

УДК 597.55.2.574.32.574.52

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ У СИМЫ *ONCORHYNCHUS MASOU* РЕКИ КОЛЬ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) В СВЯЗИ С ПРОЦЕССАМИ РОСТА И ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ

© 2013 г. М. А. Груздева, А. М. Малютина, К. В. Кузищин,
Н. В. Белова, С. В. Пьянова*, Д. С. Павлов

Московский государственный университет

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва

E-mail: MG_office@mail.ru

Поступила в редакцию 08.11.2012 г.

Изучены рост, возрастной состав, половое созревание и особенности формирования жизненной стратегии в популяции сима *Oncorhynchus masou* из р. Коль, западная Камчатка. Установлено, что важнейшими факторами, определяющими дифференциацию молодежи симы и направление онтогенетического развития, являются темп роста и гаметогенеза, зависящие от особенностей роста поколений симы в отдельные годы. Процесс формирования жилого и проходного типов жизненной стратегии симы имеет эпигенетический характер, бифуркация в жизни одной особи наблюдается только раз в жизни, в поколении – дважды: на 2-м или 3-м году. Показано, что на севере ареала разнообразие типов жизненной стратегии в популяциях симы значительно ниже, чем на участках экологического оптимума вида в бассейне Японского моря. В бассейне р. Коль, вблизи северной границы ареала, эффективность воспроизводства и формирование разнообразия типов жизненной стратегии в популяции достаточно жёстко зависит от абиотических факторов, в частности от термического режима водоёмов, где проходит нерест и пресноводная фаза жизненного цикла симы. На Камчатке все без исключения производители: и анадромные, и резидентные карликовые самцы, – имеют только однократный нерест; они строго моноцикличны.

Ключевые слова: сима *Oncorhynchus masou*, рост, половое созревание, анадромия, резидентность, карликовые самцы, жизненная стратегия, внутривидовая дифференцировка.

DOI: 10.7868/S0042875213050056

Формирование жизненной стратегии по анадромному или резидентному типам в популяциях лососёвых рыб (*Salmonidae*) определяется в период пресноводной фазы жизненного цикла и является интегральным результатом морфофизиологических процессов роста, обмена веществ, перестройки осморегуляторной системы, причём переключателями программы индивидуального развития выступают параметры внешней среды (Thorpe, 1987, 1994; Павлов, Савваитова, 2010). Изученность особенностей внутривидовой экологической дифференцировки проходных лососёвых рыб неодинакова, поэтому неясно, насколько универсальны механизмы формирования жизненной стратегии у разных видов. Наиболее детально процессы смолтификации и перехода в морскую воду изучены у атлантического лосося *Salmo salar* и кумжи *S. trutta*, данные по тихоокеанским лососям рода *Oncorhynchus* относительно малочисленны, особенно по видам со сложной внутривидовой структурой.

Из тихоокеанских лососей сима *Oncorhynchus masou* наиболее связана с пресными водами: по-

мимо проходной формы, у неё имеются сезонные расы, известны озёрная, речная и карликовая жилые формы, представленные самцами и самками (Семенченко, 1980, 1989; Иванков и др., 1984а, 1984б; Цыгир, Иванков, 1987; Lin, Chang, 1989; Цыгир, 1990; Kato, 1991). Их соотношение и структура популяций неодинаковы в разных частях ареала. Важным элементом структуры популяций симы помимо проходных самок и самцов являются созревающие в реке карликовые самцы, которые у неё весьма многочисленны по сравнению с другими видами тихоокеанских лососей (Берг, 1937; Семенченко, 1989). Максимальное разнообразие форм симы приурочено к южным участкам ареала – бассейну Японского моря. На севере ареала, на Камчатке, у симы обнаружены только проходные самцы и самки, а также карликовые самцы (Семко, 1956; Малютина и др., 2009).

Цель данного исследования – выявление закономерностей формирования разнообразия типов жизненной стратегии у симы на севере ареала вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2003–2008 гг. на р. Коль, западная Камчатка. Река берёт начало в отрогах Срединного Камчатского хребта и впадает в Охотское море. Длина реки по основному руслу 133 км, коэффициент развития речной сети – 0.61 км/км², средний расход воды в устье в межень 56 м³/с (Кузищин и др., 2009). На берегах растёт густой пойменный лес, повсеместно в русле реки, боковых протоках и в притоках встречаются завалы и заломы. Несмотря на относительно небольшие размеры, река представляет собой разветвлённую речную систему с многочисленными притоками разного типа (горные, тундровые) длиной от 3 до 45 км и расходом воды от 0.01 до 2.08 м³/с. Притоки горного типа впадают в реку преимущественно в верхнем течении, тундрового – в среднем и нижнем.

Половозрелых рыб отлавливали закидным неводом, жаберными сетями с шагом ячеи от 30 × 30 до 50 × 50 мм и учебными снастями; разновозрастную молодь и карликовых самцов – с помощью устройства электролова (Smith-Root 24L) в щадящем режиме (Bird, Cowx, 1993) с переменным импульсным током напряжением 350–400 В, частотой 40–60 Гц, длительностью импульса 2 мс. Для оценки плотности молоди использовали метод трёхкратного облова (Ziprin, 1956), показатели плотности и биомассы определяли для участков площадью не менее 100 м² каждый. Работы проводили на 26 участках водной системы, включая основное русло, притоки и родниковые ручьи придаточной системы (так называемые пара- и ортофлювиальные родниковые ручьи в понимании Павлова с соавторами (2009)).

Температурный режим в девяти разных нерестовых притоках в течение 6 лет без перерыва определяли с помощью автоматических электронных записывающих датчиков Vemco Minilog T8K 8-bit DataLogger, измерения проводили в течение года с периодичностью 1 раз в час. На основании этих измерений рассчитывали сумму градусо-дней.

Всех пойманных рыб подвергали полному биологическому анализу (Правдин, 1966), в качестве регистрирующей структуры использовали чешую, взятую из 1–4-х рядов над боковой линией на участке между задним краем спинного и началом анального плавников (Павлов и др., 2001). Всего проанализировали 2733 экз. взрослых проходных рыб, резидентных карликовых самцов и разновозрастной молоди, объёмы конкретных выборок приведены в соответствующих таблицах и на рисунках. Пол сеголеток симы различали с помощью методики Кузнецовой (1954); стадии зрелости самцов определяли по шкале “циприноидного” типа, куда относятся семенники лососё-

вых рыб (Белова, 1981). Пробы гонад фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида.

