, нахлесты, перекручивания семявыносящего протока, перетяжки, фрагментарное деление на доли, недоразвитость одной из гонад и др. (Микодина, Пукова, 2002) (рис. 19–24).

Все указанные изменения морфологии гонад характерны в основном для самцов, встречаемость самок с подобными нарушениями развития половых желез невелика (Volobuev et al., 2002) (табл. 25). Для Петропавловско-Командорской подзоны доля самцов кеты с аномалиями гонад составила 52,3%, самок – 0,6%. Основная доля самцов с аномалиями развития гонад у кеты приходится на массовые возрастные группы – 3+ и 4+. В Северо-Курильской зоне доля самцов кеты с фенодевиантами семенников была также высокой – 67,6%. У самок фенодевианты яичников не отмечены.

Таблица 25. **Доля особей кеты с аномалиями развития гонад, %**

Зона, подзона	Самцы			Самки		
	N, экз.	аномальные		N, экз.	аномальные	
		шт.	%		шт.	%
Петропавловско-Командорская	130	68	52,3	167	1	0,6
Северо-Курильская	358	242	67,6	441	0	0,0
Северо-Охотоморская	120	79	65,8	180	2	1,1
Южно-Курильская	125	106	84,8	139	0	0,0

а

б

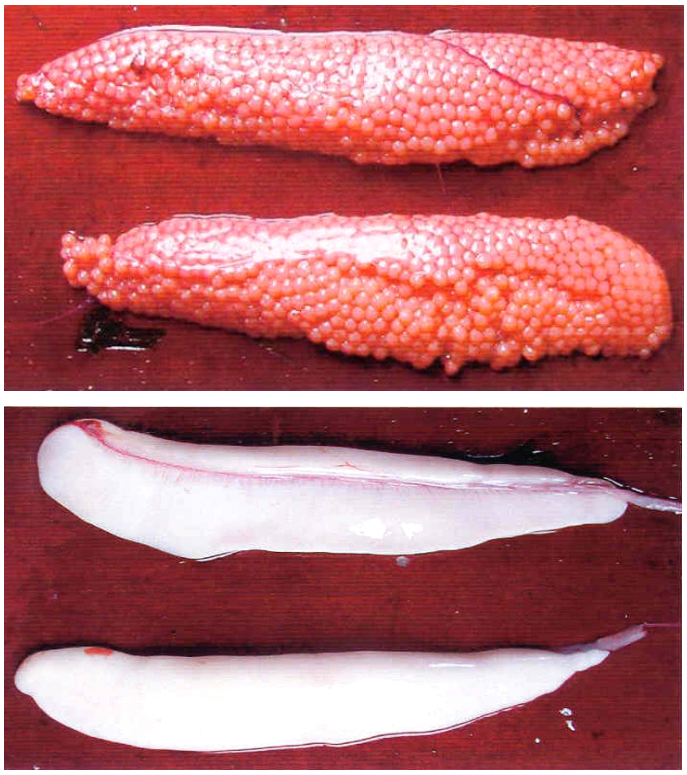


Рис. 19. **Нормальная морфология половых желез тихоокеанских лососей:** *а* – самок, *б* – самцов

Рис. 20. **Перехлесты и перекруты в головной и хвостовой частях семенников кеты**

Рис. 21. **«Морщинистая» поверхность семенников кеты, обусловленная множественными мелкими шрамами от небольших поверхностных очагов резорбции генеративной ткани**

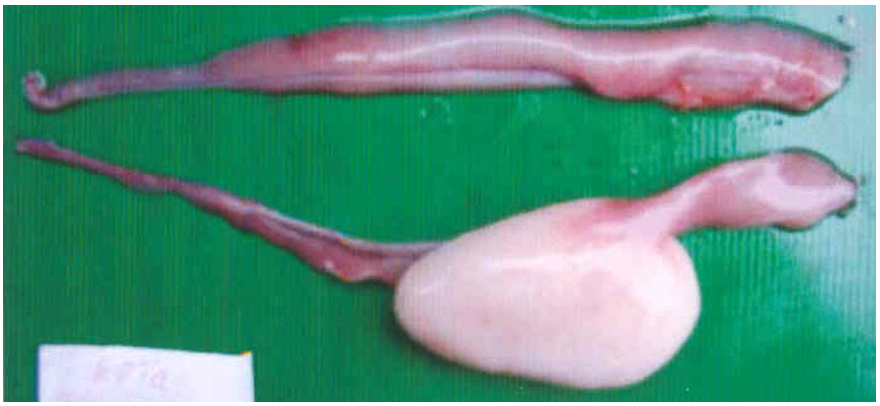


Рис. 22. **Опухоль на семеннике кеты с дегенерацией каудальной части**

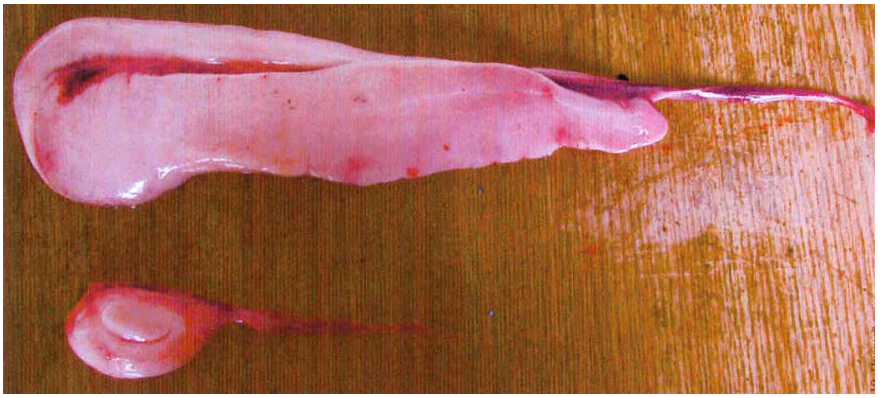


Рис. 23. **Левый семенник в виде яйцевидного образования с долей на поверхности, в правом – нахлест и подвернут головной конец**

Рис. 24. **Яичники кеты с жировыми опухолями и гематомами**

В Северо-Охотоморской подзоне доля рыб с аномальным развитием гонад оставалась высокой: у самцов она составила 65,8%. В Южно-Курильской зоне доля самцов с нарушениями развития семенников была еще выше, чем в более северных районах Тихого океана и Охотском море, – 84,8%.

Единичные аномалии в развитии гонад у кеты отмечались ранее (Shershneva, Vvedenskaja, 2001). В большем количестве такие аномалии характерны для восточносахалинской кеты (Gritsenko et al., 2001). Следует отметить, что по мере соматического роста гонад число фенодевиантов гонад резко снижается – более чем на порядок ко времени захода лососей в реки. Возможно, наличие массовых отклонений в развитии семенников является следствием аллометрии роста половых желез, которые, по-видимому, в основном нивелируются в процессе трофического роста гонад.

Для проведения исследований по оценке эффективности работы ЛРЗ и идентификации лососей относительно районов их происхождения широко применяются термические методы массового мечения тихоокеанских лососей. Внедрение в середине 1990-х гг. на лососевых рыбоводных заводах Магаданской области прогрессивных методов массового термического маркирования североохотоморской кеты посредством нанесения меток на отолиты позволило в настоящее время приступить к исследованиям по определению районов морского нагула и распределения охотоморских и других дальневосточных стад.

Кета, имевшая на отолитах метки, нанесенные на ЛРЗ, в сборах встречалась ежегодно. Места ее поимок в северо-западной части Тихого океана и в Охотском море в 2001–2005 гг. приведены на рис. 25.

Основываясь на количестве рыб, меченых на ЛРЗ и затем пойманных в море, по формуле, предложенной Петерсоном и модифицированной Чепменом (Рикер, 1979), можно оценить численность кеты того или иного региона происхождения в море:

$$N = \frac{(M+1)(C+1)}{R+1},$$

где M – количество меченых рыб, экз.; C – объем пробы, взятой при исследованиях, экз.; R – количество меченых рыб в пробе, экз.

Например, в результате расчетов численность рекрутов кеты североохотоморского происхождения в нагульных скоплениях в Петропавловско-

Командорской и Тихоокеанской подзонах, которые должны были подойти на нерест в 2001 г., была оценена в 2724,7 тыс. рыб. Подход кеты в реки северного побережья Охотского моря в 2001 г. составил 1704,0 тыс. рыб, т. е. потери в период нагула и преднерестовой миграции в море оценены в 1020,7 тыс.-экз. (около 37%), и, по нашему мнению, в первую очередь, они связаны с общей смертностью лососей в море. Это может быть следствием болезней, выедания хищниками, промысла и т. д.

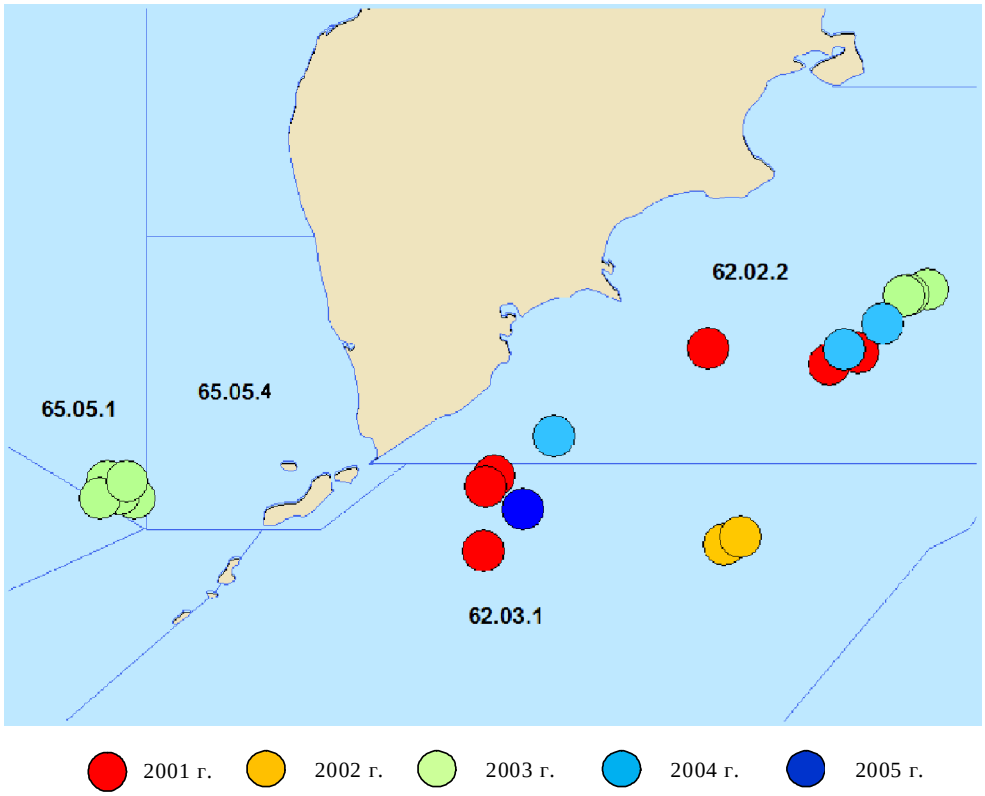


Рис. 25. **Карта-схема мест поимок североохотоморской кеты, помеченной термическими метками:** 62.05.2 – Петропавловско-Командорская подзона; 62.03.1 – Северо-Курильская зона (тихоокеанская сторона); 65.05.1 – Северо-Охотоморская подзона; 65.05.4 – Камчатско-Курильская подзона

Как показали наблюдения, проведенные в Притауйском районе Охотского моря (56–57° с. ш., 146–153° в. д.) на судах-дрифтероловах в 1993–1995 гг. (Волобуев и др., 1995), миграция кеты к побережью не ограничивается только прибрежными водами, а охватывает всю акваторию моря. Миграционные потоки кеты после преодоления ею Курильских проливов распределяются веерообразно. В Притауйском районе интенсивный ход ранней кеты в реки отмечен уже в первых числах июня, когда уловы на стандартную пелагическую сеть длиной 50 м достигали 10–12 экз. при температуре поверхности воды 1,6–2,5°С. Средняя масса рыб в течение июня составила 2,5–2,7 кг. Во II декаде июля она заметно увеличилась, и в уловах встречались особи массой 2,7–3,2 кг, что свидетельствовало о начале преднерестовой миграции поздней кеты.

4.10. Биологическая структура популяций

4.10.1. Возрастной состав

Кета, воспроизводящаяся в реках побережья, возвращается на нерест в основном в возрасте 2+…5+ лет (табл. 26).

Таблица 26. **Возрастной состав кеты материкового побережья Охотского моря в 1998–2008 гг., %**

Стадо	Возраст, лет						N, экз.
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
Гижигинское	–	2,0	42,7	49,9	5,3	0,1	21 281
Ямское	Ед.	2,5	43,0	45,7	8,7	0,1	37 860
Тауйское	Ед.	2,1	42,0	47,3	8,2	0,4	44 765
Охотское	–	4,0	48,2	43,5	4,3	Ед.	21 902
Общее	Ед.	2,7	44,2	46,3	6,6	0,2	125 808

Примечание. По охотскому стаду дополнительно использованы данные, приведенные в путинном прогнозе «Лосось-2009».

За прошедший период средний возраст кеты в подходах несколько снизился в 1970–1980-е и повысился в 1990-е гг. Сходная картина прослеживается при оценке среднего возраста созревания кеты в подходах и поколениях (табл. 27, 28). По-видимому, это обусловлено наблюдаемым во второй половине 1990-х гг. замедлением созревания поколений и возвратом значительной части кеты в возрасте 4+…5+ лет (вместо обычных 3+…4+ лет), которые составляли в среднем до 82–92% численности подходов в 1995–1996 гг.

Таблица 27. **Доля 4-летних рыб (%) и средний возраст (в скобках) охотоморской кеты в подходах**

Годы	Река			
	Гижига	Яма	Тауй	Кухтуй
1961–1965	61,2 (3,42)	57,5 (3,43)	52,5 (3,48)	49,1 (3,65)
1966–1970	52,3 (3,46)	64,8 (3,30)	59,9 (3,29)	48,2 (3,59)
1971–1975	68,0 (3,26)	65,0 (3,30)	69,9 (3,27)	61,1 (3,34)
1976–1980	59,4 (3,40)	54,2 (3,42)	59,6 (3,15)	38,4 (3,45)
1981–1985	61,9 (3,30)	48,1 (3,48)	62,9 (3,32)	56,7 (3,39)
1986–1990	51,6 (3,48)	52,2 (3,51)	59,6 (3,34)	51,4 (3,47)
1991–1995	52,9 (3,45)	43,7 (3,56)	38,3 (3,68)	41,6 (3,68)
1996–2000	52,0 (3,59)	42,9 (3,48)	49,9 (3,70)	52,8 (3,70)
2001–2005	47,2 (3,53)	42,2 (3,6)	49,4 (3,74)	45,7 (3,53)
2006–2009	55,8 (3,73)	56,4 (3,76)	54,0 (3,80)	46,5 (3,56)
1961–2009	49,9 (3,59)	45,7 (3,61)	47,3 (3,63)	49,2 (3,50)

При изучении возраста созревания в поколениях кеты установлено, что бо́льшая часть рыб (52,0–58,9%) созревает и возвращается на нерест в 4-летнем возрасте. Тенденция к преобладанию их в поколениях наблюдается и при разбивке рассматриваемого временно́го отрезка по пятилетиям (см. табл. 28).

При рассмотрении динамики возрастного состава в течение анадромной миграции следует отметить, что в начале нерестового хода преобладают рыбы

старшевозрастных групп – 6+…4+ лет, к середине хода их доля снижается, появляются, а затем начинают составлять большинство 4-летние рыбы (3+).

Таблица 28. **Доля 4-летних рыб (%) и средний возраст (в скобках) созревания охотоморской кеты в поколениях**

Годы	Река			
	Гижига	Яма	Тауй	Кухтуй
1956–1960	59,4 (3,37)	57,9 (3,32)	54,5 (3,45)	52,4 (3,49)
1961–1965	51,8 (3,50)	61,9 (3,35)	59,3 (3,33)	58,0 (3,34)
1966–1970	66,5 (3,31)	66,9 (3,28)	73,4 (3,23)	68,3 (3,21)
1971–1975	59,5 (3,40)	55,2 (3,40)	62,6 (3,31)	43,1 (3,53)
1976–1980	62,8 (3,30)	48,3 (3,52)	61,6 (3,27)	48,6 (3,45)
1981–1985	51,3 (3,48)	43,6 (3,57)	58,7 (3,37)	52,6 (3,44)
1986–1990	54,5 (3,41)	47,5 (3,52)	41,9 (3,64)	40,8 (3,58)
1991–1995	56 (3,65)	54,5 (4,45)	52,8 (3,77)	53,3 (3,73)
1996–2000	50,6 (3,54)	40,5 (3,6)	53,4 (3,77)	–
2001–2005	48,6 (3,47)	52,5 (3,52)	47 (3,61)	–

В конце нерестовой миграции в уловах появляются 3-летние особи (2+). Как правило, в зависимости от выживаемости и численности формирующихся поколений в подходах доминируют рыбы двух возрастных групп – 3+ и 4+ лет.

4.10.2. Длина и масса тела

У кеты охотоморского побережья самцы, как правило, крупнее самок. Минимальная длина охотоморской кеты 47,0 см, максимальная – 83 см, масса тела, соответственно, 1,18 и 10,35 кг (табл. 29).

При сравнении средних показателей длины и массы тела кеты основных популяций побережья за один и тот же год (1992) несколько более крупная кета отмечена в реках юго-западного участка побережья (рр. Охота, Кухтуй). На северо-востоке района наибольшей длиной и массой тела выделяется кета р. Яма. Средние показатели длины и массы уменьшаются от начала к концу нерестового хода за счет увеличения в подходах доли более мелких младшевозрастных рыб (2+). Кета ранней формы отличается от поздней по срокам нерестового хода и ряду биологических показателей, в том числе по длине и массе тела (см. табл. 29).

В 1936–1939 гг. отмечен пик вылова лососей в северной Пацифике. Затем в период депрессии 1960–1970-х гг. численность тихоокеанских лососей снизилась более чем в 3 раза по отношению к уровню запасов 1930-х гг. При рассмотрении изменений среднемноголетних показателей длины и массы тела можно отметить их некоторое увеличение в период депрессии в конце 1960-х – начале 1970-х гг., что, видимо, связано с общим снижением численности азиатских стад лососей и улучшением пищевой обеспеченности в местах основного нагула в океане (табл. 30). Биомасса только одного вида – кеты – достигала 500–600 тыс. т, при этом ее доля составляла 47% общей массы всех шести видов лососей (Neave, 1961; Salo, 1991).

Очередной подъем численности стад лососей всех стран Тихоокеанского Кольца произошел в начале 1980-х гг. Этому способствовали как благоприятная океанологическая обстановка в районах нагула, так и интенсификация искусственного воспроизводства лососей странами Тихоокеанского бассейна, в результате чего продукция заводской молоди достигла 5,5 млрд шт. (Heard, 1998).

Таблица 29. **Биологические показатели кеты из приустьевых участков основных рек материкового побережья Охотского моря в 1992 г.**

Река	Длина по Смитту, см	Масса тела, кг	ИП, икр.	Масса 1 икр., г	Коэф. упитанности по Фультону	Коэф. зрелости, %		Доля 3+, %	N, экз.
						самцы	самки		
Гижига	62,0±0,19 47–78	3,50±0,036 1,18–8,27	2658±22,3 1458–4830	0,163±0,0011 0,080–0,233	1,44±0,005 0,84–2,23	7,20±0,06 3,14–12,9	13,36±0,09 5,63–22,88	67,0	600
Яма	63,6±0,20 50–83	3,86±0,043 1,55–10,00	2693±22,8 1481–4602	0,154±0,0013 0,086–0,260	1,46±0,005 1,01–2,60	6,85±0,05 0,72–11,52	11,97±0,07 6,05–17,32	47,5	600
Армань	61,9±0,25 50–77	3,42±0,048 1,83–6,45	2450±32,9 1024–3965	0,148±0,0020 0,079–0,256	1,42±0,009 1,06–2,61	6,86±0,10 3,13–10,58	11,70±1,16 4,27–19,91	79,7	262
Тауй (ранняя)	60,8±0,33 51–74	3,31±0,065 1,87–6,40	2300±24,1 1115–3395	0,160±0,0014 0,103–0,263	1,43±0,01 1,09–1,93	6,76±0,08 4,11–9,89	11,39±0,15 6,33–15,78	67,1	200
Тауй (поздняя)	63,3±0,23 53–74	3,89±0,049 1,71–10,35	2267±24,5 1150–3792	0,170±0,0021 0,120–0,280	1,51±0,01 1,10–2,06	6,11±0,07 3,15–11,06	10,85±0,14 6,80–20,23	67,1	300
Кухтуй	64,0±0,16 48–77	3,87±0,032 1,60–6,86	2597±19,4 1293–4192	0,160±0,0012 0,091–0,260	1,46±0,004 1,02–1,81	6,12±0,05 2,04–10,35	12,21±0,10 1,75–20,46	34,8	700
Охота	64,4±0,16 53–77	3,92±0,033 1,90–6,92	2626±19,3 1007–3906	0,148±0,0009 0,081–0,220	1,44±0,004 0,99–1,85	6,68±0,06 1,86–1,11	11,23±0,08 3,12–17,85	48,0	700
Улья	63,9±0,20 52–77	3,65±0,040 1,86–6,81	2683±16,9 1723–3945	0,152±0,0011 0,084–0,263	1,37±0,005 0,76–1,77	5,39±0,05 2,78–8,81	12,69±0,09 7,79–20,59	59,0	500
Уда*	65,0 50–80	3,82 1,35–7,85	2940 1600–4850	–	1,38 1,03–1,86	5,18 1,50–9,90	12,37 7,50–17,20	62,8	9000

Примечание. Над чертой – среднее значение признака и ошибка средней, под чертой – его колебания.

*По р. Уда выборка кеты смешанная (летняя и осенняя формы) со значительным преобладанием доли осенней формы (приведены среднемноголетние данные с 1967 по 1988 г.).

В связи с этим наиболее впечатляют успехи Японии в области заводского разведения кеты: уровень ее прибрежного вылова с 12–20 тыс. т в 1960-е гг. увеличился до 200–250 тыс. т в 1990-е гг. (Hiroi, 1998). В результате общий вылов лососей Россией, Японией, Канадой и США в 1995 г. достиг 962 тыс. т, из них около 36% составляла кета (Statistical…, 1996; Klyashtorin, Rukhlov, 1998; Noakes et al., 1998).

По отношению к периоду депрессии 1960–1970-х гг. запасы лососей увеличились более чем в 3 раза, что, по-видимому, привело к изменениям внутривидовой и биологической структуры стад. Заметно (с 6 до 48%) увеличилась численность кеты ранней формы (Волобуев, Голованов, 2001). Ранняя кета отличается от поздней меньшими размерами, массой тела, упитанностью и массой икринок (данные табл. 28–30 хорошо иллюстрируют это). В частности, произошло увеличение среднего возраста созревания и уменьшение длины, массы тела и плодовитости охотоморской кеты в 1980–1990-е гг., что, очевидно, может косвенно свидетельствовать о росте напряженности внутри- и межвидовых пищевых отношений лососей в экосистеме северо-западной Пацифики (Волобуев, Волобуев, 2000; Volobuev, 2000).

В 1990-е гг. отмечены изменения биологической структуры кеты охотоморских стад. Так, масса североохотоморской кеты в среднем снизилась на 0,3–0,4 кг, а длина – на 3–4 см (рис. 26 хорошо иллюстрирует это). Прослеживается увеличение размеров, массы тела, плодовитости и уменьшение возраста созревания в период снижения численности подходов в 1970-е гг. В 1980–1990-е гг., напротив, с увеличением численности стад первые три показателя снизились, а возраст созревания увеличился. При рассмотрении среднемноголетних показателей длины и массы тела по линиям четных и нечетных лет отмечено, что кета четных лет в среднем крупнее кеты генераций нечетных лет: на 0,5–1,1 см и 0,07–0,20 кг (Волобуев, Волобуев, 2000).

Особенно значительное снижение длины и массы тела рыб по отношению к среднемноголетним показателям отмечено для поколений анадырской кеты 1987–1990 гг.: в подходах 1992–1994 гг. средняя масса рыб уменьшилась на 0,8–0,9 кг, длина – на 4–5 см.

Таблица 30. **Средние показатели (M±m) длины и массы тела, а также подходов охотоморской кеты в 1960–2009 гг.**

Годы	Длина тела по Смитту, см				Масса тела, кг				Подходы, тыс. экз.	
	Гижига	Яма	Тауй	Кухтуй	Гижига	Яма	Тауй	Кухтуй	среднее	lim
1960–1965	62,8±0,60	67,8±0,40	64,3±0,67	63,1±0,51	3,39±0,11	3,89±0,07	3,62±0,09	3,56±0,12	4489	3150–7298
1966–1970	65,4±1,29	68,9±0,60	65,7±1,11	64,5±0,74	3,62±0,15	4,19±0,11	3,92±0,13	3,73±0,10	3375	524–6375
1971–1975	67,1±0,66	71,9±0,79	65,7±0,49	65,6±0,34	3,78±0,06	4,54±0,04	3,87±0,03	4,19±0,07	1444	635–2424
1976–1980	67,6±0,24	68,3±0,86	64,9±0,64	65,6±0,31	3,76±0,05	4,28±0,11	3,96±0,11	3,97±0,10	2069	1081–2840
1981–1985	63,6±0,52	65,8±0,81	63,6±0,78	64,8±0,71	3,41±0,12	4,07±0,09	3,91±0,14	3,95±0,16	3179	2481–3721
1986–1990	64,0±0,37	64,5±0,37	63,0±0,27	63,8±0,41	3,46±0,04	3,87±0,10	3,64±0,05	3,74±0,06	4092	2885–5864
1991–1995	63,2±0,51	64,7±0,35	63,4±0,50	63,1±0,52	3,53±0,12	4,05±0,06	3,66±0,11	3,72±0,11	5783	3404–7511
1996–2000	62,7±0,12	63,2±0,16	62,3±0,10	64,7±0,10	3,34±0,01	3,02±0,01	3,3±0,01	3,68±0,01	5242	3229–7074
2001–2005	64,5±0,13	65,1±0,15	64,8±0,10	64,2±0,14	3,54±0,01	3,64±0,01	3,57±0,01	3,76±0,03	5311	4404–6205
2006–2010	64,4±0,10	65,7±0,11	64,0±0,10	63,5±0,38	3,15±0,01	3,37±0,01	3,25±0,01	3,55±0,08	7622	5682–8916

Снижение размеров, массы тела и увеличение возраста созревания анадырской кеты, по мнению некоторых авторов (Чигиринский, 1994; Путивкин, 1999), объясняется увеличением общей численности лососей в океане на местах основного нагула, в том числе в Беринговом море, за счет роста численности североамериканских и японских стад.

Сходные трансформации биологической структуры в этот же период отмечены и для лососей североамериканского и японского происхождения: уменьшение размеров и массы тела и увеличение возраста созревания (Ishida et al., 1993; Ricker, 1995; Bigler et al., 1996; Helle, Hoffman, 1995, 1998; Kaeriyama, 1996).

При анализе основных биологических характеристик охотоморской кеты за разные годы отмечено уменьшение ее качественных показателей в последнее десятилетие, что, очевидно, является следствием роста численности стад азиатских и североамериканских лососей и обострения напряженности межвидовых пищевых связей. Вероятно, энергоемкость экосистемы северной Пацифики в настоящее время обеспечивает близкий к предельно допустимому уровень продукции биомассы лососей. Возможно, дальнейшее искусственное наращивание численности тихоокеанских лососей может привести к еще большей трансформации биологической структуры стад, ухудшению их качественных характеристик, снижению товарной ценности уловов.

По-видимому, биомасса лососей, которая может поддерживаться экосистемой в этих условиях, попадает под определение «максимальной поддерживающей емкости среды» (Одум, 1986).

В настоящее время в развитии экосистемы северной Пацифики мы наблюдаем значительное аллогенное влияние, обусловленное антропогенным вмешательством. Взаимодействие ауто- и аллогенных процессов, вероятно, оказало воздействие на траекторию развития сукцессии северотихоокеанской экосистемы, что нашло отражение в изменении биологической структуры стад азиатских и североамериканских лососей.

Известно о влиянии плотностно-зависимых факторов при скате в морское прибрежье многочисленных поколений горбуши (Андриевская, 1998). В этих случаях происходит обострение пищевых межвидовых отношений между горбушей и кетой (Карпенко, 1981, 1983, 1998; Шершнева, Коваль, 2004), когда кета вынужденно переходит на питание второстепенными низкокалорийными объектами питания. Это отражается на темпе роста, скорости созревания и возрасте возврата на нерест. Многочисленные поколения горбуши могут влиять на пищевые отношения между кетой и неркой (Ерохин, 1998). Существует мнение, что поколения кеты нечетных лет подавляются высокочисленными поколениями горбуши нечетных лет за счет высокой степени пищевого сходства, как это было отмечено В.Л. Костаревым (1964а). Как известно, между кетой и горбушей отмечается высокое пищевое сходство: СП-коэффициенты достигают 70–90% (Карпенко, 1998; Ефимкин, 2003; Кловач, 2003; Старовойтов, 2003). Четко обозначенные изменения возраста созревания, длины и массы тела, выживаемости в море и возвратов кеты могут быть обусловлены влиянием параллельных поколений горбуши и действием плотностно-зависимых факторов как в пресноводный (конкуренция за места размножения, перекопка нерестовых гнезд, изменение поведенческих реакций и др. (Смирнов А.Г., 1947; Ловецкая, 1948; Бирман, 1956; Костарев, 1964а; Todd, 1966; Pratt, 1974), так и в морской (пищевая конкуренция) периоды жизни (Андриевская, 1958, 1966; Бирман, 1960; Иванков, Шершнев, 1968; Карпенко, 1998; Коваль, 2009). В результате межвидового взаимодействия происходит частичное перекрывание адаптивных зон и конкурентное подавление одного вида (кета) другим (горбуша).

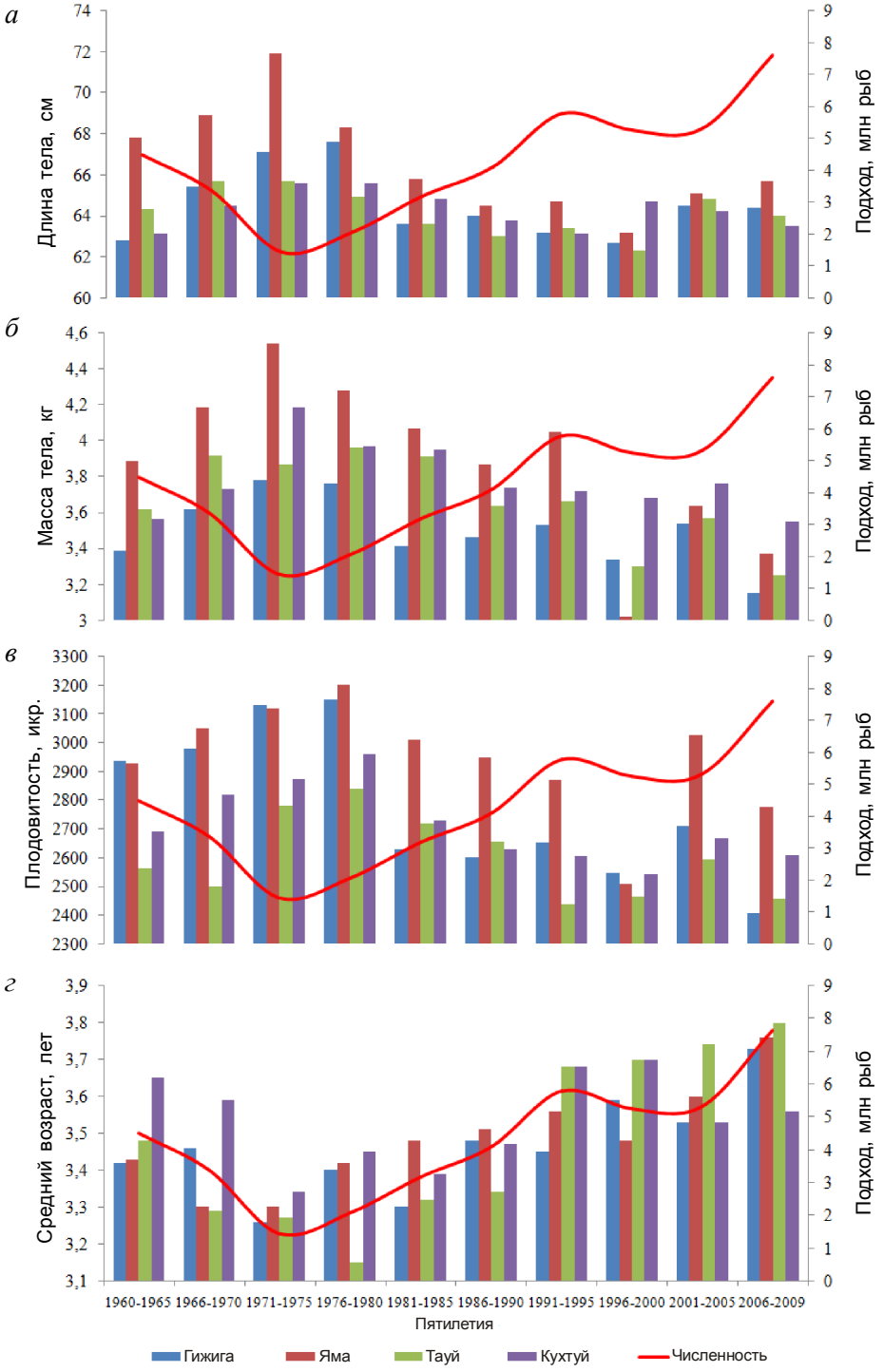


Рис. 26. **Многолетние изменения длины (*а*), массы тела (*б*), плодовитости (*в*) и среднего возраста (*г*) кеты материкового побережья Охотского моря**

Ухудшение биологических показателей кеты в годы высокой численности горбуши можно рассматривать как результат действия «принципа конкурентного исключения» Гаузе (Гаузе, 1934; Hardin, 1960; Gallagher, 1979).

В целом приведенные оценки параметров биологических показателей охотоморской кеты не выходят за характерные для вида пределы. Отмечена мозаичность в изменчивости качественных показателей кеты, отсутствие выраженной клины, что, возможно, является результатом анализа частично смешанных выборок двух сезонных форм в юго-западной части ареала (рр. Кухтуй, Охота, Улья, Уда).

Экологическая и биологическая неоднородность кеты по ареалу обусловлена разнообразием условий воспроизводства, стартовых условий в постэмбриогенезе, различиями гидрологического и гидробиологического фона прибрежья, продолжительностью и условиями нагула в океане и т. д.

При рассмотрении размерно-весовых показателей кеты материкового побережья Охотского моря следует отметить, что, как и в 1970-е гг. (Клоков, 1970, 1973б), в настоящее время наибольшими длиной и массой тела выделяется кета р. Яма (см. табл. 29, 30). Столь устойчивый во времени феномен объясняется, на наш взгляд, следующими обстоятельствами. Река Яма имеет большой мелководный лиман, скатываясь в который молодь проходит период адаптации и этап эстуарного нагула. После выхода из лимана в прибрежье она попадает в район высокой кормности, что обеспечивает ей более благоприятные стартовые условия по сравнению с кетой других популяций. Район прибрежья Ямской губы и Ямских островов является зоной апвеллинга с высокой продуктивностью зоопланктона в теплое время года, биомасса которого достигает 1000 мг/м^3 (Маркина, Чернявский, 1984).

4.10.3. Соотношение полов

Соотношение полов у охотоморской кеты неодинаково в различных возрастных группах. У молодых рыб в возрасте 2+, как правило, преобладают самцы, у 6–7-леток – самки (табл. 31). В наиболее массовых возрастных группах 3+ и 4+ соотношение полов близкое к равному. В среднем по всем возрастным группам несколько преобладают самки – 50,1–52,8%. Соотношение полов меняется в течение анадромной миграции. В начале нерестового хода преобладают самцы – до 65–70%, к середине его соотношение самцов и самок выравнивается, а к концу миграции начинают доминировать самки – до 60–65%.

Таблица 31. **Доля самок в подходах кеты материкового побережья Охотского моря, %**

Стадо	Возраст, лет						Средняя
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
Гижигинское	–	11,3	53,1	45,6	46,6	100	52,8
Ямское	–	28,4	49,7	51,0	51,8	61,5	50,1
Тауйское	100	43,3	54,0	52,1	49,3	45,5	52,3
Охотское	–	53,3	52,2	49,7	41,4	83,0	50,1

4.10.4. Плодовитость

Абсолютная плодовитость охотоморской кеты коррелирует с длиной тела (Клоков, 1975). Пределы варьирования плодовитости кеты основных популяций составили 300–10 332 икр., средние величины были в пределах 2502–2914 икр. (табл. 32).

Таблица 32. **Биологическая характеристика кеты северного побережья Охотского моря**

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ГСИ, в % от массы рыбы		ИАП, икр.	N, экз.
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки		
Гижига	65,7±0,1 49,5–81,0	63,2±0,1 40,5–75,0	64,4±0,1 40,5–81,0	3,57±0,02 1,33–6,64	3,06±0,01 1,23–5,76	3,30±0,01 1,23–6,64	6,36±0,03 2,21–19,17	12,56±0,05 2,52–20,30	2557±13 605–6264	3520
Наяхан	64,4±0,1 35,0–86,0	62,3±0,1 36,0–76,0	63,2±0,1 35,0–86,0	3,64±0,02 1,21–8,38	3,20±0,01 1,32–6,08	3,40±0,01 1,21–8,38	6,51±0,03 1,58–15,96	13,32±0,04 3,09–23,76	2652±9 506–5065	5832
Туманы	64,9±0,1 46,0–82,0	62,5±0,1 43,0–82,0	63,8±0,1 43,0–82,0	3,31±0,01 1,00–7,06	2,93±0,01 1,25–6,23	3,14±0,01 1,00–7,06	6,22±0,03 1,15–23,81	14,73±0,05 3,94–24,49	2850±23 666–10332	6507
Яма	67,1±0,1 36,5–82,0	63,7±0,1 43,5–77,0	65,4±0,1 36,5–82,0	4,15±0,02 1,60–7,90	3,41±0,01 1,64–6,34	3,78±0,01 1,60–7,90	6,81±0,03 1,92–16,94	12,90±0,05 3,30–25,61	2914±15 308–9555	6040
Ола	65,0±0,1 45,0–80,0	61,7±0,1 46,0–76,0	63,2±0,1 45,0–80,0	3,48±0,02 1,60–6,30	2,87±0,01 1,34–7,10	3,15±0,01 1,34–7,10	6,56±0,04 0,14–15,53	12,62±0,06 2,42–35,57	2545±13 428–9161	3955
Армань	65,7±0,1 45,0–80,0	62,5±0,5 50,0–71,2	64,2±0,3 45,0–80,0	3,86±0,02 1,03–6,94	3,12±0,02 1,54–5,27	3,51±0,02 1,03–6,94	6,55±0,27 0,76–11,93	11,78±0,07 4,09–25,34	2541±16 828–4464	2187
Яна	66,8±0,1 49,0–82,0	63,0±0,1 46,6–75,5	64,9±0,1 46,6–82,0	3,96±0,02 1,13–7,44	3,22±0,01 1,51–5,70	3,57±0,01 1,13–7,44	6,29±0,06 0,70–76,40	11,60±0,05 1,50–21,31	2648±12 300–6863	5697
Тауй	65,0±0,1 49,0–81,0	61,2±0,1 48,5–74,0	63,0±0,1 48,5–81,0	3,87±0,01 0,54–7,71	3,12±0,01 1,13–5,72	3,47±0,01 0,54–7,71	5,95±0,02 1,41–16,64	11,52±0,04 1,30–23,97	2502±10 317–8385	8303
Кухтуй	64,3±0,2 53,6–73,8	61, ±0,2 53,0–71,8	62,7±0,1 53,0–73,8	3,95±0,04 1,92–6,26	3,24±0,03 1,98–5,33	3,60±0,03 1,92–6,26	6,55±0,07 3,66–13,22	11,12±0,13 5,03–19,26	2511±23 1071±4700	2367
Охота	64,4±0,2 54,5–73,4	61,3±0,1 52,8–71,6	62,9±0,1 52,8–73,4	4,00±0,03 2,03–6,55	3,29±0,02 1,91–5,33	3,66±0,02 1,91–6,55	6,85±0,06 3,30–13,22	11,24±0,09 6,11–18,82	2661±22 784–4313	2293

Таблица 33. **Некоторые биологические показатели кеты ранней и поздней форм из района нерестилищ в бас. р. Тауй**

Река	Длина, см	Масса тела, кг	Коэффициент упитанности	Коэф. зрелости		ИАП, икр.	Масса 1 икр., г	N, экз.
				самцы	самки			
Ранняя форма								
Чукчинка	59,9±0,41 55–71	2,78±0,088 1,67–5,06	3,29±0,050 2,45–4,16	3,62±0,53 3,40–4,03	20,96±0,25 16,41–24,52	2589±67 1344–4030	0,192±0,0085 0,134–0,253	67
Поздняя форма								
Челомджка	63,2+0,52 57–75	3,58±0,70 1,66–6,31	3,62±0,048 2,41–5,00	4,01±0,63 2,37–7,11	15,93±0,43 13,32–22,49	2997±40 1838–4464	0,216±0,0019 0,164–0,263	129

Примечание. Над чертой – среднее значение признака и ошибка средней, под чертой – его колебания. В связи с высокой степенью выраженности брачного наряда для определения коэффициента упитанности бралась длина тушки (ОД).

Кета ранней формы имеет бо́льшую плодовитость по сравнению с одноразмерными особями поздней кеты, что обусловлено меньшими размерами икринок (табл. 33) (Медников и др., 1988; Волобуев и др., 1990). Размер икринок зависит от стадии их развития. Показано, что кета, размножающаяся в реках большей протяженности, имеет в устье менее зрелую, более мелкую икру, и, наоборот, в малые реки она подходит с более крупной зрелой икрой. При сравнении массы икринок кеты ранней и поздней форм из приустьевых участков р. Тауй (см. табл. 29) и с нерестилищ этой же реки (см. табл. 33) отмечено увеличение их средней массы: у первой формы – на 20%, у второй – на 27%.

В настоящее время абсолютная плодовитость охотоморской поздней кеты близка к таковой 1970-х гг. (Клоков, 1975), а плодовитость ранней формы сходна с плодовитостью летней амурской и западнокамчатской кеты (Николаева, 1974; Платошина, 1984). Наибольшая среднемноголетняя величина плодовитости отмечена у кеты р. Яма – 2914 икр., затем идет кета рр. Туманы, Охота, Гижига (см. табл. 32). При рассмотрении среднемноголетних показателей плодовитости северо-охотоморской кеты в ряду рек Гижига – Кухтуй можно отметить, что в целом у кеты северных популяций она выше. Сходная закономерность наблюдается у симы и камчатской кеты (Иванков, 1968; Николаева, 1972, 1974).

4.10.5. Упитанность, зрелость

Средний коэффициент упитанности кеты всех популяций снижается от начала к концу хода с 1,80–1,42 до 1,66–1,30%, что, видимо, объясняется увеличением доли самок и самцов младших возрастных групп к концу нерестовой миграции.

В течение сезона упитанность колебалась от 0,76 до 2,61 (см. табл. 29). Изучение этого признака за ряд лет показало, что он может колебаться в более широких пределах – от 0,75 до 3,20 (табл. 34). Максимальной упитанностью выделяется поздняя кета рр. Яма, Тауй, Кухтуй. У рыб юго-западной части побережья (рр. Улья, Уда) упитанность снижается (см. табл. 29). Обычно упитанность самцов выше. В устье рек разница в коэффициентах упитанности между самцами и самками составляет 0,05–0,08%, на нерестилищах эти различия возрастают на порядок – до 0,6–0,8%.

Упитанность охотоморской кеты близка к таковой восточнокамчатской (Николаева, 1974) и согласуется с данными В.Л. Костарева (1967) для кеты Охотского

района. Кета ранней и поздней форм различается по упитанности как в устье рек, так и в период нереста: упитанность поздней кеты выше.

Таблица 34. **Упитанность и степень зрелости гонад кеты материкового побережья Охотского моря**

Река	Коэффициент			
	зрелости, %		упитанности	
	самцы	самки	самцы	самки
Наяхан	7,43±0,08 2,96–13,91	16,69±0,15 6,28–29,01	1,41±0,01 1,05–1,74	1,26±0,01 0,92–1,90
Яма	8,04±0,08 4,17–16,93	17,12±0,17 8,90–30,92	1,46±0,01 0,84–1,80	1,29±0,01 0,75–1,55
Ола	7,52±0,13 2,24–13,73	15,19±0,20 5,01–27,44	1,28±0,01 0,97–2,08	1,16±0,01 0,83–1,64
Яна	7,78±0,10 2,40–14,39	12,64±0,17 6,86–20,75	1,40±0,01 1,09–2,43	1,28±0,01 1,00–1,59
Тауй	7,07±0,07 2,54–21,82	13,47±0,13 2,37–30,00	1,45±0,02 1,06–3,20	1,27±0,02 0,86–2,88
Кухтуй	7,56±0,09 4,00–15,80	13,68±0,17 5,56–26,00	1,55±0,01 1,25–1,87	1,40±0,01 0,95–1,91

Среднемноголетние значения коэффициента зрелости исследованных популяций кеты у самцов в приустьевых участках нерестовых рек варьировали от 7,07 до 8,04, у самок – от 12,64 до 17,12% (см. табл. 34). На нерестилищах коэффициент зрелости самцов ранней кеты снижается до 3,62, поздней – до 4,01% вследствие превращения генеративной ткани семенников в половые продукты, а коэффициент зрелости самок возрастает в среднем до 16–21% из-за увеличения размера и массы икринок (см. табл. 33). Масса гонад отдельных самок на нерестилищах достигает 1200 г.

4.10.6. Морфометрическая характеристика

Географическая изменчивость морфооблика. Локальные популяции кеты, воспроизводящейся в реках материкового побережья Охотского моря, четко различаются по морфометрическим признакам. При исследованиях кеты рр. Гижига, Б. Гарманда (гижигинское стадо), Яма (ямское стадо), Ола, Яна и Тауй (тауйское стадо) в дискриминантную модель с пошаговым включением переменных вошли 22 из 24 признаков. На плоскости главных канонических переменных выборки кеты образуют единое поле, однако каждая из них занимает отдельный его сектор (рис. 27). Примечательно, что географически удаленные популяции (например, кета рр. Гижига и Ола, Гижига и Тауй) располагались на наименьшем удалении друг от друга (рис. 28, табл. 35).

Темпоральная изменчивость морфооблика кеты просматривается на протяжении ее нерестовой миграции. Например, у кеты рр. Гижига, Б. Гарманда и Яма выборки формируют два разновеликих кластера, включающих в себя от 1 до 4 выборок (рис. 29).

Кластерный анализ относится к методам разведки данных, поэтому для проверки наличия темпоральных группировок и проверки степени различий между ними по морфометрическим признакам был проведен дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных, который показал, что в результате приспособления кеты к условиям воспроизводства у разных темпоральных групп, различающихся местами нереста, появились различия по ряду признаков внешней морфологии.

Кета р. Гижига. В дискриминантную модель вошли 14 из 24 признаков. Дискриминантная функция обнаруживает прямую корреляцию с высотой спинного плавника и отрицательную взаимосвязь с горизонтальным диаметром глаза.

Кета разных сроков хода достоверно различается по морфологическому облику: центроиды выборок располагаются на расстоянии 14,4 D_M^2 (F = 17,7, $p < 0,001$) друг от друга.

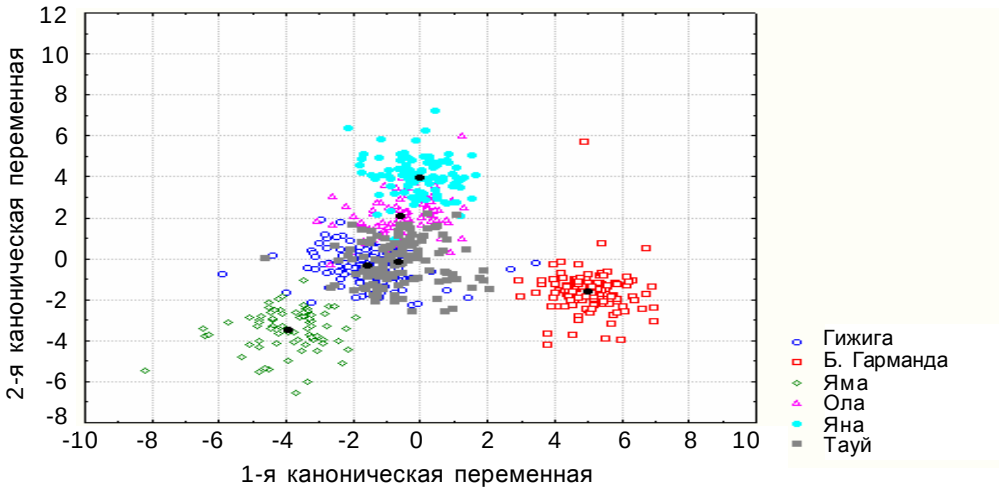


Рис. 27. **Взаиморасположение выборок кеты в плоскости канонических переменных**

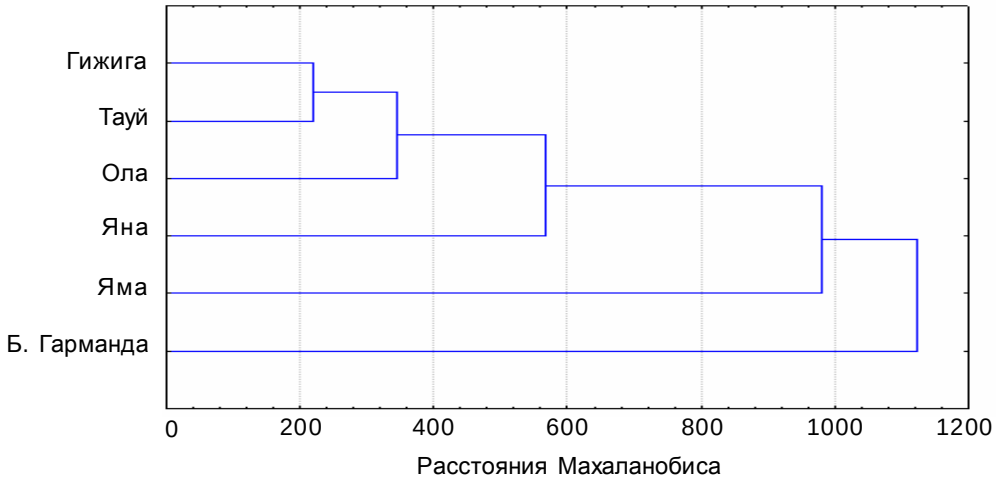


Рис. 28. **Кластеризация кеты локальных популяций по морфооблику методом UPGMA**

Таблица 35. **Вторичная матрица дискриминантного анализа североохотоморской кеты (левая нижняя часть таблицы – квадраты расстояний Махаланобиса, правая верхняя часть – *F*-значения)**

Река	Гижига	Б. Гарманда	Яма	Ола	Яна	Тауй
Гижига	–	140,7*	56,6*	23,9*	71,0*	17,7*
Б. Гарманда	49,3	–	184,8*	100,9*	140,2*	106,5*
Яма	26,5	86,5	–	81,1*	135,3*	60,7*
Ола	11,2	47,3	47,6	–	17,0*	25,0*
Яна	29,5	58,3	72,3	9,1	–	52,3*
Тауй	6,2	37,2	28,4	11,7	21,8	–

*Различия достоверны при $p < 0,001$.

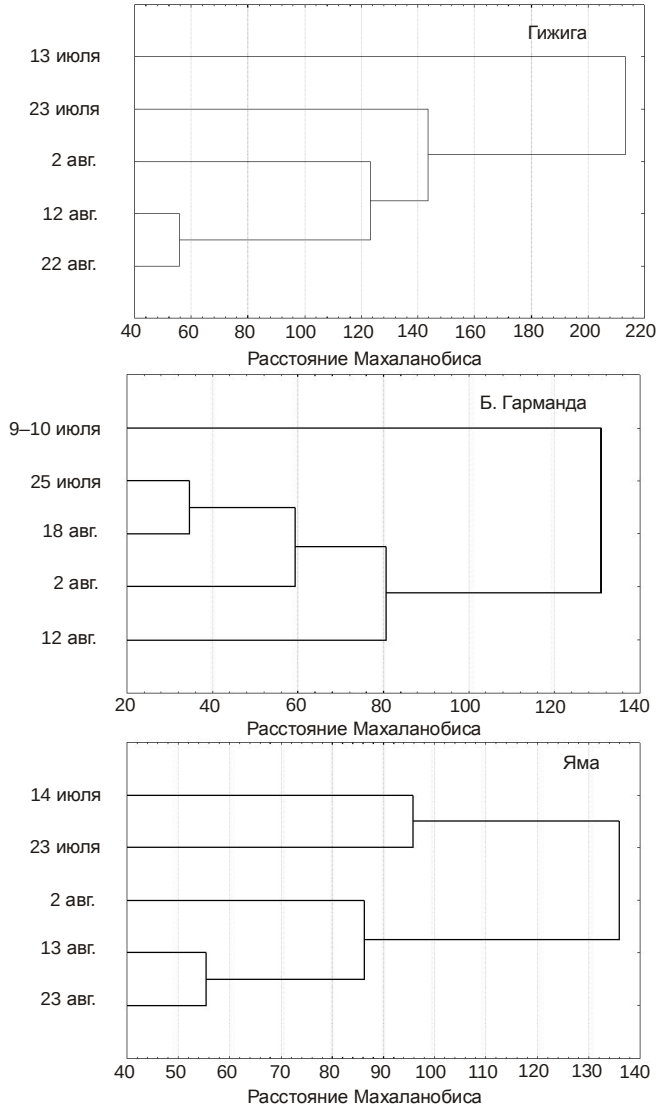


Рис. 29. **Кластеризация выборок кеты разного времени хода по морфооблику методом UPGMA**

Кета р. Б. Гарманда. В дискриминантную модель вошли 13 из 24 признаков. Дискриминирующая функция обнаруживает наиболее тесную связь с признаками: длина хвостового стебля, диаметр глаза, ширина лба, ширина верхнечелюстной кости и длина брюшных плавников. Гипотеза о совпадении центроидов выборок, принадлежащих кете разных сроков хода, не подтверждается, несмотря на то что центроиды выборок лежат сравнительно близко – 9,2 D_M^2, F-значения и p-уровни свидетельствуют о достоверности различий кеты ранней и поздней форм по морфологическому облику (F = 12,3, $p < 0{,}001$).

Кета р. Яма. В дискриминантную модель вошли 13 из 24 признаков. Наиболее значимыми для разграничения экологических форм являются следующие

признаки: диаметр глаза, высота головы у затылка и антеанальное расстояние. Центроиды выборок располагаются на статистически достоверном удалении друг от друга – 8,9 D_M^2 (F = 16,1, p < 0,001).

4.11. Структура и фенотипы чешуи североохотоморской кеты

Рациональное использование запасов кеты сопряжено с методологией прогнозирования подходов и требует знаний ее популяционной и биологической структуры, динамики численности и закономерностей формирования поколений и возвратов. Возрастная структура и расщепление поколений в возвратах по мере их созревания являются важными показателями и используются при составлении прогнозов возможных уловов лососей. Наряду с другими методами популяционного анализа, в ихтиологической практике широко используется исследование структуры чешуи. Дифференциация популяций этим методом основана на использовании количественных характеристик в числе склеритов, типах рисунка чешуи, характере закладки годовых колец и сравнения склеритограмм в целом. Наличие фенотипов с тем или иным рисунком чешуи свидетельствует о неоднородности условий среды обитания, нарушении ритмики и темпа роста, смены характера питания и т. д., т. е. чешуя является одной из структур, регистрирующих возраст и маркирующих особенности условий обитания рыб. Используя эту особенность формирования склеритов на пластинке чешуи, применяют статистический анализ для выявления тех или иных типов чешуи. Фенотипы чешуи в разных участках ареала вида могут характеризовать характер и скорость роста, обусловленные экологическими факторами.

Несмотря на довольно продолжительный период, в течение которого проводится изучение биологии, динамики численности и популяционной структуры североохотоморской кеты, данные о структуре чешуи, ее типах и характере роста склеритов в литературе до последнего времени отсутствовали. В этом разделе приводятся сведения о структуре чешуи североохотоморской кеты на первом году жизни, характеризующемся наибольшим разнообразием условий обитания.

В зоне расположения склеритов первого года жизни у североохотоморской кеты закладывается от 18 до 33 склеритов. В табл. 36 приведены данные, отражающие среднее количество склеритов и пределы их колебаний у рыб трех возрастных категорий по каждой из четырех взятых рек. Из приведенных данных видно, что минимальное количество склеритов (18) имеют рыбы в возрасте 4+ и 5+ лет рр. Ола и Б. Гарманда. Максимальное количество склеритов (33) отмечено у кеты в возрасте 3+ лет р. Гижига. Близкими к максимальным значениям числа склеритов характеризуются и популяции кеты рр. Б. Гарманда и Тауй – 32 склерита. Имеются различия по числу склеритов у рыб различных возрастных групп – от 23 до 26. В популяциях кеты разных рек конкретные показатели могут несколько варьировать, но характер самой структуры чешуи не меняется. Внутри выборок у рыб разных возрастных групп наблюдается варьирование числа склеритов, а также изменение ширины годовых зон, что, по-видимому, отражает индивидуальные различия роста рыб в период начального морского нагула (Павлов и др., 2001). В реках, расположенных в юго-западной части побережья (Ола, Тауй), среднее число склеритов кеты на первом году жизни больше, чем у кеты северных рек (Б. Гарманда, Гижига). Возможно, это свидетельствует о более благоприятных условиях начального периода жизни кеты в прибрежье Тауйской губы.

Таблица 36. **Количество склеритов на чешуе североохотоморской кеты в 2002 г.**

Река	Возраст				N, экз.
	3+	4+	5+	Общее	
Реки Гижигинской губы					
Гижига	25±0,21 21–33	24±0,21 19–31	24±0,45 21–26	24±0,15 19–33	202
Б. Гарманда	24±0,64 21–32	23±0,27 18–28	24±0,62 21–28	23±0,24 18–32	79
Реки Тауйской губы					
Ола	25±0,37 20–29	25±0,47 19–28	25±0,25 18–30	25±0,19 18–30	122
Тауй	25±0,23 19–31	26±0,28 21–32	25±0,29 21–30	26±0,16 19–32	234

Как показали исследования, расстояние между склеритами не является постоянной величиной. Исходя из того, что скорость нарастания склеритов на чешуе в течение всей жизни постоянна (Иванков, 1967), наиболее вероятной причиной варьирования этого признака является изменение темпа роста, в основе которого, по-видимому, лежат фоновые условия обитания в прибрежье или изменения характера и ритмов питания.

Рассчитан темп роста для кеты возрастных групп 3+ и 4+ лет по первому году жизни. На рис. 30 показано, что кета рр. Гижига, Б. Гарманда и Ола имеет сходный характер роста. Незначительные различия, по-видимому, связаны с гидрологическим режимом и температурными особенностями районов нагула. Напротив, кета р. Тауй по темпу роста резко отличается от кеты остальных рек. На рис. 30 хорошо видны резкие подъемы и спады графического отображения межсклеритных расстояний в течение первого года жизни тауйской кеты.

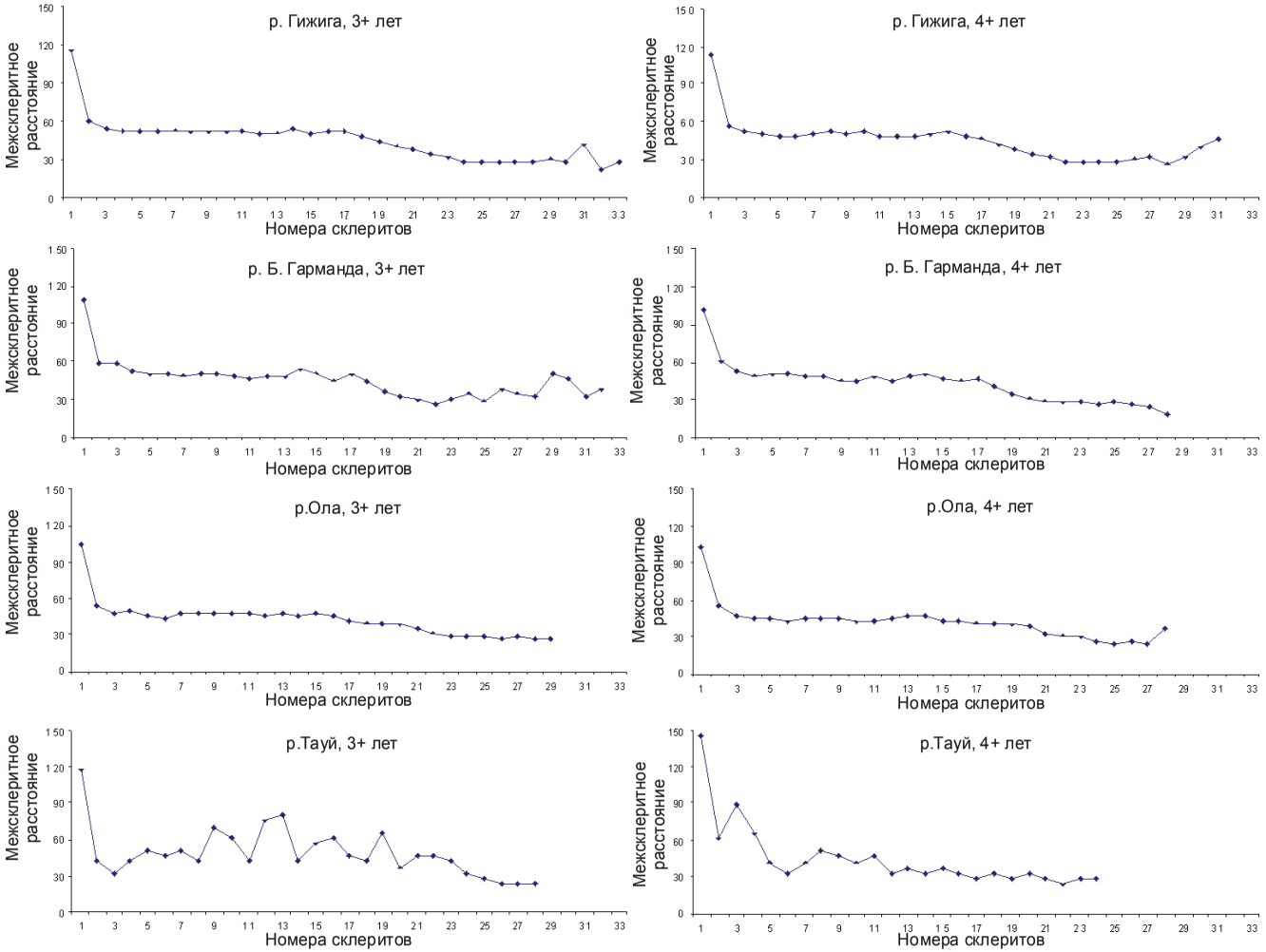
Неравномерность темпа нарастания склеритов у тауйской кеты, возможно, сопряжена с мозаичным распределением температуры воды весной в акватории Тауйской губы. Так, по данным ихтиопланктонной съемки, проведенной сотрудниками сектора океанологии и фоновых исследований МагаданНИРО в июне 2004 г., температура поверхностного слоя воды в отдельных районах Тауйской губы колебалась от 4,0 до 10,5°С (Отчет..., 2004. С. 24).

Обобщенная схема роста североохотоморской кеты на первом году жизни выглядит следующим образом. В период формирования первых 4–5 склеритов наблюдается постепенное уменьшение темпа роста, связанное, по-видимому, со смолтификацией молоди. В дальнейшем темп роста кеты остается таким же или может несколько увеличиваться и стабилизируется примерно на одном уровне до формирования 17–18-го склеритов, после чего вновь имеет место плавное снижение приростов вплоть до закладки первого годового кольца. Примечательно, что у кеты р. Ола снижение темпа роста происходит после образования 14-го склерита.

Для разделения объектов на более или менее однородные группы был проведен кластерный анализ, в результате которого построена дендрограмма сходства кеты по структуре зоны склеритов первого года жизни (рис. 31).

Дендрограмма состоит из двух кластеров, объединяющих кету по принципу географической принадлежности: в ее правую часть вошли реки Тауйской губы (Тауй, Ола), в левую – реки Гижигинской губы (Гижига, Б. Гарманда).

Отметим, что кета рр. Ола и Тауй обнаруживает между собой большее сходство, чем кета рр. Гижига и Б. Гарманда.


р. Гижига, 3+ лет
р. Гижига, 4+ лет
р. Б. Гарманда, 3+ лет
р. Б. Гарманда, 4+ лет
р.Ола, 3+ лет
р.Ола, 4+ лет
р.Тауй, 3+ лет
р.Тауй, 4+ лет
Межскleритное расстояние
Номера склеритов

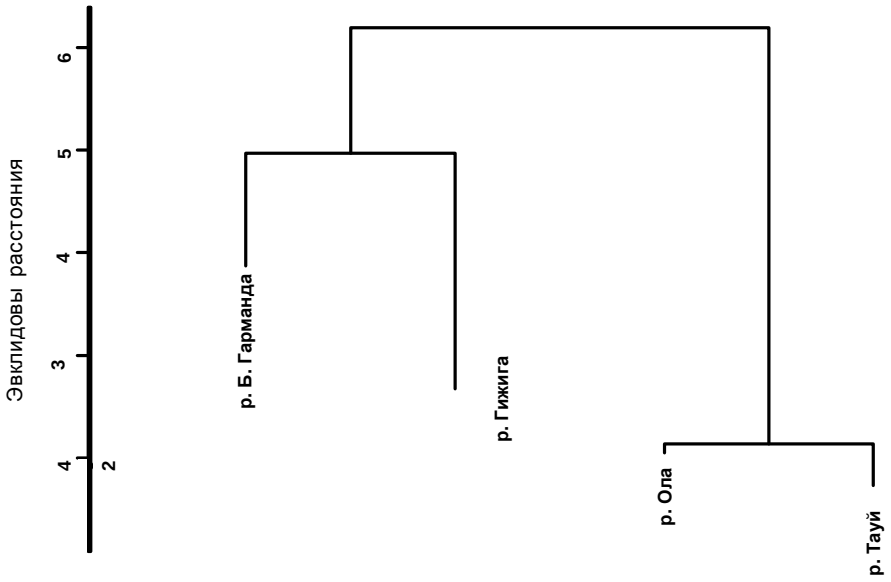


Рис. 31. **Дендрограмма чешуйных реперов североохотоморской кеты**

Структура чешуи первого года жизни кеты, по-видимому, является отражением условий обитания сеголетков в прибрежье и морских акваториях. Так как чешуя у основной массы молоди кеты закладывается в ранний морской период жизни и ее формирование происходит под влиянием условий нагула и гидрологического фона прибрежья, можно предположить, что подобная композиция дендрограммы, по-видимому, обусловлена различиями в условиях обитания кеты во время ее пребывания в прибрежье Тауйской и Гижигинской губ. Различия в условиях среды фиксируются на чешуйных пластинках в виде своеобразного расположения склеритов.

Чешуя тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* имеет удлиненно-овальную форму, ее продольный диаметр в большинстве случаев больше поперечного. Размеры чешуи варьируют в широких пределах в зависимости от возраста и размера рыб (Куликова, 1970). При просмотре чешуи кеты наиболее массовых возрастных групп (3+ и 4+) выявлено пять типов строения чешуи, характерных для всех четырех исследованных популяций кеты:

фенотип «a» характеризуется типичным расположением склеритов, правильным чередованием годовых приростов в виде групп широких и узких склеритов без каких-либо дополнительных образований в структуре чешуи (рис. 32, *a*);

фенотип «b» – чешуя с типичным расположением склеритов и годовых колец, но имеющая дополнительную зону сближенных склеритов (ЗСС) в первой годовой зоне роста (рис. 32, *b*);

фенотип «c» – чешуя с четырьмя ЗСС, где первая, третья и четвертая зоны суженных склеритов являются годовыми, а вторая ЗСС – дополнительной (рис. 32, *c*);

фенотип «d» – чешуя с пятью ЗСС, три из которых (вторая, четвертая и пятая) являются годовыми зонами роста, а первая и третья – дополнительными ЗСС (рис. 32, *d*);

фенотип «e» – на чешуе имеется пять ЗСС, из которых вторая и четвертая зоны являются дополнительными образованиями, а первая, третья и пятая относятся к истинным годовым кольцам (рис. 32, *e*).

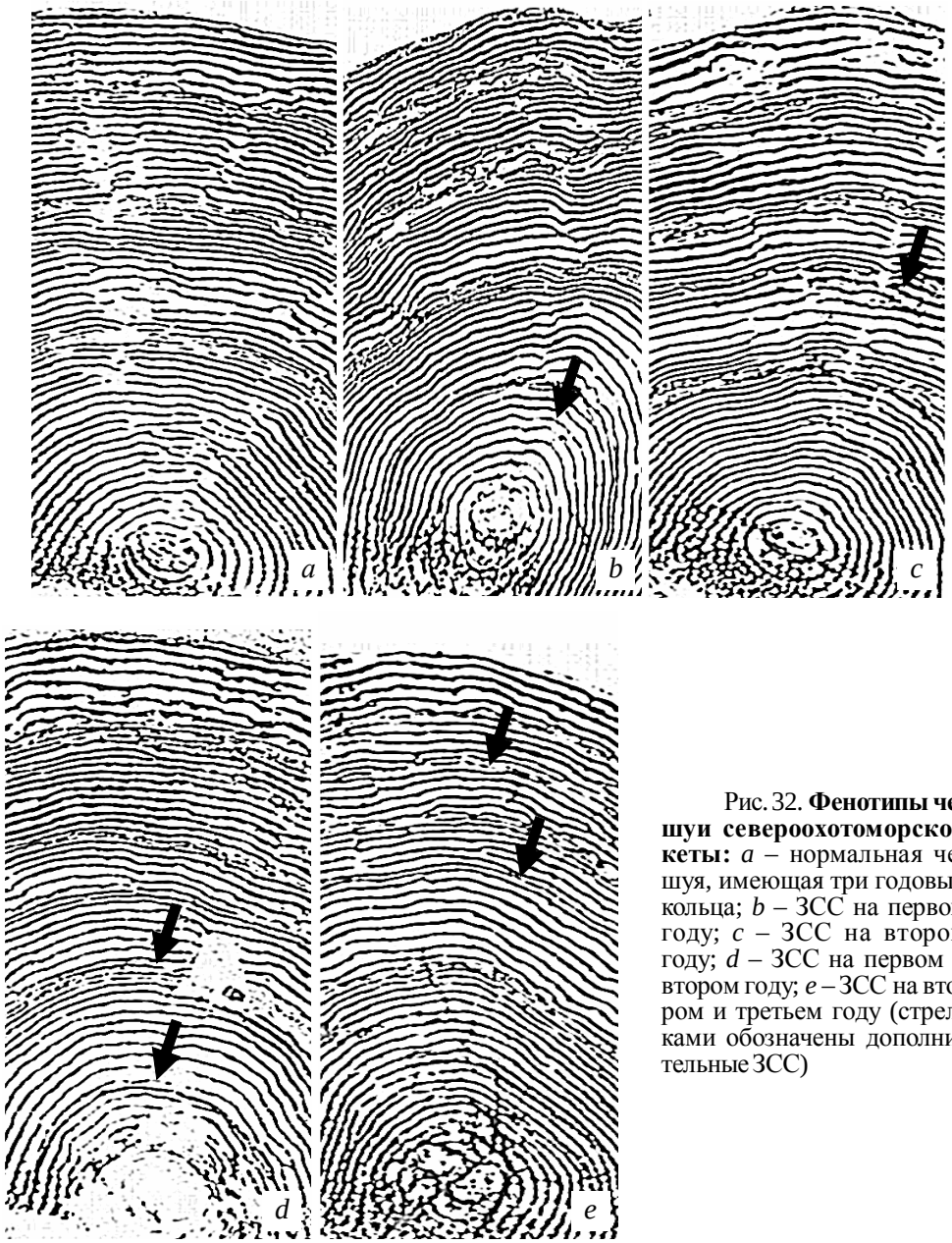


Рис. 32. **Фенотипы чешуи североохотоморской кеты:** *a* – нормальная чешуя, имеющая три годовых кольца; *b* – ЗСС на первом году; *c* – ЗСС на втором году; *d* – ЗСС на первом и втором году; *e* – ЗСС на втором и третьем году (стрелками обозначены дополнительные ЗСС)

В табл. 37 и 38 приведены данные о частоте встречаемости указанных фенотипов чешуи доминирующих возрастных групп североохотоморской кеты в основных нерестовых реках северного побережья Охотского моря.

Доминирующим фенотипом является тип «*a*», его встречаемость может достигать 65,6%. Второй по частоте встречаемости фенотип «*b*» – до 45,2%. Наибольшая частота встречаемости фенотипа «*c*» составляет 17,7%. Частота встречаемости последних двух фенотипов – «*d*» и «*e*» достигает, соответственно, 6,8 и 7,3% (Волобуев М.В., 2006).

Таблица 37. **Частота встречаемости фенотипов чешуи североохотоморской кеты в возрасте 3+ лет, %**

Река	Год	Фенотипы чешуи				
		a	*b*	*c*	*d*	*e*
Б. Гарманда	2002	65,58	16,26	12,98	3,89	1,29
Гижига	2002	58,95	22,76	11,16	6,69	0,44
Ола	2003	53,08	23,80	17,68	5,44	–
Тауй	2003	53,16	32,91	11,39	2,54	–

Таблица 38. **Частота встречаемости фенотипов чешуи североохотоморской кеты в возрасте 4+ лет, %**

Река	Год	Фенотипы чешуи				
		a	*b*	*c*	*d*	*e*
Б. Гарманда	2002	65,53	14,68	6,24	6,21	7,34
Гижига	2002	61,09	29,52	3,35	6,04	–
Ола	2003	42,87	45,24	6,34	5,55	–
Тауй	2003	28,79	49,76	14,65	6,80	–

Обычно принято считать, что годовые кольца у тихоокеанских лососей являются непосредственным результатом замедления или полной остановки роста зимой из-за низких температур и неблагоприятных условий питания. Следовательно, годовое кольцо есть результат последующего возобновления роста (Бирман, 1968).

По данным Н.И. Куликовой (1970), ЗСС образуются в результате замедления роста фибриллярной пластинки, что выражается в виде утоньшения и слабой передифференцировки клеток. Вследствие этого образуется тонкий поверхностный слой, и на поверхности чешуи этот участок виден как зона узких склеритов.

Кроме типичных годовых колец, встречаются и другие кольца сближенных склеритов, напоминающие часто по виду годовые, но, как правило, не столь ясно выраженные. Общие особенности структуры этих колец приблизительно таковы: склериты ограничиваемой ими зоны бывают иногда такой же ширины, как и последующие «летние» склериты первой годовой зоны (Бирман, 1968).

Зоны сближенных склеритов, формирующиеся в результате воздействия внутренних (наследственных) факторов, вероятно, имеют меньшую четкость, чем годовые кольца, формирование которых происходит под действием как внутренних, так и внешних факторов, как правило, действующих обычно одновременно (Бугаев В.Ф., 1995). Причиной образования ЗСС может являться изменение темпа роста и характера питания у рыб (Марченко, Кунгурова, 2004). Объяснение причин формирования добавочных колец на чешуе затруднено, но, вероятно, в основе их формирования лежат неблагоприятные абиотические факторы в онтогенезе кеты (Енютина, 1962). Также еще одной немаловажной причиной возникновения дополнительных зон на чешуе рыб в естественных условиях могут быть неблагоприятные сезонные изменения в их экологии (Никольский, 1974, 1980).

Таким образом, выделенные фенотипы чешуи являются своего рода биологическими маркерами, которые по набору комбинативных признаков в популяциях можно использовать в качестве критериев при анализе популяционной структуры кеты. Во избежание ошибок и неоднозначности трактований полученных результатов при анализе чешуи необходимо использовать рыб одного поколения.

4.12. Состояние запасов и промысел

Во второй половине XX в. численность кеты материкового побережья Охотского моря колебалась в широких пределах – от нескольких десятков тысяч в годы депрессии (конец 1960-х – начало 1970-х гг.) до 9 млн рыб в 2000-х гг. Основными факторами, определяющими запасы кеты, являются: эффективность

воспроизводства, сопряженная с воздействием на выживаемость потомства климатических условий как в пресных водах, так и в прибрежье; условия нагула в океане, определяющие уровень смертности (до 60–80%) (Старовойтов, 2003); влияние факультативных хищников пресных вод и морского прибрежья; пресс берегового и океанического промысла, браконьерский вылов, уровень пропуска производителей на нерестилища.

Состояние запасов лососей материкового побережья Охотского моря анализировалось ранее (Костарев, 1964а, 1970в; Клоков, 1970, 1973а). Однако считаем целесообразным вернуться к рассмотрению этого вопроса, так как состояние стад лососей региона претерпело определенные изменения за прошедшие годы.

Представление о запасах охотоморской кеты могут дать сведения по вылову. Данные о вылове кеты на материковом побережье Охотского моря имеются за 100 лет: с 1908 по 2010 г. (Уловы..., 1989; данные ФГУ «Охотскрыбвод»; Охотского территориального управления Росрыболовства). Естественно, сведения о вылове не могут служить мерилом, адекватным оценке запасов, так как коэффициент изъятия – величина непостоянная, тем не менее объемы вылова дают общее представление об уровне подходов лососей. В 1950–1960-е гг. уровень промыслового изъятия охотоморской кеты колебался от 32 до 77%, приближаясь в среднем к 60% (Костарев, 1970в).

В динамике численности кеты материкового побережья Охотского моря можно выделить несколько периодов: первый – время высокой численности, второй – снижение запаса и депрессия численности, третий – рост и некоторое увеличение запаса, четвертый – максимум численности за последепрессионный период. Затем наблюдался очередной спад уровня запасов, обусловленный общим снижением численности и мощным браконьерским прессом в 1990-е гг. Современный период состояния запасов характеризуется медленным ростом численности запасов.

Первый период охватывает 30–50-е гг. XX в. – время благополучия стад охотоморской кеты, принимаемое нами за период оптимума запасов, когда численность ее подходов к побережью достигала 15–18 млн экз., а вылов в северо-восточном районе (Магаданском) побережья колебался от 2 до 9 тыс. т, в юго-западном (Охотском) – от 8 до 32 тыс. т. В дальнейшем чрезмерная эксплуатация кеты, совпавшая с рядом лет, неблагоприятных по условиям воспроизводства, привела к резкому снижению ее запасов. Для сравнения можно отметить, что в 1950-е гг. в Охотском промысловом районе в лососевую путину работало до 160 неводов, а вылов кеты достигал 32 тыс. т (Historical..., 1979), тогда как к началу 1990-х гг. количество орудий лова составляло около 15, а вылов снизился до 2,1–3,6 тыс. т (табл. 39).

С активизацией в 1950-х гг. иностранного океанического промысла азиатских лососей уловы Японии, чьи суда вели их основной дрифтерный лов в северо-западной части Тихого океана, стали возрастать. К 1955 г. они сравнялись с российскими береговыми, а с 1957 г. стали значительно превышать их. Максимальный вылов Японией лососей азиатского происхождения был отмечен в 1958 г., когда он достиг 199 тыс. т, из которых более 70 тыс. т пришлось на долю кеты (Historical..., 1979). Максимальный зарегистрированный вылов кеты Японией составил 99,5 тыс. т (1975 г.).

Следует отметить, что фактическая величина вылова лососей была на 30% и более выше данных официальной статистики вследствие косвенных потерь сырца при океаническом промысле (выпадение из сетей, выедание хищниками, травмированность рыб и др.) (Синельников, 1983).

Таблица 39. **Вылов и подходы* кеты на материковом побережье Охотского моря в 1990–2010 гг.**

Год	Североохотоморский район				Охотский район				Оба района			
	Вылов		Подход		Вылов		Подход		Вылов		Подход	
	тыс. рыб	т	тыс. рыб	т	тыс. рыб	т	тыс. рыб	т	тыс. рыб	т	тыс. рыб	т
1990	560	2141	2927	11 190	858	2949	2983	5910	1418	5090	5910	17 100
1991	477	1798	2170	8180	892	3327	2887	5057	1369	5125	5057	13 237
1992	504	1808	1632	5854	566	2154	1816	3448	1070	3962	3448	9302
1993	528	1864	1792	6326	1039	3678	2557	4349	1567	5542	4349	10 675
1994	891	3385	1762	6694	1660	6044	4541	6303	2551	9429	6303	12 997
1995	920	3104	2386	8050	1964	6973	4892	7278	2884	10 077	7278	15 328
1996	656	2635	1993	8005	1495	6279	5081	7074	2151	8914	7074	15 079
1997	538	1889	906	3181	1556	5904	2677	3583	2094	7793	3583	6764
1998	446	1525	628	2147	2903	9985	4950	5578	3349	11 510	5578	7725
1999	462	1418	682	2093	2015	6484	4480	5162	2477	7902	5162	7255
2000	427	1345	808	2545	1583	5759	4030	4838	2010	7104	4838	7383
2001	311	1073	1704	5879	700	2520	2700	4404	1011	3593	4404	10 283
2002	323	1174	1005	3653	814	3093	5200	6205	1137	4267	6205	9858
2003	332	1240	1159	4329	1064	4149	4302	5461	1396	5389	5461	9790
2004	225	810	1253	4511	1276	4976	3460	4713	1501	5786	4713	9224
2005	352	1265	1610	5786	890	3204	4161	5771	1242	4469	5771	11 557
2006	460	1578	2062	7073	1834	6969	5993	8055	2294	8547	8055	15 128
2007	493	1613	2478	8107	2140	7918	5359	7837	2633	9531	7837	15 944
2008	558	1790	2035	6532	1485	5346	3650	5685	2043	7136	5685	12 217
2009	612	1973	1750	5642	2880	8928	7166	22 214	3492	10 901	8916	27 855
2010	693	2434	1591	5588	4584	16 824	5720	20 992	5277	19 258	7311	26 580

*При составлении таблицы использованы данные по оценке пропусков производителей на нерест МагаданНИРО, статистика промысла и материалы путинных прогнозов Лососи-2000–2011.

Интенсификация японского океанического лова азиатских лососей сопровождалась снижением уровня отечественного прибрежного промысла. В результате мощного пресса иностранного морского промысла в сочетании с отечественным прибрежным и устойчивым дефицитом производителей на нерестилищах запасы кеты материкового побережья Охотского моря сократились почти на порядок (Костарев, 1983). Кроме того, снижение подходов лососей совпало с чередой лет, неблагоприятных для воспроизводства кеты в климатическом отношении в конце 1950-х – первой половине 1960-х гг. (суровые малоснежные зимы, обсыхание и промерзание нерестилищ). Это обусловило появление ряда неурожайных поколений в 1960-х гг. (Костарев, 1964б).

Чрезмерная эксплуатация запасов лососей азиатского происхождения привела в конечном итоге к подрыву ресурсов кеты, что выразилось в депрессии численности вида, начавшейся в конце 1960-х и продолжавшейся до середины 1970-х гг. Запасы охотоморской кеты в эти годы не превышали 10–15% от уровня лет оптимума. Депрессивное состояние запасов кеты на северо-восточном участке побережья отмечено с 1966 по 1976 г., в юго-западном районе (Охотском) – с 1968 по 1977 г. (рис. 33). Уловы кеты на северном побережье снизились до 40 т (1969, 1973 г.), в Охотском районе – до 110–160 т (1968, 1973 г.). Крайне нерациональный морской промысел лососей, когда потери биомассы за счет вылова неполовозрелых особей составляли до 30% (Костарев, 1978; Вронский, 1980), послужил основной причиной не только резкого сокращения общего запаса, но и значительного изменения внутривидовой структуры стад кеты. Любое нарушение структуры популяционных систем вследствие выпадения одного из звеньев или снижения генного разнообразия популяции (стада) может привести к нежелательным трансформациям, снижающим гомеостатический уровень и общую численность вида на участке ареала. Так, например, в реках Охотского района были подорваны запасы ранней кеты, на которой раньше (в 1940–1950-е гг.) базировался промысел. В 1970–1980-е гг. запасы кеты материкового побережья поддерживались в основном благодаря поздней форме вида (Волобуев, Тюрнин, 1995). Выживаемость поздней кеты выше, чем ранней, однако численность ее лимитируется наличием мест, пригодных для воспроизводства, – ключевых проток, лимнокренов, затонов с выходами грунтовых вод (Волобуев и др., 1990). Поэтому ее численность на материковом побережье Охотского моря не достигала высокого уровня. Ресурсы же ранней кеты, которая прежде составляла основу подходов и вылова, в эти годы были невысоки – около 6% от уровня подходов (Евзеров, 1983; Волобуев, Голованов, 2001).