Для определения возраста и роста использовали только чешуи с неразрушенным центром. С препаратов чешуи были выполнены цифровые фотографии с помощью системы цифровой обработки изображения (микроскоп “Leica DMLS”, цифровая камера “Canon ×500-D”). Приросты на чешуе измеряли по фотографиям с помощью программы ImageProPlus 4.1, так же просчитывали число склеритов. Исследовали следующие признаки: R – полный радиус чешуи, мм; r_1, r_2, r_+ – ширина приростов чешуи соответственно в 1-й, 2-й и в текущий годы жизни, мм; S – общее число склеритов; s_1, s_2, s_+ – число склеритов соответственно в 1-й, 2-й и в текущий годы жизни; R/S – среднее расстояние между склеритами в речной период жизни, мм; $r_1/s_1, r_2/s_2$ – среднее расстояние между склеритами соответственно в 1-й и 2-й годы жизни, мм; l_1 и l_2 – линейные приросты длины тела в 1-й и 2-й годы жизни, мм.

Обратное расчисление длины тела рыб (мм) в разном возрасте проводили по формуле Ли (Busaker et al., 1990): $l_i - c = r_i / R \times (L - c)$, где l_i – вычисляемая длина тела рыбы в i -том возрасте, r_i – радиус i -того годового кольца на чешуе, R – полный радиус чешуи, L – наблюдаемая длина рыбы по Смитту (AC), c – свободный член, вычисленный методом корреляционного анализа. Свободный член расчисляли по логарифмическому уравнению связи радиуса чешуи с длиной рыбы: $\ln L = c + \ln S$, при этом коэффициент корреляции составил 0.95. Коэффициент упитанности рассчитывали по Фультону ($K_{\phi} = W/L^3 \times 1000 \times 100\%$), где W – масса тела, г; L – длина тела по Смитту (AC), мм.

Данные биологического анализа обрабатывали стандартным унивариантным методом статистического анализа (Лакин, 1990). Выборки сравнивали с помощью метода главных компонент по программе Statistica 7.0. При анализе главных компонент проведена стандартизация оценок признаков, использована вариационно-ковариационная матрица, длину собственного вектора приравнивали к корню квадратному из его собственного значения (Rohlf, 1993).

Для гистологического исследования были отобраны гонады от самок и самцов симы на разных стадиях жизненного цикла. Визуальное и гистологическое описание состояния гонад сделано на основании шкалы зрелости гонад (Персов, 1975; Мурза, Христофоров, 1991). Гистологические препараты половых желёз изготавливали по общепринятым методикам (Валовая, Кавтарадзе, 1993; Микодина и др., 2009). Гистологическую обработку материала выполняли на автомате карусельного типа, заливку в парафин – на заливочной станции, срезы получали на санном полуавтоматическом

Таблица 1. Относительная численность, распределение и возрастной состав пресноводной части популяции сима *Oncorhynchus masou* в бассейне р. Коль (среднегодовые показатели за 2003–2008 гг.)

Место	Все возрастные классы молоди лососёвых рыб		доля сима, %	Возрастной состав сима: пестрятки/карликовые самцы, %			Доля карликовых самцов сима, %
	плотность, экз/м ² /биомасса, г/м ²			0+	1+	2+	
	сима	другие виды					
Основное русло, км выше устья:							
–15	<0.01/0.06	4.43/33.75	0.11	16.7/–	83.3/–	–/–	0
–25	0.01/0.09	3.24/16.13	0.38	–/–	100/–	–/–	0
–45	0.11/0.89	4.75/29.24	2.17	18.9/–	81.1/–	–/100	1.0
–65	0.24/0.96	3.67/17.83	5.24	14.7/–	85.3/–	–/100	1.8
–90	0.69/2.15	2.42/14.31	10.46	33.1/–	66.9/44.2	–/55.8	5.5
Тундровый приток 1, верховья	1.23/7.33	2.64/16.17	36.70	81.5/–	18.4/77.2	0.1/22.8	10.3
Тундровый приток 2, верховья	1.87/7.16	2.32/14.39	45.40	90.4/–	9.6/73.1	–/26.9	8.8
Тундровый приток 3, верховья	2.00/8.34	2.71/16.49	48.50	71.4/–	28.6/69.5	–/30.5	9.2
Горный приток 1, среднее течение	2.01/12.26	2.14/14.56	50.40	89.3/–	10.7/63.7	–/36.4	12.4
Горный приток 2, среднее течение	1.92/10.84	2.21/13.32	49.50	78.6/–	21.4/57.1	–/42.9	11.5
Горный приток 3, среднее течение	2.10/13.78	2.04/13.54	53.70	81.3/–	18.7/68.5	–/31.5	11.8
Парафлювиальный родниковый ручей 1	–/–	8.51/33.34	0	–	–	–	–
Парафлювиальный родниковый ручей 2	0.01/0.09	5.38/21.15	0.08	–/–	100/–	–/–	0
Ортофлювиальный родниковый ручей 1	–/–	3.97/23.65	0	–	–	–	–
Ортофлювиальный родниковый ручей 2	–/–	9.73/37.92	0	–	–	–	–

микротоме и окрашивали гематоксилином по Эрлиху с докраской эозином. Микропрепараты фотографировали на микроскопе “Olympus” с автоматической видеокамерой “Leica DC”, фотографии получали при увеличении окуляра ×10 и объективов ×5, 10 и 20. Обработку изображений проводили с помощью программы DC Viewer.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура пресноводной части популяции сима р. Коль. Размножение сима в бассейне р. Коль приурочено к относительно небольшим по размеру и водности притокам тундрового и горного типов (Кузищин и др., 2009). Здесь же, в притоках, проходят первые годы пресноводной фазы жизненного цикла сима. В ручьях-притоках неполо-

возрелая молодь (пестрятки) и карликовые самцы сима в сумме по численности и биомассе составляют более половины всего рыбного населения (табл. 1). Кроме молоди сима в притоках, где происходит её размножение, встречается молодь кижуча *O. kisutch*, кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma*. В притоках тундрового типа основная масса молоди и карликовых самцов сима обитает на участках верхнего течения реки и в горных притоках – на всём их протяжении. В основном русле и в водоёмах придаточной системы реки молодь сима редка: её доля ничтожна по сравнению с другими видами лососёвых рыб, а карликовые самцы в летнее время обнаружены единично и не во все годы наблюдений (табл. 1). В притоках обнаружена молодь и карликовые