Снижение запасов кеты отразилось и на урожайности ее генераций. В изменении численности отдельных поколений охотоморской кеты можно выделить те же периоды, что и в изменении общего запаса. Каждый из этих временны*х* интервалов характеризуется разным уровнем выживаемости кеты. В период до депрессии (1956–1963 гг.) имела место довольно высокая численность поколений (2,4–11,1, в среднем 5,4 млн рыб). Период спада запасов (1964–1973 гг.) – время резкого, в 2–3 раза, снижения численности поколений, когда их средняя величина составила 1,6 (0,6–4,2) млн рыб. В постдепрессионный период (1974–1987 гг.) наблюдался рост численности поколений, в среднем она достигла 3,6 (1,7–5,6) млн рыб.

Показателем выживаемости поколений кеты служит кратность естественного воспроизводства, определяемая как отношение численности потомства (поколения) к численности родительского стада (Леванидов, 1969).

Среднемноголетний показатель кратности воспроизводства, рассчитанный для отдельных районов, составил: 1,81 для популяций кеты Гижигинской губы, 1,59 для рек Ямской губы и 1,56 для Тауйской губы. В среднем для северо-восточного побережья кратность воспроизводства 27 поколений природных попу-

ляций кеты составила 1,61 при колебаниях от 0,31 до 4,4; для 32 поколений кеты Охотского района – 1,65 с размахом колебаний от 0,16 до 5,75. Показатель кратности воспроизводства имеет слабую обратную связь с численностью родителей (для северо-востока побережья r = -0,47, p = 0,98; для юго-запада r = -0,13; p < 0,9).

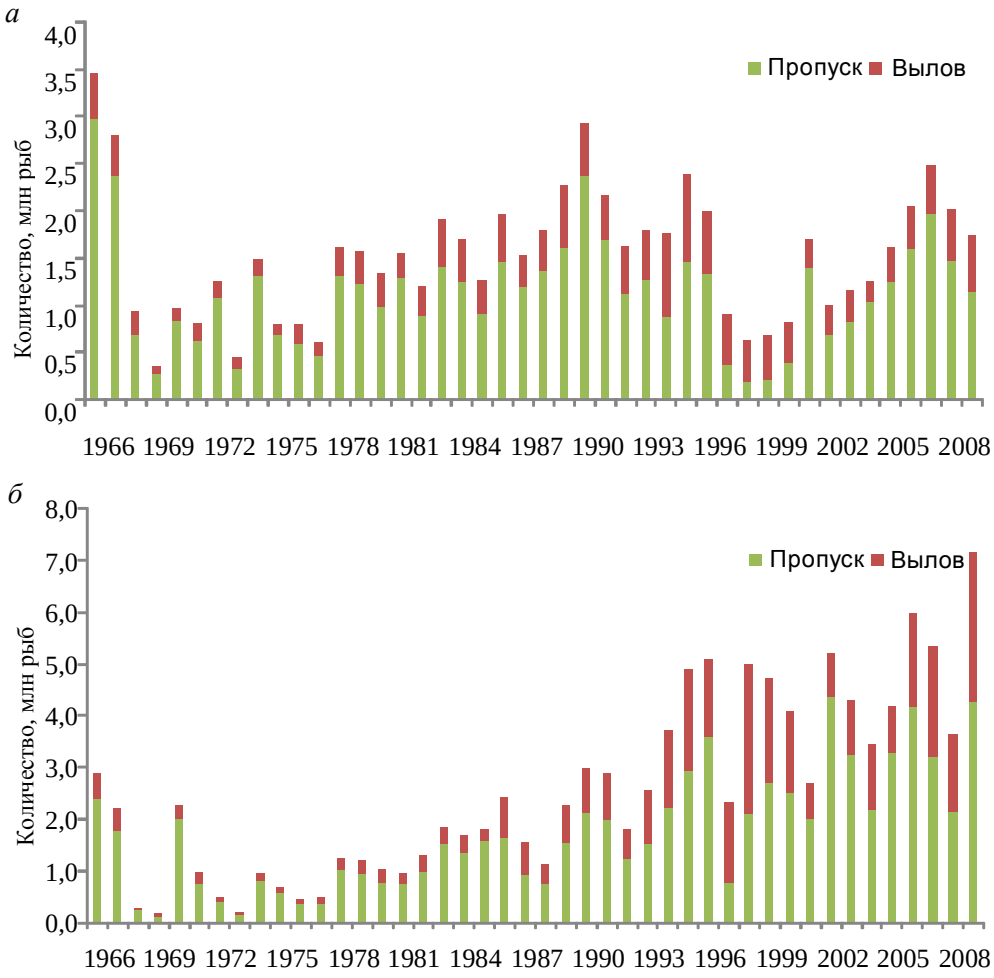


Рис. 33. **Динамика подходов кеты на северном участке побережья Охотского моря (Магаданский регион) (*а*) и в Охотском промысловом районе (*б*)**

Наиболее урожайными на северо-востоке побережья были поколения 1961, 1962, 1977, 1982 и 1985 г., прослеживающиеся в каждом из стад (гижигинском, ямском, тауйском). В юго-западном районе (охотское стадо) к урожайным относятся поколения 1956, 1961, 1969, 1973, 1975, 1977 и 1981 г. Максимальное сходство по числу урожайных лет наблюдается между кетой тауйского и охотского стад, что, видимо, свидетельствует о сходной динамике природных процессов в этих районах воспроизводства. Четкая 4-летняя цикличность урожайных поколений по нечетным годам прослеживается для кеты гижигинского и охотского стад с 1969 по 1985 г. В остальных районах зависимости возникновения урожайных поколений от урожайных не наблюдалось. Однако отметим, что количество урожайных поколений в 1970–1980-е гг. возросло в 6–8 раз по сравнению с годами депрессии.

В целом для кеты материкового побережья Охотского моря характерно расширенное воспроизводство. Численность дочерних поколений лишь в 7 из 27 случаев была ниже численности родителей для северо-восточного участка побережья и в 11 из 32 поколений для Охотского района.

Заметный подъем уровня запасов охотоморской кеты начался с 1980-х гг., когда была значительно снижена квота морского вылова лососей после введения в 1978 г. Россией 200-мильной экономической зоны. К 1983 г. морской вылов лососей был сокращен до 42 тыс. т, а в последующие годы – до 15 тыс. т (Зиланов, Спивакова, 1992). Параллельно с сокращением морского промысла происходило замещение относительной доли кеты в морских уловах с 60% в 1970-е гг. до 24–30% в 1980-е гг. С 1992 г. океанический промысел азиатских лососей был прекращен, и с тех пор реализация квот, выделяемых иностранным государствам, осуществляется в рамках межправительственных соглашений в пределах экономической зоны России.

Подходы североохотоморской кеты достигли максимума за последепрессионный период в 1990 г. (2,9 млн рыб). В соответствии с этим, к середине 1990-х гг. ее вылов в Магаданской области превысил 3 тыс. т. Затем стали снижаться как подходы, так и доля участия Магаданского региона в воспроизводстве кеты материкового побережья. Наименьшего уровня подходы охотоморской кеты достигли в конце 1990-х гг. (1998–1999 гг. – 0,6 млн рыб), а ее доля в общем береговом вылове дальневосточной кеты снизилась до 13% (табл. 40).

Таблица 40. **Доля (%) кеты материкового побережья в общем береговом вылове дальневосточной кеты (1) и доля кеты в общем вылове лососей в море (2)**

Вылов	Год														
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
1	19,9	21,7	19,2	32,7	51,7	62,2	62,8	43,2	48,1	33,8	24,9	14,6	13,4	20,3	25,0
2	–	–	32,5	47,1	75,1	60,5	57,0	48,7	63,5	52,6	66,7	55,8	45,9	33,6	35,9

Главными факторами, обусловившими уменьшение ее запасов, явились интенсивный морской промысел на путях преднерестовых миграций (согласно экспертной оценке, морской вылов кеты материкового побережья Охотского моря в 1990-е гг. достигал 40%) и чрезмерный пресс берегового промысла, значительную долю которого составлял нелегальный лов в реках и на нерестилищах. В 1990-х гг. суммарное изъятие официального и браконьерского вылова в некоторых реках достигало 80–90%. Такое снижение запасов было сопряжено с резким усилением берегового браконьерского лова, обусловленного социальной неустроенностью населения в период перехода страны к рыночным отношениям в первой половине 1990-х гг. При этом широко практиковалась сортировка рыб по половому признаку с изъятием самок из уловов, в результате чего искажалось соотношение полов на нерестилищах, и это негативно влияло на уровень и эффективность естественного воспроизводства стад. Опустошенные нерестилища, естественно, не могли обеспечить высоких возвратов, поскольку запасы североохотоморской кеты определяются состоянием ее природных популяций. Пропуск производителей на нерест сократился в несколько раз.

Исторически на материковом побережье Охотского моря существуют два основных промысловых района: Североохотоморский (участок побережья к северо-востоку от п-ова Лисянского до п-ова Тайгонос включительно) и Охотский (участок побережья к юго-западу от п-ова Лисянского до Аяна включительно). На протяжении 1970–1980-х гг. доля кеты в воспроизводстве и промысле обоих районов была примерно равной. Доля популяций североохотоморской кеты составляла в среднем 50,8%, кеты Охотского района – 49,2% запаса.

В начале 1990-х гг. мягкие многоснежные зимы и череда теплых в гидрологическом отношении лет (1993–1997) способствовали хорошей выживаемости и более высоким подходам кеты в Охотский район. К 1994 г. ее подходы в Охотский район составляли уже более 70%, а к 1998–2000 гг. возросли до 86–88% запаса всего побережья (см. табл. 39), что в абсолютном выражении составляло до 5–5,2 млн рыб. Затем с 2001 г. численность подходов стала снижаться и вылов уменьшился с 10,0 (1998 г.) до 2,5–3,1 тыс. т в 2001–2002 гг. К 2006–2007 гг. вылов снова увеличился до 7–7,9 тыс. т. С ростом запасов в Североохотоморском промрайоне общий подход кеты достиг 8,9 млн рыб, а вылов – 10,9 тыс. т.

Доля кеты материкового побережья в общем береговом вылове дальневосточной кеты также изменялась, что было обусловлено разным уровнем ее запасов в отдельных лососевых регионах (см. табл. 40). Роль охотоморской кеты в уловах дальневосточной кеты возросла в 1994–1998 гг. Это, очевидно, было обусловлено ростом подходов кеты в Охотский район и снижением значения в подходах и воспроизводстве кеты Восточной и Западной Камчатки. Подходы кеты на обоих побережьях Камчатки увеличились с 1999 г., что, по-видимому, было сопряжено со снижением объемов ее вылова в море и усилением контроля за дрифтерным промыслом в северо-западной части Тихого океана (Лососи-2005) и ростом запасов сахалинской и южнокурильской кеты за счет искусственного воспрозводства. В соответствии с возросшими подходами увеличился и вылов камчатской кеты – с 3–4 до 26 тыс. т, сахалинской и амурской – до 20 тыс. т. На фоне роста запасов камчатской, амурской и сахалино-курильской кеты произошло снижение удельного веса охотоморской кеты в ее общем запасе Дальнего Востока (см. табл. 40). В целом среднемноголетняя доля вылова кеты материкового побережья в ее общем береговом вылове за это время составила 32,9%. В отношении доли вылова кеты дрифтерными судами при проведении научно-исследовательских работ и промысла по межправительственным соглашениям с Японией в российской экономической зоне можно сказать, что она является доминирующим видом, составляя в среднем 52% от общего вылова всех видов лососей.

При рассмотрении рис. 33 можно заметить, что до середины 1990-х гг. прослеживалась четкая тенденция роста запасов кеты как по северному побережью, так и по Охотскому району. Рост запаса кеты на северном побережье происходил более быстрыми темпами по сравнению с кетой Охотского района. К началу 1990-х гг. запасы охотоморской кеты увеличились в 2,4 раза по отношению к последепрессионному десятилетию. Современный уровень возвратов кеты в реки Охотского района составляет лишь 50–60%, в реки северного побережья – 50–70% от подходов лет оптимума численности. Абсолютная численность подходов выше в Охотском районе. На северном побережье наиболее высокая численность кеты отмечена в районе Гижигинской губы, куда в 1960-е гг. на нерест подходило до 2 млн рыб, второй по значимости – район Ямской губы (до 1,4 млн рыб), третий – Тауйской губы (до 0,6 млн рыб).

Несмотря на некоторое увеличение численности нерестовых подходов кеты, запасы ее еще далеки от оптимальных, поэтому в целях сохранения тенденции роста численности возвратов предусмотрен щадящий режим ее использования. В Охотском районе и реках зал. Шелихова промысловое изъятие кеты рекомендовано в зависимости от урожайности возвращающихся на нерест поколений с учетом обязательного пропуска на нерест оптимума производителей. Для североохотоморского участка побережья (Магаданская область) минимально необходимый уровень пропуска производителей кеты на нерестилища составляет 1,3–1,4 млн рыб, в Охотском районе – около 2,5 млн рыб. Фактическое изъятие промыслом кеты за последнее 10-летие XX в. составило на северном побережье в среднем 25,5%, в Охотском промысловом районе – 28,7%. Меньшее промысловое изъятие кеты на северо-восточном участке побережья

объясняется действием многолетнего запрета на промышленный лов кеты в реках Тауйской губы в 1970–1980 гг.

Как уже отмечалось, для североохотоморской кеты отмечены два долгопериодных пика численности на протяжении XX в. с интервалом около 60 лет (рис. 34).

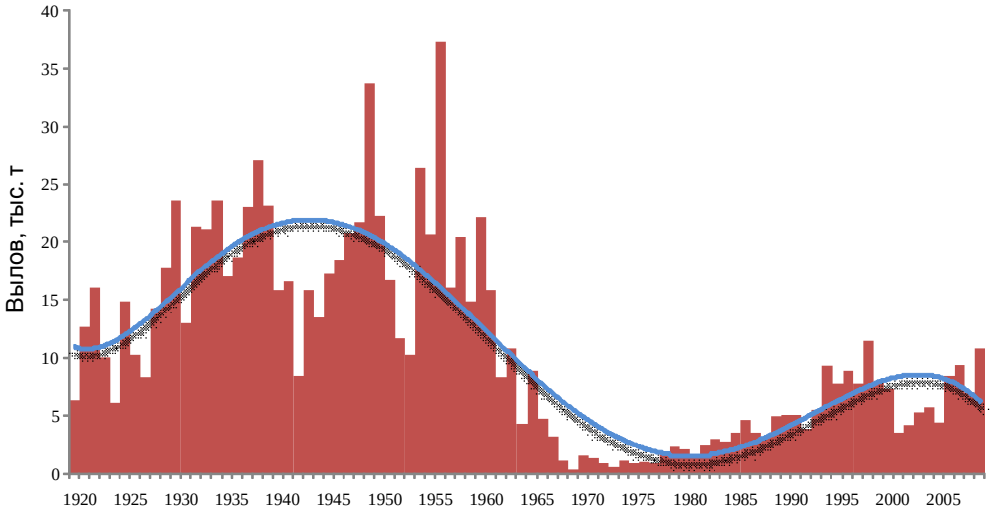


Рис. 34. **Динамика вылова кеты на материковом побережье Охотского моря (1920–2009 гг.)**

Эти пики численности, проявившиеся и в масштабе всего материкового побережья Охотского моря, в целом совпадают с долгопериодными изменениями численности тихоокеанских лососей, имевшими место в северной Пацифике: первый наблюдался в конце 1930-х гг. второй – в середине 1990-х гг., и оба они согласуются по времени с общим ростом продукции лососей в бассейне Тихого океана (рис. 35).

Максимумы численности лососей в 1936–1938 гг. и в 1994–1996 гг. проявились синхронно как на Азиатском, так и на Североамериканском побережьях Тихого океана.

Суммарные уловы лососей странами Тихоокеанского Кольца в годы пиковых подходов достигли 1 млн т (см. рис. 35), в том числе доля вылова кеты составила 47 и 36% соответственно в 1-й и 2-й пики численности. Кроме того, имеются сведения, что подобный пик численности имел место и в 80-х гг. XIX в. (Beamish, Bouillon, 1993; Klyashtorin, Smirnov, 1994). Очевидно, кете свойственны и более короткие периоды изменения численности, но на наших материалах они явно не просматриваются.

С середины 1990-х гг. и по настоящее время азиатские стада лососей переживают подъем численности. Наиболее четко вспышки численности лососей прослеживаются на Камчатке. Там отмечен значительный рост численности нерки и кеты, их подходы в отдельные годы превышали прогнозные оценки в несколько раз. Так, подходы нерки на Западную Камчатку в 2002 г. превысили прогнозные оценки в 5 раз (Ерохин, 2007б). На североохотоморском побережье косвенным признаком влияния улучшения природного фона в конце XX в. на динамику численности и популяционную структуру кеты может служить факт роста численности ее ранней формы, которая к 1995 г. достигла 45–48% подходов.

Во втором пятилетии XXI в. возвраты кеты в реки тауйского, ямского и гижигинского стад отмечаются в количествах, близких к 2–2,5 млн рыб. Это

позволяет осуществлять необходимый минимум пропуска производителей на нерест и обеспечивать обязательные категории лова (коренных малых народов Севера, научно-исследовательский, спортивно-лицензионный и лов для нужд искусственного воспроизводства).

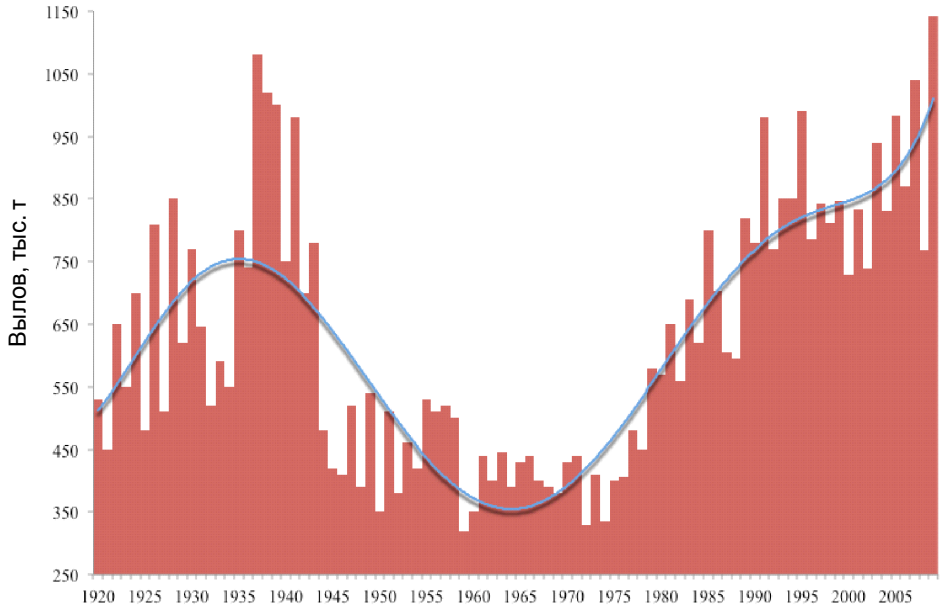


Рис. 35. **Общий вылов тихоокеанских лососей странами Тихоокеанского Кольца (США, Канада, Япония, Россия) (Klyashtorin, Rukhlov, 1998; NPAFC Statistical Yearbook, 1997–2007)**

Теперь попытаемся оценить роль внутривидовых форм кеты в обеспечении промысла. По-видимому, нерестилища ключевого типа не могли вместить многочисленные нерестовые подходы кеты 1950-х гг., ориентировочная величина которых, вычисленная по уловам, достигала 15–17 млн рыб. Из них 10–12 млн рыб подходили к рекам Охотского района (Клоков, 1970; Костарев, 1970в). Ретроспективный анализ изменений численности и основных показателей биологической структуры охотоморской кеты подтверждает, что до 1960-х гг. основу подходов составляла ранняя кета, воспроизводившаяся на русловых нерестилищах. Лососевый промысел на охотоморском побережье в 1940–1950-е гг. базировался в основном на запасах ранней кеты (Волобуев, Тюрнин, 1995). Об этом косвенно свидетельствует сходный тип динамики численности горбуши и кеты Охотского района в 1945–1955 гг. (Костарев, 1970б). Для кеты в этот период характерно чередование поколений урожайных нечетных и неурожайных четных лет (Костарев, 1964а). В 1940–1950-е гг. в нерестовых подходах преобладала более мелкая кета с биологическими показателями, характерными для ранней формы.

Так, средняя масса охотской кеты в годы массовых подходов 1950–1959 гг. составила 3,25, в последепрессионный период 1971–1984 гг. – 4,09 кг. На рис. 36 приведено распределение средней массы североохотоморской кеты за последние 45–50 лет для отдельных стад.

Хорошо заметно общее снижение средней массы кеты в 1940–1950-х гг., когда численность ее была наиболее высокой. Наиболее наглядно это прослеживается на кете охотского стада, для остальных стад из-за отсутствия данных имеется четко выраженная тенденция к снижению средней массы в 1950-х гг.

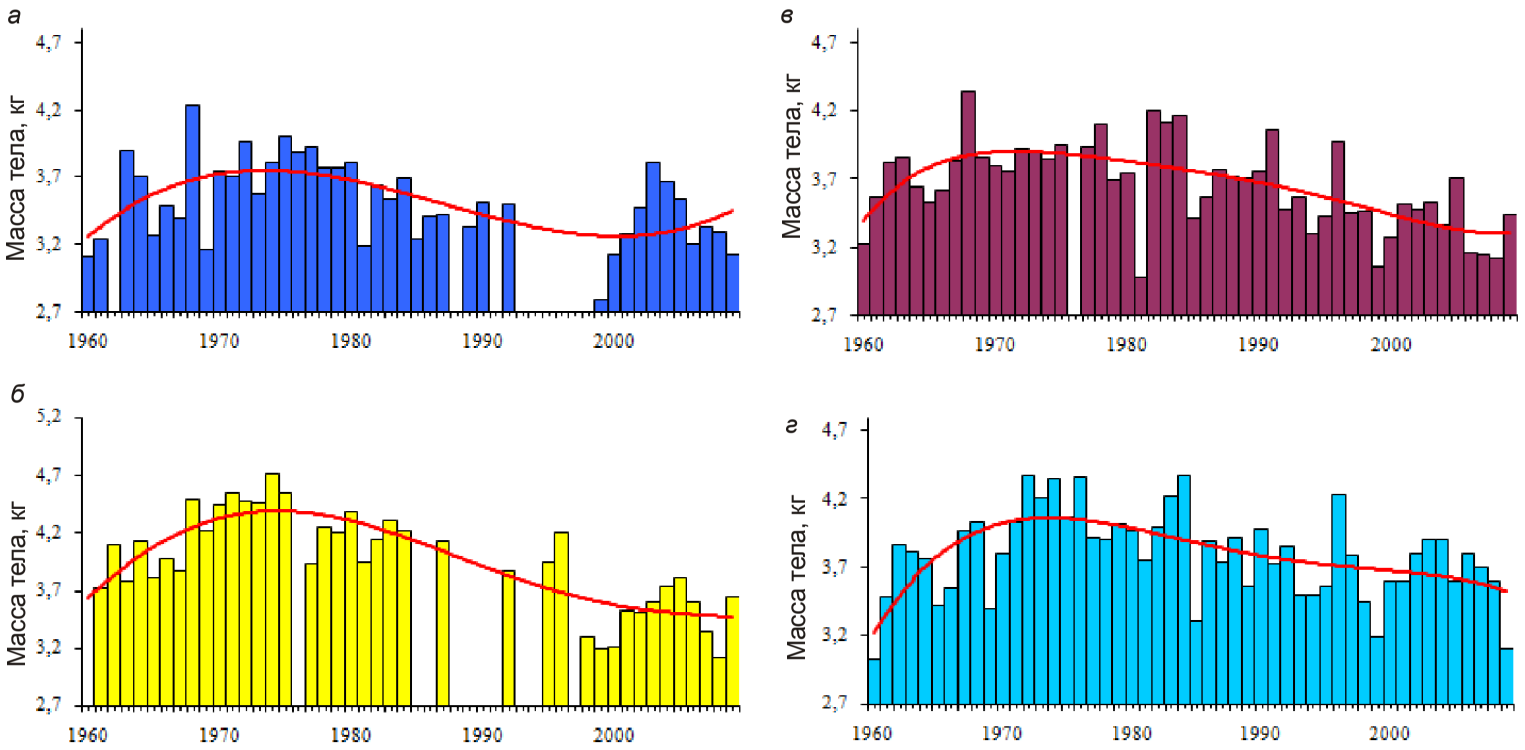


Рис. 36. **Динамика средней массы тела гижигинского (*а*), ямского (*б*), тауйского (*в*) и охотского (*г*) стада кеты материкового побережья Охотского моря**

и к середине 1990-х (см. рис. 36). Увеличение средней массы рыб отмечено в период депрессии 1960–1970-х гг., когда численность ранней кеты сократилась почти на два порядка и ее запасы поддерживались в основном благодаря более крупной поздней форме. Очередное снижение средней массы отмечено в 1980–1990-х гг. в период общего подъема численности лососей в северной Пацифике и возрастания доли ранней формы в подходах североохотоморской кеты к середине 1990-х гг.

Наличие ранней и поздней кеты подтверждается как в реках юго-западного участка побережья (Правдин, 1940; Костарев, 1970в) (охотское и удское локальные стада), так и в его северо-восточной части (Волобуев, 1984, 1986; Волобуев и др., 1990) (тауйское и ямское локальные стада). Ранняя охотоморская кета, как горбуша и летняя амурская кета, размножается в русловой части рек, где икра инкубируется в аллювиальном потоке, и в связи с этим она в большей степени, чем поздняя форма, подвержена негативному влиянию климатических условий. Абиотические условия выступают в качестве основного фактора, определяющего ее численность. Резкое сокращение запасов кеты в Охотском рыбопромысловом районе после нескольких неблагоприятных для воспроизводства зим (промерзание и обсыхание русловых нерестилищ) (Костарев, 1964б, 1970б) свидетельствует о том, что численность ранней кеты, как и горбуши, может значительно флуктуировать под воздействием факторов среды. Поскольку нерестовый фонд ранней кеты гораздо обширнее, чем ее поздней формы, то при стечении благоприятных обстоятельств (оптимальное заполнение нерестилищ, мягкие многоснежные зимы, высокая водность рек, хорошая выживаемость в море) численность ее может нарастать по горбушовому типу, т. е. ранняя экоформа кеты является более перспективной для восстановления численности вида в регионе методами искусственного воспроизводства. В связи с этим на материковом побережье Охотского моря необходимо уделять больше внимания искусственному воспроизводству именно ранней кеты.

После 1995 г., когда был достигнут максимум вылова в США (467 тыс. т), североамериканские стада испытали период снижения численности: уловы американских лососей снизились в 1997–1998 гг. и в последующие годы ни разу не превысили максимальный уровень вылова 1995 г. (табл. 41).

В запасах лососей России, напротив, с середины 1990-х гг. отмечается подъем. Наиболее заметный рост наблюдается с 2005 по 2007 г. – с 250 до 350 тыс. т (см. табл. 41). В 2009 г. российский вылов составил 542 тыс. т (с учетом вылова в Исключительной экономической зоне (ИЭЗ) – 551 тыс. т) – это исторически максимальный объем отечественного берегового вылова лососей (Гриценко, Кловач, 2010). В целом по Тихоокеанскому бассейну максимальный вылов лососей отмечен в 2007 и 2009 г. – более 1 млн т (см. табл. 41).

Такие подъемы и спады численности обусловлены долгопериодными циклами изменения глобальных геофизических и климатических характеристик, так называемых режимных сдвигов. Циклические изменения таких факторов, как типы широкомасштабной атмосферной циркуляции, состояние Алеутского минимума и Сибирского максимума атмосферного давления, скорость вращения Земли, температура поверхности океана и др., определяют климатоокеанологическую обстановку в районах основного нагула лососей в северо-западной Пацифике. Конкретные изменения климатоокеанологической обстановки, происходящие с середины 1980-х гг. по настоящее время, заключаются в развитии гидрологических процессов в северо-западной части Тихого океана по холодному типу. Под воздействием долгопериодных изменений ветрового режима, температуры и течений происходит изменение общей продуктивности океанических и морских экосистем (Шунтов, 2000). На современном этапе изменение

развития биологических циклов экосистемы северо-западной части Тихого океана, очевидно, привело к сукцессионным процессам в планктонных сообществах, что отразилось и на состоянии кормовой базы лососей. В дальневосточных морях в 1990-е гг. отмечено повышение доли хищного планктона и снижение доли мирного планктона, что привело к существенному ухудшению обеспеченности рыб пищей (Шунтов и др., 1998; Шунтов, 2000). В настоящее время биомасса хищного планктона находится на среднем уровне, что свидетельствует об улучшении условий нагула лососей (Шунтов и др., 1998; Старовойтов, 2003).

Таблица 41. **Вылов тихоокеанских лососей странами Тихоокеанского бассейна (по данным ежегодных статистических докладов NPAFC), т**

Год	Страна				Всего
	Россия	Канада	Япония	США	
1993	170 847*	84 988	208 805	402 953	867 595
1994	186 649*	65 781	221 101	408 190	881 721
1995	218 436*	48 677	253 111	466 773	986 998
1996	176 273*	34 192	296 549	405 065	912 079
1997	244 792*	47 356	251 740	299 046	842 935
1998	246 139*	30 313	202 845	332 308	811 605
1999	242 085*	17 116	174 324	413 760	847 285
2000	210 556*	19 496	164 736	332 841	727 629
2001	232 245*	24 729	209 325	366 423	832 722
2002	183 515*	33 269	217 926	303 232	737 942
2003	237 156*	38 551	281 271	381 865	938 958
2004	167 843*	25 613	252 418	383 994	829 965
2005	258 945	27 068	239 246	446 065	971 380
2006	276 356	23 710	221 739	340 942	862 792
2007	348 706	19 954	220 835	431 283	1 020 923**
2008	260 325	5840	173 908	329 049	769 339**
2009	551 277	24 786	216 902	346 122	1 139 220**

*Суммарный береговой и судовой вылов в ИЭЗ России.

**Вылов с учетом вылова Кореей: в 2007 г. – 146 т кеты, в 2008 г. – 217 т и в 2009 г. – 134 т.

Кроме того, под влиянием явления Эль-Ниньо происходят периодические смещения североамериканских лососей на запад нагульных акваторий. Значительное потепление за счет Эль-Ниньо северо-восточной части Тихого океана в конце 1990-х гг. оказало негативное влияние на численность массовых видов кормового зоопланктона лососей.

Дефицит кормового зоопланктона усугубляется также появлением на нагульном ареале огромного количества лососей искусственного происхождения – до 5,5 млрд шт. (Кловач, 2003; Heard, 1998). Аналогичных концентраций лососей природного происхождения в местах их традиционных морских пастбищ раньше никогда не было. Избыточность лососей в местах совместного нагула, очевидно, обостряет внутри- и межвидовые конкурентные отношения, включает механизмы плотностно-зависимой регуляции, что выражается в снижении размерно-весовых характеристик, уменьшении продукции отдельных поколений, увеличении возраста созревания, изменении пространственной структуры нагульных скоплений и миграций азиатских и североамериканских стад лососей

(Каев, 1999; Волобуев, Волобуев, 2000; Гриценко и др., 2001; Кловач, 2001, 2003; Атлас..., 2002; Заварина, 2003; Макоедов и др., 2009; Ishida et al., 1993; Ricker, 1995; Bigler et al., 1996; Helle, Hoffman, 1995, 1998; Kaeriyama, 1996; Volobuev, 2000). Так, за последние 10–12 лет средняя масса тела охотоморской кеты снизилась на 0,3–0,4 кг, длина – на 3–4 см. Увеличение срока созревания рыб в поколениях замедляет скорость смены генераций и приводит к потерям продукции, а кроме того, способствует повышению концентрации рыб в океане (Гриценко и др., 2001).

Результатом последствий массовых выпусков в море заводской кеты и его влияния как фактора плотностной зависимости, по-видимому, может считаться снижение средней массы у анадырской кеты в 1990-е гг. (Макоедов и др., 2009), размерно-весовых характеристик, плодовитости, а также старение популяции кеты о. Итуруп (Каев, 1999, 2003). М.В. Коваль (2009) приводит убедительные данные, свидетельствующие о снижении обеспеченности пищей мощного поколения горбуши 2008 г. северо-востока Камчатки, обусловившем снижение скорости роста и значительное уменьшение ее средних размерно-весовых показателей. Есть мнение, что недостаточная кормовая база и переход на питание нетрадиционными объектами питания может приводить к изменениям физиологического состояния и дегенеративным процессам в мышцах кеты (Кловач, 2000, 2001). По мнению автора, увеличение численности одновременно нагуливающихся в море лососей ухудшает условия нагула кеты и в ее рационе возрастает доля низкокалорийных объектов – желетелых организмов (кишечнополостных, оболочников, медуз), что свидетельствует об ограниченности экологической емкости (Carrying capacity) экосистемы северо-западной Пацифики в периоды повышенной численности лососей.

В настоящее время одним из важных факторов, оказывающих влияние на состояние запасов и воспроизводительный потенциал популяций охотоморской кеты, является состояние нерестовых водоемов.

До недавнего времени по долинам ряда основных лососевых рек региона велись интенсивные рубки леса, что вызывало снижение расходов воды в весеннее время – наиболее уязвимый период в раннем онтогенезе лососей (Волобуев, Путивкин, 1986). Кроме того, в бассейнах нерестовых рек проводятся изыскания в целях оценки запасов и передачи в промышленную разработку золото-серебряных месторождений. Планируется добыча бурых углей и разработка месторождений нефти на Примагаданском шельфе. Масштабное развертывание указанных работ неизбежно приведет к значительному сокращению площади и заиливанию нерестилищ кеты в рассматриваемом районе. Нефтеразработки планируется проводить в местах весеннего нагула сеголеток лососей, через этот же район пролегают миграционные пути взрослых лососей, идущих на нерест в реки побережья. В связи с этим нельзя исключить негативного воздействия выброса токсичных буровых растворов и розливов сырой нефти на формирующиеся поколения лососей и реализацию механизма хоминга у рекрутов.

В интересах сохранения естественных мест нереста тихоокеанских лососей считаем недопустимой любую хозяйственную деятельность, нарушающую целостность экосистем лососевых водоемов: рубки леса по долинам рек, окультуривание пойменных земель, разработку полезных ископаемых, прокладку коммуникаций и т. д. Практика проведения так называемых компенсационных мероприятий в качестве платы за причиненный ущерб лососевому хозяйству малоэффективна и не в состоянии возместить утрату продуктивности природных популяций.

Глава 5. ГОРБУША

Горбуша – самый мелкий, самый быстрорастущий и многочисленный вид лососей на азиатском побережье Тихого океана. Как и остальные тихоокеанские лососи, она является моноциклическим видом, т. е. размножается раз в жизни и затем погибает. Как и кета, она в наименьшей степени связана с пресными водами – молодь скатывается из рек весной в год рождения, в пресной воде не задерживается и почти не питается. В прибрежье горбуша обитает непродолжительное время, затем откочевывает в открытые районы моря, а в сентябре-октябре мигрирует в океан, где проводит менее года (8–9 месяцев). В апреле-мае начинается ее преданадромная миграция в Охотское море. Характерной особенностью вида является наличие двух линий поколений – четных и нечетных лет, которые в природе практически не перекрываются, репродуктивно изолированы и обычно отличаются по численности.

5.1. Распространение

В северной части Тихого океана горбуша наравне с кетой является самым широко распространенным видом из тихоокеанских лососей. Нагульный ареал горбуши несколько *уже* ареала кеты: в северной Пацифике она распространена от 39° с. ш. до южного побережья Чукотского полуострова и п-ова Сьюард (Атлас..., 2002; Atlas..., 2005). Горбуша отдельных региональных комплексов стран Тихоокеанского Кольца занимает в северной части Тихого океана различные районы нагула (Гриценко, 1981; Takagi et al., 1981). Горбуша юга азиатского побережья нагуливается в Японском море (Бирман, 1985).

Ее репродуктивный ареал меньше, чем у кеты. По североамериканскому побережью она распространена от моря Бофорта (р. Маккензи, арктическая Канада) на запад, многочисленна на Аляске, в Британской Колумбии. На юго-восток тихоокеанского побережья Северной Америки распространена до штата Орегон и центральной Калифорнии. Наибольшей плотности достигает на участке от южного побережья п-ова Сьюард до штата Вашингтон (Heard, 1991; Atlas..., 2005).

По азиатскому побережью горбуша распространена от дельты Лены на восток по арктическому побережью и в бассейнах всех трех дальневосточных морей (Берингова, Охотского и Японского), включая Хоккайдо и северную Корею. Наибольшей плотности достигает на Дальнем Востоке от Чукотки до Хоккайдо (Берг, 1948; Андрияшев, 1954; Heard, 1991; Atlas..., 2005). На материковом побережье Охотского моря горбуша распространена повсеместно – от Пенжинской губы до рек Сахалинского залива, обитает в водоемах разной величины – от ручьев до крупных рек (см. табл. 5) и является самым многочисленным видом в регионе.

5.2. Внутривидовая структура

Географическая подразделенность. Как вид горбуша образует устойчивые региональные комплексы: Западной и Восточной Камчатки, Сахалина, Южных Курильских островов, материкового побережья Охотского моря, Амура, Приморья, характеризующиеся собственной динамикой численности, биологическими показателями и сроками нерестового хода.

Горбуша – единственный вид из тихоокеанских лососей, имеющий две практически неперекрывающиеся линии генераций – репродуктивно обособленные во времени смежные поколения четных и нечетных лет. Поколения четных и нечетных лет не смешиваются в природе, и их можно рассматривать как темпоральные группировки вида. Как правило, в разных регионах доминирует какая-нибудь одна из линий, чаще более многочисленны поколения нечетных лет. В принципе, разные линии поколений горбуши можно рассматривать как виды-двойники, поскольку они отвечают критериям, предложенным для дифференциации животных этих категорий: репродуктивная изоляция, сходная морфология, симпатрия (Майр, 1971, 1974; Грант, 1980; Степанян, 1983; Иванков, 1997). Линии горбуши четных и нечетных лет имеют устойчивые и достоверные отличия по экологии, морфологии, кариотипам, маркерам генов (Двинин, 1952; Смирнов А.И., 1975; Картавцев и др., 1981; Салменкова и др., 1981; Черешнев, 1981; Алтухов и др., 1983, 1987, 1997; Горшков, 1979; Горшкова, Горшков, 1983; Ефанов, 1989; Омельченко, Вялова, 1990; Варнавская, 2006; Aspinwall, 1974).

Кроме двух симпатрических репродуктивно изолированных в природе линий горбуша образует сезонные расы (Иванков, 1967а, 1971; Смирнов А.И., 1975), отличающиеся сроками нерестовой миграции (например, летняя и осенняя), местами размножения, биологическими показателями. Отмечен нерест поздней осенней горбуши на выходах грунтовых вод (Канзепарова, 2009), что принципиально отличает ее от горбуши летненерестующей формы и, очевидно, обусловливает морфоэкологическую дифференциацию ее сезонных рас. В Сахалино-Курильском регионе установлено наличие трех сезонных группировок: япономорской, летней и осенней охотоморских (Гриценко, 1981). В бас. р. Гижига установлено наличие двух экологических форм горбуши – ранней, совершающей нерестовую миграцию в июне, и поздней, заходящей на нерест в июле. Эти экологические группировки статистически достоверно различаются по биологическим показателям, темпу роста, структуре чешуи (Марченко, 2001). Наличие ранней и поздней группировок горбуши установлено и для других рек североохотоморского побережья – Олы и Тауя (Марченко, 1999).

В региональных комплексах обособляются локальные стада (группы популяций), выделение которых основано на различиях динамики численности, комплекса основных биологических показателей, особенностях структуры чешуи, морфооблика и темпов роста. Так, например, по совокупности этих признаков на северном побережье Охотского моря выделены четыре локальных стада: гижигинское, ямское, ольское и тауйское. В указанных стадах североохотоморской горбуши может проявляться клинальная изменчивость по отдельным признакам, например, по длине тела: уменьшение размеров наблюдается в направлении с юго-запада на северо-восток побережья (Марченко, 2004). Кроме того, внутри локальных стад выделяются сезонные или темпоральные группировки, различающиеся сроками подхода. Например, ранняя и поздняя по срокам анадромной миграции горбуша. В свою очередь, сроки подходов могут детерминироваться разными районами нагула в океане: горбуша, нагуливающаяся в более южных районах, обычно подходит на нерест раньше. Для рекрутов горбуши, заходящих из океана на нерест в Охотское море, установлен «волнообразный» характер преднерестовых миграций, обусловливающий подход той или иной региональной группировки в определенный участок охотоморского побережья (Шубин, Коваленко, 2000). В авангарде преднерестовых скоплений, направляющихся в Охотское море, обычно преобладает наиболее ранняя по срокам миграции североохотоморская горбуша. Волновая природа нерестовых миграций горбуши в реки сохраняется в виде дискретных темпоральных группировок, или «ходов».

Следующим уровнем в популяционной организации горбуши являются популяции, приуроченные к отдельным речным бассейнам. Внутри популяций могут выделяться субпопуляции, или демы, тяготеющие к отдельным комплексам нерестилищ – локальным участкам речного бассейна или притокам рек.

Впервые районирование североохотоморского побережья было проведено В.К. Клоковым (1970). В основу его схемы деления были положены географическая обособленность районов, особенности динамики численности, преобладание в уловах отдельных видов и отличия в биологической структуре нерестовых стад лососей. В то же время вышла совместная работа В.К. Клокова и Л.А. Фроленко (1970), посвященная изучению элементарного химического состава чешуи горбуши, подтверждающая предложенную В.К. Клоковым структуру районирования. Согласно этим исследованиям, на северном побережье Охотского моря были выделены три рыбопромысловых района: гижигинский – от р. Авекова до р. Вилига; ямский – от р. Калалага до р. Яма; тауйский – от р. Сиглан до рек Мотыклейского залива.

Дальнейшее уточнение промысловой структурированности региона для горбуши выполнил И.С. Голованов (1983). Основываясь на сравнении основных биологических показателей (длина по Смитту, масса тела и плодовитость) горбуши разных рек, он разделил тауйский рыбопромысловый район на ольский (от р. Сиглан до р. Ола) и тауйский (от р. Армань до рек Мотыклейского залива) подрайоны с входящими в них группами рек.

Новейшую схему районирования разработали С.Л. Марченко и И.С. Голованов (2001). В ее основу были положены величины ежегодных подходов горбуши в реки северного побережья Охотского моря и циркуляция вод деятельного слоя в прибрежной зоне в теплый период (Чернявский, 1981; Чернявский и др., 1981; Шунтов, 2001). Применение факторного анализа позволило классифицировать водоемы североохотоморского побережья и отнести их к нескольким, хорошо обособленным друг от друга, группам рек, совпадающим по своим границам с циркуляциями вод прибрежья (рис. 37). Две из выделенных групп располагаются в Тауйской губе, две – в зал. Шелихова (рис. 38).

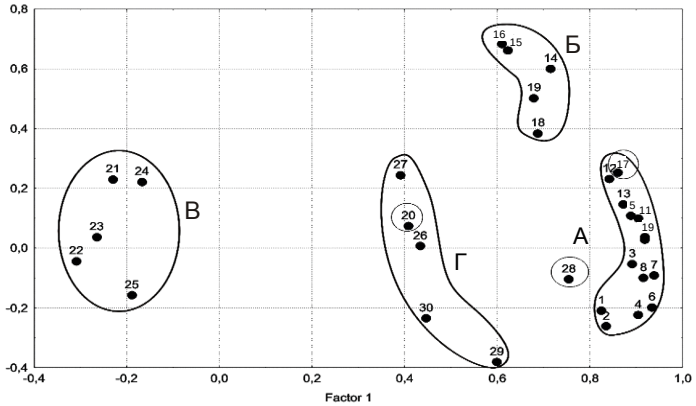


Рис. 37. **Распределение рек северного побережья Охотского моря по динамике подходов горбуши с 1966 по 2003 г. на плоскости координат. А – Гижигинская группа рек:** 1 – Авекова, 2 – Гижига, 3 – Вархалам, 4 – Б. Гарманда, 5 – Наяхан, 6 – Уйкане, 7 – Студеная, 8 – Таватум, 9 – Широкая, 10 – Пропащая, 11 – Вилига, 12 – Калалага, 13 – Кананыга; **Б – Ямская группа рек:** 14 – Туманы, 15 – Наслаган, 16 – Булун, 17 – Угулан, 18 – Тахтояма, 19 – Иреть, 20 – Яма; **В – Ольская группа рек:** 21 – Сиглан, 22 – Богурчан, 23 – Окурчан, 24 – Нюрчан, 25 – Ола; **Г – Тауйская группа рек:** 26 – Армань, 27 – Ойра, 28 – Яна, 29 – Тауй, 30 – Мотыклейка

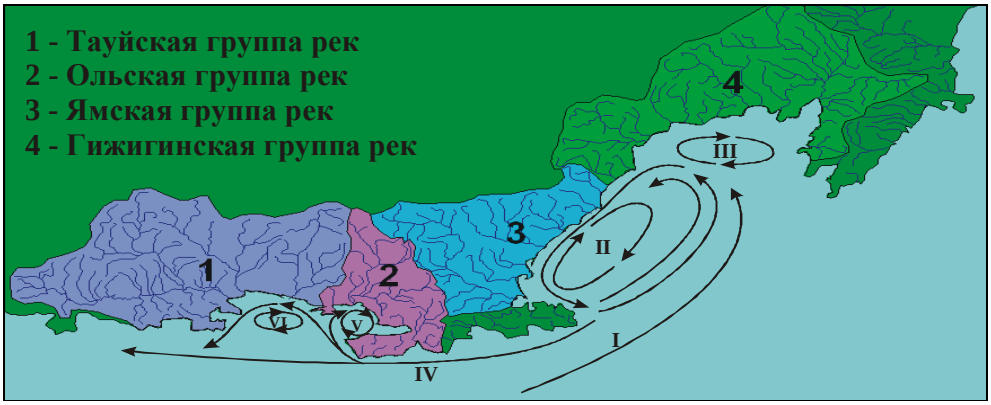


Рис. 38. **Карта-схема промысловых районов горбуши северного побережья Охотского моря и гидрологических формаций в северной части Охотского моря.** I – Северная ветвь; II – Пенжинский апвеллинг; III – антициклоническое течение в вершине зал. Шелихова; IV – Ямское течение; V – антициклоническое течение в восточной части Тауйской губы; VI – циклоническое течение в западной части Тауйской губы

В прежних границах остались Ольская и Тауйская группы рек. Объем Ямской группы рек был уменьшен за счет перевода двух рек – Калалага и Кананыга – из ее состава в Гижигинскую группу. Из всех выделенных совокупностей наиболее плотную плеяду образуют реки Гижигинской группы. В остальных группах реки располагаются более дисперсно (см. рис. 37).

Расположение плеяд на плоскости координат интерпретируется следующим образом. Ось абсцисс показывает, какая генеративная линия доминирует в той или иной группе рек и отражает вклад доминирующего поколения в общую величину подходов. Ольская и Гижигинская группы рек расположены в противоположных частях декартовых координат. В Ольской группе долгое время (с 1986 по 1998 г.) доминировали генерации четного ряда лет. Вклад доминирующего поколения в подходы горбуши достигал 70,4% от общей величины подходов. В Гижигинской группе на протяжении всего периода наблюдений доминируют поколения ряда нечетных лет. Его вклад в подходы достигает 86,9%. В Тауйской и Ямской группах рек также доминируют поколения ряда нечетных лет, однако уровень подходов горбуши в данные группы рек существенно ниже, чем в реки Гижигинской группы. Кроме того, в отдельные годы в реки Ямской и Тауйской групп наблюдались урожайные подходы в ряду четных лет – 1990 и 1992 г. Поэтому они занимают промежуточное положение между Ольской и Гижигинской группами рек, со смещением в сторону Гижигинской группы. Вклад доминирующего поколения в величину общего подхода в Ямскую группу рек достигал 61,8%, в Тауйскую – 61,2%.

Ось ординат на рис. 37 в общих чертах показывает величину запасов горбуши той или иной реки в группе. Водоемы, расположенные в верхней части группы, обладают минимальными, а в нижней части – максимальными запасами.

Выделение математическим методом промысловых районов поставило нас перед необходимостью проверки реальности их существования. Принимая во внимание тот факт, что в начальный морской период гибнет до 97–99% скатившейся молоди, мы предположили, что именно условия прибрежья являются одним из основных факторов, определяющих конечную величину подхода про-

изводителей горбуши на том или ином участке побережья, а в нашем случае – рыбопромысловом районе.

Анализ литературы подтвердил наше предположение: выделенные рыбопромысловые районы по своим границам совпали с гидрологическими формациями вод прибрежья (табл. 42; см. рис. 38).

Таблица 42. **Рыбопромысловые районы горбуши и гидрологические формации в прибрежье северного побережья Охотского моря**

Группа рек	Гидрологическая формация	Источник
Гижигинская	Антициклонический водоворот в вершине зал. Шелихова	Чернявский, 1981; Чернявский и др., 1981; Шунтов, 2001
Ямская	Пенжинский циклонический водоворот	Там же
Ольская	Антициклонический водоворот восточной части Тауйской губы	Там же; Афанасьев и др., 1991
Тауйская	Циклонический водоворот в западной части Тауйской губы	То же

Согласно данным В.И. Чернявского (1981), гидрологические формации обладают уникальными физико-химическими характеристиками. Работы, проведенные в Тауйской губе в 1986–1990 гг. (Афанасьев и др., 1991), подтвердили эти данные и, кроме того, показали различия в качественном составе планктонных сообществ западной и восточной частей Тауйской губы. На основании этого можно предположить, что гидрологические образования по своей сути являются отдельными крупными биотопами, а их устойчивость во времени и пространстве определяет уровень выживаемости сеголетков и динамику ежегодных подходов горбуши на отдельных отрезках побережья.

Циклонические водовороты, или апвеллинги, характеризуются мощным течением. Эти циркуляции, за счет создания зоны разрежения в поверхностном слое, способствуют подъему холодных, обогащенных биогенами придонных вод. С одной стороны, подъем вод приводит к обогащению биогенными веществами деятельного слоя, но, с другой – существенно его охлаждает. В период весеннего льдоразрушения квазистационарная система Пенжинского апвеллинга удерживает ледовые поля, вовлекая их в водоворот. Задержка льда вблизи берегов отрицательно сказывается на прогреве поверхностных вод прилегающего участка прибрежья. О негативном влиянии длительной задержки ледовых массивов на условия обитания гидробионтов можно косвенно судить по тому факту, что в этой зоне прибрежья отсутствуют постоянные нерестилища гижигинско-камчатской сельди.

Антициклонические микроциркуляции характеризуются слабым течением и способствуют удержанию молоди в пределах заливов и равномерному распределению кормового планктона по их акватории. Распреснение вод антициклонических вихрей благоприятно сказывается на смолтификации молоди в прибрежье и накоплении биомассы кормового мезопланктона, препятствует проникновению хищных форм планктона, способных вступать в пищевую конкуренцию с молодью горбуши. Еще одна положительная для выживания молоди черта антициклонических гидродинамических образований заключается в заглублении теплых поверхностных вод, что способствует раннему и быстрому прогреву водных масс.

Таким образом, циклонические водовороты, в отличие от антициклонических, не создают благоприятных условий для успешного выживания горбуши, что сказывается на величине ее запасов в реках того или иного участка побережья. Как следует из табл. 42, Ольская и Гижигинская группы рек, обладающие наибольшими запасами горбуши, по своим границам совпадают с антициклоническими вихрями, тогда как Тауйская и Ямская группы рек, обладающие существенно меньшими запасами, – с циклоническими циркуляциями.

Кроме того, разница в условиях раннего морского периода жизни в западной и восточной частях Тауйской губы позволила горбуше Ольской группы рек в середине 1980-х гг. перейти на доминирование по ряду поколений четных лет. Особенностью этого перехода является то, что четный ряд поколений горбуши характеризуется меньшей плодовитостью и, соответственно, меньшим репродукционным потенциалом по сравнению с поколениями ряда нечетных лет (табл. 43).

Таблица 43. **Биологическая характеристика горбуши северного побережья Охотского моря***

Группа рек	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИП, шт. икр.	N, экз.
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		
Четный ряд поколений								
Гижигинская	45,7±0,1 33–59	44,8±0,04 36–57	45,2±0,04 33–59	1,20±0,01 0,43–2,72	1,09±0,003 0,53–2,0	1,13±0,003 0,43–2,72	1459±5 360–2940	8273
Ольская	47,6±0,1 34–65	46,1±0,1 34–60	46,8±0,1 34–65	1,24±0,01 0,34–3,1	1,09±0,004 0,4–2,48	1,16±0,005 0,34–3,10	1403±6 91–3323	5804
Тауйская	47,2±0,1 33,5–64	45,9±0,04 33,5–57	46,5±0,04 33,5–64	1,33±0,01 0,44–3,22	1,17±0,003 0,42–2,23	1,25±0,003 0,42–3,22	1473±5 201–4590	10 901
Нечетный ряд поколений								
Гижигинская	46,9±0,1 32–63	45,4±0,04 30–60	46,1±0,03 30–63	1,28±0,005 0,4–3,0	1,13±0,003 0,48–2,65	1,20±0,003 0,40–3,00	1586±5 156–3669	11 167
Ольская	48,9±0,1 34–63	46,9±0,05 35–60,5	47,9±0,05 34–63	1,38±0,01 0,43–3,5	1,18±0,004 0,45–2,12	1,28±0,004 0,43–3,50	1537±6 244–4703	7410
Тауйская	48,6±0,1 32–65,5	46,8±0,03 35–62	47,7±0,03 32–65,5	1,42±0,01 0,29–3,76	1,23±0,003 0,38–2,28	1,32±0,003 0,29–3,76	1559±5 146–3938	12 688

*Материалы по биологическим показателям горбуши Ямской группы рек не приводятся из-за нерегулярности сборов.

Соответственно, для того, чтобы генерация четного ряда лет могла стать доминирующей, в прибрежье должны сложиться исключительно благоприятные условия. Согласно данным Г.В. Хена (1991), основанным на изучении ледовитости Охотского моря, с 1984 г. в Охотском море наступил теплый период. Это стало отправной точкой для перехода горбуши Ольской группы рек на доминирование по четной линии лет. Наступление в конце 1990-х гг. холодного периода привело к возврату динамики численности горбуши этой группы рек на доминирование поколений ряда нечетных лет с 2000 г.

На основании изложенного можно заключить, что выделенные математическим методом группы рек реально существуют. Помимо отличий в динамике численности, они с достаточным уровнем достоверности ($p < 0,05$) различаются практически во всех случаях по основным биологическим показателям (табл. 44).

Обращает на себя внимание тот факт, что горбуша Гижигинской группы рек имеет наименьшие, а горбуша Ольской и Тауйской – наибольшие размерно-весовые показатели. Кроме того, горбуша соседних групп рек – Ольской и Тауйской – имеет очень близкие, но, тем не менее, достоверно различимые размерно-весовые показатели.

Таблица 44. **Сравнение горбуши выделенных групп рек с помощью критерия Стьюдента**

Группа рек	Длина тела		Масса тела		Плодовитость	
	Гижигинская	Ольская	Гижигинская	Ольская	Гижигинская	Ольская
Поколения ряда четных лет						
Самцы						
Ольская	16,71	–	4,50	–		
Тауйская	15,82	3,80	15,76	8,76		
Самки						
Ольская	19,91	–	0,23	–	7,05	–
Тауйская	19,47	4,27	20,67	16,76	1,83	8,70
Оба пола						
Ольская	25,25	–	4,17	–		
Тауйская	24,53	5,38	24,73	16,00		
Поколения ряда нечетных лет						
Самцы						
Ольская	21,96	–	11,92	–		
Тауйская	22,00	3,82	18,68	4,29		
Самки						
Ольская	24,20	–	10,95	–	6,12	–
Тауйская	27,42	1,13	24,06	10,33	3,89	2,87
Оба пола						
Ольская	30,50	–	14,95	–		
Тауйская	32,63	3,52	26,90	8,31		

По нашему мнению, горбуше выделенных групп рек, согласно номенклатуре группировок внутривидового ранга, больше всего подходит статус локальных стад: они различаются динамикой численности и биологическими показателями, а в период размножения занимают определенную территорию (Иванков, 1993, 1997).

Темпоральная подразделенность. В настоящее время имеются многочисленные данные о существовании сезонных рас горбуши на значительной части ее ареала (Иванков, 1967а, б, 1971, 1991, 1993; Гриценко, 1981; Гриценко и др., 1987; Skud, 1958; Vernon, 1962; Heard, 1991; и др.).

Северное побережье Охотского моря до сих пор остается слабоизученным в этом отношении. Сведения о неоднородности горбуши в водоемах этого участка ареала носят предварительный характер (Ионов, 1987; Марченко, 1999). Главная сложность, возникающая при выявлении подобных структур, – значительное перекрывание сроков нерестового хода сезонных группировок.

Первоначально мы попытались выявить сезонные группировки горбуши в одной из самых северных рек зал. Шелихова – Гижиге. За исключением разрозненных данных по срокам нерестового хода и некоторым биологическим показателям (Кагановский, 1949; Волобуев и др., 1998), какие-либо другие сведения о гижигинской горбуше в литературе отсутствуют.

Материал собран во время экспедиционных работ на р. Гижига в 2000 г. Из-за малочисленности четного поколения горбуши р. Гижига и сильной разреженности ее нерестового хода были проведены только 3 морфометрических анализа (74 экз.), характеризующих нерестовую горбушу в период с начала до середины хода. Дальнейшие сборы были прекращены из-за эпизодичности и нерегулярности поимок производителей.

Динамика ежегодных подходов горбуши в Гижиге характеризуется наличием высокоурожайных поколений ряда нечетных лет и крайне малочисленных генераций ряда четных лет.

В 2000 г. анадромная миграция горбуши в Гижигу проходила в обычные сроки. Первые мигранты были отловлены 4 июня, единичные особи продолжали заходить в реку до 22 августа. Из-за малочисленности подхода горбуши рунный ход выражен не был. Сравнение сроков анадромной миграции горбуши р. Гижига со сроками ее нерестового хода в других местах воспроизводства показало, что в это же время наблюдается нерестовая миграция летней формы горбуши в реки Приморья (Миловидова-Дубровская, 1937).

При обработке морфометрического материала с использованием кластерного анализа, мы получили дендрограмму, представленную двумя кластерами второго порядка с пороговым значением Le = 7,3, объединяющими две июньские пробы (15.06 и 28.06) и одну июльскую (07.07) (рис. 39).

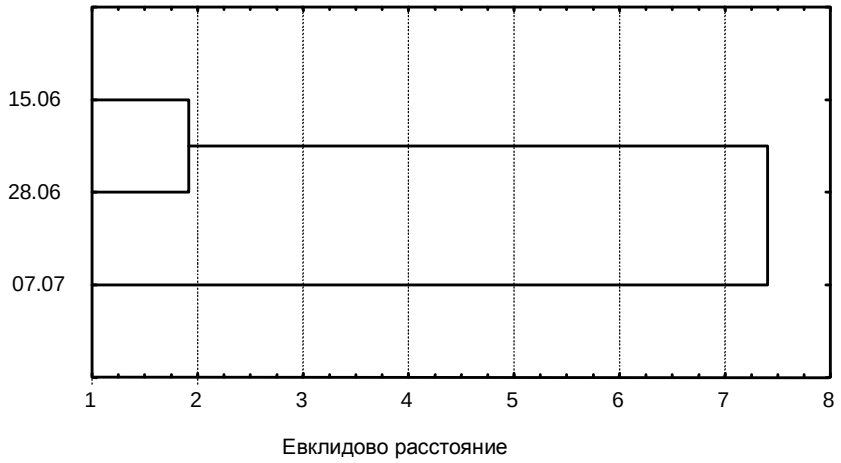


Рис. 39. **Дендрограмма сходства морфометрических показателей горбуши р. Гижига. Кластеризация методом UPGMA (невзвешенное попарное среднее)**

По биологическим показателям горбуша июньского хода значительно мельче июльской. Выделенные группировки с высокой степенью достоверности ($p < 0,01$) различаются по размерно-весовым показателям и ряду морфобиологических признаков (табл. 45). Особенностью горбуши, совершавшей нерестовую миграцию в июне, является то, что у нее самки крупнее самцов, тогда как у горбуши июльского хода, наоборот, самцы крупнее самок. По критерию Майра (1974) достоверных различий между группировками не выявлено.

Исследование всей совокупности собранного материала при помощи анализа соответствия позволило выделить две плеяды точек (рис. 40), из которых левая образована рыбами, в массе совершавшими анадромную миграцию в июне, правая – рыбами июльского хода.

Наличие и степень различий можно оценить посредством анализа функциональных зависимостей, таких как «длина – масса тела», поскольку их характер обусловлен конкретными условиями и может различаться в зависимости от мест воспроизводства (Щукина, 1999). Сравнение функциональных нелинейных зависимостей типа «длина – масса тела» горбуши разных группировок (рис. 41) показало высокую достоверность различий ($t_{st} = 4,73$, $p < 0,01$).

Таблица 45. **Морфобиологическая характеристика горбуши р. Гижига в 2000 г.**

Показатель	Сроки нерестового хода						Расчетные значения критерия Стьюдента (t_{st})		
	июнь			июль					
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола
Длина тела по Смитту, см	40,2±0,5	41,7±0,5	40,8±0,4	47,8±0,6	45,9±0,7	47,2±0,5	10,39*	4,964*	10,952*
Масса тела, кг	0,79±0,04	0,93±0,05	0,84±0,03	1,26±0,05	0,96±0,06	1,18±0,05	7,444*	0,404	6,048*
Плодовитость, икр.	–	1279±51	–	–	1346±57	–	–	0,882	–
ГСИ, в % массы целой	6,08±0,43	8,59±0,36	–	6,03±0,34	9,74±0,37	–	–	–	–
в % длины головы									
Длина рыла	28,0±0,3	27,2±0,3	27,7±0,2	31,8±0,4	29,6±0,8	31,2±0,4	7,955*	2,866*	7,964*
Диаметр глаза	14,4±0,3	14,3±0,3	14,3±0,2	11,8±0,2	13,0±0,3	12,1±0,2	7,902*	3,01*	8,381*
Заглазничное расстояние	58,7±0,4	59,6±0,4	59,1±0,3	55,5±0,3	58,0±0,5	56,2±0,3	6,145*	2,407	6,495*
в % длины тела по Смитту									
Антедорсальное расстояние	44,8±0,3	44,4±0,3	44,7±0,2	45,5±0,2	44,3±0,4	45,2±0,2	1,854	0,162	1,727
Антеанальное расстояние	66,2±0,2	66,0±0,3	66,1±0,2	65,6±0,2	65,8±0,3	65,7±0,2	1,663	0,427	1,626
Постдорсальное расстояние	44,7±0,2	45,1±0,2	44,9±0,1	43,7±0,1	44,7±0,3	44,0±0,2	4,270*	1	4,302*
Постанальное расстояние	22,9±0,2	23,3±0,2	23,1±0,1	22,6±0,1	23,1±0,2	22,7±0,1	1,206	0,959	1,782
Дорсоанальное расстояние	29,1±0,2	29,2±0,3	29,2±0,1	29,0±0,3	27,7±0,8	28,6±0,3	0,596	1,91	1,762
Высота спинного плавника	11,3±0,2	10,9±0,2	11,1±0,1	10,8±0,1	10,6±0,2	10,7±0,1	2,593	1,149	2,511
Длина спинного плавника	10,7±0,1	10,2±0,2	10,5±0,1	10,9±0,1	10,4±0,2	10,7±0,1	1,314	0,512	1,67
Высота анального плавника	8,5±0,1	9,2±0,3	8,8±0,2	8,3±0,1	8,5±0,2	8,4±0,1	1,133	2,06	2,385
Длина анального плавника	11,1±0,1	11,1±0,3	11,1±0,1	11,3±0,1	11,1±0,1	11,3±0,1	1,266	0,097	0,88
Наибольшая высота тела	23,3±0,2	23,1±0,4	23,2±0,2	24,3±0,2	23,3±0,4	24,0±0,2	3,187*	0,428	2,771*
Высота хвостового стебля	6,7±0,1	6,8±0,1	6,8±0,1	6,8±0,1	6,8±0,1	6,8±0	0,293	0,171	0,073
N, экз.	19	13	32	30	12	42			

*Различия достоверны при $p < 0,01$.

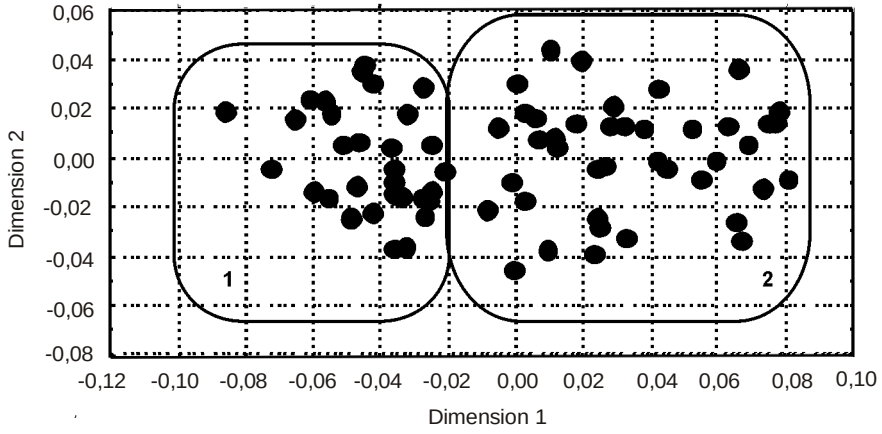


Рис. 40. **Расположение группировок горбуши р. Гижига на плоскости главных компонент:** горбуша июньского (1) и июльского хода (2)

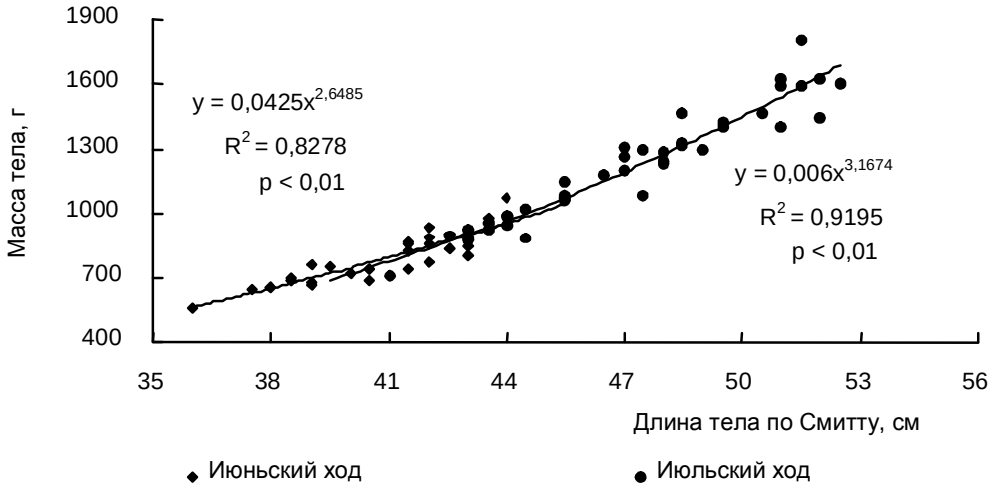


Рис. 41. **Зависимость массы тела от длины тела горбуши р. Гижига различных сроков хода**

При изучении популяционной организации лососей большое внимание уделяется исследованию структуры чешуи и темпа роста (Бивен, 1961; Иванков, 1967а, б, 1993; Куликова, 1970, 1975; Грачев, 1983; Николаева, Семенец, 1983; Бугаев В.Ф., 1995; Иванков, Бисага, 1995; Каев, 1998; Кузищин и др., 1999).

На чешуйной пластинке гижигинской горбуши июньского хода в среднем образуется 32,1 склерита, июльского – 33,9 (t_{st} = 3,29, $p < 0,01$). В первый год на чешуе горбуши обеих группировок закладывается около 23,5 склерита (t_{st} = 0,64, $p > 0,01$). Разница в количестве склеритов на чешуе появляется в зоне прироста, где у июньской горбуши закладывается 8,7 склерита, а у июльской – 10,3 (t_{st} = 3,57, $p < 0,01$). Исходя из того, что темп образования склеритов у горбуши постоянен на протяжении всей жизни (Иванков, 1967б), можно с определенной долей уверенности заключить, что горбуша июльского хода проводит в море больше времени.

Горбуша июльского хода имеет более высокий темп роста (t_{st} = 3,54, $p < 0,01$). При практически равном количестве склеритов в первый год жизни на чешуе рыб обеих группировок июльская горбуша достигает 35,7 см, тогда как июньская только 33,6 см, что, возможно, свидетельствует о разных районах нагула в океане или о более длительном сроке нагула. Отличия есть также и в приросте за последний год жизни: для июльской горбуши он составляет в среднем 11,4 см, для июньской – 7,1 см (t_{st} = 6,29, $p < 0,01$).

По мнению ряда авторов, изменение соотношения полов, размерно-весовых показателей, коэффициента зрелости на протяжении анадромной миграции свидетельствует о проходе на нерестилища разных экологических форм горбуши (Иванков, 1967а, б; Гриценко и др., 1987; Heard, 1991; и др.). Например, в реках Южных Курил воспроизводятся две формы горбуши – ранняя и поздняя. Как и в нашем случае, первая имеет небольшие размерно-весовые показатели, ее характерной особенностью является то, что самки крупнее самцов. Вторая характеризуется бо́льшими размерами и плодовитостью; у нее, как и у подавляющего большинства других популяций горбуши, самцы крупнее самок (Иванков, 1967б).

Проведя аналогии, можно сделать предположение о существовании у горбуши р. Гижига двух экологических форм: ранней – совершающей нерестовую миграцию в июне, и поздней – идущей на нерест в июле. Как уже говорилось, эти экологические группировки статистически достоверно различаются сроками нерестового хода, биологическими показателями, темпом роста, структурой чешуи.

Анализ многолетнего материала, накопленного лабораторией по изучению лососевых рыб МагаданНИРО, показал, что в р. Гижига случаи, когда в начале нерестового хода в июне самки были крупнее самцов, наблюдались и ранее (1972 г.). Такая же картина имела место в реках Тауйской губы – Оле (1975, 1984, 1985, 1998, 1999) и Тауе (1975, 1982). Эпизодичность появления в сборах горбуши раннего (июньского) хода, с одной стороны, объясняется совпадением сроков ее миграции с весенними паводками, существенно ограничивающими возможность сбора материала, с другой – ее крайне малой численностью.

Все это косвенно указывает на неоднородность горбуши не только р. Гижига, но и всего северного побережья Охотского моря и подтверждает опубликованные ранее данные (Марченко, 1999).

5.3. Сроки и динамика нерестовой миграции

Преданадромная миграция горбуши в море начинается в конце апреля – мае. Североохотоморская горбуша заходит из океана в Охотское море в числе мигрантов первой миграционной волны (Шубин, Коваленко, 2000). В середине июня рекруты горбуши появляются в Притауйском районе Охотского моря на широте 57–58° с. ш., а через 10–12 дней она подходит к нерестовым рекам побережья. Первые особи горбуши («гонцы») подходят к материковому побережью Охотского моря обычно к середине – концу I декады июня. Ход производителей в реки начинается, как правило, в III декаде июня – начале июля. Массовая нерестовая миграция происходит с середины по конец июля. Разреженные косяки горбуши продолжают входить в реки до конца августа, единичные особи могут встречаться в сентябре и даже в октябре.

Сроки нерестовых подходов горбуши к побережью в значительной мере зависят от ледовитости Охотского моря и температурного фона в прибрежье. Низкая ледовитость Охотского моря может обусловить более ранние сроки подходов, и, наоборот, затяжная весна, позднее очищение прибрежных акваторий от льда вызывают задержку нерестового хода на 8–10 дней от среднемноголетних сроков. Возможны задержки сроков нерестового хода горбуши в реки

от условий нагула и гидрологической обстановки в океане, когда гидрологические фронты препятствуют нормальному развитию преднерестовых миграций. Таким был, например, 2007 г., когда, несмотря на благоприятные условия прибрежья, во всех регионах Дальнего Востока наблюдалась задержка подходов горбуши от 10 до 14 дней. Кроме того, в годы возвратов на нерест мощных поколений горбуши сроки подходов обычно сдвигаются на более поздние – задержка может составлять от недели до декады (Голованов, 1982). Очевидно, это происходит в связи с дефицитом корма и необходимостью достигнуть соответствующих кондиций рекрутам горбуши. В такие годы горбуша продолжает питаться во время преданадромной миграции, в результате чего происходит задержка в сроках подходов на нерест (Коваль, 2009). При рассмотрении динамики нерестового хода можно заметить, что наблюдается сдвиг сроков начала и массового хода горбуши в Охотском рыбопромысловом районе (табл. 46, 47).

Таблица 46. **Сроки анадромной миграции горбуши материкового побережья Охотского моря**

Фазы нерестовой миграции	Среднемноголетние данные	
	по североохотоморскому побережью за 1971–2008 гг.	по Охотскому промрайону за 1961–2000 гг.
Начало хода	04.06–10.07	06.07–20.07
Массовый ход	05.07–30.07	18.07–01.08
Окончание хода	10.08–30.08	04.08–28.08

Таблица 47. **Динамика анадромной миграции горбуши в реки материкового побережья Охотского моря, в % по пятидневкам**

Река	Месяц, пятидневка																	
	Июнь		Июль						Август						Сентябрь			
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV
Северное побережье																		
Гижига	–	0,01		0,3	–	–	4,8	8,4	12,6	15,0	19,3	17,9	15,0	4,0	1,5	1,3	–	–
Наяхан	–	–	–	–	4,1	25,6	12,0	9,4	7,3	13,6	12,2	10,5	5,2		–	–	–	–
Туманы	–	–	–	–	–	4,6	10,7	15,8	15,4	23,0	6,0	12,1	7,5	4,8	–	–	–	–
Яма	–	–	–	–	–	–	1,6	10,3	26,4	19,0	11,8	11,9	0,6	12,3	3,6	2,5	–	–
Ола	–	–	10,4	5,8	14,7	41,6	15,7	6,0	0,3	1,7	0,9	1,1	1,4	0,5	0,1	0,03	–	–
Армань	–	0,5	0,8	0,8	3,4	5,8	45,4	7,1	16,4	6,9	12,7	0,2	–	–	–	–	–	–
Яна	–	–	4,5	4,3	22,4	38,8	18,8	11,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Тауй	0,2	3,9	11,9	4,7	8,7	7,2	4,0	3,5	10,2	6,2	8,15	13,0	2,6	14,8	1,0		–	–
Общее	0,004	0,1	1,5	0,9	3,3	13,5	8,8	10,0	13,3	15,0	10,7	11,0	5,3	4,7	1,1	0,8	–	–
Охотский район																		
Охота	–	–	–	–	0,01	0,2	0,5	0,4	8,8	36,1	24,3	2,1	14,9	11,3	0,7	0,6	0,02	–
Кухтуй	–	–	–	–	–	0,1	0,6	1,2	28,7	37,6	11,5	1,5	7,6	9,6	0,7	0,2	0,4	0,4
Иня	–	–	–	–	–	–	1,4	2,2	11,0	46,4	28,9	2,5	2,5	4,1	0,8	0,2	–	–
Урак	–	–	–	–	–	–	0,2	0,3	2,1	20,6	36,9	27,7	6,2	3,7	1,3	0,9	0,2	–
Ульбея	–	–	–	–	–	–	–	–	0,4	65,6	29,0	–	1,5	3,5	–	–	–	–
Улья	–	–	–	–	–	–	–	4,6	14,7	17,1	22,6	15,9	15,1	9,9	0,1	–	–	–
Американ	–	–	–	–	–	–	–	–	29,8	–	–	21,4	34,5	14,3		–	–	–
Гырбы	–	–	–	–	–	–	–	–	–	18,0	58,0	21,0	3,0	–	–	–	–	–
Толмот	–	–	–	–	–	–	–	–	16,7	–	83,3	–	–	–	–	–	–	–
Чильчикан	–	–	–	–	–	–	50,0	–	–	25,0	–	25,0	–	–	–	–	–	–
Унчи	–	–	–	–	–	–	15,4	–	19,8	22,0	42,9	–	–	–	–	–	–	–
Общее	–	–	–	–	0,004	0,2	0,5	0,7	10,9	36,1	23,6	3,2	13,1	10,4	0,7	0,5	0,1	0,04

Сроки подхода горбуши в западной части побережья – в реках Охотского района – более поздние и приходятся, как правило, на I декаду июля. Период массового хода горбуши на северном участке побережья продолжается в течение 10–15 дней – с начала II по III декаду июля. В юго-западном районе побережья (Охотский район) пик хода сдвинут на более поздние сроки – с конца II по конец III декады июля. Завершается нерестовая миграция на севере обычно в конце I декады августа, в Охотском районе – в конце I – во II декаде августа. В годы больших подходов разрозненный ход может продолжаться до сентября.

В начале нерестового хода преобладают самцы (до 70–80%), к середине соотношение полов выравнивается, и в конце миграции доминируют самки – до 65–70%. Со второй половины хода увеличивается количество рыб с хорошо выраженными признаками брачного наряда. Производители первой половины хода, распределяясь по рекам, занимают нерестилища верхних и средних участков, а рыбы конца хода размножаются в основном на нерестилищах нижнего течения. Окончание нерестового хода в обоих районах наступает примерно в одни и те же сроки. В целом длительность анадромной миграции горбуши в Североохотоморском районе больше, чем в Охотском (табл. 47).

5.4. Топография нерестилищ

Реки Гижигинской губы. Гижигинская губа включает в себя 16 основных рек, в которых размножается и может добываться горбуша (рис. 42). В различные годы подходы горбуши в Гижигинскую группу рек колебались от 30 тыс. до 36 млн производителей, а вылов – от 0,2 до 6400 т.

Рис. 42. **Карта-схема расположения нерестилищ горбуши на участке побережья р. Калалага – р. Парень**

В р. Парень нерестилища горбуши располагаются от устья до впадения правого притока р. Озерная (100 км от устья). Основные нерестилища располагают-

ся на протяжении 50–60 км от устья. В 1993 г. в р. Парень было учтено 270 тыс. производителей. Обычно на нерест в эту реку заходит 40–60 тыс. рыб.

По р. Имповеем горбуша поднимается на 25–30 км. Однако основные нерестилища расположены в ее нижнем течении на протяжении 12–15 км от устья. Максимальный подход составил 166 тыс. рыб, а наибольший вылов в рассматриваемый период достигал 100 т.

По р. Авекова горбуша поднимается выше р. Пылгин (112 км от устья). Однако основные нерестилища расположены на нижнем 60–70-километровом участке реки. Максимальный подход горбуши в реку составил 3500 тыс. шт., тогда как вылов не превышал 340 т. Пропуск на нерест в 2005 и 2007 г. зарегистрирован в количестве 430 и 437 тыс. рыб соответственно.

Гижига является основной по запасам горбуши рекой зал. Шелихова. Нижняя граница нерестилищ проходит в 5 км от устья. Основные нерестилища расположены вверх по Гижиге на 60-километровом участке: от устья р. Туромча до устья р. Ахавеем. По самой Гижиге горбуша поднимается до устья левого притока р. Ирбычан (140 км от устья). В правом притоке р. Туромча нерестится от 20 до 40% всей гижигинской горбуши, а в левых притоках – рр. Черная и Ахавеем – 10 и 5% соответственно. Рекордная численность подхода горбуши в р. Гижига была зарегистрирована в количестве 14 940 тыс. шт. в 1993 г., а вылов – в объеме 3240 т. Пропуск на нерест в 2005 и 2007 г. составил соответственно 5720 и 7420 тыс. рыб.

По р. Вархалам нерестилища расположены практически по всему руслу в пределах 74-километрового участка от устья до левого притока р. Хайчан. Максимальный отмеченный подход составил 800 тыс. рыб, вылов – 614 т. Пропуск на нерест в последние годы колебался от 40 до 90 тыс. рыб.

В р. Б. Гарманда нерестилища расположены практически по всему руслу в пределах 50–60-километрового участка от устья. Основные нерестилища расположены на отрезке реки от устья до ущелья. Максимальный подход оценен в 1600 тыс. шт., а вылов – в 570 т. Пропуск на нерест в последние годы (2005, 2007) – 167–194 тыс. рыб.

В бас. р. Наяхан горбуша нерестится по всему основному руслу и в протоках не менее чем на 100-километровом участке от устья, практически не заходя в ее притоки. Основные нерестилища сосредоточены на 25-километровом участке реки, расположенном ниже впадения левого притока Анмандыкан. Максимальный заход горбуши отмечен в количестве 5750 тыс. рыб в 1993 г., а наибольший вылов в объеме 955 т – в 1997 г. В последние годы (2005, 2007) пропуск на нерест составлял 490–820 тыс. рыб.

В р. Таватум нерестилища горбуши расположены в основном русле реки вплоть до устья левого притока р. Чалбу (31 км от устья). Численность подходов достигала за рассматриваемый период 1140 тыс. рыб. В последние годы (2005, 2007) численность производителей составляла 20–85 тыс. рыб.

В р. Широкая основные нерестилища горбуши сосредоточены на нижнем 10-километровом участке. Более разреженный нерест наблюдается вплоть до устья левого притока р. Нянкат, впадающего на 35 км от устья. Максимальный отмеченный подход составил 1180 тыс. рыб в 1993 г. В последние годы (2003, 2007) пропуск на нерест варьировал в пределах 50–85 тыс. рыб.

Пропащая, Студеная, Уйкане – малые реки зал. Шелихова протяженностью 48–64 км. Основные нерестилища горбуши в них расположены в русловой части не выше 15–20 км от устья. Верхняя граница нерестилищ достигает 30–38 км. Максимальная численность производителей – 2080 тыс. рыб в этих реках отмечена в 1993 г. Из них в Пропащей учтено 830, в Студеной – 372 и в Уйкане – 878 тыс. рыб. В последние годы по четным годам заход горбуши на нерест составлял 5–20 тыс. рыб, по нечетным – 150–300 тыс. рыб.

В р. Вилига основные нерестилища горбуши расположены от приустьевых проток до района впадения р. Меренга (63 км от устья). Выше по руслу нерест отмечается до района впадения на 81-м км р. Тап. В нижнем течении р. Алики (правого притока Вилиги) производители горбуши поднимаются выше места впадения правого притока р. Гадчан. Максимальный подход горбуши в Вилигу достигал 4040 тыс. рыб (1993 г.), а вылов – 1520 т. В последние годы учет производителей составлял 40–120 тыс. рыб по четным и 600–1100 тыс. рыб по нечетным годам подходов.

В бас. р. Калалага размножение горбуши происходит в нижней части водоема, которая составляет около трети ее протяженности (15–17 км при длине реки 43 км) (см. рис. 42). Численность производителей горбуши в реке за все годы аэровизуальных наблюдений (1966–2007) колебалась от 1–2 до 667 (1993 г.) тыс. рыб. В среднем в последнее время по четным годам учет пропущенных на нерест рыб составлял 5–15, по нечетным – 100–115 тыс. рыб.

Реки Ямской губы. В состав Ямской губы входят 14 основных рек побережья от р. Кананыга до р. Иткитлан, где размножается и может добываться горбуша (рис. 43). В различные годы подходы горбуши в Ямскую группу рек колебались от 10 до 2480 тыс. производителей.

Рис. 43. **Карта-схема расположения нерестилищ горбуши на участке побережья р. Ола – р. Кананыга**

В р. Кананыга нерест горбуши отмечается главным образом в основном русле нижнего течения до 35 км от устья. Ее суммарный подход в реку достигал 880 тыс. рыб. На нерест в последние годы пропускалось от 60 до 150 тыс. рыб.

В р. Туманы производители горбуши размножаются на 35-километровом участке от устья, поднимаясь несколько выше ее левого притока Чинганджи. До 10% горбуши может нереститься в нижнем течении р.Чинганджа. Максимальный подход – 303 тыс. шт. наблюдался в 1993 г., а вылов в 103 т – в 1973 г. Заполнение нерестилищ в последние годы составляло 60–250 тыс. рыб.

В рр. Наслачан и Булун нерестилища горбуши отмечаются в русле не выше 10–12 км от устья. Максимальная численность ее подходов в эти реки составила 109 и 50 тыс. рыб, вылов, соответственно, 40 и 18 т. Пропуск на нерест в эти реки достигал 95 и 45 тыс. рыб соответственно.

В р. Угулан горбуша нерестится на 30-километровом участке, расположенном вверх по течению реки от ее устья. Максимальная численность подхода составила 233 тыс. рыб. В 2005, 2007 г. на нерест пропускалось 84–96 тыс. рыб.

По р. Тахтояма производители горбуши распределяются довольно разреженно примерно на 40-километровом участке вверх от устья. Выше нерестилища отмечаются по р. Арбутла и в низовьях р. Нявленга. Максимальный за все годы подход горбуши достиг 250 тыс. рыб, вылов – 80 т. Пропуск на нерест в последние годы составлял 132–134 тыс. рыб.

В бас. р. Иреть основные нерестилища горбуши располагаются ниже места слияния притоков Тутоты и Хаканджи на отрезке реки около 20 км. Около 20% рыб нерестится в нижнем течении этих рек. Максимальный подход составил 54 тыс. рыб. В последние годы пропуск производителей на нерестилища колебался от 20 до 40 тыс. рыб.