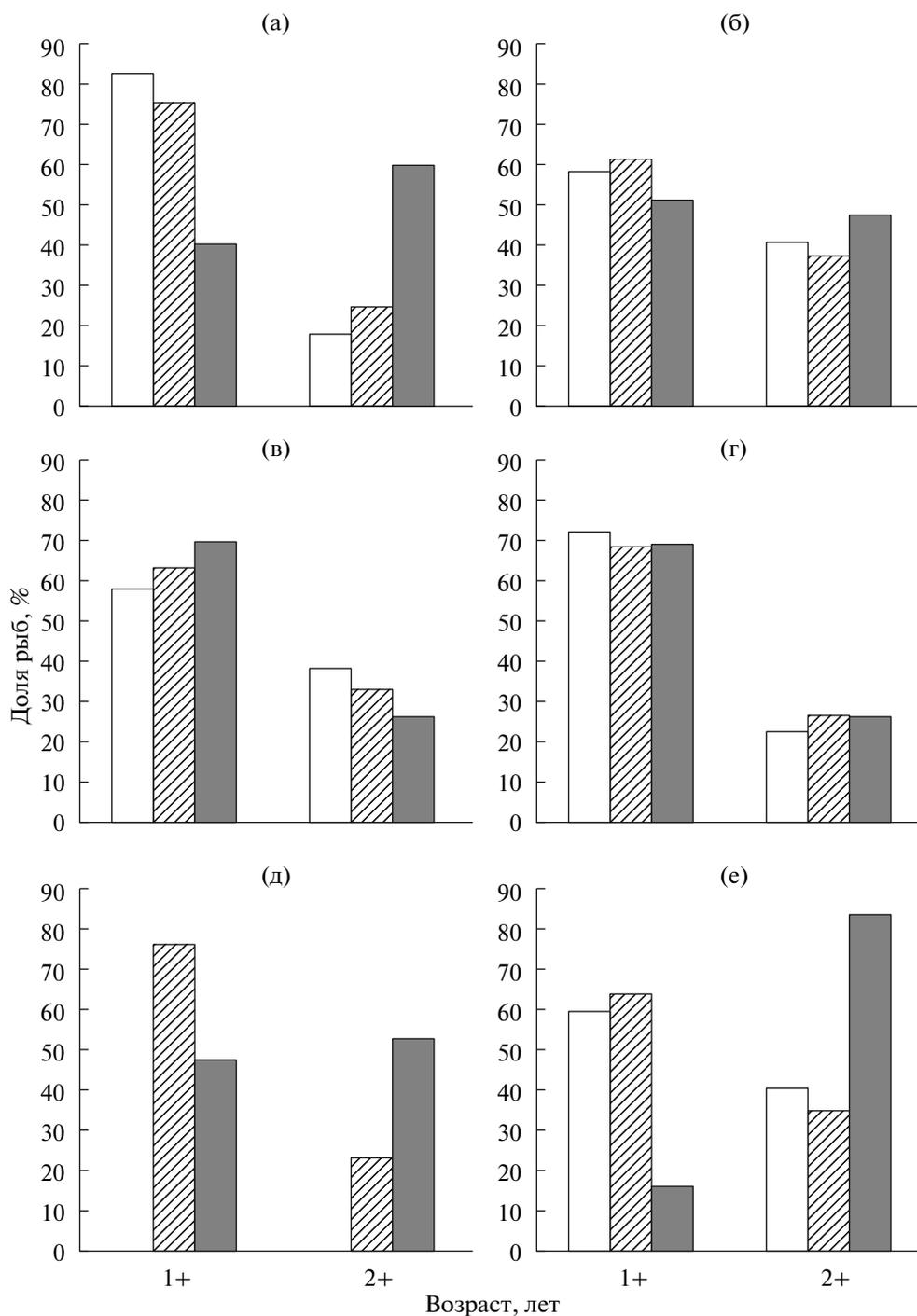


Рис. 1. Возрастной состав смолтов (□), карликовых самцов (▨) и возрастная структура смолт-классов производителей (■) симы *Oncorhynchus masou* р. Коль в разные годы: а – 2003, б – 2004, в – 2005, г – 2006, д – 2007, е – 2008.

самцы всех известных для р. Коль возрастных классов – 0+, 1+ и 2+ (Малютина и др., 2009). Среди карликовых самцов во всех притоках во все годы преобладали двухлетки (1+) (рис. 1). В русле реки чаще всего встречаются пестрятки-двухлетки, сеголетки редки, карликовые самцы единичны, причём все они – двухлетки (табл. 1). За весь

период наблюдений была поймана только одна особь в возрасте 3+ (карликовый самец АС 195 мм, массой 53.6 г).

В разные годы как среди карликовых самцов, так и среди смолтов симы в бассейне р. Коль соотношение особей разного возраста различается