В р. Яма численность популяции горбуши относительно других крупных рек побережья невелика. Для нереста горбуша использует участок русла от приустьевых проток до района впадения на 120 км р. Алут. Некоторая часть производителей размножается в низовьях рр. Халанчига и Студеная. Максимальный подход горбуши составил 1,5 млн рыб, вылов – 312 т. Пропуск на нерест в последние годы колебался от 213 до 1270 тыс. рыб.

В р. Малкачан нерест горбуши наблюдается в нижнем течении реки на протяжении 25 км. Максимальный подход оценен в 96 тыс. рыб. Максимальный пропуск – 78 тыс. рыб.

В р. Хобота горбуша поднимается не более чем на 10–12 км от ее устья. За исследуемый период численность производителей не превышала 10 тыс. шт.

В р. Иткилан нерест горбуши наблюдается в основном русле реки в пределах 10–15 км от устья. Максимальный подход составил 71 тыс. рыб, пропуск на нерест – 67 тыс. рыб.

Реки Ольской группы. Район включает 11 основных рек, где размножается горбуша (рис. 44). В различные годы подходы горбуши в Ольскую группу рек изменялись от 3 тыс. до 21 млн рыб, а вылов колебался от 0,1 т до 10 тыс. т.

Реки Сивуч, Эвкун, Буксенджа, Средняя, Накхатанджа, Шкиперова относятся к малым рекам побережья на п-овах Кони и Пьягина с небольшими запасами горбуши и протяженностью нерестилищ около 5–10 км (см. рис. 44). Максимальный отмеченный суммарный подход составил около 100 тыс. рыб.

В бас. р. Сиглан горбуша нерестится как по основному руслу на протяжении 30–35 км выше ущелья, так и по протокам и в устьевой части притоков первого порядка. Максимальный отмеченный подход за 1966–2007 гг. составил 270 тыс. рыб.

Реки Окурчан, Богурчан, Кулькуты, Умара, Орохолинджа, Хинджа – малые реки п-ова Кони, впадающие в зал. Одян во внутренней части Тауйской губы. Вся русловая часть этих рек представляет собой от устьевой зоны до верховьев сплошные нерестилища (см. рис. 44). Максимальный суммарный подход горбуши в эти реки составил 2912 тыс. рыб, вылов – 1028 т. Максимальная численность производителей на нерестилищах этих рек определена в 1883 тыс. рыб.

Рис. 44. **Карта-схема расположения нерестилищ горбуши на участке побережья р. Хобота – р. Ола**

Река Ола является основным по уровню запасов горбуши водоемом Тауйской губы. В бас. р. Ола горбуша нерестится как в основном русле реки, так и в притоках первого порядка – Таноне, Ланковой и Маякане. По р. Ола основные нерестилища отмечаются на 80-километровом участке между притоками Ланковая и Нух. Наиболее значимым для воспроизводства является левый приток р. Ланковая, где размножается около 60% всей заходящей в бассейн Олы горбуши: река от устья до истока из оз. Киси на протяжении почти 160 км представляет собой в годы подходов высокой численности сплошное нерестилище. Максимальный подход горбуши в р. Олу составил 21 млн рыб.

Реки Тауйской группы. Район включает в себя 10 основных рек, где наблюдается нерест горбуши. В различные периоды подходы горбуши в Тауйскую группу рек колебались от 17 до 6205 тыс. производителей, а вылов – от 4 до 2773 т (рис. 45).

В бас. р. Армань горбуша нерестится как по основному руслу, поднимаясь выше устья правого притока р. Горгочан, так и по левому притоку – р. Хасын. По р. Хасын горбуша поднимается выше р. Уптар, впадающей на 27 км. В годы больших по численности подходов в нижнем течении р. Уптар также отмечается нерест горбуши. Максимальные величины подхода (890 тыс. шт.) и вылова (200 т) отмечались в 1992 г. В эти же годы наблюдался наибольший пропуск производителей на нерест – 700 тыс. рыб.

По р. Ойра основная часть производителей горбуши проходит на нерестилища, расположенные выше ущелья, где размножается на участке протяженностью 20–25 км. Около 5–10% производителей горбуши отмечается на нерестилищах на 1,5–2-километровом участке ниже ущелья. Максимальный подход за рассматриваемый период составил 316 тыс. рыб, учет на нерестилищах – 260 тыс. рыб, вылов – 94 т.

2,15% для поколений ряда четных лет, возвраты от отложенной икры составляют, соответственно, 0,24 и 0,19%.

В реках зал. Шелихова (Наяхан и Яма) начало ската молоди горбуши приходится на IV–VI пятидневки мая, массовый скат – на I–II декады июня в зависимости от метеообстановки. Заканчивается миграция молоди в конце июня – начале июля (рис. 47, *а*, *б*). В реках Тауйской губы покатная миграция горбуши начинается раньше – в III–IV пятидневках мая, пик ската приходится на конец мая – первые числа июня, заканчивается обычно в III декаде июня (рис. 47, *в*).

Молодь горбуши скатывается из рек при длине от 27 до 36 мм (в среднем от 30,4 до 32,4 мм) и массе тела от 91 до 266 мг (в среднем от 138,1 до 200,7 мг). Упитанность по Фультону варьирует в среднем от 0,62 до 0,95. У части рыб сохраняется небольшой остаточный желточный мешок, составляющий 0,99–7,10% от массы тела малька (табл. 48). Покатники североохотоморской горбуши мельче сахалинской и камчатской (Рухлов, 1973; Гриценко и др., 1987; Карпенко, 1987, 1998).

Сравнение биологических признаков между молодью с желточным мешком и без него показало, что для покатников горбуши отличия между такими мальками незначительны. Молодь без желточного мешка характеризовалась меньшими показателями коэффициентов упитанности по Фультону и б*о*льшая ее часть перешла на внешнее питание: на р. Тауй свыше 78% мальков горбуши, не имевших желточного мешка, перешло на внешнее питание. Среди мальков с желточным мешком на р. Тауй таковых было лишь 46%, на р. Яма – 28%. Молодь небольшой по протяженности р. Кулькуты (19 км), очевидно, не имеет возможности питаться и выносится паводком в море, поэтому у нее особи, перешедшие на внешнее питание, выявлены не были (табл. 49).

Таблица 48. **Биологические показатели покатной молоди горбуши из рек североохотоморского побережья**

Показатель	р. Наяхан					р. Тауй				
	1996	1997	1998	1999	2000	1996	1997	1998	1999	2000
Длина тела по Смитту, мм	31,27 28–38	30,55 27–34	31,70 30–34	31,10 30–33	30,5 25–34	30,40 26–34	32,09 29–36	31,30 28–35	31,2 28–34	32,4 29–36
Масса тела, мг	170,05 122–221	191,86 128–266	190,85 149–250	138,10 94–200	186,3 128–262	155,04 100–210	183,50 121–260	157,96 90–220	142,9 91–204	200,7 137–264
Масса желточного мешка, в % от массы тела	0,99	2,03	2,18	3,36	7,10	3,88	2,42	2,08	2,56	1,83
Доля рыб с желточным мешком, %	62,0	84,8	40,7	48,8	27,2	100	29,9	22,7	73,6	40,2
Средний общий индекс наполнения желудков, ‰	2,94	0,65	0,00	17,7	0,00	2,15	82,34	71,75	21,63	68,34
Доля питавшихся рыб, %	3,0	12,0	7,4	14,6	82,9	10,0	72,2	11,3	20,0	44,5
Упитанность по Фультону	0,75	0,95	0,84	0,62	0,90	0,65	0,79	0,74	0,64	0,84
N, экз.	120	400	27	41	217	50	137	150	220	418

Таблица 49. **Биологические показатели молоди горбуши с желточным мешком и без него в 2007 г.**

Показатель	Река		
	Яма	Кулькуты	Тауй
Молодь с желточным мешком			
Длина тела по Смитту, мм	32,2±0,2 30–34	31,7±0,2 29–34	31,3±0,4 28–33
Масса тела, мг	194,6±3,7 135–247	192,8±4,2 142–248	182,8±6,3 139–232
Упитанность по Фультону	0,784	0,817	0,806
Масса желточного мешка, в % от массы тела	1,91	1,75	1,43
Доля питавшихся рыб, %	–	–	46,15
Средний общий индекс наполнения желудков, ‰	–	–	38,3
N, экз./доля в выборке, %	36 /13,6	32 /10,7	13 /26,0
Молодь без желточного мешка			
Длина тела по Смитту, мм	32,1±0,1 29–35	31,2±0,1 28–35	31,8±0,2 30–34
Масса тела, мг	183,7±1,7 111–267	175,3±1,4 116–237	183,4±4,1 124–239
Упитанность по Фультону	0,75	0,785	0,778
Масса желточного мешка, в % от массы тела	–	–	–
Доля питавшихся рыб, %	28,46	–	78,38
Средний общий индекс наполнения желудков, ‰	48,41	–	90,82
N, экз.	229	267	37

Часть молоди уже начинает питаться в реке, и доля таких покатников варьирует в очень широких пределах – от 3,0 до 82,9% (см. табл. 47). Спектр питания покатной молоди горбуши включал 1 тип, 2 класса, 3 отряда и 3 семейства животных. У покатников горбуши в р. Тауй спектр питания был шире, чем у покатной молоди горбуши в р. Яма. Наибольшее значение в питании молоди горбуши из обеих рассматриваемых рек имели личинки поденок и хирономид (табл. 50).

Выживаемость горбуши в пресных водах определяется факторами абиотического и биотического характера. Исследование и мониторинг условий, определяющих выживание потомства лососей на пресноводном и эстуарном этапах жизни, особенно актуальны для районов, характеризующихся более суровыми климатическими условиями. Например, таких как бассейн Амура, материковое побережья Охотского моря, Анадырь и др.

Многие исследователи отмечали, что смертность потомства лососей в пресных водах зависит от водного режима, высоты снежного покрова в районах воспроизводства, обсыхания и промерзания нерестилищ и других факторов среды. В ранний морской период выживаемость молоди определяется в основном влиянием гидрологического режима прибрежных вод, состоянием кормовой базы и выеданием хищными рыбами.

Таблица 50. **Компоненты пищи покатной молоди горбуши в реках северо-охотоморского побережья в 2007 г.**

Компоненты пищи		Яма			Тауй		
		Частота встречаемости, %	Значение в пище (в % от всего кол-ва экз.)	Среднее кол-во для одной особи	Частота встречаемости, %	Значение в пище (в % от всего кол-ва экз.)	Среднее кол-во для одной особи
Класс Crustacea		–	–	–	2,00	0,31	0,02
Класс Insecta							
Отр. Ephemeroptera	larvae	8	40,54	0,10	50,00	81,23	5,28
Отр. Plecoptera	larvae	–	–	–	4,00	1,23	0,08
Отр. Diptera							
Сем. Blepharoceridae	larvae	–	–	–	12,00	1,85	0,12
Сем. Simuliidae	larvae	2,00	16,22	0,04	–	–	–
Сем. Chironomidae	larvae	1,33	32,43	0,08	22,00	7,69	0,50
	pupae	–	–	–	18,00	7,38	0,48
	imago	2,00	10,81	0,03	2,00	0,31	0,02

Анализ многолетних данных по одной из крупнейших по запасам лососей рек северо-восточного побережья Охотского моря (р. Ола, впадающая в Тауйскую губу), показал, что между уровнем паводковых вод в период ската молоди лососей и коэффициентом возврата от скатившейся молоди существует обратная корреляция (рис. 48).

Таким образом, повышение уровня воды в реке в период ската выше среднемноголетних показателей приводит к пассивному выносу значительного количества молоди в прибрежье, в зону повышенной солености, что является причиной резкого увеличения ее смертности и значительно влияет на формирование численности поколений. На наш взгляд, этот частный пример раскрывает механизм адаптации и выживания молоди лососей на одном из важнейших этапов онтогенеза при переходе из пресной воды в морскую. Влияние этого лимитирующего фактора возрастает в условиях глобального потепления климата. При повышении среднемноголетней температуры изменение климата северо-восточного побережья Охотского моря, по прогнозам климатологов, будет выражаться прежде всего в увеличении количества осадков. Это может вызвать повышение уровня паводковых вод и, как следствие, увеличение элиминации молоди лососевых в ранний морской период в эстуариях рек описываемого типа.

5.7. Экология молоди в эстуарно-прибрежный период жизни

Молодь, скатывающаяся из рек, имеющих лиманы, задерживается в них для нагула и осморегуляторной адаптации. Пребывание в эстуариях молоди горбуши длится от 3 недель до 2–3 мес. Было исследовано 55 экз. в июне-июле. За это время молодь в среднем достигает 45,7 (± 1,3) мм и 0,82 (± 0,07) г и происходит ее адаптация к воде с различной соленостью и физиологическая перестройка организма.

Период перехода из пресных вод в морские для всех видов лососей, в том числе и для горбуши, является наиболее важным в формировании численности поколений. Исследования, проведенные Е.Е. Изергиной с соавторами (2009) в период адаптации и смолтификации горбуши в лимане р. Ола, показали, что в организме рыб происходят серьезные физиологические трансформации. Для оценки адаптивных возможностей молоди горбуши к изменяющимся условиям среды авторы исследовали изменения, происходящие в качественном составе форменных элементов крови у «дикой» молоди горбуши в естественных условиях ската при переходе из пресных вод в морские. В целях поддержания гомеостаза кровь отвечает изменениями своего состава на любые экзогенные и эндогенные воздействия. Изучение морфологической структуры периферической крови молоди горбуши из участков эстуария с различной соленостью позволило характеризовать динамику развития осмотического гомеостаза в период ее смолтификации в эстуарный и ранний морской периоды жизни.

Установлено, что уровень эритропоэза в процессе адаптации горбуши к воде повышенной солености чрезвычайно высок – происходит интенсивное образование новых эритроцитов различными способами: как в органах кроветворения, так и путем прямого деления эритроцитов, в том числе отмечено наличие безъядерных клеток, участвующих в транспорте кислорода. То есть в процессе смолтификации происходило разрушение зрелых эритроцитов и их замена молодыми формами, а уровень эритропоэза в процессе адаптации к соленой воде был чрезвычайно высок (Изергина и др., 2009).

При переходе в соленую воду количество бластных клеток эритроидного ряда увеличивается вдвое. Общее количество лейкоцитов у молоди горбуши увеличивается в период ее адаптации к условиям повышенной солености, что является адекватной реакцией иммунной системы на смену среды обитания. Доля лимфоцитов снижается до 60% и более, увеличивается доля промиелоцитов и сегментоядерных клеток. Количество тромбоцитов у молоди горбуши при переходе из пресной воды в соленую составляет более 20%, снижаясь по мере роста и завершения процесса смолтификации до 2%.

Молодь горбуши в начальный период смолтификации более резистентна к условиям резко увеличивающейся солености воды, чем молодь кеты. Это, ве-

роятно, обусловлено особенностью приспособительных реакций горбуши, молодь которой в момент перехода в соленую воду характеризуется пассивным скатом и не совершает активных перемещений из выносящего потока в зоны переменной солености, которые предпочитает молодь кеты (Изергина, Изергин, 2009). То есть пассивный вынос мальков горбуши в воду морской солености без адаптации в воде эстуариев, очевидно, не вызывает ее массовой гибели. В большей степени это свойственно скатывающейся молоди кеты.

После выхода в прибрежье мальки горбуши распределяются в приливно-отливной зоне. Период пребывания молоди в прибрежье может составлять от нескольких суток до 80–90 дней, причем откочевка горбуши из приливно-отливной зоны происходит несколько раньше, чем кеты. В течение июня и до середины июля молодь обитает в прибрежных, хорошо прогреваемых бухтах и заливах. В Тауйской губе это бух. Мелководная, Гертнера, Нерпичья, Токарева, расположенные в зал. Одян и Мотыклейский. В зал. Шелихова в июне молодь держится в прибрежной зоне шириной до 4 миль и образует скопления в небольших бухточках и заливах. Температура воды в них прогревается до 10–12°С. Откочевка в море начинается с середины июля. Во второй половине июля молодь горбуши встречалась уже на удалении до 25 миль от берега. Питание мальков горбуши в приливно-отливной зоне состояло в начале нагула из харпактицид и мелких экземпляров бокоплавов. С ростом мальков пищевой спектр расширялся до 10 таксономических групп, которые в порядке убывания значимости располагались следующим образом: харпактициды, личинки и икра рыб, калянусы, бокоплавы, личинки декапод, мизиды. Средние индексы наполнения желудков составили 155–169‰. Отмечается значительное совпадение пищевых спектров молоди кеты и горбуши – индекс пищевого сходства составил 54,0%, а суточный рацион – 10,1–13,2% от массы тела (Афанасьев и др., 1994а). В морском прибрежье происходит элиминация большей части поколений горбуши от хищников, температурных стрессов, недостаточной обеспеченности кормом и др. Только от хищных рыб прибрежья, в основном корюшки азиатской, в разных регионах Дальнего Востока погибает до 52–62% скатившейся молоди горбуши (Карпенко, 1983; Гриценко и др., 1987).

Принято считать, что высокая ледовитость в период выхода молоди горбуши в прибрежье негативно влияет на формирование численности ее поколений. Это подтверждается и нашими данными для северо-восточного участка материкового побережья Охотского моря. Например, прямые наблюдения в прибрежье показали, что длительная задержка льдов в приустьевых зонах лососевых нерестовых рек приводит к резкому увеличению смертности горбуши. Площадной учет, проведенный в год высокой ледовитости моря (1995 г.), показал, что во время отливов в прибрежье зал. Мотыклейский на 1 м^2 грунта насчитывалось до 8 погибших мальков, а коэффициент возврата горбуши этого поколения (1994 г.) был одним из наименьших за весь многолетний период наблюдений – около 0,5%.

Аналогичный пример негативного влияния на выживаемость горбуши юго-восточного Сахалина в результате мощного выноса льдов из северной части Охотского моря приведен О.Ф. Гриценко с соавторами (1987. С. 43). Произошло резкое снижение температуры воды (до 0,4°С), отмечалась гибель молоди горбуши от охлаждения и давления льдов в прибрежье. Численность возврата горбуши этого поколения была низкой.

Ледовитость моря является основным фактором, определяющим выживаемость поколений североохотоморской горбуши. Массовый выход горбуши в прибрежье приходится на первую половину июня. В том случае, если в Тауйской губе льды сохранялись до конца II декады июня, выживаемость поколений была низкой. Зависимость выживаемости молоди горбуши от относительной площади льдов в Тауйской губе в первой половине июня хорошо описывается экспоненциальной зависимостью (рис. 49).

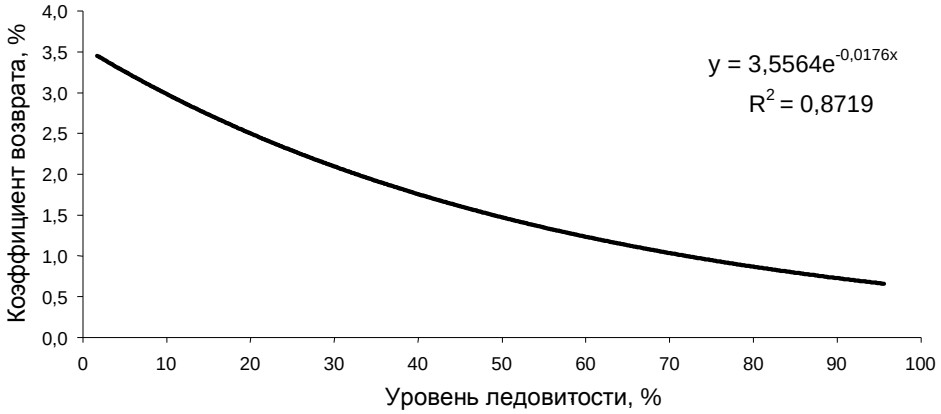


Рис. 49. **Зависимость выживаемости молоди горбуши от относительной площади льда в Тауйской губе в первой половине июня**

Хорошие коэффициенты выживаемости у горбуши наблюдаются в тех случаях, когда в период ее массового выхода в прибрежье относительная площадь льдов в Тауйской губе была менее 25%. Напротив, высокая смертность была у тех поколений, которые скатывались в Тауйскую губу, заполненную льдами (см. рис. 49).

Однако объяснять изменения уровня выживаемости горбуши только влиянием ледовитости было бы не совсем объективно. Например, коэффициент выживаемости поколений горбуши, мигрировавших в Тауйскую губу, свободную ото льда, варьировал в довольно широких пределах – от 1,7 до 5,6%. Это свидетельствует о наличии и других факторов, определяющих успешность выживания горбуши в начальный морской период жизни.

Вероятно, не последнюю роль в выживании молоди горбуши в прибрежье играет ее обеспеченность пищей. В качестве косвенного индикатора состояния кормовой базы молоди горбуши нами был привлечен такой показатель, как концентрация хлорофилла-«а» в прибрежных водах. Выполненные исследования показали тесную связь между концентрацией хлорофилла-«а» в водах Тауйской губы во второй половине мая и выживаемостью молоди горбуши (рис. 50).

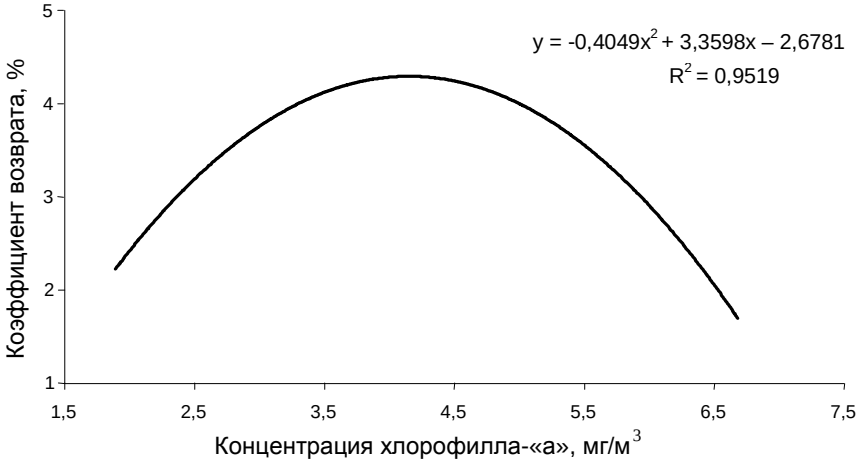


Рис. 50. **Зависимость выживаемости горбуши от концентрации хлорофилла-«а» в Тауйской губе во второй половине мая**

В этом случае, видимо, проявляется инерционная зависимость – оптимальная концентрация фитопланктона в конце мая обеспечивает формирование достаточной кормовой базы для молоди в июне. Хорошая выживаемость молоди горбуши наблюдалась при концентрациях хлорофилла-«а» от 2,5 до 5,5 мг/м^3. Другими словами, в том случае, если концентрация хлорофилла-«а» составляла менее 2 мг/м^3, уровень развития фито- и зоопланктона, очевидно, не может обеспечить в полной мере пищевую потребность молоди доступным кормом, определяющую выживаемость молоди горбуши. Напротив, когда содержание хлорофилла-«а» составляет 4–5 мг/м^3, мы имеем дело со вспышкой фитопланктона, за которой через некоторое время последует рост биомассы зоопланктона. Кроме того, не исключаем негативное воздействие вспышек фитопланктона на дыхательную функцию молоди, приводящую, вероятно, к увеличению смертности мальков.

По нашему мнению, исследование только океанической стороны жизни лососей – это односторонний подход к пониманию причин, лежащих в основе формирования их численности. Конечно, существуют весомые аргументы в виде огромного массива литературных данных, довольно полно характеризующих пресноводный и ранний морской периоды жизни молоди лососей как на Азиатском, так и на Североамериканском побережьях Тихого океана. Тем не менее мониторинговые исследования эстуарно-прибрежного периода жизни лососей необходимо продолжать, и это позволит нам держать под контролем ситуацию с выживаемостью молоди лососей в наиболее критический период онтогенеза. Приведенные частные примеры установленных нами связей свидетельствуют о важности долгосрочных мониторинговых исследований пресноводного и эстуарно-прибрежного периодов жизни лососей, создающих базу для моделирования их динамики численности.

Таким образом, углубленные комплексные исследования эстуарных зон лососевых рек, включающие изучение совокупности гидрологических и гидрохимических факторов, выявление причин смертности молоди лососей на физиологическом уровне в период смолтификации, позволят с достаточной степенью достоверности оценивать влияние лимитирующих факторов окружающей среды на популяции лососевых.

Несомненно, что рассмотренные нами показатели не раскрывают всей многогранности вопроса выживаемости горбуши в ранний морской период жизни. Тем не менее, расширение спектра исследований и привлечение для оценки выживаемости новых показателей позволит получать более полные данные и использовать их в прогностических целях.

Тихоокеанских лососей, как виды проходные и далеко мигрирующие, необходимо изучать на всех стадиях жизненного цикла. Реализация жизненной стратегии у них осуществляется в 3 этапа: пресноводный, эстуарно-прибрежный и морской, включая океанический. По эффективности воспроизводства, выживания на пресноводном этапе жизни и при переходе в морскую среду мы получаем оценку численности формирующихся поколений. Исследование факторов, определяющих их конечную численность в морской период жизни, дает нам возможность осуществлять управление ресурсами и рационально их эксплуатировать.

5.8. Экология молоди в ранний морской период жизни

В прибрежной литоральной зоне (Тауйская губа) молодь горбуши обитает в течение июня – первой половине июля. В июне в питании горбуши обычно присутствует небольшое число групп организмов, из них 2–4 являются преобладающими: личинки насекомых выносимые из рек, харпактициды, копеподы. Накормленность рыб невысокая – 21–101‰, встречается много рыб с пустыми желудками – до 80%. В период обитания горбуши в прибрежье Тауй-

ской губы в составе пищевого комка молоди отмечено до 10 групп организмов, основу которых составляли харпактициды, личинки и икра рыб, калянусы, бокоплавы, личинки декапод, мизиды. Средние индексы наполнения желудков молоди по разным районам прибрежья Тауйской губы составили 154,9–169,2‰ (табл. 51). В бухтах и заливах Тауйской губы сеголетки горбуши создают плотные скопления в прибрежной 2-мильной зоне, и за период нагула их размеры достигают 8 см, а масса тела – 4 г.

Таблица 51. **Спектр питания молоди горбуши в прибрежной зоне Тауйской губы (осредненные данные за июнь 1986–1990 гг., в % от массы пищевого комка)**

Показатель	Район Ольской группы рек, 1986–1990 гг.	Район Арманской группы рек, 1989–1990 гг.	Район Тауйской группы рек, 1986–1990 гг.
Пищевые объекты:			
Harpacticiida	35,0	23,3	34,9
Pisces (ovae, larvae)	21,2	35,7	20,5
Calanidae	9,6	19,6	9,6
Gammaridae	9,5	5,0	9,5
Decapoda	7,7	4,5	7,8
Mysidacea	5,5	4,0	5,3
Polychaeta	3,7	0,2	3,2
Cyrripedia	2,7	0,2	2,7
Insecta (larvae, imago)	1,5	6,2	1,6
Cumacea	1,6	0,4	1,6
Cladocera	–	–	1,5
Прочие	1,9	0,9	1,8
Общий индекс наполнения желудков, ‰	169,26	154,91	167,56
Проанализировано рыб, экз.	615	20	729

Примечание. Данные приведены по: Афанасьев и др., 1994а.

В июле в питании молоди преобладают мелкие копеподы, личинки рыб, кладоцеры и гаммариды. Накормленность молоди увеличивается с 89 до 344‰, количество рыб с пустыми желудками уменьшается (Карпенко, 1994). Сходные значения накормленности молоди горбуши отмечены для других регионов Дальнего Востока: обоих побережий Сахалина, Южных Курил (Шершнев, 1971; Каев и др., 1993; Пушников и др., 1994). Довольно полный обзор пищевых предпочтений с указанием количественных характеристик питания молоди горбуши в эстуарно-прибрежный период в разных районах Дальнего Востока сделан В.И. Чучукало (2006).

С откочевкой в мористые районы пищевой спектр молоди расширяется и может включать до 40 видов организмов (Карпенко, 1994, 1998). В это время в питании преобладает макропланктон: копеподы, гипериидыы, эвфаузиидыы и личинки крабов. В открытых водах дальневосточных морей пищевой спектр горбуши опять сужается, снижается и накормленность рыб – не более 150‰. В питании присутствуют личинки крабов, эвфаузиидыы, молодь рыб, крылоногие моллюски, щетинкочелюстные. На внутреннем шельфе Западной Камчатки в рационе молоди горбуши длиной до 15 см в питании значительную долю занимают мальки минтая, мойвы и личинки кальмаров (Горбатенко, Чучукало, 1989; Кузнецова, 2004). Горбуша длиной 15–25 см питается в основном массовыми формами гипериид,

эвфаузиид, копепод и личинками крабов. С сентября-октября молодь охотоморской горбуши начинает мигрировать в океан. В это время основу ее питания составляют крупные копеподы и гипериды, в меньшей степени – эвфаузииды, птероподы и сагитты (Кузнецова, 2004). В Охотском море сеголетки горбуши нагуливаются до глубокой осени. Наиболее плотные скопления отмечены в центральной части северной половины Охотского моря от 57° с. ш. к югу и восточнее 143° в. д. Уловы на получасовое траление здесь достигали 700 экз. К середине сентября горбуша достигает 13–19 (17,8) см и массы тела 25–80 (61,0) г (табл. 52).

Таблица 52. **Размерно-весовая характеристика сеголетков горбуши в Охотском море в сентябре**

Показатель	Год				Среднее
	1986	1987	1988	1989	
Длина тела по Смитту, см	19,5	13,4	19,1	19,2	17,8
Масса тела, г	80,5	25,3	77,9	79,7	61,0
Доля самок, %	50,0	36,4	48,4	48,9	45,9
N, экз.	138	74	768	333	–

Откочевка в океан через Курильские проливы (в основном это Фриза, Уруп и Буссоль) происходит с октября, массовый выход молоди отмечен с середины ноября. Однако установлено, что сеголетки горбуши могут встречаться и в декабре в глубоководной котловине Охотского моря. Имеются данные о задержке горбуши в Охотском море до января-февраля (Шунтов, 1994; Горбатенко, 1996). К марту ее численность значительно сокращалась.

Попадая в океан, молодь начинает смещаться в южном и юго-восточном направлениях. В открытых водах северо-западной части Тихого океана горбуша охотоморских стад держится между 40–45° (Смирнов А.И., 1975; Бирман, 1985; Шунтов, 1994). В период нагула в Охотском море и океане горбуша совершает вертикальные перемещения на глубину до 80–100 м (Шунтов, 1994; Walker et al., 1999).

Молодь горбуши (20–30 см) – планктонофаги, потребляет веслоногих, гипериид, щетинкочелюстных, эвфаузиид и ойкоплевр. Суточный рацион горбуши в феврале был равен 5, в марте 10% массы тела. В апреле-мае у рекрутов он составил 7% массы тела (Тутубалин, Чучукало, 1992).

В летнее время в океане горбуша питается в основном макропланктоном – молодью кальмаров, рыб, ракообразными. Наполнение желудков в июле-августе колебалось от 2,1 до 3,0 баллов. Наибольшая интенсивность потребления пищи горбушей в море отмечена в 19–21 ч, утренний пик в питании (7–8 ч) значительно меньше вечернего.

В апреле-мае начинается преданадромная миграция горбуши. В океане горбуша перемещается широким фронтом, ее миграции обусловлены состоянием кормовой базы и температурным фоном: как правило, она избегает районов с температурой ниже 4°С (Смирнов А.И., 1975; Карпенко, 1998). Рекруты горбуши питались сеголетками минтая, мойвы, песчанки, молодью кальмаров. Доля рыб составила 71%, кальмаров – 18%, планктона – 11% (гипериды, каляниды и личинки крабов). Общий средний индекс наполнения желудков колебался от 48 до 158‰ (Горбатенко, Чучукало, 1989). Сходный характер питания горбуши описан А.Ф. Волковым (1994).

5.9. Преднерестовые миграции

При проведении научно-исследовательских работ в открытом море и океане горбуша встречалась во всех дальневосточных подзонах. Несмотря на то что она является доминирующим по численности видом тихоокеанских лососей, ее уловы всегда были незначительными, а доля в уловах не превышала 0,5%-ного уровня (табл. 53).

Таблица 53. **Уловы горбуши на единицу усилия и ее доля в уловах**

Год	Уловы, экз./сеть				Доля в уловах, %			
	Июнь	Июль	Август	Общее	Июнь	Июль	Август	Общее
Петропавловско-Командорская подзона								
2001	0,02 0,02–0,03	0,02 0,01–0,05	–	0,02 0,01–0,05	0,3	0,2	–	0,2
2003	0,03 0,025–0,06	0,08	–	0,04 0,03–0,08	0,2	0,1	–	0,1
Тихоокеанская подзона								
2001	–	0,03 0,005–0,13	–	0,03 0,005–0,13	–	0,2	–	0,2
2002	0,02 0,01–0,04	0,03 0,02–0,03	–	0,02 0,01–0,04	0,5	0,6	–	0,5
2003	–	0,03	–	–	–	0,3	–	–
Северо-Охотоморская подзона								
2001	0,11 0,04–0,17	0,04 0,03–0,05	0,02	0,07 0,02–0,17	0,4	0,2	0,1	0,3
2002	–	0,08 0,04–0,12	–	–	–	0,9	–	–
2003	–	0,06 0,04–0,21	0,03 0,025–0,038	0,06 0,03–0,21	–	0,7	0,2	0,5

Причиной этого, вероятнее всего, является селективность орудий лова, так как при исследованиях в основном используются сети с ячей 65 × 65 мм, которые позволяют отлавливать только крупных особей горбуши, в то время как основная масса рыб относительно свободно преодолевает их.

В пользу селективности орудий лова говорит и тот факт, что в подавляющем большинстве случаев доля самок горбуши в уловах не превышала 35% и только изредка достигала 50% и выше. Преобладание самцов в уловах обусловило средние высокие линейно-весовые показатели горбуши: средняя длина тела была, как правило, больше 47,0 см, а масса – более 1,30 кг. Сведения по основным биологическим показателям горбуши, полученные в ходе морских НИР, представлены в табл. 54, данные по соотношению стадий зрелости гонад горбуши в период преднерестовой миграции – в табл. 55.

В период преднерестовой миграции горбуша продолжала активно кормиться. В Петропавловско-Командорской и Тихоокеанской подзонах основу ее питания составляли гипериды и миктофиды, а в Северо-Охотоморской – гипериды и эвфаузииды. По мере развития миграционного процесса и созревания горбуши ее кормовая активность снижалась (табл. 56, 57).

5.10. Биологическая структура популяций

5.10.1. Возрастной состав

Возрастная структура у горбуши самая простая из всех видов тихоокеанских лососей. Абсолютное большинство рыб созревает в возрасте двух лет (1+).

В литературе имеются сведения о случаях ее созревания в возрасте 0+ (Иванков и др., 1975; Ефанов, Кочнева, 1980; Никифоров, 1996; Каев, 2002, 2003) и 2+ лет (Кагановский, 1949; Лапин, 1971; Енютина, 1972; Смирнов А.И., 1975; Иванов, 1996; Anas, 1959), но они единичны. Известен пример образования второй линии поколений горбуши в Великих Североамериканских озерах в результате вселения рыб только одного поколения (Kwain, Chappel, 1978).

Таблица 54. **Биологические показатели горбуши во время преданадромных миграций**

Год	Месяц	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			Доля самок, %	N, экз.
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		
Петропавловско-Командорская подзона									
2001	Июль	48,7±0,2 44,0–54,0	47,3±1,0 43,0–51,0	48,6±0,2 43,0–54,0	1,63±0,02 1,20–2,32	1,40±0,11 1,10–1,81	1,62±0,02 1,10–2,32	6,7	104
	Июнь	45,9±0,5 30,8–56,0	44,0±0,3 40,0–49,0	45,2±0,3 30,8–56,0	1,34±0,04 0,48–2,25	1,07±0,04 0,04–1,55	1,23±0,03 0,04–2,25	39,3	107
2003	Июль	45,1±0,1 45,0–45,2	45,8±0,4 44,2–47,5	45,7±0,3 44,2–47,5	1,19±0,07 1,12–1,26	1,21±0,04 1,05–1,38	1,21±0,03 1,05–1,38	81,8	11
	Среднее	45,9±0,4 30,8–56,0	44,3±0,3 40,0–49,0	45,2±0,3 30,8–56,0	1,33±0,04 0,48–2,25	1,09±0,03 0,04–1,55	1,23±0,03 0,04–2,25	43,2	118
Тихоокеанская подзона									
2001	Июль	47,9±0,2 37,0–54,0	46,9±0,4 44,0–49,0	47,8±0,2 37,0–54,0	1,52±0,02 0,62–1,93	1,39±0,06 1,00–1,66	1,51±0,02 0,62–1,93	12,1	124
2002	Июнь	47,8±0,3 41,0–55,0	45,2±0,3 42,0–49,0	47,3±0,3 41,0–55,0	1,39±0,03 0,82–2,14	1,20±0,03 0,90–1,60	1,35±0,02 0,82–2,14	20,7	145
	Июль	49,9±0,5 42,0–54,0	48,5±2,5 46,0–51,0	49,8±0,5 42,0–54,0	1,56±0,06 0,90–2,11	1,36±0,10 1,26–1,46	1,55±0,05 0,90–2,11	6,7	30
	Среднее	48,2±0,3 41,0–55,0	45,4±0,3 42,0–51,0	47,7±0,2 41,0–55,0	1,42±0,03 0,82–2,14	1,21±0,03 0,90–1,60	1,38±0,02 0,82–2,14	18,3	175
2003	Июль	50,9±0,8 46,0–55,0	48,4±0,4 48,0–49,7	50,2±0,6 46,0–55,0	1,92±0,11 1,28–2,47	1,54±0,07 1,42–1,72	1,81±0,09 1,28–2,47	28,6	14
Северо-Охотоморская подзона									
2001	Июнь	48,6±0,1 40,0–56,0	44,5±0,4 42,0–46,0	48,4±0,1 40,0–56,0	1,56±0,01 0,66–2,45	1,10±0,04 0,90–1,33	1,54±0,01 0,66–2,45	3,1	323
	Июль	47,8±0,2 37,0–54,0	46,0±0,4 41,0–51,0	47,5±0,2 37,0–54,0	1,53±0,02 0,62–2,33	1,34±0,04 0,95–1,87	1,49±0,02 0,62–2,33	21,0	214
	Август	49,0±0,8 43,0–53,0	44,0±1,2 42,0–46,0	48,0±0,8 42,0–53,0	1,67±0,06 1,30–2,00	1,20±0,12 1,00–1,40	1,58±0,07 1,00–2,00	20,0	15
	Среднее	48,3±0,1 37,0–56,0	45,6±0,3 41,0–51,0	48,0±0,1 37,0–56,0	1,55±0,01 0,62–2,45	1,29±0,03 0,90–1,87	1,52±0,01 0,62–2,45	10,5	552
2002	Июль	49,5±0,3 39,0–58,0	48,3±0,2 44,0–56,0	49,1±0,2 39,0–58,0	1,61±0,03 0,92–2,57	1,48±0,02 1,09–1,97	1,57±0,02 0,92–2,57	31,5	216
2003	Июль	46,8±0,3 35,0–58,5	45,7±0,2 39,6–51,0	46,2±0,2 35,0–58,5	1,44±0,04 0,56–3,22	1,27±0,02 0,83–1,97	1,35±0,02 0,56–3,22	52,8	307
	Август	50,9±0,8 46,0–58,7	48,8±0,9 43,0–59,0	50,0±0,6 43,0–59,0	1,79±0,09 1,24–2,81	1,48±0,05 1,11–2,00	1,65±0,06 1,11–2,81	44,1	34
	Среднее	47,3±0,3 35,0–58,7	45,9±0,2 39,6–59,0	46,6±0,2 35,0–59,0	1,48±0,03 0,56–3,22	1,29±0,02 0,83–2,00	1,38±0,02 0,56–3,22	51,9	341

Таблица 55. **Стадии зрелости гонад горбуши, %**

Год	Месяц	Стадия зрелости					
		II	II–III	III	III–IV	IV	IV–V
Петропавловско-Командорская подзона							
2001	Июнь	–	–	–	98,5	1,5	–
	Июль	–	–	8,3	66,7	25,0	–
	Среднее	–	–	2,9	87,5	9,6	–
2003	Июнь	–	36,8	30,2	33,0	–	–
	Июль	–	–	27,3	72,7	–	–
	Среднее	–	33,3	29,9	36,8	–	–
Тихоокеанская подзона							
2001	Июль	–	1,6	20,0	71,9	6,5	–
2002	Июнь	0,7	–	99,3	–	–	–
	Июль	–	–	100	–	–	–
	Среднее	0,6	–	99,4	–	–	–
2003	Июль	7,1	21,4	14,3	57,2	–	–
Северо-Охотоморская подзона							
2001	Июнь	–	0,6	24,2	74,3	0,9	–
	Июль	–	4,2	83,2	12,1	0,5	–
	Август	–	–	80,0	20,0	–	–
	Среднее	–	0,4	15,8	77,8	5,8	0,2
2002	Июль	0,5	–	99,5	–	–	–
2003	Июль	4,6	11,5	14,8	61,9	7,2	–
	Август	2,9	11,8	14,7	70,6	–	–
	Среднее	4,5	11,5	14,8	62,7	6,5	–

Таблица 56. **Спектр питания горбуши во время преданадромных миграций**

Год	Месяц	Компоненты пищи, %							
		каляниды	гипериды	эвфаузиды	креветки	кальмары	миктофиды	молодь рыб	недифферен-цированные остатки
Петропавловско-Командорская подзона									
2003	Июнь	–	20,1	8,7	6,1	1,7	24,3	30,4	8,7
	Июль	–	25,0	–	12,5	12,5	25,0	25,0	–
	Среднее	–	20,4	8,1	6,5	2,4	24,4	30,1	8,1
Тихоокеанская подзона									
2002	Июнь	1,5	44,4	28,9	–	–	11,1	14,1	–
	Июль	–	61,9	14,3	–	9,5	9,5	4,8	–
	Среднее	1,3	46,8	26,9	–	1,3	10,9	12,8	–
Северо-Охотоморская подзона									
2002	Июль	–	52,1	47,1	0,8	–	–	–	–

Таблица 57. **Наполнение желудков горбуши во время преданадромных миграций, %**

Год	Месяц	Наполнение желудков, балл					Средний балл	N, экз.
		0	1	2	3	4		
Петропавловско-Командорская подзона								
2003	Июнь	36,3	17,5	19,8	23,1	3,3	1,87	91
	Июль	63,6	18,2	9,1	9,1	–	0,64	11
	Среднее	39,2	17,7	18,6	21,6	2,9	1,74	102
Тихоокеанская подзона								
2002	Июнь	33,8	2,8	22,8	23,4	17,2	–	145
	Июль	46,6	6,7	16,7	20,0	10,0	–	30
	Среднее	36,0	3,4	21,7	22,9	16,0	–	175
2003	Июль	71,4	14,3	–	–	14,3	0,71	14
Северо-Охотоморская подзона								
2002	Июль	69,8	2,3	9,3	9,3	9,3	–	216
2003	Июль	55,9	14,0	10,0	12,9	7,2	1,22	279
	Август	47,1	8,7	11,8	17,7	14,7	1,68	34
	Среднее	55,0	13,4	10,2	13,4	8,0	1,27	313

5.10.2. Длина и масса тела

Горбуша материкового побережья Охотского моря имеет сравнительно небольшие размеры и массу тела по сравнению с горбушей других районов ее воспроизводства. Размах колебаний по длине составляет 30–64 см при средних годовых показателях 45–49 см, по массе тела – 0,29–3,40 кг, в среднем 1,18–1,41 кг. Наиболее мелкая горбуша обитает в реках Гижигинской губы и Охотского промыслового района: среднемноголетние показатели ее длины и массы тела в этом районе составляют 46 см и 1,18 кг. Наиболее крупной является горбуша рр. Ола и Тауй. В пределах североохотоморского участка побережья эти показатели увеличиваются в юго-западном направлении. В отдельные годы по этим признакам отмечена клинальная изменчивость в направлении юго-запад – северо-восток (Голованов, 1982; Волобуев и др., 1998) (табл. 58).

Таблица 58. **Среднемноголетние показатели основных биологических характеристик горбуши материкового побережья Охотского моря за 1960–2008 гг.***

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИП, икр.	Доля самок, %
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		
Гижига	46,8	45,6	46,1	1,25	1,13	1,18	1529	57,2
Ола	48,1	46,5	47,2	1,35	1,19	1,33	1578	51,6
Тауй	48,3	46,6	47,4	1,41	1,23	1,31	1550	54,9
Кухтуй*	46,7	45,6	46,1	1,25	1,15	1,18	1570	57,9

*Среднемноголетние показатели приведены за 1954–2000 гг.

По нашим материалам, горбуша ряда нечетных лет крупнее горбуши поколений четной линии в среднем на 0,8–1,4 см и на 0,05–0,14 кг (табл. 59).

По азиатской части ареала горбуша материкового побережья Охотского моря ближе всего стоит к горбуше северо-восточной и восточной Камчатки (табл. 60).

Таблица 59. **Среднемноголетние основные биологические показатели горбуши материкового побережья Охотского моря за 1960–2008 гг. по линии четных и нечетных лет**

Река	Линия лет	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИП, икр.	Доля самок, %
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		
Гижига	Четная	45,7	44,8	45,1	1,19	1,07	1,11	1443	62,0
	Нечетная	46,9	45,5	46,1	1,28	1,13	1,20	1593	55,0
Ола	Четная	48,2	46,7	47,4	1,34	1,15	1,23	1450	57,0
	Нечетная	50,2	47,4	48,8	1,50	1,24	1,37	1545	48,0
Тауй	Четная	47,1	45,8	46,4	1,34	1,19	1,25	1469	56,0
	Нечетная	48,8	47,0	47,8	1,47	1,27	1,36	1603	54,0
Кухтуй*	Четная	46,6	45,6	46,1	1,34	1,20	1,27	1519	54,0
	Нечетная	48,0	46,1	46,9	1,42	1,23	1,32	1600	54,0

*Среднемноголетние показатели приведены за 1954–2000 гг.

Таблица 60. **Средняя масса тела азиатской горбуши в 1962–1971 гг. (Takagi et al., 1981; Цит. по: Heard, 1991)**

Район	Линия лет	
	нечетная	четная
Северо-восточная Камчатка	1,32	1,13
Восточная Камчатка	1,34	–
Юго-западная Камчатка	1,81	1,73
Северо-западная Камчатка	1,76	1,52
Сев.-вост. побережье	1,33	1,36
Сев.-зап. побережье	1,35	1,44
Восточный Сахалин	1,46	1,65
Южные Курилы	1,29	1,58
Западный Сахалин	1,63	1,58
р. Амур	1,74	1,73
Приморье	1,98	1,85

Горбуша из южных регионов более крупная. В целом по ареалу наиболее крупная горбуша со средней массой тела более 2 кг (2,03–2,78 кг) обитает в Северной Америке – в Британской Колумбии и США: штатах Вашингтон, Орегон, Калифорния (Heard, 1991).

5.10.3. Соотношение полов

Динамика соотношения полов в нерестовых подходах горбуши материкового побережья Охотского моря в целом соответствует классической схеме: в начале миграции подходят главным образом самцы, в конце – самки. В середине миграции соотношение полов примерно равное. Однако, благодаря наличию нескольких темпоральных групп, на протяжении нерестовой миграции соотношение полов меняется неоднократно. Например, в начале рунного хода – в I декаде июля – доля самок в подходах превышает 50%. К середине месяца их доля снижается и вновь возрастает к концу июля, демонстрируя прохождение на нерест разных темпоральных группировок.

Кроме того, в некоторых малых реках, например, в 2005 г. на р. Кулькуты, при условии, что исследования проводились в течение всего нерестового хода горбуши, наблюдалась исключительно низкая доля самок в нерестовых подходах – лишь 31,3%. Причины этого явления выяснить не удалось.

5.10.4. Плодовитость

Среднемноголетние показатели абсолютной плодовитости по линиям четных и нечетных лет для основных нерестовых рек варьируют от 1443 до 1603 при колебаниях признака от 146 до 4590 икр. Горбуша поколений нечетных лет характеризуется и большей абсолютной плодовитостью (см. табл. 59). Горбу-

ша материкового побережья Охотского моря по сравнению с популяциями других участков ареала имеет близкие показатели плодовитости с горбушей Западной Камчатки, юго-западного Сахалина и южных Курил. Плодовитость североамериканской горбуши значительно выше азиатской (табл. 61) (Heard, 1991).

Таблица 61. **Абсолютная плодовитость горбуши по ареалу (Цит. по: Heard, 1991)**

Район	Водоем	Годы исследований	Плодовитость, икр.		Источник
			среднемноголетняя	lim	
Западная Камчатка	р. Большая	1937–1943	1432	1267–1512	Кагановский, 1949
Там же	кл. Карымайский	1942–1950	1434	1286–1600	Семко, 1954
Южные Курилы	–	1955–1967	1581	1356–1702	Иванков, Андреев, 1969
Юго-западный Сахалин	–	1947–1949	1568	1560–1576	Двинин, 1952
р. Амур	–	1951–1963	1664	1592–1832	Енютина, 1972
Материковое побережье Охотского моря	р. Гижига	1960–2008	1529	1299–1982	Наши данные
Там же	р. Ола	1960–2008	1578	1223–1978	То же
– « –	р. Тауй	1960–2008	1550	1311–2001	– « –
– « –	р. Кухтуй	1953–2000	1570	1166–1777	– « –
Север Британской Колумбии	McClinton Creek	1930–1940	1718	1535–1890	Foerster, Pritchard, 1941
Центральная Британская Колумбия	Hooknose Creek	1947–1955	1636	1316–1833	Hunter, 1959
Юго-восточная Аляска	Sashin Creek	1935–1963	2038	1908–2205	Olson, McNeil, 1967
Там же	То же	1963–1979	1923	1653–2260	Vallion et al., 1981
Земля Принца Уильяма	Olsen Creek	1960–1962	1822	1815–1829	Helle, 1970; Helle et al., 1964

5.10.5. Упитанность, зрелость

Упитанность самцов горбуши основных рек варьировала от 1,28 до 1,52, самок – от 1,29 до 1,51. От начала нерестового хода к концу упитанность рыб снижается, что объясняется увеличением доли самок в конце анадромной миграции. Гонадо-соматический индекс, или коэффициент зрелости, у самцов колебался в среднем от 7,47 до 8,01, у самок – от 11,65 до 13,14. Коэффициент зрелости самок возрастает к концу нерестового хода, так как в это время мигрируют более зрелые особи, размножающиеся на нерестилищах нижнего течения рек (табл. 62, 63).

Таблица 62. **Среднемноголетние показатели упитанности и степени зрелости половых продуктов производителей охотоморской горбуши в 1991–2000 гг.**

Река	Коэф. зрелости, %		Коэф. упитанности по Фультону		Кол-во, шт.	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Наяхан	7,83±0,06	12,68±0,06	1,51±0,004	1,50±0,005	1553	1847
Кулькуты	7,61±0,05	13,14±0,06	1,28±0,003	1,29±0,002	2198	2598
Ола	7,47±0,05	11,65±0,06	1,33±0,004	1,32±0,003	1755	1994
Тауй	8,01±0,04	12,12±0,05	1,49±0,003	1,49±0,002	2495	2494
Кухтуй	7,96±0,04	11,71±0,04	1,52±0,002	1,51±0,002	2751	3038

Таблица 63. **Биологическая характеристика горбуши материкового побережья Охотского моря в 1999 г.**

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ГСИ, в % от массы целой		ИП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки			
Гижига	46,8±02 37,0–57,0	45,8±0,2 38,0–51,0	46,3±0,1 37,0–57,0	1,17±0,02 0,56–2,09	1,06±0,01 0,53–1,53	1,12±0,01 0,53–2,09	7,42±0,13 2,00–12,39	11,08±0,15 5,56–16,67	1547±20 767–2380	48	400
Наяхан	46,0±0,2 38,0–54,0	44,0±0,1 36,0–51,0	45,0±0,1 36,0–54,0	1,30±0,02 0,67–21,10	1,11±0,01 0,54–1,88	1,20±0,01 0,54–2,10	6,77±0,13 1,69–12,06	12,13±0,17 6,06–20,05	1329±18 554–2207	51	500
Туманы	48,5±0,3 40,0–57,5	46,6±0,2 41,5–54,5	47,5±0,2 40,0–57,5	1,24±0,02 0,63–2,12	1,07±0,01 0,65–1,78	1,15±0,01 0,63–2,12	–	12,51±0,15 7,87–17,53	1454±21 788–2064	54	300
Кулькуты	50,6±0,2 39,0–62,0	47,7±0,1 40,0–54,0	49,1±0,1 39,0–62,0	1,33±0,01 0,62–2,66	1,11±0,01 0,64–1,65	1,22±0,01 0,62–2,66	6,82±0,11 2,45–12,55	13,94±0,16 7,32–23,60	1445±11 841–2338	51	700
Ола	49,5±0,2 39,5–63,0	47,7±0,2 36,5–53,0	48,7±0,1 36,5–63,0	1,32±0,02 0,57–2,65	1,14±0,01 0,62–1,99	1,24±0,01 0,57–2,65	6,70±0,10 1,79–13,17	10,88±0,14 5,85–17,12	1494±20 630–2528	43	574
Армань	49,0±0,3 37,5–60,5	46,3±0,1 39,5–53,0	47,6±0,2 37,5–60,5	1,46±0,03 0,60–2,44	1,21±0,01 0,74–1,72	1,33±0,02 0,60–2,44	7,58±0,14 3,29–13,13	10,78±0,14 6,55–18,53	1509±13 896–2452	54	400
Тауй	47,6±0,2 37,0–56,5	46,0±0,2 40,0–51,0	46,9±0,1 37,0–56,5	1,41±0,02 0,57–2,41	1,25±0,01 0,74–1,75	1,34±0,01 0,57–2,41	7,56±0,10 2,43–12,63	11,51±0,12 7,11–18,27	1512±18 762–2850	45	500
Быструха	50,0±0,3 40,0–62,0	47,4±0,2 38,0–56,0	48,4±0,2 38,0–62,0	1,38±0,03 0,70–2,45	1,22±0,02 0,70–2,28	1,28±0,02 0,64–2,54	7,01±0,18 2,53–14,51	14,86±0,21 7,06–15,80	1692±29 738–2453	60	406
Кухтуй	48,7±0,3 40,5–56,0	46,7±0,1 40,0–56,0	47,6±0,1 40,0–56,0	1,44±0,03 0,64–2,54	1,28±0,01 0,70–2,28	1,35±0,01 0,64–2,54	7,08±0,13 2,53–14,51	11,46±0,12 7,06–15,80	1568±16 738–2453	55	400
Охота	48,2±0,3 38,0–58,0	46,3±0,1 41,0–52,0	47,1±0,2 38,0–58,0	1,43±0,03 0,70–2,40	1,23±0,01 0,80–1,74	1,31±0,02 0,70–2,40	6,72±0,20 1,79–12,28	10,34±0,15 6,00–16,09	1451±19 880–2274	58	300

5.10.6. Морфометрическая характеристика

У североохотоморской горбуши существует географическая изменчивость. На североохотоморском побережье выделяются 4 локальных стада: гижигинское, ямское, ольское и тауйское (Марченко, Голованов, 2001), которые, помимо прочих показателей, различаются и по морфологическому облику. Из 25 исследованных пластических промеров в дискриминантную модель включен 21 признак. Несмотря на то что выборки горбуши на плоскости главных канонических переменных формировали единое облако, их центроиды располагались на статистически достоверном удалении друг от друга (рис. 51, табл. 64).

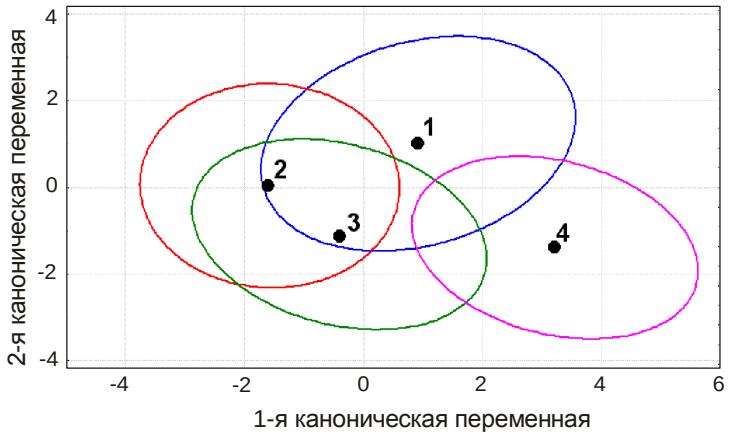


Рис. 51. **Взаиморасположение локальных стад североохотоморской горбуши на плоскости главных канонических переменных:** 1 – гижигинское стадо, 2 – ольское, 3 – тауйское, 4 – ямское

Согласно матрицам факторных весов, первая каноническая переменная коррелирована с длиной верхнечелюстной кости и длиной хвостового стебля, вторая каноническая переменная – с постдорсальным расстоянием, диаметром глаза и наибольшей высотой спинного плавника.

Таблица 64. **Вторичная матрица дискриминантного анализа (в левой нижней части – квадраты расстояний Махаланобиса, в правой верхней – F-значения)**

Стадо	Гижигинское	Ольское	Тауйское	Ямское
Гижигинское	–	73,83*	47,98*	49,90*
Ольское	8,11	–	37,72*	95,26*
Тауйское	6,90	5,53	–	59,42*
Ямское	13,24	25,53	17,94	–

*Различия достоверны при $p < 0,001$.

Наряду с географической неоднородностью у североохотоморской горбуши нами выявлена темпоральная изменчивость экстерьера, которая связана не только с изменением формы тела рыб в период их созревания, но и с приспособлением горбуши к условиям воспроизводства. Наиболее полные данные по изменчивости пластических признаков были собраны в 2003 г. (рис. 52).

Анализ данных, выполненный в ходе дискриминантного анализа, показал, что нерестовый поток горбуши неоднороден по внешнему облику рыб, а дендрограммы, построенные по расстояниям Махаланобиса, разбиваются критическим расстоянием $C_1(p)$ на 2–3–4 группировки (см. рис. 52).

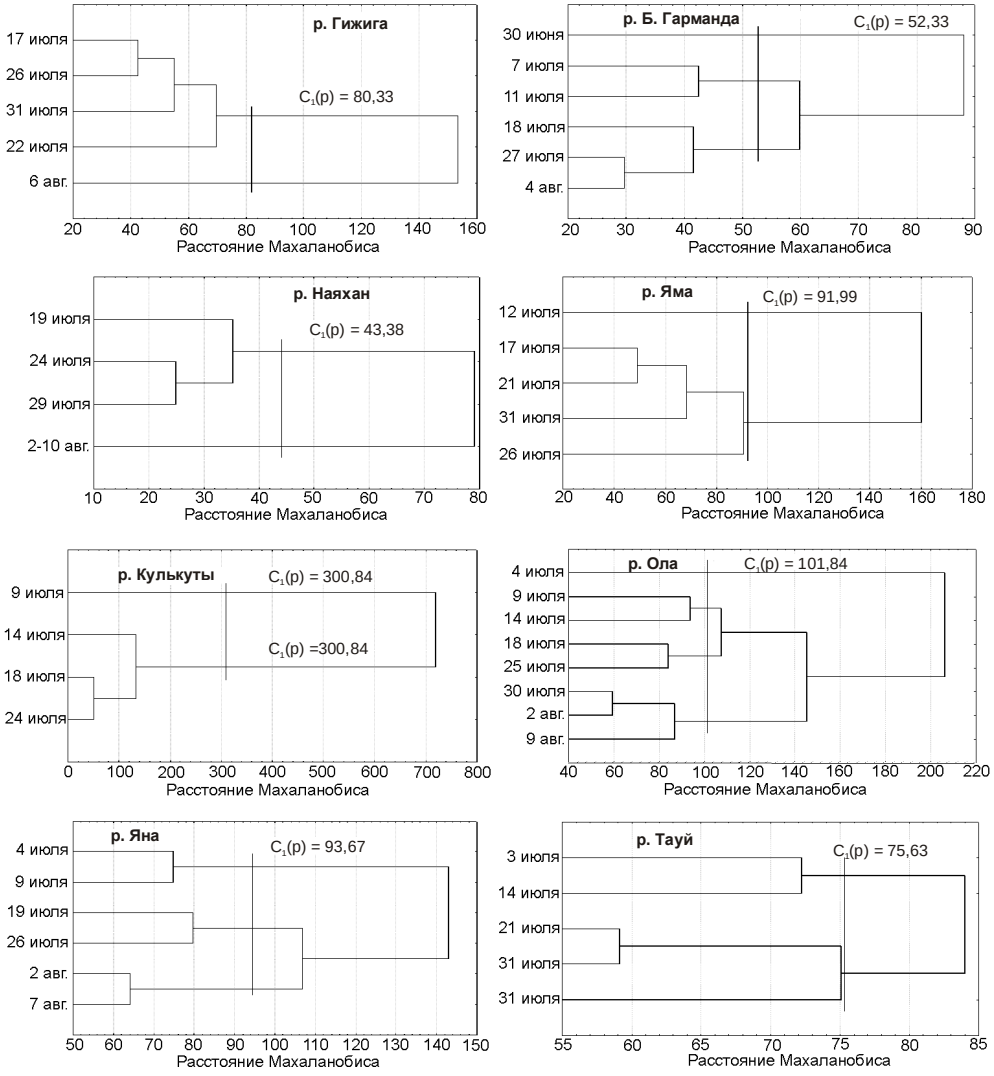


Рис. 52. **Кластеризация морфометрических выборок североохотской горбуши методом UPGMA (C_1(p) – критическое расстояние)**

Для удобства эти группировки были названы в соответствии со сроками прохождения на нерест: июньская, ранняя и поздняя июльские и августовская. Их смена на протяжении миграции в разных реках происходит в близкие сроки. Например, смена ранней и поздней группировок, которые прослеживались во всех, в том числе и в малых реках, происходит с 10 по 20 июля. Продолжительность хода группировок составляет около 2 недель, при этом не исключено, что их авангард и арьергард перекрываются. Если исходить из особенностей сбора материала и его подготовки к анализу, то эта изменчивость, вероятнее всего, не обусловлена изменением формы тела рыб в связи с их созреванием.

Выделенные экологические группировки магаданской горбуши с достаточным уровнем достоверности различаются по морфологическому облику, а

основной вклад в их разграничение вносят признаки, формирующиеся под влиянием условий на нерестилищах. Например, согласно работам Ю.Г. Алеева (1963) и Б.М. Медникова (1962), длина хвостового стебля, наименьшая высота тела, длина основания спинного плавника отражают различия в температурном режиме нерестилищ. Возможно, что различия в диаметре глаза, длине грудных плавников, высоте анального и спинного плавников также формируются благодаря различиям в уровне вод на нерестилищах, поскольку они обеспечивают зрительное восприятие, устойчивость и маневренность рыб в толще воды.

5.11. Структура и фенотипы чешуи

Если исходить из того, что практически все особи горбуши возвращаются на нерест в возрасте 1+ лет, то на ее чешуе должна формироваться только одна зона сближенных склеритов (ЗСС). Однако в подходах встречаются рыбы не только с одной, но и с двумя, и с тремя ЗСС. По количеству ЗСС у североохотоморской горбуши можно выделить 4 фенотипа чешуи (рис. 53):

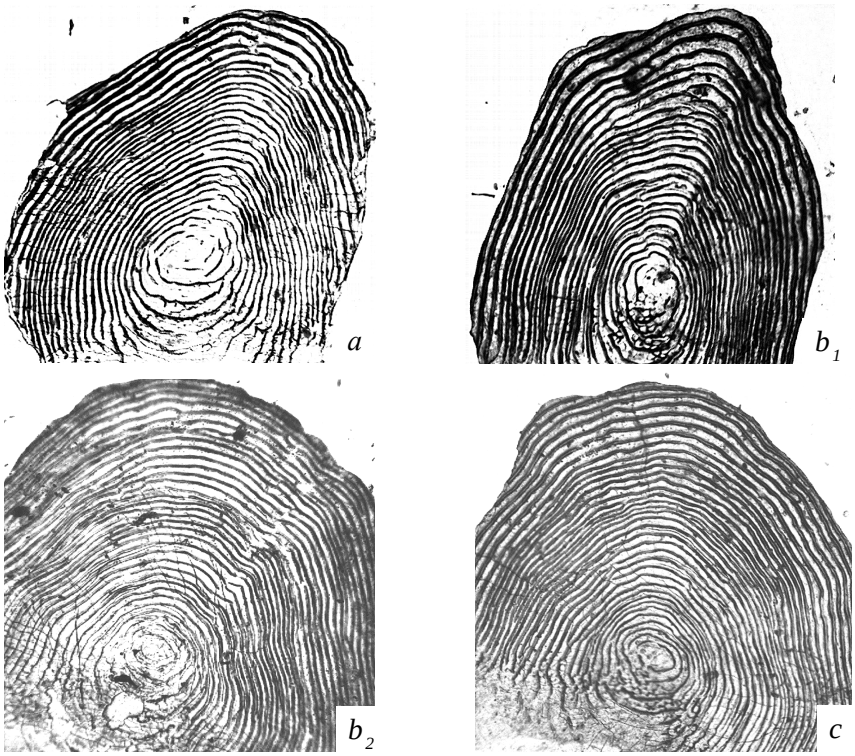


Рис. 53. **Фенотипы чешуи горбуши северного побережья Охотского моря**

фенотип «a» – нормальная чешуя, имеющая одну ЗСС, соответствующую годовому кольцу;

фенотип «b_1» – чешуя с двумя ЗСС, первая из которых формируется в ядерной части чешуи и является дополнительным кольцом, вторая зона – годовое кольцо;

фенотип «b_2» – чешуя с двумя ЗСС, у которой первая зона представляет собой годовое кольцо, вторая – дополнительное кольцо в зоне прироста;

фенотип «с» – чешуя с тремя ЗСС, где первая и третья являются дополнительными кольцами в ядерной части чешуи и в зоне прироста, а центральная – годовое кольцо.

Таблица 65. **Частота встречаемости фенотипов чешуи у североохотоморской горбуши, %**

Река	Год	Фенотипы чешуи			
		a	b_1	b_2	*c*
Гижига	2000	95,88	2,06	2,06	–
	2001	79,50	19,50	1,00	–
Наяхан	2000	93,67	6,33	–	–
	2001	84,67	15,33	–	–
Ола	2000	98,99	1,01	–	–
	2001	46,35	50,36	1,09	2,19
Тауй	2000	100	–	–	–
	2001	73,42	26,58	–	–

Основная масса североохотоморской горбуши имеет чешую типов *a* и b_1.

Рекруты горбуши с чешуей типов b_2 и *c* встречаются сравнительно редко, и в сумме их доля в подходах не превышает 3,5% (табл. 65).

Известно, что скорость нарастания склеритов на чешуе горбуши в течение всей жизни постоянна (Иванков, 1967а). Продолжительность жизни североохотоморской горбуши от времени ската в море до возвращения в родной водоем в среднем составляет 12,5 мес: ее молодь в основной массе скатывается в июне, а рунный ход производителей наблюдается в июле. На чешуе североохотоморской горбуши в среднем закладывается от 29,1 до 34,3 склерита, скорость нарастания которых составляет от 2,32 до 2,85 шт./мес (табл. 66, 67). Зная количество склеритов на чешуе и скорость их формирования, можно рассчитать время формирования зон сближенных склеритов (табл. 68).

Таблица 66. **Количество склеритов на чешуе североохотоморской горбуши, шт.**

Год	Тип	р. Гижига (M±m)	р. Наяхан (M±m)	р. Ола (M±m)	р. Тауй (M±m)
2000	*a*	33,1±0,3	31,5±0,2	34,3±0,2	33,1±0,2
	b_1	34,5±2,5	29,7±0,4	34,0±0,6	–
	b_2	37,0±2,0	–	–	–
2001	*a*	30,2±0,2	28,9±0,2	30,6±0,2	30,4±0,3
	b_1	30,0±0,3	31,7±0,5	30,6±0,2	29,6±0,3
	b_2	31,0	–	32,3±1,5	–
	c	–	–	32,2±0,8	–

Примечание. M – арифметическая средняя, m – ее ошибка.

Таблица 67. **Скорость образования склеритов на чешуе североохотоморской горбуши, скл./мес**

Год	Тип	р. Гижига	р. Наяхан	р.Ола	р. Тауй
2000	*a*	2,65	2,52	2,74	2,65
	b_1	2,72	2,54	2,76	–
	b_2	2,85	–	–	–
2001	*a*	2,41	2,32	2,45	2,43
	b_1	2,39	2,41	2,45	2,36
	b_2	2,37	–	2,60	–
	c	–	–	2,58	–

Согласно полученным данным, формирование годовой зоны на чешуе фенотипа *a* происходит в январе-феврале при средней длине рыб от 30,6 до 32,8 см. На чешуе фенотипа b_1 зоны суженных склеритов закладываются в августе – октябре и в январе в тот момент, когда особи в среднем достигают длины, соответственно, 15,6–20,1 и 28,6–32,2 см. На чешуе фенотипа b_2 ЗСС закладываются в декабре-январе и в марте-апреле при достижении рыбами средней длины 29,6–34,5 и 37,7–46,7 см соответственно. Наконец, на чешуе фенотипа *c* первая ЗСС формируется в августе при достижении молодью 15,0 см, вторая зона – в январе, третья – в марте, т. е. при достижении молодью длины 31,8 и 44,2 см, соответственно (табл. 69).

Исходя из того, что на чешуе типов b_1, b_2 и *c* одна из зон узких склеритов формируется в декабре-январе, при длине тела молоди около 30–35 см, логично

предположить, что именно эта зона соответствует годовому кольцу. Согласно литературным данным, примерно в те же сроки и при близкой длине тела происходит формирование годовой зоны на чешуе молоди горбуши северного Сахалина и Камчатки (Бирман, 1985). Таким образом, на чешуе типов b_1 и c годовым кольцом является вторая ЗСС, а на чешуе типа b_2 – первая ЗСС, тогда как остальные ЗСС – дополнительные.

Примечательно, что дополнительное кольцо, формирующееся у части североохотоморской горбуши в ядерной зоне чешуи, закладывается приблизительно в те же сроки, что и у горбуши Сахалина и Амура – в июле-августе (Двинин, 1952; Енютина, 1962), тогда как дополнительное кольцо в зоне прироста образуется в то же время, когда формируется годовая зона у горбуши Британской Колумбии – в феврале-марте (Бирман, 1985).

Несомненно, что причиной образования ЗСС является изменение темпов роста. Согласно исследованиям Г.В. Швыдкого и Г.А. Вдовина (1999), темп роста горбуши в течение жизни непостоянен: первое снижение темпа роста горбуши наблюдается перед выклевом, второе предшествует половому созреванию, а третье связано с фазой генеративного роста. Таким образом, в основе формирования годовой ЗСС, вероятно, лежит причина эндогенной природы – период полового созревания, когда энергетические вещества расходуются в основном на формирование генеративных органов, и именно поэтому годовое кольцо образуется на чешуе всех особей горбуши.

Таблица 68. **Возраст горбуши при образовании зон сближенных склеритов, мес**

Год	Зона	р. Гижига	р. Наяхан	р. Ола	р. Тауй
Чешуя типа *a*					
2000	Первая	7,8	7,2	7,0	7,8
2001	Первая	7,0	7,0	6,9	7,0
Чешуя типа b_1					
2000	Первая	3,5	3,1	2,6	–
	Вторая	7,5	7,4	7,2	–
2001	Первая	2,8	2,8	2,5	3,0
	Вторая	7,4	7,3	7,1	7,1
Чешуя типа b_2					
2000	Первая	7,5	–	–	–
	Вторая	10,9	–	–	–
2001	Первая	7,4	–	6,3	–
	Вторая	9,5	–	9,3	–
Чешуя типа *c*					
2001	Первая	–	–	1,7	–
	Вторая	–	–	6,8	–
	Третья	–	–	9,7	–

Таблица 69. **Длина тела горбуши при образовании зон сближенных склеритов, см**

Год	Зона	Гижига (M±m)	Наяхан (M±m)	Ола (M±m)	Тауй (M±m)
Чешуя типа *a*					
2000	Первая	32,4±0,26	30,5±0,15	31,8±0,18	30,6±0,16
2001	Первая	32,3±0,21	30,7±0,19	32,8±0,22	32,2±0,35
Чешуя типа b_1					
2000	Первая	18,6±2,32	15,8±0,54	15,6±0,61	–
	Вторая	30,3±1,73	28,6±0,70	32,0±0,89	–
2001	Первая	18,8±0,56	17,7±0,34	17,8±0,25	20,1±0,43
	Вторая	32,2±0,48	30,7±0,44	32,2±0,25	32,1±0,41
Чешуя типа b_2					
2000	Первая	32,1±0,97	–	–	–
	Вторая	42,2±4,32	–	–	–
2001	Первая	29,6±0,54	–	34,5	–
	Вторая	37,7±0,95	–	46,7	–
Чешуя типа *c*					
2001	Первая	–	–	15,0±0,83	–
	Вторая	–	–	31,8±0,46	–
	Третья	–	–	44,2±1,18	–

Примечание. M – арифметическая средняя, m – ее ошибка.

По мнению Р.И. Енютиной (1962), причиной формирования добавочного кольца являются неблагоприятные абиотические факторы. Однако В.И. Радченко с соавторами (1991) указывали, что горбуша, нагуливающаяся в Охотском море при температуре, близкой к 0°С, активно питается и по размерным характеристикам не отличается от горбуши, нагуливающейся при более высоких температурах, а в работе В.П. Шунтова и О.С. Темных (1996) мы находим сведения о том, что горбуша способна свободно преодолевать градиенты температуры и солености.

В ходе эксперимента по выращиванию радужной форели было выявлено, что у особей, получавших обильный корм, на чешуе наблюдалось постепенное увеличение межсклеритного расстояния и, наоборот, у голодавших особей межсклеритные промежутки уменьшались (Ваганов, 1978). Данные Е.А. Ваганова (1978) согласуются с исследованиями В.В. Барсукова (1960), который нашел, что формирование дополнительного кольца на чешуе муксуна из дельты Оби и Обской губы происходит из-за недостатка пищи. Л.Ф. Шентяковой (1966) было показано, что причиной формирования дополнительных колец на чешуе хищных рыб (окуня и щуки) в первый год жизни является резкая замена одного основного компонента пищи другим, тогда как постепенная смена основных кормовых объектов обусловливает отсутствие добавочных колец в ядерной зоне чешуи.

У североохотоморской горбуши формирование дополнительного кольца в ядерной части чешуи происходит в августе – октябре. Согласно исследованиям В.И. Карпенко (1998), в это время молодь горбуши откочевывает из прибрежья в открытое море, а иными словами – перемещается из одного биотопа (опресненного и теплого) в другой (с большей соленостью и более холодный). Этот переход менее болезнен, чем выход молоди из рек в прибрежье, и не сопровождается массовой элиминацией молоди (Шунтов, 1994), однако, кроме различий в физико-химической структуре, эти биотопы различаются по количественному и качественному составу планктона, в том числе и кормового (Беклемишев, 1969; Чернявский, 1981). Период откочевки характеризуется максимальной потребностью молоди в корме, наибольшими приростами длины тела и переходом на другие кормовые объекты (Карпенко, 1998). Таким образом, причиной формирования дополнительного кольца в ядерной зоне чешуи североохотоморской горбуши, по-видимому, является резкое изменение условий среды и (или) замена одного основного кормового объекта другим. Возможно, что сходные причины приводят к формированию дополнительного кольца в зоне прироста второго года жизни горбуши.

5.12. Состояние запасов, хозяйственное использование

Главной видоспецифической особенностью биологии горбуши является способность давать периодические вспышки численности и так же быстро входить в депрессию, что обусловлено короткоцикловостью ее жизненного периода и реакцией популяций на такие факторы, как чрезмерное промысловое изъятие и переполнение нерестилищ. Например, если среднемноголетняя кратность воспроизводства североохотоморской горбуши (отношение численности потомства к численности родителей) изменяется в пределах 2,4–3,9 раза, то амплитуда этого признака может варьировать до 50 раз. Например, малочисленное поколение горбуши 1973 г. Ольской группы рек дало 8-кратный возврат, а такое же по уровню численности поколение охотской горбуши 1974 г. дало 20-кратную вспышку численности.

Такие вспышки численности обусловлены в основном благоприятным фоном прибрежья и высокой выживаемостью поколений на самом уязвимом этапе онтогенеза – в период обитания сеголетков в прибрежье. Как известно, гибель мальков формирующихся поколений горбуши в прибрежье может достигать 90% и более. Гибель в открытом море и океане также достаточно велика, но обычно

не превышает 75% от числа выживших рыб в прибрежье. В среднем возврат от скатившейся в море природной молоди североохотоморской горбуши составляет 1,5–2,0%. При средней выживаемости от одной самки до 200 мальков и вычета 95% смертности в прибрежье и 75% в океане, возврат будет 2,5-кратным по отношению к родителям. То есть высокая смертность потомства лососей в онтогенезе изначально запрограммирована в реализации жизненной стратегии вида.

Для горбуши материкового побережья Охотского моря, как и для горбуши других регионов, характерна четкая двухлетняя цикличность изменений численности (рис. 54).

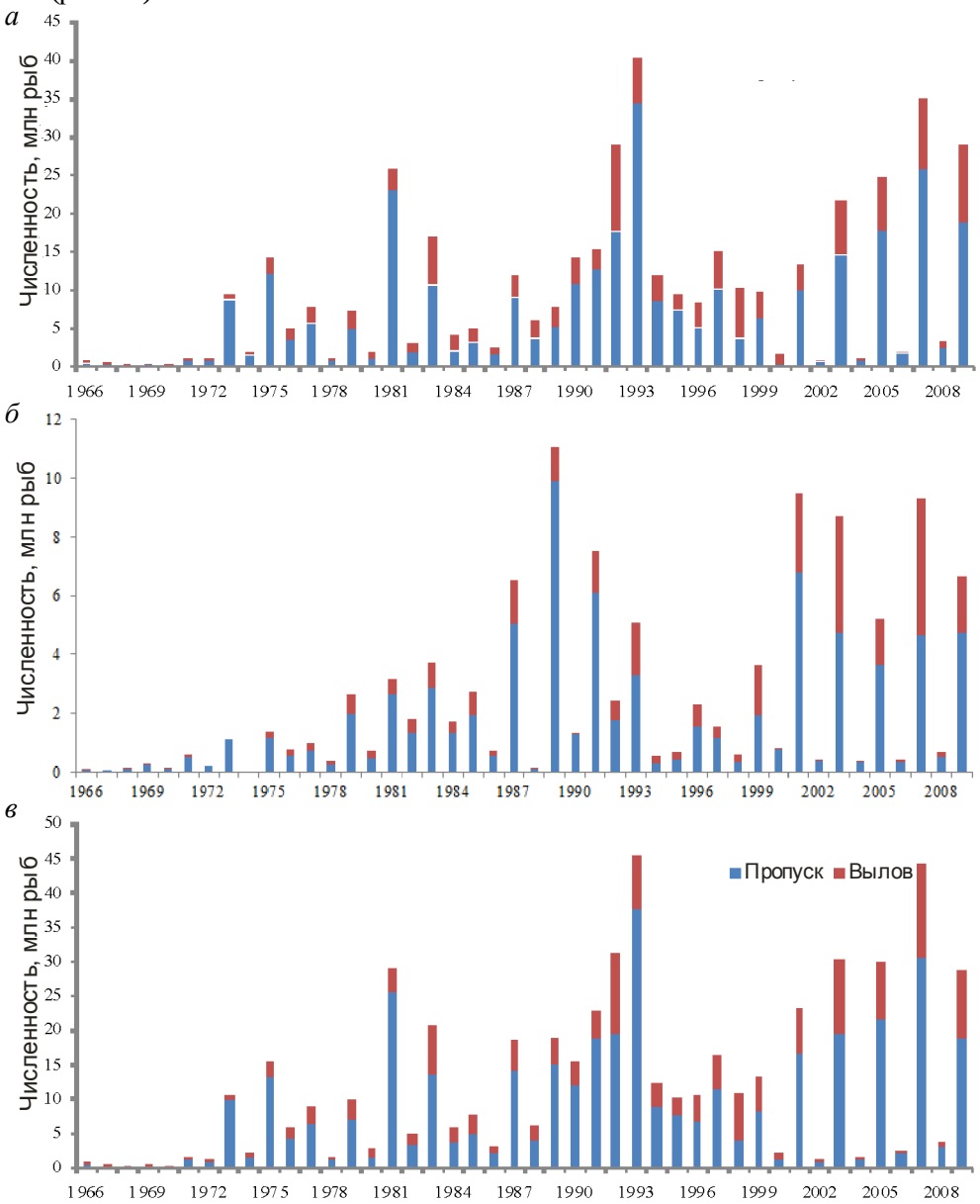


Рис. 54. **Вылов и подходы горбуши в Магаданской области (*а*), Охотского района (*б*) и материкового побережья Охотского моря (*в*) в 1966–2009 гг.**

По горбуше мы имеем 80-летний ряд нерестовых подходов, в котором четко проявились те же два долгопериодных пика численности на протяжении XX столетия с 60-летним интервалом, о которых уже говорилось и которые проявились в динамике численности всех видов лососей (см. рис. 54).

Кроме указанных, у североохотоморской горбуши выявлены еще 11- и 22-летние гармоники колебаний численности, обусловленные влиянием солнечной активности. 11-летние пики численности проявились в 1944, 1953, 1963, 1975, 1987, 1997 и 2007 г., 22-летние (хэйловские) циклы наблюдались в 1937, 1957, 1981 и 2003 г. (рис. 55). Заметим, что циклика гелиокосмических колебаний ритмична и предсказуема, поэтому с определенной степенью точности с помощью этого метода возможна трендовая оценка изменений численности животных. На этом принципе строятся долгопериодные перспективные прогнозы численности горбуши и других видов лососей.

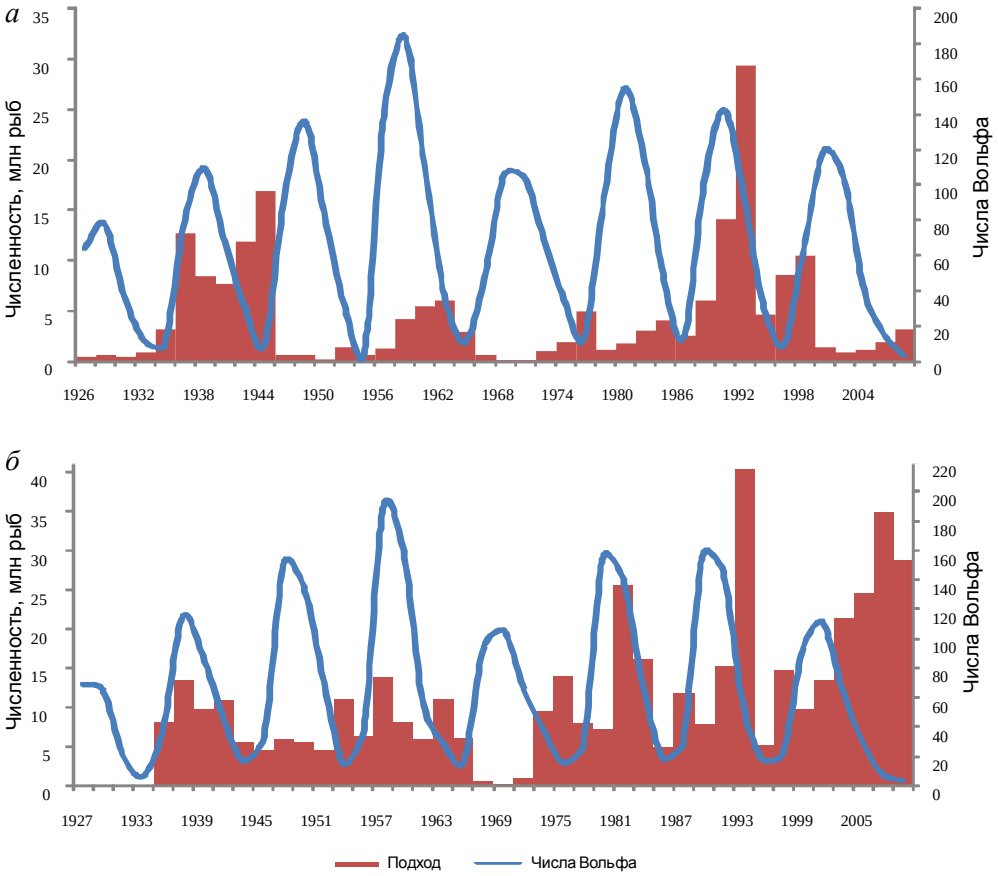


Рис. 55. **Динамика численности горбуши северного побережья Охотского моря:** *а* – четный ряд лет с 1926 по 2008 г.; *б* – нечетный ряд лет с 1927 по 2009 г.

Характерными особенностями установленных циклических колебаний численности является то, что поколения горбуши четных лет менее урожайные, 11-летние пики подходов горбуши приходятся на минимумы, а 22-летние (сдвоенные 11-летние) – на максимумы солнечной активности.