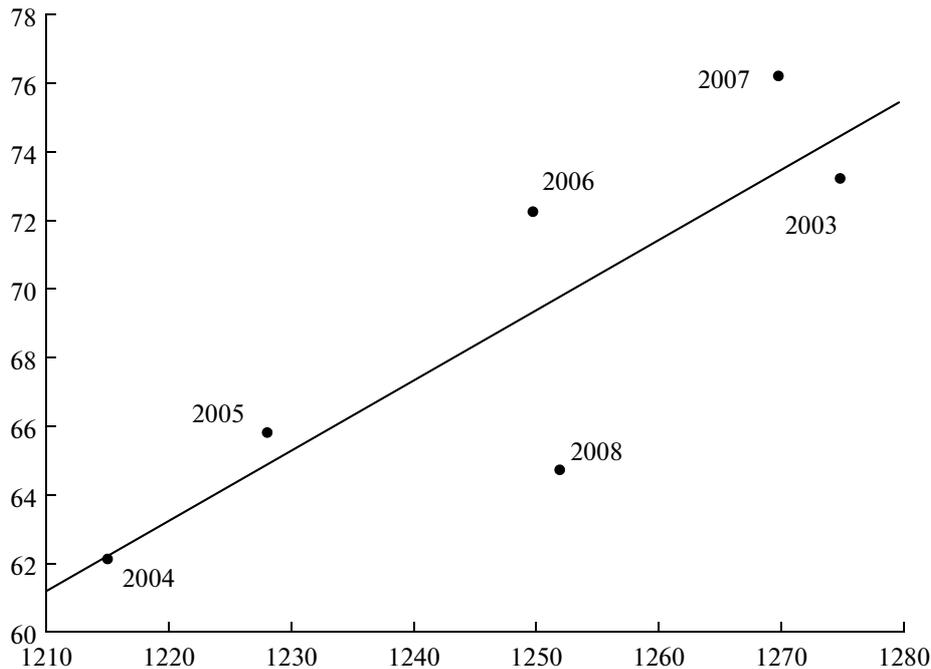


Рис. 2. Зависимость возраста карликовых самцов сими *Oncorhynchus masou* в разные годы от температурного режима нерестового притока р. Коль ($y = -184.47 + 0.2031x$, $R^2 = 0.71$, $m = \pm 0.035$, $p < 0.01$). По оси абсцисс – сумма градусо-дней в период с 15 мая по 15 октября; по оси ординат – доля карликовых самцов в возрасте 1+ от всех карликовых самцов (1+ и 2+), %.

(рис. 1). При этом в отдельные годы возрастной состав карликовых самцов и смолтов сходен, тогда как корреляция между возрастным составом смолтов и структурой смолт-классов производителей в смежные годы не прослеживается (рис. 1). По-видимому, на рост сими в нерестовых притоках оказывает влияние температура. В целом межгодовые колебания температурного режима нерестовых притоков сими в р. Коль невелики: сумма градусо-дней в период с 15 мая по 15 октября, в течение которого происходит активное питание и рост сими, варьирует от 1215 до 1277. Тем не менее обнаружено, что в более тёплые годы рыб в возрасте 1+ скатывается больше и, соответственно, в этом же возрасте больше созревает карликовых самцов (рис. 2).

По нашим многолетним наблюдениям, ежегодно в июне–июле из всех нерестовых притоков происходит скат молоди сими с хорошо выраженными внешними признаками смолтификации – смолтов, что говорит о дифференциации молоди на покатную молодь и карликовых самцов также в нерестовых притоках. Среди смолтов сими обнаружены двух- и трёхлетки, что соответствует структуре смолт-классов половозрелых анадромных рыб на протяжении периода наблюдений (рис. 1). Соотношение смолтов и карликовых самцов разного возраста и структура смолт-классов взрослых рыб варьируют в разные годы, при этом возрастной состав смолтов и карлико-

вых самцов, выловленных в один год, сходны между собой (рис. 1).

Размерная характеристика молоди и карликовых самцов сими. У пестряток самцы и самки в одновозрастных классах сходны по длине и массе тела и коэффициенту упитанности. Самки и самцы смолтов по первым двум показателям также сходны. Смолты в одновозрастных классах характеризуются большими размерами тела. В то же время у смолтов самые низкие значения показателя упитанности (табл. 2).

Соотношение полов. Соотношение самцов и самок среди сеголеток сими варьирует в разные годы: чаще оно равно (1 : 1), иногда самцов больше – 1.25 : 1. У двухлеток во все годы наблюдений самок было несколько больше, чем самцов, – от 1 : 1.06 до 1 : 1.19. Среди смолтов самок всегда больше, чем самцов, соотношение полов у двухлеток – 1 : 1.12, у трёхлеток – 1 : 1.54.

Рост. Параметры чешуи пресноводных группировок сими приведены в табл. 3. В одновозрастных классах пестряток и смолтов темп роста у самок несколько выше, чем у самцов, величина приростов и число склеритов на чешуе самок в крайней годовой зоне больше как у годовиков, так и у двухгодовиков (табл. 3), однако эти различия недостоверны (табл. 4).

Наиболее вариabельным оказался темп роста у самцов. В одновозрастных классах наибольшим

Таблица 2. Биологическая характеристика молоди и карликовых самцов симы *Oncorhynchus masou* в бассейне р. Коль (данные 2008 г.)

Пол, возраст	Число рыб, экз.	Длина (АС), мм	Масса, г	Коэффициент упитанности, %
Пестрятки				
Самцы, 0+	67	75.0 ± 1.32 55–110	7.22 ± 0.43 2.3–23.2	1.60 ± 0.02 1.24–1.99
Самки, 0+	85	74.7 ± 1.17 52–100	7.30 ± 0.35 2.4–14.9	1.64 ± 0.02 1.08–2.04
Самцы, 1+	112	100.7 ± 1.79 64–154	16.94 ± 0.92 3.3–61.4	1.48 ± 0.02 0.83–2.25
Самки, 1+	114	99.7 ± 1.66 63–133	16.0 ± 0.79 2.6–34.1	1.46 ± 0.02 1.04–2.10
Смолты				
Самцы, 1+	41	125.7 ± 1.10 99–140	21.9 ± 0.56 10.7–32.1	1.10 ± 0.01 0.99–1.27
Самки, 1+	46	125.7 ± 1.62 92–144	22.17 ± 0.70 8.8–31.3	1.10 ± 0.01 0.95–1.41
Самцы, 2+	22	148.4 ± 2.59 125–176	35.6 ± 1.71 21.5–55.5	1.08 ± 0.02 0.76–1.12
Самки, 2+	34	150.8 ± 1.92 116–170	36.1 ± 1.60 17.1–58.0	1.05 ± 0.04 0.06–1.25
Карликовые самцы				
1+	48	99.1 ± 2.48 73–131	16.3 ± 1.33 5.4–40.0	1.53 ± 0.04 1.11–1.90
2+	19	137.3 ± 4.92 102–181	44.4 ± 4.71 17.0–91.0	1.62 ± 0.04 1.28–1.90

Примечание: над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – пределы варьирования.

темпом роста характеризуются самцы-смолты – в их чешуе наибольшие ширина годовой зоны и число склеритов в предшествующий скату год (табл. 3). Самый низкий темп роста у неполовозрелых самцов-пестряток; карликовые самцы характеризуются промежуточными значениями темпа роста. Различия в параметрах роста среди самцов разных групп достоверны (табл. 4).

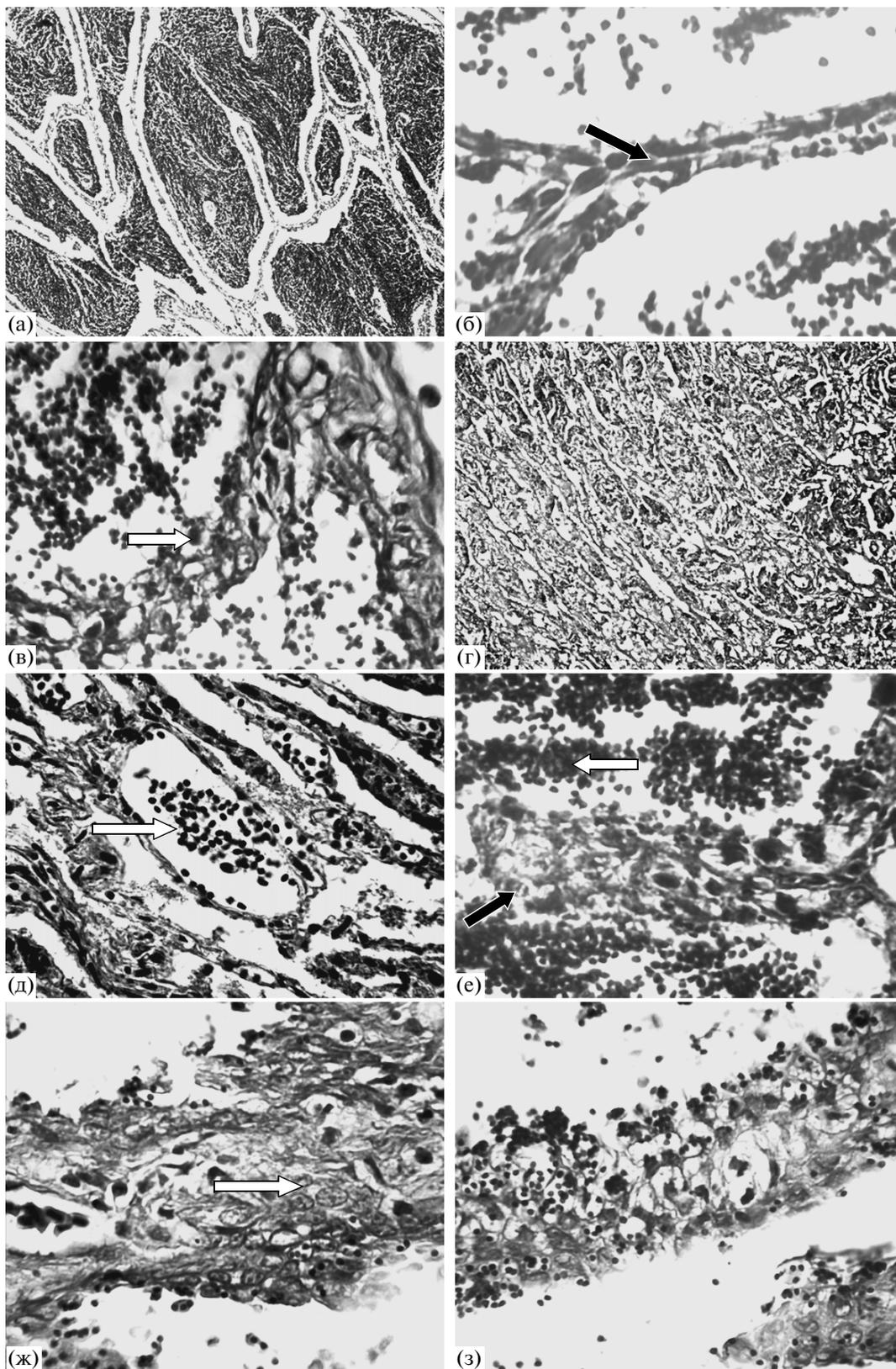
Стадии зрелости гонад. Гистологический анализ половых желёз у разновозрастных пестряток,

смолтов и карликовых самцов выявил достаточно разнообразную картину их состояния.

Все особи в возрасте 0+ (самки и самцы) к концу сентября имеют половые железы II ранней стадии зрелости.

В возрасте 1+ все самки (пестрятки и смолты) также имеют яичники только II ранней стадии зрелости с ооцитами I-й ступени цитоплазматического роста. У большей части самцов-пестряток (в разные годы от 76 до 82%) семенники в течение всего лета и до конца сентября также нахо-

Рис. 3. Семенники карликовых самцов симы *Oncorhynchus masou* из р. Коль на V (а–в), VI (г–з) и VI поздней (и–м) стадиях зрелости: а – общий вид семенника V стадии зрелости; б – семенные каналцы заполнены спермиями, стенки каналцев (→) тонкие; в – стенки каналцев утолщены (⇒), выстилающие их клетки секретируют спермиальную жидкость; г – общий вид семенника VI стадии зрелости; д, е – в просветах семенных каналцев присутствуют остаточные спермии (⇒), в стенках каналцев единичные клетки (→), похожие на разрушающиеся сперматогонии; ж, з – фагоцитоз остаточных спермиев фолликулярными клетками и клетками типа гистиоцитов, в стенке каналца (ж) отмечена клетка (⇒), сходная со сперматогонием; и – общий вид семенника VI поздней стадии зрелости; к – пустые семенные каналцы с не полностью деградирующими (→) фолликулярными клетками; л – деструкция фолликулярных клеток; м – деградация фолликулярных клеток (⇒) с сохранением структуры семенных каналцев; н – полная деградация семенных каналцев, полностью деградировавшие (→) фолликулярные клетки. Увеличение: а, г, и – $\times 20$; б, в, д–з, к–н – $\times 40$.