На рис. 55,*а* представлена динамика запасов горбуши ряда четных лет. Своего исторического максимума эта череда поколений достигала в 1936–1944,

1958–1962, 1976, 1988–1998 гг., но наибольшие подходы за исторический период были зафиксированы в 1992 г. В начале XX в. эта линия лет потеряла свое промысловое значение и находится в депрессивном состоянии.

Урожайными являются поколения линии нечетных лет. Пиков численности у нее было существенно больше, чем у генераций четного ряда лет, а запасы снижались ниже 5 млн рыб только в конце 1920-х – начале 1930-х и в конце 1960-х гг. Своего максимума она достигла в 1993 г. В этом же году отмечен ее максимальный вылов в XX в. в Магаданской области – 12,8 тыс. т (рис. 55, *б*).

В настоящее время в Североохотоморском и Охотском районах установилось четкое чередование урожайных генераций по нечетному ряду лет и малочисленных поколений четного ряда лет.

Что касается распределения запасов горбуши по районам воспроизводства, то основной ресурс вида сосредоточен в Гижигинской, Ольской и Охотской группах рек (рис. 56), по запасам горбуши они сопоставимы. Небольшие запасы горбуши в Тауйской группе рек обусловлены мощным промысловым прессом на эти популяции. Реки Ямской группы традиционно имеют самый низкий потенциал по запасу этого вида, так как являются в основном кетовыми. В них воспроизводятся две формы кеты – ранняя и поздняя, и здесь, очевидно, ранняя форма кеты замещает горбушу исторически, так как по экологии размножения они сходны.

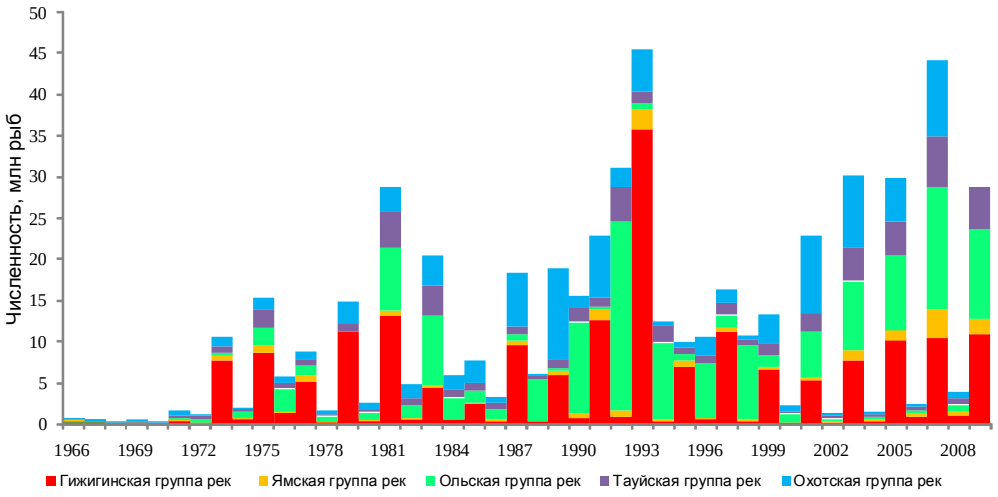


Рис. 56. **Динамика ежегодных подходов горбуши в различных районах материкового побережья Охотского моря в 1966–2009 гг.**

Характерной особенностью динамики численности вида является периодическая смена доминирующих поколений.

Такие смены доминант мы наблюдаем, например, у горбуши Ольской группы рек. Обусловлено это своеобразием экосистемы восточной части Тауйской губы: высокая продуктивность зоопланктона и благоприятная схема циркуляции вод определяют периодически хорошую выживаемость молоди горбуши. Доминирующую линию нечетных лет в реках этого куста в 1984 г. сменила линия четных лет. Благодаря этому численность подходов горбуши двух основных районов промысла на североохотоморском побережье в течение 17 лет колебалась в противофазе: по нечетным годам обильными были подходы в реки Гижигинской губы, по четным – в реки Тауйской губы.

В 2000 г. в Тауйской губе вновь произошла смена доминант, и теперь по всему североохотоморскому побережью с 2001 г. установилась цикличка урожайных нечетных и неурожайных четных лет.

Смягчить этот дисбаланс в разности уровня подходов четных и нечетных лет можно за счет максимально возможного пропуска на нерест производителей горбуши четного ряда лет и культивирования ее на рыбоводных заводах в четные годы.

Ежегодно с рыбоводных заводов Магаданской области выпускается в море от 1 до 40 млн шт. молоди горбуши. Коэффициенты возврата искусственно воспроизводимой горбуши не оценены, отметим, что от самого многочисленного выпуска молоди горбуши поколения 1998 г. (весной 1999 г. выпущено 22,5 млн рыб с Арманского ЛРЗ) возврата в 2000 г. практически не было.

На континентальном побережье Охотского моря горбуша – самый многочисленный вид тихоокеанских лососей. Как правило, ее удельный вес в уловах достигает 80–90%. Особенностью биологии горбуши является высокая амплитуда колебаний ее численности: уровень различий по этому показателю между поколениями может достигать 50 раз и более, а внутри ряда лет – 250 раз и более. В динамике численности горбуши наблюдается несколько периодов подъемов и спадов запасов. Отрезок времени до 1964 г. считается периодом благополучия стад: ее вылов на северном побережье достигал 10 тыс. т, в Охотском промрайоне – 17 тыс. т. С 1966 г. до середины 1970-х гг. наступил период депрессии запасов. К 1992 г. североохотоморская горбуша достигла додепрессионного уровня – подход составил около 50 млн рыб, вылов – 12 тыс. т. Горбуша Охотского района так и не вышла из состояния депрессии до конца 1990-х гг. С 1987 по 1991 г. отмечено увеличение численности ее подходов до 8–10 млн рыб, однако в последующие годы опять произошло снижение запасов. К концу 1990-х гг. в депрессивное состояние пришли и запасы североохотоморской горбуши, что явилось следствием климатогидрологических аномалий и браконьерства (Волобуев, 1994; Волобуев, Голованов, 1999). В настоящее время наблюдается рост запасов североохотоморской горбуши и относительно невысокие подходы горбуши в Охотском районе (см. рис. 56). В целом можно заметить, что максимальный вылов горбуши на североохотоморском побережье в 2009 г. составил 14,8 тыс. т. Это несмотря на то, что подходы ее достигали 36–50 млн рыб и теоретически возможный вылов мог составить не менее 50% подхода, т. е. до 23–32 тыс. т. Однако объемы изъятия в годы урожайных возвратов горбуши на северное побережье Охотского моря ограничиваются возможностями приемо-перерабатывающей базы. На самом деле вылов мог быть гораздо выше, поскольку определенный оптимум заполнения нерестилищ горбуши Магаданской области составляет около 15 млн рыб, что означает возможность вылова остальной части подхода.

Глава 6. КИЖУЧ

По сравнению с другими тихоокеанскими лососями кижуч является наименее изученным видом, несмотря на то что поток информации по нему значительно увеличился во второй половине XX в., а наибольшее количество работ было опубликовано в его конце.

Первое наиболее полное обобщение по биологии кижуча было сделано В.И. Грибановым (1948) на материалах о пресноводном периоде его жизни в водоемах Камчатки. Сведения о структуре популяций, популяционной структуре, динамике численности, особенностях биологии молоди в пресноводный период рассмотрены в работах камчатских исследователей (Семко,1954; Зорбиди, 1970а-в, 1975, 1977, 1978, 1983, 1985 и др.). В монографии В.И. Карпенко (1998) рассмотрен такой важный период онтогенеза кижуча, как скат молоди в море, обитание и распределение в прибрежье, питание, биологические показатели сеголетков. Биология и промысел сахалинского кижуча рассмотрены в работах ряда авторов (Гриценко, 1973; Жульков, 1978; Ковтун, 1994; Гриценко, 2002). Кижуч встречается во многих водоемах Северных Курил (Гриценко и др., 2000), отмечен на юге Курильских островов (Okada, 1960). Размножение и его развитие рассмотрены М.Я. Иевлевой (1951), А.И. Смирновым (1975). Особенности инкубации икры кижуча на ЛРЗ Магаданской области представлены в работах М.Л. Грачевой и Л.Л. Хованской (1994), физиологические адаптации молоди кижуча к условиям различной солености исследованы И.Е. Хованским (2004) и Л.Л. Хованской (2008).

До 1980-х гг. на материковом побережье Охотского моря проводился мониторинг запасов, исследований биологии кижуча практически не велось, в печати имелись лишь фрагментарные данные (Правдин, 1928; Линдберг, Дулькейт, 1929; Шмидт, 1950). В 1980-е и последующие годы появились публикации о кижуче материкового побережья Охотского моря (Волобуев, Рогатных, 1982а, б; Рогатных, 1983а, б, 1987, 1988, 1989а,б; Рогатных, Волобуев, 1987; Волобуев, Голованов, 2001; Таболин, Марченко, 2001; Черешнев и др., 2002; Волобуев и др., 2004, 2005а, 2006).

Имеются сведения о кижуче периферийных областей ареала: с Чукотки и Приморского края (Черешнев, Агапов, 1992а; Золотухин, 2000; Новиков и др., 2002). И в том, и в другом регионах кижуч встречается единично, иногда образуя небольшие популяции. Промыслового значения не имеет.

Имеются сведения о морском периоде жизни кижуча: распространении, миграциях, внутри- и межвидовых отношениях (Бирман, 1958, 1985, 2004), питании (Андриевская, 1958; Волков и др., 1995; Ефимкин, 2003), распределении (Ерохин, 1987; Глебов, Рассадников, 1997; Глебов, 1998; Радченко, Глебов, 1998; Атлас..., 2002; Atlas..., 2005), экологии и особенностях биологии (Глебов, 1998, 2000). Как и другие виды тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни, кижуч может образовывать жилую резидентную форму (Двинин, 1949; Куренков, 1977; Введенская, Куренков, 1988; Rounsefell, 1958). В некоторых водоемах материкового побережья Охотского моря помимо проходной формы имеются популяции жилого озерного кижуча. Жилые популяции кижуча отмечены на Камчатке и Командорских островах (Двинин, 1949; Куренков, 1977).

В целом в ряду видов лососей, обитающих на Дальнем Востоке России, кижуч занимает 4-е место по численности и уловам после горбуши, кеты и нерки. На материковом побережье Охотского моря в уловах среди лососей кижуч занимает 3-е место по численности и промысловой значимости.

6.1. Распространение

Кижуч обитает в северной части Тихого океана и его репродуктивный ареал включает пресноводные водоемы северо-востока Азии и Северной Америки. В Северной Америке кижуч распространен от Аляски до Калифорнии, на азиатской части ареала – от Чукотки до северного побережья о. Хоккайдо и северной Кореи (Берг, 1948; Линдберг, Легеза, 1965; Черешнев, Агапов, 1992а; Гриценко и др., 2000; Золотухин, 2000; Новиков и др., 2002; Hikita, 1956, 1962; Okada, 1960; Godfrey, 1965; Atkinson et al., 1967; Sandercock, 1991; Atlas..., 2005).

Плотность распределения кижуча по репродуктивному ареалу неодинакова. Согласно данным рыбопромысловой статистики по уловам кижуча на Дальнем Востоке России с 1993 по 2009 г., его наибольшие запасы сосредоточены в центральной области его распространения – на Камчатке. На ее долю приходится около 80% уловов российского кижуча, из них 52% составляет кижуч восточного побережья Камчатки и 28% – кижуч западного побережья Камчатки. К периферии репродуктивного ареала объемы вылова снижаются: материковое побережье Охотского моря – 15%, Курилы – 4%, Сахалин – 1% (рис. 57).

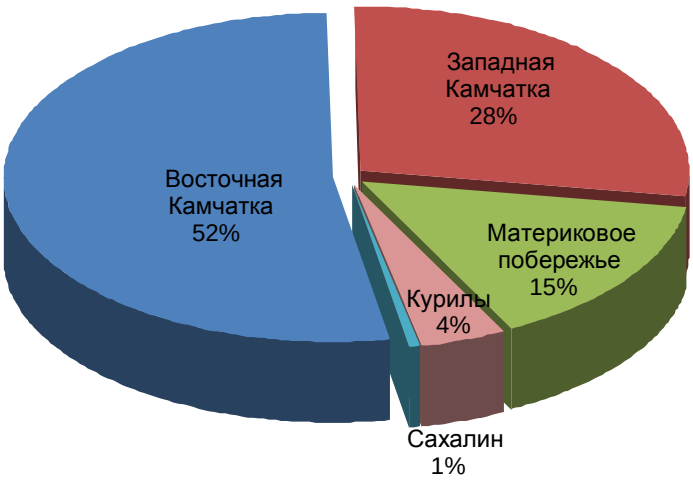


Рис. 57. **Вклад дальневосточных регионов в добычу кижуча в 2000–2009 гг. (по материалам путинных прогнозов Лососи-2000–2009)**

Аналогичное распределение кижуча, с максимальной численностью в срединной части ареала, отмечается и на Североамериканском континенте (Godfrey, 1965; Atkinson et al., 1967; Aro, Shepard, 1967; Whale, Pearson, 1987; Sandercock, 1991). Наибольшая плотность распределения отмечается на канадском побережье, к северо-западу и к юго-востоку численность кижуча понижается. Об этом свидетельствуют также данные о вылове кижуча в различных районах США и Канады (рис. 58). Сходное распределение вылова в основных районах промысла на Североамериканском континенте дает и современная промысловая обстановка (1925–2001 гг.): Вашингтон, Орегон, Калифорния – 24,3%, Бри-

танская Колумбия – 35,8%, юго-восточная Аляска – 23,4%, центральная Аляска – 13,3%, западная Аляска – 3,2% (Marine..., 2004).

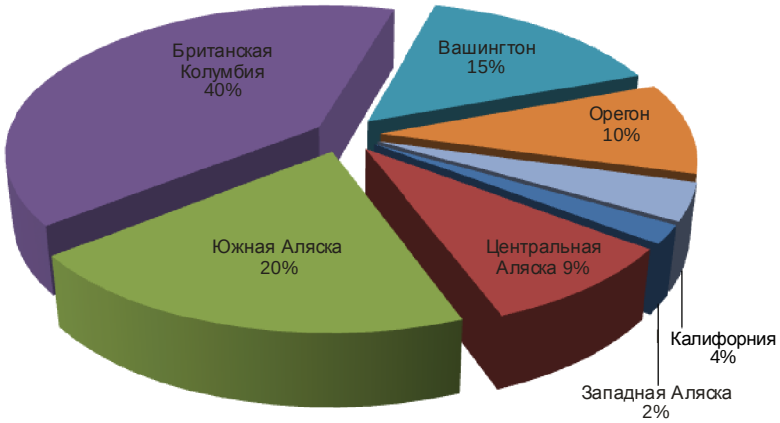


Рис. 58. **Соотношение вылова кижуча на Североамериканском континенте в 1920–1977 г. (по: Fredin, 1980)**

Современное распределение кижуча – не только результат взаимодействия вида с комплексом природных факторов. Оно обусловлено рядом исторических причин, отражающих специфику естественных процессов в недавнем геологическом прошлом Северо-Тихоокеанского региона.

Во-первых, следует отметить, что территории, на которых в настоящее время наблюдается максимальная численность кижуча, в геологическом отношении довольно молоды. Район материкового побережья Охотского моря, например, в третичном периоде еще находился в стадии тектонической активности, а основные черты рельефа Камчатки сформировались в первой половине четвертичного периода (Баранова, Бискэ, 1964; Эрлих и др., 1974; Палеогеография…, 1975). В плейстоцене эти территории были подвержены различного рода трансформациям, в частности оледенениям, которые практически полностью покрывали бассейны рек материкового склона Охотского моря от р. Гижига до р. Охота и достигали значительных размеров на Камчатке (Боярская, 1965; Палеогеография…, 1975; Глушкова, 1984).

Во-вторых, к основным абиотическим факторам, определяющим распространение кижуча, следует отнести климатические условия (в основном температура воздуха и водность рек) и наличие доступных участков, пригодных для размножения.

Согласно К.В. Арнольди (1957), высокая численность популяций животных наблюдается в зоне оптимума, на участках ареала с наиболее благоприятными условиями обитания. Действительно, на Камчатке условия для воспроизводства кижуча наиболее оптимальны. Вследствие высокой водопроницаемости и аккумулятивной способности вулканогенных пород зимний сток в реках составляет от 30 до 40% годового объема (Иогансон и др., 1970). Относительно мягкая зима и мощный снежный покров также препятствуют промерзанию нерестилищ и способствуют хорошему водообмену (Крохин, 1965) и, соответственно, предупреждают промерзание нерестовых бугров, что повышает эффективность естественного воспроизводства лососей (Костарев, 1964б, 1970г). Напротив, в закраине ареала кижуча объем зимнего стока очень низкий, например, в р. Анадырь он составляет только 5%, а в Амуре – 7% от объема годового стока, что не может способствовать успешному воспроизводству кижуча.

Оценивая значение такого фактора, как наличие доступных участков, пригодных для размножения, отметим, что кижуч предпочитает для нереста места с выходами относительно теплых грунтовых (ключевых) вод. Водоснабжение нерестилищ этого лосося осуществляется в основном грунтовыми водами смешанного типа – приповерхностного таликового и глубинного подмерзлотного генезиса. Глубинные воды, характеризующиеся повышенной температурой, так же как и высокие зимние остатки воды в реках, препятствуют промерзанию нерестилищ кижуча в течение зимнего периода. Известно (Романовский, 1983), что выходы вод с высокой температурой приурочены к тектоническим разрывным нарушениям и встречаются преимущественно в районах новейшей тектонической активности – разломах земной коры, по которым происходит разгрузка вод глубинного залегания. Наиболее молодыми в геологическом отношении территориями Дальнего Востока являются Камчатка и материковое побережье Охотского моря. Их формирование происходило в условиях активной вулканической деятельности (Эрлих и др., 1974; Палеогеография…, 1975).

В связи с геоморфологическими особенностями районов материкового побережья Охотского моря и Камчатки на нерестилищах кижуча наблюдается постоянно высокий дебит грунтовых вод, что создает оптимальные условия для воспроизводства и в конечном итоге способствует поддержанию высокой численности вида в этих регионах.

В-третьих, в распределении кижуча определенную роль, по нашему мнению, играют и биотические факторы, в частности, некоторые аспекты межвидовых отношений рыб. Влияние межвидовой трофической конкуренции было убедительно показано на примере рыб Балтийского архипелага (Sture, 1984).

В южной части области распространения кижуча в наиболее крупных реках – Амур и Уда – условия воспроизводства для этого лосося, казалось бы, должны быть относительно благоприятны. Здесь успешно размножаются такие виды тихоокеанских лососей, как кета и горбуша, с которыми кижуч успешно сосуществует в других водоемах. Однако, несмотря на экологическую пластичность кижуча по отношению к условиям воспроизводства, численность его в этих водоемах невелика, что обусловлено, по-видимому, факторами биотического порядка. В южной части области распространения кижуча разнообразие ихтиофауны по сравнению с более северными реками значительно возрастает за счет представителей южных фаунистических комплексов – китайского равнинного, древнего верхнетретичного, бореально-равнинного и др. (Розов, 1938; Никольский, 1947, 1953; Черешнев, 1998). Компоненты питания молоди кижуча – главным образом амфибиотические насекомые и молодь рыб – довольно интенсивно используются многочисленными представителями ихтиофауны других фаунистических комплексов этого региона (Константинов, 1950; Никольский, 1956).

На северной окраине ареала на численность кижуча биотические факторы также оказывают влияние. Например, в рр. Пенжина и Анадырь трофическую нишу молоди кижуча занимают сиговые рыбы, имеющие высокую численность в данных водоемах. Эта группа видов характеризуется значительной экологической пластичностью, в том числе в выборе объектов питания. Обращает на себя внимание, что сиговые рыбы практически не встречаются в тех районах, где наблюдается наиболее высокая численность кижуча. Лишь в бас. р. Облуковина на западном побережье Камчатки обитает ряпушка *Coregonus sardinella* Val., а в бас. р. Охота встречается валек *Prosopium cylindraceum* (Pall. et Penn.) (Куренков, Остроумов, 1965; Волобуев, Рогатных, 1984; Черешнев, 1996).

Отметим, что бас. рр. Пенжина и Анадырь в четвертичном периоде были в основном свободны от ледников: в этих рефугиумах сохранилась фауна рыб третичного периода. Эти древние представители арктического пресноводного комплекса являются более конкурентоспособными по сравнению с тихоокеан-

скими лососями. В Пенжине и Анадыре только кета и горбуша – виды, молодь которых не вступает в конкурентные трофические отношения с автохтонной ихтиофауной, имеют относительно высокую численность. Популяции лососей с длительным пресноводным периодом жизни – кижуча, нерки, чавычи – в этих водоемах крайне малочисленны.

Напротив, в районах с высокой численностью кижуча – Камчатка и материковое побережье Охотского моря – типично пресноводных рыб мало. И их трофическую нишу занимают молодь тихоокеанских лососей и представители родов *Salmo* и *Salvelinus*. Водоемы этих территорий заселены в основном рыбами бореального предгорного фаунистического комплекса. Межвидовые трофические связи внутри этого фаунистического комплекса характеризуются относительно слабой напряженностью, видовой состав рыб как в качественном, так и в количественном отношении невелик (Берг, 1962; Леванидов, 1981; Куренков, 1984).

Таким образом, в природе напряженность трофических связей возрастает в тех водоемах, где обитают рыбы разных фаунистических комплексов. В результате этого наиболее адаптированные виды одного из них вытесняют представителей другого (Никольский, 1953). Аналогичным образом рыбы древней автохтонной фауны рек юга и севера Дальнего Востока, более приспособленные к местным условиям, вытесняют представителей более молодых в эволюционном отношении видов, таких, например, как кижуч. Другие виды тихоокеанских лососей – горбуша и кета – относительно многочисленны благодаря тому, что их молодь практически не питается в пресных водах и, следовательно, в меньшей степени вступает в конкурентные отношения с пресноводными рыбами.

Распределение кижуча на Североамериканском континенте носит аналогичный характер. Наиболее многочисленны популяции этого лосося в центральной части данного участка ареала – в Канаде (провинция Британская Колумбия) и США (юг Аляски, штат Вашингтон) – на территориях, находившихся под мощным ледниковым щитом в конце плейстоцена. По направлению к северу и югу численность кижуча снижается. В реках северной части области распространения кижуча на Североамериканском континенте его трофическую нишу занимают, как и в Азии, преимущественно сиговые рыбы, в южных районах – представители карповых (Cyprinidae) и чукучановых (Catostomidae), которые в Северной Америке в значительной степени дополняют бентосоядных карповых. В центральной части ареала на североамериканском побережье сиговые рыбы не являются существенными конкурентами молоди кижуча, поскольку обитают преимущественно в озерах (за исключением валька *Prosopium wlliamsoni* (Girard)).

Таким образом, на обоих континентах максимальной численности кижуч достигает в центральной части репродуктивных ареалов, где в недавнем геологическом прошлом сложились оптимальные условия для его воспроизводства. По мере удаления в северном и южном направлениях ухудшаются абиотические условия, обеспечивающие его успешное размножение и развитие. Вместе с тем в периферийных областях возрастает уровень конкуренции с представителями других фаунистических комплексов, в течение продолжительного периода обитавших в этих районах. Все это в конечном итоге и определяет низкую численность кижуча в периферийных участках его ареала: в Азии – на Чукотке и юге Дальнего Востока, в Северной Америке – на территории центральной и западной Аляски и в Калифорнии.

Следует отметить, что климатические условия, в которых обитают тихоокеанские лососи, а также видоспецифичные требования к гидрологическим характеристикам водоемов необходимо учитывать при интродукции этих видов в другие регионы. При проведении таких работ с тихоокеанскими лососями, молодь которых длительное время нагуливается в пресных водах, необходимо принимать во внимание возможность и последствия межвидовой трофической конкуренции.

С большой осторожностью следует подходить к вопросу о вселении новых видов рыб в лососевые водоемы Дальнего Востока, где сообщества рыб представляют собой устоявшиеся системы с притертыми биоценотическими связями. Непродуманные эксперименты по интродукции экологически пластичных видов-эврифагов (например, сигов) могут привести к нежелательным сукцессиям ихтиоценов, в частности, к снижению численности тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни за счет пресса менее ценных рыб-вселенцев.

Факторы биотического порядка следует учитывать и в рыбоводстве. Благодаря широкой норме экологических адаптаций кижуча, его искусственное воспроизводство возможно в большинстве районов Европы и Азии. Положительные результаты получены при разведении этого лосося в Мурманской области, Прибалтике, водоемах бассейна Каспийского моря, а также в США, Канаде, Франции, Чили и других странах. При этом необходимым условием успешного воспроизводства следует считать устранение межвидовой трофической конкуренции его молоди в период нагула в пресных водах. Наиболее оптимальный вариант – подращивание молоди кижуча в тепловодных бассейнах при искусственном кормлении. Выпуск молоди для нагула в естественные водоемы, как правило, снижает эффективность рыбоводных мероприятий.

6.2. Внутривидовая структура популяций

Популяционная структура и структура популяций кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря до последнего времени практически были не изучены, в отличие от популяций вида из других районов Дальнего Востока (Грибанов, 1948; Зорбиди, 1970б, 1975; Гриценко, 1973, 2002; Жульков, 1978; Гриценко и др., 2000). Хотя основу прибрежного промысла на охотоморском побережье составляют кета и горбуша, в некоторых районах (Охотский район, Тауйская губа) нерестовые подходы кижуча достигают значительной величины, и он имеет здесь промысловое значение. Добывается он в качестве прилова при промысле поздней кеты и как объект спортивно-любительского рыболовства.

Кижуч по ареалу представлен проходной и жилой формами. Основной, наиболее многочисленной формой вида является проходная. В нерестовых подходах проходной формы имеются различия по срокам анадромной миграции и морфобиологическим характеристикам. Выделяются экологические или сезонные формы, дифференцируемые по срокам нерестового хода на летнюю и осеннюю, имеющиеся на Камчатке и Сахалине (Зорбиди, 1975, 1983; Мешкова и др., 2004; Смирнов А.И., 1975; Ковтун, 1994). Кижуч осенней формы крупнее летней, имеет бо́льшую плодовитость, может различаться по составу возрастных групп, размерно-весовым характеристикам и, как правило, по местам нереста. На Камчатке впервые жилая резидентная форма кижуча описана из оз. Саранное, о. Беринга (Командорские острова) (Двинин, 1949). В дальнейшем жилой кижуч был обнаружен в других озерах Камчатки и о. Беринга (Командорские острова) (Горшков, 1977; Куренков, 1977; Куренков и др., 1982). Количество экологических форм зависит, по-видимому, от размеров и морфологии озер. Так, в оз. Саранное на о. Беринга и в оз. Халактырское и Дальнее на Камчатке сосуществуют три экологические формы: карликовые неотенические самцы, жилая и проходная формы (Куренков и др., 1982; Введенская, Куренков, 1988). В изолированном от моря оз. Котельное имеется только одна жилая форма с соотношением самцов и самок 1:1. Все формы имеют отличия по окраске, соотношению полов, возрастной структуре, размерам, пищевым особенностям. Жилые популяции кижуча существуют и на Североамериканском континенте (Foerster, Ricker, 1953; Rounsefell, 1958).

Карликовая форма представлена обычно одними самцами и, очевидно, имеет эпигенетическую природу. Жилой кижуч крупнее карликовой формы – его размеры колеблются в разных популяциях от 32 до 53 см, длина карликов 23–35 см (Куренков и др., 1982; Введенская, Куренков, 1988). Неотенические самцы известны и в популяциях крупного проходного кижуча (каюрки или джеки) и могут образовываться в популяциях жилого кижуча, например, карликовые самцы популяции жилого кижуча оз. Саранное (Куренков и др., 1982). Формирование той или иной формы вида в различных условиях существования является результатом генетической изменчивости, когда в определенных условиях реализуется тот или иной фенотип (Медников, 1987).

На материковом побережье Охотского моря преобладает проходная форма вида. Эпигенетическим вариантом развития части потомства проходного кижуча по карликовому типу являются каюрки – раносозревающие мелкие особи длиной около 30 см. Помимо проходной формы имеются популяции жилого кижуча. Жилой кижуч обитает в оз. Корраль (среднее течение р. Охота, пос. Уега). Представлен рыбами до 40 см обоих полов. Рыбы имеют характерный золотистый оттенок и красноватые грудные, брюшные и анальный плавники. Такая окраска, видимо, обусловлена тем, что озеро тундрового типа и вода имеет коричневую гумифицированную окраску (Волобуев, Рогатных, 1982б). В этом же озере обнаружена карликовая форма озерного гольца-нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz (Волобуев, 1977). Один экземпляр жилого кижуча длиной около 40 см (самец на 4-й стадии зрелости гонад) был пойман в изолированном оз. Березовое в окрестностях пос. Нядбаки в бас. р. Ульбея (Охотский район).

6.3. Сроки и динамика нерестовой миграции

Нерестовая миграция кижуча в реки материкового побережья Охотского моря очень растянута. Гонцы кижуча в уловах речных лососевых неводов появлялись уже в конце июля. Однако, по опросным данным, первые экземпляры время от времени добываются уже в середине июля. Массовый заход производителей приходится на конец августа – начало сентября. Говорить о точных сроках завершения миграции кижуча в реки сложно, так как отследить окончание его хода ни разу не представилось возможным и-за сложных гидрометеорологических условий в осенний период. Однако, по опросным данным, в первой половине октября уловы кижуча в лимане р. Ола достигали 8–10 экз./сеть за один прилив, а отдельные пары производителей отмечались в реках Тауйской губы до января.

На магаданском участке охотоморского побережья нерестовый ход кижуча более растянутый: интенсивная миграция приходится на IV пятидневку августа – II пятидневку сентября. В Охотском районе его анадромная миграция проходит несколько позже – в основном с V пятидневки августа по I пятидневку сентября. Как и у других видов лососей, в начале хода среди мигрантов кижуча отмечено преобладание самцов – до 60–70%, доля которых затем снижается и к концу миграции возрастает доля самок.

За последние 20 лет динамика нерестового хода кижуча в реки магаданского побережья – Яма, Ола, Яна и Тауй – претерпела серьезные изменения: даты начала массового хода сместились на более поздний период. Особенно значительное смещение в сроках хода – около 15 дней – произошло у кижуча р. Ола, а наименьшие изменения наблюдались у кижуча р. Тауй (рис. 59).

По нашему мнению, наиболее вероятной причиной этого стал пресс промысла. Дело в том, что практически ежегодно в реках, расположенных на охотоморском побережье Магаданской области, в конце августа – начале сентября наблюдались паводки, вызванные обильными осадками.

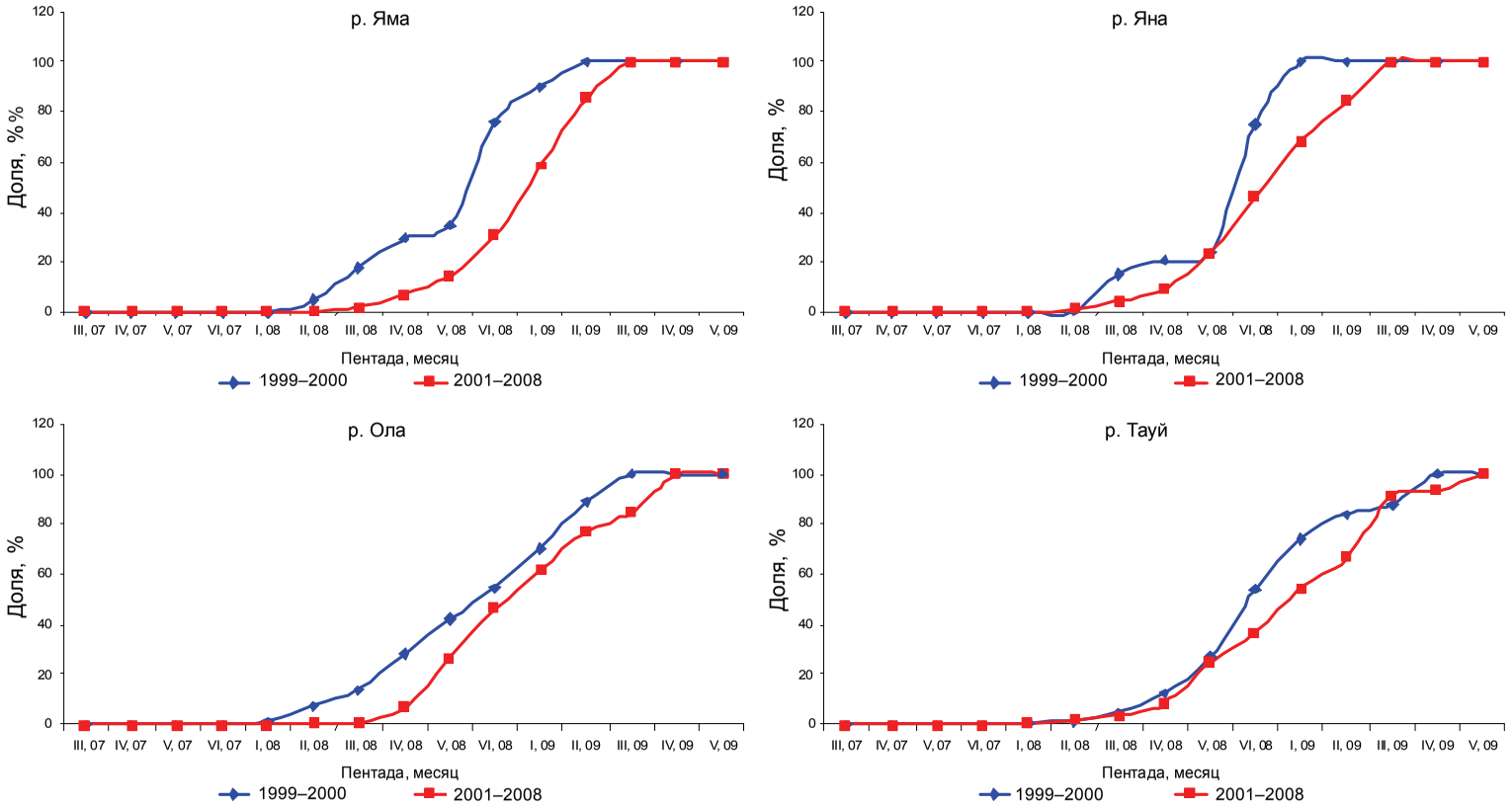


Рис. 59. **Кумулятивные кривые динамики нерестовой миграции кижуча в реки Северного побережья Охотского моря**

Невозможность проведения лова в период большой воды положительно отражалась на пропуске кижуча на нерест, тогда как в период межени подавляющая часть производителей изымалась промыслом. Исходя из этого, можно сделать предположение о том, что, если бы промыслом не была изменена структура нерестовой миграции, запасы магаданского кижуча в настоящее время были бы существенно выше.

Ход кижуча на нерест в разных районах воспроизводства начинается в августе, а заканчивается в конце ноября – декабре, однако иногда половозрелый кижуч встречается в реках в феврале и даже в апреле. У кижуча материкового побережья Охотского моря выражен летний ход. Примерно в те же сроки кижуч летнего хода совершает миграцию и в других районах воспроизводства, расположенных в Азии и Северной Америке. И его миграция продолжается около 3–4 мес. Нерестовая миграция кижуча осеннего хода начинается позже – в сентябре и длится 3–5 мес – до октября – декабря (табл. 70).

Исходя из того, что производители кижуча в реках материкового побережья Охотского моря отмечаются до поздней осени (и даже в середине зимы), не

Таблица 70. **Сроки анадромной миграции кижуча разных районов воспроизводства**

Регион	Сроки нерестового хода			Источник
	начало хода	рунный ход	конец хода	
Летний ход				
Северное побережье Охотского моря	Конец июля – начало августа	Конец августа – I декада сентября	Конец сентября – начало октября	Рогатных, Волобуев, 1987; Черешнев и др., 2002
Восточное побережье Камчатки	Середина июля	III декада июля – начало августа	Конец сентября	Грибанов, 1948; Зорбиди, 1974, 1975, 1990
Западное побережье Камчатки	Конец июля	Вторая половина августа	Начало октября	Те же
Сахалин	Середина июля – начало августа	Конец августа – I декада сентября	Конец сентября – начало октября	Грибанов, 1948
Юго-восточная Аляска	Начало июля	Начало августа – начало сентября	–	Sandercock, 1991
Британская Колумбия	То же	То же	–	Он же
Осенний ход				
Чукотка	I декада сентября	II–III декада сентября	Начало октября	Черешнев и др., 2002
Камчатка	То же	Середина октября	Декабрь	Рогатных, Волобуев, 1987; Зорбиди, 1990
Сахалин	– « –	То же	То же	Грибанов, 1948; Смирнов А.И., 1960; Гриценко, 1973
Северные Курилы	– « –	–	Ноябрь	Стыгар и др., 2000

исключено, что у него также есть осенний ход, однако достаточно убедительных данных, подтверждающих это, в настоящее время нет.

6.4. Топография нерестилищ

Миграционный путь, совершаемый кижучем в реках побережья, в зависимости от месторасположения нерестилищ может составлять от нескольких до сотен километров. По данным аэровизуальных наблюдений, места нереста этого вида чаще всего расположены в среднем и нижнем течении рек. Это связано с более высоким дебитом грунтовых вод на этих участках вследствие разгрузки подземных вод из вышерасположенных районов речных долин. Численность родительских стад кижуча в реках материкового побережья в разные годы колебалась от 63 до 397 тыс. рыб, в том числе численность производителей кижуча на североохотоморском побережье за последние 10 лет изменялась от 18 до 129 тыс. рыб, а в реках Охотского района – от 10 до 241 тыс. рыб (наши данные; Лососи-2009).

На материковом побережье Охотского моря кижуч воспроизводится практически во всех крупных и средних реках. Иногда он встречается и в малых реках (р. Маллер протяженностью 28 км, зал. Мотыклейский). Несмотря на это, в реках зал. Шелихова, расположенных севернее р. Тахтояма, значительных нерестилищ кижуча нет. Хотя в некоторых из них (например, в р. Гижига) он ежегодно отмечался в уловах контрольного невода, а в р. Наяхан до начала 1990-х гг. кижуч осваивался под кету (рис. 60, *а*). Кижуч в брачной окраске отмечен нами в среднем течении р. Гижига – в ее левом притоке Ахавеем и в нижнем течении – в правом притоке Туромча.

В р. Тахтояма его основные нерестилища расположены в левом притоке – в р. Арбутла. В небольшом количестве кижуч заходит в рр. Малкачан и Иреть. В последней его нерест отмечен в нижнем течении до ее левого притока – р. Тутута (рис. 60, *б*).

Наиболее значимой по запасам кижуча в зал. Шелихова является р. Яма, в которую на нерест пропускалось до 34 тыс. рыб при общем максимальном подходе 44 тыс. рыб.

Основные нерестилища кижуча в р. Яма расположены на отрезке между правыми притоками Халанчига и Студеная, а также в самих этих притоках. Разреженные нерестилища кижуча отмечаются до правых притоков Ямы – рр. Алут и Тоб (см. рис. 60, *б*).

В системе рек п-овов Пьягина – Кони в небольшом количестве кижуч встречается в р. Иткилан, а в р. Сиглан заходит до 5–7 тыс. рыб, распределяющихся для нереста от приустьевой части реки до слияния с левым притоком Буочах (см. рис. 60, *б*).

В Тауйской губе кижуч воспроизводится во всех средних и крупных реках. В р. Ола нерестилища кижуча расположены в нижнем и среднем течении реки, а также в ее притоках – р. Ланковая* (в том числе в ее притоке р. Нильберкан) и р. Танон (рис. 60, *в*). С 1990 по 2009 г. численность подходов кижуча в р. Ола варьировала от 5 до 64 тыс. рыб, пропуск на нерест – от 3 до 43 тыс. рыб.

По р. Армань производители кижуча отмечались до впадения правого притока р. Хатачан на 89-м км. В притоке Армани р. Хасын нерест кижуча наблюдался от устья до впадения в нее р. Уптар (см. рис. 60, *в*). Армань является самой обжитой рекой материкового побережья Охотского моря.

С середины 1930-х гг. ее бассейн подвергался интенсивному хозяйственному освоению: практически сплошной вырубке леса вдоль русла, распашке земель под сельхозугодья.

*Ланок в переводе с эвенского – кижуч.

а

Черная
Гижига
Парень
Б. Гарманда
Туромча
Наяхан
Вархалам
Авекова
Таватум
Уйкане
Широкая
Вилига
Алики
Гижигинская губа
Калалага
Залив Шелихова
Имповеем

б

Кананыга
Туманы
Наслачан
Яма
Арбутла
Ола
Угулан
Маякан
Тахтояма
Малкачан
Залив
Шелихова
Алут
Иреть
Ола
Панковая
Яма
Ямская губа
Халанчига
Сиглан
Средняя
Буксенджа
Шкиперова
Иткилан
Охотское море

в

г

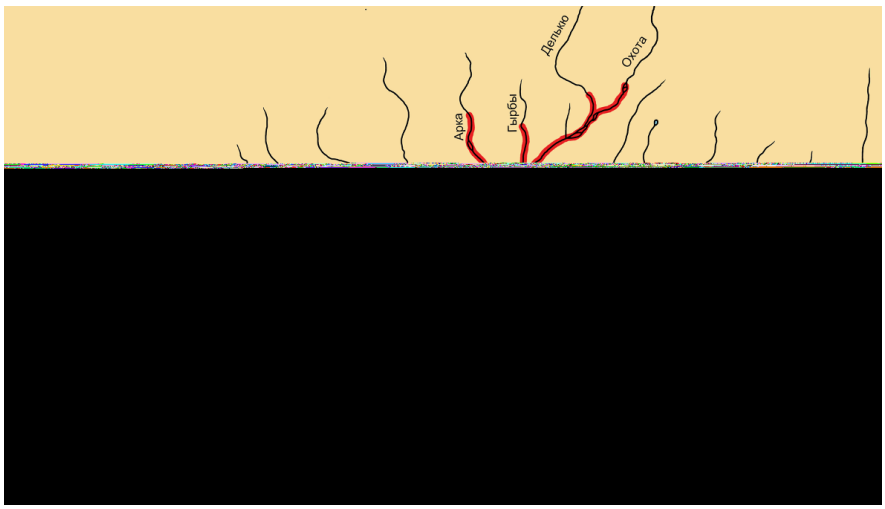


Рис. 60. **Карта-схема расположения нерестилищ кижуча на участке побережья р. Калалага – р. Парень (*а*), р. Кананыга – р. Ола (*б*), в реках Тауйской губы (*в*) и в Охотском районе (*г*)**

В связи с этим бо́льшая часть нерестилищ лососей, в том числе и кижуча, в ней и ее притоках Хасын и Уптар, очевидно, существенно утратили свое значение.

В настоящее время численность кижуча в р. Армань продолжает оставаться на низком уровне. Например, за последние годы величина его подходов снизилась с 6–8 до 2–3 тыс. рыб, а численность производителей, пропускаемых на нерест, – с 5–6 до 1,5–2,0 тыс. рыб.

По р. Ойра нерест кижуча наблюдался на участке 1–1,5 км ниже ущелья и в 10–12 км выше ущелья (см. рис. 60, *в*).

В р. Яна из-за ежегодно высокого промыслового изъятия численность кижуча находится на невысоком уровне: за 1990–2008 гг. его подходы колебались от 10 до 26 тыс. рыб, на нерест пропускалось 7–20 тыс. рыб. Основные нерестилища регистрируются от нижнего течения реки до впадения в Яну на 134-м км Правой Яны (см. рис. 60, *в*). В отдельные годы производители кижуча единично отмечаются на 15–20-м км выше места впадения р. Правая Яна.

Б*о*льшая часть производителей кижуча, зашедших на нерест в р. Тауй, воспроизводится в р. Челомджа (см. рис. 60, *в*). Нерестилища его располагаются на протяжении 150 км от места слияния рр. Челомджа и Кава. При этом до 90–95% производителей размножается на нерестилищах, находящихся на отрезке реки от устья до 87-го км р. Челомджа, ниже впадения правого притока р. Кутаны. Наиболее удаленным от слияния является нерестилище, расположенное в районе впадения в Челомджу ее левого притока Бургагылкан (150 км от устья).

В бас. р. Кава кижуч ежегодно отмечается на нерестилищах, расположенных в ее правых притоках – в рр. Кавинка и Омылен. По опросным сведениям, он также поднимается на нерест в рр. Черемуховая и Олачан.

Общая численность подходов кижуча в р. Тауй в 2001–2011 гг. находилась в пределах 10–40 тыс. рыб. Максимальные подход и учет производителей кижуча в р. Тауй были отмечены в 1992 г. – 80 и 45 тыс. рыб соответственно.

Основные запасы кижуча на материковом побережье Охотского моря сосредоточены в реках Охотского района: Ине, Ульбее, Кухтуе, Охоте, Ураке и Улье. В р. Иня нерестилища кижуча в основном располагаются в многочисленных протоках и впадающих в крайние протоки ключах от нижнего течения реки до 200–220-го км. Имеются нерестилища и в правом притоке Ини – р. Нилгысыг – на протяжении 25–30 км от его устья (см. рис. 60, *г*). Максимальной величины численность производителей кижуча на нерестилищах в бас. р. Иня достигла в 1993 г., составив 50 тыс. рыб при общем подходе в 85 тыс. рыб.

В р. Ульбея кижуч размножается на 100-километровом участке реки от устья вверх по течению, поднимаясь немного выше места впадения левого притока р. Асиберган. В притоке Ульбеи – р. Ульберикан – также имеются нерестилища кижуча, расположенные на нижнем 25–30-километровом участке (см. рис. 60, *г*). Численность производителей, учитываемых на нерестилищах в бассейне Ульбеи, достигала 96 тыс. рыб (1998 г.).

В р. Кухтуй нерестилища кижуча располагаются от места впадения в нее р. Гусинка до 120-го км реки. Отмечается его нерест и в притоках Кухтуя – в рр. Улхан и Гусинка (см. рис. 60, *г*). Наибольшая численность пропущенных на нерест производителей наблюдалась в 1992–1993 г. – 75 и 70 тыс. рыб, при максимальном подходе 141 тыс. рыб.

Основной рекой по запасам кижуча на всем материковом побережье Охотского моря является р. Охота. Максимальная численность производителей кижуча в ней была учтена в 1980 г. и составила 230 тыс. рыб. В годы высокой численности нерест кижуча отмечается на протяжении почти 250 км по основному руслу реки, а также в ее правобережных притоках Арка, Гырбы, Кюренджа, Делькю Охотская и в системе правобережных ключевых проток выше впадения р. Кюренджа (см. рис. 60, *г*).

В р. Урак максимальная численность производителей кижуча на нерестилищах была отмечена в 1980 (19 тыс. рыб) и в 1997 г. (18 тыс. рыб). В настоящее время его подходы составляют 5–15 тыс. рыб. Нерест кижуча наблюдается на протяжении 110–120 км от устья реки. Верхняя граница нерестилищ располагается немного выше впадения р. Кетанда. Размножается кижуч и в нижнем течении р. Кетанда, где его нерестилища практически совпадают с нерестилищами поздней кеты (см. рис. 60, *г*).

В р. Улья максимальный пропуск кижуча на нерест отмечен в 1993 г. – 30 тыс. рыб. Основные его нерестилища расположены на нижнем 100-километровом участке реки и в низовьях притоков Амка и Гырбыкан. В последние годы численность кижуча была невысокой – 5–12 тыс. рыб. В расположенных поблизости с Ульей рр. Юдман, Тагая с притоком Отау в годы высоких подходов учитывается до 5–10 тыс. кижуча, в других небольших реках Охотского района – Американе, Чильчикане, Луктуре – его численность незначительна: ежегодно при промысле кеты рыбаками отмечаются лишь единичные случаи его поимки (см. рис. 60, *г*).

6.5. Воспроизводство

6.5.1. Естественное воспроизводство

Период нереста кижуча в реках материкового побережья Охотского моря растянут с сентября по декабрь. Отдельные пары производителей встречаются и в январе. Сходные сроки нереста указаны для кижуча рек Сахалина (Жульков, 1978).

У производителей кижуча во время нереста брачный наряд может быть выражен в различной степени. Окраска текучих самцов варьирует от почти серебристой (со слабым розовым фоном) до темно-красной с бурыми поперечными полосами. Серебристо окрашенные текучие самцы встречаются редко, у подавляющего большинства окраска во время нереста варьирует от розовой до темно-красной. Выраженность брачного наряда у кижуча, как и у других лососей, зависит от размера рыб и степени их «пресноводности» (Чернавин, 1921; Романов, 1976) – у мелких самцов и каюрок элементы брачного наряда проявляются незначительно.

Нерестилища кижуча характеризуются слабым (0,1–0,3 м/с) течением и глубиной до 0,5–1,5 м. Расположены они в основном в ключевых протоках, отходящих от основного русла, в затонах, реже – в лимнокренах. Нерестилища, расположенные в руслах рек, редки и приурочены в основном к их верхнему течению.

У кижуча выделяют два типа нерестилищ: первый – на выходах глубинных подмерзлотных вод (на ключах), второй – на выходах таликовых вод. Основные нерестилища кижуча приурочены к первому типу. Они во многих случаях сходны с нерестилищами поздней формы кеты и могут располагаться в непосредственной близости от последних, но для размножения кижуч выбирает участки ключей с более низкой температурой, чем кета. В зимний период этот тип нерестилищ представляет собой незамерзающие участки рек – полыньи (Волобуев, Рогатных, 1982б, 1997; Рогатных, 1983а, б).

Второй по значимости тип нерестилищ – выходы таликовых вод, фильтрующихся через аллювий из вышерасположенного участка русла. Образуются они чаще всего на месте русел старых проток. В верхней части эти водотоки обычно перекрыты аллювиальными наносами и представляют собой слепо заканчивающиеся ответвления реки.

Размножение кижуча может протекать в широком диапазоне температур – от 0,8 до 17,7°С (Грибанов, 1948; Смирнов А.И., 1975), который определяется типом нерестилища. Например, в бас. р. Тауй (р. Челомджа) на незамерзающих ключевых нерестилищах температура воды в октябре достигала 4,8°С, тогда как на таликовых нерестилищах нерест кижуча протекал при температуре руслового потока 0,2–0,5°С.

В период инкубации кижуча материкового побережья Охотского моря температура воды в его нерестовых буграх немного выше температуры воды в потоке: в октябре температура руслового потока над нерестовыми буграми

кижуча варьировала от 0,7 до 4,0°С, а в буграх она была 0,8–5,4°С. В течение зимы температура воды в буграх и в потоке постепенно снижалась: в буграх до 0,3–1,2°С, а в потоке – до 0,1–0,2°С. Отметим, что в летнее время (в июне) температура руслового потока превышала температуру воды в грунте нерестилищ кижуча – 4,6 и 3,0°С соответственно.

В районе ключевых нерестилищ в р. Челомджа (Хурэнская протока) была проведена инкубация опытных партий икры кижуча, которая помещалась в грунт нерестилища в пластиковых контейнерах. Скорость течения руслового потока составляла 0,1–0,15 м/с, температура воды в грунте в течение инкубационного периода снижалась с 4,0 до 2,1°С, составив в среднем за весь период 3,2°С. Температура руслового потока была около 0°С, а минимальная температура воздуха в январе составила -48°С. Период инкубации икры продолжался с 22 октября по начало марта: массовый выклев проходил на 130–133-е сут, что составило 410–480 градусо-дней (Рогатных, 1983а, 1987). Освободившиеся от оболочки зародыши имели средний размер 19,5 мм и массу 138 мг. Смертность икры в инкубаторах наблюдалась вследствие ее поражения грибком *Saprolegnia* sp. и колебалась от 3,3 до 91,0%.

После выхода из икринки личинки в течение 1–1,5 мес оставались в грунте, где они развивались за счет эндогенного питания.

Выход мальков из бугров растянут с марта по июль (Грибанов, 1948), а в охотоморских реках молодь кижуча становится на плав в апреле – июне. Выход мальков из бугров зависит от температуры воды и состава грунта нерестилищ и может достигать 1,5 мес, однако в среднем составляет около 35 дней (Koski, 1966).

6.5.2. Искусственное воспроизводство

Искусственное воспроизводство кижуча на магаданских ЛРЗ практикуется с 1983 г. Заготовку икры для инкубации на ЛРЗ проводили на реках Магаданской области – Яма, Ланковая (левосторонний приток р. Ола), Челомджа (приток р. Тауй) и даже завозили с р. Быстрая (Камчатка).

Икру кижуча на ЛРЗ закладывали на инкубацию в сентябре-октябре. Вылупление свободных эмбрионов проходило с декабря по март. В зависимости от температуры водоисточника сроки инкубации икры кижуча могут длиться от 26–30 сут (222–234 градусо-дня при 7,4–9,0°С) до 127–152 сут (354–487 градусо-дней при 2,3–3,8°С). При снижении температуры воды с 7,5 до 3,0°С продолжительность инкубации возрастает с 65 (486 градусо-дней) до 140 сут (421 градусо-день) (Грачева, Хованская, 1994; Хованская, 1994). Сроки подъема личинок на плав зависят от температуры выдерживания: самый ранний подъем молоди отмечен в декабре, наиболее поздний – в апреле. Сходный диапазон колебаний числа градусо-дней, сроков вылупления зародышей и выхода мальков кижуча из грунта приводится в сводках А.И. Смирнова (1975) и Ф. Сандеркока (Sandercock, 1991).

За прошедшую четверть века количество выпускаемой молоди кижуча колебалось от 0,067 (1985 г.) до 4,627 млн мальков (2005 г.), в среднем составив 1,215 млн шт. молоди. За все годы с четырех ЛРЗ Магаданской области было выпущено 35,4 млн покатников кижуча. Доля выпущенных с заводов сеголетков составила 66,0%, в возрасте 1+ – 33,8%, а в возрасте 2+ – всего 0,2%.

6.6. Экология и биология молоди в пресных водах

После выхода из нерестовых бугров молодь кижуча некоторое время держится на нерестилищах, а затем рассредотачивается по бассейну реки, ее притокам и протокам, занимая кормные участки. В бас. р. Тауй, в ее левом притоке

полугорного типа Челомдже в летнее время молодь предпочитает затоны, завалы из затопленных деревьев, затененные нависающими выступами подмывы берегов, но часто держится и на чистых участках мелководных проток и плесов, где питается дрифтом и воздушными насекомыми. Для нагула молодь может заходить в озера. Например, кижуч размножается в притоках нерочьего оз. Б. Уегинское (Охотский район, бас. р. Охота), и его молодь скатывается из нерестовых притоков в озеро, где нагуливается, обитая преимущественно в его литоральной части. В бас. р. Кава (правый приток р. Тауй тундрового типа) основные скопления молоди кижуча отмечались в нижнем течении реки, неподалеку от основных нерестилищ (р. Омылен). Характерными для нее биотопами здесь являлись мелководные, хорошо прогреваемые заливы с зарослями макрофитов. Отметим, что окраска молоди кижуча зависит от биотопов ее обитания. Например, молодь из р. Кава имеет золотистый фон тела и более розовые брюшные и грудные плавники, а в окраске молоди из р. Челомджа преобладает серовато-стальной оттенок.

Во время нагула стайки молоди кижуча могут формировать моновидовые скопления, но могут и смешиваться с одноразмерной молодью гольца *Salvelinus malma* и кунджи *S. leucomaenis*, а также с трехиглой и девятииглой колюшками (*Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius*), речным гольяном *Phoxinus phoxinus* и молодью хариуса *Thymallus arcticus*.

С понижением температуры воды в конце лета – начале осени молодь кижуча скатывается на ямы основного русла рек, где происходит ее зимовка. В течение зимы в р. Челомджа нагуливающаяся молодь распределяется вдоль коренного берега в местах выхода теплых (1,5–2,0°С) грунтовых вод. В русловом потоке в это время температура близка к 0°С (Рогатных, 1987). Кроме того, она может собираться в стайки на глубоких участках русла рек и проток с замедленным течением.

Линейно-весовые показатели сеголетков кижуча подвержены значительной изменчивости, обусловленной растянутостью сроков нереста производителей, различиями в условиях инкубации икры, периодом выхода мальков из грунта и особенностями нагула. Например, в р. Танон (приток первого порядка р. Ола) в летний период линейные показатели сеголетков кижуча варьировали от 27 до 53 мм. При этом мальки с длиной тела 40–42 мм встречались на протяжении всего периода наблюдений. В конце июля у сеголетков кижуча наблюдалось резкое снижение линейно-весовых показателей, после которого вновь происходило увеличение длины и массы (табл. 71).

Таблица 71. **Динамика линейно-весовых показателей сеголетков кижуча р. Ола**

Показатель	Пентада, месяц								Общее
	VI, 06	IV, 07	I, 07	IV, 07	I, 08	III, 08	IV, 08	V, 08	
Длина по Смитту, мм	38,0 36–42	39,2 35–45	41,2 35–45	31,4 27–34	33,6 30–40	36,6 30–45	43,1 39–53	47,4 40–53	38,1 27–53
Масса тела, г	–	0,463	0,558	0,274	0,316	0,378	0,532	0,892	0,459

Примечание. Над чертой – средние показатели, под чертой – пределы изменчивости.

Подобное изменение качественного состава может быть объяснено разным временем выхода молоди из нерестовых бугров в связи с различиями в сроках нереста производителей и в условиях инкубации. В данном случае снижение размерно-весовых характеристик могло быть сопряжено с выходом из бугров в массовых количествах более мелкой молоди.

Высокая изменчивость линейно-весовых показателей сеголетков северо-охотоморского кижуча сохраняется и в осенне-зимний период. Например, в р. Тауй в октябре их длина варьировала от 33 до 67 мм, масса – от 0,3 до 4,3 г, однако даже в январских и февральских пробах встречались мальки размером 32–40 мм.

Вариационные ряды длины тела кижуча р. Ола как по ежегодным, так и по обобщенным данным бимодальны: их левая часть сформирована сеголетками и годовиками, правая – молодью в возрасте 2 и 3 лет (рис. 61). По линейным показателям двух- и трехгодовалая молодь слаборазличима, но у 3-годовиков, за счет более интенсивного весового роста, больше масса тела – соответственно, до 29,9 г у 2-годовиков и до 53,6 г у 3-годовиков. Подобная картина наблюдается и у молоди кижуча других североохотоморских рек.

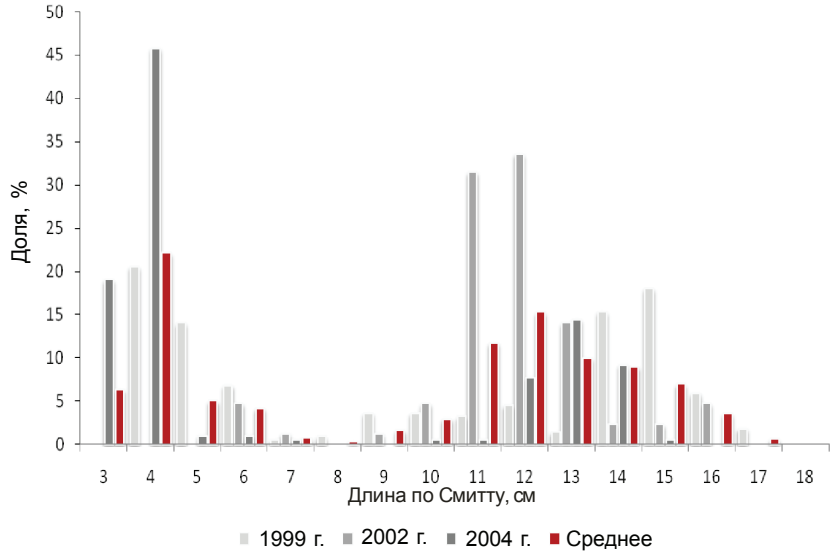


Рис. 61. **Вариационные ряды длины тела по Смитту молоди кижуча материкового побережья Охотского моря**

Средние значения длины и массы тела молоди североохотоморского кижуча варьируют в широких пределах и определяются соотношением в выборках рыб разных возрастных групп. Например, наиболее мелкая молодь была отмечена в рр. Яма и Кухтуй, и она, главным образом, была представлена рыбами в возрасте 1+ и, в меньшей степени, 2+, более крупная молодь была отловлена в рр. Ола, Армань и Тауй, где выборки в основном состояли из особей в возрасте 2+ и отчасти 3+ (табл. 72).

6.6.1. Питание молоди

Спектр питания молоди североохотоморского кижуча довольно широк и состоит из представителей трех типов организмов: Круглые черви, Моллюски и Членистоногие, из которых главную роль, несомненно, играют представители класса Насекомые (табл. 73). Всего в пищевом комке молоди кижуча было отмечено до 16 таксономических групп.

Перечень компонентов питания молоди кижуча подвержен как межгодовой, так и географической изменчивости и, конечно, определялся доступностью пищи и избирательностью питания молоди.

Спектр питания молоди кижуча в р. Яма в 2002 г. был *уже*, чем в 2004 г., – 7 таксономических групп против 16. В 2002 г. наиболее значимым компонентом питания молоди были личинки веснянок, а в 2004 г. – имаго поденок и личинки хирономид. Субдоминантами в первом случае выступали личинки поденок и хирономид, а во втором – имаго хирономид и личинки ручейников.

Таблица 72. **Биологическая характеристика молоди охотоморского кижуча**

Показатель	р. Яма			р. Ола			р. Армань			р. Тауй			р. Кухтуй		
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола
Длина тела, см	5,8 2,9–13,8	4,4 2,8–13,6	5,0 2,8–13,8	14,3 11,0–16,1	14,2 11,9–16,8	14,2 11,0–16,8	12,0 11,1–12,5	12,1 11,2–15,3	12,0 11,1–15,3	11,1 8,5–14,4	10,6 8,8–13,3	10,8 8,5–14,4	4,2 3,2–8,6	4,6 3,1–9,5	4,5 3,1–9,5
Масса тела, г	6,0 0,18–29,9	2,9 0,14–26,6	4,3 0,14–29,9	34,6 17,8–45,7	34,8 17,1–53,6	34,7 17,1–53,6	19,9 17,5–24,1	21,38 17,2–39,2	20,9 17,2–39,2	18,49 8,7–34,1	16,53 8,5–28,9	17,41 8,5–34,1	1,28 0,4–8,7	1,88 0,2–11,6	1,63 0,2–11,6
Средний общий индекс наполнения желудков, ‰	–	–	–	108,02	98,69	103,10	146,56	197,43	182,28	201,39	167,68	183,73	201,91	173,31	182,49
Упитанность по Фультону	–	–	–	1,44	1,49	1,47	1,44	1,48	1,47	1,64	1,68	1,66	1,92	1,89	1,90
Всего рыб, экз.	73	90	163	44	49	93	5	11	16	13	16	29	41	59	100

Примечание. Над чертой – среднее значение, под чертой – колебания признака.

Кстати, ручейники были отмечены только в питании молоди кижуча р. Яма, но у нее ни разу не регистрировались листоблошки или личинки мошек, а также была незначительной роль жуков, которые были важными компонентами пищи молоди кижуча рр. Ола и Тауй. Следует отметить большое значение представителей наземной фауны членистоногих в питании молоди кижуча р. Тауй, а также наличие непищевых компонентов в желудках молоди кижуча – фрагменты растений и водорослей, песчинки – во всех реках.

Единственным компонентом, который ежегодно встречался в пище молоди, были хирономиды, являющиеся излюбленным кормом молоди кижуча во всех реках.

Для молоди кижуча характерна сезонная изменчивость питания: ее основной нагул в бассейне нерестовой реки продолжается в течение летних месяцев, с понижением температуры осенью интенсивность потребления пищи снижается в несколько раз, и наиболее низкой она остается в зимний период (Зорбиди, 1970; Гриценко, 1973; Рогатных, 1987), что обусловливает отсутствие приростов в линейно-весовых показателях сеголетков кижуча длиной тела 3,3–6,7 (среднее 4,4) см в октябре – декабре. В октябре-ноябре молодь интенсивно питалась и рыб с пустыми желудками отмечено не было.

Однако средний общий индекс наполнения желудков молоди с октября по ноябрь снизился с 302 до 235‰. Основу питания мальков в октябре составляли куколки и личинки хирономид. Важную роль в питании играли веснянки. В ноябре желудки молоди были наполнены практически только личинками хирономид. В декабре пища отсутствовала в желудках у четверти рыб (26%) (табл. 74).

Кроме того, наблюдалось снижение роли личинок хирономид и увеличение в пищевом комке доли поденок и веснянок. Индекс наполнения желудков молоди кижуча в декабре составил лишь 45‰, т. е. уменьшился по сравнению с индексом в осенние месяцы в 5,2–6,7 раза, хотя среднемесячная температура воды изменилась не столь значительно – с 4,5 до 3,8°С.

По мере роста молоди кижуча происходит изменение спектра ее питания: с возрастом снижается доля хирономид и увеличивается роль веснянок, поденок, ручейников и других объектов. В возрасте одного года кижуч может становиться хищником, дополняя свой спектр пита-

ния молодью рыб других видов; отмечен каннибализм (Chamberlain, 1907; Pritchard, 1936; Shapovalov, Taft, 1954; Hunter, 1959). Случаи хищничества молоди кижуча известны и для рек материкового побережья Охотского моря. Например, в 1999 г. в желудках трети рыб в р. Ола присутствовала только молодь горбуши, а у 1% в желудках была отмечена молодь кеты.

Таблица 73. **Компоненты пищи охотоморского кижуча в летний период**

Компоненты пищи		2004 г.						2007 г.		
		р. Яма			р. Ола			р. Тауй		
		Частота встречаемости, %	Значение в пище, % от всего кол-ва экз.	Среднее кол-во у одной особи	Частота встречаемости, %	Значение в пище, % от всего кол-ва экз.	Среднее кол-во у одной особи	Частота встречаемости, %	Значение в пище, % от всего кол-ва экз.	Среднее кол-во у одной особи
Тип Nemathelminthes – Круглые черви										
Сем. Mermetidae – Мерметиды		0,61	0,05	0,01	–	–	–	–	–	–
Тип Mollusca – Моллюски										
Класс Bivalvia – Двустворчатые		0,61	0,05	0,01	–	–	–	–	–	–
Тип Arthropoda – Членистоногие										
Класс Crustacea – Ракообразные		0,61	0,05	0,01	–	–	–	–	–	–
Класс Arachnida – Паукообразные		–	–	–	6,67	0,35	0,07	18,18	1,74	0,18
Отряд Acarina – Клещи	larvae	1,83	0,16	0,02	–	–	–	–	–	–
Класс Insecta – Насекомые		–	–	–	–	–	–	–	–	–
Отряд Collembola – Ногохвостки		0,61	0,05	0,01	–	–	–	–	–	–
Отряд Ephemeroptera – Поденки	larvae	–	–	–	10	0,88	0,17	54,55	29,57	3,09
	imago	29,27	25,25	2,95	–	–	–	–	–	–
Отряд Plecoptera – Веснянки	larvae	2,44	0,21	0,02	3,33	0,35	0,07	45,45	31,3	3,27
	imago	–	–	–	3,33	0,18	0,03	–	–	–
П/отряд Psyllinea – Листоблошки		–	–	–	10	0,7	0,13	18,18	5,22	0,55
Отряд Heteroptera – Клопы	larvae	0,61	0,05	0,01	–	–	–	–	–	–
Отряд Coleoptera – Жесткокрылые	larvae	0,61	0,21	0,02	23,33	1,41	0,27	18,18	1,74	0,18
	imago	0,61	0,05	0,01	3,33	0,18	0,03	–	–	–
Отряд Trichoptera – Ручейники	larvae	10,98	10,87	1,27	–	–	–	–	–	–
	pupae	1,83	0,37	0,04	–	–	–	–	–	–
	imago	4,88	0,42	0,05	–	–	–	–	–	–
Отряд Diptera – Двукрылые	larvae	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	pupae	3,05	0,37	0,04	–	–	–	–	–	–
Сем. Limoniidae – Комары-болотницы	imago	4,88	0,63	0,07	–	–	–	–	–	–
Сем. Blepharoceridae – Блефароцериды	larvae	3,05	0,31	0,04	–	–	–	–	–	–
Сем. Simuliidae – Мошки	larvae	–	–	–	20	4,75	0,9	9,09	4,35	0,45
	pupae	2,44	0,37	0,04	–	–	–	–	–	–
	imago	4,27	1,46	0,17	–	–	–	–	–	–
Сем. Ceratopogonidae – Мокрецы	larvae	1,83	0,16	0,02	10	0,88	0,17	–	–	–
Сем. Chironomidae – Комары-звонцы	larvae	20,12	42,71	4,98	16,67	5,62	1,07	45,45	20,87	2,18
	pupae	1,83	0,16	0,02	46,67	81,9	15,53	9,09	4,35	0,45
	imago	12,2	11,92	1,39	13,33	1,41	0,27	9,09	0,87	0,09
Средний общий индекс наполнения желудков, ‰		189,09			54,55			132		

Таблица 74. **Компоненты пищи сеголетков охотоморского кижуча в октябре – декабре**

Компоненты пищи	Частота встречаемости, %	Значение компонентов питания от общего кол-ва экз., %	Среднее кол-во у одной особи
Октябрь			
Chironomidae larvae	53,6	27,2	4,3
Chironomidae pupae	84,1	59,7	9,4
Ephemeroptera larvae	30,4	8,0	1,3
Plecoptera larvae	17,4	2,8	0,4
Trichoptera larvae	4,3	0,5	0,1
Икра лососей	1,4	0,2	+
Hydracarina, Amphypoda, Collembola	13,0	1,6	0,2
Ноябрь			
Chironomidae larvae	100	99,6	218,0
Chironomidae pupae	+	+	+
Ephemeroptera larvae	+	+	0,2
Plecoptera larvae	0,1	+	0,2
Икра лососей	0,3	0,1	0,3
Hydracarina, Amphypoda, Collembola	+	+	+
Декабрь			
Chironomidae larvae	60,0	83,9	4,0
Chironomidae pupae	2,9	1,8	0,1
Ephemeroptera larvae	8,6	3,6	0,2
Plecoptera larvae	8,6	10,7	0,5

Примечание. Знак «+» означает величину менее 0,1.

6.6.2. Скат молоди

В реках материкового побережья Охотского моря молодь кижуча проводит в основном от 1 до 3 лет. Случаи, когда молодь скатывается сеголетками, – единичны.

Покатная миграция молоди проходит с середины мая по август при температуре воды от 0,6 до 12,5°С, и в ней ежегодно выделяются два периода массовой миграции: с конца мая по начало июля и с конца июля по первую половину августа. По многолетним данным, в первый пик скатывается около 19%, во второй – 69% смолтов (рис. 62). Не исключено, что подобная динамика, так же как и скачки в качественных показателях молоди (см. табл. 71), свидетельствует об экологической или темпоральной неоднородности кижуча. Однако до настоящего времени проводимые исследования кижуча не подтвердили это предположение.

Численность покатников кижуча в период их ската из рек материкового побережья Охотского моря имеет положительную корреляцию с уровнем воды – от 0,56 до 0,93. По нашему мнению, нельзя говорить о том, что взаимосвязь уровня воды и численности покатной молоди свидетельствует о ее вымывании паводком из рек, как это часто наблюдается у молоди горбуши и кеты. Вероятно, это приспособительная реакция: выход в распресненные морские воды, очевидно, способствует выживаемости молоди в ранний морской период.

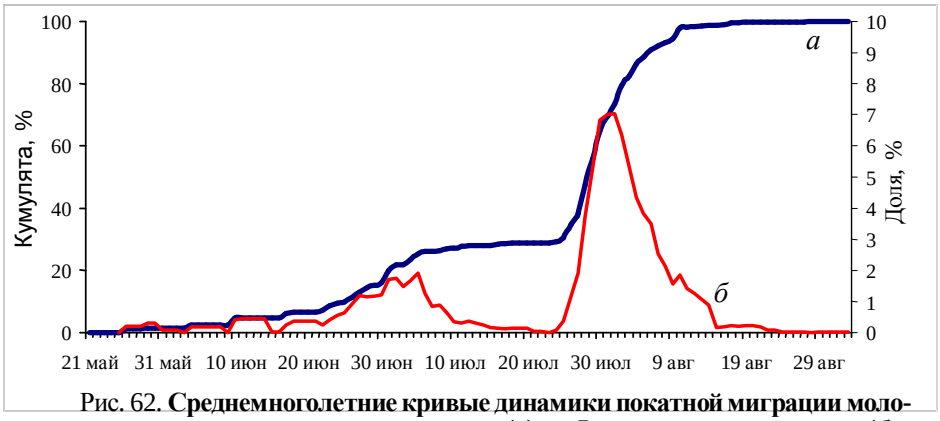


Рис. 62. **Среднемноголетние кривые динамики покатной миграции молоди охотоморского кижуча: кумулятивная (*а*) и с 5-дневным осреднением (*б*)**

В суточной динамике покатной миграции кижуча наблюдался как ночной, так и дневной скат молоди. Основной являлась ночная миграция молоди – во время нее в разные годы скатывалось от 75 до 100% покатников.

6.7. Преднерестовые миграции

Распространение кижуча в пределах нагульного ареала в северной части Тихого океана хорошо показано в Атласе, изданном Н.В. Кловач с соавторами (Атлас..., 2002). Это самый теплолюбивый вид тихоокеанских лососей, который в период морского нагула проникает до 40–42° с. ш., а его нагульный ареал в океане ограничен изотермами 5 и 10°С.

При изучении морского периода жизни лососей в период преданадромных миграций кижуч появлялся уловах самым последним – в июле, а наибольшей численности достигал в августе. Немногочисленные поимки кижуча в Петропавловско-Командорской и Тихоокеанской подзонах не отражают истинной мощности его миграционного потока в этих районах, а обусловлены малым количеством сетедрейфов при переходе в Северо-Охотоморскую подзону (табл. 75).

Таблица 75. **Уловы кижуча на единицу усилия (экз./сеть) и его относительная численность в уловах**

Год	Уловы, экз./сеть			Доля в уловах, %		
	Июль	Август	Общее	Июль	Август	Общее
Петропавловско-Командорская подзона						
2001	0,37	–	0,37	0,8	–	0,4
Тихоокеанская подзона						
2001	0,24 0,09–0,56	–	0,24 0,09–0,56	1,1	–	1,1
Северо-Охотоморская подзона						
2001	1,32 0,67–2,14	1,70	1,48 0,67–2,14	11,2	21,7	6,7
2002	0,66 0,10–1,37	–	–	13,0	–	–
2003	0,77 0,03–1,94	1,09 0,64–1,67	0,91 0,03–1,94	13,7	26,9	18,9

Примечание. Над чертой – средняя, под чертой – колебания признака.

Кижуч в морских уловах был представлен 3 возрастными группами: 1.1, 2.1 и 3.1. Основу уловов практически всегда составляли рыбы в возрасте 2.1, субдоминантами выступали особи в возрасте 1.1. Только в Тихоокеанской подзоне в 2001 г. наблюдалась обратная картина: доминировали рыбы в возрасте 1.1, а субдоминантную группу формировали особи в возрасте 2.1 лет. Доля рыб в возрасте 3.1 во всех районах была ниже 10% (табл. 76).

Таблица 76. **Возрастной состав кижуча, %**

Год	Месяц	Возраст, лет		
		1.1	2.1	3.1
Тихоокеанская подзона				
2001	Июль	52,9	45,6	1,5
Северо-Охотоморская подзона				
2001	Июль	38,8	57,2	4,0
	Август	32,0	60,0	8,0
	Среднее	38,3	57,4	4,3
2002	Июль	20,0	78,0	2,0
2003	Июль	26,7	68,5	4,8
	Август	24,3	71,2	4,5
	Среднее	25,8	69,5	4,7

Размеры кижуча за весь период наблюдений варьировали от 48,0 до 72,2 см, масса тела – от 1,53 до 5,99 кг, при изменении средних показателей этих признаков от 58,8 до 60,8 см и от 2,68 до 3,18 кг. Соотношение полов было близким к нормальному (табл. 77). Сведения о соотношении стадий зрелости гонад кижуча представлены в табл. 78.

В питании кижуча в Северо-Охотоморской подзоне основную роль, как правило, играли гипериды и рыбы, только в 2002 г. половину рациона составляли эвфаузиевые (табл. 79).

Таблица 77. **Биологические показатели кижуча**

Год	Месяц	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			Доля самок, %	N, экз.
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		
Тихоокеанская подзона									
2001	Среднее	59,3±0,7 52,0–68,0	59,2±0,4 54,0–64,0	59,2±0,4 52,0–68,0	2,92±0,10 1,92–4,19	2,89±0,06 2,20–3,65	2,91±0,06 1,92–4,19	47,1	68
Северо-Охотоморская подзона									
2001	Июль	61,1±0,3 52,0–69,0	60,6±0,2 53,0–69,0	60,8±0,2 52,0–69,0	3,18±0,05 1,80–5,02	3,07±0,04 1,85–4,40	3,12±0,03 1,80–5,02	54,0	274
	Август	60,6±0,8 53,0–64,0	60,7±0,8 58,0–66,0	60,6±0,6 53,0–66,0	3,30±0,12 2,55–4,10	3,16±0,15 2,55–4,25	3,25±0,09 2,55–4,25	40,0	25
	Среднее	61,0±0,3 52,0–69,0	60,6±0,2 53,0–69,0	60,8±0,2 52,0–69,0	3,19±0,05 1,80–5,02	3,08±0,04 1,85–4,40	3,13±0,03 1,80–5,02	52,8	299
2002	Июль	60,7±0,8 53,0–68,0	58,5±0,6 51,0–62,0	59,5±0,5 51,0–68,0	2,92±0,14 1,99–4,15	2,72±0,10 1,70–3,40	2,82±0,08 1,70–4,15	52,0	50
2003	Июль	59,0±0,4 50,0–68,6	58,6±0,3 50,0–65,5	58,8±0,3 50,0–68,6	2,72±0,06 1,58–4,68	2,64±0,05 1,61–3,76	2,68±0,04 1,58–4,68	43,3	187
	Август	60,7±0,8 48,0–72,2	60,0±0,5 48,0–67,1	60,3±0,4 48,0–72,2	3,30±0,15 1,53–5,99	3,09±0,08 1,54–4,47	3,18±0,08 1,53–5,99	55,0	111
	Среднее	59,5±0,4 48,0–72,2	59,2±0,3 48,0–67,1	59,4±0,2 48,0–72,2	2,92±0,07 1,53–5,99	2,84±0,05 1,54–4,47	2,88±0,04 1,53–5,99	47,7	298

Как и у других видов тихоокеанских лососей, по мере развития преднерестовой миграции интенсивность питания кижуча снижалась, а доля рыб с пустыми желудками – возрастала (табл. 80).

Таблица 78. **Стадии зрелости гонад кижуча, %**

Год	Месяц	Стадия зрелости				
		II	II–III	III	III–IV	IV
Тихоокеанская подзона						
2001	Июль	1,5	14,7	45,6	35,3	2,9
Северо-Охотоморская подзона						
2001	Июль	–	0,7	38,9	49,9	10,5
	Август	–	–	32,0	60,0	8,0
	Среднее	–	0,7	38,3	50,7	10,3
2002	Июль	14,0	–	86,0	–	–
2003	Июль	11,8	13,4	31,3	39,7	3,8
	Август	4,5	12,7	19,1	48,2	15,5
	Среднее	12,2	10,1	26,7	42,9	8,1

Таблица 79. **Спектр питания кижуча в Северо-Охотоморской подзоне, %**

Год	Месяц	Компоненты пищи, %									
		калиниды	гипериды	эвфаузииды	гаммариды	креветки	кальмары	миктофиды	молодь рыб	гребневики	недифферен-цированные остатки
2002	Июль	–	45,5	50,0	–	–	4,5	–	–	–	–
2003	Июль	6,6	57,0	7,3	1,3	0,7	2,0	5,3	5,3	0,7	13,8
	Август	2,8	21,3	4,6	0,9	–	7,4	27,8	28,7	–	6,5
	Среднее	5,0	42,1	6,2	1,2	0,4	4,2	14,7	15,1	0,4	10,7

Таблица 80. **Наполнение желудков кижуча, %**

Год	Месяц	Наполнение желудков, балл					Средний балл наполнения	N, экз.
		0	1	2	3	4		
2002	Июль	76,0	–	10,0	10,0	4,0	–	50
2003	Июль	41,0	7,5	16,5	28,1	6,9	1,53	188
	Август	50,5	9,9	9,0	25,2	5,4	1,25	111
	Среднее	44,4	8,4	13,7	27,1	6,4	1,42	299

6.8. Биологическая структура популяций

6.8.1. Возрастной состав

Кижуч, как и другие виды тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни, имеет сложную возрастную структуру, складывающуюся за счет различного количества лет, проведенных рыбами в реке и море.

В популяциях кижуча материкового побережья Охотского моря встречаются особи 9 возрастных групп: 0.1, 1.0, 1.1, 1.2, 2.0, 2.1, 2.2, 3.1 и 3.2. К примеру, у камчатского кижуча насчитывают до 8 возрастных групп (Грибанов, 1948; Зорбиди, 1990), у кижуча Британской Колумбии – до 8 (Pritchard, 1940). В целом

у азиатского кижуча встречаются рыбы 11 возрастных категорий, у североамериканского – 9 (табл. 81), а теоретически, с учетом ската молоди в море в возрасте 0+...4+ и возврата на нерест как в год ската, так и через 1–2 морских года жизни возрастной состав кижуча как вида может быть представлен 14 группами.

Таблица 81. **Встречаемость возрастных группировок кижуча в нерестовых стадах**

Регион	Возрастная группировка												Источник
	0.1	0.2	3.0	1.0	1.1	2.0	2.1	3.1	4.1	1.2	2.2	3.2	
Азия													
Чукотка					+		+			+	+		Черешнев и др., 2002
Камчатка	+	+	+		+		+	+			+	+	Грибанов, 1948; Зорбиди, 1990
Северное побережье Охотского моря	+			+	+	+	+	+		+	+	+	Рогатных, Волобуев, 1987; Черешнев и др., 2002; Таболин, Марченко, 2001
Северная Америка													
Южная Аляска							+						Sandercock,1991
Центральная Аляска							+						
Юго-Восточная Аляска							+	+	+				
Западная Аляска					+								
Алеутские острова					+								
Британская Колумбия	+	+	+	+	+	+							

Основными возрастными категориями у кижуча материкового побережья Охотского моря, которые ежегодно встречаются в подходах и формируют около 99% возвратов, являются 1.1, 2.1 и 3.1.

За весь период наблюдений в североохотоморских реках кижуч в возрасте 2.1 формировал около 58,7% подходов, а на долю рыб в возрасте 1.1 приходилось около 37,8%. В реках Охотского района, наоборот, подходы главным образом состояли из рыб в возрасте 1.1 – 69,6%, а доля рыб в возрасте 2.1 была около 30,1%. Что касается доли рыб в возрасте 3.1, то в реках Охотского района за весь период исследований она составила около 0,3%, а в североохотоморских реках доля таких рыб в подходах была на порядок выше – 3,5%.

Небольшую часть в подходах охотоморского кижуча составляет такая редкая возрастная группа, как каюрки. На долю таких рыб в подходах приходится до 1%: в возрасте 1.0 – 0,3%, в возрасте 2.0 – 0,3–1,0%.

В.И. Грибанов (1948) считал, что каюрки встречаются у кижуча во всех камчатских реках. На юго-западе Камчатки в оз. Б. Вилюй доля каюрок колебалась от 10,8 до 21,9% (Мельникова и др., 2004). Такая высокая численность каюрок в этой популяции объясняется благоприятными условиями обитания молоди в озере. На одном из северных Курильских островов (о. Шумшу) в р. Беттобу найдено 8,7% каюрок. Однако в других водоемах каюрок не было обнаружено (Гриценко и др., 2000; Стыгар и др., 2000). На Сахалине каюрки встречаются исключительно редко (Гриценко, 2002).

На североамериканском побережье каюрок называют джеками – «jacks». В р. Колумбия (Британская Колумбия) отмечено около 6% джеков (Marr, 1943),

в р. Ковичан – до 13% (Neave, 1949), в руч. Минтер (Вашингтон) их возврат колебался от 21 до 27% (Salo, Bayliff, 1958), в оз. Тэн Майлз (Орегон) их доля достигала 46% (Morgan, Henry, 1959), а в руч. Свельтзер (Британская Колумбия) возврат джеков был выше (до 74%), чем крупных проходных рыб (Foerster, Ricker, 1953). В целом можно заметить, что на североамериканском побережье относительная численность скороспелых мелких самцов кижуча гораздо выше, чем на азиатском. Феномен «карликовых» самцов кижуча Х. Билтон с соавторами (Bilton et al., 1984) связывают с более ранними, чем обычно, сроками ската более крупной молоди, что приводит к увеличению доли джеков в возвратах.

Рыбы, проведшие 2 года в море (1.2), в подходах исследованных популяций кижуча составляют небольшую часть (0,4–0,5%), рыбы возрастной группы 2.2 – 0,4–3,4%. Невелика их доля и в других водоемах. Например, в реках Восточной Чукотки они составляют около 5,5% подходов (Черешнев, Агапов, 1992а), на Северных Курилах – 2,7% (Гриценко и др., 2000). Единично рыбы в возрасте 1.2 и 2.2 встречаются и на Камчатке (Зорбиди, 1970б). Увеличение доли особей кижуча с двумя пресноводными годами отмечено в водах Берингова моря и Тихого океана, прилегающих к Восточной Камчатке (Зорбиди, 2003).