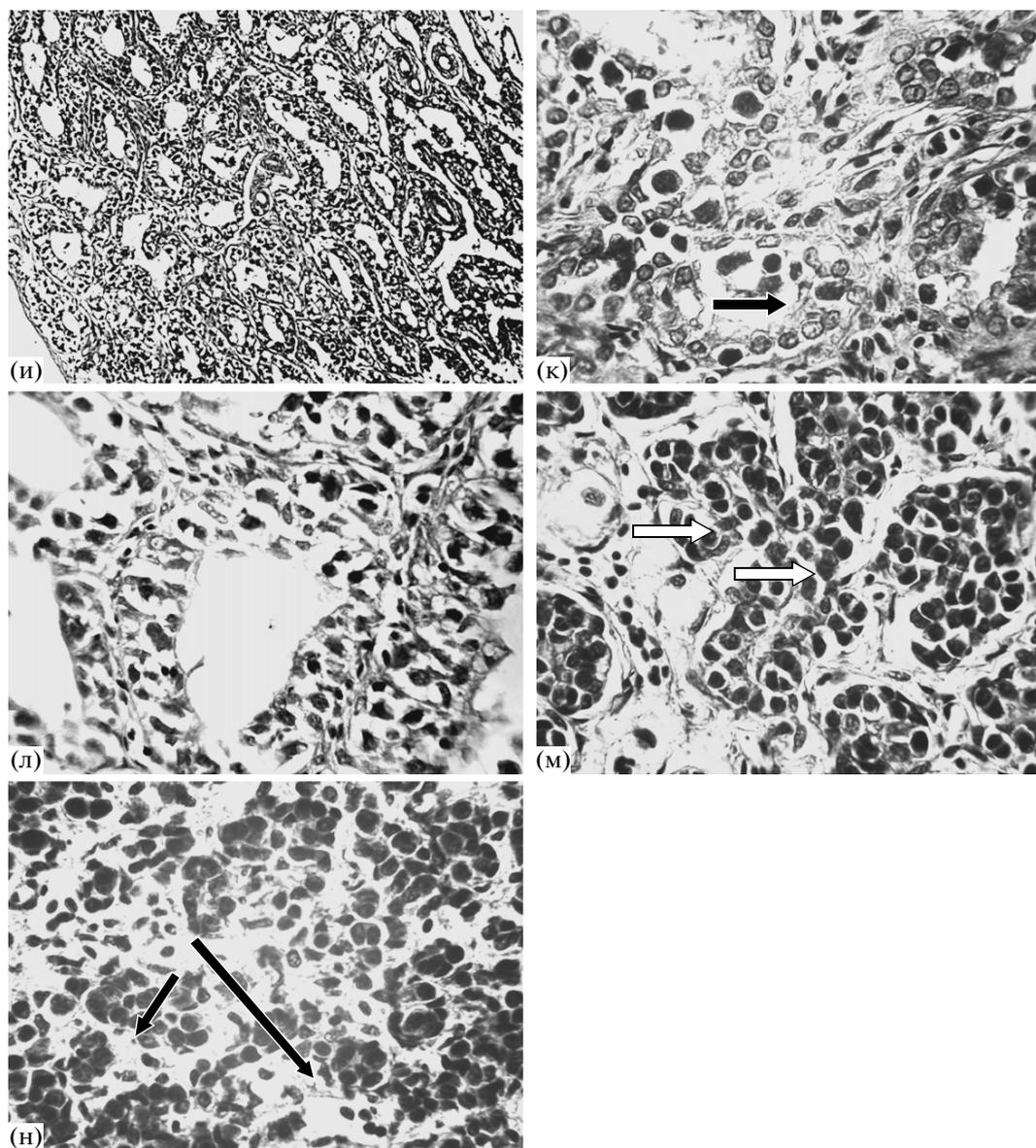


Рис. 3. Окончание.

дятся на II стадии зрелости; у остальной части самцов-пестряток (18–24 %) начинается половое созревание. Гонады будущих карликовых самцов уже в июне находятся на II–III (начало волны сперматогенеза), в июле – на III и III–IV стадиях зрелости. В августе карликовые самцы созревают: с начала месяца они находятся в нерестовом (V), а с 3-й недели августа – в постнерестовом (VI и поздняя VI) состояниях (рис. 3).

Первые изменения в гонадах самок-смотлов происходят в возрасте 2+. У мелких трёхлеток ($AC < 160$ мм) яичники остаются на II ранней стадии зрелости, а у относительно крупных самок-смотлов ($AC \geq 160$ мм) ооциты в яичниках достигают

2-й ступени периода цитоплазматического роста. Самцы-смотлы в этом возрасте скатываются, имея семенники II ранней и II поздней стадий зрелости. Все оставшиеся в пресных водах самцы-трёхлетки превращаются в карликовых самцов, темп развития их гонад сходен с таковым у самцов-двухлеток – к началу августа все они достигают V стадии зрелости.

Подробно опишем состояние гонад карликовых самцов симы во время нереста и после его завершения (рис. 3). Семенники V стадии зрелости (рис. 3а–3в) характеризуются наличием заполненных спермиями семенных канальцев (рис. 3а), стенки которых тонкие (рис. 3б) либо содержат

Таблица 3. Параметры строения чешуи молоди и карликовых самцов симы *Oncorhynchus tshawytscha* в р. Коль

Группа	Признаки									
	l_1	l_2	r_1	r_2	r_+	s_1	s_2	s_+		
Пестряжки										
Самцы 0+	—	—	—	—	$\frac{0.183-0.426(52)}{0.298 \pm 0.0090}$	—	—	$\frac{7-13 (52)}{9.50 \pm 0.203}$		
Самки 0+	—	—	—	—	$\frac{0.182-0.403 (79)}{0.290 \pm 0.0065}$	—	—	$\frac{6-13 (79)}{9.27 \pm 0.179}$		
Самцы 1+	$\frac{48.3-77.4 (45)}{62.3 \pm 1.07}$	—	$\frac{0.175-0.331 (45)}{0.258 \pm 0.0061}$	—	$\frac{0.065-0.381 (45)}{0.238 \pm 0.0355}$	$\frac{5-11 (45)}{7.71 \pm 0.192}$	—	$\frac{3-12 (45)}{9.04 \pm 0.256}$		
Самки 1+	$\frac{38.3-82.1 (44)}{63.28 \pm 1.18}$	—	$\frac{0.163-0.373 (44)}{0.270 \pm 0.0061}$	—	$\frac{0.153-0.41 (44)}{0.239 \pm 0.0060}$	$\frac{6-10 (44)}{7.84 \pm 0.181}$	—	$\frac{5-11 (44)}{8.91 \pm 0.227}$		
Смолты										
Самцы 1+	$\frac{41.8-98.6 (40)}{76.30 \pm 1.60}$	—	$\frac{0.214-0.421 (40)}{0.310 \pm 0.0098}$	—	$\frac{0.108-0.306 (40)}{0.208 \pm 0.007}$	$\frac{6-13 (40)}{9.48 \pm 0.226}$	—	$\frac{3-8 (40)}{6.13 \pm 0.203}$		
Самки 1+	$\frac{63.4-94.8 (46)}{79.51 \pm 1.28}$	—	$\frac{0.228-0.435 (46)}{0.322 \pm 0.0074}$	—	$\frac{0.059-0.325 (46)}{0.199 \pm 0.008}$	$\frac{6-13 (46)}{9.63 \pm 0.207}$	—	$\frac{2-8 (46)}{5.70 \pm 0.178}$		
Самцы 2+	$\frac{44.7-88.0 (22)}{65.80 \pm 1.98}$	$\frac{44.3-95.3 (22)}{62.91 \pm 2.56}$	$\frac{0.156-0.374 (22)}{0.257 \pm 0.0110}$	$\frac{0.150-0.319 (22)}{0.234 \pm 0.0114}$	$\frac{0.022-0.179 (22)}{0.098 \pm 0.011}$	$\frac{4-11 (22)}{7.41 \pm 0.370}$	$\frac{6-12 (22)}{9.45 \pm 0.360}$	$\frac{0-6 (22)}{3.14 \pm 0.324}$		
Самки 2+	$\frac{43.2-80.6 (33)}{66.29 \pm 1.40}$	$\frac{34.7-88.4 (33)}{60.71 \pm 1.94}$	$\frac{0.181-0.335 (33)}{0.255 \pm 0.0080}$	$\frac{0.102-0.393 (33)}{0.244 \pm 0.0110}$	$\frac{0.026-0.185 (33)}{0.119 \pm 0.006}$	$\frac{4-11 (33)}{7.85 \pm 0.279}$	$\frac{6-12 (33)}{9.77 \pm 0.276}$	$\frac{1-6 (33)}{3.79 \pm 0.212}$		
Карликовые самцы										
Самцы 1+	$\frac{47.2-94.9 (43)}{69.04 \pm 1.49}$	—	$\frac{0.194-0.338 (43)}{0.267 \pm 0.006}$	—	$\frac{0.020-0.251 (43)}{0.118 \pm 0.009}$	$\frac{6-11 (43)}{8.59 \pm 0.284}$	—	$\frac{1-9 (43)}{4.21 \pm 0.278}$		
Самцы 2+	$\frac{49.8-94.4 (19)}{67.86 \pm 2.68}$	$\frac{26.0-93.0 (19)}{54.89 \pm 3.94}$	$\frac{0.184-0.339 (19)}{0.270 \pm 0.0105}$	$\frac{0.087-0.415 (19)}{0.216 \pm 0.0092}$	$\frac{0.016-0.154 (19)}{0.086 \pm 0.0084}$	$\frac{7-11 (19)}{8.26 \pm 0.252}$	$\frac{5-13 (19)}{8.63 \pm 0.460}$	$\frac{1-6 (19)}{2.95 \pm 0.30}$		

Примечание. Признаки: l_1 и l_2 — линейные приросты длины тела в 1-й и 2-й годы жизни, мм; r_1, r_2, r_+ — ширина приростов чешуи соответственно в 1-й, 2-й и в текущий годы жизни, мм; s_1, s_2, s_+ — число склеритов соответственно в 1-й, 2-й и в текущий годы жизни. Над чертой за скобками — пределы варьирования показателя, в скобках — величина выборки, под чертой — среднее значение показателя и его ошибка.

Таблица 4. Оценки различий биологических параметров пестряток, смолтов и карликовых самцов симы *Onco-rhynchus masou* р. Коль по критерию Стьюдента

Признаки	Сравниваемые группы							
	Самцы-пестрятки (1+) и самцы-смолты (1+)	Самцы-пестрятки (1+) и карликовые самцы (1+)	Самцы-смолты (1+) и карликовые самцы (1+)	Самцы-смолты (2+) и карликовые самцы (2+)	Самцы-пестрятки (0+) и самки-пестрятки (0+)	Самцы-пестрятки (1+) и самки-пестрятки (1+)	Самцы-смолты (1+) и самки-смолты (1+)	Самцы-смолты (2+) и самки-смолты (2+)
<i>AC</i>	11.88***	0.51	9.80***	2.00*	0.21	0.35	0.04	0.77
<i>W</i>	4.64***	0.41	3.92***	1.75	0.14	0.77	0.26	0.21
<i>K_ф</i>	15.46***	0.99	10.18***	12.75***	1.50	0.74	0.13	1.01
<i>R</i>	1.73	9.86***	14.83***	0.92	0.72	0.96	0.07	0.46
<i>r₁</i>	4.51***	1.05	3.74***	0.86	—	1.39	0.98	0.14
<i>r₂</i>	—	—	—	1.91	—	—	—	0.63
<i>r₊</i>	0.83	3.28**	7.89***	0.86	0.72	0.03	0.85	1.62
<i>S</i>	2.75**	8.55***	6.95***	0.69	0.85	0.07	0.80	1.01
<i>s₁</i>	5.97***	2.57*	2.45**	1.90	—	0.49	0.49	0.95
<i>s₂</i>	—	—	—	1.95	—	—	—	0.71
<i>s₊</i>	8.91***	12.78***	5.58***	0.43	0.85	0.38	1.59	1.68
<i>l₁</i>	7.27***	3.67***	3.32**	0.62	—	0.62	1.57	0.20
<i>l₂</i>	—	—	—	1.71	—	—	—	0.68

Примечание. *AC* — длина по Смитту, мм; *W* — масса тела, г; *K_ф* — коэффициент упитанности по Фульгону; *R* — полный радиус чешуи, мм; *S* — общее число склеритов; ост. обозначения см. в табл. 3. Достоверность различий *P*: * > 0.95, ** > 0.99, *** > 0.999.

вакуолизированные фолликулярные клетки (рис. 3в), по-видимому, секреторирующие спермиальную жидкость, за счёт чего выглядят утолщёнными. На этой стадии зрелости (4 самца) на срезах гонад в стенках канальцев половые клетки не обнаружены. На VI стадии зрелости (рис. 3г–3з) в разных участках семенников в просветах семенных канальцев присутствует либо малое (рис. 3д), либо довольно большое количество остаточных спермиев (рис. 3е). Во многих участках семенника идёт активный фагоцитоз остаточных спермиев фолликулярными клетками и клетками типа гистиоцитов (рис. 3ж, 3з). У отдельных особей в стенках канальцев отмечены единичные клетки, сходные с разрушающимися или аномальными сперматогониями (рис. 3е, 3ж). VI поздняя стадия зрелости семенников (рис. 3и–3м) характеризуется полным отсутствием остаточных сперматозоидов (рис. 3и) при наличии пустых семенных канальцев с частично (рис. 3к) или полностью (рис. 3л) деградирующими фолликулярными клетками. Участки гонад этих же самцов и у других особей содержат только деградировавшие фолликулярные клетки и соединительнотканную строму семенника (рис. 3м). У 4 самцов отмечена

и деструкция соединительнотканых стенок семенных канальцев (рис. 3н). Никаких половых клеток в гонадах самцов на этой стадии зрелости не обнаружено. Таким образом, у карликовых самцов симы в р. Коль нет предпосылок к возможности повторного нереста. Они гибнут после первого (и единственного) нереста.