У кижуча в динамике соотношения возрастных групп время от времени наблюдается смена доминантной возрастной категории. Например, попеременное доминирование кижуча в возрасте 1.1 и 2.1 наблюдается на Сахалине (Чуриков, 1975; Ковтун, 1994). Не является исключением и кижуч материкового побережья Охотского моря, у которого смена доминирующей возрастной категории наблюдалась неоднократно. Например, у североохотоморского кижуча рыбы, прожившие в реках 1 год, составляли основу подходов во второй половине 1960-х гг., а также в период со второй половины 1970-х по первую половину 1990-х гг., а в остальные периоды в нерестовом стаде преобладали особи с 2 речными годами жизни. В реках Охотского района рыбы с 1 речным годом жизни доминировали в подходах во второй половине 1960-х – первой половине 1970-х гг., а также в 1980-х – первой половине 1990-х гг. и в 2000-е гг. Во второй половине 1970-х гг. доля рыб с 1 и с 2 речными годами была практически одинаковой. И только в первой половине 1960-х и второй половине 1990-х гг. в его подходах преобладали рыбы с 2 речными годами жизни (рис. 63).

Доля рыб с 3 речными годами всегда была низкой, но в североохотоморских реках в отдельные годы они составляли до 9,7–22,2% подходов, а с 1990-х гг. по настоящее время их количество в подходах в реки северного побережья увеличилось с 1,0 до 6,9%. Примечательно, что доля рыб с 3 речными годами, как правило, возрастала в годы высокой численности рыб, проведших в реках 2 года (см. рис. 63).

6.8.2. Длина и масса тела

Кижуч – третий по размерам тела вид тихоокеанских лососей. По длине и массе он уступает только чавыче и кете.

В североохотоморские реки заходит кижуч, имеющий длину от 27,0 до 82,1 см и массу тела от 0,29 до 8,55 кг. Средние значения данных признаков составляли, соответственно, 65,5 см и 3,79 кг.

Распределение кижуча по длине – мономодальное и имеет нормальное распределение как в целом по побережью, так и по рекам в отдельности. Основная масса рыб имеет длину от 58 до 75 см, а вариационный ряд самцов немного шире в сравнении с таковым у самок, так как самцы имеют бо́льшую изменчивость по этому показателю, в частности, каюрки у североохотоморского кижуча представлены исключительно самцами (рис. 64).

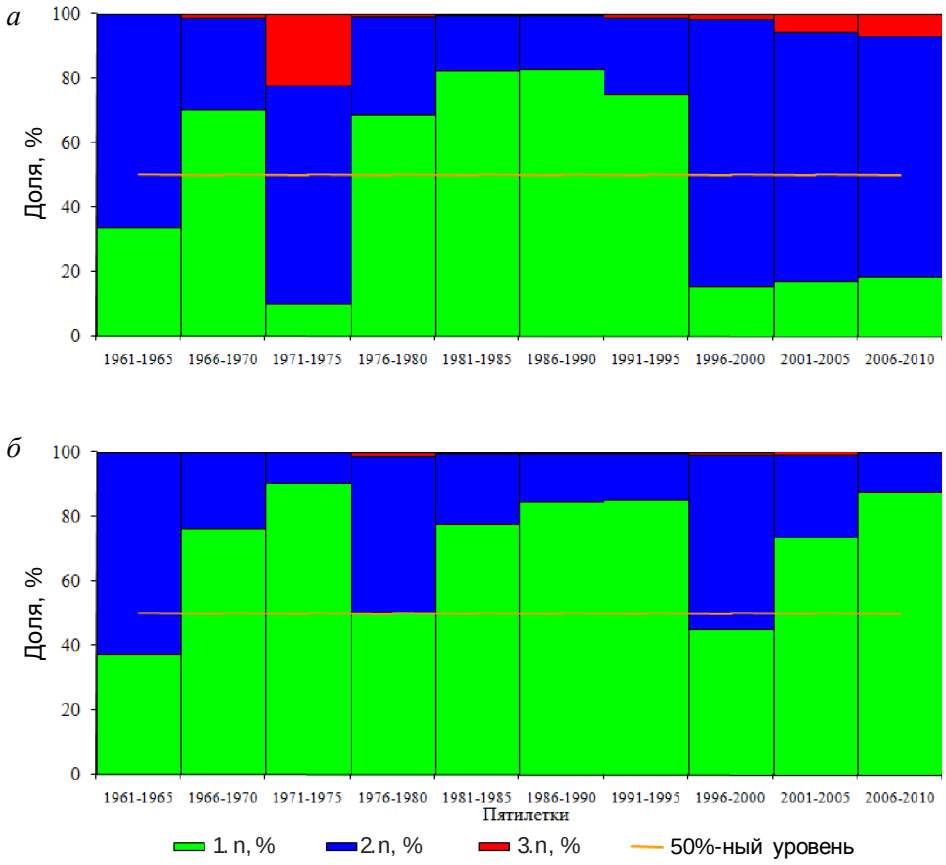


Рис. 63. **Динамика возрастных групп кижуча в подходах с 1, 2 и 3 речными годами с 1961 по 2009 г.:** *а* – североохотоморское побережье, *б* – Охотский район

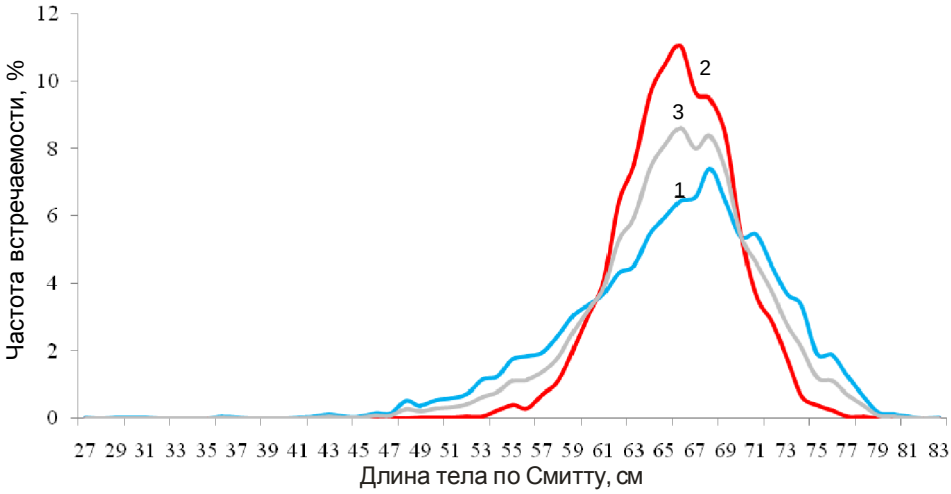


Рис. 64. **Вариационные ряды длины тела североохотоморского кижуча:** 1 – самцы, 2 – самки, 3 – оба пола

Масса каюрок (скороспелых рыб, проведших 1–3 года в реке и одно лето в море) колебалась от 290 до 850 г, длина – от 27 до 38 см. Встречаются каюрки редко, обычно во второй половине – конце нерестового хода. Анадромную миграцию совершают вместе с крупными производителями. Размеры северокурильских каюрок колебались в пределах 33–50, в среднем 39 см, колебания массы тела составили 440–630 г (Стыгар и др., 2000). Средняя длина джеков из водоемов Британской Колумбии варьировала от 30 до 35,6 см (Foerster, Ricker, 1953; Anderson, Narver, 1975; Fraser et al., 1983), для джеков из Калифорнии она составила 40,9 см (Shapovalov, Taft, 1954).

По линейно-весовым показателям рыбы младших возрастов всегда мельче старшевозрастных рыб (табл. 82). И эти различия прослеживаются как по годам возвратов, так и по поколениям. Интересно, что в возрастной категории 1.1 самки всегда крупнее самцов. Вероятно, это приспособительная реакция, позволяющая увеличить репродуктивные возможности, поскольку известно, что у многих рыб более крупные особи имеют более высокую плодовитость или более крупную икру. Исходя из того, что в возрасте 1.1 самки крупнее самцов, а в остальных возрастных группах они мельче, нельзя говорить о половом диморфизме у североохотоморского кижуча без разделения рыб по возрасту.

Таблица 82. **Изменчивость линейно-весовых показателей североохотоморского кижуча в 2001–2009 гг.**

Показатель		Возраст, лет								
		1.1			2.1			3.1		
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола
По годам	Длина тела по Смитту, см	63,9	65,0	64,4	65,7	65,4	65,6	66,9	65,8	66,4
	Масса тела, кг	3,56	3,65	3,60	3,84	3,75	3,80	4,00	3,81	3,91
По поколениям	Длина тела по Смитту, см	63,8	65,1	64,4	65,1	64,8	65,0	67,1	65,6	66,4
	Масса тела, кг	3,60	3,74	3,67	3,75	3,66	3,71	4,03	3,79	3,92

Характеристика показателей биологической структуры основных популяций кижуча приводится в табл. 83–86. Размерно-весовые показатели кижуча материкового побережья Охотского моря отличаются по отдельным годам и районам воспроизводства. Наибольшую длину тела имеет кижуч рр. Яма и Тауй – среднемноголетние показатели этого признака составляют, соответственно, 66,5 и 66,1 см. Наибольшей средней массой тела отличается кижуч р. Тауй – 4,25 кг. Наибольшей средней плодовитостью выделяется кижуч р. Яма – 4975 икр.

В течение нерестового хода обычно наблюдается снижение размерно-весовых показателей кижуча к концу миграции (табл. 87). В некоторые годы по одним рекам подобные изменения имеются, по другим такой закономерности не наблюдается.

Кроме того, на материковом побережье Охотского моря прослеживается клинальная изменчивость размерно-весовых показателей кижуча: размер и масса тела рыб увеличиваются с северо-востока на юго-запад (табл. 88).

У кижуча Азиатского и Североамериканского континентов значительных различий по средним показателям длины и массы тела не наблюдается, на Дальнем Востоке наиболее крупными размерами выделяется кижуч из р. Тымь северного Сахалина (табл. 89).

Таблица 83. **Средние биологические показатели кижуча р. Яма**

Год	Длина тела по Смитту, см			Масса целой, кг			ИП, икр.	Доля самок, %	Возрастной состав, %		
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола			1.1	2.1	3.1
1999	67,0	65,6	66,8	3,49	3,38	3,44	4347	47,0	20,0	80,0	–
2000	68,6	67,3	68,0	4,44	4,18	4,32	5364	46,0	16,1	83,9	–
2001	68,3	68,6	68,5	4,29	4,16	4,22	5477	52,3	8,8	86,0	3,2*
2002	69,1	67,4	68,5	4,36	4,04	4,24	4957	35,7	29,1	65,4	5,5
2003	64,0	64,4	64,1	3,65	3,66	3,65	5139	36,6	11,2	88,2	0,6
2004	63,3	62,9	63,1	3,54	3,49	3,52	4568	45,1	7,2	86,0	6,8
Средн.	66,7	66,0	66,5	3,96	3,82	3,90	4975	43,8	15,4	81,6	2,7

*Кроме основных возрастных групп в 2001 г. отмечены рыбы в возрасте 1.0 (0,3%), 2.2 (1,7%).

Таблица 84. **Средние биологические показатели кижуча р. Ола**

Год	Длина тела по Смитту, см			Масса целой, кг			ИП, икр.	Доля самок, %	Возрастной состав, %		
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола			1.1	2.1	3.1
1990	64,3	63,8	64,3	3,87	3,76	3,81	4831	53,0	69,0	30,0	1,0
1991	66,0	65,8	65,9	3,48	3,48	3,48	4752	45,9	74,8	24,8	0,4
1997	59,3	63,4	61,1	2,81	3,45	3,09	4247	44,1	46,1	52,8	1,1
1998	64,5	65,0	64,7	3,28	3,31	3,48	4460	50,0	21,6	77,4	1,0
1999	62,7	66,3	64,0	3,17	3,71	3,36	3893	50,0	10,8	85,4	3,8
2000	65,2	68,5	66,9	3,26	3,95	3,61	4989	50,0	20,0	78,3	1,7
2001	65,1	67,2	66,2	3,59	3,80	3,70	5181	50,0	36,4	60,3	3.3*
2002	66,4	67,0	66,7	4,06	4,05	4,06	4570	40,0	28,5	67,9	3,6
2003	64,8	66,5	65,7	3,59	3,86	3,73	4681	53,2	35,9	56,4	7,7
2004	58,6	61,7	59,7	2,74	3,22	2,91	4765	35,8	20,8	77,5	1,7
Средн.	63,7	65,5	64,5	3,38	3,66	3,52	4637	47,2	36,5	61,3	2,2

*Кроме основных возрастных групп в 2001 г. отмечены рыбы в возрасте 1.2 (0,5%), 2.2 (1,9%).

Таблица 85. **Биологические показатели кижуча р. Тауй**

Год	Длина тела по Смитту, см			Масса целой, кг			ИП, икр.	Доля самок, %	Возрастной состав, %		
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола			1.1	2.1	3.1
1990	68,2	65,8	65,8	4,56	4,12	4,36	4708	51,8	62,3	36,7	1,0
1991	65,9	64,5	65,3	4,18	3,97	4,09	4789	43,4	67,6	31,5	0,9
1992	67,9	65,6	67,0	4,69	4,26	4,56	5071	42,5	75,6	23,6	0,8
1993	66,7	65,1	65,9	4,38	4,05	4,22	4953	47,3	75,1	24,2	0,7
1995	69,1	66,6	67,8	4,72	4,19	4,44	4939	52,0	72,6	26,3	1,1
1996	65,9	65,1	65,5	4,30	4,11	4,20	4638	53,0	33,0	66,0	1,0
1997	64,5	64,3	64,4	4,1	3,99	4,08	4748	51,0	57,0	41,0	2,0
1998	65,2	63,3	64,2	3,92	3,63	3,79	4715	45,0	26,5	72,5	1,0
1999	65,2	63,3	64,6	3,98	3,68	3,89	4529	30,0	19,8	77,9	2,3
2000	66,3	64,8	65,5	4,58	4,17	4,37	5244	49,0	7,9	88,5	3,6
2001	68,4	65,8	65,8	4,56	4,12	4,36	4810	50,5	26,0	72,1	1,1*
2002	69,3	66,8	68,0	4,99	4,43	4,69	4747	52,7	16,8	75,2	6,7*
2003	70,8	68,5	69,5	4,81	4,32	4,54	3807	55,6	11,9	84,5	3,6
2004	66,9	66,5	66,2	4,08	3,82	3,96	4612	46,5	6,7	76,6	16,7
Средн.	67,2	65,4	66,1	4,42	4,06	4,25	4736	47,9	39,9	57,1	3,0

*Кроме основных возрастных групп, в 2001–2002 гг. отмечены рыбы в возрасте 1.2 (0,4%) и 2.2 (0,4%), в 2002 г. – 2.2 (1,3%).

Таблица 86. **Средние биологические показатели кижуча р. Кухтуй**

Год	Длина тела по Смитту, см			Масса целой, кг			ИП, икр.	Доля самок, %	Возрастной состав, %		
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола			1.1	2.1	3.1
1990	65,7	64,8	65,3	4,28	4,12	4,21	4963	47,8	79,9	19,8	0,3
1991	66,3	64,1	65,1	4,34	3,95	4,14	4669	52,3	83,2	16,6	0,2
1992	67,1	65,2	66,2	4,25	4,08	4,17	4784	49,4	92,6	7,2	0,2
1993	–	–	65,5	–	–	4,01	–	–	–	–	–
1994	65,1	63,8	64,3	3,96	3,78	3,82	4297	60,3	–	–	–
1995	65,2	64,0	65,5	4,07	3,89	3,96	4742	58,8	71,5	28,5	–
1996	65,4	65,1	65,3	4,16	4,11	4,14	4965	49,0	64,7	35,0	0,3
1997	66,1	65,2	65,6	4,26	4,18	4,22	4823	54,3	64,7	35,3	–
1998	62,9	62,4	62,6	3,50	3,46	3,48	4551	55,0	48,8	49,8	1,4
1999	63	63,6	63,4	3,64	3,72	3,68	4594	56,0	43,8	55,9	0,3
2000	62,9	64,5	63,7	3,72	3,94	3,83	4839	49,0	25,4	71,5	3,1
Средн.	65,0	64,3	64,8	4,02	3,92	3,97	4723	53,2	63,8	35,5	0,7

Таблица 87. **Изменение средних размерно-весовых показателей кижуча в течение нерестовой миграции**

Номер пробы (дата)	2002 г.				2003 г.			
	р. Ола		р. Тауй		р. Ола		р. Тауй	
	длина, см	масса, кг	длина, см	масса, кг	длина, см	масса, кг	длина, см	масса, кг
I (05–14.08)	68,2	4,35	68,4	5,01	64,7	3,65	70,1	4,74
II (18–25.08)	66,1	3,95	69,2	5,12	66,5	3,87	69,9	4,53
III (24–30.08)	67,2	4,27	67,2	4,47	65,9	3,67	69,8	4,59
IV (28–29.08)	65,8	3,69	–	–	–	–	68,1	4,25

Таблица 88. **Изменение средних биологических характеристик кижуча в широтном направлении**

Река	Длина тела, см	Масса тела, кг	ИП, икр.	Доля самок, %	Возраст, лет			N, экз.
					1.1	2.1	3.1	
Гижига	64,3	3,63	4547	53,8	15,4	84,6	–	38
Б. Гарманда	62,8	3,39	5318	63,6	9,1	81,8	9,1	15
Яма	64,1	3,65	5139	36,6	11,2	88,2	0,6	199
Ола	65,7	3,73	4681	53,2	35,9	56,3	7,8	137
Яна	68,5	4,31	5142	53,9	6,1	81,1	12,8	122
Тауй	69,7	4,54	4736	55,6	11,9	84,4	3,7	149

Таблица 89. **Средние размерно-весовые характеристики кижуча из различных участков ареала**

Район обитания	Длина, см		Масса, кг		Источник
	самцы	самки	самцы	самки	
Восточная Чукотка, р. Сеутакан	64,3	60,1	3,38	2,68	Черешнев, Агапов, 1992а
Центральная Чукотка, р. Анадырь	58,7	60,0	2,69	2,81	Агапов, 1941
Восточное побережье Камчатки, р. Камчатка	60,5	60,5	3,07	3,16	Зорбиди, 1975
Западное побережье Камчатки, р. Большая	62,3	63,9	3,19	3,45	Он же
Материковое побережье Охотского моря	64,0	65,4	3,77	3,91	Рогатных, 1990
Сахалин, р. Тымь	74,0	73,0	4,87	4,73	Гриценко, 2002
Северные Курилы, о. Шумшу, р. Беттобу	63,8	62,2	3,96	3,66	Гриценко и др., 2000
Аляска, р. Свэнсон	62,6	60,4	3,34	–	Engel, 1968; McHenry, 1981
Британская Колумбия, Уэддел-Крик	63,9	64,7	3,22	–	Godfrey, 1965
Британская Колумбия, р. Наму	69,8	–	4,13	–	Foerster, Pritchard, 1936
Британская Колумбия, р. Фрэзер	65,3	–	3,45	–	

6.8.3. Плодовитость

Средняя индивидуальная плодовитость североохотоморского кижуча составляет 4645 икр. Она варьировала в очень широких пределах – от 1180 до 11 160 икр., и основная доля самок (около 85%) имела плодовитость от 3300 до 5900 икр. Распределение вариационного ряда индивидуальной плодовитости кижуча близко к нормальному (рис. 65).

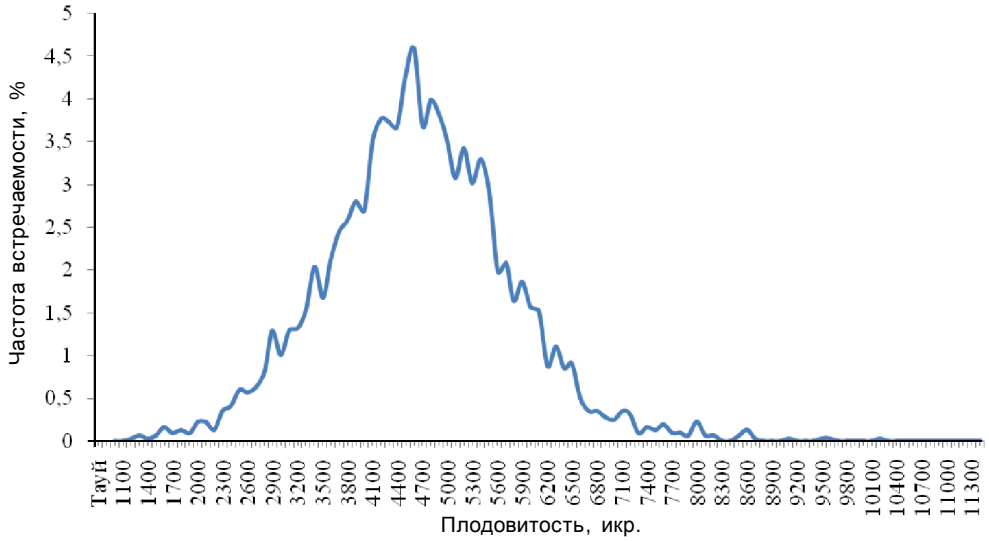


Рис. 65. **Вариационный ряд индивидуальной плодовитости североохотоморского кижуча**

Плодовитость, а также масса икринки у кижуча не оставались постоянными величинами. В их динамике наблюдались периоды как снижения, так и роста. Например, с 2004 по 2008 г. масса икринки упала до 1 г $\times 10^{-2}$ и ниже, в то время как плодовитость достигла своих максимальных значений – это был период снижения размеров североохотоморского кижуча. В целом в первом десятилетии XX в. его индивидуальная плодовитость существенно снизилась: с 4896–5275 икр. в начале десятилетия до 3958–4261 к его окончанию.

Как показано на рис. 66, плодовитость (и индивидуальная, и относительная) и масса икринок изменялись в противофазе, корреляция между индивидуальной плодовитостью и массой икринки была -0,55, а между относительной плодовитостью и массой икринки -0,90.

Из рек североохотоморского побережья, имеющих наибольшие запасы кижуча, – Яма, Ола, Яна и Тауй, наименьшей средней плодовитостью характеризовался кижуч р. Тауй – 4338 икр., наибольшей – кижуч р. Яна – 5036 икр. В географической изменчивости этого показателя клина не прослеживалась, но наблюдалось увеличение массы икринки и снижение относительной плодовитости (табл. 90).

Казалось бы, имея крупные размеры и относительно низкую плодовитость, кижуч р. Тауй должен хуже остальных исследованных популяций поддерживать свою численность, отвечая на изменения лимитирующих факторов среды. Однако его запасы в этой реке одни из самых высоких. В данном случае, очевидно, приспособление к поддержанию численности пошло по пути увеличения массы икринки.

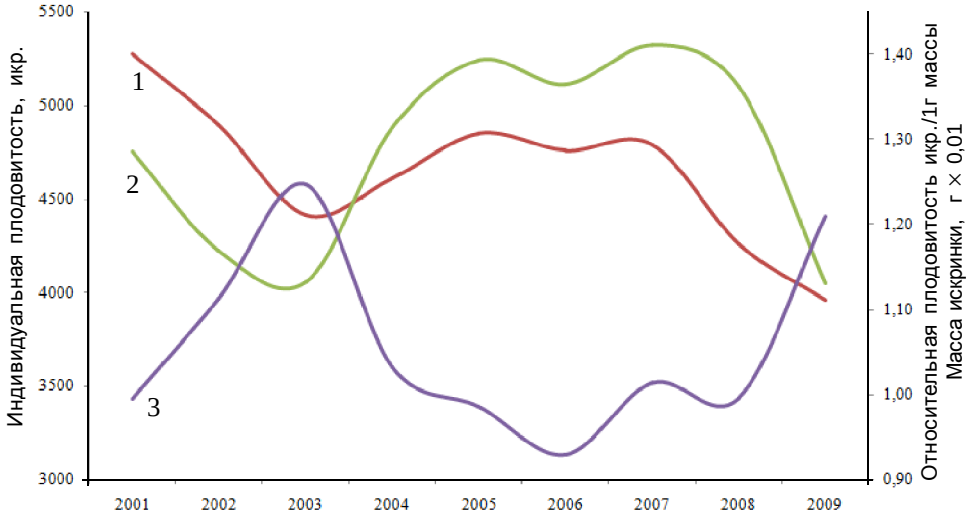


Рис. 66. **Динамика индивидуальной и относительной плодовитости и массы икринки у североохотоморского кижуча в 2001–2009 гг.:** 1 – плодовитость, икр.; 2 – относительная плодовитость, икр./1 г массы; 3 – масса икринки, г × 0,01

Как справедливо отмечал Г.В. Никольский (1974), при изменении плодовитости изменяется и размер икринок, что определяет продолжительность питания за счет желтка, размеры личинки при переходе на внешнее питание, а значит, и качество необходимых для личинки кормов на первых этапах личиночного периода. Таким образом, тауйский кижуч запасает в икре наибольшее количество питательных веществ, что, несомненно, способствует его выживаемости.

Прямыми наблюдениями за размерами личинок тауйского кижуча мы не располагаем, однако есть работа Н.И. Виленской (2002) по другому тихоокеанскому лососю – чавыче, в которой показано, что из крупной икры чавычи выклевываются крупные личинки, которые раньше встают на плав и, соответственно, раньше переходят на внешнее питание, чем молодь, выклюнувшаяся из мелкой икры. Популяция ямского кижуча, вероятно, развивалась по другому пути поддержания высокой численности – он имеет высокую относительную плодовитость и самую низкую из исследованных популяций массу икринок (табл. 91).

Таблица 90. **Индивидуальная и относительная плодовитость и масса икринки североохотоморского кижуча из разных рек**

Показатель	Река			
	Яма	Ола	Яна	Тауй
Абсолютная плодовитость, икр.	4767	4722	5036	4338
Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,33	1,33	1,29	1,16
Масса икринки, г × 10^{-2}	0,97	1,02	1,05	1,19

Относительная плодовитость является показателем физиологической способности самок продуцировать определенное количество икры на единицу массы и зависит от условий роста рыб и нагула (Решетников, 1980). Оценить условия нагула по нашим данным не представляется возможным, однако проследить изменчивость признака по возрасту и массе вполне реально.

Из исследованных популяций только у кижуча р. Тауй с увеличением возраста наблюдался рост средней плодовитости. У кижуча р. Яма наибольшую

плодовитость имели рыбы в возрасте 2.1, а у янского и ольского кижуча рыбы в этом же возрасте имели наименьшую плодовитость. Более информативной оказалась относительная плодовитость кижуча, которая в ямской, ольской и янской популяциях с возрастом снижалась, а у тауйской имела слабую тенденцию к увеличению. При этом, несмотря на разнонаправленный характер изменений относительной плодовитости, у ямского и тауйского кижуча с возрастом наблюдалось увеличение массы икринок (см. табл. 91).

Таблица 91. **Изменчивость индивидуальной и относительной плодовитости и массы икринки североохотоморского кижуча разных рек по возрастным группам**

Река	Показатель	Возраст		
		1.1	2.1	3.1
Яма	Абсолютная плодовитость, икр.	4524	4820	4575
	Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,35	1,33	1,26
	Масса икринки, г 10^{-2}	0,92	0,98	1,01
Ола	Абсолютная плодовитость, икр.	5017	4738	4855
	Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,40	1,37	1,32
	Масса икринки, г 10^{-2}	0,94	0,98	0,95
Яна	Абсолютная плодовитость, икр.	5174	5062	5106
	Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,36	1,33	1,28
	Масса икринки, г 10^{-2}	0,95	1,02	0,99
Тауй	Абсолютная плодовитость, икр.	4269	4348	4489
	Относительная плодовитость, икр./1 г массы	1,17	1,16	1,19
	Масса икринки, г 10^{-2}	1,13	1,19	1,20

Разнонаправленность изменений плодовитости (как индивидуальной, так и относительной) и массы икринок по возрастам, по нашему мнению, свидетельствует о том, что возраст не является ключевой причиной изменчивости этих показателей. Определяющей оказалась зависимость плодовитости от массы тела (рис. 67, *а*). Для получения четкой картины были отобраны только массовые классовые интервалы, содержавшие не менее 50 особей. Уровень корреляции между плодовитостью и массой тела составил для ямского кижуча 0,99; для ольского – 0,98, для янского – 0,95 и для тауйского – 0,93. Уровень значимости во всех случаях превышал 0,001.

Наряду с увеличением индивидуальной плодовитости наблюдалось снижение относительной плодовитости (рис. 67, *б*) и, соответственно, рост массы икринок (рис. 67, *в*). Исключение составил кижуч р. Яма, у которого наблюдалось незначительное снижение относительной плодовитости, а масса икринки практически не изменялась.

По-видимому, при выполнении рыбоводных мероприятий по воспроизводству запасов североохотоморского кижуча следует отбирать крупных производителей, которые хотя и имеют более низкую относительную плодовитость, но производят более крупную икру, что должно положительно сказаться на качестве молоди и ее выживаемости.

На Камчатке, где имеются самые большие запасы кижуча, колебания плодовитости составляют 2800–7100 икр. (Смирнов А.И., 1960), его средняя плодовитость по годам варьирует от 3671 до 5343, а среднемноголетние показатели по двум основным рекам составили 4534 (р. Камчатка) и 4492 (р. Большая) икр. (Зорбиди, 1970б, 1975). Сходные средние величины плодовитости для Камчатки приводят и другие исследователи (Грибанов, 1948; Грачев, 1968).

Отметим, что показатели плодовитости охотоморского кижуча выше, чем камчатского. Размах плодовитости сахалинского кижуча составляет 1760–9010, в среднем 4320–5370 икр. (Гриценко, 1973, 2002).

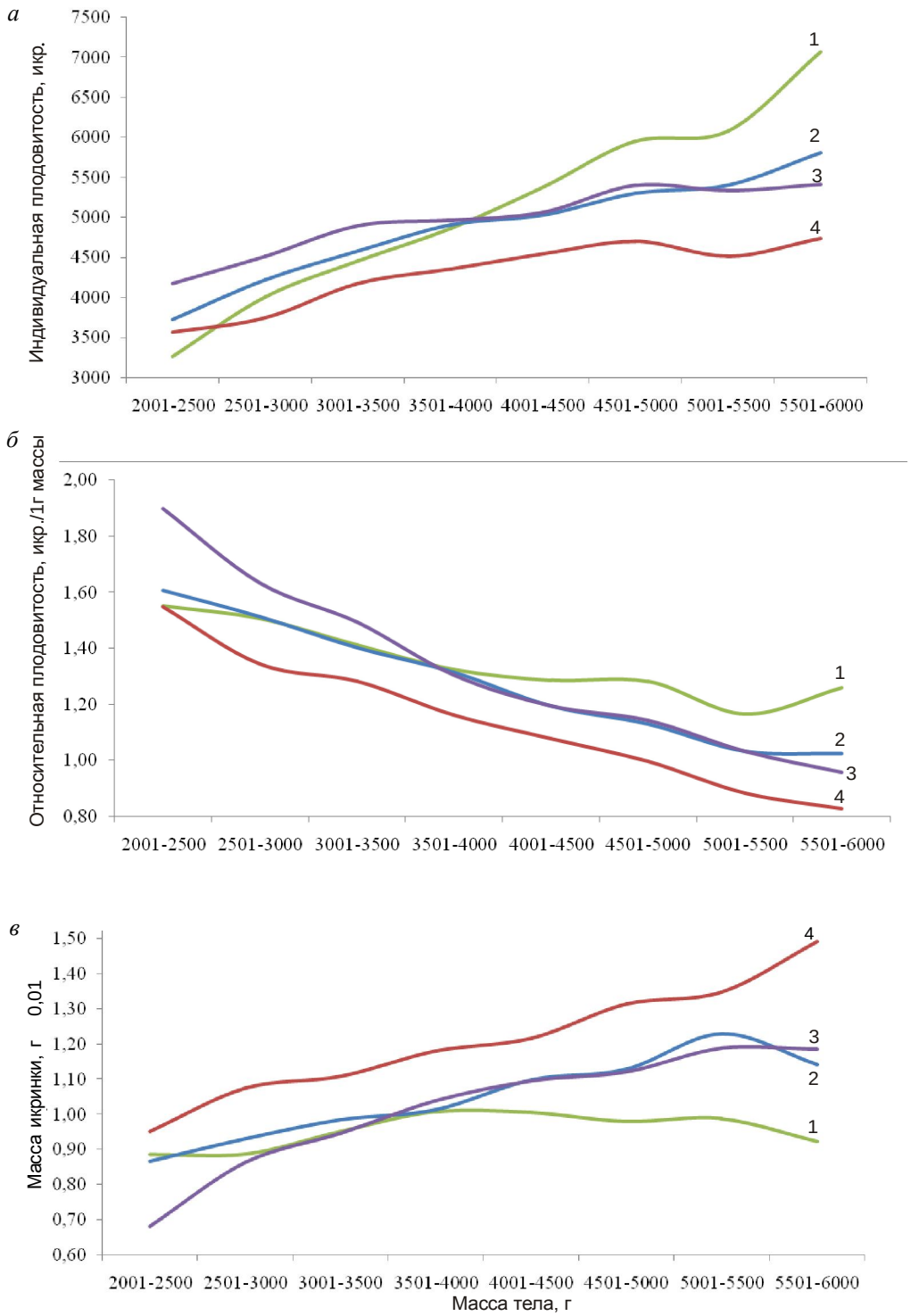


Рис. 67. **Кривые регрессии «индивидуальная плодовитость – масса тела» (*а*), «относительная плодовитость – масса тела» (*б*) и «масса икринки – масса тела» (*в*) североохотоморского кижуча. Реки:** 1 – Яма, 2 – Ола, 3 – Яна, 4 – Тауй

Северокурильский кижуч имеет колебания плодовитости 3045–6160, в среднем 4722 икр. (Стыгар и др., 2000). Колебания плодовитости чукотского кижуча составляют 2394–5728, в среднем 3430–4993 икр. (Черешнев, Агапов, 1992а). Наибольшей плодовитостью среди азиатского кижуча выделяется популяция р. Авьяваям (Камчатка) – его средняя плодовитость 6992–7079 икр. (Грачев, 1968). В целом плодовитость охотоморского кижуча приближается к плодовитости позднего камчатского кижуча (Грибанов, 1948; Зорбиди, 1970б) и сахалинского (Гриценко, 1973). Относительно высокая средняя плодовитость кижуча при сходных с другими видами рода размерами обусловлена меньшим диаметром икринок.

Абсолютная плодовитость североамериканского кижуча значительно ниже как по максимальным, так и по средним показателям. Большей плодовитостью характеризуются популяции кижуча Аляски: оз. Карлук – средняя 4706 (колебания 1724–6906) икр. (Drucker, 1972), р. Свэнсон – среднее 3149–4023 (Engel, 1967). Средняя плодовитость кижуча Британской Колумбии из р. Найл составляет 2310 (Wickett, 1951), из р. Биг Кволикум – 2574 (Fraser et al., 1983) икр. В штатах Вашингтон и Орегон она еще ниже – 2500 (Salo, Bayliff, 1958) и 1983 (Koski, 1966) икр. соответственно.

6.8.4. Упитанность, зрелость

Упитанность самцов кижуча несколько выше, чем самок, и коэффициент их упитанности колеблется от 0,62 до 2,17; в среднем по отдельным популяциям он варьирует в пределах 1,25–1,70. Индекс упитанности самок меняется от 0,96 до 2,44; в среднем для разных популяций ее диапазон составляет 1,21–1,61. Упитанность самцов несколько выше – в среднем изменялась от 1,25 до 1,70 (табл. 92). Упитанность, как правило, понижается к концу нерестового хода, что объясняется увеличением доли мелких, более молодых рыб и самок, упитанность которых ниже по отношению к самцам и более крупным рыбам.

Таблица 92. **Коэффициенты зрелости и упитанности охотоморского кижуча**

Река	Гонадо-соматический индекс, %		Коэффициент упитанности по Кларк	
	самцы	самки	самцы	самки
Яма	7,74±0,47 4,46–11,92	15,04±0,69 9,85–19,01	1,51±0,01 1,26–1,73	1,42±0,01 1,24–1,63
Ола	10,35±0,96 5,56–15,71	17,10±0,46 8,86–27,16	1,25±0,02 0,62–1,75	1,21±0,01 0,96–1,41
Яна	8,76±0,17 5,06–13,40	15,61±0,33 5,63–20,87	1,55±0,01 1,25–1,92	1,43±0,02 1,05–2,06
Тауй	8,12±0,17 4,09–14,54	16,57±0,46 11,68–22,81	1,70±0,01 1,11–2,17	1,61±0,01 1,36–1,95
Кухтуй	8,27±0,14 4,16–14,34	15,55±0,26 9,09–26,51	1,55±0,01 1,03–1,85	1,49±0,01 1,06–2,44

Соотношение самцов и самок в нерестовых стадах кижуча материкового побережья Охотского моря в целом близко 1:1. Однако в процессе нерестовой миграции происходят изменения полового состава. В начале хода отмечается преобладание (до 60–65%) самцов, затем к середине хода соотношение самцов и самок выравнивается, в конце хода обычно преобладают самки – до 70%, т. е. структура и динамика нерестовой миграции у кижуча такая же, как и у других видов лососей.

Гонадо-соматический индекс (ГСИ) (отношение массы гонад к массе поротой рыбы) у самцов кижуча варьирует от 4,09 до 15,71; его средние показатели для основных рек изменялись от 7,74 до 10,35. Амплитуда изменчивости этого признака у самок еще больше – 5,63–27,16, а его средние значения колебались от 15,04 до 17,10 (см. табл. 92).

Отметим, что индекс зрелости выше у рыб, заходящих в реки небольшой протяженности (рр. Сиглан, Мотыклейка) и меньше для рек с большой длиной водотока (рр. Яма, Тауй). ГСИ самок увеличивается к концу анадромной миграции. С приближением к нерестилищам он увеличивается до 26–28, а масса гонад может достигать 1300 г. Увеличение массы гонад у самок происходит за счет иммобилизации каротиноидов и энергетических веществ из мышц.

У самцов наибольшие значения ГСИ наблюдаются, как правило, в начале – середине нерестового хода. Это связано с тем, что в отличие от самок у самцов в течение нерестовой миграции не происходит значительного увеличения массы половых продуктов. Высокая масса гонад в первой половине хода у самцов обусловлена накоплением энергетических веществ, которые в дальнейшем идут на формирование и развитие сперматоцитов и спермиев. Период относительно быстрого сперматогенеза у лососей происходит после перехода из воды морской солености в пресную, затем наступает этап более медленного развития гонад. На нерестилищах в период размножения продуцирование и эйякуляция спермиев у них может продолжаться до 3–4 недель (Смирнов А.И., 1975). Один самец может принимать участие в нересте с несколькими самками.

6.8.5. Морфометрическая характеристика

В результате дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных была построена модель, в которую вошли 19 из 24 пластических признаков. Согласно проведенному анализу, кижуч всех исследованных популяций статистически достоверно различается по морфологическому облику (рис. 68, табл. 93), выделенные дискриминирующие функции статистически достоверны (χ^2 для первой канонической переменной равен 680,7, $p < 0{,}001$; для второй канонической переменной – 317,3, $p < 0{,}001$), а первые канонические переменные объясняют 92,7% морфологической изменчивости.

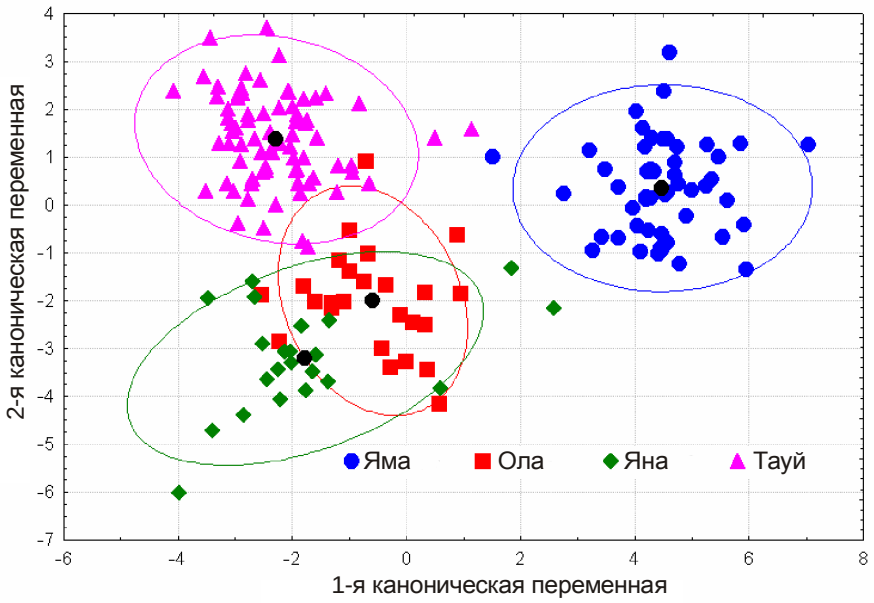


Рис. 68. **Взаиморасположение выборок кижуча из некоторых рек северного побережья Охотского моря в плоскости канонических переменных**

По признакам внешней морфологии ямский кижуч резко отличается от кижуча, воспроизводящегося в реках Тауйской губы. Эти различия наглядно представлены на рис. 68, из которого следует, что на поле первых канонических переменных кижуч р. Яма по оси абсцисс занимает область положительных значений. Кижуч из рек Тауйской губы обнаруживает определенное сходство между собой по морфометрическим признакам – все выборки смещены по оси абсцисс в область отрицательных значений, при этом выборки кижуча рр. Яна и Тауй разнесены по оси ординат и перекрываются с выборкой кижуча р. Ола.

Таблица 93. **Вторичная матрица дискриминантного анализа кижуча некоторых рек северного побережья Охотского моря**

Река	Яма	Ола	Яна	Тауй
Яма	–	27,91*	37,99*	66,29*
Ола	36,87	–	8,28*	16,06*
Яна	54,99	15,73	–	18,44*
Тауй	47,85	18,86	23,99	–

*Различия достоверны при $p < 0,001$. Нижний левый угол таблицы – квадраты расстояний Махаланобиса, верхний правый – F-значения.

Согласно данным факторной структуры, наибольший вклад в разграничение выборок вносит такой признак, как наибольшая высота анального плавника. Он имеет отрицательную корреляцию с первой канонической переменной (ось абсцисс) и положительную – со второй канонической переменной (ось ординат). Кроме того, вторая каноническая переменная обнаруживает обратную корреляцию с горизонтальным диаметром глаза (табл. 94).

Таблица 94. **Матрица факторной структуры**

Признак	Корень 1	Корень 2	Корень 3
Наибольшая высота анального плавника	-0,40	0,58	-0,09
Диаметр глаза (горизонтальный)	-0,33	-0,19	-0,26
Антеанальное расстояние	-0,07	0,21	-0,06
Пектовентральное расстояние	-0,29	0,06	0,03
Длина нижней челюсти	-0,27	-0,03	-0,06
Длина брюшных плавников	-0,18	0,14	0,24
Наименьшая высота тела	-0,22	0,13	-0,35
Наибольшая высота спинного плавника	-0,18	0,35	-0,21
Вентроанальное расстояние	-0,27	0,02	-0,07
Длина хвостового стебля	-0,08	-0,03	-0,16
Ширина верхнечелюстной кости	-0,15	0,05	-0,21
Длина грудных плавников	-0,24	0,11	-0,14
Заглазничный отдел головы	-0,12	0,24	-0,14
Длина головы	-0,08	0,07	-0,18
Ширина лба	-0,10	0,04	-0,09
Длина основания спинного плавника	-0,02	0,14	-0,31
Высота головы у затылка	0,04	0,05	-0,10
Длина рыла	-0,05	0,09	-0,11
Длина верхнечелюстной кости	-0,01	0,19	-0,04

6.9. Численность и промысел

На материковом побережье Охотского моря кижуч занимает 3-е место по численности и значимости в уловах после горбуши и кеты. Добывается он в основном в качестве прилова при промысле поздней кеты, а также является объектом спортивно-лицензионного рыболовства и рыбоводства. Его доля

в уловах обычно составляет 2–9% (Волобуев, Рогатных, 1982б) от общего вылова тихоокеанских лососей. Отметим, что фактический вылов кижуча в регионе выше данных официальной статистики, так как часть его не выделяется при промысле кеты. Кроме того, значительная доля вылова кижуча остается неучтенной в результате нелегального промысла.

В пределах региона выделяются два района промысла кижуча – северный (от р. Тауй на северо-восток до р. Гижига) и северо-западный (Охотский) – от р. Иня до р. Улья. На северном побережье кижуч в промысловом количестве встречается в таких реках, как Тауй, Яна, Ола, Яма. Основным по запасам и промыслу кижуча является Охотский район. Здесь кижуч добывается в шести реках – Ине, Ульбее, Кухтуе, Охоте, Ураке и Улье. Наиболее высока его численность в рр. Охота и Кухтуй. Исторически максимальные уловы кижуча в Охотском районе отмечены в 1930-е гг. – до 800 т. В 1940-е гг. уловы варьировали в пределах 330–580 т. В начале 1950-х гг. отмечено резкое снижение уловов кижуча, что было вызвано его переловом в предыдущие годы. Со второй половины 1950-х гг. продолжилось дальнейшее падение уловов кижуча на побережье, обусловленное в основном широкомасштабным японским океаническим промыслом лососей. В конце 50-х – начале 60-х гг. XX в. вылов кижуча в северо-западной части Тихого океана достигал 14,0 (1958 г.) и 16,9 тыс. т (1963 г.) (Уловы..., 1989, табл. 64). Это послужило причиной снижения уровня подходов азиатского кижуча и его береговых уловов. Максимальные уловы кижуча на Дальнем Востоке отмечены в 1937 г. – 15,7 тыс. т (включая японские концессионные промыслы) (Marine..., 2004, Table 22) и в 1946 г. – 9,72 тыс. т (Уловы..., 1989, табл. 2, 4). Наименьшие объемы береговой добычи кижуча приходятся на конец 1960-х – первую половину 1970-х гг. – период общей депрессии дальневосточных лососей (Леванидов и др., 1970).

К началу 1970-х гг. уловы кижуча снизились почти на порядок. В период после 1977 г. его запасы на охотоморском побережье имели слабовыраженную тенденцию к увеличению. В 1990-х гг. уловы кижуча на Дальнем востоке колебались от 0,9 до 1,5 тыс. т (Marine..., 2004, Table 22).

В 1990–2000 гг. вылов кижуча на побережье колебался от 177 (2000 г.) до 842 (1993 г.) т, в том числе на северном побережье от 55 до 325, в Охотском районе – от 72 до 446 т (рис. 69).

Отметим, что в 1990-е гг. резко возросла интенсивность промыслового изъятия кижуча – до 70–80% подхода без учета браконьерского лова, тогда как в 1980-е гг. она в среднем не превышала 32–35%. Сохранение такого уровня вылова для популяций кижуча, обитающих на краю ареала с суровым климатом, неизбежно должно привести к снижению численности и подрыву его запасов. Спасают вид от полного уничтожения поздние сроки нерестового хода и снижение в это время промыслового и браконьерского пресса. Численность нерестовых подходов кижуча в 1970–1980-х гг. достигала 400–440 тыс. рыб, в 1990-х гг. – 500 тыс. рыб. Максимальный подход отмечен в 1993 г. – 587, минимальный – 78 тыс. рыб в 1978 г. (см. рис. 69).

Можно заметить, что и в Североохотоморском, и в Охотском районах численность подходов кижуча в последние годы увеличилась. Скорее всего, на северном побережье это следствие деятельности лососевых рыбоводных заводов, которые в последние годы увеличили выпуск подрощенных двухлетков (1+) кижуча. В Охотском районе, по-видимому, рост численности кижуча обусловлен благоприятными условиями воспроизводства и сравнительно небольшим промысловым прессом. Максимальный зарегистрированный вылов кижуча на северном побережье за последние 20 лет составил в 1992 г. – 325 т, в Охотском районе самый высокий вылов отмечен в 1993 г. – 724 т.

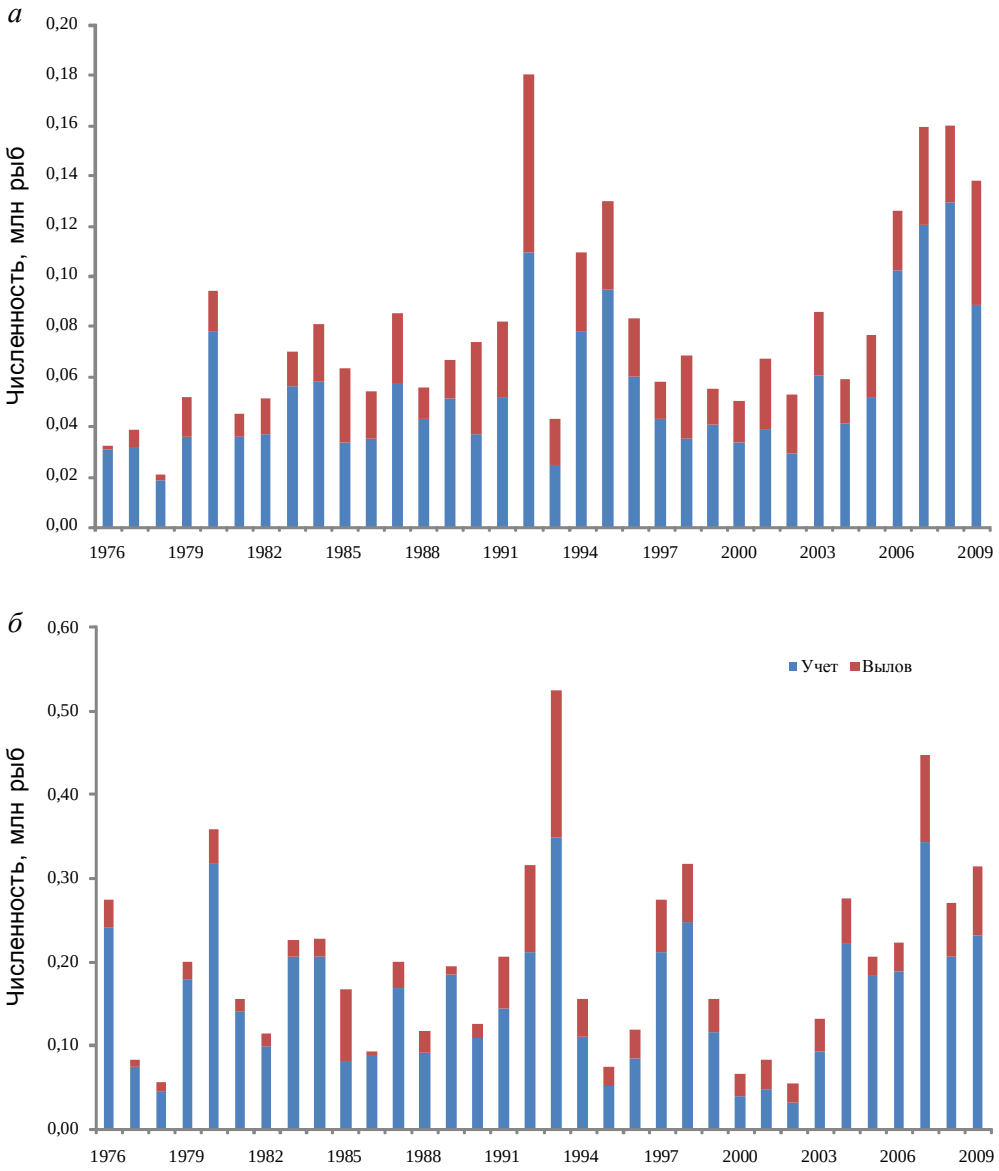


Рис. 69. **Динамика численности кижуча на североохотоморском побережье (*а*) и в Охотском рыбопромысловом районе (*б*) в 1976–2009 гг.** (по Охотскому району до 2000 г. приведены наши данные, за 2001–2008 гг. данные взяты из путинного прогноза Лососи-2010)

Мировой вылов кижуча максимальными значениями характеризовался в 1986 г. – 46,81 тыс. т, в количественном выражении наибольший вылов составил 16,93 млн рыб в 1974 г. (Marine..., 2004, Table 17, 22).

Глава 7. НЕРКА

Нерка является одним из видов тихоокеанских лососей, который характеризуется длительным пребыванием молоди в пресных водах после выхода личинок из нерестовых бугров – до 2–3, реже – до 4 лет. Кроме того, часть рыб развивается по карликовому типу и не покидает пресных водоемов в течение всей жизни. Максимальной численности и внутривидового разнообразия в Азии она достигает на Камчатке. Поэтому наибольшее количество публикаций по азиатской нерке посвящено нерке Камчатского полуострова. Помимо множества статей в периодических изданиях разного уровня есть монографии: «Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)» (1971) и «Популяционная биология тихоокеанских лососей» (1980) С.М. Коновалова, «Биология размножения и развитие тихоокеанских лососей» А.И. Смирнова (1975), «Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей» И.Б. Бирмана (1985), «Тихоокеанский лосось – нерка в экосистеме озера Дальнего» Ф.В. Крогиус, Е.М. Крохина и В.В. Меншуткина (1987), «Эволюционная биология лососевых рыб» М.К. Глубоковского (1995), «Азиатская нерка» В.Ф. Бугаева (1995), «Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей» В.И. Карпенко (1998), «Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах» В.П. Шунтова и О.С. Темных (2008). Основная масса публикаций посвящена камчатской нерке, но имеются сообщения и о нерке периферийных участков ее азиатского ареала: Чукотки, материкового побережья Охотского моря, Курильских островов (Никулин, 1970, 1975; Черешнев, 1981,1982; Иванков, 1984; Черешнев, Агапов, 1992б; Волобуев, Путивкин, 1998; Волобуев, Рогатных, 1998; Макоедов и др., 2000; Стыгар и др., 2000; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Голубь, 2003; Волобуев, Марченко, 2004; Волобуев и др., 2005б, 2006).

По нерке Североамериканского континента также имеется огромное число публикаций, однако наиболее значимой сводкой по биологии тихоокеанских лососей является коллективная монография североамериканских ученых «Pacific Salmon Life Hystories» под редакцией C. Groot, L. Margolis (1991).

7.1. Распространение

Нерка распространена в северной части Тихого океана. Ее нерестовый ареал по азиатскому побережью занимает территории восточной Чукотки, Камчатского полуострова, северо-восточную и центральную части материкового побережья Охотского моря, Командорские и Курильские острова. На североамериканском побережье нерка распространена в основном на юго-западной Аляске, Алеутских островах и тихоокеанском побережье Канады (Atlas..., 2005). По азиатскому побережью наибольшей численности и плотности нерка достигает в водоемах восточной и западной Камчатки: наиболее крупные озерно-речные системы на восточном побережье – р. Камчатка, на западном побережье – р. Озерная (оз. Курильское) (Бугаев В.Ф., 1995). На Чукотке наиболее крупные популяции обитают в озерно-речной системе Майно-Пыльгино, оз. Аччен, Сеутакан, р. Хатырка (Волобуев, Путивкин, 1998). В небольшом количестве нерка встречается в реках арктического побережья Чегитунь и Амгуэма (Черешнев, 1981,1982; Черешнев, Агапов, 1992б).

На материковом побережье Охотского моря нерка обитает в ряде рек – Пенжине, Гижиге, Авекова, Наяхане, Хоботе, Яме, Оле, Ойре, Тауе, Ине, Ульбе, Охоте, Кухтуе, Ураке (Правдин, 1940; Клоков, 1970; Никулин, 1970; Волобуев, Рогатных, 1984; Черешнев, 1996; Волобуев, Марченко, 2004; устное сообщение А.В. Евзерова), но большого промыслового значения не имеет. Наиболее крупные популяции обитают в бас. р. Охота на юго-западе и в бас. р. Ола в северо-восточной части побережья.

Популяции нерки существуют в водоемах северных и южных Курильских островов – Шумшу, Парамушир, Итуруп (Иванков, 1984; Стыгар и др., 2000) и Командорских островов (о. Беринга, оз. Саранное) (Куренков, 1970).

7.2. Внутривидовая дифференциация

Нерка реализует две основные жизненные стратегии, образуя жилую (карликовую) и проходную формы. Первая весь жизненный цикл проводит в пресных водах, нагуливаясь в озерах, вторая для нагула выходит в морские воды. Резидентная форма нерки на материковом побережье известна для всех относительно крупных популяций рр. Ола, Иня, Охота. Например, в оз. Хэл-Дэги (бас. р. Иня) и Б. Уегинское (бас. р. Охота) численность проходной формы низкая, а основу стада составляет жилая форма. В то же время в оз. Мак-Мак и Киси, расположенных, соответственно, в бас. р. Ола и ее главного притока – р. Ланковая, численность карликов ничтожно мала, а основная часть стада представлена рыбами проходной формы. Карликовая жилая нерка составляет единую популяционную систему с проходной формой, активно участвует в совместном нересте на одних и тех же нерестилищах.

Нерка в пределах нерестового ареала представлена рядом локальных стад. Хорошо выраженное дискретное распределение вида в нерестовй период, вероятно, обусловлено высоким хомингом данного вида, позволяющим рыбам возвращаться не только в родной водоем, но и на родное нерестилище.

В ряде районов воспроизводства у нерки описаны сезонные расы, различающиеся сроками нерестовой миграции. Так, на Камчатке выделяются две расы нерки: ранняя (весенняя) и поздняя (летняя) (Бугаев В.Ф., 2010). В водоемах охотоморского побережья воспроизводится нерка, аналогичная ранней и поздней расам вида, так как ее нерест происходит и на литорали озер (поздняя форма), и в русле рек и в ручьях, впадающих в озера (ранняя форма). Реофильная нерка на материковом побережье воспроизводится в основном русле рр. Гижига (зал. Шелихова), Ола (Тауйская губа) и Быструха (зал. Шельтинга) (Волобуев, Рогатных, 1984). Лимнофильная нерка размножается в ряде озерно-речных систем, сообщающихся с Охотским морем. Так, она заходит на нерест в оз. Пыльгинское, расположенное в среднем течении р. Авекова, в оз. Нерка в верховьях р. Наяхан, в оз. Киси и Мак-Мак (бас. р. Ола), в оз. Глухое (бас. р. Ойра), в оз. Хэл-Дэги и Хадды, расположенных в верхнем течении р. Иня, в озерах бас. рр. Кухтуй и Охота. Соотношение реофильной и лимнофильной нерки обусловливается доступностью и наличием мест воспроизводства в русле рек и на литорали озер.

7.3. Карликовая форма

По соотношению полов у жилой формы преобладают самцы (86–94%), у проходной – самки (57–69%) (Никулин, 1970,1975; Волобуев, Рогатных, 1998; Волобуев, Марченко, 2004). Созревают карликовые самцы в возрасте 2+...4+, самки в возрасте 3+...4+ лет, преобладают 3–4-летние рыбы – до 90%. Длина жилых самцов варьировала от 17,2 до 26,0 (21,8) см, масса – от 55 до 210 (122) г, самок, соответственно, от 23,7 до 25,6 (24,8) см и от 120 до 180 (154) г (табл. 95).

Таблица 95. **Биологическая характеристика резидентной нерки оз. Хэл-Дэги (1982 г.)**

Возраст, лет	Длина тела, см			Масса тела, кг			ГСИ, в %		ИП, икр.	Доля самок, %	N	
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки			экз.	%
2+	18,9±0,2 17,2–24,7	–	18,9±0,2 17,2–24,7	75,1±2,2 55,0–150,0	–	75,1±2,2 55,0–150,0	–	–	–	–	47	43,1
3+	24,6±0,1 21,5–26,0	24,7±0,3 23,7–25,6	24,6±0,1 21,5–26,0	164,5±2,7 110,0–210,0	142,0±8,6 120,0–170,0	162,3±2,7 110,0–210,0	5,94	15,32±0,68 14,64–16,00	295±3,0 265–326	11,5	52	47,7
4+	24,9±0,3 24,0–26,0	25,2±0,2 24,7–25,5	25,0±0,2 24,0–26,0	181,7±7,9 160,0–210,0	170,0±10,0 140,0–180,0	177,0±6,2 140,0–210,0	–	8,80±3,54 3,61–15,56	351±12,6 130–566	40	10	9,2
Среднее	21,8±0,3 17,2–26,0	24,8±0,2 23,7–25,6	22,1±0,3 17,2–26,0	122,0±4,9 55,0–210,0	154,4±7,8 120,0–180,0	124,7±4,6 55,0–210,0	5,94	11,41±2,52 3,61–16,00	329±7,1 130–566	9	109	–

Примечание. Над чертой – средняя арифметическая ± ошибка средней арифметической, под чертой – пределы варьирования признака. Индекс зрелости самцов приведен осредненным, поскольку практически все они имели текучие половые продукты.

В оз. Б. Уегинское пик нереста проходной нерки приходится на конец августа – начало сентября. В течение сентября самцы и самки жилой нерки сосредотачиваются в зоне нерестилищ и принимают участие в размножении вместе с проходной формой. Есть указание на то, что самки карликовой нерки подходят на нерест к концу нерестового периода проходной формы. Самки резидентной нерки в оз. Б. Уегинское крупнее, чем в оз. Хэл-Дэги, – до 31 см и 300 г (Никулин, 1970). Судя по коэффициенту зрелости гонад, самки находились в IV стадии зрелости гонад, а часть из них была незрелой при коэффициенте зрелости 3,61 (см. табл. 95). Абсолютная плодовитость карликовых самок была небольшой – в среднем 329 икр. при колебаниях от 130 до 566 икр., их диаметр колебался от 4,5 до 4,8 мм.

К середине сентября в оз. Хэл-Дэги (бас. р. Иня) численность жилой нерки в районе нерестилищ в несколько раз превосходила численность проходной формы. В оз. Б. Уегинское доля жилой нерки по отношению к проходной гораздо ниже (Никулин, 1970). По темпу роста карликовая нерка опережает одновозрастную молодь.

В питании карликовой нерки оз. Хэл-Дэги в осеннее время отмечены планктонные и бентосные организмы, преобладали ручейники (встречаемость до 70%). Индексы наполнения желудков были невысоки – 25–30‰, что, очевидно, связано с периодом размножения.

7.4. Проходная форма

7.4.1. Сроки нерестовой миграции

Преднерестовая миграция нерки начинается из района зимовки, расположенного к востоку от Северных Курил. Миграционные потоки созревающей нерки в конце апреля – начале мая начинают передвигаться в северо-западном направлении, к срединной части восточного побережья Камчатки. Затем они поворачивают на юго-запад вдоль восточного побережья Камчатки и через северные Курильские проливы заходят в Охотское море. В юго-восточной части моря (55–56° с. ш. и 151–152° в. д.) нерка начинает встречаться в уловах пелагических сетей в конце мая – начале июня. Численность ее в это время

невелика – 0,01–0,03 экз./сеть. К середине июня интенсивность миграции увеличивается на порядок – до 0,2–0,4 экз./сеть, но также остается на низком уровне. Это, видимо, обусловлено в целом низкой численностью популяций нерки ранней формы, обитающей на северо-западе Камчатки и материковом побережье Охотского моря. Поздняя, более многочисленная форма нерки, мигрирует в июне-июле. Заканчивается преднерестовая миграция в конце июля – начале августа при уловах 0,02–0,05 экз./сеть.

Сроки нерестовой миграции нерки в реки материкового побережья Охотского моря различаются. Наиболее ранние подходы отмечаются в рр. Гижига, Авекова и Ола, в которых гонцы этого вида появляются уже в начале июня. Однако основная миграция нерки в р. Ола проходит в III декаде июня – II декаде июля, в р. Гижига – в июле. В р. Авекова ход нерки на нерест продолжается до конца июля, массовая миграция приходится на III декаду июля (отчет Охотскрыбвода, 1969). Заканчивается анадромная миграция нерки в эти нерестовые водоемы в начале августа. На юго-западе побережья, в рр. Охота и Кухтуй ее нерестовая миграция проходит с начала II декады июля по середину августа, с пиком хода во второй половине июля. Согласно промысловой статистике, в 3-й пентаде июля нерки здесь добывается 1–4%, на 4–6-ю пятидневки июля приходится до 70–80% вылова, в августе вылов составляет 15–20% от его общего объема. Таким образом, в Охотском рыбопромысловом районе пик нерестового хода нерки, согласно динамике уловов в приустьевых участках рек, приходится на 4–5-ю пятидневки июля. В это время вылавливается 60–70% нерки.

В бассейне Чукотского моря заход нерки на нерест в рр. Чегитунь и Амгуэма отмечен с конца июля по II декаду сентября (Черешнев, Агапов, 1992б). Нерестовый ход нерки в водоемы восточной Чукотки (р. Сеутакан, оз. Аччен) начинается с начала июня и заканчивается в конце августа – середине сентября (Черешнев, 1981). В Анадырском лимане ее нерестовая миграция начинается в начале июля и к концу месяца заканчивается (Макоедов и др., 2000). В Майно-Пыльгинской озерно-речной системе ход нерки на нерест обычно начинается в III декаде июня, заканчивается в конце I декады августа, основная масса производителей заходит в реки до начала III декады июля (Голубь, 2003).

В оз. Саранное на о. Беринга нерестовая миграция нерки начинается в конце мая, заканчивается в конце июля – начале августа (Куренков, 1970). На восточной Камчатке (р. Камчатка) ход нерки на нерест начинается в III декаде мая и продолжается до середины августа (Бугаев В.Ф., 1995). На западном побережье Камчатки (р. Озерная) ее основной ход продолжается с конца июля и до конца января – начала февраля (Егорова, 1970).

На северных Курильских островах (Шумшу и Парамушир) нерестовая миграция нерки происходит в мае-июне (Стыгар и др., 2000). На южных Курилах (о. Итуруп) начало миграции приходится на первые числа июля, заканчивается она в начале августа (Иванков, 1984).

Таким образом, сроки анадромной миграции нерки в разных регионах могут варьировать, но главной особенностью ее нерестового хода является заход в пресные воды в весенне-летнее время – май – июль. Сдвиг сроков хода на весеннее или летнее время обусловлен в основном сроками воспроизводства ранней (весенней) или поздней (летней) сезонной формы нерки и численностью подходов: чем больше численность нерестового стада, тем больший промежуток времени охватывает нерестовый ход. Наиболее продолжительный ход в реки отмечен для нерки восточного и западного побережий Камчатки, где вид достигает максимальной для азиатской части ареала численности и внутривидового разнообразия. Как уже отмечалось, наиболее продолжительный нерест нерки отмечен в бас. оз. Курильское, который начинается с конца июля и продолжается до конца января – начала февраля с пиком с сентября по ноябрь (Егорова, 1970, 1977).

7.4.2. Воспроизводство

7.4.2.1. Естественное воспроизводство

Самая крупная популяция нерки на материковом побережье Охотского моря обитает в бас. р. Охота. Она заходит на нерест в ряд озер, расположенных в бассейне этой реки: Олен, Уегинские, Хизинджа, Хаканджа, Нек, Черпулай, Кучи. Наибольшим запасом нерки выделялись озера Уегинской озерно-речной системы, куда в 1930-е гг. заходило до 100 тыс. рыб (Правдин, 1940). В 1960-е гг. запасы нерки в системе Уегинских озер снизились до 10–20 тыс. рыб (Никулин, 1970). В 1970–1980-е гг. численность уегинской нерки на нерестилищах колебалась от 3 до 8 тыс. рыб (устное сообщение А.В. Евзерова).

В северо-восточной части побережья наиболее крупная популяция нерки обитает в бас. р. Ола – в отдельные годы численность производителей, заходящих в эту реку, достигала 10 тыс. рыб (Пузиков, 1998). Случаи захода нерки и в другие реки охотской группы (Ульбея и Урак) отмечены И.А. Черешневым (1996).

Несмотря на ранние сроки анадромной миграции (июнь-июль), размножение нерки в водоемах материкового побережья Охотского моря происходит в августе-сентябре (Никулин, 1975; Волобуев, Рогатных, 1998; Волобуев, Марченко, 2004). В определенной степени это обусловлено тем, что нерка имеет наиболее продолжительный миграционный путь по сравнению с другими видами лососей, обитающими в реках побережья. После захода в озера, прежде чем приступить к нересту, производители нерки некоторое время (до 3 недель) держатся в эпилимнионе, а затем после дозревания половых продуктов распределяются по нерестилищам. Нерест нерки в Уегинской озерно-речной системе происходит в августе-сентябре. Пик нереста приходится на вторую половину августа – начало сентября. В годы хороших подходов нерки нерест продолжается до конца октября, подо льдом. Основная масса рыб размножается на мелководных нерестилищах в литоральной зоне – до 1,5 м, однако часть производителей нерестится на глубине до 4–5 м.

Нерестилища лимнофильной нерки располагаются по литорали озер в зонах апвеллинга грунтовых вод. Глубина, на которой нерка строит нерестовые гнезда, колеблется от 0,5 до 5 м. Поверхностная температура воды в оз. Б. Уегинское (бас. р. Охота) в сезон открытой воды изменялась от 2,0 (май) до 18,7°С (июль), понижаясь опять к сентябрю. Вертикальное распределение температуры воды в озерах показывает наличие температурного скачка (термоклина) в июле – сентябре на глубине 10 м – 6,5–7,2°С (Никулин, 1975; наши наблюдения).

Обследование мелководных нерестилищ нерки на литорали оз. Б. Уегинское показало, что температура воды над буграми в конце сентября колебалась от 8,5 до 11,6°С, поверхностная температура воды – от 13,4 до 14,6°С. На глубине 20–28 см в грунте нерестовых бугров температура изменялась в более узком диапазоне – от 7,1 до 7,6°С. Очевидно, нерка строит нерестовые гнезда на участках литорали, имеющих выходы глубинных подземных вод с довольно стабильной температурой. Содержание кислорода в воде в районе нерестилищ с мая по сентябрь изменялось от 11,8 до 10,6 мг/л, минимальное содержание его отмечено в июле – 9,6–9,9 мг/л, pH был близок к нейтральному и за период открытой воды изменялся от 6,8 до 7,2 (Волобуев, Рогатных, 1997). Температура поверхностного слоя воды на озерных нерестилищах нерки оз. Хэл-Дэги (бас. р. Иня) во II декаде сентября колебалась от 8,5 до 9,5°С (Волобуев, Рогатных, 1998).

Эмбрионально-личиночное развитие нерки до выхода личинок из грунта продолжается 5–8 мес, из всех видов тихоокеанских лососей у нее наиболее продолжительный период инкубации (Кузнецов И.И., 1928; Егорова, 1970; Смирнов А.И., 1975; Burgner, 1991). Сроки инкубации икры нерки в зависимости от

температуры воды могут варьировать от 55 до 185 сут, число градусо-дней составляет 454–783. По данным М.М. Селифонова (1970), выход молоди из бугров в бас. оз. Курильское происходит с конца марта по сентябрь. В водоемах материкового побережья Охотского моря, например, в озерах бас. р. Ола, время выхода личинок нерки из бугров отмечено с 15 мая по 1 июня (Пузиков, 1998). В середине июня стайки мальков нерки размером около 30 мм наблюдались в литоральной зоне оз. Б. Уегинское (Никулин, 1975).

Коэффициент зрелости самцов проходной нерки материкового побережья Охотского моря в приустьевой части рек в зависимости от степени развития гонад варьировал от 0,58 до 8,20, при колебании средних значений признака в пределах 1,49–4,02. У самок эти же показатели составили, соответственно, 0,90–13,47 и 4,52–10,21.

Сведения о репродуктивной экологии генеративно реофильной нерки практически полностью отсутствуют. Известно лишь, что в крупные по протяженности реки (например, Гижига, Авекова) реофильная форма заходит со слаборазвитыми гонадами и ее созревание происходит по мере подъема к нерестовым участкам, а также в период отстаивания на ямах перед заходом на нерестилища, тогда как в малые реки она заходит уже с хорошо развитыми половыми железами. Нерест происходит в основном русле рек и притоках первого порядка. Одно из известных нерестилищ в бас. р. Гижига расположено в среднем течении в районе пос. Камешки – протока Нярка, где в 50–60-е гг. XX в. размножалось до 1 тыс. рыб. Также размножающаяся нерка отмечена в русле левого притока Гижиги – р. Ахавейм, впадающей на 91-м км от устья. В небольшом количестве (до сотни производителей) нерка размножается в низовьях ручьев, впадающих в оз. Киси (бас. р. Ланковая). Основная масса производителей размножается на литорали оз. Киси, в основном в его западной части. В отдельные годы численность нерестующих рыб достигает 5 тыс. экз. (устное сообщение П.И. Пузикова). В оз. Мак-Мак, находящемся в бас. р. Ола, также преобладает лимнофильная нерка, размножающаяся на выходах грунтовых вод в литоральной зоне. В отдельные годы численность производителей достигает 3 тыс. рыб (устное сообщение П.И. Пузикова). Часть рыб размножается в устьевой зоне впадающего в озеро ручья. Таким образом, можно заключить, что доминирующей формой нерки в регионе является лимнофильная, воспроизводящаяся на озерных нерестилищах. Доля реофильной нерки в нерестовых водоемах материкового побережья Охотского моря невелика и, очевидно, не превышает 1–3%. На Чукотке в Майно-Пыльгинской озерно-речной системе, напротив, доля реофильной нерки составляет 95% (Голубь, 2003).

7.4.2.2. Искусственное воспроизводство

Искусственное воспроизводство нерки в Магаданской области начато в 1989 г. на Ольском ЛРЗ. Биотехника заводского разведения нерки было полностью отработана в начале 1990-х гг. Производители и посадочный материал для инкубации на ЛРЗ отбирались с нерестилищ, расположенных в озерах бас. р. Ола в течение 1990–2000-х гг. В эти годы инкубация нерки проводилась на Ольском, Арманском и Янском ЛРЗ. Длительность инкубации икры нерки варьировала от 92 сут при 8,5°С (786 градусо-дней) до 110 сут при температуре 6°С (663 градусо-дня) (Хованская, 1994). В некоторых случаях время инкубации может достигать 223 сут, а количество градусо-дней 1150 (Mead, Woodall, 1968). К началу массового вылупления эмбрионы достигают длины 19–23 мм и массы 112–146 мг (Егорова, 1970; Смирнов А.И., 1975). Отход икры во время инкубации составлял до 15–21%, плотность посадки личинок при выдерживании равнялась 3,4 тыс. шт./м^2. При подъеме на плав масса мальков составляла

0,123 г. Подращивание ее на заводах осуществлялось до 9–19 г перед выпуском в природные водоемы (Хованская, 1994, 2008). С 1990 по 2008 г. в нерестово-выростные водоемы ежегодно для нагула после инкубации на ЛРЗ выпускалось от 5 до 1785 тыс. мальков нерки. Всего за эти годы выпуски заводской нерки с трех ЛРЗ составили 6802 тыс. мальков.

7.4.3. Экология и биология молоди в пресных водах

Начало ската молоди нерки из водоемов материкового побережья Охотского моря приходится на конец мая – начало июня и продолжается в течение июня-июля. Пик миграции наблюдается в конце июня – начале июля. Основным фактором, определяющим характер и динамику покатной миграции молоди нерки, является температура воды в истоке озер: покатная миграция мальков обычно начинается при температуре воды от 4 до 5°С, а при температуре свыше 10–12°С принимает массовые масштабы (Бугаев В.Ф., 1995. С. 141, 145). В оз. Б. Уегинское (бас. р. Охота) температура воды в истоке достигает 3,8–4,0°С к 27–30 мая, к 18–20 июня она повышается до 10,5–11,7°С. Начало ската молоди нерки из озера приходится на конец мая – начало июня, а пик миграции – на конец июня – начало июля. В бас. р. Ола из оз. Б. Мак-Мак скат молоди нерки происходит с I декады июня по I декаду июля (Пузиков, 1998). Молодь мигрирует в темное время суток – с 22–23 до 2–3 ч. Однако часть ее может скатываться в дневные часы. Ночная миграция нерки, так же как и других лососей, по-видимому, имеет приспособительный характер, направленный на снижение смертности покатников от выедания хищниками.

Во время озерной предпокатной и покатной миграции нерка передвигается стаями. Сведения о скорости миграции приводятся разные – от 5,1–7,8 (Johnson, Groot, 1963; Groot, 1972) до 40 км/день (Anas, Gauley, 1956). Скорость передвижения мигрирующей из рек в море молоди нерки материкового побережья Охотского моря не определялась. Расстояние, преодолеваемое ею от нерестилищ до моря, составляет около 150–300 км.

7.4.4. Преднерестовые миграции

Нагульный ареал азиатской нерки занимает юго-западную часть Берингова моря и северо-западную часть Тихого океана, прилегающую к восточному побережью Камчатки до 175° з. д. Южная граница зоны морского нагула проходит по 42° с. ш., северная – по 58° с. ш. (Атлас..., 2002). Нагульный ареал североамериканской нерки занимает Бристольский и Аляскинский заливы, вытягивается языком на запад до 165° в. д. С юга ограничивается 45° с. ш., с севера – 59° с. ш. (Атлас..., 2002). Таким образом, происходит частичное перекрывание ареалов нагула североамериканской и азиатской нерки, однако нагул основной массы североамериканской нерки происходит в водах зал. Аляска и Приалеутском районе.

Нерка, как и кета, ежегодно встречалась во всех районах исследований на протяжении всего периода наблюдений с мая по август. Она составляла основу уловов в Петропавловско-Командорской и Тихоокеанской подзонах, а в Северо-Охотоморской занимала вторую, после кеты, позицию. В период исследовательских работ в Петропавловско-Командорской подзоне ежегодно наблюдалось усиление миграционной активности нерки, а в Тихоокеанской и Северо-Охотоморской – ослабление миграционного потока, что отчетливо видно как по уловам на единицу усилия, так и по относительной численности нерки в уловах (табл. 96).

За весь период исследований у нерки в морских уловах были отмечены 13 возрастных групп. Наибольшее их количество наблюдалось в 2003 г. – 12, тогда как в 2001 и 2002 г. их отмечено по 8. Основу уловов (от 83,4 до 97,1%) во всех подзонах составляли особи в возрасте 1.2+, 1.3+, 2.2+ и 2.3+ (табл. 97).

Таблица 96. **Уловы нерки на единицу усилия (экз./сеть) и ее доля в уловах (%) во время преданадромных миграций**

Год	Уловы, экз./сеть					Доля в уловах, %				
	Май	Июнь	Июль	Август	Общее	Май	Июнь	Июль	Август	Общее
Петропавловско-Командорская подзона										
2001	–	4,42 3,06–5,02	6,48 5,72–7,47	–	5,25 3,06–7,47	–	93,3	94,0	–	93,6
2002	4,23 1,89–5,71	6,71 5,17–7,74	–	–	4,53 1,89–7,74	94,3	93,1	–	–	94,1
2003	–	6,49 3,63–14,78	8,11	–	6,57 3,63–14,78	–	93,1	91,5	–	91,8
Тихоокеанская подзона										
2001	–	–	4,70 0,54–9,95	–	4,70 0,54–9,95	–	–	70,1	–	70,1
2002	–	2,14 0,61–4,03	2,19 2,02–2,46	–	2,15 0,61–4,03	–	85,2	92,3	–	86,1
2003	–	–	4,99 1,63–4,83	–	4,99 1,63–4,83	–	–	76,6	–	76,6
Северо-Охотоморская подзона										
2001	–	0,35 0,04–1,27	4,64 1,87–8,46	2,39	2,56 0,04–8,46	–	3,2	37,9	27,8	22,4
2002	–	–	0,25 0,05–0,58	–	–	–	–	4,8	–	–
2003	–	–	2,04 0,04–2,77	0,58 0,18–1,33	1,40 0,04–2,77	–	–	35,3	12,6	26,4

Таблица 97. **Возрастной состав нерки во время преданадромных миграций, %**

Год	Месяц	Возраст, лет												
		1.1	1.2	1.3	1.4	2.0	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4
Петропавловско-Командорской подзона														
2001	Июнь	–	3,1	48,0	8,2	–	–	1,0	38,7	–	–	1,0	–	–
	Июль	–	1,3	33,3	4,0	–	–	5,3	54,8	–	–	–	1,3	–
	Среднее	–	2,3	41,6	6,4	–	–	2,9	45,6	–	–	0,6	0,6	–
2002	Май	–	0,9	17,8	5,9	–	–	7,4	59,1	7,4	–	0,6	0,6	0,3
2003	Июнь	0,3	6,1	51,1	4,4	0,3	0,6	12,4	19,8	4,1	–	0,3	0,6	–
	Июль	–	25,0	16,7	4,2	–	4,2	37,4	12,5	–	–	–	–	–
	Среднее	0,3	7,2	48,9	4,4	0,3	0,8	14,0	19,4	3,9	–	0,3	0,5	–
Тихоокеанская подзона														
2001	Июль	–	3,7	33,1	4,5	–	–	4,1	51,8	1,2	–	0,8	0,8	–
2002	Июнь	–	9,7	21,1	0,3	–	–	10,0	55,2	3,1	–	0,3	0,3	–
	Июль	–	12,0	6,0	2,0	–	–	12,0	68,0	–	–	–	–	–
	Среднее	–	10,0	18,9	0,6	–	–	10,3	56,9	2,7	–	0,3	0,3	–
2003	Июль	–	13,7	35,6	2,7	–	5,5	35,6	4,1	1,4	1,4	–	–	–
Северо-Охотоморская подзона														
2001	Июнь	–	0,8	49,6	1,6	–	0,4	0,8	46,0	0,4	–	0,4	–	–
	Июль	–	2,4	41,9	2,8	–	–	2,4	50,5	–	–	–	–	–
	Август	–	–	40,0	4,0	–	–	–	56,0	–	–	–	–	–
	Среднее	–	1,5	45,5	2,3	–	0,2	1,5	48,6	0,2	–	0,2	–	–
2002	Июль	–	–	16,7	–	–	–	16,7	50,0	8,3	–	–	8,3	–
2003	Июль	–	2,9	76,2	4,3	–	–	6,5	9,4	0,7	–	–	–	–
	Август	1,6	–	32,8	–	–	–	9,8	49,2	3,3	3,3	–	–	–
	Среднее	0,5	2,0	63,0	3,0	–	–	7,5	21,5	1,5	1,0	–	–	–

Таблица 98. **Биологические показатели нерки во время преданадромных миграций**

Год	Месяц	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			Доля самок, %	N, экз.
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		
Петропавловско-Командорская подзона									
2001	Июнь	59,8±0,3 54,0–66,0	57,6±0,4 49,0–63,0	59,0±0,3 49,0–66,0	3,13±0,06 2,26–4,48	2,75±0,08 1,40–3,70	2,99±0,05 1,40–4,48	35,7	98
	Июль	58,7±0,6 49,0–66,0	56,9±0,3 53,0–60,0	57,9±0,4 49,0–66,0	2,85±0,09 1,54–4,40	2,58±0,05 2,04–3,27	2,72±0,06 1,54–4,40	48,0	75
	Среднее	59,4±0,3 49,0–66,0	57,3±0,3 49,0–63,0	58,5±0,2 49,0–66,0	3,02±0,05 1,54–4,48	2,66±0,05 1,40–3,70	2,87±0,04 1,40–4,48	41,0	173
2002	Май	57,4±0,3 42,0–68,0	55,8±0,2 49,0–63,0	56,7±0,2 42,0–68,0	2,54±0,04 0,96–4,27	2,33±0,03 1,24–3,44	2,44±0,03 0,96–4,27	46,3	337
2003	Июнь	56,8±0,4 38,5–68,0	55,6±0,3 32,0–65,5	56,2±0,3 32,0–68,0	2,62±0,06 0,79–5,50	2,42±0,04 0,37–3,60	2,52±0,04 0,37–5,50	47,9	361
	Июль	49,2±2,1 39,2–61,0	49,9±1,5 43,0–60,8	49,6±1,2 39,2–61,0	1,62±0,25 0,84–3,17	1,80±0,20 0,93–3,22	1,72±0,15 0,84–3,22	58,3	24
	Среднее	56,4±0,4 38,5–68,0	55,2±0,3 32,0–65,5	55,8±0,3 32,0–68,0	2,57±0,06 0,79–5,50	2,37±0,05 0,37–3,60	2,47±0,04 0,37–5,50	48,6	385
Тихоокеанская подзона									
2001	Июль	59,2±0,3 50,0–65,0	57,4±0,2 49,0–62,0	58,3±0,2 49,0–65,0	2,96±0,05 1,62–4,07	2,64±0,03 1,60–3,30	2,81±0,03 1,60–4,07	48,6	245
2002	Июнь	57,2±0,4 45,0–65,0	55,2±0,3 45,0–62,0	56,4±0,2 45,0–65,0	2,66±0,06 1,06–6,31	2,31±0,04 1,15–3,46	2,52±0,04 1,06–6,31	41,9	289
	Июль	57,9±0,9 46,0–64,0	56,0±0,6 48,0–60,0	57,1±0,6 46,0–64,0	2,92±0,15 1,38–4,00	2,45±0,10 1,30–3,10	2,72±0,10 1,30–4,00	42,0	50
	Среднее	57,3±0,3 45,0–65,0	55,3±0,3 45,0–62,0	56,5±0,2 45,0–65,0	2,70±0,05 1,06–6,31	2,33±0,04 1,15–3,46	2,55±0,04 1,06–6,31	41,9	339
2003	Июль	52,7±1,0 36,2–68,0	54,4±0,9 46,6–65,0	53,4±0,7 36,2–68,0	2,20±0,14 0,65–4,79	2,22±0,11 1,26–3,51	2,21±0,10 0,65–4,79	38,4	73
Северо-Охотоморская подзона									
2001	Июнь	58,9±0,2 53,0–67,0	56,3±0,2 50,0–62,0	57,8±0,2 50,0–67,0	2,76±0,04 1,86–4,16	2,44±0,03 1,58–3,50	2,63±0,03 1,58–4,16	40,7	248
	Июль	60,7±0,3 49,0–69,0	57,6±0,2 51,0–64,0	59,2±0,2 49,0–69,0	3,21±0,05 1,57–4,60	2,71±0,03 1,90–3,60	2,97±0,03 1,57–4,60	47,6	248
	Август	60,5±1,0 57,0–63,0	58,4±0,5 53,0–62,0	58,9±0,5 53,0–63,0	3,28±0,30 2,25–4,10	2,86±0,09 1,75–3,45	2,96±0,10 1,75–4,10	76,0	25
	Среднее	59,8±0,2 49,0–69,0	57,1±0,1 50,0–64,0	58,6±0,1 49,0–69,0	2,98±0,03 1,57–4,60	2,61±0,02 1,58–3,60	2,81±0,02 1,57–4,60	45,7	521
2002	Июль	56,8±2,6 52,0–63,0	57,8±0,6 55,0–60,0	57,4±0,9 52,0–63,0	2,67±0,38 1,96–3,53	2,74±0,10 2,28–3,06	2,72±0,13 1,96–3,53	66,7	12
2003	Июль	60,3±0,5 47,8–67,2	57,9±0,3 48,5–62,0	59,0±0,3 47,8–67,2	3,15±0,09 1,49–4,34	2,67±0,05 1,38–3,72	2,88±0,05 1,38–4,34	55,4	139
	Август	60,5±0,9 47,1–65,6	56,8±0,9 39,9–62,5	58,3±0,7 39,9–65,6	3,07±0,15 1,22–4,56	2,50±0,10 0,70–3,31	2,74±0,09 0,70–4,56	59,0	61
	Среднее	60,4±0,5 47,1–67,2	57,5±0,4 39,9–62,5	58,8±0,3 39,9–67,2	3,13±0,08 1,22–4,56	2,61±0,05 0,70–3,72	2,83±0,05 0,70–4,56	56,5	200

Размеры нерки варьировали от 32,0 до 69,0 см, масса – от 0,37 до 6,31 кг, составив в среднем, соответственно, 57,3 см и 2,64 кг.

Наиболее крупная нерка всегда встречалась в Северо-Охотоморской подзоне. Необходимо отметить, что в Петропавловско-Командорской и Тихоокеанской подзонах с 2001 по 2003 г. наблюдалось синхронное снижение средних значений линейно-весовых показателей.

В Северо-Охотоморской подзоне после уменьшения средних показателей длины и массы в 2002 г. отмечалось их возрастание в 2003 г. до значений, наблюдаемых в 2001 г. В уловах в большинстве случаев преобладали самцы (табл. 98).

В 2001 и 2002 г. б*о*льшая часть нерки в Петропавловско-Командорской и Тихоокеанской подзонах имела гонады на II–III и III стадиях зрелости, а в Северо-Охотоморской – на III – III–IV стадиях зрелости, в то время как в 2003 г. значительная часть рыб в уловах имела гонады на I–II стадиях зрелости. Высокий процент рыб на II–III – III–IV стадиях зрелости в 2001–2002 гг., возможно, свидетельствует о завершении морской фазы нерестовой миграции нерки, тогда как высокий процент рыб на I–II стадиях зрелости в 2003 г., вероятно, является результатом облова молоди нерки (табл. 99).

Таблица 99. **Стадии зрелости гонад нерки во время преданадромных миграций, %**

Год	Месяц	Стадия зрелости						
		I	I–II	II	II–III	III	III–IV	IV
Петропавловско-Командорская подзона								
2001	Июнь	–	–	16,2	10,1	67,6	5,1	1,0
	Июль	–	–	9,3	6,7	76,0	6,7	1,3
	Среднее	–	–	13,2	8,6	71,4	5,7	1,1
2002	Май	–	–	1,5	38,8	59,7	–	–
2003	Июнь	26,6	15,6	41,9	8,0	7,6	0,3	–
	Июль	50,0	11,0	16,7	16,7	5,6	–	–
	Среднее	27,8	15,4	40,6	8,4	7,5	0,3	–
Тихоокеанская подзона								
2001	Июль	–	–	2,4	4,8	76,3	15,7	0,8
2002	Июнь	–	–	7,8	34,9	57,3	–	–
	Июль	–	–	4,0	11,7	84,3	–	–
	Среднее	–	–	7,3	31,4	61,3	–	–
2003	Июль	9,6	11,0	20,5	17,8	39,7	1,4	–
Северо-Охотоморская подзона								
2001	Июнь	–	–	0,4	2,0	51,2	46,0	0,4
	Июль	–	–	–	1,2	50,2	47,4	1,2
	Август	–	–	–	–	60,0	40,0	–
	Среднее	–	–	0,2	1,5	51,1	46,4	0,8
2002	Июль	–	–	–	8,3	91,7	–	–
2003	Июль	5,8	13,7	31,6	12,2	30,2	6,5	–
	Август	62,3	17,0	9,4	–	11,3	–	–
	Среднее	21,4	14,6	25,4	8,9	25,0	4,7	–

Спектр питания нерки довольно широк и включает ракообразных (каляниды, гипериидыы, эвфаузииды, гаммариды, креветки), моллюсков (крылоногие и кальмары), рыб и их молодь, а также щетинкочелюстных и гребневиков. Основу питания всегда составляли ракообразные, среди которых доминировали каляниды, гипериидыы и эвфаузииды (от 42,8 до 100% пищевого спектра). Суммарная доля моллюсков, рыб, щетинкочелюстных и гребневиков в пищевом рационе нерки, как правило, не превышала 25% уровня. Необходимо отметить, что наибольшая доля рыб в питании была отмечена у нерки, нагуливавшейся в Петропавловско-Командорской подзоне (табл. 100), в отдельных случаях они составляли около половины ее пищевого рациона.

Спектр питания нерки в период нагула и морской фазы преднерестовой миграции достаточно широк. Его основу составляют гипериидыы и эвфаузииды. Существенную роль в питании играют в Петропавловско-Командорской подзоне каляниды и рыбы, в Тихоокеанской и Северо-Охотоморской подзонах – гаммариды (см. табл. 100).

Таблица 100. **Спектр питания нерки во время преданадромных миграций, %**

Год	Месяц	Компоненты пищи										
		каляниды	гипериниды	эвфаузииды	гаммариды	креветки	крылоногие	кальмары	миктофиды	молодь рыб	гребневики	недифференцированные остатки
Петропавловско-Командорская подзона												
2002	Май	30,5	30,8	16,0	–	–	0,7	20,6	–	1,4	–	–
2003	Июнь	11,5	22,8	22,7	0,2	0,4	–	5,4	13,8	15,1	0,4	7,7
	Июль	17,9	–	14,1	–	–	–	3,6	17,9	17,9	3,6	25,0
	Среднее	11,9	21,5	22,1	0,2	0,4	–	5,3	14,1	15,4	0,5	8,6
Тихоокеанская подзона												
2002	Июнь	0,4	43,1	50,8	–	0,4	–	4,9	–	0,4	–	–
	Июль	–	66,7	21,4	–	2,4	–	2,4	7,1	–	–	–
	Среднее	0,3	46,6	46,6	–	0,7	–	4,5	1,0	0,3	–	–
2003	Июль	11,0	7,1	12,5	26,9	–	–	1,8	8,9	8,9	–	23,2
Северо-Охотоморская подзона												
2002	Июль	–	60,0	40,0	–	–	–	–	–	–	–	–
2003	Июль	7,9	44,6	12,9	5,9	1,0	–	3,0	7,9	7,9	1,0	7,9
	Август	9,5	23,8	9,5	35,7	–	–	2,4	4,8	4,8	–	9,5
	Среднее	8,4	38,4	11,9	14,7	0,7	–	2,8	7,0	7,0	0,7	8,4

По мере развития нерестовой миграции и подхода производителей к нерестовым водоемам наполнение желудков нерки постепенно снижалось. Наибольшее наполнение желудков было в Петропавловско-Командорской подзоне в мае-июне, наименьшее – в Северо-Охотоморской подзоне в июле-августе (табл. 101).

Таблица 101. **Наполнение желудков нерки во время преданадромных миграций, %**

Год	Месяц	Наполнение желудков, балл					Средний балл наполнения	N, экз.
		0	1	2	3	4		
Петропавловско-Командорская подзона								
2002	Май	10,7	11,0	31,4	28,1	18,8	2,33	337
2003	Июнь	29,2	21,5	24,1	22,5	2,7	1,48	373
	Июль	45,8	16,7	20,8	16,7	–	1,08	24
	Среднее	30,2	21,2	23,9	22,2	2,5	1,46	397
Тихоокеанская подзона								
2002	Июнь	26,1	15,6	28,5	23,4	6,4	1,68	289
	Июль	35,3	9,8	25,5	25,5	3,9	1,53	50
	Среднее	27,5	14,7	28,0	23,7	6,1	1,66	339
2003	Июль	48,1	17,3	17,3	17,3	–	1,04	75
Северо-Охотоморская подзона								
2002	Июль	75,0	–	16,7	8,3	–	0,58	12
2003	Июль	64,8	13,7	11,5	8,6	1,4	0,68	139
	Август	60,6	13,1	11,5	14,8	–	0,80	61
	Среднее	63,5	13,5	11,5	10,5	1,0	0,72	200

7.4.5. Биологическая структура популяций

7.4.5.1. Возрастной состав

Возрастной состав нерки самый сложный среди всех видов тихоокеанских лососей. С учетом предельных значений пресноводной (6+ лет) и морской (5+ лет) жизни количество возрастных групп у вида в целом достигает 41. Однако в крупных природных популяциях, обитающих, например, в таких реках, как Камчатка, Большая, число возрастных групп варьирует в пределах 12–14, а их общее число у азиатской нерки достигает 20 (Бугаев В.Ф., 1995). Возрастной состав нерки материкового побережья Охотского моря насчитывает 11 возрастных групп. Преобладают рыбы с 1–2 пресноводным и 3 годами жизни в море. Набор возрастных групп в отдельных популяциях охотоморской нерки варьирует от 3 до 8 (табл. 102).

Таблица 102. **Возрастной состав проходной нерки охотоморского побережья, %**

Водоем – год исследования	Возраст, лет											N, экз.
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	
р. Авекова, оз. Пыльгинское – 1969 г.	–	3,7	29,6	3,7	–	22,2	37,0	3,7	–	–	–	27
р. Гижига – 2001г.	–	7,7	76,9	–	–	–	15,4	–	–	–	–	13
р. Гижига – 2002 г.	–	20,0	60,0	–	–	20,0	–	–	–	–	–	10
р. Наяхан, оз. Нерка – 1984 г.	–	–	3,7	–	–	1,9	90,7	–	–	–	3,7	54
р. Ола – 1995 г.	–	1,0	52,6	–	–	1,0	45,4	–	–	–	–	97
р. Ола – 1996 г.	–	2,1	16,5	–	–	5,2	71,1	–	–	1,0	4,1	100
р. Ола –1997 г.	–	–	4,1	–	–	14,4	67,1	–	–	8,2	6,2	97
р. Ола – 1998 г.	–	28,3	2,3	–	–	22,9	39,7	–	–	–	6,8	44
р. Ола – 1999 г.	–	2,8	82,3	–	–	5,5	8,8	–	–	0,6	–	181
р. Ола – 2000 г.	–	15,7	64,6	1,0	–	5,0	13,7	–	–	–	–	200
р. Ола – 2001	–	–	23,8	–	–	9,5	66,7	–	–	–	–	21
р. Ола – 2002 г.	–	1,1	37,9	–	–	1,1	59,9	–	–	–	–	87
р. Иня, оз. Хэл-Дэги – 1982 г.	2,8	14,3	8,6	–	45,7	22,9	2,8	–	2,8	–	–	35
р. Иня, оз. Хэл-Дэги – 2000 г.	1,7	12,7	–	0,8	19,5	49,1	0,9	–	5,9	9,3	–	118
р. Кухтуй – 1983 г.	–	–	68,0	1,0	–	8,0	15,0	–	–	–	1,0	100
р. Охота – 1983 г.	–	12,1	65,7	1,0	–	4,0	16,2	1,0	–	–	–	99
р. Охота – 1999 г.	–	8,7	85,9	–	–	0,7	4,0	–	–	–	0,7	149
оз. Б. Уегинское – 1968 г.	–	13,7	40,9	–	1,8	9,1	34,5	–	–	–	–	53

Примечание. По р. Авекова данные приведены из отчета ФГУ «Охотскрыбвод» (1969), по оз. Б. Уегинское по О.А. Никулину (1970).

Представляют интерес рыбы немногочисленных возрастных групп 1.1, 2.1 и 3.1, проведшие в море один год, длина которых, как правило, не превышает 40 см. Возможно, что эти рыбы развивались по карликовому типу, а потом скатились в море и созрели за один год жизни в море. То есть у этих рыб при достаточно высокой скорости роста происходит акселерация созревания до достижения ими характерных для популяции средних размеров – 58–60 см.

По продолжительности пресноводного периода жизни у проходной нерки материкового побережья Охотского моря можно выделить 2 группы особей:

первую составляют рыбы, в основной массе скатывающиеся в возрасте 1 года, а вторую – в возрасте 2 лет и старше. Анализ имеющихся в нашем распоряжении данных показал, что различия в возрасте ската обусловлены наличием реофильной и лимнофильной форм, молодь которых скатывается преимущественно после 1 и 2 лет нагула в пресных водах. Например, в р. Гижига воспроизводится реофильная форма нерки и из этой реки годовиками скатывается 82,6% покатников. В р. Ола доли речной и озерной нерки примерно равные, соответственно годовиками из реки скатывается около 55% особей, а 2- и 3-годовиками – около 45%. В оз. Нерка (р. Наяхан) и Хэл-Дэги (р. Иня) воспроизводится лимнофильная форма нерки, и ее молодь в основной массе скатывается после 2-летнего нагула в пресных водах, соответственно 92,6 и 69,6–71,5%. Интересно, что такая же зависимость была выявлена у кижуча, воспроизводящегося в реках северных островов Курильской гряды (Гриценко и др., 2000).

Как показано на рис. 70 и в табл. 103, сходная картина по массовым возрастам ската наблюдается и в остальных популяциях нерки Дальнего Востока.

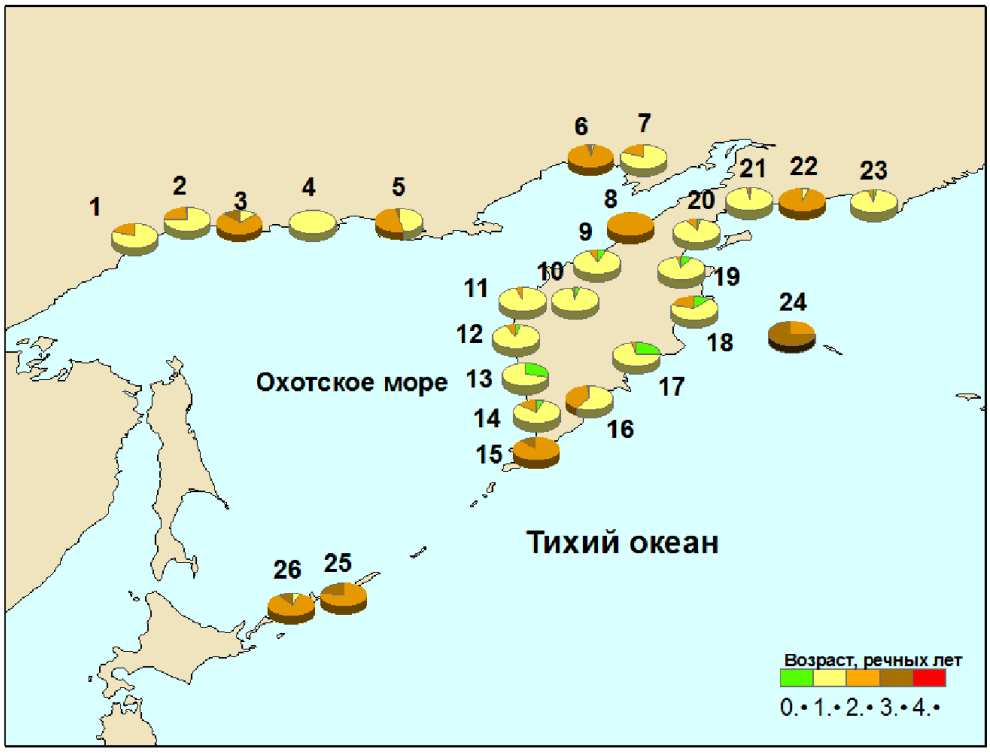


Рис. 70. **Встречаемость и распределение фенотипов нерки, различающихся по продолжительности пресноводного периода жизни в некоторых водоемах Дальнего Востока (наши данные; данные В.Ф. Бугаева, 1995):** 1 – р. Охота, 2 – р. Кухтуй, 3 – р. Иня (оз. Хэл-Дэги), 4 – р. Быструха, 5 – р. Ола, 6 – р. Наяхан (оз. Нерка), 7 – р. Гижига, 8 – р. Палана, 9 – р. Тигиль, 10 – р. Хайрюзовая, 11 – р. Ича, 12 – р. Воровская, 13 – р. Утка, 14 – р. Большая, 15 – р. Озерная, 16 – оз. Дальнее, 17 – р. Тихая, 18 – р. Камчатка, 19 – р. Хайлюля, 20 – р. Карага, 21 – р. Авьяваям, 22 – р. Култушная (оз. Илир-Гытхын), 23 – р. Апука, 24 – оз. Саранное, 25 – оз. Сопочное, 26 – оз. Красивое

Таблица 103. **Продолжительность пресноводного периода жизни нерки некоторых водоемов Дальнего Востока**

Водоем	Год	Речных лет						
		0.х	1.х	2.х	3.х	4.х	5.х	6.х
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Озера								
Материковое побережье Охотского моря								
Хэл-Дэги (р. Иня)	1986	–	25,7	71,5	2,8	–	–	–
Хэл-Дэги (р. Иня)	2000	–	15,2	69,6	15,2	–	–	–
Нерка (р. Наяхан)	1984	–	3,7	92,6	3,7	–	–	–
Западное побережье п-ова Камчатка								
Паланское (р. Палана)	1983	–	0,7	98,3	1,0	–	–	–
Курильское (р. Озерная)	1940–1944	–	–	100	–	–	–	–
То же	1970–1975	–	–	85,2	14,8	–	–	–
Восточное побережье п-ова Камчатка								
Дальнее (р. Паратунка)	1935–1947	–	62,0	37,0	1,0	–	–	–
То же	1948–1963	–	43,0	39,0	15,0	–	–	–
Ближнее (р. Паратунка)	–	–	52,3	38,0	9,7	–	–	–
Медвежье (р. Авача)	1961	–	26,7	73,3	–	–	–	–
Лиственничное	1980	–	–	49,0	48,9	2,1	–	–
(р. Лиственничная)	1984	–	6,1	93,9	–	–	–	–
Авачинское (р. Авача)	1988	–	10,2	69,5	20,3	–	–	–
Олюторский район								
Илир-Гытхын (р. Култушная)	1983	–	6,0	92,0	2,0	–	–	–
Анадырско-Наваринский район								
Майниц (р. Туманская)	1928	1,7	13,8	81,1	3,4	–	–	–
Восточная Чукотка								
Сеутакан (р. Сеутакан)	1976	–	98,2	1,8	–	–	–	–
Аччен (р. Аччен)	1975	–	42,6	57,4	–	–	–	–
То же	1975	–		76,9	23,1	–	–	–
о. Беринга								
Саранное (р. Саранная)	1960–1965	–	4,4	65,6	29,6	0,4	–	–
То же	1985–1990	–		24,1	72,3	3,6	–	–
о. Итуруп								
Сопочное	1965	–	–	76,7	23,3	–	–	–
Красивое (р. Урумпет)	1964–1967	–	8,1	79,0	12,9	–	–	–
То же	1990	–	–	44,0	56,0	–	–	–
Реки								
Материковое побережье Охотского моря								
Кухтуй	1983	–	75,0	23,0	2,0	–	–	–
Охота	1968	–	54,6	45,4	–	–	–	–
То же	1983	–	78,8	21,2	–	–	–	–
– « –	1999	–	94,6	4,7	0,7	–	–	–
Ола	1995–2002	–	54,5	42,6	2,8	–	–	–
Гижига	2001–2002	–	82,6	17,4	–	–	–	–

Окончание табл. 103

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Западное побережье п-ова Камчатка								
Тигиль	1981	7,9	84,2	7,9	–	–	–	–
Хайрюзовая	1984	3,7	92,9	2,7	–	–	–	–
Ича	1986		94,1	5,9	–	–	–	–
Крутогорова	1971	6,5	86,0	7,5	–	–	–	–
Воровская	1965	4,0	86,9	9,1	–	–	–	–
Кихчик	1931	16,8	77,6	5,6	–	–	–	–
Утка	1965	28,0	72,0	–	–	–	–	–
Большая	1935–1947	7,6	88,5	3,9	–	–	–	–
То же	1957	6,7	76,3	15,0	2,0	–	–	–
Восточное побережье п-ова Камчатка								
Авача	1988	–	10,2	69,5	20,3	–	–	–
Тихая	1981	25,0	70,0	5,0	–	–	–	–
Камчатка	Июнь, 1983	7,4	63,7	26,1	0,1	–	–	–
Камчатка (морской невод)	Июль, 1983	14,0	64,2	21,5	0,3	–	–	–
Столбовая	1984	7,0	73,0	17,4	2,6	–	–	–
Маламваям	1983	4,7	46,4	48,9	–	–	–	–
Хайлюля	1977–1986	9,5	85,1	4,8	0,6	–	–	–
Ивашка	1966	42,8	54,9	2,3	–	–	–	–
Карага	1988	3,7	86,7	9,6	–	–	–	–
Тымлат	1973	11,4	83,6	4,7	–	–	–	–
Кичига	1981	11,8	84,3	2,9	1,0	–	–	–
Олюторский район								
Авьяваям	1962	7,0	73,7	19,3	–	–	–	–
То же	1985–1986	1,8	95,5	2,7	–	–	–	–
Апука	1985	2,9	91,2	5,9	–	–	–	–
Ананапыльген	1980	–	0,7	33,5	37,1	7,7	14,0	7,0
Анадырско-Наваринский район								
Уколоят	1989	6,4	85,4	8,2	–	–	–	–

Примечание. Данные по возрастному составу нерки оз. Хэл-Дэги, Наяхан, Сопочное, а также рр. Кухтуй, Охота, Ола и Гижига приведены по нашим данным, по остальным водоемам – по В.Ф. Бугаеву (1995).

Исключение составляет нерка, воспроизводящаяся в рр. Палана, Озерная, Авача, Малаваям, Ананапыльген и Туманская, что, по-видимому, объясняется наличием в бассейнах этих рек озер, удобных для воспроизводства лимнофильной формы, и ограниченностью биотопов, пригодных для размножения реофильной формы нерки. Вполне возможно, что этим же объясняется скат большей части или всей молоди нерки, воспроизводящейся в оз. Дальнее, Ближнее и Сеутакан, после 1 года нагула в пресных водах. Отметим, что часть молоди реофильной нерки из рек может выходить сеголетками, а ее большая часть практически никогда не задерживается в пресных водах больше 3 лет (исключение составляет нерка р. Ананапыльген, способная нагуливаться в реке до 6 лет), тогда как у лимнофильной формы не было обнаружено ни одного экземпляра, не имеющего пресноводного нагула, и ее молодь в пресных водах может задерживаться свыше 3 лет.

По-видимому, причиной разновременного ската молоди нерки этих экологических форм являются условия обитания. Меньшая, по сравнению с озерами, кормность горных лососевых рек, очевидно, не способствует длительному нагулу молоди реофильной нерки, тогда как в озерах существуют условия для ее более продолжительного нагула. Снижение численности популяций и улучшение кормовых условий способствуют увеличению продолжительности пресноводного периода жизни молоди и увеличению относительной численности жилой карликовой нерки (Крогиус и др., 1969; Никулин, 1970). Не последнюю роль в задержке молоди в нерестовых водоемах, вероятно, играет и термический режим нагульных водоемов. В мезотрофных озерах температурный режим и кормовая база более благоприятные (Никулин, 1970, 1975), чем в холодноводных олиготрофных нерестовых реках побережья.

На основании этого можно предположить, что одним из факторов, обусловливающих изменчивость возрастного состава проходной нерки, является численное соотношение в подходах лимнофильной и реофильной экологических форм.

7.4.5.2. Длина и масса тела

Проходная нерка материкового побережья Охотского моря характеризуется сравнительно небольшими размерно-весовыми показателями. Средняя по годам длина тела варьирует от 57,2 до 63,6 см, масса – от 2,32 до 2,81 кг. Максимальная длина составляет 72 см, масса тела – 5,3 кг. Самцы в среднем крупнее самок. Средняя длина самцов в различных популяциях варьирует от 55,7 до 64,5 при колебаниях признака от 48 до 71 см, самок – от 54,0 до 62,2 при колебаниях от 47 до 72 см (табл. 104). Наиболее крупная нерка обитает в рр. Авекова, Гижига и Ола – ее средние размеры до 62 см, масса – до 2,7–2,8 кг. Нерка небольшой реофильной популяции, обитающей в р. Быструха, незначительно отличается от рыб других популяций. Выделяется она лишь высокими показателями зрелости гонад, так как река невелика по протяженности и производители подходят к устьевой зоне уже в 4-й стадии зрелости гонад.

В реках Охотского района нерка мельче – в среднем 57–58 см и 2,3–2,5 кг. Как правило, в популяциях преобладают самки – 57,1–69,1%. Дефицит самцов проходной формы, очевидно, восполняется самцами жилой нерки, однако возможно, что преобладание в подходах самок связано с тем, что обловы проводились во второй половине анадромной миграции (см. табл. 104).

Размеры проходной нерки озерно-речной системы Хэл-Дэги (бас. р. Иня) в 1982 г. колебались от 45 до 58 см, масса тела – от 0,75 до 2,60 кг (Волобуев, Рогатных, 1998). В 2000 г. самцы нерки из этого озера достигали длины 62,8 см и массы 3,70 кг, самки – 59,0 см и 2,38 кг, средняя длина составила 54,9 см, масса – 2,09 кг (см. табл. 104). Сходные данные для нерки оз. Б. Уегинское приводит О.А. Никулин (1970). Длина проходных рыб в отдельных возрастных группах колебалась от 44,0 до 65,0 см, масса тела – от 0,91 до 3,16 кг. Упитанность по Кларк самцов нерки р. Ола составила 1,33 (1,08–1,47), самок – 1,39 (1,12–1,51).

Биологические показатели молоди нерки различаются в зависимости от типа нагульных водоемов и условий обитания в них. Так, в олиготрофных североамериканских озерах годовики нерки достигают длины 60–80 мм и массы 4–5 г, в мезотрофных – 130–140 мм и 18–27 г, соответственно (Burgner R.L., 1991). В олиготрофном оз. Курильское годовики достигают длины 64 мм, 2-годовики – 97 мм и 3-годовики – 108 мм (Селифонов, 1970). В мезотрофном оз. Дальнее годовики в среднем имеют длину 116 мм и массу 16,4 г, 2-годовики – 154 мм и 36,2 г, 3-годовики – 203 мм и 79,6 г (Крогиус, Крохин, 1948).

Таблица 104. **Некоторые биологические показатели проходной нерки материкового побережья Охотского моря**

Год	Длина тела, см			Масса тела, кг			ГСИ, в % от массы целой		ИП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола	самцы	самки			
р. Авекова											
1969	62,8±0,5 60,0–64,5	56,7±0,7 50,0–60,5	58,7±0,7 50,0–64,5	3,39±0,10 2,90–3,80	2,53±0,09 1,70–3,00	2,81±0,10 1,70–3,80	–	–	–	66,7	27
р. Гижига											
2001	65,0±1,6 62,0–67,5	60,4±0,9 55,5–64,5	61,5±1,0 55,5–67,5	3,22±0,21 2,80–3,48	2,57±0,16 1,74–3,38	2,72±0,15 1,74–3,48	2,63±0,35 2,01–3,21	9,39±0,45 5,99–11,26	4889±507 1827–7656	76,9	13
2002	–	62,1±1,2 57,2–69,5	62,1±1,2 57,2–69,5	–	2,56±0,1 2,09–3,14	2,56±0,1 2,09–3,14	–	10,21±0,74 5,73–13,47	5001±778 2421–8192	100	10
р. Ола											
1995	64,2±0,7 55,0–70,0	61,4±0,3 58,0–67,0	62,5±0,3 55,0–70,0	3,11±0,09 1,80–3,90	2,57±0,04 1,90–3,35	2,77±0,05 1,80–3,90	1,55±0,15 0,64–4,88	4,76±0,14 0,90–7,08	3154±436 2057–5495	63,9	97
1996	64,5±1,0 51,0–71,0	62,0±0,3 55,0–72,0	62,7±0,4 51,0–72,0	3,10±0,13 1,53–4,20	2,66±0,05 1,87–3,98	2,80±0,06 1,53–4,20	1,49±0,15 0,58–4,81	4,52±0,10 1,76–6,02	–	69,1	97
1997	65,6±0,7 52,0–71,0	62,2±0,4 54,0–69,0	63,6±0,4 52,0–71,0	3,10±0,11 1,62–4,00	2,55±0,05 1,73–3,38	2,78±0,06 1,62–5,26	2,71±0,17 0,61–5,26	5,28±0,13 3,66–7,56	–	58,6	99
1998	58,6±1,9 48,0–67,0	58,6±0,8 50,0–64,0	58,6±0,8 48,0–67,0	2,34±0,26 1,14–4,00	2,31±0,09 1,40–3,36	2,32±0,10 1,14–4,00	–	–	–	68,2	44
1999	62,2±0,9 56,0–68,0	59,8±0,3 51,0–68,0	60,8±0,3 50,0–71,5	2,85±0,13 1,93–3,63	2,49±0,04 1,60–5,31	2,63±0,04 1,43–5,31	4,02±0,54 0,94–6,97	5,17±0,10 1,90–7,64	3656±71 1088–5580	63,0	181
2001	63,4±1,1 57,8–68,7	61,1±0,7 56,5–64,6	62,1±0,7 56,5–68,7	2,73±0,16 2,00–3,50	2,39±0,1 1,75–2,83	2,54±0,1 1,75–3,50	–	–	–	57,1	21
2002	62,7±0,7 55,0–69,0	59,9±0,3 52,0–64,0	60,9±0,4 52,0–69,0	2,69±0,11 1,60–3,00	2,41±0,04 1,77–3,11	2,50±0,05 1,00–3,60	3,10±0,20 0,70–6,30	5,80±0,20 3,20–8,60	3389±140 1912–6144	65,5	87
р. Быструха											
1998	62,8±1,7 60,0–67,0	58,0±0,8 53,0–62,0	59,3±0,9 53,0–67,0	2,74±0,22 2,40–3,34	2,11±0,09 1,70–2,50	2,28±0,11 1,70–3,34	2,84±1,34 1,50–4,17	14,54±1,06 9,20–20,53	4816±302 3696–6552	73,3	15

р. Кухтуй										
1983	58,7±0,5 52,5–66,2	56,5±0,4 49,4–62,3	57,5±0,3 49,4–66,2	2,48±0,05 1,82–3,35	2,23±0,05 1,32–2,92	2,34±0,04 1,32–3,35	2,42±0,13 0,72–5,21	5,97±0,16 3,40–9,54	–	56,0	100
р. Охота										
1983	59,4±0,6 51,7–66,6	56,0±0,4 47,7–61,5	57,2±0,4 47,7–66,6	2,72±0,09 1,77–3,95	2,25±0,05 1,38–2,89	2,41±0,05 1,38–3,95	2,45±0,16 1,06–5,40	5,73±0,15 3,43–8,33	–	66,0	100
1999	59,7±0,5 50,0–67,0	56,7±0,2 49,0–61,0	57,8±0,3 49,0–67,0	2,77±0,07 1,42–3,96	2,30±0,03 1,40–3,08	2,48±0,04 1,40–3,96	2,27±0,11 0,68–4,44	5,75±0,16 2,15–9,35	3144±140 1362–7448	61,7	149
2000	59,1±0,4 51,1–67,6	55,9±0,3 49,1–69,4	57,2±0,3 49,1–69,4	2,80±0,06 1,60–4,00	2,32±0,03 1,48–3,05	2,52±0,04 1,48–4,00	3,25±0,13 1,30–8,20	6,20±0,14 3,41–10,14	2760±71 1386–4612	57,5	200
оз. Хэл-Дэги										
2000	55,7±0,8 37,3–62,8	54,0±0,3 47,3–59,0	54,9±0,5 37,3–62,8	2,27±0,09 0,61–3,70	1,91±0,04 1,25–2,38	2,09±0,05 0,61–3,70	–	–	–	48,5	103

Примечание. Над чертой – средняя арифметическая и ошибка средней, под чертой – пределы варьирования признака.

Сеголетки из мезотрофного оз. Б. Уегинское достигают в основном 80–110 мм и массы 8–13 г, а двухлетки – 160–180 мм и массы 54–86 г (Никулин, 1970). Двухлетки нерки из оз. Хэл-Дэги в среднем достигают длины 141 мм, массы – 28,6 г, 3-летки, соответственно, 149 мм и 33,8 г. У годовиков нерки из олиготрофного оз. Пекульнейское длина составила 83,1–85,5 (84,0) мм, масса – 5,51–6,71 (6,07) г (Черешнев и др., 2002). Согласно данным обратного расчисления роста, молодь нерки р. Гижига за первый год жизни в реке достигает в среднем 65–71 мм, за второй год – 109 мм. Годовики нерки р. Ола в среднем в пресных водах вырастают до 55–84 мм, 2- и 3-годовики, соответственно, до 94–101 и 125 мм.

7.4.5.3. Плодовитость

Абсолютная плодовитость проходной формы азиатской нерки колеблется в широких пределах – от 750 до 11 000 икр., средние показатели варьируют в диапазоне 2132–6990 икр. (Грачев, 1968; Бугаев В.Ф., 1995; Макоедов и др., 2000; Голубь, 2003). Абсолютная плодовитость нерки материкового побережья Охотского моря в среднем изменялась в различных популяциях и по годам наблюдений от 2760 до 5001 икр. при колебаниях признака от 1088 до 8192 икр. На североохотоморском побережье наибольшей средней плодовитостью характеризуется нерка р. Гижига – 4889–5001 икр. Наименее плодовита нерка юго-западной части побережья из водоемов охотского стада – 2760–3144 икр. (см. табл. 104). Как известно, абсолютная плодовитость тесно связана с размерами рыб: более крупные рыбы отличаются большей плодовитостью (Бугаев В.Ф., 1995). В целом по азиатской части ареала наиболее крупной и плодовитой является нерка Чукотки, а из популяций чукотской нерки наибольшей плодовитостью выделяется нерка р. Туманская и оз. Майниц (Черешнев, Агапов, 1992б; Попова, 1998; Голубь, Голубь, 2005). Колебания ее средних значений по годам наблюдений

составляют 4811–6974 икр. при размахе вариабельности признака 1278–10 551 икр. (Голубь, Голубь, 2005). Установлено, что реофильная нерка имеет более низкую плодовитость, чем озерная (Rounsefell, 1957; Бугаев В.Ф., 1995), а самки, проведшие в пресных водах больше времени, имеют бо́льшую абсолютную плодовитость (Семко, 1954; Rounsefell, 1957). Широкий диапазон изменчивости абсолютной плодовитости азиатской нерки свидетельствует о разнообразии условий воспроизводства и биологической гетерогенности ее стад и популяций, в частности, разные значения плодовитости могут определяться и в результате формирования жизненной стратегии внутривидовых форм (экотипы, сезонные расы, карликовые формы, жилые популяции).

7.4.5.4. Упитанность, зрелость

Коэффициент зрелости самцов в различных популяциях изменялся в пределах 1,49–4,02, у самок – от 4,76 до 14,54. Наибольшими показателями зрелости гонад выделяется нерка небольшой р. Быструха, куда производители подходят с уже зрелыми половыми продуктами (см. табл. 104).

7.4.6. Численность и промысел

Численность нерки на материковом побережье Охотского моря невелика, наиболее значимые популяции вида обитают в бас. рр. Охота и Ола. Из них наиболее крупная – охотская популяция. В 1930-е гг. только в Уегинскую озерно-речную систему заходило до 100 тыс. особей нерки (Правдин, 1940). В 1960-е гг. численность этого локального стада снизилась до 10–20 тыс. рыб (Никулин, 1970). Тем не менее эта популяция представляет интерес в плане увеличения численности проходной нерки за счет мероприятий по ее искусственному воспроизводству. Другой перспективной в этом отношении популяцией является ольская с субпопуляциями, обитающими в озерно-речных системах Мак-Мак, Чека, Киси. После проведенных Охотскрыбводом работ по фертилизации и зарыблению этих озер сеголетками нерки возвраты ее в р. Ола возросли на порядок, и в 1996 г. было учтено около 10 тыс. производителей (Пузиков, 1998). Согласно промысловой статистике, вылов нерки на северном побережье (Магаданская область) в конце XX в. (1991–2000 гг.) колебался от 0,3 до 2,0 т, в Охотском районе – от 4,3 до 92,6 т (Лососи-2004–2009). Таким образом, существенного промыслового значения имеющиеся популяции нерки на материковом побережье Охотского моря не представляют. И в Магаданской области, и в Охотском районе Хабаровского края нерка добывается как прилов при промысле горбуши и кеты, а также является объектом спортивно-лицензионного лова. Тем не менее этот вид представляет интерес для развертывания работ по искусственному воспроизводству и наращиванию численности вида за счет мероприятий по заводскому разведению. Четырьмя лососевыми рыбоводными заводами, расположенными на реках Тауйской губы, с 1990 по 2009 г. выпущено для морского нагула 7 млн мальков нерки. Наиболее крупные выпуски нерки (более 1 млн рыб) были в 2002, 2003 и 2008 г.

Глава 8. О ФОРМИРОВАНИИ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ У ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Жизненная стратегия в эволюционной биологии определяется как генетически детерминированная жизненная история или программа поведения, которая возникает под влиянием естественного отбора (Gross, 1987; Павлов и др., 1999, 2001). Жизненная стратегия вида – это способ реализации его онто- и филогенетических траекторий развития, в результате чего обеспечиваются комплекс адаптаций организма в экосистеме и варианты его существования в виде той либо иной формы или экотипа, которые могут определяться условиями среды путем воздействия на гормонально-ферментативную систему организма.

Тихоокеанские лососи занимают широкую нишу различных природных условий по ареалу видов рода *Oncorhynchus* и показывают примеры реализации различных типов жизненных стратегий в зависимости от условий среды. Реализация тех или иных вариантов жизненных стратегий предусматривает успех воспроизводства видов, их стабильность во времени и пространстве. Жизненные стратегии направлены на реализацию жизненного цикла в рамках той или иной модели развития организма, которые обусловливаются и запускаются под влиянием комплекса абиотических факторов. В каждой части своего ареала вид должен отвечать требованиям условий среды, в которой он обитает.

Среди внешних условий можно выделить две основные группы факторов, оказывающих влияние на фенотип: климатические и биотические (биотопические) факторы (Майр, 1974). Как правило, разные фенотипы характеризуются различными типами реализации жизненной стратегии (Иванков, 1967а; Куликова, 1975; Андреев, Никулин, 1977; Грачев, 1983; Павлов и др., 1999, 2001; Савваитова и др., 1998, 2005; Withler, 1966; Thorpe, 1987, 1990).

Как известно, один и тот же генотип под влиянием условий среды может продуцировать разные фенотипы, адаптированные к тем или иным природным условиям и различающиеся по целому комплексу признаков. Каждый вид характеризуется набором адаптивных морфофизиологических признаков, обеспечивающих ему существование в той или иной экологической нише.

Известно, что адаптивные свойства видов проявляются только во взаимодействии с условиями среды. Эти вариации фенотипов И.И. Шмальгаузен (1968) назвал «адаптивными нормами реакции», или адаптивным полиморфизмом, Б.М. Медников (1987) – «адаптивными нормами», или «дискретными адаптивными нормами». По мнению этих авторов, один и тот же вид в разных условиях может быть представлен одной или несколькими адаптивными нормами. Вид в целом приспособлен к жизнеобитанию не в одной своей форме, а в двух или нескольких формах, и не к одному биотопу или сезону, а к нескольким (Шмальгаузен, 1968). Каждый генотип в разных средах способен дать начало определенному спектру фенотипов. Способность к их формированию наследственна. Наследуются не сами признаки, а код наследственной информации, определяющий комплекс возможностей развития – норму реакции генотипа, в пределах которой возможно взаимодействие развивающейся особи со средой. В генетической программе развития каждого организма заложен не один, а целый пакет вариантов формирования фенотипов, причем в конкретных условиях реализует-

ся, как правило, один из них (Яблоков, Юсуфов, 1976; Грант, 1980; Медников, 1987).

Так, например, у лососевых рыб один и тот же вид может быть представлен разными адаптивными нормами, специализированными по кормовой нише: планктофагами, бентофагами или хищниками; по местообитанию и миграционной активности: проходная, озерно-речная, озерная, карликовая ручьевая; по срокам и местам размножения (практически в течение всего года), что особенно ярко проявляется на примере видов экологически высокопластичного рода *Salvelinus* (Савваитова, 1985).

В стабильных условиях норма реакции сужается под воздействием стабилизирующего отбора или при полном отсутствии отбора, а в экстремальных увеличивается и возможна реализация резервных вариантов развития. В случае существования вида в стабильных, слабо меняющихся условиях в череде поколений воспроизводится одна и та же адаптивная норма, способность к выщеплению альтернативных жизненных форм утрачивается и вид из поливалентного переходит в состояние моновалентного. И, наоборот, вид из моновалентного может перейти в состояние поливалентного при высвобождении или наличии новых экологических ниш по питанию, обитанию, размножению и т. д., например, при вселении в новое местообитание. То есть среда обитания действует как основной сигнальный фактор, определяющий развитие организма в том или ином направлении. Вероятно, влияние внешней среды действует на геном не прямо, а опосредованно, чаще всего затрагивая гормональную ось организма (Медников, 1987).

Таким образом, способность к реализации того или иного варианта жизненной стратегии вида можно определить как систему альтернативных жизненных форм, когда в определенных условиях реализуется один фенотип. Формирование той или иной формы вида в различных условиях существования является результатом генетической изменчивости, когда в определенных условиях среды реализуется тот или иной фенотип (Медников, 1987).

В соответствии с особенностями экологии, среды обитания и генетически обусловленной нормой реакции видов у тихоокеанских лососей можно выделить несколько типов организации жизненной стратегии. Так, например, по степени привязанности к пресным водам тихоокеанских лососей можно подразделить на две группы: с коротким пресноводным периодом обитания молоди в нерестовых водоемах – до 3–4 мес (горбуша, кета) и с продолжительным (кижуч, нерка, сима, чавыча) – до 6 лет.

Тем не менее для молоди кеты известны случаи пребывания в реке после выхода из нерестовых бугров в течение лета, осени и даже зимовки в родных водоемах и ската в море на следующий год в возрасте годовика, но это скорее исключение, чем правило (Волобуев, 1983б; Штундюк, 1987; Merrit, Raymond, 1983). Отмечен также случай зимовки молоди кеты в лагуне чукотской реки Сеутакан (Черешнев, Агапов, 1992а).

Точно так же известны случаи ската в море лососей с длительным пресноводным периодом обитания в возрасте сеголетка – нерки (Бугаев В.Ф., 1995; Карпенко, 1998; Burgner W.A., 1962), кижуча (Волобуев, Рогатных, 1982а; Рогатных, 1990; Karpenko, 1991; Sandercock, 1991; Pearcy, 1992), чавычи (Вронский, 1972; Смирнов А.И., 1975; Виленская и др., 2000; Макоедов и др., 2000; Бугаев В.Ф., 2007; Orsi, 1988; Healey, 1991), симы (Воловик, 1963; Kato, 1991). В одних случаях скат сеголетков в море обусловлен в основном пассивным выносом мальков в прибрежье и носит случайный характер, в других ситуациях это является видоспецифичной особенностью биологии и рыбы без записи пресноводного периода жизни на чешуе встречаются в популяциях довольно часто.

Разнообразные условия среды обитания лососей способствуют образованию экологических форм – экотипов. Так, у кеты известны ключевые, русловые и озерные экотипы по местам воспроизводства (Кузнецов И.И., 1937; Остроумов, 1967; Иванков, 1984; Волобуев, 1983а, 1984; Каев, Ардавичус, 1984; Каев и др., 1996; Николаева, Овчинников, 1988; Волобуев, Рогатных, 1997; Заварина, 1994; Овчинников, Макоедов, 1994).

Реофильные и лимнофильные экотипы по местам размножения известны у нерки. Ранняя форма нерки размножается в основном в притоках озер – реках и ручьях, в ключах и лимнокренах, и реже – на литорали озер; поздняя в основном размножается на литорали озер или в приустьевых зонах впадающих в озера рек (чашах) и реже – в текучих водоемах (Смирнов А.И., 1975; Коновалов, 1980; Бугаев В.Ф., 1995). На материковом побережье преобладает лимнофильная форма нерки, тогда как в бассейне Берингова моря (озерно-речная система Майно-Пыльгино) доминирует реофильная нерка (до 95%) (Голубь, 2003).

Проходной кижуч размножается как в реках и ручьях (ключах), так и в озероподобных лимнокренах с очень слабым течением (0,03–0,1 м/с). Основные нерестилища горбуши располагаются в русле рек и их притоках, однако часть производителей может успешно размножаться в приливной зоне моря на выходах пресных вод (Hunter, 1959; Noerenberg, 1963; Jones, 1978). Доля таких нерестилищ на побережье южной и юго-восточной Аляски может колебаться от 13 до 74% (Heard, 1991).

Наравне с анадромными формами у лососей существуют немигрирующие жилые и резидентные, отмеченные у нерки, кижуча и симы, жизненный цикл которых протекает в озерах и реках. Жилая нерка известна в виде кокани, образующей самовоспроизводящиеся популяции, распространенные на азиатском и североамериканском побережьях: на Камчатке, Хоккайдо, в штатах Вашингтон, Орегон, Айдахо, Британской Колумбии и реже на Аляске (Крохин, Крогиус, 1936; Куренков, 1972, 1974; Остроумов, 1977; Oshima, 1934; Ricker, 1940; Rounsefell, 1958; Nelson, 1968). В популяциях нерки-кокани отмечено нормальное соотношение полов, они могут обитать как отдельно от проходной нерки, так и симпатрично с ней.

Производной от анадромной формы (дериватом) является резидентная нерка, обитающая в озерах и представленная в основном карликовыми самцами (до 95%), которые могут участвовать в совместном нересте с проходной формой. Жилые карликовые самцы, как правило, преобладают в малочисленных депрессивных популяциях проходной нерки с хорошей обеспеченностью пищей потомства, например, в оз. Б. Уегинское и Хэл-Дэги на материковом побережье Охотского моря (Никулин, 1970, 1975; Волобуев, Рогатных, 1998), на Камчатке в оз. Дальнее (Крохин, 1967), в оз. Калтес в Британской Колумбии (Ricker, 1938).

Жилой кижуч Камчатки был описан в середине прошлого века (Двинин, 1949), в дальнейшем он был обнаружен в других озерах Камчатки и о. Беринга (Командорские острова) (Горшков, 1977; Куренков, 1977; Куренков и др., 1983; Токранов и др., 2005). Число экологических форм кижуча зависит, по-видимому, от размеров и морфологии озер. Так, в оз. Саранное на о. Беринга и в оз. Халактырское и Дальнее на Камчатке сосуществуют три экологические формы кижуча: карликовые неотенические самцы, жилая и проходная формы (Куренков и др., 1982; Введенская, Куренков, 1988). В изолированном от моря оз. Котельное имеется только одна жилая форма с соотношением самцов и самок 1:1. Все формы имеют отличия по окраске, соотношению полов, возрастной структуре, размерам, пищевым предпочтениям.

Скороспелые самцы известны в популяциях крупного проходного кижуча (каюрки или джеки), резидентные карликовые самцы могут образовываться

в популяциях жилого кижуча, например, карликовые самцы популяции жилого кижуча оз. Саранное и Голыгинское (Куренков и др., 1982; Зорбиди и др., 2006).

Жилые популяции кижуча существуют и на Североамериканском континенте (Foerster, Ricker, 1953; Rounsefell, 1958). Карликовая форма представлена обычно одними самцами и, очевидно, имеет эпигенетическую природу.

У симы насчитывается до четырех экологических форм самцов (Семенченко и др., 2003): анадромная форма, карликовая резидентная форма, промежуточная между первой и второй (джеки) и жилая пресноводная форма. Известно, что часть речных самцов симы после нереста выживает и может участвовать в повторном нересте (Крыхтин, 1962; Воловик, 1963; Смирнов А.И., 1975; Иванков и др., 1977, 1984; Гриценко, 2002; Семенченко и др., 2003; Кузищин и др., 2009; Tsiger et al., 1994). Кроме того, выжившие после первого или второго нереста самцы могут смолтифицироваться, скатиться в море и вернуться после нагула на нерест в качестве джека или проходного самца.

Отмечен факт выживания после нереста нерки-кокани, вселенной в камчатское кальдерное оз. Ксудач (Погодаев, Куренков, 2007). Установлено, что происходит регенерация отнерестившихся особей кокани. Это приводит к отставанию в росте, возможно, поэтому повторного созревания и нереста у таких рыб пока не наблюдается. Однако нельзя исключать возможность того, что отдельные особи кокани смогут нереститься повторно. Практически это означает, что сима и нерка являются видами тихоокеанских лососей, которым, в принципе, свойственна полициклия. То есть для них характерен еще один тип жизненной стратегии, который не наблюдается у других видов тихоокеанских лососей. Сима и нерка могут легко образовывать жилую форму в случае изоляции водоема от моря или вселения в новые водоемы (Моисеев, 1957; Цыгир, Иванков, 1987; Цыгир, 1990; Погодаев, Куренков, 2007). Жилые формы симы встречаются чаще в южной части ее видового ареала, населяя озера, реже – верховья ручьев (Семенченко, 1989; Kato, 1991).

Разные виды лососей проводят в океане, где происходит их основной нагул и прирост биомассы, разное число лет. Так, основная масса горбуши и кижуча обитает в морских водах до созревания и возврата в родные реки примерно равное время – около года. Однако известны случаи созревания горбуши как в возрасте сеголетка (0+) (Иванков, 1984; Никифорова, 1996), так и старше двух лет (Лапин, 1971; Anas, 1959; Wagner, Stauffer, 1980). То же самое можно сказать и о кижуче. В нерестовых возвратах кижуча выявлены рыбы, имеющие возраст пребывания в океане от 1 до 3 лет (Зорбиди, 1975; Foerster, Ricker, 1953), и особи, проведшие в море менее года – выходящие на нагул в прибрежье на один летний сезон. Как уже отмечалось, такой кижуч в возрасте 1.0, 2.0 или 3.0 за один летний сезон созревает и возвращается на нерест в реки в виде так называемых джеков на североамериканском побережье и каюрок на азиатском побережье (Зорбиди, 1974, 1990; Волобуев, Рогатных, 1982а; Стыгар и др., 2000; Ковтун, 2005; Pritchard, 1940; Shapovalov, Taft, 1954; Anderson, Narver, 1975).

Кета после ската в море задерживается в океане для нагула на 2–4 года, однако период морской жизни в редких случаях может колебаться от 1 до 6 лет. Разновременность созревания особей одной генерации в результате расщепления поколения на несколько возрастных классов, возвращающихся на нерест в разном возрасте, обусловливает большое фенетическое и генетическое разнообразие в нерестовых агрегациях кеты. То есть, в принципе, на нерестилищах в течение одного нерестового сезона могут совместно размножаться рыбы четырех разных поколений в возрасте от 2+ до 5+ лет, редко – 5–6 поколений (от 1+ до 6+ лет). В этом мы наблюдаем проявление эпигенетических вариантов развития, в результате чего происходит определенное перекрывание генных по-

токов и обмен генетической информацией между особями различных возрастных групп и генераций во времени и пространстве.

Еще больше различается возрастная структура и генетическое разнообразие участвующих в нересте производителей нерки, часть особей которой на разное число лет (от 0 до 6) может задерживаться в реках и озерах, а затем в океане на местах основного нагула (от 0 до 5) (Бугаев В.Ф., 1995). Таким образом, у лососей существует детерминация по такому эпигенетическому варианту развития жизненной стратегии, как возраст созревания.

Еще одним вариантом жизненной стратегии у лососей является существование в локальных стадах и популяциях сезонных форм или рас, различающихся сроками миграции на нерест рыб одного вида в течение одного нерестового сезона. Кроме того, для сезонных рас характерна биотопическая дифференциация по местам размножения. Как правило, лососи разных временны*х* группировок нерестового хода используют и разные нерестилища (Смирнов А.И., 1975; Волобуев, Рогатных, 1997).

Так, например, у дальневосточной кеты известны летняя и осенняя расы, распространенные в бассейне Амура, на Камчатке, Сахалине, материковом побережье Охотского моря (Берг, 1948; Бирман, 1964; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987). Кроме того, на Камчатке известна еще и весенняя форма кеты (Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1994). В Японии на о-вах Хоккайдо и Хонсю преобладает осенняя форма кеты с пиком нерестовых подходов в сентябре-октябре на Хоккайдо и в октябре-ноябре в южной части распространения. С. Сано (Sano, 1964) отмечал более поздние подходы осенней кеты в некоторые реки Японии – с середины января по начало февраля. В североамериканские реки заходит на нерест ранняя (летняя) и поздняя (осенняя) кета. Нерестовый ход ранней кеты в северных районах (р. Юкон) начинается с начала мая, затем перекрывается с ходом осенней кеты, который продолжается до ноября (Bucklis, 1981; Salo, 1991). Летняя кета более многочисленна.

Сезонные расы известны у горбуши: летняя и осенняя на Сахалине (Иванков, 1967а,1971; Смирнов А.И., 1975).

Летняя и осенняя расы кижуча существуют на Камчатке и Сахалине (Зорбиди, 1975, 1990; Смирнов А.И., 1975; Мешкова и др., 2004). Период основного нереста североамериканского кижуча растянут на полгода – с октября по март (Sandercock, 1991). Кроме того, в отдельные годы в Британской Колумбии отмечен нерест кижуча в течение всего года: с апреля по март. В Британской Колумбии выделены два различных типа кижуча: океанический, обитающий в открытых районах моря, более прогонистый морфотип и прибрежный тип, остающийся во внутренних морских участках побережья, более крупный и высокотелый (Foerster, Ricker, 1953; Shapovalov, Taft, 1954; Sandercock, 1991). Очевидно, на обширном нерестовом ареале кижуча в Северной Америке также существуют определенные группировки, дифференцированные по времени нереста.

Четко выраженные сезонные расы по срокам хода на нерест имеются у азиатской нерки: ранняя весенняя и поздняя летняя (Егорова, 1970; Смирнов А.И., 1975; Коновалов, 1980; Бугаев В.Ф., 1995). На Североамериканском континенте нерест нерки также растянут по времени – с конца июня по декабрь (Demory et al., 1964; Royce, 1965; Gilbert, 1968; Burgner R.L., 1980). Причем, в зависимости от температурного режима нерестилищ, нерест в пределах бассейна одной реки (р. Фрэзер) может продолжаться с конца июля по декабрь (Brannon, 1984, 1987). Сезонных рас нерки с дискретным нерестовым ходом не отмечено. На более поздний период сдвигаются сроки нереста в районах с более теплыми условиями инкубации икры.

Сезонные расы хорошо выражены и у чавычи. На Североамериканском континенте ход на нерест и размножение чавычи происходит в широком вре-

менном диапазоне – с мая-июня по декабрь-январь (Hallock et al., 1957; Slater, 1963; Healey, 1991). В распространении рас наблюдается определенная закономерность: в северной части континента обитает весенняя, южнее встречаются осенняя и зимняя расы. В некоторых реках (р. Сакраменто) сосуществуют три сезонные расы чавычи: весенняя, осенняя и зимняя (Healey, 1991). Существует также подразделение на речной и океанический типы чавычи. К первой форме относятся в основном популяции северных районов с ранним нерестом, ко второму – поздних сроков размножения, обитающие в более южных районах (Смирнов А.И., 1975; Healey, 1991). На Камчатке также описаны две сезонные формы (расы) чавычи – весенняя и летняя (Вронский, 1972).

Исходя из разнообразия описанных внутривидовых форм и эпигенетических вариантов развития тихоокеанских лососей, можно заключить, что обитающих на материковом побережье Охотского моря лососей по типам жизненной стратегии можно отнести к монотипическим (не образующим подвидов) полиморфным видам. Наблюдаемые нами внутривидовые формы кеты (ранняя и поздняя) и наличие внутривидовых компонентов у нерки (проходная, озерная формы и карликовые немигрирующие самцы), существование у североохотоморской горбуши смежных поколений, локальных стад и сезонных группировок (Марченко, 2004) являются наследственно обусловленными или результатом экологической радиации видов.

Жизненная стратегия складывается из тактических способов реализации той или иной программы жизненного развития видов (Gross, 1984; Павлов, Савваитова, 2008). Известно, что у лососевых могут существовать разные репродуктивные поведенческие тактики, например, разный репродуктивный успех возможен у доминантных, сателлитных и карликовых самцов в период нереста. Тактика приспособления к новым условиям и образования жилых форм в результате изоляции, тактика ската в море или возврата из океана в пресные воды в разном возрасте и т. д. У лососевых рыб различают до 10 вариантов жизненных стратегий: анадромную, резидентную, эстуарную, прибрежную, озерную и др. (Павлов, Савваитова, 2008), но, очевидно, в природе их гораздо больше.

У тихоокеанских лососей наиболее ярко выражена стратегия анадромного образа жизни у горбуши и кеты, молодь которых практически не задерживается в пресных водах и они не образуют, за небольшим исключением (В.Н. Иванковым и А.М Броневским (1975) описан озерный экотип кеты), пресноводных внутривидовых форм. У остальных четырех видов – нерки, кижуча, чавычи и симы – помимо доминирующего анадромного типа существуют и другие формы реализации жизненной стратегии. Во-первых, ювенильная молодь этих видов может обитать в пресных водах длительное время – до 6 лет (в основном 1–3), кроме того, у каждого из них существуют пресноводные резидентные формы. У нерки это кокани, карликовые самцы и реже самки (Куренков, 1972, 1974; Бугаев В.Ф., 1995; и др.). У кижуча известны жилые озерные популяции, карликовые самцы и каюрки (Куренков и др., 1982; Токранов и др., 2005). У чавычи отмечено существование карликовых немигрирующих самцов, созревающих на первом или втором году жизни в реках Колумбия и Сакраменто (Rutter, 1902; Rich, 1920; Burck, 1967). Численность их в отдельных реках Калифорнии достигала 10–12% (Rich, 1920). Карликовые самцы чавычи существуют и в Новой Зеландии, куда она была интродуцирована (Flain, 1970). У симы также имеются карликовые резидентные самцы (Крыхтин, 1962; Иванков и др., 1984; Семенченко, 1989). Кроме того, в Японии существуют жилые популяции симы (Ono, 1933; Oshima, 1955), которую некоторые исследователи (Behnke et al., 1962; Tanaka, 1965) рассматривают как отдельный вид *O. rhodurus*, дифференцированный на две формы: озерную и речную (Kato, 1991), другие придают ей ранг географической или сезонной расы (Леванидов, 1976).

У кижуча, чавычи, симы часть потомства развивается по типу скороспелых самцов – каюрок или джеков, проводящих на нагуле в морском прибрежье 3–4 мес и возвращающихся в этот же сезон в зрелом состоянии в реки. Этот феномен отмечен в популяциях кижуча Камчатки (Грибанов, 1948; Зорбиди, 2003; Мешкова и др., 2004; Зорбиди и др., 2006), Сахалина (Гриценко, 2002; Ковтун, 2005), северных Курил (Стыгар и др., 2000), материкового побережья Охотского моря (Волобуев, Рогатных, 1982б). Скороспелые «лагунные» самцы отмечены на нерестилищах нерки оз. Аччен на Чукотке (Черешнев, 1981). Скороспелые самцы чавычи в большом количестве отмечались на нерестилищах р. Камчатка (Вронский, 1972). Самцы, нагул которых составляет всего несколько месяцев в море, известны и у симы (Семенченко и др., 2003). То есть у всех лососей с длительным пресноводным периодом жизни имеются особи, развивающиеся по типу эстуарно-прибрежной стратегии. Акселерация созревания части потомства лососей за счет реализации неполного цикла морского периода жизни – это, очевидно, адаптация, направленная на повышение воспроизводительного потенциала вида. Категория скороспелых самцов в популяциях лососей, по-видимому, служит своеобразным резервом генофонда, который может быть востребован в периоды депрессии численности или в качестве компенсации дефицита крупных проходных самцов.

В ряде случаев отбором может достигаться своеобразный баланс: преобладание в анадромной части популяционной системы крупных самок, обладающих высокой плодовитостью, и доминирование в ее нерестовой части карликовых ручьевых или мелких скороспелых самцов. Так, в реках Приморья в популяциях симы доля проходных самок составляет до 76% (Семенченко, 1989), на Сахалине – до 81% (Крыхтин, 1962; Гриценко, 2002), на Западной Камчатке – 60% (Семко, 1956), на о. Хоккайдо – 65–70%, на о. Хонсю – до 80% (Kato, 1991). Очевидно, таким образом поддерживается определенный гомеостаз в популяциях благодаря повышению репродуктивного потенциала проходных самок и достаточной для воспроизводства численности резидентных самцов. Как уже упоминалось, в депрессивных малочисленных популяциях нерки развитие значительной части потомства происходит по карликовому типу со значительным преобладанием самцов (Крохин, 1967; Никулин, 1970, 1975; Волобуев, Рогатных, 1998).

На основании вышеприведенного разнообразия форм у тихоокеанских лососей можно выделить следующие стратегии реализации жизненных циклов:

первая – проходная, самая многочисленная, которая имеется у всех шести видов тихоокеанских лососей;

вторая – полупроходная, развивающаяся по типу каюрок или джеков, которые нагуливаются в морском прибрежье несколько месяцев без выхода в океан, после чего созревают и мигрируют в реки на нерест;

третья – жилая озерная; описана у нерки, кеты, кижуча и симы. Соотношение полов близкое к равному, может обитать как отдельно от проходной формы, так и симпатрично с ней;

четвертая – остаточная или резидентная. В основном (более 90%) представлена карликовыми самцами, но изредка встречаются и карликовые самки. Созревают в пресных водах без выхода в море. Образуют единую популяционную систему с проходной частью популяции. Отмечена у нерки, кижуча, симы и чавычи;

пятая – развитие по типу сезонных рас, которые отмечены у кеты, горбуши, нерки, кижуча и чавычи. Их количество может достигать двух у горбуши, нерки и кижуча, до трех – у чавычи и до четырех – у кеты;

шестая – дифференциация лососей на две группы по степени привязанности к пресным водам. К первой относятся горбуша и кета, виды, которые в

наименьшей степени связаны с пресными водами после рождения – всего несколько месяцев. Ко второй относятся нерка, кижуч, чавыча и сима – группа видов, чья молодь может задерживаться в пресных водах до 5–6 лет, в среднем 1–2 года;

седьмая – наличие реофильных и лимнофильных экотипов у нерки, симы, кижуча и кеты. В соответствии с этим определяется выбор местообитания молоди в речных или озерных ихтиоценах со своеобразными условиями гидрологии, термики вод, питания, биоценотических связей и др.;

восьмая – наличие у горбуши поколений (линий) четных и нечетных лет, изолированных во времени, удовлетворяющих критерию видов-двойников и имеющих различия по динамике численности, биологическим показателям, строению хромосомного аппарата;

девятая – полициклия, или неоднократное участие в размножении, известна для неотенических самцов симы. Выжившие после нереста особи нерки-кокани, так называемые постнерестовые особи, возможно, при наличии благоприятных условий, могут размножаться дважды (Погодаев, Куренков, 2007).

десятая – развитие выживших после первого или второго нереста неотенических самцов симы по типу нормально развивающейся молоди с их последующей смолтификацией, скатом в море и возвратом на нерест после нагула в море в качестве джеков или крупных проходных самцов;

одиннадцатая – разновременность созревания лососей одной генерации в результате расщепления поколений на несколько возрастных классов, возвращающихся на нерест в разном возрасте (от 1 до 6 лет), обусловливает значительное фенетическое и генетическое разнообразие в нерестовых агрегациях. Считается, что возраст созревания – наследственно закрепленная характеристика. За счет этого происходит определенное перекрывание генных потоков и обмен генетической информацией между особями различных генераций во времени и пространстве;

двенадцатая – развитие видов с коротким периодом обитания в пресных водах по сценарию жизненного цикла видов с длительным периодом обитания в пресных водах. Например, зимовка в пресных водах молоди кеты (Волобуев, 1983б; Штундюк, 1987; Merrit, Raymond, 1983);

тринадцатая – развитие видов с длительным периодом обитания в пресных водах по сценарию развития видов с коротким временем пребывания в пресных водх. Скат в море сеголетками нерки, чавычи, кижуча;

четырнадцатая – стратегия доминирования проходных самок в популяциях симы, направленная на поддержание определенного уровня гомеостаза благодаря повышению репродуктивного потенциала проходных самок и достаточной для воспроизводства численности резидентных самцов;

пятнадцатая – наличие в популяциях жилого озерного кижуча карликовых самцов по аналогии выщепления жилых карликовых самцов в популяциях проходных лососей (популяции жилого кижуча оз. Саранное и Голыгинское) (Куренков и др., 1982; Зорбиди и др., 2006).

Отметим из перечисленных варианты жизненной стратегии для тихоокеанских лососей, обитающих в пределах материкового побережья Охотского моря.

Горбуше свойственны такие типы жизненных стратегий:

наличие проходного варианта жизненной стратегии как основной формы существования вида;

развитие по типу сезонных рас, или сезонных группировок, с дискретным ходом на нерест (Марченко, 2004);

существование у североохотоморской горбуши смежных поколений, линий четных и нечетных лет, различающихся по биологической структуре, кариоти-

пам, динамике численности, дифференцированных во времени и формально удовлетворяющих требованиям, предъявляемым к видам-двойникам;

принадлежность горбуши, наравне с кетой, к видам, имеющим минимальную привязанность к пресным водам в течение жизненного цикла – не более 1–2 мес после выхода из нерестовых бугров.

Для *кеты* характерны следующие варианты формирования жизненных стратегий:

развитие в онтогенезе по проходному варианту жизненной стратегии как основной формы существования вида;

развитие по типу сезонных рас, которых у кеты отмечены две – ранняя, идущая на нерест в июне-июле, и поздняя, совершающая анадромную миграцию в августе-сентябре;

по степени привязанности к пресным водам кета характеризуется наименьшим периодом обитания в реках после рождения наравне с горбушей;

разновременность созревания кеты одной генерации в результате расщепления генераций на несколько возрастных классов, возвращающихся на нерест в разном возрасте (от 1 до 6 лет), обусловливает значительное фенетическое и генетическое разнообразие в нерестовых агрегациях;

развитие кеты по сценарию жизненного цикла видов лососей с длительным периодом обитания в пресных водах. Например, в результате установленного факта зимовки в пресных водах молоди кеты.

Для *кижуча* известны такие типы формирования жизненных стратегий:

проходная, самая многочисленная, которая имеется у всех шести видов тихоокеанских лососей;

полупроходная, развивающаяся по типу каюрок или джеков, которые нагуливаются в морском прибрежье несколько месяцев без выхода в океан, после чего созревают и мигрируют в реки на нерест;

жилая озерная – установлено существование жилого кижуча в озерах побережья: в оз. Корраль (бас. р. Охота) и в оз. Березовое в бас. р. Ульбея;

развитие охотоморского кижуча по типу поздней, осенней сезонной расы;

развитие по степени привязанности к пресным водам, как у других видов лососей с длительным периодом жизни, его молодь может задерживаться в пресных водах до 3 лет, чаще 1–2 года;

разновременность созревания кижуча одной генерации в результате расщепления поколений на несколько возрастных классов (разный возраст ската в море и разное число лет, проведенных в море) и возвращающихся на нерест в разном возрасте (1.1, 2.1, 1.2, 2.2), что обусловливает значительное фенетическое и генетическое разнообразие в нерестовых агрегациях вида;

развитие как вида с длительным периодом обитания в пресных водах по сценарию развития видов с коротким временем пребывания в пресных водах, т. е. скат кижуча в море сеголетками.

У охотоморской *нерки* отмечены следующие типы жизненных стратегий:

проходная, самая многочисленная, которая имеется у всех шести видов тихоокеанских лососей;

остаточная, или резидентная, форма в основном представлена карликовыми самцами, но в небольшом количестве (5–10%) встречаются и карликовые самки. Созревают в пресных водах без выхода в море, образуют единую популяционную систему с проходной частью популяции;

развитие по типу сезонных рас – на материковом побережье Охотского моря нерка представлена одной летней формой, миграция которой начинается в июне, а нерест – в августе-сентябре;

развитие по степени привязанности к пресным водам, как у других видов лососей с длительным периодом жизни, ее молодь может задерживаться в пресных водах до 3 лет, чаще 1–2 года;

наличие реофильных и лимнофильных экотипов у охотоморской нерки, воспроизводящихся в реках и озерах;

разновременность созревания нерки одной генерации в результате расщепления поколений на несколько возрастных классов, возвращающихся на нерест в разном возрасте (от 1.1 до 1.4, от 2.1 до 2.4, от 3.1 до 3.3 лет), обусловливает значительное фенетическое и генетическое разнообразие в нерестовых агрегациях.

Таким образом, у охотоморских лососей отмечено следующее количество вариантов развития жизненных стратегий: для горбуши – 4, для кеты – 5, для кижуча – 7 и для нерки – 6. В целом по ареалу их количество намного больше, что, очевидно, определяется разнообразием условий среды и наличием свободных ниш обитания. Наибольшее разнообразие жизненных стратегий отмечено для лососей Камчатки. Это обусловлено тем, что Камчатка является зоной экологического оптимума для тихоокеанских лососей. Условия обитания в водоемах Магаданского региона более суровые, поэтому и разнообразие жизненных форм и стратегий развития видов лососей здесь гораздо беднее.

Таким образом, многие исследователи рассматривают формирование жизненной стратегии у лососевых рыб как поливариантную модель реализации жизненного цикла, направленную на более полное использование ресурсов среды и ниш обитания, повышающую возможности выживания и процветания видов. Траектория развития индивидуума по тому или иному типу жизненной стратегии, очевидно, предопределяется такими факторами, как обеспеченность кормом, генетическая детерминированность темпа роста, наличие свободных ниш обитания, численность популяции и др.

Глава 9. ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА СЕВЕРООХОТОМОРСКИХ ЛОСОСЕЙ И ИХ СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Кета. Со времени описания Л.С. Бергом (1948) сезонных рас кеты в бассейне Амура не прекращаются публикации о расах и экологических формах кеты по азиатской части ареала (Абрамов, 1948; Бирман, 1964; Иванков, 1972; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995; Иванков, Броневский, 1975; Махинов, Золотухин, 1999; Кузищин и др., 2010; Иванков и др., 2010; и др.). Существующие расы и формы кеты на Дальнем Востоке выделяются на основе следующих дифференцирующих признаков: сроков нерестового хода, особенностей биологии и репродуктивной экологии. По срокам анадромной миграции дальневосточная кета подразделяется на весеннюю (май-июнь), летнюю (июль-август) и осеннюю (сентябрь). Наибольшего внутривидового разнообразия кета достигает на Камчатке. Здесь описаны весенняя, летняя ранняя, летняя поздняя и осенняя формы кеты, различающиеся по срокам нерестового хода и нереста, распределением и топографией нерестовых гнезд в бассейнах нерестовых рек в зависимости от их геоморфологии и гидрологического режима (Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995, 2007; Кузищин и др., 2010). Причем и летняя, и осенняя формы могут размножаться как на участках рек с подрусловым водоснабжением, так и на выходах грунтовых вод, образуя русловой и ключевой экотипы (Кузищин и др., 2010).

По особенностям воспроизводства кета отличается предпочтением к биотопам с разным типом водоснабжения. Если раньше к летней кете относили особей вида, размножающихся в летнее время на участках рек с подрусловым водоснабжением, а к осенней расе – рыб позднего осеннего хода на нерест с воспроизводством на выходах грунтовых вод, то сейчас эти признаки, маркировавшие расы, довольно условны. Описан ряд форм кеты, различающихся сроками нерестового хода, местами и биотопами размножения. Например, кета Камчатки весеннего и летнего сроков хода на нерест размножается в ключах и лимнокренах на выходах грунтовых вод (Крохин, Крогиус, 1937; Бирман, 1964; Смирнов А.И., 1975). Однако часть кеты летнего хода воспроизводится на участках рек с подрусловым водоснабжением (Леман, 1992; Кузищин и др., 2010). Кета позднего хода может размножаться в местах, не имеющих выходов грунтовых вод (Абрамов, 1948). По данным К.В. Кузищина с соавторами (2010), камчатская осенняя кета размножается на мощных выходах ключей в местах апвеллингов грунтовых вод, а ранняя летняя – на подрусловом потоке, в местах инфильтрации руслового потока в аллювий.

В то же время в бассейне Амура установлено четкое разграничение нерестующей кеты на летнюю, воспроизводящуюся на водах подруслового потока, иногда с примесью более теплых глубинных вод, и осеннюю, откладывающую икру на выходах грунтовых вод в ключах, лимнокренах (Кузнецов И.И., 1937; Леванидов, 1969; Смирнов А.И., 1975). Однако, несмотря на устоявшееся мнение относительно существования в бассейне Амура и в реках Сахалина кеты указанных рас, в бассейне Амура (р. Амгунь) и на Сахалине (бас. р. Поронай) описан экотип осенней кеты, воспроизводящийся на подрусловом потоке (Золотухин, 2009).

То есть существует довольно пестрая картина репродуктивных предпочтений рас и форм кеты по азиатскому участку ареала. Разнообразие жизненных стратегий и особенностей репродуктивной экологии, очевидно, следует рассматривать как результат взаимодействия генотипа с условиями среды. А экологическое разнообразие способствует более широкому освоению ареала, многообразию и процветанию вида.

Все внутривидовое разнообразие выявленных к настоящему времени темпоральных, сезонных и экологических (экотипы) форм кеты, очевидно, не следует сводить к двум генерализованным условным категориям: «русловой» и «ключевой», как предлагают В.Н. Иванков с соавторами (2010). Внутривидовая диверсификация кеты зависит от разнообразия факторов среды обитания, и как вид, экологически пластичный, она способна образовывать «букеты» или «пучки» жизненных форм, которые с успехом можно использовать в практической деятельности, например, в рыбоводстве, аквакультуре, организации рекреационного рыболовства. При этом надо будет руководствоваться сроками нерестового хода, генетическими характеристиками, учитывать особенности биологической структуры и топографию нерестилищ, присущие каждой из выделенных хорологических и биотопических группировок. В связи с этим считаем, что нет убедительных оснований для такого узкого, упрощенного подхода к оценке биологического разнообразия полиморфного, экологически поливалентного вида, каким является кета.

В реки материкового побережья Охотского моря заходит на нерест кета двух сезонных и экологических групп. По срокам нерестовой миграции выделяется кета раннего летнего (июнь-июль) и позднего летне-осеннего (август-сентябрь) хода. Кета выделенных форм может воспроизводиться как симпатрично в бассейне одной реки, так и раздельно, когда та или иная форма для размножения выбирает разные реки. По особенностям репродуктивной экологии охотоморская кета является аналогом летней и осенней рас амурской кеты в классическом понимании (Берг, 1948) как по основным биологическим показателям, так и при выборе мест размножения. Ранняя кета мельче поздней, нерестится на участках рек с подрусловым водоснабжением. Поздняя кета крупнее и размножается на выходах грунтовых вод. Кета указанных форм обитает на всем протяжении материкового побережья Охотского моря – от рек зал. Шелихова на северо-востоке до зал. Тугурский на юго-западе (Волобуев и др., 1990; Кульбачный, Иванков, 2011).

Очевидно, наличие на участке нерестового ареала азиатской кеты разнообразных условий позволяет воспроизводиться определенным экологическим модификациям кеты, реализованным в виде той или иной формы жизненных стратегий. Они наиболее приспособлены к условиям среды или же, заселив исторически данный район обитания, являются экологически более адаптированными по отношению к другим сезонным формам и более конкурентоспособными для того, чтобы оставаться доминирующими.

По биологическим показателям ранняя охотоморская кета ближе всего стоит к камчатской весенней форме, летней амурской и сахалинской, а поздняя – к камчатской летней (табл. 105).

В размножении охотоморской кеты доминирует естественное воспроизводство. Возвраты кеты от выпусков заводской молоди не превышают 11% от численности ее общих подходов. Оценка численности производителей охотоморской кеты на нерестилищах проводится с 1966 г. в двух основных районах: Североохотоморском и Охотском. В Аяно-Майском и Тугуро-Чумиканском районах авианаблюдения за их численностью систематически не проводились.

Пропуск на нерестилища кеты в реки Североохотоморского района (в пределах Магаданской области) в отдельные годы колебался от 182 (1998 г.) до 2977 (1966 г.) тыс. рыб.

Таблица 105. **Биологические показатели кеты по ареалу (средние показатели)**

Регион, популяция	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, икр.	Экологическая форма (сроки хода на нерест)	Источник
1	2	3	4	5	6
Восточная Чукотка, р. Сеутакан	62,6	2,68	2698	Летняя	Черешнев, 1981
р. Анадырь	60,0	2,90	2793*	Поздняя	Макоедов и др., 2009
Камчатка, р. Хайрюзова, р. Камчатка	58,4–64,2	2,4–3,2	1760–2190**	Весенняя	Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995
Камчатка, р. Хайлюля	65,1	3,41	2300	Летняя	Заварина, 2007
Камчатка, р. Большая	64,3	3,27	2437	То же	Николаева, 1974
Камчатка, р. Камчатка	61,6	3,37	2834	– « –	
Материковое побережье Охотского моря, р. Тауй	59,7–65,7	2,62–3,39	2597–2826	Ранняя	Волобуев и др., 1992
	61,9–66,8	3,55–4,53	2620–3135	Поздняя	
То же, р. Тугур	61,2	3,20	–	Ранняя	Иванков и др., 2010
	63,3	3,50	–	Поздняя	
Сахалин, р. Поронай	59,6–62,9	2,84–3,34	2710	Летняя	Гриценко и др., 1987
	64,1–67,0	3,02–3,74	3220	Осенняя	
о. Итуруп	72,0	4,10	2550	То же	Каев,1986, 1999
о. Кунашир	73,1	–	2422	Осенняя озерная	Иванков, Броневский, 1975
о. Итуруп	69,5	–	2304	Осенняя речная	Каев, Ромасенко, 2010
	70,5	–	2189	Осенняя озерная	
р. Амур	57,9	2,38	2515	Летняя	Берг, 1948; Ловецкая, 1948; Левандов, 1954
	67,5	3,97	3701–3870	Осенняя	
Бассейн Амура: р. Мы	62,0	3050	2750	Летняя	Платошина, 1984
о. Байдукова	65,6	4,15	2250	Осенняя	Платошина, 1971
Северное Приморье	67,3	3,62	3000	То же	Парпура, 1988
Южное Приморье	65,7–69,7	3,12–4,01	2783	– « –	Лысенко, 2003; Ерохин и др., 1985
о. Сахалин, р. Поронай	59,6–62,9	2,84–3,34	2710	Летняя	Гриценко и др.,1987
	64,1–67,0	3,2–3,74	3220	Осенняя	
о. Сахалин, р. Тымь	68,4–72,6	3,63–4,44	3040	То же	

Окончание табл. 105

1	2	3	4	5	6
Япония, Хоккайдо, охотоморское побережье	69,1–70,7	3,99–4,45	–	Осенняя	Sano, 1966
То же, тихоокеанское побережье	73,3–76,7	4,49–5,62	–	То же	То же
То же, япономорское побережье	68,7–70,4	4,13–4,26	–	– « –	– « –
Аляска, р. Юкон	62,0–67,1	–	2107–3629***		Gilbert,1922
Британская Колумбия, Белла-Белла	68,9	4,57	–	–	Ricker, 1980
То же, Нанаймо	70,8–74,9	5,14–5,88	–	–	То же
Штат Вашингтон	69,6–72,4	4,43–4,97	–	–	Pratt, 1974
Штат Орегон, бух. Тиламук	73,2–79,7	4,76–5,63	–	–	Henry, 1954

*Приведена среднемноголетняя за 1994–2000 гг..
**Показатели приведены по: Заварина, 1995.
***Показатели приведены для Северной Америки в целом по: Salo, 1991.

В Охотском районе Хабаровского края наименьшее количество производителей кеты отмечено в 1973 г. – 159 тыс. рыб, максимальное – в 2002 г. – 4386 тыс. рыб. За последние 15 лет средняя численность пропущенных на нерест производителей кеты по Северному побережью составила 1098, по Охотскому району – 2898 тыс. рыб. Максимальные пропуски кеты на нерест по побережью (5769 и 5424 тыс. рыб) были в 2006 и 2009 г. соответственно.

Удельный вес основных рек материкового побережья Охотского моря в обеспечении промысла и воспроизводства кеты неодинаков (табл. 106, 107).

Самой крупной по запасам кеты рекой на побережье является Охота. Также значительны запасы кеты в таких реках, как Пенжина и Уда, но фактических сведений по авиаучетам производителей кеты в них нет или они фрагментарны. Имеется лишь относительная оценка роли этих рек в воспроизводстве кеты Тугуро-Чумиканского района: р. Уда – 40–50%, р. Тугур – 30–40% (Кульбачный, 2007). Эти два десятка рек (см. табл. 106, 107) составляют основу нерестового и промыслового запаса охотоморской кеты.

Горбуша. Ее воспроизводство в реках материкового побережья Охотского моря осуществляется в основном за счет естественного нереста природных популяций. На рыбоводных заводах ее доля в воспроизводстве составляет около 18% (Хованская, 2008). На материковом побережье Охотского моря доминирует летняя форма горбуши. Ход на нерест происходит в конце июня – июле, основной нерест – в августе. Однако в некоторых реках (Гижига, Ола, Тауй) имеются группировки летней горбуши раннего и позднего хода на нерест.

В бас. р. Гижига установлено наличие двух экологических форм горбуши – ранней, совершающей нерестовую миграцию в течение июня, и поздней, заходящей на нерест в июле. Эти экологические группировки статистически достоверно различаются по биологическим показателям, темпу роста, структуре чешуи (Марченко, 2001). Наличие ранней

и поздней группировок летней горбуши установлено и для других рек североохотоморского побережья – Олы и Тауя (Марченко, 1999).

Воспроизводство горбуши происходит в бассейнах более 90 основных рек, впадающих в Охотское море. Нерестится горбуша в центральной части мелководных русловых плесов и в конце плесов перед перекатами, где скорость руслового потока возрастает, при этом увеличивается инфильтрация воды в аллювий нерестовых бугров, что повышает проточность воды и выживаемость эмбрионов в нерестовых гнездах. Нерест горбуши отмечен и в притоках первого и второго порядков. Предпочитаемая глубина 0,5–0,7 м, иногда до 2,0 м. Инкубация икры горбуши происходит в водах подруслового потока, поэтому в конце сентября температура в нерестовых буграх снижается до 4–5°С, а в III декаде октября приближается к 0°С.

Как установлено И.С. Голованом (1982), величина нерестовых бугров североохотоморской горбуши меньше, чем в других районах Дальнего Востока (Кузнецов И.И., 1928; Кагановский, 1949; Воловик, 1967б; Рухлов, 1972; Чупахин, 1973; Смирнов А.И., 1975). Средняя длина бугра североохотоморской горбуши составляет 96, ширина – 68 см, площадь – 0,62 м^2. Исходя из этого определена оптимальная плотность заполнения нерестилищ – около 300 рыб на 100 м^2 (Голованов, 1982).

По биологическим показателям охотоморская горбуша ближе всего стоит к горбуше Западной Камчатки, юга Сахалина, Амура (табл. 108). То есть для нее характерны те же параметры, что и для других популяций горбуши, воспроизводящихся в бассейне северной части Охотского моря. Поздняя раса горбуши (Иванков, 1971) и горбуша южных областей азиатской части ареала крупнее (Курилы, Приморье). Наиболее крупным габитусом и плодовитостью отличается североамериканская горбуша Аляски, Британской Колумбии и южных штатов Вашингтон и Орегон (см. табл. 108).

Таблица 106. **Удельный вес основных лососевых рек северного побережья Охотского моря в обеспечении промысла и естественного воспроизводства кеты**

Река	Среднемноголетний подход, тыс. рыб*	Доля в воспроизводстве, %
Гижига	180,0	12,46
Наяхан	204,3	14,15
Широкая	31,0	2,15
Пропащая	37,6	2,60
Вилига	102,8	7,19
Туманы	71,7	4,96
Тахтояма	28,9	2,00
Иреть	37,8	2,62
Яма	194,7	13,48
Ола	70,3	4,87
Яна	55,2	3,82
Тауй	202,1	14,00
Все реки района	1444,1	84,30

*Для рек североохотоморского участка побережья взяты данные о подходах с 1996 по 2010 г.

Таблица 107. **Удельный вес основных лососевых рек побережья Охотского района в обеспечении промысла и естественного воспроизводства кеты**

Река	Среднемноголетний подход, тыс. рыб*	Доля в воспроизводстве, %
Иня	187,7	6,01
Ульбея	101,3	3,24
Кухтуй	350,4	11,22
Охота	2207,4	70,68
Урак	143,1	4,58
Улья	109,1	3,49
Все реки района	3123,0	99,22

*Для рек побережья Охотского района взяты данные с 1986 по 2000 г.

На североохотоморском побережье основными горбушовыми реками являются Гижига, Наяхан, Вилига, Ола и Яна. Доминируют по запасам Гижига и Ола, доля которых в подходах и воспроизводстве составляет более 44% (табл. 109).

Таблица 108. **Биологические показатели горбуши по ареалу**

Регион, популяция	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, икр.	Экологическая форма (сроки хода на нерест)	Источник
Восточная Чукотка, р. Сеутакан	47,4–48,4	1,24–1,28	1367	Летняя	Черешнев, 1981
р. Анадырь, лиман	45,2–45,6	1,06–1,10	1498	То же	Черешнев, Агапов, 1992а
Озерно-речная система Майно-Пыльгино	44,2–46,8	1,09–1,30	1215	– « –	Макоедов и др., 2000
Западная Камчатка, р. Большая	45,9–51,6	1,13–1,70	1184–2020	– « –	Кагановский, 1949
Восточная Камчатка, р. Камчатка и др.	46,1–49,2	1,20–1,45	1350–1758	– « –	Мидяная, 2004
Тауйская губа, р. Мотыклейка	45,0–53,2	1,03–1,67	1362–1725	– « –	Голованов, 1982
о. Сахалин, юго-западное побережье	46,1–49,2	1,28–1,68	1568	– « –	Двинин, 1952
о. Сахалин, юго-восточное побережье	45,1–49,1	1,15–1,57	1230–1306	– « –	
Курилы, о. Итуруп	47,9	1,27	1354	– « –	Иванков, 1971
	52,2	1,66	1545	Осенняя	
Бас. Амура, р. Амгунь	43,7–51,0	1,12–1,80	1643	Летняя	Енютина, 1972
Приморье	50,4–51,7	1,85–2,01	1736	То же	Пушкарева, 1975; Гаврилов, Пушкарева, 1996
Пролив Принца Уэльского	–	1,66–1,80	1822–1929	– « –	Helle, 1970
Юго-восточная Аляска	–	1,75–1,77	1857–2038	– « –	Olson, McNeil, 1967; Heard, 1991
Север Британской Колумбии	–	1,71–2,03	1718–1748	– « –	Pritchard, 1937; Foerster, Pritchard, 1941; Takagi et al., 1981; Heard, 1991
Штат Вашингтон	–	2,09–2,51	–	Поздняя	Takagi et al., 1981; Heard, 1991

В Охотском районе запасы горбуши менее значимые, в среднем в 4,6 раза меньше, чем на североохотоморском участке побережья. Основными реками по запасам горбуши здесь являются Иня, Кухтуй, Охота, Урак и Улья, их доля относительно общей величины подхода в среднем приближается к 90% (табл. 110).

Кижуч. Его воспроизводство на материковом побережье Охотского моря поддерживается в основном за счет природных популяций. Его доля в заводском воспроизводстве невелика и составила в среднем за все годы 4,4%. Более высокая численность кижуча отмечается в реках Охотского района: здесь его подходы в 1,5–2 раза больше, чем на североохотоморском побережье. На всем охотоморском побережье преобладает поздняя темпоральная форма кижуча, заходящая на нерест во второй половине августа – сентябре и размножающаяся в октябре-ноябре на выходах грунтовых вод, в ключах, затонах, лимнокренах.

Кижуч материкового побережья Охотского моря крупнее кижуча обоих побережий Камчатки и северных Курил. По размерно-весовым показателям и плодовитости он более сходен с сахалинским кижучем (табл. 111). Североамериканский кижуч при сходных размерах тела имеет более низкую плодовитость, что было отмечено ранее А.И. Смирновым (1975). У североамериканского кижуча наблюдается снижение плодовитости в направлении с севера на юг (Drucker, 1972), для азиатского кижуча такой закономерности не отмечено.

На североохотоморском побережье подавляющее количество кижуча (более 98%) добывается и воспроизводится в четырех основных реках (табл. 112). Наибольшее значение имеет р. Тауй. В Охотском районе основную роль в воспроизводстве и промысле кижуча играют три реки: Иня, Кухтуй и Охота. Их доля в оценке подходов кижуча составляет около

Таблица 109. **Удельный вес основных лососевых рек северного побережья Охотского моря в обеспечении промысла и естественного воспроизводства горбуши**

Река	Среднемноголетний подход, тыс. рыб*	Доля в воспроизводстве, %
Гижига	5095,2	23,96
Вархалам	305,0	1,43
Б. Гарманда	434,6	2,04
Наяхан	1503,0	7,07
Широкая	342,0	1,61
Пропащая	242,0	1,14
Вилига	1032,9	4,86
Кананыга	199,8	0,94
Туманы	294,7	1,39
Яма	299,2	1,41
Малые реки	834,3	3,92
Ола	4350,7	20,46
Армань	159,7	0,75
Ойра	92,1	0,43
Яна	1005,7	4,73
Тауй	1360,5	6,40
Все реки района	21 261,7	82,54

*Для рек североохотоморского участка побережья взяты данные о подходах горбуши нечетной линии лет с 1991 по 2009 г.

Таблица 110. **Удельный вес основных лососевых рек Охотского района в обеспечении промысла и естественного воспроизводства горбуши**

Река	Среднемноголетний подход, тыс. рыб*	Доля в воспроизводстве, %
Иня	446,1	9,77
Ульбея	187,1	4,10
Кухтуй	577,9	12,65
Охота	1183,3	25,91
Урак	519,2	11,37
Чильчикан	101,5	2,22
Толмот	104,8	2,29
Американ	96,6	2,11
Улья	854,2	18,70
Все реки района	4566,7	89,12

*Для рек побережья Охотского района взяты данные о подходах горбуши нечетной линии лет с 1981 по 1999 г.

Таблица 111. **Биологические показатели кижуча по ареалу**

Регион, популяция	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, икр.	Экологическая форма (сроки хода на нерест)	Источник
Восточная Чукотка, р. Сеутакан, оз. Аччен (2.1)	61,0–64,3	2,68–3,38	4993	Осенняя	Черешнев, Агапов, 1992а
р. Анадырь, лиман (2.1)	58,3–63,2	2,69–2,81	–	Летняя	Черешнев и др., 2001
Западная Камчатка, р. Большая (2.1), 2009 г.	60,3	3,35	3687	То же	Зорбиди, 2010
Восточная Камчатка, р. Камчатка (2.1), 2009 г.	61,4	3,31	4643	– « –	
Северные Курилы, о. Парамушир	56,6–60,1	2,4–2,74	4722	Осенняя	Стыгар и др., 2000
Северное побережье Охотского моря, р. Тауй	66,1	4,48	5244	То же	Волобуев и др., 2005а
Охотский район, р. Кухтуй, 1990–2000 гг.	62,6–66,2	3,48–4,22	4297– 4965	– « –	Черешнев и др., 2002
о. Сахалин, р. Тымь	70,1–75,3	4,33–4,87	4460–5370	– « –	Гриценко, 2002
Аляска, р. Дэйри	72,8	–	4177	– « –	Engel, 1965, 1966
Аляска, р. Свэнсон	62,0	–	3378	– « –	Engel, 1966
Британская Колумбия, р. Наму	69,8	4,13	3002	Осенняя	Foerster, Pritchard, 1936
Британская Колумбия, р. Фрэзер	65,3	3,45	3152	То же	
Сиэтл, Вашингтон	63,4	–	3141	– « –	Allen, 1958
Калифорния, Скотт Крик	66,3	–	2336	– « –	Shapovalov, Taft, 1954

86% (табл. 113). Таким образом, на материковом побережье Охотского моря можно выделить две основные реки, за счет которых поддерживается воспроизводство и промысел кижуча, – Тауй и Охоту. Доля каждой из них в обеспечении подходов кижуча превышает 40%.

Нерка. Воспроизводится в некоторых реках побережья. Наибольшей численности она достигает в Охотском районе, где заходит на нерест в озерно-речные системы таких рек, как Иня, Кухтуй, Охота. На северо-восточном участке побережья она размножается в бас. рр. Авекова, Гижига, Наяхан, Ола, Тауй и др. Нерест реофильной нерки отмечен в рр. Гижига, Быструха (Волобуев, Рогатных, 1984; Волобуев, Марченко, 2004). Максимальной численности достигает в бас. р. Охота. В 1930-е гг. только в бас. оз. Б. Уегинское насчитывалось до 100 тыс. производителей (Никулин, 1975). При постройке нерестовых гнезд выбирает участки с выходами грунтовых вод как в озерах, так и в реках (Волобуев, Рогатных, 1997). В реках нерка размножается в ключевых протоках, в озерах строит гнезда на литорали в местах выходов грунтовых вод на глубине от 0,3–0,5 до 5 м. Из особенностей воспроизводства нерки отметим, что подавляющая часть ее в водоемах материкового побережья Охотского моря размножается в озерах (более 97%). На Чукотке, напротив, доминирует реофильная форма нерки (более 95%) (Голубь, 2003).

Из табл. 114 видно, что лимнофильная нерка несколько крупнее ее речной формы, также нерка северо-восточной части материкового побережья несколько крупнее нерки, обита-

ющей в юго-западной части побережья (р. Охота). Нерка из водоемов Магаданской области отличается и более высокой абсолютной плодовитостью. Особенно выделяется по этому показателю реофильная нерка из р. Гижига, плодовитость которой приближается к плодовитости чукотской нерки (см. табл. 114).

Регулярных авиаучетов нерки в бассейнах рек Охотского района не проводилось. И.Ф. Правдин (1940) сообщал о заходе на нерест только в одну Уегинскую озерно-речную систему в начале 1930-х гг. до 100 тыс. нерки. Имеются указания О.А. Никулина (1975) на то, что численность нерки в Уегинской озерно-речной системе в конце 1960-х гг. колебалась в широком диапазоне – от 0,3 до 20 тыс. рыб. Более поздние исследования (Пономарев, 2008) показали, что запасы нерки в бас. р. Охота с 2003 по 2008 г. увеличились с 48 до 100 тыс. рыб, а в бас. р. Иня на нерестилищах отмечено 2–3 тыс. рыб этого вида. В бас. р. Ола в конце 1990-х гг. (Пузиков, 1998) подходы нерки достигали 10 тыс. рыб, однако в последние годы численность ее значительно сократилась. По результатам обследования в 2010 г. бас. оз. Киси, которое является основным нерестовым водоемом нерки в бас. р. Ола, численность ее производителей в конце августа определена всего в несколько сотен рыб. Достоверных сведений о динамике подходов и пропуска нерки в водоемы материкового побережья нет, поэтому трудно оценить их роль в воспроизводстве вида. Однако можно с уверенностью говорить о том, что рр. Охота и Кухтуй являются наиболее значимыми для воспроизводства нерки на материковом побережье Охотского моря.

Таблица 112. **Удельный вес основных лососевых рек северного побережья Охотского моря в обеспечении промысла и естественного воспроизводства кижуча**

Река	Среднемноголетний подход, тыс. рыб*	Доля в воспроизводстве, %
Яма	15,3	19,49
Ола	16,3	20,76
Яна	12,9	16,43
Тауй	31,7	40,38
Все реки района	78,5	97,06

*Для рек североохотоморского участка побережья взяты данные о подходах с 1996 по 2010 г.

Таблица 113. **Удельный вес основных лососевых рек Охотского района в обеспечении промысла и естественного воспроизводства кижуча**

Река	Среднемноголетний подход, тыс. рыб*	Доля в воспроизводстве, %
Иня	26,6	13,60
Ульбея	15,5	7,92
Кухтуй	44,8	22,90
Охота	96,4	49,28
Урак	4,5	2,30
Улья	5,2	2,66
Все реки района	195,6	98,66

*Для рек побережья Охотского района взяты данные с 1986 по 2000 г.

Запасы охотоморских лососей по отношению к дальневосточным (2000–2011 гг.) невелики, их доля колеблется от 4,0 до 10,0% и в среднем составляет 6,9%. Однако следует отметить, что материковое побережье Охотского моря является крупным нерестовым комплексом тихоокеанских лососей на азиатской части нерестового ареала. Нерестовый фонд имеет хороший потенциал и позволяет вместить гораздо больше лососей, чем их воспроизводится здесь сейчас.

Касаясь показателей биологической структуры, в целом можно отметить, что популяции охотоморских лососей имеют некоторые особенности. Так, например, кета представлена двумя сезонными формами и экотипами, тяготеющими к разным биотопам – ключевым и русловым.

Таблица 114. **Биологические показатели нерки по ареалу**

Регион, популяция	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абс. плодовитость, икр.	Экологическая форма (сроки хода на нерест)	Источник
Восточная Чукотка, оз. Аччен	63,3–70,6	3,53–4,87	5697	Лимнофильная	Макоедов и др., 2000
Чукотка, оз. Майниц	65,6	3,93	6732	То же	Черешнев, Агапов,1992а
Чукотка, озерно-речная система Майно-Пыльгино	57,3–65,1	2,46–3,64	4574–6658	– « –	Макоедов и др., 2000
Командорские острова, оз. Саранное	56,3–61,1	1,70–2,60	–	– « –	Куренков, 1970
Северное побережье Охотского моря, рр. Гижига, Ола	61,5–62,1	2,56–2,72	5173–6069	Реофильная	Волобуев, Марченко, 2004
	58,6–63,6	2,32–2,80	3154–3656	Лимнофильная	
Материковое побережье Охотского моря, р. Охота	57,2–57,8	2,41–2,52	2760–3144	То же	
Западная Камчатка, р. Озерная	56,7–59,3	2,38–2,88	3514–3846	Поздняя	Бугаев и др., 2009
Восточная Камчатка, р. Камчатка	55,5–61,9	2,18–2,78	3244–3784	Ранняя	Бугаев В.Ф., 2010
	57,1–63,6	2,39–3,02	3805–4454	Поздняя	
Северные Курилы, о-ва Шумшу, Парамушир	52,5	2,08	–	Реофильная	Гриценко и др., 2000
	60,5	2,25	–	Лимнофильная	
Южные Курилы, о. Итуруп	59,4	2,40	–	То же	Иванков, 1968
Бристольский залив, р. Вуд	54,6–63,3	1,6–2,89	–	Реофильная	Коновалов, 1980
	55,6–66,2	1,77–2,95	–	Лимнофильная	

Горбуша отличается мелкими размерами и меньшими, чем в других дальневосточных регионах, параметрами нерестовых бугров. Кижуч представлен одной сезонной (осенней) формой и характеризуется более крупным габитусом, чем его представители из других регионов, уступая только сахалинскому. Из двух форм нерки доминирует лимнофильная. Однако в целом биологические характеристики всех видов лососей материкового побережья Охотского моря не выходят за пределы известных видоспецифичных параметров представителей рода *Oncorhynchus.*

Глава 10. ГЕЛЬМИНТОФАУНА

Здоровье тихоокеанских лососей, которое во многом зависит от степени зараженности рыб гельминтами, играет важную роль в формировании численности поколений. Болезни рыб определяют их естественную смертность и могут являться одним из факторов, обусловливающих биомассу их возвратов. В качестве прикладного следствия можно отметить, что некоторые гельминты локализуются в мышцах промысловых видов рыб и негативно влияют на их товарный вид. Кроме того, некоторые паразиты имеют медико-ветеринарное значение и могут влиять на здоровье человека. Паразитофауна тихоокеанских лососей и других лососевидных рыб достаточно хорошо изучена в большинстве регионов Дальнего Востока: в Приморье (Мамаев и др., 1959; Мамаев, Ошмарин, 1963; Ермоленко и др., 1998), на Сахалине (Вялова, 2003), Камчатке (Ахмеров, 1955; Стрелков, 1960; Трофименко, 1962; Коновалов, 1971; Карманова, 1991), Чукотке (Жуков, 1960, 1963). В последние годы появились паразитологические сводки по лососевидным рыбам Магаданского региона (Волобуев и др., 2001; Витомскова, 2003; Атрашкевич и др., 2005; Поспехов, 2004; Поспехов и др., 2009, 2010).

Указанные исследователи провели большую работу по выявлению, систематизации и таксономическому анализу гельминтофауны лососевых рыб северовосточного участка материкового побережья Охотского моря. Всего к настоящему времени выявлено и описано (Поспехов, 2004; Атрашкевич и др., 2005; Поспехов и др., 2009, 2010) на указанном участке ареала дальневосточных лососей 48 видов гельминтов, относящихся к 38 родам, 27 семействам и 5 классам (табл. 115; Поспехов и др., 2010). Самыми многочисленными были представители кл. Trematoda, составившие 37,5%, затем следуют представители кл. Cestoda – 27,1%, кл. Nematoda – 20,8% и самой малочисленной группы скребней – кл. Palaeacanthocephala (10,4%) и кл. Eoacantocephala (4,2%).

Таблица 115. **Видовой состав гельминтов, встречающихся у тихоокеанских лососей материкового побережья Охотского моря**

№ п/п	Вид паразита	Вид тихоокеанских лососей			
		кета	горбуша	кижуч	нерка
1	2	3	4	5	6
Класс Cestoda					
1	*Eubothrium crassum*	+	+	+	+
2	*Eubothrium salvelini*	+	–	+	–
3	*Eubothrium* spp., juv.	+	+	+	–
4	*Dyphyllobothrium,* luxi, pl.	+	+	+	+
5	*Dyphyllobothrium dendriticum*, pl.	–	–	+	–
6	*Dyphyllobothrium ditremum,* pl.	–	–	+	–
7	*Diplocotyle olrikii*	+	+	+	–
8	*Nybelinia surminicola,* pl.	+	+	+	–
9	*Pelichnibothrium speciosum,* pl.	+	+	+	+

Окончание табл. 115

1	2	3	4	5	6
10	*Scolex pleuronectis*, pl.	+	+	+	+
11	*Bothriocephalus scorpii*	–	–	+	–
12	*Proteocephalus* sp., juv.	–	–	+	–
13	*Tetraphyllidae* gen. sp., pl.	–	+	–	+
Класс Trematoda					
14	*Bucephalopsis gracilescens*	+	+	+	–
15	*Brachyphallus crenatus*	+	+	+	+
16	*Bucephaloides iskaensis*	+	+	+	+
17	*Pronoprymna petrowi*	+	+	+	–
18	*Progonus mulleri*	+	–	–	–
19	*Hemiurus levinseni*	+	–	+	+
20	*Lecithaster gibbosus*	+	+	+	+
21	*Crepidostomum farionis*	+	–	+	–
22	*Crepidostomum metoecus*	–	–	+	–
23	*Crepidostomum* spp., juv.	+	–	+	–
24	*Ichtyocotylurus erraticus*	–	–	+	–
25	*Tubulovesicula lindbergi*	+	–	–	–
26	*Podocotyle reflexa*	+	+	–	–
27	*Podocotyle atomon*	–	+	–	–
28	*Derogenes varicus*	–	+	–	–
29	*Aponurus lagunculus*	–	–	+	+
30	*Plagioporus myoxcephalus*	+	–	–	–
31	*Diplostomum* spp. mc.	–	–	+	–
Класс Nematoda					
32	*Anisakis simplex*	+	+	+	+
33	*Capillaria salvelini*	–	–	+	–
34	*Pseudocapillaria salvelini*	–	–	+	–
35	*Pseudoterranova decipiens*	+	+	+	–
36	*Thynnascaris adunca*	+	+	+	–
37	*Cystidicoloides tennuissima*, juv.	+	–	+	–
38	*Cystidicoloides ephemeridarum*	+	–	+	–
39	*Phylonema oncorhynchi*	–	–	+	+
40	*Cucullanus truttae*	–	–	+	–
41	*Ascarophis pacificus*	+	+	+	–
Класс Palaeacanthocephala					
42	*Acanthocephalus tenuirostris*	+	–	+	–
43	*Echinorhynchus gadi*	+	+	+	–
44	*Echinorhynchus* sp.	–	–	+	–
45	*Corynosoma strumosum*, juv.	–	–	+	–
46	*Bolbosoma caenaforme*, juv.	+	+	+	+
Класс Eoacanthocephala					
47	*Neoechinorhynchus salmonis*	–	–	+	–
48	*Neoechinorhynchus pungitius*	+	–	+	–

Примечание. Видовой состав гельминтов приведен по: Атрашкевич и др., 2005; Поспехов и др., 2009, 2010.

Исходя из данных табл. 115, можно заметить, что наиболее значительна экстенсивность заражения гельминтами у кижуча (85,4%), затем в порядке убывания следуют кета (62,5%), горбуша (45,8%) и нерка (27,1%). Незначительная экстенсивность заражения гельминтами нерки, возможно, объясняется малым объемом проанализированного материала (Поспехов и др., 2009), с увеличением выборки спектр гельминтов, скорее всего, расширится. Общими для трех основных видов лососей (кета, горбуша, кижуч) являются 17 видов гельминтов (35,4%). Максимальная зараженность гельминтами кижуча и кеты, вероятно, обусловлена питанием молоди пресноводными организмами: кижуча – до 3 лет, кеты – около 1 мес. Кроме того, у молоди кеты, скатывающейся из рек, обнаружено 5 видов гельминтов: из цестод – *Eubothrium salvelini*, молодых трематод – *Crepidostomum* sp., скребней – *Acanthocetphalus tenuirostris*, *Neoechinorhynchus pungitius* и нематод – *Cystidicoloides tennuissima*, juv., *Cystidicoloides ephemeridarum* (Поспехов, Хаменкова, 2005).

К типично морской по экологии группе гельминтов относятся не менее 20 видов, к пресноводной экологической группе принадлежат не менее 14 видов (Поспехов и др., 2009).

К гельминтам, имеющим медико-ветеринарное значение, относятся, очевидно, не менее 15 видов, 5 из которых (*H. aduncum*, *A. simplex*, *E. gadi*, *B. caenoforme*, *Diplostomum* sp.) принадлежат к группе массовых фоновых видов паразитов рыб северной части побережья Охотского моря (Поспехов и др., 2009).

20 видов гельминтов являются общими для лососей Магаданского, Камчатского и Приморского регионов, 19 – для Магаданского и Сахалинского (Ермоленко и др., 1998; Карманова, 1998; Вялова, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материковое побережье Охотского моря имеет протяженность около 3,5 тыс. км от Пенжинской губы до Сахалинского залива, входит в состав территории Северо-Востока России и включает в себя обширную прибрежную полосу в пределах Магаданской области и Хабаровского края. Этот район представляет собой часть обширной горной страны, изрезанной сложной гидрографической сетью. Характерной ее особенностью является суровый и резко континентальный климат в бассейнах нерестовых лососевых рек. В их среднем и верхнем течении в районе лососевых нерестилищ температура воздуха в январе-феврале опускается до очень низких значений: средняя температура за февраль составляет -28°С, минимальная опускается до -54°С.

В тесной связи с резкой и своеобразной пересеченностью рельефа побережья находится густая сеть рек. Большинство из них имеют горный и полугорный характер, который сохраняется до их выхода на равнину.

Воспроизводство тихоокеанских лососей в регионе поддерживается в основном за счет природных популяций. Нерестовый фонд находится в хорошем состоянии, насчитывает около сотни основных рек различной величины и десятка озерно-речных систем. Общее же количество водотоков на побережье превышает 4500. Места размножения лососей практически не затронуты хозяйственной деятельностью. Длина нерестовых лососевых водотоков колеблется от 10–15 до 700 км. В составе ихтиофауны региона насчитывается около 30 видов рыб и рыбообразных, преобладают лососевидные рыбы. Бедность видового состава ихтиофауны региона компенсируется наличием внутривидовых форм и экотипов.

В водоемах материкового побережья Охотского моря воспроизводятся пять видов тихоокеанских лососей: горбуша, кета, кижуч, нерка и чавыча. Доминирует по численности горбуша, субдоминантом является кета. Кижуч добывается в качестве прилова при промысле поздней кеты. Нерка воспроизводится в ряде рек в виде малочисленных, угнетенных популяций. Чавыча встречается в уловах единично.

У горбуши доминируют поколения нечетных лет. Ее подходы к побережью по нечетным годам составляют до 80% от общей численности лососей. Доля кеты в годы урожайных подходов горбуши составляет 18–20%, кижуча – 0,7% и нерки – 0,2%. Максимальные подходы горбуши достигают 50 млн рыб, кеты – 9 млн рыб, кижуча –0,6 млн рыб, нерки – 0,14 млн рыб.

С 1984 г. в Магаданской области началось искусственное воспроизводство лососей. В настоящее время на четырех магаданских ЛРЗ воспроизводятся 4 вида тихоокеанских лососей: кета, горбуша, кижуч и нерка. Всего с 1984 по 2010 г. магаданскими рыбоводными предприятиями выпущено более 800 млн шт. молоди лососей, в том числе кеты 574,6, горбуши 191,2, кижуча 35,4, нерки 7,0 млн шт. Доля кеты составила 71,1, горбуши 23,7, кижуча 4,4 и нерки 0,8%. Основным объектом воспроизводства является кета. Однако доля возвратов кеты заводского происхождения невелика – 6–11% от общей численности подходов.

Кета, воспроизводящаяся в водоемах побережья, характеризуется внутривидовой неоднородностью. В реках материкового побережья Охотского моря

воспроизводятся две формы кеты – ранняя и поздняя, различающиеся особенностями экологии. В настоящее время в крупных реках материкового побережья Охотского моря преобладает, как правило, поздняя, в средних и малых – ранняя форма кеты. Обе формы кеты могут обитать в реках как раздельно, так и симпатрично, размножаясь на различных по гидрологии биотопах и в разные сроки.

Популяционная структура кеты материкового побережья Охотского моря представлена несколькими иерархическими уровнями, включающими локальные стада, сезонные (темпоральные) формы, популяции (изоляты) и субпопуляции.

Горбуша также дифференцирована на относительно дискретные группировки по срокам нерестового хода. На материковом побережье установлено наличие двух экологических форм горбуши – ранней, совершающей нерестовую миграцию в июне, и поздней, заходящей в реки на нерест в июле в бассейнах североохотоморских рр. Гижига, Ола и Тауй. Эти темпоральные группировки статистически достоверно различаются по биологическим показателям, темпу роста, структуре чешуи. На основании выявленных различий в динамике численности, комплекса основных биологических показателей, особенностей структуры чешуи, морфооблика, темпов роста и динамики численности на побережье Охотского моря выделено пять локальных стад горбуши.

Кижуч на материковом побережье Охотского моря представлен одной сезонной расой – поздней. Воспроизводится на участках рек с выходами грунтовых вод (ключевые протоки, лимнокрены). Преобладающая форма вида – проходная. Эпигенетическим вариантом развития части потомства проходного кижуча по карликовому типу являются каюрки – скороспелые особи длиной до 30 см. Помимо проходной формы имеются популяции жилого кижуча.

На материковом побережье Охотского моря нерка кроме проходной формы, дифференцированной на генеративно речной и генеративно озерной экотипы, представлена еще и немигрирующей резидентной формой, жизненный цикл которой проходит в озерах. Карликовая жилая нерка составляет единую популяционную систему с проходной формой, активно участвует в совместном нересте на одних и тех же нерестилищах. По соотношению полов у жилой формы преобладают самцы (86–94%), у проходной – самки (57–69%).

Анадромная миграция тихоокеанских лососей материкового побережья Охотского моря начинается в начале июня, заканчивается в ноябре. В числе первых на нерест идут ранняя кета, горбуша и нерка – июнь-июль. Пик миграционной активности этих видов наблюдается обычно в I декаде июля. С конца июля начинается нерестовая миграция поздней кеты, которая продолжается до середины – конца сентября. Пик ее нерестовой миграции отмечен во II декаде августа. С начала августа по конец октября на нерест мигрирует кижуч с пиком хода в конце августа – начале сентября.

В распределении производителей лососей по нерестилищам в бассейнах рек существуют определенные особенности, сопряженные с их видоспецифическими требованиями к условиям воспроизводства. Так, ранняя кета занимает средние и верхние участки рек и их придаточную систему – притоки первого и второго порядков. Размножается на участках рек с подрусловым водоснабжением.

В пределах речных бассейнов горбуша для воспроизводства занимает нижние и средние участки. Размножается в русле рек как на плесах, так и в конце плесов перед перекатами, где гидростатический напор на ложе реки наибольший, в результате чего происходит инфильтрация потока в грунт и создается зона даунвеллинга, обеспечивающая хорошую проточность нерестовых гнезд.

Воспроизводство поздней кеты и кижуча происходит как в приустьевых участках, так и в среднем и верхнем течении рек. Нерестилища этих видов

приурочены к выходам грунтовых вод – ключевым протокам, затонам, лимнокренам. Как правило, этот тип нерестилищ маркируется наличием относительно теплых глубинных вод подмерзлотного генезиса. Места воспроизводства поздней кеты и кижуча обычно связаны с проявлениями незамерзающих в течение зимы участков рек – полыней.

У нерки доминирующей формой является лимнофильная, доля реофильной не превышает 3% от численности подходов. Нерка размножается как в реках, так и в озерах. Речная форма нерки для нереста использует участки в среднем и верхнем течении рек. Реофильная нерка размножается на участках русла с выходами грунтовых (родниковых) вод. Как правило, это ключевые протоки или лимнокрены с более низкой температурой воды, чем в основном русле. Нерест реофильной нерки может протекать и в русловой части притоков, впадающих в озера, или на «чашах» в местах впадения притоков в озера.

В озерах нерестилища лимнофильной нерки располагаются в литоральной зоне, в местах выходов грунтовых вод. Нерестилища могут быть мелководными или располагаться на глубине до 4–5 м. Лимнофильная нерка размножается в ряде озерно-речных систем, сообщающихся с Охотским морем. Она заходит на нерест в озера, расположенные в бас. рр. Авекова, Наяхан, Ола, Тауй, Яна, Иня, Кухтуй, Охота и др.

Покатная миграция всех видов лососей, обитающих в водоемах материкового побережья Охотского моря, происходит с конца мая по август. В течение мая-июня из рек скатываются поздняя кета и горбуша, в течение июля-августа – кижуч, ранняя кета и нерка. Скат молоди преимущественно ночной, в дневное время мигрирует небольшое количество молоди. Интенсивность покатной миграции возрастает с подъемом уровня воды в реках. Связи увеличения интенсивности покатной миграции молоди с ростом температуры воды не отмечено.

После ската из рек молодь кеты и горбуши некоторое время нагуливается и проходит физиологическую адаптацию в лиманах, эстуарных участках рек и опресненных районах моря. Выживание молоди лососей в ранний морской период жизни определяется воздействием биотических и абиотических факторов среды. Работы, проведенные в лиманах рек и прибрежье, показали, что распределение молоди кеты в основном зависит от солености воды. Крупные эстуарии отличаются обычно довольно гомогенным составом водных масс и, как правило, относятся к олигогалинному типу с соленостью от 0 до 20‰. В течение июля отмечены значительные скопления молоди кеты как в приустьвых районах рек, так и по акватории лиманов, в основном на мезо- и олигогалинных участках.

В целом срок пребывания молоди кеты в охотоморском прибрежье может достигать 3 мес. Столь длительное нахождение молоди кеты в приливно-отливной зоне объясняется разновременностью ската, биологической разнокачественностью и более жесткими фоновыми условиями (ледовитость, температурный режим, кормовая база) прибрежных вод региона. Результаты тралений в прибрежных акваториях зал. Шелихова (Ямская, Наяханская, Вархаламская губы) показали, что основная масса молоди до 15–20 июля обитает в хорошо прогреваемой (до 10–12°С) мелководной зоне, концентрируясь в заливах и бухтах с хорошо развитой кормовой базой.

Молодь горбуши, скатывающаяся из рек, имеющих лиманы, также задерживается в них для нагула и осморегуляторной адаптации. Пребывание в эстуариях молоди горбуши обычно длится от 3 недель до 1,5 мес. В это время происходит адаптация молоди к воде с различной соленостью и физиологическая перестройка организма. В целом горбуша раньше откочевывает в мористую часть моря, чем кета.

Молодь горбуши в начальный период смолтификации более резистентна к условиям резко увеличивающейся солености воды, чем молодь кеты. Это, вероятно, обусловлено особенностью ее приспособительных реакций. В момент перехода в соленую воду она характеризуется пассивным скатом и не совершает активных перемещений из выносящего потока в зоны переменной солености, которые предпочитает молодь кеты. То есть пассивный вынос мальков горбуши в воду морской солености без адаптации в эстуариях, очевидно, не вызывает ее массовой гибели. В большей степени это свойственно молоди кеты.

В период ската и в прибрежье молодь охотоморских лососей подвержена элиминации от факторов среды. Установлено влияние уровня паводковых вод на выживаемость поколений горбуши: существует обратная зависимость между уровнем паводковых вод в период ската молоди лососей и коэффициентом возврата от скатившейся молоди ($R^2 = 0,77$). Ледовитость моря также является одним из основных факторов, определяющих выживаемость поколений северо-охотоморской горбуши. Хорошие коэффициенты выживаемости у горбуши наблюдались в тех случаях, когда в период ее массового выхода в прибрежье относительная площадь льдов в Тауйской губе составляла менее 25%. Функция описывается с высоким коэффициентом корреляции ($R^2 = 0,87$). Значительную роль в выживании молоди горбуши в прибрежье играет ее обеспеченность пищей. В качестве косвенного индикатора обеспеченности кормовой базы молоди горбуши нами был привлечен такой показатель, как концентрация хлорофилла-«а» в прибрежных водах. Показана тесная связь между концентрацией хлорофилла-«а» в водах Тауйской губы во второй половине мая и выживаемостью молоди горбуши ($R^2 = 0,95$).

С ростом молоди и прогревом воды в конце июля сеголетки кеты начинают отходить в более глубоководные мористые участки. В сентябре их основная масса смещается на юг к центральной части моря (55–54° с. ш.). Максимальные уловы сеголетков кеты отмечены при температуре воды от 10 до 12°С. Скопления молоди были привязаны к периферии кормовых полей мезопланктона, которые довольно постоянны во времени и пространстве, что позволяет сузить зону поиска при проведении учетных работ. Основной район нагула молоди кеты перед откочевкой в океан (вторая половина августа – сентябрь) находится между 54–57° с. ш. и 144–154° в. д.

В результате экспедиционных работ по изучению морского периода жизни лососей на дрифтерных судах получены сведения о сроках, динамике, относительной численности, уловам на усилие и других показателях во время преднерестовых миграций рекрутов в северо-западной части Тихого океана и Охотском море. Работы, выполнямые в Петропавловско-Командорской, Тихоокеанской и Северо-Охотоморской рыбопромысловых подзонах, позволяли проследить зарождение миграционных потоков в Петропавловско-Командорской подзоне, их развитие в Тихоокеанской подзоне (Северо-Курильской зоне) и завершение в Северо-Охотоморской подзоне. Проведение исследований по оценке сроков и интенсивности преднерестовых миграций, гидрологических условий в океане и в Охотском море обеспечивало возможность получения количественных характеристик, позволяющих определять мощность и масштабы подходов массовых видов лососей к побережью и проводить оперативную корректировку берегового промысла.

Биологическая структура взрослых лососей является одним из основных критериев оценки состояния стад и предикторов, используемых в прогнозных оценках их подходов и вылова. Возраст кеты, подходящей на нерест к материковому побережью Охотского моря, варьирует от 1+ до 6+ лет, доминируют рыбы в возрасте 3+ и 4+ лет. Средний возраст по годам наблюдений колебался от 3,15 до 3,80 лет.

Минимальная длина охотоморской кеты 47,0 см, максимальная – 83 см, масса тела, соответственно, 1,18 и 10,35 кг. При сравнении средних показателей длины и массы тела кеты основных популяций побережья несколько более крупная кета отмечена в реках юго-западного участка побережья (рр. Охота, Кухтуй), на северо-востоке района наибольшей длиной и массой тела выделяется кета р. Яма. Средние показатели длины и массы рыб уменьшаются от начала к концу нерестового хода за счет увеличения в подходах доли самок и более мелких рыб младшевозрастных групп. Ранняя кета отличается от поздней меньшими размерами, массой тела, упитанностью и массой икринок. При анализе основных биологических характеристик охотоморской кеты за разные годы отмечено изменение ее качественных показателей в 1990–2000-е гг.: произошло увеличение среднего возраста созревания и уменьшение длины, массы тела и плодовитости, что, возможно, является следствием роста численности стад азиатских и североамериканских лососей и обострения напряженности межвидовых пищевых связей.

В целом приведенные оценки биологических параметров охотоморской кеты не выходят за характерные для вида пределы. Отмечены мозаичность в изменчивости качественных показателей кеты, отсутствие выраженной клины, что, возможно, является результатом анализа частично смешанных выборок двух сезонных форм в юго-западном участке ареала. По биологическим показателям ранняя охотоморская кета ближе всего стоит к камчатской весенней форме, летней амурской и сахалинской, а поздняя – к камчатской летней.

Горбуша материкового побережья Охотского моря имеет сравнительно небольшие размеры и массу тела по отношению к горбуше других районов воспроизводства. Среднемноголетние показатели длины колеблются в пределах 45–49 см, массы тела – 1,18–1,41 кг. Более мелкая горбуша обитает в реках Гижигинской губы и Охотского промыслового района. Наиболее крупной является горбуша рек Тауйской губы. В пределах североохотоморского участка побережья эти показатели увеличиваются в юго-западном направлении. В отдельные годы по этим признакам отмечена клинальная изменчивость в направлении юго-запад – северо-восток. По азиатской части ареала горбуша материкового побережья Охотского моря ближе всего стоит к горбуше северо-восточной и восточной Камчатки.

В популяциях кижуча материкового побережья Охотского моря встречаются особи 9 возрастных групп. Доминируют рыбы с 1 и 2 речными годами жизни. В последние годы на североохотоморском побережье преобладают рыбы возрастной группы 2.1, в Охотском районе – рыбы с одним пресноводным годом жизни – 1.1.

Кижуч материкового побережья достигает длины 82 см, массы тела 8,5 кг. Средние значения признаков составляют, соответственно, 65,5 см и 3,79 кг. Распределение кижуча по длине тела мономодально и близко к нормальному как в целом по побережью, так и по рекам в отдельности. Основная масса рыб имеет длину от 58 до 75 см, а вариационный ряд самцов шире в сравнении с таковым у самок. Кроме того, на материковом побережье Охотского моря прослеживается клинальная изменчивость размерно-весовых показателей кижуча: размер и масса тела рыб увеличиваются с северо-востока на юго-запад. Кижуч материкового побережья Охотского моря крупнее кижуча обоих побережий Камчатки и северных Курил. По размерно-весовым показателям и плодовитости он более сходен с сахалинским кижучем.

Возрастной состав нерки материкового побережья Охотского моря насчитывает 11 возрастных групп. Преобладают рыбы с 1–2 пресноводными и 3 годами жизни в море. Набор возрастных групп в отдельных популяциях варьиру-

ет от 3 до 8. Особи жилой части популяции созревают в возрасте 2+...4+ лет, преобладают 3–4-летние рыбы – до 90%.

Проходная нерка материкового побережья Охотского моря характеризуется сравнительно небольшими размерно-весовыми показателями. Средняя по годам длина тела варьирует от 57 до 64 см, масса – от 2,3 до 2,8 кг. Максимальная длина составляет 72 см, масса тела – 5,3 кг. Самцы в среднем крупнее самок. Немигрирующая резидентная форма имеется во всех депрессивных популяциях нерки материкового побережья Охотского моря. Средняя длина жилой нерки составляет 22–25 см, масса тела – 120–150 г.

Определенное представление о запасах охотоморских лососей могут дать сведения по вылову. Исторически на материковом побережье Охотского моря существуют два основных промысловых района: Североохотоморский и Охотский. В динамике численности охотоморской кеты отмечены два долгопериодных пика на протяжении XX в. с интервалом около 60 лет: в 30-х и 90-х гг. В уловах охотоморской кеты в течение XX в. также отмечены два периода подъемов, совпадающие с этими пиками. В настоящее время ее уловы на североохотоморском участке составляют около 2,5 тыс. т, в Охотском районе – до 16 тыс. т. Расчисленный оптимум производителей кеты для северного участка побережья составляет 1,3, для Охотского района – 2,5 млн рыб.

По горбуше мы имеем 80-летний ряд нерестовых подходов, в котором четко с 60-летним интервалом проявились те же два долгопериодных пика численности на протяжении XX столетия, о которых уже говорилось. Кроме указанных, у североохотоморской горбуши выявлены еще 11- и 22-летние гармоники колебаний численности, обусловленные солнечной активностью. Основной ресурс вида сосредоточен в Гижигинской, Ольской и Охотской группах рек. В настоящее время наблюдается рост запасов североохотоморской горбуши и относительно низкие подходы в Охотском районе. В целом можно отметить, что максимальный вылов горбуши на североохотоморском побережье в 2009 г. составил 14,8 тыс. т. В Охотском районе в последние годы наибольший вылов отмечен в 2003 г. – 5,6 тыс. т.

Основным по запасам и промыслу кижуча является Охотский район. Здесь кижуч добывается в шести реках – Ине, Ульбее, Кухтуе, Охоте, Ураке и Улье. На северном побережье кижуч в промысловом количестве встречается в таких реках, как Тауй, Яна, Ола, Яма. В 1990–2000 гг. вылов кижуча на побережье колебался от 177 до 842 т, в том числе на северном побережье – от 55 до 325, в Охотском районе – от 72 до 446 т.

Численность нерки на материковом побережье Охотского моря невелика, встречается она в ряде рек побережья, наиболее значимые популяции вида обитают в бас. рр. Охота и Ола. Из них наиболее крупная – охотская популяция. Вылов нерки в Магаданской области за 10 лет (1991–2000 гг.) колебался от 0,3 до 2,0 т, в Охотском районе – от 4,3 до 130 т. Таким образом, существенного промыслового значения популяции нерки на материковом побережье Охотского моря не имеют. И в Магаданской области, и в Охотском районе Хабаровского края нерка добывается как прилов при промысле горбуши и кеты, а также является объектом спортивно-лицензионного лова. Тем не менее этот вид представляет интерес для развертывания работ по искусственному воспроизводству и наращиванию численности за счет мероприятий по ее заводскому разведению.

Особый интерес представляет изучение внутривидовой структуры и формирования жизненной стратегии у тихоокеанских лососей в пределах естественного ареала как формы реализации жизненного цикла во взаимодействии со средой обитания. Под жизненной стратегией вида понимается способ реализации его онто- и филогенетических траекторий развития, в результате чего

обеспечивается комплекс адаптаций организма в экосистеме и варианты его существования в виде той или иной формы или экотипа. Тихоокеанские лососи занимают широкую нишу различных природных условий по ареалу видов рода *Oncorhynchus* и обеспечивают примеры реализации различных типов жизненных стратегий в зависимости от условий среды. Реализация тех или иных вариантов жизненных стратегий предусматривает успех воспроизводства видов, их стабильность во времени и пространстве. Жизненные стратегии направлены на реализацию жизненного цикла в рамках той или иной модели развития организма, которые обусловливаются и запускаются под влиянием комплекса абиотических факторов. Один и тот же генотип под влиянием условий среды может продуцировать разные фенотипы, адаптированные к тем или иным природным условиям и различающиеся по целому комплексу признаков. У лососевых рыб один и тот же вид может быть представлен разными адаптивными нормами (экологическими модификациями). В соответствии с особенностями экологии, среды обитания и генетически обусловленной нормой реакции видов у тихоокеанских лососей можно выделить не менее 15 типов жизненных стратегий как эпигенетических, так и наследственно закрепленных: с длительным и коротким периодом обитания в пресных водах, летние и осенние расы, русловые и ключевые экотипы, проходные и резидентные формы, симпатрические линии горбуши поколений линий четных и нечетных лет, расщепление в рамках одного поколения рыб разного возраста созревания и т. д.

Исходя из разнообразия описанных внутривидовых форм и эпигенетических вариантов развития тихоокеанских лососей, можно заключить, что обитающих на материковом побережье Охотского моря лососей по типам жизненной стратегии можно отнести к монотипическим полиморфным видам. У охотоморских лососей отмечено следующее количество вариантов развития жизненных стратегий: у горбуши – 4, у кеты – 5, у кижуча – 7 и у нерки – 6.

Таким образом, как и другие исследователи, мы рассматриваем формирование жизненной стратегии у лососевых как поливариантную модель реализации жизненного цикла, направленную на более полное использование ресурсов среды и ниш обитания, повышающую возможности выживания и процветания видов. Траектория развития индивидуума по тому или иному типу жизненной стратегии, очевидно, предопределяется такими факторами, как обеспеченность кормом, генетическая детерминированность темпа роста, наличие свободных ниш обитания, численность популяции и др.

В результате исследования паразитофауны тихоокеанских лососей региона выявлено 48 видов гельминтов, относящихся к 38 родам, 27 семействам и 5 классам. Наибольшая экстенсивность заражения характерна для кижуча, наименьшая обнаружена у нерки. Отмечено значительное сходство видового состава гельминтофауны с гельминтофауной других регионов Дальнего Востока.

В настоящее время (второе десятилетие XXI в.) запасы лососей материкового побережья находятся на достаточно высоком уровне. Уловы на северном побережье достигают 17 тыс. т (в основном за счет горбуши), в юго-западной части побережья они превышают в отдельные годы 20–23 тыс. т (в основном за счет кеты). В ближайшие годы по побережью ожидается некоторое снижение запасов горбуши, обусловленное естественной многолетней периодичностью, связанной с активностью гелиокосмических циклов. Подходы кеты будут приближаться к средним показателям: 2–2,5 млн рыб на северном побережье и 4–5 млн рыб в Охотском промысловом районе. Запасы кижуча не претерпят значительных изменений.

Литература

Абрамов В.В. Осеняя форма кеты на Камчатке // ДАН СССР. – 1948. – Т. 63. – № 1. – С. 89–91.

Агапов И.Д. Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана // Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и пром. хоз-ва. – 1941. – Вып. 16. – С. 73–113. – (Сер. «Пром. хоз-во»).

Агапова Г.А., Велижанин Е.С., Пустовойт С.П. Популяционно-фенетическая структура кеты *Oncorhynchu keta* (Walbaum), размножающейся в реках североохотоморского побережья // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 838–847.

Айяла Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. – М. : Мир, 1984. – 230 с.

Акиничева Е.Г. Использование маркирования отолитов лососевых рыб для определения эффективности рыбоводных заводов // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2001. – Вып. 1. – С. 288–296.

Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – 247 с.

Алисов Б.П. Климат СССР. – М. : Изд-во МГУ, 1956. – 127 с.

Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. – М. : Пищ. пром-сть, 1974. – 245 с.

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – М. : Наука, 1989. – 328 с.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Балансирующий отбор как возможный фактор поддержания единообразия аллельных частот ферментных локусов в популяциях тихоокеанского лосося – горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Генетика. – 1987. – Т. 23. – № 10. – С. 1884–1896.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. – М. : Наука, 1997. – 288 с.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Ефанов В.Н. Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши Сахалино-Курильского региона // Биология моря. – 1983. – № 2. – С. 46–51.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Рябова Г.Д., Куликова Н.И. Генетическая дифференциация популяций кеты и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий // Биология моря. – 1980. – № 3. – С. 23–28.

Андреев В.Л., Никулин О.А. О различении внутрипопуляционных группировок анадырской кеты на основе анализа рисунков чешуи // Динамика вязкой жидкости. Изменения параметров состояния сложных систем. – Владивосток, 1977. – С. 64–71.

Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Классификация построения с использованием списков видов пресноводных рыб Чукотки и Аляски // Систематика и экология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. – 1981. – Т. 60. – Вып. 9. – С. 1285–1296.

Андриевская Л.Д. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана // Материалы по биологии морского периода жизни лососей. – М. : ВНИРО, 1958. – С. 64–75.

Андриевская Л.Д. Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море // Вопр. ихтиологии. – 1966. – Вып. 6. – С. 84–90.

Андриевская Л.Д. Условия формирования продукции поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) в юго-западной части Берингова моря // Тр. КамчатНИРО. – 1998. – Вып. 4. – С. 94–97.

Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. – 566 с.

Арнольди К.В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоол. журн. – 1957. – Т. 36. – Вып. 11. – С. 1609–1629.

Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций / под ред. О.Ф. Гриценко. – М. : Изд-во ВНИРО, 2002. – 190 с.

Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В. и др. Паразитические черви животных Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – С. 175–251.

Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И. Кормовая обеспеченность молоди лососей в Тауйской губе Охотского моря и рекомендации рыбоводным заводам // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе : сб. науч. тр. – СПб. : ГосНИОРХ, 1994. – Вып. 308. – С. 55–61.

Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Кузнецов С.А., Ракитина М.В. Распределение, размерно-весовая характеристика и питание молоди лососевых рыб в прибрежной зоне Тауйской губы Охотского моря // Там же. – 1994а. – С. 42–54.

Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Чевризов Б.П., Карасев А.Н. Условия формирования, структура распределения кормовой базы молоди лососевых рыб в Тауйской губе Охотского моря // Там же. – 1994б. – С. 25–41.

Афанасьев Н.Н., Чернявский В.И., Михайлов В.И., Карасев А.Н. Экологический потенциал воспроизводства лососей Тауйской губы Охотского моря : тез. докл. Всесоюз. конф. – Владивосток : ТИНРО-центр, 1991. – С. 78–80.

Ахмеров А.Х. Паразитофауна рыб р. Камчатки // Изв. ТИНРО. – 1955. – Т. 43. – С. 99–137.

Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. Северо-Восток СССР. – М. : Наука, 1964. – 290 с. – (Сер. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока).

Барсуков В.В. О возрасте обского муксуна и о некоторых теоретических вопросах // Зоол. журн. – 1960. –Т. 39. – Вып. 10. – С. 1525–1530.

Бачевская Л.Т. Генетические различия локальных стад кеты некоторых рек охотоморского побережья : тез. докл. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983. – Ч. 2. – С. 143–144.

Бачевская Л.Т. Межпопуляционные различия и внутрипопуляционная дифференциация кеты Севера Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1990. – 17 с.

Бачевская Л.Т. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток : ДВО РАН СССР, 1992. – С. 42–52.

Бачевская Л.Т. Популяционно-генетическая структура кеты некоторых рек североохотоморского побережья // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных. – Ростов н/Д : Биос ; РГУ, 2002. – С. 10–12.

Бачевская Л.Т., Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций кеты *Oncorhynchus keta* из рек северного побережья Охотского моря и его изменения в условиях естественного и искусственного воспроизводства // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36. – № 5. – С. 660–666.

Бачевская Л.Т., Сафроненков Б.П., Велижанин Е.С. Особенности формирования генетической структуры искусственно созданной кулькутинской популяции кеты (Северное побережье Охотского моря) : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2004. – Вып. 2. – С. 301–308.

Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. – М. : Наука, 1969. – 292 с.

Берг Л.С. О нахождении представителя рода *Oncorhynchus* в реке Лене : Материалы комис. по изучению Якут. АССР. – Л. : Изд-во АН СССР, 1927. – Вып. 21. – С. 1–4.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948. – Ч. 1. – 466 с. ; 1949. – Ч. 3. – С. 929–1382.

Берг Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. – С. 242–260.

Берг Л.С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр. тр. – М. : Изд-во АН СССР, 1962. – Т. 5. – С. 320–360.

Беспалый В.Г., Глушкова О.Ю. Северо-Восток // Четвертичные оледенения на территории СССР. – М. : Наука, 1987. – С. 62–69.

Бивен Д.А. Различия в характере чешуи кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Дальнего Востока и Аляски // Вопр. ихтиологии. – 1961. – Т. 1. – С. 29–38.

Бирман И.Б. Приспособительные особенности нерестовой миграции амурской кеты // Изв. ТИНРО. – 1952. – Т. 37. – С. 109–137.

Бирман И.Б. Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // Вопр. ихтиологии. – 1956. – Вып. 7. – С. 158–173.

Бирман И.Б. О распространении и миграциях камчатских лососей в северо-западной части Тихого океана : Материалы по биологии морского периода жизни дальневост. лососей. – М. : ВНИРО, 1958. – С. 31–51.

Бирман И.Б. Новые данные о морском периоде жизни и морском промысле тихоокеанских лососей // Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР. – 1960. – Вып. 10. – С. 151–164.

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

Бирман И.Б. Некоторые особенности линейного роста и структуры чешуи тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. – 1968. – Т. 64. – С. 15–34.

Бирман И.Б. О внутрипопуляционных группировках амурской кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. – 1977. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 879–889.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. – М. : Агропромиздат, 1985. – 208 с.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. – М. : Изд-во ФГУП «Национальные рыбные ресурсы», 2004. – 172 с.

Боярская Т.Д. Растительность СССР во время максимального оледенения и в Мгинскую межледниковую эпоху // Палеогеография четвертичного периода. – М. : Изд-во МГУ, 1965. – С. 19–35.

Бугаев А.В. Биология нерки *Oncorhynchus nerka* в период преднерестовых миграций в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2003. – 24 с.

Бугаев А.В., Маслов А.В., Дубынин В.А. Озерновская нерка. – П.-Камчатский : Камчатпресс, 2009. – 156 с.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка. – М. : Колос, 1995. – 464 с.

Бугаев В.Ф. Рыбы бассейна реки Камчатки. – П.-Камчатский : Камчатпресс, 2007. – 189 с.

Бугаев В.Ф. Нерка реки Камчатки. – П.-Камчатский : Камчатпресс, 2010. – 232 с.

Ваганов Е.А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. – Новосибирск : Наука, 1978. – 138 с.

Варнавская Н.В. Распределение частот аллелей генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в популяциях нерки Камчатки с речными, ключевыми и озерными нерестилищами : тез. докл. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983. – Ч. 1. – С. 150–151.

Варнавская Н.В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. – П.-Камчатский : Изд-во КамчатНИРО, 2006. – 487 с.

Василенко А.В. Популяционная структура и структура популяции: попытка альтернативной интерпретации концепции «флюктуирующего стада» // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 75–90.

Василенко-Лукина О.В. О биологии приморской горбуши // Вопр. ихтиологии. – 1962. – Т. 2. – Вып. 4 (25). – С. 604–608.

Васильев И.С. Водоснабжение нерестовых бугров горбуши и летней кеты : науч. докл. высшей школы, биол. науки. – 1958. – № 3. – С. 26–31.

Васильев И.С. Эколого-морфологическая характеристика летней кеты и горбуши в эмбриональный и личиночный период их жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1959. – 24 с.

Васьковский А.П. Природные условия Магаданской области // Сельское хозяйство Магаданской области. – Магадан : Кн. изд-во, 1956. – С. 7–32.

Васьковский А.П. Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников-ценозообразователей на Крайнем Северо-Востоке СССР и карта-схема границ деревьев и кустарников на Крайнем Северо-Востоке СССР : Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. – Магадан : Кн. изд-во, 1958. – Вып. 13. – С. 187–204.

Введенская Т.Л., Куренков С.И. Некоторые черты биологии пресноводного кижуча оз. Дальнего (Камчатка) // Современ. сост. исслед. лососевидн. рыб : тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. – Тольятти : Ин-т экологии Волжского бассейна АН СССР, 1988. – С. 55–56.

Веденский А.П. Возраст горбуши и закономерности колебания ее численности // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т. 41. – С. 111–195.

Вецлер И.И., Горшков С.А. Морфобиологические особенности сезонных рас нерки озера Дальнего (Камчатка) // Морфол. и сист. лососевидных рыб. – Л. : ЗИН АН СССР, 1985. – С. 37–42.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биология моря. – 1986. – № 2. – С. 51–59.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Современное состояние исследований лососевидных рыб : тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. – Тольятти : Ин-т экологии Волжского бассейна АН СССР, 1988. – С. 58–60.

Виленская Н.И. Влияние размеров яйцеклеток чавычи *Oncorhynchus tschawytscha* Walbaum (Salmonidae) на размеры личинок и молоди // Сб. науч. тр. КамчатНИРО. – 2002. – Вып. 6. – С. 226–234.

Виленская Н.И., Вронский Б.Б., Маркевич Н.Б. Характеристика нерестовых подходов и биологической структуры стада чавычи *Oncorhynchus tschawytscha* реки Камчатка. – П.-Камчатский, 2000. – С. 56–67. – (Тр. КамчатНИРО ; вып. 5).

Витомскова Е.А. Гельминты промысловых рыб северной части бассейна Охотского моря, опасные для человека и животных. – Магадан : МНИИСХ РАСХН, 2003. – 132 с.

Волков А.Ф. Особенности питания горбуши, кеты и нерки во время анадромной миграции // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 128–136.

Волков А.Ф., Чучукало В.И., Ефимкин А.Я., Глебов И.И. Характеристика распределения и питания кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в Охотском море и северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т. 35. – Вып. 6. – С. 840–843.

Волобуев В.В. Систематика и экология нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz оз. Уегинское (басс. р. Охоты) // Вопр. ихтиологии. – 1976. – Т. 16. – Вып. 6 (101). – С. 989–999.

Волобуев В.В. О карликовой форме нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz (Salmonidae, Salmoniformes) из оз. Корраль (басс. р. Охоты) // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56. – Вып. 3. – С. 405–411.

Волобуев В.В. О внутривидовой дифференциации кеты р. Тауй (Североохотоморское побережье) : тез. докл. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – 1983а. – Ч. 2. – С. 155–156.

Волобуев В.В. О зимовке молоди кеты в родном нерестовом водоеме // Там же. – 1983б. – Ч. 2. – С. 158.

Волобуев В.В. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне р. Тауй // Вопр. ихтиологии. – 1984. – Т. 24. – Вып. 6. – С. 953–963.

Волобуев В.В. О внутривидовой неоднородности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря : тез. докл. 11-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 22–23.

Волобуев В.В. Внутривидовая структура и пути формирования популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря : тез. докл. междунар. симп. по тихоокеанским лососям. – Владивосток, 1990. – С. 15–17.

Волобуев В.В. О состоянии запасов кеты материкового побережья Охотского моря : Материалы 5-го Всерос. совещ. «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб». – СПб., 1994. – С. 28–30.

Волобуев В.В. Проблема смешанных стад лососей в Магаданской области : тез. докл. конф. «Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения». – Магадан : Кордис, 1998. – Т. 1. – С. 109–110.

Волобуев В.В., Волобуев М.В. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40. – № 4. – С. 510–529.

Волобуев В.В., Голованов И.С. Запасы лососей североохотоморского побережья // Рыб. хоз-во. – 1999. – № 2. – С. 36–37.

Волобуев В.В., Голованов И.С. Запасы тихоокеанских лососей Магаданской области // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2001. – Вып. 1. – С. 123–133.

Волобуев В.В., Кузищин К.В. К экологии размножения ранней формы кеты в реках материкового побережья Охотского моря : тез. докл. 4-й Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. – Мурманск, 1988. – Ч. 1. – С. 43–45.

Волобуев В.В., Марченко С.Л. Нерка – *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2004. – Вып. 2. – С. 259–273.

Волобуев В.В., Никулин О.А. О биологии кунджи Мотыклейского залива *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. – 1975. – С. 354–375.

Волобуев В.В., Путивкин С.В. О влиянии вырубки лесов в бассейнах рек Магаданской области на условия естественного воспроизводства тихоокеанских лососей : тез. докл. на 11-м симп. «Биологические проблемы Севера». – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 22–23.

Волобуев В.В., Путивкин С.В. Экологическая структура популяций нерки Северо-Востока Азии : тез. докл. конф. «Биологическое разнообразие животных Сибири». – Томск : Изд-во Том. ун-та, 1998. – С. 126–127.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Некоторые данные о структуре популяций кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. – Владивосток, 1982а. – С. 64–68.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1982б. – Т. 22. – Вып. 6. – С. 974–980.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. О структуре ихтиоценозов в лососевых экосистемах материкового побережья Охотского моря // Вид и его продуктивность в ареале : тез. IV Всесоюз. совещ. – Свердловск, 1984. – С. 10–11.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1997. – Т. 37. – № 5. – С. 612–618.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Экология и видовой состав рыб озерно-речной системы Хэл-Дэги (континентальное побережье Охотского моря) : тез. докл. конф. «Биологическое разнообразие животных Сибири». – Томск : Изд-во Том. ун-та, 1998. – С. 125–130.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Экология и структура популяций хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas) в нерестовых лососевых водоемах материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39. – № 1. – С. 125–130.

Волобуев В.В., Тюрнин В.Б. Современное состояние запасов кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) материкового побережья Охотского моря // Там же. – 1995. – Т. 35. – № 5. – С. 608–612.

Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) континентального побережья Охотского моря // Там же. – 2005а. – Т. 45. – № 4. – С. 489–501.

Волобуев В.В., Голованов И.С., Марченко С.Л. Оценка многолетних изменений основных характеристик биологической структуры горбуши континентального побережья Охотского моря : тез. докл. конф. «Биологическое разнообразие животных Сибири». – Томск : Изд-во Том. ун-та, 1998. – С. 187–188.

Волобуев В.В., Максимов В.А., Рогатных А.Ю. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) (Salmonidae) озерно-речной системы Чукча (материковое побережье Охотского моря) // Вопр. ихтиологии. – 1985. – Т. 25. – Вып. 4. – С. 546–552.

Волобуев В.В., Марченко С.Л., Голованов И.С., Акиничева Е.Г. Исследования тихоокеанских лососей в период их преднерестовых миграций в северо-западной части Тихого океана и Охотском море // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2004. – Вып. 2. – С. 274–300.

Волобуев В.В., Путивкин С.В., Тюрнин В.Б. Дрифтерный промысел тихоокеанских лососей в Охотском море // Рыб. хоз-во. – 1995. – № 5. – С. 51.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30. – Вып. 2. – С. 221–228.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В., Царев Ю.И. Морфологическая дифференциация ранней и поздней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) р. Тауй // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток, 1992. – С. 72–80.

Волобуев В.В., Хаменкова Е.В., Поспехов В.В. Размножение, экология молоди и гельминтофауна жилой кунджи *Salvelinus leucomaenis* озерно-речной системы Чукча // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2001. – Вып. 1. – С. 218–231.

Волобуев В.В., Черешнев И.А., Шестаков А.В. Особенности биологии и динамика стада проходных и жилых лососевидных рыб рек Тауйской губы Охотского моря. Сообщение 1. Тихоокеанские лососи // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2005б. – № 2. – С. 25–47.

Волобуев В.В., Черешнев И.А., Шестаков А.В. Проходные и жилые лососевидные рыбы Тауйской губы // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – С. 226–267.

Волобуев М.В. Фенотипы чешуи североохотоморской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2006. – № 1. – С. 86–91.

Волобуев М.В., Волобуев В.В. Катадромная миграция кеты в реках материкового побережья Охотского моря // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2009. – Вып. 3. – С. 62–71.

Воловик С.П. Материалы по биологии молоди симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) некоторых рек Сахалина // Вопр. ихтиологии. – 1963. – Т. 3. – Вып. 3. – С. 506–511.

Воловик С.П. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1967а. – Т. 61. – С. 104–116.

Воловик С.П. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на южном Сахалине : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Калининград, 1967б. – 31 с.

Воловик С.П., Гриценко О.Ф. Некоторые особенности биологии кеты бассейна р. Тыми (северо-восточный Сахалин) // Изв. ТИНРО. – 1968. – Т. 65. – С. 266–267.

Воловик С.П., Гриценко О.Ф. О влиянии хищных рыб на выживание молоди лососей в реках Сахалина // Тр. ВНИРО. – 1970. – Т. 71. – С. 193–209.

Воскресенский К.П. Норма и изменчивость годового стока рек Советского Союза. – Л. : Гидрометиздат, 1962. – 546 с.

Вронский Б.Б. Материалы о размножении чавычи *Oncorhynchus tschawytscha* (Walbaum) р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. – 1972. – Т. 12. – Вып. 2 (73). – С. 293–308.

Вронский Б.Б. Состояние запасов дальневосточных лососей : Материалы 1-го междунар. совещ. по биологии тихоокеан. лососей. – М. : ВНИРО, 1980. – С. 2–9.

Вронский Б.Б. Сезонные расы чавычи (*Oncorhynchus tschawytscha* Walb.) в бассейне р. Камчатки : тез. докл. 10-го. Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан. – 1983. – Ч. 2. – С. 159.

Вялова Г.П. Паразитозы кеты (*O. keta*) и горбуши (*O. gorbuscha*) Сахалина. – Ю.-Сахалинск : Изд-во СахНИРО, 2003. – 192 с.

Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф. Динамика численности приморской горбуши // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 178–193.

Гаузе Г.Ф. Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium aurelia* и *Stylonychia mytilus* // Зоол. журн. – 1934. – Т. 13. – Вып. 1. – С. 1–17.

Глебов И.И. Особенности распределения кижуча *Oncorhynchus kisutch* в Охотском море и сопредельных океанских водах // Биология моря. – 1998. – Т. 24. – № 6. – С. 364–368.

Глебов И.И. Экология чавычи и кижуча азиатских стад в морской период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2000. – 24 с.

Глебов И.И., Рассадников О.А. Некоторые особенности распределения кижуча *Oncorhynchus kisutch* в зимне-весенний период в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. – 1997. – Т. 37. – Вып. 4. – С. 558–562.

Глотов В.Е., Глотова Л.П. Особенности питания рек подземными водами на арктическом склоне Чукотки: теоретические и практические аспекты // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2010. – № 1. – С. 89–98.

Глубоковский М.К. Популяционная организация вида у рыб // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1987. – С. 48–57.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. – М. : Наука, 1995. – 341 с.

Глушкова О.Ю. Морфология и палеогеография позднеплейстоценовых оледенений Северо-Востока СССР // Плейстоценовые оледенения Востока Азии. – Магадан, 1984. – С. 28–43.

Голованов И.С. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1982. – Т. 22. – Вып. 4. – С. 568–575.

Голованов И.С. Пространственная структура стад горбуши материкового побережья Охотского моря : тез. докл. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – 1983. – Ч. 2. – С. 164.

Голованов И.С. О гидрологическом режиме нерестилищ горбуши северного побережья Охотского моря : тез. докл. Междунар. симп. по тихоокеанским лососям. – Владивосток, 1990. – С. 71–74.

Голубь Е.В. Некоторые данные по биологии и динамике численности нерки Мейныпильгинской озерно-речной системы (Чукотка) // Вопр. рыболовства. – 2003. – Т. 4. – № 4 (16). – С. 638–660.

Голубь Е.В. Нерка *Oncorhynchus nerka* Чукотки: биология, распространение, численность : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2007. – 24 с.

Голубь Е.В., Голубь А.П. Некоторые данные о малочисленных популяциях нерки (*Oncorhynchus nerka*) Корякского побережья Чукотки // Наука Северо-Востока – начало века : материалы Всерос. науч. конф., посвящ. памяти акад. К. В. Симакова и в честь его 70-летия (Магадан, 26–28 апр. 2005 г.). – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2005. – С. 367–372.

Горбатенко К.М. Питание молоди горбуши в эпипелагиали Охотского моря в зимний период // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 234–243.

Горбатенко К.М., Чучукало В.И. Питание и суточные рационы лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море в летне-осенний период // Вопр. ихтиологии. – 1989. – Т. 29. – № 3. – С. 456–464.

Горшков С.А. К вопросу о дорсальных фонтанелях у жилых и карликовых форм кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) и нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Основы классификации и систематики лососевых рыб. – Л. : ЗИН АН СССР, 1977. – С. 49–53.

Горшков С.А. Сравнительно-морфологическое описание кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) различных локальных стад // Вопр. ихтиологии. – 1979. – Т. 19. – Вып. 2 (115). – С. 209–222.

Горшкова Г.В., Горшков С.А. Хромосомный полиморфизм горбуши четных и нечетных лет // ДАН СССР. – 1983. – Т. 273. – № 4. – С. 1023–1024.

Горяинов А.А., Шатилина Т.А., Лысенко В.А., Заволокин Е.А. Приморская кета (рыбохозяйственный очерк). – Владивосток, 2007. – 197 с.

Грант В. Эволюция организмов. – М. : Мир, 1980. – 407 с.

Грачев Л.Е. Некоторые данные о плодовитости тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. – 1968. – Т. 64. – С. 43–51.

Грачев Л.Е. Дифференциация азиатских стад горбуши // Биол. основы развития лососев. хоз-ва в водоемах СССР. – М. : Наука, 1983. – С. 84–97.

Грачева М.Л., Хованская Л.Л. Опыт искусственного воспроизводства лососей на Ольской ЭПАБ : сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Т. 308. Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе. – СПб., 1994. – С. 62–74.

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

Григо Л.Д. О морфологических отличиях летней и осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и *O. keta infraspecies autumnalis* Berg. // ДАН СССР. – 1953. – Т. 92. – № 6. – С. 1225–1228.

Гриценко О.Ф. Биология симы и кижуча Северного Сахалина. – М. : ВНИРО, 1973. – 40 с.

Гриценко О.Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. – 1981. – Т. 21. – Вып. 5. – С. 787–799.

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). – М. : Изд-во ВНИРО, 2002. – 248 с.

Гриценко О.Ф., Клочач Н.В. Итоги дальневосточной лососевой путины 2009 г. // Рыб. хоз-во. – 2010. – № 1. – С. 47–49.

Гриценко О.Ф., Богданов М.А., Стыгар В.М., Ковнат Л.С. Водные биологические ресурсы северных Курильских островов. – М. : Изд-во ВНИРО, 2000. – 163 с.

Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Мировой океан. – 2001. – Вып. 2. – С. 168–174.

Гриценко О.Ф., Клочач Н.В., Богданов М.А. Новая эпоха существования тихоокеанских лососей в СЗТО // Рыб. хоз-во. – 2002. – № 1. – С. 24–26.

Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. – М. : Агропромиздат, 1987. – 165 с.

Гудков П.К. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1991. – Т. 31. – Вып. 6. – С. 898–908.

Гудков П.К., Радченко О.А. Характеристика гольца рода *Salvelinus* из Элекчанских озер (северное побережье Охотского моря) – морфология, биология, генетика // Там же. – 2000. – Т. 40. – № 5. – С. 621–631.

Двинин П.А. Озерный кижуч *Oncorhynchus kisutch* morfa *relictus nova* //ДАН СССР. – Нов. сер. – 1949. – Т. 6. – № 5. – С. 695–697.

Двинин П.А. Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1952. – Т. 37. – С. 69–108.

Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изуч. производит. сил. Якут. АССР. – Л. : Изд-во АН СССР, 1933. – Вып. 5. – С. 3–34.

Евзеров А.В. К методике аэровизуального учета // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 199–204.

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

Евзеров А.В. Нерестовый фонд охотоморской и анадырской кеты // Биол. основы развития лососевого хоз-ва в водоемах СССР. – М. : Наука, 1983. – С. 103–113.

Егорова Т.В. Размножение и развитие красной в бассейне р. Озерная // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 73. – С. 39–53.

Егорова Т.В. Нерестовый ход и сроки нереста *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерная // Вопр. ихтиологии. – 1977. – Т. 17. – Вып. 4. – С. 634–641.

Енютина Р.И. О дополнительном кольце в ядерной части чешуи горбуши // Там же. – 1962. – Т. 2. – Вып. 4. – С. 740–742.

Енютина Р.И. Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. – 1972. – Т. 96. – С. 167–174.

Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В., Шедько С.В. Фауна паразитов лососевых рыб. (Salmonidae, Salmoniformes) Приморского края. – Владивосток : Дальнаука, 1998. – 88 с.

Ерохин В.Г. Распределение молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в прикамчатских водах Охотского моря // Там же. – 1987. – Т. 27. – № 5. – С. 860–863.

Ерохин В.Г. Распределение и биологические показатели молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в восточной части Охотского моря // Тр. КамчатНИРО. – 1998. – Вып. 4. – С. 124–130.

Ерохин В.Г. Дрифтерные исследования морского периода жизни тихоокеанских лососей в прикамчатских водах ИЭЗ России в 1993–2006 гг. // Вопр. рыболовства. – 2007а. – Т. 8. – № 3. – С. 484–524.

Ерохин В.Г. Методико-биологические основы морского мониторинга тихоокеанских лососей в научной практике КамчатНИРО // Тр. КамчатНИРО. – 2007б. – Вып. 9. – С. 50–78.

Ерохин В.Г., Гавренков Ю.И., Кашкин К.А. О биологии кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) южного Приморья // Вопр. ихтиологии. – 1985. – Т. 25. – Вып. 2. – С. 220–225.

Ефанов В.Н. Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. – С. 52–65.

Ефанов В.Н., Кочнева З.П. О вторичной поимке половозрелого самца горбуши в возрасте менее года // Биология моря. – 1980. – № 2. – С. 88–89.

Ефимкин А.Я. Питание лососей в западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002 г. // Изв. ТИНРО. – 2003. – Т. 134. – С. 120–134.

Жуков Е.В. Эндопаразитические черви рыб Японского моря и Южно-Курильского мелководья // Тр. ЗИН АН СССР. – 1960. – Т. 28. – С. 3–146.

Жуков Е.В. Паразиты рыб Чукотки. II. Эндопаразитические черви морских и пресноводных рыб // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. – 1963. – Т. 21. – С. 96–139.

Жульков А.И. Биологические особенности кижуча острова Сахалин // Биология лососевых : тез. докл. Междунар. четырехсторон. совещ. (СССР, США, Канада, Япония). – Владивосток, 1978. – С. 40–42.

Заварина Л.О. Некоторые черты биологии весенней формы кеты реки Камчатки // Материалы 5-го Всерос. совещ. «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб». – СПб. : ГосНИОРХ, 1994. – С. 66–67.

Заварина Л.О. Морфобиологическое описание «весенней» формы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Камчатка // Тр. КамчатНИРО. – 1995. – Вып. 3. – С. 120–123.

Заварина Л.О. Кета. Состояние биологических ресурсов северо-западной Пацифики. – П.-Камчатский, 2003. – С. 79–82. – (Тр. КамчатНИРО ; вып. 7).

Заварина Л.О. Кета (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки (на примере р. Хайлюля) // Тр. КамчатНИРО. – 2007. – Вып. 9. – С. 96–121.

Задальский С.В. Совет по морским млекопитающим. Настоящие тюлени // Информ. бюл. – 2004. – № 9. – С. 30–34.

Зиланов В.К., Спивакова Т.И. Тихоокеанский лосось: отказ от промысла за пределами зон стал реальностью // Рыб. хоз-во. – 1992. – № 6. – С. 16–20.

Золотухин С.Ф. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* Японского моря // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40. – Вып. 1. – С. 112–115.

Золотухин С.Ф. Экологические формы кеты бассейна реки Амур // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – 2009. – С. 148–149.

Зорбиди Ж.Х. Питание молоди кижуча в некоторых водоемах Камчатки // Изв. ТИНРО. – 1970а. – Т. 73. – С. 72–78.

Зорбиди Ж.Х. О динамике стада кижуча // Там же. – 1970б. – Т. 78. – С. 61–72.

Зорбиди Ж.Х. Сезонные и возрастные изменения питания молоди кижуча в реках Плотниковой и Аваче // Там же. – 1970в. – Т. 78. – С. 129–150.

Зорбиди Ж.Х. Динамика численности камчатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* и экология его молоди в пресных водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1974. – 25 с.

Зорбиди Ж.Х. Биологические показатели и численность камчатского кижуча // Тр. ВНИРО. – 1975. – Т. 106. – С. 34–42.

Зорбиди Ж.Х. Суточный ритм питания кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) озера Азабачьего // Вопр. ихтиологии. – 1977. – Т. 17. – Вып. 1 (102). – С. 182–184.

Зорбиди Ж.Х. Определение локальных стад кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walb.) в море по структуре чешуи // Изв. ТИНРО. – 1978. – Т. 102. – С. 76–83.

Зорбиди Ж.Х. Популяционная структура кижуча Камчатки : тез. докл. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983. – Ч. 2. – С. 179.

Зорбиди Ж.Х. Численность камчатского кижуча и некоторые определяющие ее факторы // Исслед. и рац. использование биоресурсов дальневост. сев. морей СССР и перспективы созд. техн. средств для освоения неиспольз. биоресурсов открытого океана : тез. докл. Всесоюз. совещ. – Владивосток : ТИНРО, 1985. – С. 33–35.

Зорбиди Ж.Х. Сезонные расы у кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30. – Вып. 1. – С. 31–40.

Зорбиди Ж.Х. Состояние запасов и структура стад кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Salmonidae) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – Вып. 2. – С. 541–549.

Зорбиди Ж.Х. Кижуч азиатских стад. – П.-Камчатский : Изд-во КамчатНИРО, 2010. – 306 с.

Зорбиди Ж.Х., Толстяк Т.И., Маслов А.В. Характеристика внутривидовых форм азиатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) // Тр. КамчатНИРО. – 2006. – Вып. 8. – С. 126–141.

Иванков В.Н. О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. – 1967а. – Т. 61. – С. 143–151.

Иванков В.Н. О причинах и характере изменения структуры популяций южнокурильской горбуши за время ее нерестового хода // Там же. – 1967б. – Т. 61. – С. 152–161.

Иванков В.Н. Тихоокеанские лососи острова Итуруп (Курильские острова) // Там же. – 1968. – Т. 65. – С. 49–74.

Иванков В.Н. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты // Гидробиол. журн. – 1970. – Т. 6. – № 2. – С. 106–112.

Иванков В.Н. Сезонные расы горбуши Курильских островов // Уч. записки ДВГУ. – 1971. – Т. 15. – № 3. – С. 34–43.

Иванков В.Н. Особенности экологии и структуры популяций осенней кеты различных районов Сахалина // Уч. записки ДВГУ. – 1972. – Т. 60. – С. 27–35.

Иванков В.Н. Проходная и жилая форма нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток : ДВГУ, 1984. – С. 65–73.

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

Иванков В.Н. Популяционная организация лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33. – № 1. – С. 78–83.

Иванков В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб. – Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1997. – 123 с.

Иванков В.Н., Андреев В.Л. Плодовитость тихоокеанских лососей (р. *Oncorhynchus*) // Вопр. ихтиологии. – 1969. – Т. 9. – Вып. 1 (54). – С. 80–89.

Иванков В.Н., Бисага А.М. Различение популяций симы *Oncorhynchus masou* Приморья и Южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Вып. 5. – С. 580–584.

Иванков В.Н., Броневский А.М. Особенности биологии кеты, размножающейся на озерных нерестилищах // Управл. и информация. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1974. – Вып. 10. – С. 265–268.

Иванков В.Н., Броневский А.М. Кета размножается на озерных нерестилищах // Природа. – 1975. – № 2. – С. 97–98.

Иванков В.Н., Свирский В.Г. Сезонные расы у симы *Oncorhynchus masou* Brevoort // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология). – Л. : ЗИН АН СССР, 1976. – С. 40–41.

Иванков В.Н., Шершнев А.П. Биология молоди горбуши и кеты в море // Рыб. хоз-во. – 1968. – № 4. – С. 16–17.

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

Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Бушуев В.П. Случай созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в возрасте менее одного года // Вопр. ихтиологии. – 1975. – Т. 15. – Вып. 3. – С. 556–557.

Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Карпенко С.Н., Лукьянов П.Е. Биология проходных рыб Южного Приморья // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1984. – С. 95–107.

Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Чикина В.С. О посленерестовых неотенических самцах симы // Там же. – 1977. – Вып. 4. – С. 753–755.

Иванов О.А. Случай поимки двухгодовиков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в море зимой 1994–1995 гг. // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36. – № 5. – С. 716–720.

Иванова О.А. Генетика. – М. : Колос, 1974. – 432 с.

Иванова М.Н., Свирская А.Н. Изменчивость числа позвонков, длины и массы тела сеголеток щуки *Esox lucius* в зависимости от условий обитания родителей // Вопр. ихтиологии. – 2002. – Т. 42. – № 4. – С. 503–511.

Иевлева М.Я. Морфология и темп эмбрионального развития тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. – 1951. – Т. 34. – С. 123–130.

Изергина Е.Е., Изергин И.Л. Изменения показателей красной крови молоди кеты р. Ола при смене среды обитания // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. – С. 157–161.

Изергина Е.Е., Изергин И.Л. Особенности адаптации молоди кеты и горбуши при изменении гидрологии устьевой зоны р. Ола, вызванном размыванием Нюклинской косы // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2009. – Вып. 3. – С. 125–133.

Изергина Е.Е., Изергин И.Л., Марченко С.Л. Изменения показателей крови молоди горбуши р. Ола при смене среды обитания // Там же. – 2009. – Вып. 3. – С. 116–124.

Ильина Л.В. Многолетняя динамика экологических и генетических особенностей подразделений популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1987а. – 21с.

Ильина Л.В. Генотипические и аллельные частоты локуса лактатдегидрогеназы Ldh-BI у молоди нерки на нерестилищах разных типов // Генетика. – 1987б. – Т. 23. – № 7. – С. 1284–1289.

Иогансон В.Е., Кузнецов А.С., Деев Г.Н. и др. Воды суши // Север Дальнего Востока. – М. : Наука, 1970. – С. 186–233.

Ионов А.В. Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресновод. рыб Дальнего Востока. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. – С. 35–48.

Кагановский А.Г. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. – 1949. – Т. 31. – С. 3–57.

Каев А.М. К воспроизводительной способности кеты (*Oncorhynchus keta*) острова Итуруп // Там же. – 1980. – Т. 104. – С. 122–127.

Каев А.М. Биологическая структура и формирование численности курильской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Динамика численности промысловых животных дальневост. морей. – Владивосток : ТИНРО, 1986. – С. 53–62.

Каев А.М. Идентификация происхождения и история жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Вопр. ихтиологии. – 1998. – Т. 38. – № 5. – С. 650–658.

Каев А.М. Динамика некоторых биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в связи с формированием ее численности // Там же. – 1999. – Т. 39. – № 5. – С. 669–678.

Каев А.М. О поимке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* редкого возраста // Биология моря. – 2002. – № 6. – С. 457–458.

Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. – Ю.-Сахалинск : Изд-во СахНИРО, 2003. – 287 с.

Каев А.М., Ардавичус А.И. Топография нерестилищ кеты южных Курильских островов. Сообщ. 2. Речные и озерные нерестилища в водоемах островов Итуруп и Кунашир // Итоги исслед. по вопр. рационального использования биол. ресурсов Сахалина. – Ю.-Сахалинск : Изд-во Сахалин. отд-ния Географ. о-ва СССР, 1984. – С. 114–117.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50. – № 3. – С. 318–327.

Каев А.М., Струков Д.А. Некоторые параметры воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* острова Кунашир // Тр. СахНИРО. – 1999. – Т. 2. – С. 38–51.

Каев А.М., Ардавичус А.И., Ромасенко Л.В. Внутрипопуляционная изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* острова Итуруп в связи с топографией нерестилищ // Сб. науч. тр. СахНИРО. – 1996. – Т. 1. – С. 7–20.

Каев А.М., Чупахин В.М., Федотова Н.А. Особенности питания и пищевые взаимоотношения молоди лососей в прибрежных водах острова Итуруп // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33. – № 2. – С. 215–224.

Калабин А.И. Вечная мерзлота и гидрогеология Северо-Востока СССР // Тр. ВНИИ золота и редких металлов. – 1960. – Т. 18. – С. 145–322.

Канзепарова А.Н. Характеристика нерестовых рек горбуши Тугуро-Чумиканского района // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. – С. 265–270.

Канидьев А.Н. Абиотические условия в нерестовых буграх горбуши // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 94–103.

Карманова И.В. Некоторые аспекты исследования паразитофауны тихоокеанских лососей Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – П.-Камчатский, 1991. – Вып. 2. – Ч. 2. – С. 82–94.

Карманова И.В. Паразиты тихоокеанских лососей в эпизоотической обстановке реки Паратунки (Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – П.-Камчатский, 1998. – 23 с.

Карпенко В.И. Кормовая база и питание молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) и кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) в прибрежных водах Карагинского залива Берингова моря // Вопр. ихтиологии. – 1981. – Т. 21. – Вып. 4. – С. 675–685.

Карпенко В.И. Влияние факторов среды на формирование качественных показателей молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) в прикамчатских водах Берингова моря // Вопросы ихтиологии. – 1983. – Т. 23. – Вып. 5. – С. 813–820.

Карпенко В.И. Изменчивость роста молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежный период жизни // Там же. – 1987. – Т. 27. – Вып. 2. – С. 230–238.

Карпенко В.И. Методические аспекты оценки смертности камчатской горбуши в ранний морской период жизни // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 152–162.

Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. – М. : Изд-во ВНИРО, 1998. – 165 с.

Картавцев Ю.Ф., Ефремов В.В., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Генетическая и морфологическая изменчивость популяций горбуши Приморья // Генетика, селекция и гибридизация рыб. – Ростов н/Д : АзНИИРХ, 1981. – С. 126–127.

Китов В.В. Особенности ската молоди рыб в р. Кухтуй (Охотский район, Хабаровский край) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – Вып. 3. – С. 629–635.

Кловач Н.В. Дегенерация мышечной ткани кеты как индикатор превышения экологической емкости северной части Тихого океана в отношении лососей // Вопр. рыболовства. – 2000. – Т. 1. – № 2–3. – С. 175–176.

Кловач Н.В. Пространственно-временная динамика встречаемости кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes, Salmonidae) с размягченными мышцами и факторы, ее определяющие // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80. – Вып. 6. – С. 703–709.

Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. – М. : Изд-во ВНИРО, 2003. – 164 с.

Клоков В.К. К вопросу о динамике численности нерестовых стад лососей на северном побережье Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 169–177.

Клоков В.К. Динамика численности кеты в различных районах северного побережья Охотского моря // Там же. – 1973а. – Т. 86. – С. 66–80.

Клоков В.К. Изменчивость размерно-весовых показателей кеты северного побережья Охотского моря // Там же. – 1973б. – Т. 86. – С. 81–100.

Клоков В.К. Популяционная структура североохотской кеты и ее адаптивный характер / 6-й Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Изд-во СО АН СССР, 1974. – Ч. 2. – С. 73–77.

Клоков В.К. Популяционная структура и динамика численности кеты северного побережья Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1975. – 27 с.

Клоков В.К. Пространственная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на северном побережье Охотского моря // Экология и систематика лососевых рыб. – Л. : ЗИН АН СССР, 1976. – С. 49–51.

Клоков В.К., Фроленко Л.А. Элементарный химический состав чешуи горбуши // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 179–190.

Клюкин Н.К. Климатический очерк Северо-Востока СССР. – М. : Гидрометиздат, 1960. – 117 с.

Коваль М.В. Особенности нагула и преднерестовых миграций тихоокеанских лососей в прикамчатских водах летом 2009 г. // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. – С. 150–158.

Ковтун А.А. Об особенностях популяционной структуры осенней кеты острова Сахалин в связи с ее искусственным разведением : материалы 1-го междунар. совещ. по биол. тихоокеан. лососей. – М. : Изд-во ВНИРО, 1980. – С. 128–136.

Ковтун А.А. Промыслово-биологическая характеристика кижуча бассейна р. Тымь (северо-восточное побережье Сахалина) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб : материалы 5-го Всесоюз. совещ. – СПб., 1994. – С. 103–105.

Ковтун А.А. Биология кижуча острова Сахалин. – Ю.-Сахалинск : Изд-во СахНИРО, 2005. – 95 с.

Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). – Л. : Наука, 1971. – 217 с.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. – Л. : Наука, 1980. – 237 с.

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

Константинов А.С. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции. – М., 1950. – Т. 1. – С. 147–286.

Костарев В.Л. Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. – М. : Наука, 1964а. – С. 77–83.

Костарев В.Л. О связи урожайности молоди кеты с высотой снежного покрова и температурой воздуха в зимний период // Рыб. хоз-во. – 1964б. – № 9. – С. 28–30.

Костарев В.Л. Возраст и рост охотской кеты // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 173–181.

Костарев В.Л. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Там же. – 1970а. – Т. 71. – С. 145–158.

Костарев В.Л. Колебания выживаемости охотской кеты // Там же. – 1970б. – Т. 71. – С. 109–121.

Костарев В.Л. Промысел охотской кеты // Там же. – 1970в. – Т. 71. – С. 133–143.

Костарев В.Л. Влияние некоторых климатических факторов на эффективность естественного воспроизводства охотской кеты // Там же. – 1970г. – Т. 71. – С. 109–122.

Костарев В.Л. Современное состояние запасов охотских лососей, их воспроизводство и промышленное использование // Тр. ВНИРО. – 1975. – Т. 106. – С. 78–81.

Костарев В.Л. О мероприятиях по увеличению запасов лососей азиатских стад. Биология лососевых : тез. докл. междунар. четырехсторон. совещ. (СССР, США, Канада, Япония). – Владивосток : ТИНРО-центр, 1978. – С. 6–8.

Костарев В.Л. Естественное воспроизводство и использование запасов дальневосточной кеты / 10-й Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – 1983. – Ч. 2. – С. 186–187.

Крогиус Ф.В. Опыт применения самолета для обследования состояния и оценки заполнения нерестилищ камчатских лососей // Рыб. хоз-во. – 1955. – № 11. – С. 32–34.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. Об урожайности молоди красной // Изв. ТИНРО. – 1948. – Т. 68. – С. 3–27.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего. – Л. : Наука, 1969. – 88 с.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось – нерка в экосистеме озера Дальнего. – Л. : Наука, 1987. – 198 с.

Крохин Е.М. Реки Камчатки и их значение в воспроизводстве лососей // Вопр. географии Камчатки. – 1965. – Вып. 3. – С. 17–24.

Крохин Е.М. Материалы к познанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* Walb. в Дальнем озере (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. – 1967. – Т. 7. – Вып. 3 (44). – С. 433–445.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Озерная форма красной (*Oncorhynchus nerka*) из Кроноцкого озера на Камчатке // ДАН СССР. – 1936. – Т. 4 (13). – № 2 (106). – С. 87–90.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. ТИНРО. – 1937. – Т. 9. – С. 1–157.

Крыхтин М.Л. Материалы о речном периоде жизни симы // Изв. ТИНРО. – 1962. – Т. 48. – С. 81–132.

Кузищин К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (сем. Salmonidae) : автореф. ... дис. д-ра биол. наук. – М., 2010. – 49 с.

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

Кузищин К.В., Малютина А.М., Груздева М.А и др. Экология размножения симы *Oncorhynchus masou* в бассейне реки Коль (западная Камчатка) // Там же. – 2009. – Т. 49. – № 4. – С. 470–482.

Кузищин К.В., Савваитова К.А., Груздева М. А. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек Западной Камчатки и Северной Америки // Там же. – 1999. – Т. 39. – № 6. – С. 809–818.

Кузнецов А.С. Гидрологический режим рек Магаданской области // Колыма. – 1960. – № 3. – С. 12–19; № 4. – С. 7–11.

Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения за размножением амурских и камчатских лососей // Изв. ТОНС. – 1928. – Т. 2. – Вып. 3. – 196 с.

Кузнецов И.И. Кета и ее воспроизводство. – Хабаровск : Дальгиз, 1937. – 175 с.

Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2004. – 24 с.

Куликова Н.И. Структура чешуи и характер роста кеты различных стад // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 74. – С. 81–93.

Куликова Н.И. Внутривидовая изменчивость кариотипов кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. – 1971. – Т. 11. – Вып. 6. – С. 1106–1111.

Куликова Н.И. Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Там же. – 1972. – Т. 12. – Вып. 2 (73). – С. 211–225.

Куликова Н.И. Определение локальных стад кеты в море по структуре чешуи и некоторым морфологическим признакам // Тр. ВНИРО. – 1975. – Т. 106. – С. 49–51.

Кульбачный С.Е. Рыбохозяйственные исследования лососей на р. Тугур в 2007 г. // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : Изд-во ТИНРО-центр, 2007. – С. 219–220.

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

Куренков С.И. Красная озера Саранного (Командорские острова) // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 78. – С. 49–60.

Куренков С.И. Морфологические особенности жилой красной Кроноцкого озера // Там же. – 1972. – Т. 82. – С. 125–134.

Куренков С.И. Возраст и линейный рост кокани оз. Кроноцкого // Там же. – 1974. – Т. 90. – С. 111–118.

Куренков С.И. Жилой кижуч на Камчатке // Вопр. географии Камчатки. – 1977. – № 7. – С. 52–55.

Куренков С.И. Перспективы создания нового стада красной в Кроноцком озере. // Сельск. и промысл. хоз-во Крайнего Севера : тез. докл. 5-го Всесоюз. совещ. Секция рыб. хоз-во, охрана и увелич. биоресурсов водоемов Севера. – Новосибирск : СО ВАСХНИЛ, 1984. – С. 116–117.

Куренков И.И., Остроумов А.Г. Нахождение ряпушки *Coregonus sardinella* Valb. на Камчатке // Вопр. ихтиологии. – 1965. – Т. 5. – Вып. 3. – С. 558–560.

Куренков С.И., Горшков С.А., Толстяк Т.И. Распространение и биология пресноводного кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) на Камчатке // Там же. – 1982. – Т. 22. – Вып. 6. – С. 966–973.

Куренков С.И., Горшков С.А., Толстяк Т.И. Распространение и особенности биологии пресноводной формы кижуча // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. – Л. : Наука, 1983. – С. 117–118.

Лакин Г.Ф. Биометрия. – М. : Высш. шк., 1980. – 294 с.

Лапин Ю.Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. – М. : Наука, 1971. – 175 с.

Леванидов В.Я. Материалы по биологии размножения осенней кеты р. Хор // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т. 41. – С. 231–251.

Леванидов В.Я. Закономерности динамики численности лососей в бассейне Амура и пути воспроизводства запасов // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. – М. : Наука, 1964. – С. 49–68.

Леванидов В.Я. Воспроизводство осенней кеты и кормовая база молоди лососей в притоках Амура : автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 1965. – 34 с.

Леванидов В.Я. О гидрологическом режиме нерестилищ кеты и горбуши // Изв. ТИНРО. – 1968. – Т. 64. – С. 101–125.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Там же. – 1969. – Т. 67. – 242 с.

Леванидов В.Я. Экологические параллели внутри рода *Oncorhynchus* // Экология и систематика лососевидных рыб. – Л. : ЗИН АН СССР, 1976. – С. 69–73.

Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 3–21.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Питание молоди амурской кеты в пресных водах // Изв. ТИНРО. – 1951. – Т. 35. – С. 41–46.

Леванидов В.Я., Зорбиди Ж.Х., Николаева Е.Т. Современное состояние запасов тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 73. – С. 3–24.

Леман В.Н. Нерестовые стации кеты *Oncorhynchus keta*: микрогидрологический режим и выживаемость потомства в нерестовых буграх (бассейн р. Камчатка) // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32. – Вып. 5. – С. 120–131.

Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. – Л. : Наука, 1972. – 548 с.

Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. Материалы по рыбам Шантарского моря // Изв. ТОНС. – 1929. – Т. 3. – Вып. 1. – 138 с.

Линдберг Г.У., Легеза М.И. Рыбы Японского моря. – М. : Наука, 1965. – Ч. 2. – 391 с.

Ловецкая Е.А. Материалы по биологии амурской кеты // Изв. ТИНРО. – 1948. – Т. 27. – С. 115–137.

Лососи – 2000. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2000. – 86 с.

Лососи – 2001. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. – 89 с.

Лососи – 2002. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. – 88 с.

Лососи – 2003. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. – 100 с.

Лососи – 2004. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. – 112 с.

Лососи – 2005. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. – 95 с.

Лососи – 2006. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. – 112 с.

Лососи – 2007. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. – 131 с.

Лососи – 2008. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. – 118 с.

Лососи – 2009. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. – 114 с.

Лососи – 2010. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. – 126 с.

Лососи – 2011. Путинный прогноз. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. – 125 с.

Лысенко А.В. Размерно-возрастная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Приморья и численность ее подходов (1987–2000 гг.) // Изв. ТИНРО. – 2003. – Т. 133. – С. 80–94.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М. : Мир, 1971. – 454 с.

Майр Э. Популяции, виды, эволюция. – М. : Мир, 1974. – 460 с.

Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока. – М. : УМК «Психология», 1999. – 301 с.

Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т. Генетические и фенетические особенности кеты разного времени нерестового хода // Биология моря. – 1992. – № 3–4. – С. 62–68.

Макоедов А.Н., Овчинников К.А. Внутрипопуляционная дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Хайрюзовой (охотоморское побережье Камчатки) // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток, 1992. – С. 53–71.

Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т., Рогатных А.Ю. Влияние рыбоводных мероприятий на состояние популяций кеты рек северного побережья Охотского моря // Биол. основы лососеводства в Магаданском регионе. – СПб., 1994. – С. 243–256. – (Тр. ГосНИОРХ ; вып. 308).

Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. Азиатская кета. – П.-Камчатский : Изд-во КамчатНИРО, 2009. – 355 с.

Макоедов А.Н., Куманцов М.И., Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б. Промысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки. – М. : УМК «Психология», 2000. – 208 с.

Максимов В.А. Экология популяций камчатской микижи *Salmo mykiss* Walbaum р. Большой (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. – 1976. – Т. 16. – Вып. 1. – С. 16–20.

Мамаев Ю.Л., Ошмарин П.Г. Особенности распространения некоторых гельминтов дальневосточных лососевых рыб // Паразитические черви животных Приморья и Тихого океана. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – С. 114–127.

Мамаев Ю.Л., Парухин А.М., Баева О. М., Ошмарин П.Г. Гельминтофауна дальневосточных лососей в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб. – Владивосток : Примор. кн. изд-во, 1959. – 74 с.

Маркина Н.П., Чернявский В.И. Количественное распределение планктона и бентоса в Охотском море // Изв. ТИНРО. – 1984. – Т. 109. – С. 109–119.

Марченко С.Л. Внутрипопуляционные группировки горбуши р. Ола : тез. докл. конф. молодых ученых «Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов». – Владивосток, 1999. – С. 24–26.

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

Марченко С.Л. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2004. – 24 с.

Марченко С.Л., Голованов И.С. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – Магадан, 2001. – Вып. 1. – С. 144–151.

Марченко С.Л., Кунгурова Т.Н. Фенотипы чешуи горбуши северного побережья Охотского моря : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – Магадан, 2004. – Вып. 2. – С. 318–325.

Махинов А.Н., Золотухин С.Ф. Заломы в нижнем течении р. Гур и их влияние на динамику нерестилищ осенней кеты // Амур на рубеже веков. Ресурсы, проблемы, перспективы : материалы междунар. науч. эколог. конф. и 2-й Хабар. конф. по охране природы. – Хабаровск, 1999. – Ч. 3. – С. 26–28.

Медников Б.М. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов // Вопр. ихтиологии. – 1962. – Т. 2. – Вып. 2. – С. 299–309.

Медников Б.М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. – 1987. – Т. 48. – № 1. – С. 15–26.

Медников Б.М., Волобуев В.В., Горшков В.А. и др. Структура нерестовой популяции кеты *Oncorhynchus keta* бассейна реки Тауй (по данным молекулярной гибридизации ДНК) // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28. – Вып. 5. – С. 724–731.

Медников Б.М., Решетников Ю.С., Шубина Е.А. Изучение родственных связей сиговых рыб (Coregonidae) методом молекулярной гибридизации // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56. – Вып. 3. – С. 333–341.

Мейен В.А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб // ДАН СССР. – 1940. – Т. 28. – № 7. – С. 654–656.

Мельников И.В. Пелагические хищные рыбы – потребители тихоокеанских лососей: распределение в экономической зоне России и прилегающих водах, численность и некоторые черты биологии // Изв. РО. – 1997. – Т. 122. – С. 213–228.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М. : Наука, 1974. – 254 с.

Мешкова М.Г., Смирнов Б.П., Введенская Т.Л., Зорбиди Ж.Х. Особенности биологии кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) озера Большой Вилюй // Тр. КамчатНИРО. – 2004. – Вып. 7. – С. 171–180.

Мидяная В.В. Характеристика нерестового хода и качественные показатели горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) Восточной Камчатки // Тр. КамчатНИРО. – 2004. – Вып. 7. – С. 160–170.

Микодина Е.В., Пукова Н.В. Методические рекомендации по изучению фенодевиантов семенников у дальневосточных лососей. – М. : Изд-во ВНИРО, 2002. – 93 с.

Миловидова-Дубровская Н.В. Материалы к биологии и промыслу приморской горбуши // Изв. ТИНРО. – 1937. – Т. 12. – С. 101–114.

Моисеев П.А. Образование жилой формы симы (*Oncorhynchus masou* morpha *formosanus* (Jordan et Oshima)) в бассейне реки Седанка // ДАН СССР. – 1957. – Т. 112. – № 1. – С. 163–164.

Морозов А.В. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения // Зоол. журн. – 1951. – Т. 30. – Вып. 5. – С. 457–465.

Наумов Е.М., Градусов Б.П. Особенности почвообразования на северном побережье Охотского моря // Мерзлотные почвы и их режим. – М. : Наука, 1964. – С. 28–29.

Некрасов И.А. Полыньи на реках Чукотки // Метеорол. и гидрология. – 1962. – № 8. – С. 35–38

Никифорова Г.В. О нахождении половозрелых сеголеток горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в водоемах юго-восточного Сахалина // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36. – № 6. – С. 840–841.

Николаева Е.Т. Сравнительная характеристика сплошного и выборочного методов учета мальков тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 78. – С. 73–80.

Николаева Е.Т. Размерно-весовая характеристика и питание молоди кеты в устьях камчатских рек // Там же. – 1972. – Т. 82. – С. 153–164.

Николаева Е.Т. О плодовитости камчатской кеты // Там же. – 1974. – Т. 90. – С. 145–172.

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

Николаева Е.Т., Семенец Н.И. К методике дифференциации стад кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) по структуре чешуи первого года роста // Там же. – 1983. – Т. 23. – Вып. 5. – С. 735–745.

Николаева Е.Т., Заварина Л.О., Николаева А.А. Морфологическое описание «весенней» и «летней» кеты *Oncorhynchus keta* р. Камчатка (Камчатка) // Исслед. биол. и динамики числ. – 1995. – С. 125–129. – (Тр. КамчатНИРО ; вып. 3).

Никольский Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. – 1947. – Т. 26. – Вып. 3. – С. 221–232.

Никольский Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. – С. 63–76.

Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. – М. : Изд-во АН СССР, 1956. – 551 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. – М. : Наука, 1974. – 447 с.

Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. – М. : Пищ. пром-сть, 1980. – 184 с.

Никулин О.А. О связи между снижением абсолютной численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и увеличением относительной численности карликов среди нагуливающейся молоди в оз. Уегинском (Охотский район) // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 205–215.

Никулин О.А. Воспроизводство красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Охоты // Тр. ВНИРО. – 1975. – Т. 106. – С. 97–105.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья. – Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. – 552 с.

Новосельская А.Ю., Новосельский Ю.И., Алтухов Ю.П. Физико-химические характеристики нерестилищ и наследственная гетерогенность стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) озера Азабачьего // Генетика. – 1982. – Т. 18. – № 6. – С. 1004–1011.

Овчинников К.А., Макоедов А.Н. Особенности сезонных группировок кеты северо-западного побережья Камчатки // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. – СПб. : ГосНИОРХ, 1994. – С. 142–144.

Одум Ю. Экология. – М. : Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

Омельченко В.Т. Популяционно-генетические исследования лососей северо-западной части Тихого океана // Биология моря. – 1985. – № 5. – С. 3–13.

Омельченко В.Т., Вялова Г.П. Популяционная структура горбуши // Там же. – 1990. – № 1. – С. 3–13.

Остроумов А.Г. Опыт применения аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ лососями // Лососевое хоз-во Дальнего Востока. – М. : Наука, 1964. – С. 90–99.

Остроумов А.Г. Некоторые материалы по биологии кеты р. Анадырь // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 57. – С. 80–88.

Остроумов А.Г. Жилая нерка *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Sackley) в бассейне р. Воровская (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. – 1977. – Т. 17. – Вып. 6 (106). – С. 941–943.

Отчет о научной деятельности ФГУП «МагаданНИРО» за 2004 г. «Комплексные исследования биологических ресурсов северной части Охотского моря в целях определения величины их изъятия и разработки рекомендаций по их рациональному использованию». – Магадан : Архив МагаданНИРО, 2004. – Инв. № 2703. – 168 с.

Отчет отряда экспедиции по рыбохозяйственному обследованию р. Авекова и ее притоков. – Магадан : Архив ФГУ «Охотскрыбвод, 1969. – Инв. № 187. – 58 с.

Отчет (сводный.) «О результатах наблюдений за пресноводным образом жизни д. в. лососевых рыб, посещающих реки материкового побережья Тугуро-Чумиканского района». – Магадан : Архив ФГУ «Охотскрыбвод», 1972. – Инв. № 326а. – 66 с.

Отчет Чумиканской контрольно-наблюдательной станции. – Магадан : Архив ФГУ «Охотскрыбвод», 1987. – Инв. № 976а. – 24 с.

Отчет Чумиканской контрольно-наблюдательной станции. – Магадан : Архив ФГУ «Охотскрыбвод», 1988. – Инв. № 1032а. – 21 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – № 6. – С. 810–824.

Павлов Д.С., Кузищин К.В., Савваитова К.А. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* // Докл РАН. – 1999. – Т. 367. – № 5. – С. 709–713.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. – М. : Науч. мир, 2001. – 200 с.

Палеогеография СССР. Палеогеновый, неогеновый и четвертичный периоды. – М. : Недра, 1975. – Т. 4. – 203 с.

Паренский В.А. Роль медведей в динамике численности лососей Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы 6-й науч. конф. – П.-Камчатский : Камчатпресс, 2005. – С. 123–136.

Пармузин Ю.П. Северо-Восток и Камчатка. – М. : Мысль, 1967. – 368 с.

Парпура И.З. К биологии кеты в связи с расширением ее воспроизводства в Приморье // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. – Владивосток : ТИНРО, 1988. – С. 113–121.

Персов Г.М. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), акклиматизированной в бассейнах Белого и Баренцева морей // Вопр. ихтиологии. – 1960. – Т. 3. – № 3. – С. 490–496.

Платошина Л.К. Состояние производителей осенней кеты в лимане Амура и некоторых его притоках // Фауна и перспективы рыбохозяйственного освоения континентальных водоемов Дальнего Востока. – Владивосток, 1971. – С. 44–50. – (Уч. записки ДВГУ ; т. 15, вып. 3).

Платошина Л.К. Биологические показатели летней кеты из разных рек бассейна Амура // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1984. – С. 57–64.

Погодаев Е.Г., Куренков С.И. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kennerlyi* (Sackley) в озерах Камчатки // Вопр. рыболовства. – 2007. – Т. 8. – № 3 (31). – С. 394–406.

Пономарев С.Д. Аэровизуальное обследование и сравнительная оценка численности производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Охота /// Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : Изд-во ТИНРО-центр, 2008. – С. 193–195.

Попов К.И. О мерах по увеличению запасов дальневосточных лососей // Рыб. хоз-во. – 1958. – № 8. – С. 9–10.

Попова Л.В. О биологии нерки оз. Майниц (бассейн р. Туманской) : тез докл. регион. науч. конф. «Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения». – Магадан, 1998. – Т. 1. – С. 97.

Поспехов В.В. Зараженность рыб рек Тауй и Яма (северное побережье Охотского моря) личинками гельминтов, представляющих опасность для здоровья человека : сб. науч. тр. – Магадан : МагаданНИРО, 2004. – Вып. 2. – С. 417–422.

Поспехов В.В., Хаменкова Е.В. Первые данные о гельминтофауне скатывающейся молоди кеты северного побережья Охотского моря : материалы 2-й межрегион. науч. конф. «Паразитологические исследования в Сибири и Дальнем Востоке». – Новосибирск : Арт-Авеню, 2005. – С. 159–160.

Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. Гельминтофауна лососевых рыб (Salmonidae) северного Приохотья (бассейны рр. Тауй и Яма) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. – 2009. – № 1. – С. 93–101.

Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. Паразиты рыб бассейна р. Гижига (северное побережье Охотского моря) // Изв. ТИНРО. – 2010. – Т. 163. – С. 365–378.

Правдин И.Ф. Очерк западнокамчатского рыболовства // Изв. ТОНС. – 1928. – Вып. 1. – № 1. – С. 169–259.

Правдин И.Ф. Обзор исследований дальневосточных лососей // Изв. ТИНРО. – 1940. – Т. 18. – 107 с.

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

Пузиков П.И. Нерка североохотоморского побережья и методы формирования ее заводских популяций : тез. докл. регион. науч. конф. «Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения». – Магадан, 1998. – Т. 1. – С. 104–105.

Привольнев П.И. Влияние величины икринок на рост молоди лососей // Тр. Том. гос. ун-та. – 1960. – Т. 248. – С. 93–102.

Путивкин С.В. Гидрологический режим нерестилищ анадырской кеты и ее возрастная структура : тез. докл. 11-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 53–54.

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

Путивкин С.В. Биология и динамика численности анадырской кеты : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1999. – 24 с.

Путивкин С.В., Голованов И.С., Марченко С.Л. и др. Состояние запасов, биология и промысел тихоокеанских лососей на материковом побережье Охотского моря / Магадан. отд-ние ТИНРО. – 148 с. – Деп. в ВИНИТИ 14.05.2001, № 1233-В.

Пушкарева Н.Ф. Основные черты биологии приморской горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Изв. ТИНРО. – 1975. – Т. 96. – С. 167–174.

Пушников В.В., Федотова Н.А., Чернышева Э.Ф. Питание молоди лососей и других видов рыб в прибрежных водах юго-восточного Сахалина // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Ю.-Сахалинск, 1994. – С. 101–103.

Радченко В.И., Глебов И.И. Некоторые данные о вертикальном распределении тихоокеанских лососей в Беринговом море, собранные при донных траловых съемках // Вопр. ихтиологии. – 1998. – Т. 38. – № 5. – С. 627–632.

Радченко В.И., Волков А.Ф., Фигуркин А.Л. О зимнем нагуле горбуши в Охотском море // Биология моря. – 1991. – № 6. – С. 88–90.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. – Л. : Гидрометиздат, 1967. – Т. 19. Северо-Восток. – 332 с.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. – М. : Наука, 1980. – 300 с.

Рикер В. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. – М. : Пищ. пром-сть, 1979. – 408 с.

Рогатных А.Ю. О температурном режиме нерестилищ североохотского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) материкового побережья Охотского моря : тез. докл. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983а. – С. 204.

Рогатных А.Ю. О естественном воспризводстве кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) в реках североохотоморского побережья // Там же. – Магадан, 1983б. – С. 205.

Рогатных А.Ю. Результаты зимних наблюдений за воспроизводством кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в бассейне р. Тауй // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. – С. 49–54.

Рогатных А.Ю. О значении гидрогеологических и биоценотических факторов в распределении кижуча : тез. конф. «Оценка и освоение биологических ресурсов океана». – Владивосток : ТИНРО, 1988. – С. 80–82.

Рогатных А.Ю. Фено- и генотипическая изменчивость охотоморского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) // Биол. науки. – 1989а. – № 2. – С. 38–42.

Рогатных А.Ю. Некоторые особенности распределения тихоокеанских лососей : тез. 3-го Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. – Тольятти, 1989б. – С. 264–265.

Рогатных А.Ю. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря (особенности распространения, структура популяций, экология и промысел) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1990. – 24 с.

Рогатных А.Ю., Волобуев В.В. О распределении кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в связи с особенностями формирования его ареала // Биол. науки. – 1987. – № 7. – С. 53–61.

Рогатных А.Ю., Морозов Л.И. Оценка условий воспроизводства кеты *Oncorhynchus keta* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* по величине незамерзающих участков рек // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28. – Вып. 4. – С. 692–694.

Рогатных А.Ю., Акиничева Е.Г., Игнатов Н.Н. Промыслово-маточные популяции дальневосточных лососей // Рыбоводство и рыболовство. – 2002. – № 1. – С. 46–48.

Рогатных А.Ю., Горшков В.А., Царев Ю.И. и др. Межпопуляционная генетическая изменчивость кижуча из некоторых нерестовых рек Дальнего Востока : тез. 5-го Всесоюз. симп. «Молекулярные механизмы генетических процессов». – М., 1983. – С. 81.

Розов В.С. О фауне и флоре Тугуро-Чумиканского района // Вестн. Дальневост. филиала АН СССР. – 1938. – № 32 (5). – С. 127–138.

Романов Н.С. Некоторые особенности развития хондрокраниума кижуча в постэмбриональном онтогенезе // Биология моря. – 1976. – № 1. – С. 13–26.

Романовский Н.Н. Подземные воды криолитозоны. – М. : Изд-во МГУ, 1983. – 232 с.

Рослый Ю.С. О структуре биологических группировок у амурской кеты // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 162–167.

Рослый Ю.С. К вопросу о влиянии некоторых гидрометеорологических факторов на численность амурских лососей // Там же. – 1970. – Т. 74. – С. 319–322.

Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. – Хабаровск : Кн. изд-во, 2002. – 210 с.

Рослый Ю.С., Новомодный Г.В. Элиминация молоди лососей рода *Oncorhynchus* из реки Амур тихоокеанской миногой *Lampetra japonica* и другими хищными рыбами в раннеморской период жизни // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36. – № 1. – С. 50–54.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – 262 с.

Рухлов Ф.Н. О параметрах нерестовых бугров горбуши и осенней кеты // Рыб. хоз-во. – 1972. – № 8. – С. 24–25.

Рухлов Ф.Н. О речном периоде жизни нерестовой осенней кеты и горбуши Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1973. – Т. 91. – С. 25–30.

Рябуха Е.А., Бойко И.А., Хованская Л.Л., Сафроненков Б.П. О применении метода садкового содержания заводской молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) в условиях природных водоемов Магаданской области для улучшения ее качественного состояния : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2004. – Вып. 2. – С. 326–342.

Рябуха Е.А., Сафроненков Б.П., Хованская Л.Л. и др. Проблемы искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей на Арманском лососевом рыбоводном заводе и возможные пути их решения // Там же. – 2009. – Вып. 3. – С. 233–242.

Савваитова К.А. Кунджа *Salvelinus leukomaenis* (Pallas) озер Южного Сахалина : сб. науч. тр. «Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна». – М. : Изд-во МГУ, 1964. – С. 154–167.

Савваитова К.А. Гомологическая изменчивость видов гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson некоторых водоемов Камчатки // Там же. – 1969. – Т. 9. – Вып. 1 (76). – С. 63–78.

Савваитова К.А. К проблеме симпатрического формо- и видообразования у рыб // Биол. науки. – 1985. – № 11. – С. 18–31.

Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузищин К.В. и др. Полуфунтовики микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) – особый элемент структуры вида. К проблеме формирования типов жизненной стратегии // Вопр. ихтиологии. – 2005. – Т. 45. – № 1. – С. 806–815.

Савваитова К.А., Кузищин К.В., Пробстел Д.С. Ряды форм форелей рода *Salmo* западной Камчатки. К проблеме фенетического разнообразия // Там же. – 1998. – Т. 38. – № 3. – С. 338–346.

Савин В.А., Шпигальская Н.Ю., Варнавская Н.В. Межрегиональная и межпопуляционная изменчивость частот гаплотипов митохондриальной ДНК кеты (*Oncorhynchus keta*) Азии // Тр. КамчатНИРО. – 2009. – Вып. 12. – С. 5–32.

Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающейся в реках Дальнего Востока и северо-востока СССР // Журн. общ. биологии. – 1986. – Т. 47. – № 4. – С. 529–548.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья северной Пацифики : материалы 14-го Тихоокеан. науч. конгр. «Генетика и размножение морских животных». Секция Мор. биология. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. – Вып. 2. – С. 95–104.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Победоносцева Е.Ю. и др. Популяционно-генетический анализ эффективности перевозки икры курильской кеты на юго-западный Сахалин // Генетика. – 1983. – Т. 19. – № 10. – С. 1660–1667.

Самойленко В.П. Проблемы и перспективы разведения тихоокеанских лососей в Магаданской области // Рыб. хоз-во. – 2004. – № 1. – С. 58–61.

Сафроненков Б.П., Хованская Л.Л., Волобуев В.В. Состояние лососеводства на Северном Охотоморье и пути его развития на ближайшую перспективу // Там же. – 2005. – № 1. – С. 43–47.

Световидова А.А. Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. – 1961. – Вып. 17. – С. 14–23.

Север Дальнего Востока. – М. : Наука, 1970. – 488 с.

Селифонов М.М. Вопросы роста молоди красной оз. Курильского // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 78. – С. 33–41.

Семенченко А.Ю. Биологические свойства популяций симы у северной границы ареала : тез. докл. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983. – Ч. 2. – С. 213–214.

Семенченко А.Ю. Приморская сима. – Владивосток : ДВО РАН СССР, 1989. – 192 с.

Семенченко А.Ю., Крупянко Н.И., Гавренков Ю.И. Экологические формы самцов симы *Oncorhynchus masou* из бассейнов рек Приморья // Вопр. ихтиологии. – 2003. – Т. 43. – № 4. – С. 483–489.

Семко Р.С. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т. 43. – С. 3–110.

Семко Р.С. Новые данные о западнокамчатской симе // Зоол. журн. – 1956. – Т. 35. – Вып. 7. – С. 1017–1022.

Симаков А.С. Государственная геологическая карта СССР. М-б 1 : 1 000 000. – М. : Науч.-техн. изд-во при Мин. геологии и охраны недр, 1957.

Синельников И.З. Анализ морского промысла лососей в северо-западной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. техн. наук. – М., 1983. – 24 с.

Синяков С.А. Дрифтерный лов тихоокеанских лососей в Исключительной экономической зоне Российской Федерации: биологические, экономические и нормативно-правовые аспекты // Рыб. хоз-во. – 2008. – № 1. – С. 19–24.

Сметанин А.Н. О связи динамики стада мальков лососевых рыб в р. Кичиге (Северо-Восточная Камчатка) с особенностями циклонической деятельности // Тр. КамчатНИРО. – 1991. – Вып. 1. – С. 127–132.

Смирнов А.Г. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. ТИНРО. – 1947. – Т. 25. – С. 33–51.

Смирнов А.И. Вопросы рационализации биотехники разведения лососей на Сахалине // Тр. совещ. по вопр. лососевого хоз-ва Дальнего Востока. – М. : Изд-во АН СССР, 1954. – С. 94–110.

Смирнов А.И. К характеристике биологии размножения и развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) // Вестн. Моск. ун-та. – 1960. – Сер. 6. – № 1. – С. 9–20.

Смирнов А.И. Инструкция по искусственному разведению тихоокеанских лососей. – М. : Главрыбвод, 1963. – 61 с.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. – М. : Изд-во МГУ, 1975. – 334 с.

Соин С.Г. Закономерности развития летней кеты, горбуши и симы // Тр. совещ. по вопр. лососевого хоз-ва Дальнего Востока. – М. : Изд-во АН СССР, 1954. – С. 144–155.

Стариков Г.Ф. Леса Магаданской области. – Магадан : Кн. изд-во, 1958. – 222 с.

Старовойтов А.Н. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях – биологическая характеристика вида. 1. Сезонное распределение и миграции кеты в дальневосточных морях и открытых водах северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. – 2003. – Т. 132. – С. 43–81.

Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. – М. : Наука, 1983. – 292 с.

Стрелков Ю.А. Эндопаразитические черви морских рыб восточной Камчатки // Тр. ЗИН АН СССР. – 1960. – Т. 28. – С. 147–196.

Стыгар В.М., Ковнат Л.С., Ведищева Е.Н. К биологии кижуча *Oncorhynchus kisutch* северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей. – М. : Изд-во ВНИРО, 2000. – С. 161–172.

Таболин А.П., Марченко С.Л. Состояние запасов и биология кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2001. – Вып. 1. – С. 159–166.

Таранец А.Я. О некоторых рыбах из Дальневосточного края // ДАН СССР. – 1933. – Сер. А. – № 2. – С. 83–85.

Таранец А.Я. Пресноводные рыбы северо-западной части Японского моря // Тр. ЗИН АН СССР. – 1936. – Т. 4. – С. 483–537.

Таранец А.Я. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. – 1937. – Т. 11. – 200 с.

Таранец А.Я. Исследования нерестилищ кеты и горбуши р. Иски // Рыб. хоз-во. – 1939. – № 12. – С. 14–18.

Тиллер И.В. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Тр. КамчатНИРО. – 2007. – Вып. 9. – С. 79–95.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяциях. – М. : Наука, 1973. – 278 с.

Титов С.Ф., Казаков Р.В. Генетический анализ атлантического лосося *Salmo salar* L. в связи с задачами искусственного формирования популяций // Генетика в аквакультуре. – Л. : Наука, 1989. – С. 179–186.

Токранов А.М., Бугаев В.Ф., Павлов Н.Н. Новые данные по биологии жилого кижуча *Oncorhynchus kisutch* оз. Саранного (о. Беринга) : материалы 6-й науч. конф. – П.-Камчатский, 2005. – С. 226–229.

Трофименко В.Я. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки // Тр. ГЕЛАН. – 1962. – Т. 12. – С. 232–262.

Тутубалин Б.Г., Чучукало В.И. Питание тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северной части Тихого океана в зимне-весенний период // Биол. ресурсы Тихого океана. – М. : Изд-во ВНИРО, 1992. – С. 77–85.

Уловы тихоокеанских лососей за 1900–1986 гг. – М. : Изд-во ВНИРО, 1989. – 219 с.

Фроленко Л.А. Питание и кормовая база молоди кеты и горбуши в реках и прибрежных участках юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. – 1965. – Т. 59. – С. 160–172.

Фроленко Л.А. Питание покатной молоди кеты и горбуши в основных нерестовых реках северного побережья Охотского моря // Там же. – 1970. – Т. 71. – С. 179–189.

Фроленко Л.А. Влияние паводка на подготовленность молоди кеты и горбуши к жизни в море : тез. докл. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983. – Ч. 2. – С. 220–221.

Хаменкова Е.В. Некоторые данные по биологии молоди кеты бассейна р. Тауй : тез. докл. 5-й регион. конф. по актуал. пробл. экол., морской биологии, биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых. – Владивосток : Изд-во Дальневост. ун-та, 2002. – С. 117–119.

Хен Г.В. Об аномальном потеплении Берингова и Охотского морей в восьмидесятые годы // Мониторинг условий среды в районах морского рыбного промысла в 1988–1990 гг. – М. : Изд-во ВНИРО, 1991. – С. 65–73.

Хованская Л.Л. Инкубация икры лососевых рыб в условиях рыбоводных заводов Северо-Востока России // Тр. ГосНИОРХ. – 1994. – Вып. 308. – С. 101–119.

Хованская Л.Л. Научные основы лососеводства в Магаданской области. – Магадан : МагаданНИРО, 2008. – 167 с.

Хованская Л.Л., Игнатов Н.Н., Рябуха Е.А., Сафроненков Б.П. Биолого-физиологическая характеристика молоди кеты природного и искусственного происхождения на водоемах и рыбоводных заводах Магаданской области : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2004. – Вып. 2. – С. 343–358.

Хованская Л.Л., Сафроненков Б.П., Рябуха Е.А., Игнатов Н.Н. Качественная характеристика молоди кеты и горбуши в связи с условиями ее выращивания на ЛРЗ Магаданской области // Там же. – 2009. – Вып. 3. – С. 334–348.

Хованский И.Е. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства. – Хабаровск : Кн. изд-во, 2004. – 417 с.

Хоревина Н.Б. Эффективность и значение искусственного разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе // Тр. междунар. форума по пробл. науки, техники и образования. – 2004. – Т. 3. – С. 22–23.

Царев Ю.И. Родственные связи, морфологическая и генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1990. – 25 с.

Цепкин Л.И. Влияние изменений климата в голоцене на фауну рыб континентальных водоемов СССР // Биол. науки. – 1967. – № 8. – С. 29–32.

Цыгир В.В. Жилая сима из бассейна Седанкинского водохранилища (Южное Приморье) // Биол. шельфовых и проходных рыб. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1990. – С. 47–52.

Цыгир В.В., Иванков В.Н. Жилая сима *Oncorhynchus masou* из бассейна Артемовского водохранилища (Приморский край) // Вопр. ихтиологии. – 1987. – Т. 27. – Вып. 4. – С. 576–583.

Черешнев И.А. К систематике кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Чукотского полуострова // Фауна пресных вод Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 113–135.

Черешнев И.А. Материалы по биологии проходных лососевых Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 116–146.

Черешнев И.А. Морфологическая характеристика нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Чукотского полуострова // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. – С. 74–83.

Черешнев И.А. Зоогеографическое районирование приберингийской территории на основании распространения пресноводных рыб // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – С. 100–121.

Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука, 1996. – 197 с.

Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. – Владивосток : Дальнаука, 1998. – 131 с.

Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки. – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2008. – 324 с.

Черешнев И.А., Агапов А.С. Новые данные по биологии малоизученных популяций и видов тихоокеанских лососей Северо-Востока Азии // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1992а. – С. 5–41.

Черешнев И.А., Агапов А.С. Материалы по биологии нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна р. Туманская (Восточная Чукотка) // Там же. – 1992б. – С. 137–146.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука, 2002. – 496 с.

Черешнев И.А., Штундюк Ю.В., Скопец М.Б. О некоторых особенностях биологии и родственных связях кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) бассейна Пенжины // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1992. – С. 81–93.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. и др. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. – Владивосток : Дальнаука, 2001. – 336 с.

Чернавин В.В. Происхождение брачного наряда у лососей // Журн. Петроград. агр. ин-та. – 1921. – Т. 3. – № 4. – С. 1–171.

Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1981. – Т. 105. – С. 13–19.

Чернявский В.И., Бобров В.А., Афанасьев Н.Н. Основные продуктивные зоны Охотского моря // Изв. ТИНРО. – 1981. – Т. 105. – С. 20–25.

Чигиринский А. И. Промысел тихоокеанских лососей в Беринговом море // Там же. – 1994. – Т. 116. – С. 142–152.

Чупахин В.М. К характеристике естественного воспроизводства горбуши на о. Итуруп // Там же. – 1973. – Т. 91. – С. 55–67.

Чупахин В.М. Естетсвенное воспроизводство южнокурильской горбуши // Тр. ВНИРО. – 1975. – Т. 106. – С. 67–77.

Чуриков А.А. Особенности ската молоди лососей рода *Oncorhynchus* из рек северо-восточного побережья о-ва Сахалина // Вопр. ихтиологии. – 1975. – Т. 15. – Вып. 6. – С. 1078–1085.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. – 484 с.

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39. – № 2. – С. 269–272.

Шентякова Л.Ф. Некоторые биологические и топографические особенности чешуи рыб // Гидробиол. журн. – 1966. – Вып. 2. – № 3. – С. 60–67.

Шершнев А.П. Биологическая характеристика молоди кеты в прибрежных водах юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 74. – С. 101–111.

Шершнев А.П. Питание молоди кеты в прибрежном ареале нагула в юго-восточной части Татарского пролива // Там же. – 1971. – Т. 76. – С. 87–96.

Шершнев А.П. Биология молоди кеты из прибрежных вод юго-восточной части Татарского пролива // Тр. ВНИРО. – 1975. – Т. 106. – С. 58–66.

Шершнев А.П., Жульков А.И. Особенности ската молоди и некоторые показатели эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в р. Приторной // Вопр. ихтиологии. – 1979. – Т. 19. – Вып. 1. – С. 58–66.

Шершнева В.И., Коваль М.В. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 139. – С. 349–369.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора : изд. 2. – М. : Наука, 1968. – 410 с.

Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – 370 с.

Штундюк Ю.В. Влияние сроков ската молоди на время возврата производителей у анадырской кеты : тез. докл. Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Сыктывкар, 1981. – Ч. 2. – С. 68.

Штундюк Ю.В. Материалы по биологии молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Анадырь // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. – С. 41–53.

Штундюк Ю.В. Материалы по биологии анадырской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Анадырь // Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1983. – С. 73–81.

Штундюк Ю.В. О скате молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Анадырь в возрасте одного года // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. – С. 24–34.

Шубина Е.А. Применение метода молекулярной гибридизации ДНК в микросистематических исследованиях (на примере позвоночных) // Молекулярные основы геносистематики. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – С. 185–202.

Шубин А.О., Коваленко С.А. О временной структуре охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в океане на путях ее преданадромной миграции // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40. – № 5. – С. 648–654.

Шунтов В.П. Распределение молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Там же. – 1989. – Т. 29. – № 2. – С. 239–248.

Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 3–41.

Шунтов В.П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // Вестн. ДВО РАН. – 2000. – № 1. – С. 19–29.

Шунтов В.П. Биология Дальневосточных морей России. – Владивосток : Изд-во ТИНРО-центр, 2001. – Т. 1. – 580 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши во время анадромных миграций. Сообщ. 1. Численность, распределение в море и миграции горбуши летом 1995 г. // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36. – Вып. 6. – С. 808–816.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. – Владивосток : Изд-во ТИНРО-центр, 2008. – 481 с.

Шунтов В.П., Волвенко И.В., Волков А.Ф. Новые данные о состоянии пелагических экосистем Охотского и Японского морей // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 139–177.

Щукина Г.Ф. Биологические основы внутривидовой дифференциации корюшки *Osmerus mordax dentex* в водах Сахалина // Рыбохозяйств. исслед. в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Ю.-Сахалинск : Сахалин. обл. кн. изд-во, 1999. – Т. 2. – С. 74–84.

Эрлих Э.Н., Мелекесцев И.В., Шанцер А.Е. Камчатка, Курильские и Командорские острова. – М. : Наука, 1974. – 270 с. – (Сер. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока).

Юсупов Р.Р., Котляров О.И., Чебыкин С.И. и др. Предварительные результаты вселения сиговых рыб в водоемы североохотоморского побережья Магаданской области : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – 2004. – Вып. 2. – С. 390–399.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М. : Высш. шк., 1976. – 334 с.

Ястребков А.А. Индивидуальная и внутрипопуляционная вариабельность размеров икринок горбуши и кеты // Тр. Карел. фил. Мурман. биол. ин-та. – 1965. – Вып. 9/13. – С. 13–40.

Akinicheva E., Rogatnykh A. Proposed otolith marks of salmon of Russia for brood year 2001 // NPAFC. – 2001. – Doc. 650. – 5 p.

Allen G.H. Notes on the fecundity of silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Prog. Fish. Cult. – 1958. – Vol. 20. – P. 163–169.

Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Stock transfer relative to natural organization, management and concervation of fish populations. Population genetics and fishery managements / ed. N. Ryman. F. Utter. – Seattle ; L. : Univ. Wash. Press, 1987. – P. 333–343.

Anas R.E. Three-year-old pink salmon /// J. Fish. Res. Board Can. – 1959. – Vol. 16. – No. 1. – P. 91–94.

Anas R.E., Gauley J.K. Blueback Salmon, *Oncorhynchus nerka*, age and length at seaward migration past Bonneville Dam // (U.S.) Fish. Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. – 1956. – No. 185. – 46 p.

Anderson D.C., Narver D.W. Fish populations of Carnation Creek and other Barkley Sound streams // Fish. Res. Board Can. Ms. Rep. – 1975. – Ser. 1351. – 73 p.

Aro K.V., Shepard M.P. Pacific salmon in Canada // Salmon of the North Pacific Ocean. Part. 4. Spawning populations of North Pacific salmon // INPAFC. – Bull. 23. – 1967. – P. 225–232.

Aspinwall N. Genetic analisis of North American populations of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation – random drift hypotesis // Evolution. – 1974. – No. 28. – P. 295–305.

Atkinson C.E., Rose J.H., Duncan T.O. Pacific salmon in the Unated States // INPAFC. – 1967. – Bull. No. 23. – P. 43–224.

Atlas of Pacific Salmon. The first map-based status of salmon in the North Pacific. – Berkeley and Los Angeles, California : Univ. of California Press, 2005. – 150 p.

Bachevskaya L.T., Velizhanin E.S., Pustovoit S.P., Khovansky I.E. Genetic diversity of Pacific Salmon mixed populations and problem of its conservation under artificial reproduction // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. – Novosibirsk : IC&Russia, 2000. – P. 125–127.

Beacham T.D., Gould A.P., Withler R.E. et al. Biochemical genetic survey and stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1987. – Vol. 44. – No. 10. – P. 1702–1713.

Beamish R.J., Bouillon D.R. Pacific Salmon production trends in relation to climate // Ibid. – 1993. – Vol. 50. – No. 5. – P. 1002–1016.

Beamish R.J., Rosly Y.S. River lampreys a major sours of marine mortality of pacific salmon // Bull. PICES. – 1995. – P. 44.

Behnke R.J., Ting Pong Koh, NeedhamP.R. Status of the landlocked salmonid fishes of Formose with a review of *Oncorhynchus masou* (Brevoort) // Copeia. – 1962. – No. 2. – P. 400–407.

Bigler B. S., Welch D. W., Helle J. H. A review of size trends among North Pacific Salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1996. – Vol. 53. – P. 455–465.

Bilton H.T., Morley R.B., Coburn A.S., Van Tine J. The influence of time and size at release of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) on return at maturity: results of releases from Quinsam River Hatchery, B.C. in 1980 // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 1984. – No. 1306. – 90 p.

Boeuf G., Lasserre P., Harache Y. Problems poses par le metabolism hydro mineral aquaculture du salmon coho // Ann. Inst. M. Pacha. – 1977. – No. 10. – P. 103–108.

Brannon E.L. Influence of stock origin on salmon migratory behavior // Mechanisms of migration in fishes / NATO Cnf. Ser. 4 Mar. Sci. – 1984. – 14.– P. 103–111.

Brannon E.L. Mechanisms stabilizing salmonid fry emergence timing // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. – 1987. – 96. – P. 120–124.

Bucklis L.S. Yukon and Tanana River fall chum salmon taggin studies, 1976–80 // Alaska Dep. Fish Game Inf. Leafl. – 1981. – 194. – 40 p.

Bucklis L.S., Barton L.H. Yukon River fall chum salmon biology and stock status // Ibid. – 1984. – 239. – 67 p.

Bueuf G., Lasserre Y., Harache Y. Problems poses par le metadjlisme hydro mineral aquaculture du salmon coho // Fnn. Inst. M. Pacha. – 1977. – No. 10. – P. 103–108.

Burck W.A. Mature stream-reared spring Chinook salmon // Res. Briefs Fish Comm. Oreg. – 1967. – 13 (1). – 128 p.

Burgner R.L. Some features of ocean migration and timing of Pacific salmon // Salmonid ecosystems of the North Pacific. – Oregon state Univ. Press, 1980. – P. 153–164.

Burgner R.L. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / eds. C. Groot & Margolis. – Vancouver, B.C.: UBC Press, 1991. – P. 1–119.

Burgner W.A. Studies of red salmon smoltsfrom the Wood River Lakes, Alaska // Studies of Alaska red salmon. – Univ. Wash. Publ. Fish. – 1962. – New Ser. 1. – P. 247–314.

Chamberlain F.M. Some observations on salmon and trout in Alaska // Rep. U.S. Comm. Fish. Bur. Fish. – 1907. – Doc. 627. – 112 p.

Davis N.D., Myers K.W., Walker R.V., Harris C.K. The Fisheries Research Institute's high-seas salmonid tagging program and methodology for scale pattern analysis / Am. Fish. Soc. Symp. – 1990. – No. 7. – P. 863–879.

Demory R.L., Orrell R.F., Heinle D.R. Spawning ground catalog of the Kvichak River system, Bristol Bay // Alaska. U.S. Fish. Wildl. – 1964. – Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. – Vol. 488. – 292 p.

Dobzhansky T.G. Genetics of the evolutionary process. – N. Y. ; L. : Columbia Univ. Press, 1970. – 505 p.

Drucker B. Some life history characteristics of coho salmon of the Karluk River System, Kodiak Island, Alaska // Fish. Bull. (U. S.). – 1972. – Vol. 70. – No. 1. – P. 79–94.

Dymond J.R. Pacific Salmon in Arctic Ocean : Proc. 6th Pac. Sci. Cong. – 1939. – 3. – 435 p.

Engel L.J. Egg take investigation in Cook Inlet drainage and PrinceWilliam Sound // Dingel-Jahnson project report, 1964–1965. – 1965. – Vol. 6. – P. 155–163. – (Alaska Dep. Fish Game, Sport Fish Div. Juneau).

Engel L.J. Egg take investigation in Cook Inlet drainage and Prince William Sound // Federal aid In fish restoration, 1965–1966 progress report. – 1966. – Vol. 7. – P. 109–116. – (Alaska Dep. Fish Game, Sport Fish Div. Juneau, Alaska).

Engel L.J. Egg take investigation in Cook Inlet drainage and Prince William Sound : Prog. Rep. Alaska Dep. Fish Game, Sport Fish. – 1967. – Div. 8. – P. 111–116.

Engel L.J. Inventory and cataloguing of the sport fish and waters in the Kenai-Cook Inlet-Prince William Sound areas : Prog. Rep. Alaska Dep. Fish Game, Sport Fish. – 1968. – Div. 9. – P. 95–116.

Flain M. Precocious male quinnat salmon, *Oncorhynchus tschawytscha*, in New Zealand // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. – 1970. – Vol. 4. – No. 2. – P. 217–222.

Foerster R.E. The Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) of the Canadian Pacific coast, with particular reference to their occurrence in or near fresh water // Bull. Intern. North Pac. Fish. Comm. – 1955. – No. 1. – P. 1–56.

Foerster R.E., Pritchard A.L. The egg content of Pacific salmon // Biol. Board Can. Prog. Rep. Pac. Biol. Stn. Pac. Fish. Exper. Stn. – 1936. – Vol. 28. – P. 3–5.

Foerster R.E., Pritchard A.L. Observations on the relation of egg content to total length and weight in the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): Proc. Trans. R. Soc. Can. – 1941. – Ser. 3. – No. 35 (5). – P. 51–60.

Foerster R.E., Ricker W.E. The coho salmon of Cultus Lake and Sweltzer Creek // J. Fish. Res. Board Can. – 1953. – No. 10. – P. 293–319.

Fraser F.J., Perry E.A., Lightly D.T. Big Qualicum River salmon development project // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 1983. – Vol. 1. – P. 1189–1198.

Fredin R.A. Trends in North Pacific Salmon fisheries // Salmonid ecosystems of the North Pacific. – Oregon State Univ. Press, 1980. – P. 59–119.

Gallagher A.F. An analysis of factors affecting brood year returns in the wild stock of Puget Sound chum (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). M. Sc. thesis. – Seattle : Univ. of Washington, 1979. – 152 p.

Gilbert C.H. The salmon of the Yukon River // Bull. Fish. – 1924. – Vol. 38. – P. 317–332.

Gilbert J.R. Surveys of sockeye salmon spawning populations in the Nushagak District, Bristol Bay, Alaska, 1946–1958 // Further studies of Alaska sockeye salmon. – Univ. Wash. Publ. Fish. – New Ser. – 1968. – 3. – P. 199–267.

Godfrey H. Coho salmon in offshore waters // Salmon of the North Pacific Ocean. Part 9. Coho, Chinook and Masu salmon in offshore waters // INPFC. Bull. – 1965. – No. 16. – P. 1–39.

Gritsenko O.F., Mikodina E.V., Kuznetsova E.N., Pukova N.V. Relationship between abnormalities of tests of chum salmon (*Oncorhynchus keta* Walbaum) from the Eastern part of Okhotsk sea and their biological parameters / The 10th Europ. Congr. of Ichthyology. – Prague. Czech. Rep. – 2001. – P. 145.

Groot C. Migration of yearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) as determined by time-lapse photography of sonar observations // J. Fish. Res. Board Can. – 1972. – No. 29. – P. 1431–1444.

Groot C., Margolis L. Pacific Salmon Life Histories. – Vancouver : Univ. British Columbia Press, 1991. – 564 p.

Gross M.R. Sunfish, salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes // Fish reproduction strategies and tactics / eds. G. Potts, R. Wooton. – London : Acad. Press, 1984. – P. 55–75.

Gross M.R. Evolution of diadromy in fishes // Am. Fish. Soc. Symp. – 1987. – Vol. 1. – P. 14–25.

Hallock R.J., Fry D.H., La Faunce Jr.D.A. The use of wire fyke traps to estimate the runs of adult salmon and steelhead in the Sacramento River // Calif. Fish Game. – 1957. – Vol. 43. – P. 271–298.

Hardin G. The competitive exlusion principle // Science. – 1960. – Vol. 131. – P. 1292–1297.

Healey M.C. Life history of Chinook (*Oncorhynchus tschawytscha*) // Pacific salmon histories. – Vancouver, 1991. – P. 311–393.

Heard W.R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Ibid. – 1991. – P. 119–230.

Heard W.R. Do hatchary salmon affect the North Pacific Ocean ecosystem? // Bull. NPAFC. – No. 1. Assessment and Status of Pacific Rim Salmonid Stocks. – 1998. – P. 405–411.

Helle J.H. Biological characteristics of intertidal and fresh-water spawning pink salmon at Olsen Creek, Prince William Sound, Alaska // Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. – 1970. – No. 602. – 19 p.

Helle J.H. Genetic considerations for salmonid aquaculture: biological uncertainties : Proc. Conf. on salmon aquaculture and the Alaskan Fishing Comm. – Cordova, 1976. – P. 171–190.

Helle J.H., Hoffman M.S. Size decline and older age at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western America, 1972–1992 // Climate change and northern fish populations: Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. – 1995. – Vol. 121. – P. 245–260.

Helle J.H., Hoffman M.S. Changes in size and age at maturity of two North American stocks of regime shift in the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. – 1998. – No. 1. Assessment and status Pacific Rim Salmonid Stocks. – P. 81–89.

Helle J.H., Williamson R.S., Bailey J.E. Intertidal ecology and life history of pink salmon at Olsen Creek, Prince William Sound, Alaska // Fish Wildl. Serv. – Spec. Sci. Rep. Fish. – 1964. – No. 483. – 26 p.

Henry K.A. Analysis of factors affecting the production of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Tillamook Bay // Fish Comm. Oreg. Contrib. – 1953. – No. 18. – 37 p.

Henry K.A. Age and growth study of Tillamook Bay chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Ibid. – 1954. – No. 19. – 28 p.

Hikita T. Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) known to occur in coasts and rivers within Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. – 1956. – No. 11. – P. 25–44.

Hikita T. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. – 1962. – No. 17. – P. 1–95.

Hindar K., Ryman N., Utter F. Genetic effect of cultures fish on nature fish populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1991. – Vol. 48. – No. 5. – P. 945–957.

Hiroi O. Historical trends of salmon fisheries and stock conditions in Japan // Bull. NPAFC. No. 1. Assessment and Status of Pacific Rim Salmonid Stocks. – 1998. – P. 23–27.

Historical catch statistics for salmon of the North Pacific Ocean // INPFC. Bull. – No. 39. – 1979. – 166 p.

Holmes P.B. Aleutian Islands salmon stock assessment study. – Spec. Rep. To the Alaska Board of Fisheries. – Anchorage : Alaska Dep. Fish and Game, 1982. – 83 p.

Hunter J.G. Survival and production of pink and chum salmon is a coastal stream // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1959. – Vol. 16. – No. 6. – P. 835–886.

Huxley J.S. Problem of relative growth. – New York : Dail Press, 1932. – 276 p.

Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M. et al. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1993. – Vol. 50. – P. 290–295.

Izergina E., Izergin I., Volobuev V. Influence of water salinity on the physiological status and distribution of juvenile Chum Salmon in the Estuary of the Ola River of the Northeast Coast of the Okhotsk Sea // NPAFC. Techn. Rep. 7. Second International Workshop on factors affecting Production of Juvenile Salmon: Survival strategy of Asian and North American Juvenile Salmon in the Ocean. – Sapporo, Japan, 2006. – P. 69–71.

Johnson W.E., Groot C. Observations on the migration of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) through a large, complex lake system // J. Fish. Res. Board Can. – 1963. – Vol. 20. – No. 4. – P. 919–938.

Jones D. Pink salmon stock predictions. – Alaska Techn. Rep. Anadromous Fish Conservation : Act. Project. – Juneau : Alaska Dep. Fish and Game, 1978. – 27 p.

Kaeriyama M. Changes in Body Size and Age at Mature of a Chum Salmon *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido in Japan // NPAFC. – 1996. – Doc. 208. – 9 p.

Karpenko V.I. The role of early marine life in the production of Pacific salmon // Int. Symp. On Biol. Interactions of Enhanced and Wild Salmonids. – Canada, 1991. – P. 29–30.

Kato F. Life histories of masu and Amago Salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) // Pacific Salmon Life Histories. – Vancouver : U.B.C. Press, 1991. – P. 449–520.

Kjelson M.A., Raquel P.F., Fisher F.W. Life history of fall-run juvenile chinook salmon *Oncorhynchus tschawytscha* in the Sacramento-San Joaquin estuary, California // Estuarine comparison. – New York : Academy Press, 1982. – P. 393–411.

Klyashtorin L.B., Rukhlov F.N. Long-term Climate change and pink salmon stock fluctuation. Assesment and status of Pacific Rim Salmonid stocks // NPAFC. – 1998. – Bull. No. 1. – P. 464–479.

Klyashtorin L., Smirnov B. Climate-Dependent Salmon and sardine Stock fluctuations in North Pacific // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. – 1994. – Vol. 121. – P. 179–181.

Kobayashi T., Ishikawa Y. An ecological study on the salmon fry *Oncorhynchus keta* (Walbaum), the growth and feeding habit of the fry during seaward migration // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. – 1964. – No. 18. – P. 7–12.

Kobayashi T., Kurohagi T. A study of the ecology of chum salmon fry, *Oncorhynchus keta*, in Abashiri lake and its protection // Ibid. – 1968. – Vol. 22. – P. 37–71.

Koski K.V. The survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) from egg deposition to emergence in three Oregon coastal streams : M. Sc. Thesis. – Corvalis : Oregon State Univ., 1966. – 84 p.

Koski K.V. The survival and fitness of two stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from egg deposition to emergence in a controlled-stream environment at Big Beef Creek : Ph. D. thesis. – Seattle : Univ. of Washington, 1975. – 212 p.

Kwain W., Chappel J.A. First evidence for even-year spawning pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, in Lake Superior // J. Fish. Res. Board Can. – 1978. – Vol. 35. – P. 1373–1376.

Kwain W., Thomas E. The first evidence of spring spawning by Chinook salmon in Lake Superior // N. Amer. J. Fish. Manage. – 1984. – No. 4. – P. 227–228.

Larkin P.A. The stock concept and management of Pacific Salmon. The stock concept in Pacific Salmon. – Vancouver, B.C.: UBC Press, 1972. – P. 11–15.

Lasserre P., Boeuf G., Harache Y. Osmo-seasonal variations of gill Na+, K+, AT-Phase activity in coho salmon, 0+ age and yearling reared in fresh water // Aquaculture. – 1978. – No. 14. – P. 365–382.

Manchenko G.P. Detection of enzymes on electrophoretic gels : A handbook. – CRS Press. – 1994. – Inc. Boca Raton. Fl. – 440 p.

Marine Ecosystems of the North Pacific. Pacific Salmon // Pices special Publication. – 2004. – No. 1. – P. 227–261.

Marr J.C. Age, length and weight studies of three species of Columbia River salmon (*Oncorhynchus keta*, *O. gorbuscha*, *O. kisutch*) // Stanford Ichtyolog. Bull. – 1943. – No. 2. – P. 157–197.

Marrit M.E., Raymond J.A. Early life history of chum salmon in the Noatak River and Kotzebue Sound // Alaska Dept. Fish. Game Fred. Rep. – 1983. – 56 p.

Martin D.R., Glass D.R., Whitmus C.J. et al. Distribution, seasonal abundance and feeding dependencies of juvenile salmon and non-salmonid fishes in the Yukon River Delta / U.S. Dep.Comm // NOAA OCSEAP Final Rep. – 1986. – Vol. 55. – P. 381–770.

Mason Y.C. Behavioral ecology of chum fry (*Oncorhynchus keta*) in small estuary // J. Fish. Res. Board Can. – 1974. – Vol. 31. – No. 1. – P. 83–92.

McCarthy B.J., Farquhar M.N. The rate of change of DNA in evolution // Evolution of genetic systems. – N.Y., 1972. – P. 1–43.

McDonald J. The bihaviour of Pacific salmon fry during their downstream migration to fresh-water and saltwater nursery areas // J. Fish. Res. Board Can. – 1960. – Vol. 17. – P. 655–676.

McHenry E.T. Coho salmon studies in the Resurrection Bay area. Annu. : Prog. Rep. Alaska Dep. Fish Game Fed. – 1981. – Vol. 81. – P. 1–52.

McNeil W.J. Mortality of pink and chum salmon eggs and larvae in southeast Alaska streams : Ph. D. Thesis. – Seattle : Univ. of Washington, 1962. – 270 p.

Mead R.W., Woodall W.L. Comparison of sockeye salmon fry produced by hatcheries, artificial channels and natural spawning areas. Int. Pac. Salmon Fish. Comm. : Prog. Rep. – 1968. – P. 20–41.

Merrit M.F., Raymond J.A. Early life history of chum salmon in the Noatak Ricver and Kotzebue Sound // Alaska Dept. Fish. Game Fred. Rep. – 1983. – P. 1–56.

Morgan A.R., Henry K.A. The 1955–56 silver salmon run into the Ten miles Lakes system // Res. Briefs Fish. Comm. Oreg. – 1959. – Vol. 7 (1). – P. 57–77.

Mork J. One-generation effects of farmed fish immigration on the genetic differentiation of wild Atlantic salmon in Norway // Aquaculture. – 1991. – Vol. 98. – No. 1–3. – P. 267–276.

Neave F. Game fish populations of the Cowichan River // Bull. Fish. Res. Board Can. – 1949. – Vol. 84. – P. 1–32.

Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. – 1953. – Vol. 9. – P. 450–491.

Neave F. Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry // Ibid. – 1955. – Vol. 12. – P. 369–374.

Neave F. Pacific Salmon: ocean stocks and fishery developments : Proc. 9th Pac. Sci. Congr. – 1961. – Vol. 10. – P. 59–62.

Nei M. Genetic distance between populations // Am. Natur. – 1972. – Vol. 106. – P. 283–292.

Nelson J.S. Distribution and nomenclature of North American kokanee, *Oncorhynchus nerka* // J. Fish. Res. Board Can. – 1968. – Vol. 25. – No. 2. – P. 409–414.

Noakes D. J., Beamish R. J., Klyashtorin L.B., McFarlane G.A. On the koherence of salmon abundance trends and environmental factors. Assessment and status of Pacific Rim salmonid stocks // NPAFC. – 1998. – Bull. No. 1. – P. 454–463.

Noerenberg W.A. Salmon forecast studies on 1963 runs in Prince William Sound. – Alaska Dep. Fish. Game Inf. Leafl. – 1963. – Vol. 21. – 17 p.

Okada Y. Studies on the freshwater fishes of Japan. – Tsu, Japan : Prefectural Univ. of Mie, 1960. – 860 p.

Okazaki T. Genetic structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* river populations // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1983. – Vol. 49. – No. 2. – P. 189–196.

Olson J.M., McNeil W.J. Research on pink salmon at Little Port Walter, Alaska, 1934–64 // Fish. Wildl. Serv. Data Rep. – 1967. – Vol. 17. – P. 17–301.

Ono I. The life history of masu salmon of Hokkaido // Salmon J. – 1933. – Vol. 5 (2). – P. 13–25.

Orsi J.A. Size, age, origin and distribution of juvenile Chinook salmon in the marine waters of Southeastern Alaska. Rep., 1987 / Alaska Chinook Salmon Workshop. – Juneau, 1988. – P. 50–57.

Oshima M. Life history and distribution of the fresh-water salmons found in the waters of Japan : Proc. Fifth Pacif. Sci. Congr. – 1934. –Vol. 5. – P. 3751–3773.

Oshima M. Masu salmon, *Oncorhynchus masou* (Brevoort), and *Biva salmon*, *Oncorhynchus rhodurus* (Jordan et McGregor) // Nireshobo. – Tokyo, Japan, 1955. – 79 p.

Parker R.R. Estimation of sea mortality rates for the 1960 brood-year pink salmon of Hook Nose Creek, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. – 1964. – Vol. 21. – P. 1019–1034.

Parker R.R. Estimation of sea mortality rates for the 1961 brood-year pink salmon of the Bella Coola area, British Columbia // Ibid. – 1965. – Vol. 22. – P. 1523–1554.

Parker R.R. Marine mortality schedules of pink salmon of the Bella Coola River, central British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. – 1968. – Vol. 25. – P. 757–794.

Pearcy W.G. Ocean ecology of North Pacific salmonids. – Univ. Washington, 1992. – 179 p.

Pratt D.C. Age, sex, length, weight, and scarring of adult chum salmon (*Oncorhynchus keta*) harvested by Puget Sound commercial net fisheries from 1954 to 1970 : supplemental progress report // Mar. Fish. Invest. Olympia. – Wash. Dep. Fish and Wildlife, 1974. – 78 p.

Pritchard A.L. Stomach content analisis of fishes preying upon the young of Pacific salmon diring the fry migration at McClinton Creek, Masset Inlet, British Columbia // Can. Field-Nat. – 1936. – No. 50. – P. 104–105.

Pritchard A.L. Variation in the time of run, sex proportions, size and egg content of adult pink (*Oncorhynchus gorbusha*) at McClinton Creek, Masset Inlet. B.C. // J. Biol. Board. Can. – 1937. – Vol. 3. – P. 403–416.

Pritchard A.L. Studies on the age of the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and the spring salmon (*Oncorhynchus tschawytscha*) in British Columbia : Proc. Trans. R. Soc. Can. Ser. – 1940. – Vol. 34 (5). – P. 99–120.

Rich W.H. Early history and seaward migration of Chinook salmon in the Columbia and Sacramento Rivers // Bull. Bur. Fish (U.S.). – 1920. – Vol. 41. – P. 15–90.

Ricker W.E. «Residual» and kokanee salmon in Cultus Lake // J. Fish. Res. Board Can. – 1938. – Vol. 4. – P. 192–217.

Ricker W.E. On the origin of kokanee, a fresh water type of sokeye salmon : Proc. Trans. R. Soc. Can. Ser. 3. – 1940. – Vol. 34 (5). – P. 121–135.

Ricker W.E. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations / ed. R.C. Simon // The stock concept in Pacific salmon. H.R. McMillan lectures in Fisheries. Institute of Fisheries. – Vancouver : University of British Columbia, B. C. – 1972. – P. 27–160.

Ricker W.E. Changes in the age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 1980. – Vol. 930. – 30 p.

Ricker W.E. Trends in the average size of Pacific salmon in Canadian catches // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. – 1995. – Vol. 121. – P. 593–602.

Rounsefell G.A. Fecundity of North American Salmonidae // Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. – 1957. – Vol. 57. – P. 449–468.

Rounsefell G.A. Anadromy in American Salmonidae // Ibid. – 1958. – Vol. 58. – P. 171–185.

Royce W.E. Almanac of Bristol Bay sokeye salmon. – Univ. Wash. Fish. Res. Inst. Circ., 1965. – Vol. 235. – 48 p.

Rutter C. Natural history of the quinnant salmon: report of investigations in the Sacramento River 1896–1901 // Bull. U.S. Fish. Comm. – 1902. – No. 22. – P. 65–142.

Salo E.O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon Life Histories / eds. C. Groot, L. Margolis. – Vancouver, B. C., 1991. – P. 233–309.

Salo E.O., Bayliff W.H. Artificial and natural production of silver (*Oncorhynchus kisutch*) at Minter Creek, Washington // Res. Bull. Wash. Deep Fish. – 1958. – No. 4. – 76 p.

Sandercock F.K. Life History of Coco Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific Salmon Life Histories. – Vancouver : UBC Press, 1991. – P. 397–445.

Sano S. A study of the silver colored chum salmon during their upstream migration : preliminary report I. J. Shimonoseki Univ. Fish. – 1964. – No. 1. – P. 39–43.

Sano S. Chum salmon in the Far East. Salmon of the North Pacific Ocean. Part III. A review of the life history of North Pacific salmon // Bull. Int. North Pac. Fish. Comm. – 1966. – No. 18. – P. 41–56.

Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Trans. Amer. Fish. Soc. – 1990. – Vol. 119. – P. 2–15.

Shapovalov L., Taft A.S. The life history of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // Calif. Dep. Fish Game Fish. Bull. – 1954. – No. 98. – 375 p.

Shershneva V., Vvedenskaja T. Results of 2000 salmon research cruise of the SRTM-K «Kamchatski losos» // NPAFC. – 2001. – Doc. 523. – 18 p.

Skud B.E. Relation of adult pink salmon since to time of migration and freshwater survival // Copeia. – 1958. – No. 3. – P. 170–176.

Slater D.W. Winter-run Chinook in the Sacramento River, California, with notes in water temperature requirements at spawning // U.S. Fish. Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. – 1963. – Vol. 461. – 9 p.

Statistical Yearbook // NPAFC. – 1993. – Vancouver, Canada. – 116 p.

Statistical Yearbook // NPAFC. – 1994. – Vancouver, Canada. – 114 p.

Statistical Yearbook // NPAFC. – 1995. – Vancouver, Canada. – 115 p.

Statistical Yearbook // NPAFC. – 1996. – Vancouver, Canada. – 115 p.

Statistical Yearbook // NPAFC. – 1997. – Vancouver, Canada. – 28 p.

Statistical Yearbook // NPAFC. – 1998. – Vancouver, Canada. – 33 p.

Sture H. Competition as factor regulating the geographical distribution of fish species in a Baltic archipelago: a neutral model analysis // Journ. Biogeogr. – 1984. – Vol. 11. – No. 5. – P. 367–381.

Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) offshore waters of the North Pacific Ocean // Bull. INPFC. – 1981. – No. 40. – 195 p.

Tanaka S. A review of the biological information on masu salmon (*Oncorhynchus masou*) // Salmon of the North Pacific Ocean. Part IX. Coho, Chinook and masu salmonin offshore waters. Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. – 1965. – No. 16. – P. 75–135.

Thorpe J.E. Smolting versus residency developmental conflicts in salmonids // Am. Fish. Soc. Symp. – 1987. – Vol. 1. – P. 244–252.

Thorpe J.E. Variation in life history strategy in salmonids // Pol. Arch. Hydrobiol. – 1990. – Vol. 37. – No. 1. – P. 3–12.

Todd I.S. A technique for the enumeration of chum salmon fry in the Fraser River, British Columbia // Can. Fish. Cult. – 1966. – Vol. 38. – P. 3–35.

Tsiger V.V., Skirin V.I., Krupyanko N.I. et al. Life history form of mail masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Primor'e Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1994. – Vol. 51. – P. 197–208.

Vallion A.C., Wertheimer W.R., Martin R.M. Summary of data and research pertaining to the pink salmon population at Little Port Walter, Alaska, 1964–80 // NWAFC Processed Rep. – 1981. – No. 81. – P. 10–102.

Vernon E.H. Pink salmon populations of the Fraser River system / Symposium on Pink Salmon. – Vancouver : Univ. of British Columbia, 1962. – P. 53–58.

Volobuev V.V. Local Chum Salmon of the Sea of Okhotsk Continental Area and their Long-Term Changes : Abstracts / Intern. Symp. Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon. – Juneau, Alaska, 1999. – P. 19–20.

Volobuev V.V. Long-term changes in the biological parameters of chum salmon of the Okhotsk Sea // Bull. NPAFC. – 2000. – No. 2. – P. 175–180.

Volobuev V., Mikodina E., Akinicheva E. Results of 2001 salmon research cruise of the RTM «Dalokean-2» // NPAFC. – 2002. – Doc. No. 609. – 27 p.

Wagner W.C., Stauffer T.M. Three-year-old pink salmonin Lake Superior tributaries // Trans. Am. Fish. Soc. – 1980. – Vol. 109. – P. 458–460.

Wahle R.J., Pearson R.E. A listing of Pacific coast spawning streams and hatcheries producing chinook and coho salmon (with estimates on numbers of spawners and data on hatchery releases) // U.S. Dep. Commerce Tech. Memo. – 1987. – No. 122. – P. 385–397.

Walker R.V., Myers K.W., Davis N.D. U.S. releases and recoveries of salmonid data storage tags and disk taggin the North Pacific Ocean and Bering Sea, 1999 // NPAFC. – 1999. – Doc. No. 412. – 20 p.

Waples R.S. Genetic interaction between hatchery and wild salmonids: lessons from Pacific Northwest // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1991. – Vol. 48 (Suppl. 1). – P. 111–121.

Wickett W.P. The coho salmon population of Nile Creek // Fish. Res. Board. Can. : Progr. Rep. Pac. Coast. Stn. – 1951. – No. 89. – P. 88–89.

Withler J.L. Variabilityin the life history characteristics of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) along the Pacific Coast of North America // J. Fish. Res. Board. Can. – 1966. – Vol. 23. – No. 3. – P. 365–393.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие редактора 5
Введение 6
Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНОВ МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ 10
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ 16
Глава 3. СОСТАВ ИХТИОЦЕНОВ И ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРЕСТОВО-ВЫРОСТНЫХ ЛОСОСЕВЫХ ВОДОЕМОВ МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ 25
Глава 4. КЕТА 31
4.1. Распространение 31
4.2. Внутривидовая структура 32
4.3. Сроки и динамика нерестовой миграции 53
4.4. Топография нерестилищ 56
4.5. Воспроизводство 65
4.5.1. Естественное воспроизводство 65
4.5.2. Искусственное воспроизводство 74
4.6. Экология и биология молоди в пресных водах 79
4.7. Экология молоди в эстуарно-прибрежный период жизни 89
4.8. Экология молоди в ранний морской период жизни 91
4.9. Преднерестовые миграции 91
4.10. Биологическая структура популяций 102
4.10.1. Возрастной состав 102
4.10.2. Длина и масса тела 103
4.10.3. Соотношение полов 108
4.10.4. Плодовитость 108
4.10.5. Упитанность, зрелость 110
4.10.6. Морфометрическая характеристика 111
4.11. Структура и фенотипы чешуи североохотоморской кеты ... 114
4.12. Состояние запасов и промысел 119
Глава 5. ГОРБУША 132
5.1. Распространение 132
5.2. Внутривидовая структура 132
5.3. Сроки и динамика нерестовой миграции 142
5.4. Топография нерестилищ 144
5.5. Воспроизводство 151
5.5.1. Естественное воспроизводство 151
5.5.2. Искусственное воспроизводство 152
5.6. Экология и биология молоди в пресных водах 153
5.7. Экология молоди в эстуарно-прибрежный период жизни 158
5.8. Экология молоди в ранний морской период жизни 161
5.9. Преднерестовые миграции 163
5.10. Биологическая структура популяций 164
5.10.1. Возрастной состав 164
5.10.2. Длина и масса тела 167

5.10.3. Соотношение полов 168
5.10.4. Плодовитость 168
5.10.5. Упитанность, зрелость 169
5.10.6. Морфометрическая характеристика 171
5.11. Структура и фенотипы чешуи 173
5.12. Состояние запасов, хозяйственное использование 176
Глава 6. КИЖУЧ 181
6.1. Распространение 182
6.2. Внутривидовая структура популяций 186
6.3. Сроки и динамика нерестовой миграции 187
6.4. Топография нерестилищ 190
6.5. Воспроизводство 194
6.5.1. Естественное воспроизводство 194
6.5.2. Искусственное воспроизводство 195
6.6. Экология и биология молоди в пресных водах 195
6.6.1. Питание молоди 197
6.6.2. Скат молоди 200
6.7. Преднерестовые миграции 201
6.8. Биологическая структура популяций 203
6.8.1. Возрастной состав 203
6.8.2. Длина и масса тела 205
6.8.3. Плодовитость 211
6.8.4. Упитанность, зрелость 215
6.8.5. Морфометрическая характеристика 216
6.9. Численность и промысел 217
Глава 7. НЕРКА 220
7.1. Распространение 220
7.2. Внутривидовая дифференциация 221
7.3. Карликовая форма 221
7.4. Проходная форма 222
7.4.1. Сроки нерестовой миграции 222
7.4.2. Воспроизводство 224
7.4.2.1. Естественное воспроизводство 224
7.4.2.2. Искусственное воспроизводство 225
7.4.3. Экология и биология молоди в пресных водах 226
7.4.4. Преднерестовые миграции 226
7.4.5. Биологическая структура популяций 231
7.4.5.1. Возрастной состав 231
7.4.5.2. Длина и масса тела 235
7.4.5.3. Плодовитость 237
7.4.5.4. Упитанность, зрелость 238
7.4.6. Численность и промысел 238
Глава 8. О ФОРМИРОВАНИИ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ У ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ 239
Глава 9. ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА СЕВЕРООХОТОМОРСКИХ ЛОСОСЕЙ И ИХ СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА 249
Глава 10. ГЕЛЬМИНТОФАУНА 259
Заключение 262
Литература 269

CONTENTS

Editor's preface 5
Introduction 6
Chapter 1. PHYSICO-GEOGRAPHICAL CHARACTERISTIC OF THE COSTAL AREAS THE OKHOTSK SEA 10
Chapter 2. MATERIALS AND METHODS OF THE RESEARCHES 16
Chapter 3. ICHTHYOCOEN STRUCTURE AND CHARACTERISTIC OF THE SPAWNING-NURSERY GROUNDS OF THE CONTINENTAL COAST OF THE OKHOTSK SEA 25
Chapter 4. CHUM SALMON 31
4.1. Distribution 31
4.2. Intraspecific structure 32
4.3. Timing and dynamic of spawning migration 53
4.4. Topography of spawning grounds 56
4.5. Reproduction 65
4.5.1. Natural reproduction 65
4.5.2. Artificial reproduction 74
4.6. Ecology and Biology of juveniles within fresh waters 79
4.7. Ecology of juveniles during estuary – inshore life period 89
4.8. Ecology of juveniles during its early sea life period 91
4.9. Pre-spawning migrations 91
4.10. Biological structure of population 102
4.10.1. Age composition 102
4.10.2. Body length and weight 103
4.10.3. Sex ratio 108
4.10.4. Fertility 108
4.10.5. Fatness, maturity 110
4.10.6. Morphometric characteristics 111
4.11. Scale structure and scale phenotype of chum salmon of the Okhotsk Sea 114
4.12. Resources status and fishery 119
Chapter 5. PINK SALMON 132
5.1. Distribution 132
5.2. Intraspecific structure 132
5.3. Timing and dynamic of spawning migration 142
5.4. Topography of spawning grounds 144
5.5. Reproduction 151
5.5.1. Natural reproduction 151
5.5.2. Artificial reproduction 152
5.6. Ecology and biology of juveniles within fresh waters 153
5.7. Ecology of juveniles during estuary – inshore life period 158
5.8. Ecology of juveniles during its early sea life period 161
5.9. Pre-spawning migrations 163
5.10. Biological structure of population 164
5.10.1. Age composition 164
5.10.2. Body length and weight 167

5.10.3. Sex ratio 168
5.10.4. Fertility 168
5.10.5. Fatness, maturity 169
5.10.6. Morphometric characteristics 171
5.11. Scale structure and phenotype 173
5.12. Resources status, economic implications 176
Chapter 6. COHO SALMON 181
6.1. Distribution 182
6.2. Intraspecific structure of populations 186
6.3. Timing and dynamic of spawning migration 187
6.4. Topography of spawning grounds 190
6.5. Reproduction 194
6.5.1. Natural reproduction 194
6.5.2. Artificial reproduction 195
6.6. Ecology and biology of juveniles within fresh waters 195
6.6.1. Juvenile feeding 197
6.6.2. Juvenile downstream migration 200
6.7. Pre-spawning migrations 201
6.8. Biological structure of population 203
6.8.1. Age composition 203
6.8.2. Body length and weight 205
6.8.3. Fertility 211
6.8.4. Fatness, maturity 215
6.8.5. Morphometric characteristics 216
6.9. Abundance and fishery 217
Chapter 7. SOCKEYE SALMON 220
7.1. Distribution 220
7.2. Intraspecific differentiation 221
7.3. Dwarfish type 221
7.4. Migratory type 222
7.4.1. Timing of spawning migration 222
7.4.2. Reproduction 224
7.4.2.1. Natural reproduction 224
7.4.2.2. Artificial reproduction 225
7.4.3. Ecology and biology of juveniles within fresh waters 226
7.4.4. Pre-spawning migrations 226
7.4.5. Biological structure of population 231
7.4.5.1. Age composition 231
7.4.5.2. Body length and weight 235
7.4.5.3. Fertility 237
7.4.5.4. Fatness, maturity 238
7.4.6. Abundance and fishery 238
Chapter 8. ON THE LIFE STRATEGY FORMATION OF PACIFIC SALMON 239
Chapter 9. REPRODUCTION PECULIARITIES OF SALMON INHABITED THE OKHOTSK SEA AND ITS COMPARATIVE CHARACTERISTIC 249
Chapter 10. HELMINTHOFAUNA 259
Conclusion 262
References 269

Научное издание

Владимир Васильевич ВОЛОБУЕВ
Сергей Леонидович МАРЧЕНКО

ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ (БИОЛОГИЯ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ, ПРОМЫСЕЛ)

Редактор, корректор **Т.А. Фокас**
Компьютерная правка, верстка, оригинал-макет **М.В. Сабировой**
Обработка фотографий, рисунков, графика **А.С. Житихина**
На 1-й с. обл. – фото **И.В. Учуева**
На 4-й с. обл. – фото **В.В. Терешко**, **С.Л. Марченко**, **М.Н. Белого**

Подписано в печать 12.12.2011 г. Формат 70 × 100/16. Бумага «Люкс». Гарнитура «Таймс».
Усл. п. л. 24,51. Уч.-изд. л. 19,5. Тираж 150 экз. Заказ 14.

Федеральное государственное унитарное предприятие «МагаданНИРО».
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 36/10.

Отпечатано с оригинала-макета в ПО СВНЦ ДВО РАН. 685000, г. Магадан, ул. Портовая, 16.
Обложка отпечатана в ОАО «МАОБТИ». 685000, г. Магадан, пл. Горького, 9.