ОБСУЖДЕНИЕ

В бассейне р. Коль пресноводная фаза жизненного цикла подавляющего большинства молоди и карликовых самцов симы проходит в многочисленных относительно небольших притоках. Основное русло реки представляет транзитную зону водной системы, по которой проходит скат смолтов симы в море и анадромная миграция её производителей к местам нереста. Именно в притоках, которые являются основным местом обитания молоди симы, происходит формирование разнообразия жизненной стратегии в популяции. Пресноводная фаза жизненного цикла симы в бассейне р. Коль завершается в основном за 1–2 года, в течение которых в поколении формируется анадромная и резидентная компоненты популяции.

При этом резидентную половозрелую часть популяции симы в р. Коль представляют карликовые самцы, поскольку за все годы наблюдений не было обнаружено ни одной зрелой карликовой самки. В то же время в южной части ареала, в реках Японских о-вов и Приморья, в популяциях симы некоторая часть самок достигает половой зрелости, не выходя в море (Osanaï, Otsuka, 1969; Kimura, 1972; Kubo, 1980; Иванков и др., 1981; Kato, 1991). Однако на севере ареала созревания самок в реке не происходит: гистологический анализ строения гонад молоди симы в р. Коль подтвердил данные вскрытия и биологического анализа: у всех самок (пестряток и смолтов) в пресноводной фазе жизненного цикла яичники находятся только на II стадии зрелости. Тем самым в популяции симы р. Коль жизненный цикл самок строго канализирован в сторону формирования только мигрантной жизненной стратегии – воспроизводство популяции идёт исключительно за счёт проходных самок.

Иные закономерности наблюдаются у самцов симы. Их жизненный цикл инвариантен, для них сохраняется возможность альтернативы жизненной стратегии в зависимости от темпа роста. Наиболее быстрорастущие самцы среди сеголеток после первой зимы трансформируются в смолтов. Быстрый темп роста в 1-й год жизни у них стимулирует запуск процесса смолтификации и предопределяет выбор анадромного типа жизненной стратегии. Известно, что у многих видов лососёвых рыб смолтификация возможна лишь при достижении определённых минимальных критических размеров (Черницкий, 1993; Thorpe, 1994), поэтому в дальнейшем именно быстрорастущая молодь в первую очередь становится проходной частью популяции. По-видимому (табл. 2), минимальная длина смолтов симы около 90 мм, а их средняя длина закономерно уменьшается в разных популяциях в направлении от южных к северным участкам ареала (Крыхтин, 1962; Sano, 1964; Kato, 1973, 1991; Чуриков, 1975; Семенченко, 1989). Самцы, у которых в 1-й год жизни темп роста замедленный, остаются пестрятками и задерживаются в пресных водах ещё на один год. У таких самцов медленный рост сопряжён с медленным развитием гонад, так как в течение всего 2-го лета жизни их семенники остаются на II стадии зрелости. Самцы, у которых темп роста в 1-й год жизни относительно высокий, но меньший, чем у смолтов, не достигают минимальных критических размеров для смолтификации и тогда у них происходит запуск стадии гаметогенеза, приводящий в конечном счёте к созреванию таких рыб в пресной воде. Карликовыми самцами они становятся на 2-е лето жизни и реализуют резидентный тип жизненной стратегии. Сходные тенденции – смолтификация быстро растущих рыб и задержка в пресных водах медленно растущих –

Таблица 5. Значения нагрузок собственных векторов признаков роста симы *Oncorhynchus masou* р. Коль, использованных для анализа фенетических отношений группировок, указанных на рис. 4

Признаки	Первая главная компонента	Вторая главная компонента
<i>AC</i>	-0.9314	0.0194
<i>W</i>	-0.8439	0.2567
<i>K_ф</i>	0.4487	0.0139
<i>R</i>	-0.9148	-0.3146
<i>r₁</i>	-0.2186	-0.7955
<i>r₊</i>	0.3647	-0.4421
<i>r₊/s₊</i>	-0.1054	-0.7941
<i>R/S</i>	-0.0647	-0.9014
<i>r₁/s₁</i>	-0.3632	-0.7917
<i>S</i>	-0.9054	0.2548
<i>s₁</i>	0.8812	0.1001
<i>s₊</i>	0.7214	-0.1687

Примечание. Признаки: r_1/s_1 , r_+/s_+ – среднее расстояние между склеритами соответственно в 1-й и текущий годы жизни, мм; R/S – среднее расстояние между склеритами в речной период жизни, мм; ост. обозначения см. в табл. 3, 4. Полу жирным шрифтом выделены значимые значения признаков.

отмечены на всём ареале симы (Крыхтин, 1962; Utoh, 1976, 1977; Иванков и др., 1977, 1984a, 1984b; Kato, 1991).

В целом наши результаты по симе соответствуют таковым, полученным по атлантическому лососю *S. salar*, когда ряд авторов приходят к заключению о том, что разделение поколения на смолтов и пестряток определяется темпом роста, проявляется достаточно рано и лишь отсутствие тонких методов анализа не позволяет выявить его фактическое начало (Thorpe, Morgan, 1978; Thorpe et al., 1980, 1982; Metcalfe et al., 1988; Thorpe, 1994).

Одним из важнейших факторов, определяющих дифференцировку молоди симы внутри поколения, как было сказано выше, является темп роста. Оценка групповой изменчивости параметров роста у молоди и карликовых самцов симы с помощью метода главных компонент подтвердила это: факторные области, соответствующие группам пестряток, смолтов и карликовых самцов, занимают несколько обособленное положение, хотя истинной дискретности между ними не наблюдается (рис. 4, табл. 5). Наиболее выраженные различия в темпе роста наблюдаются между смолтами и карликовыми самцами в возрасте 1+.

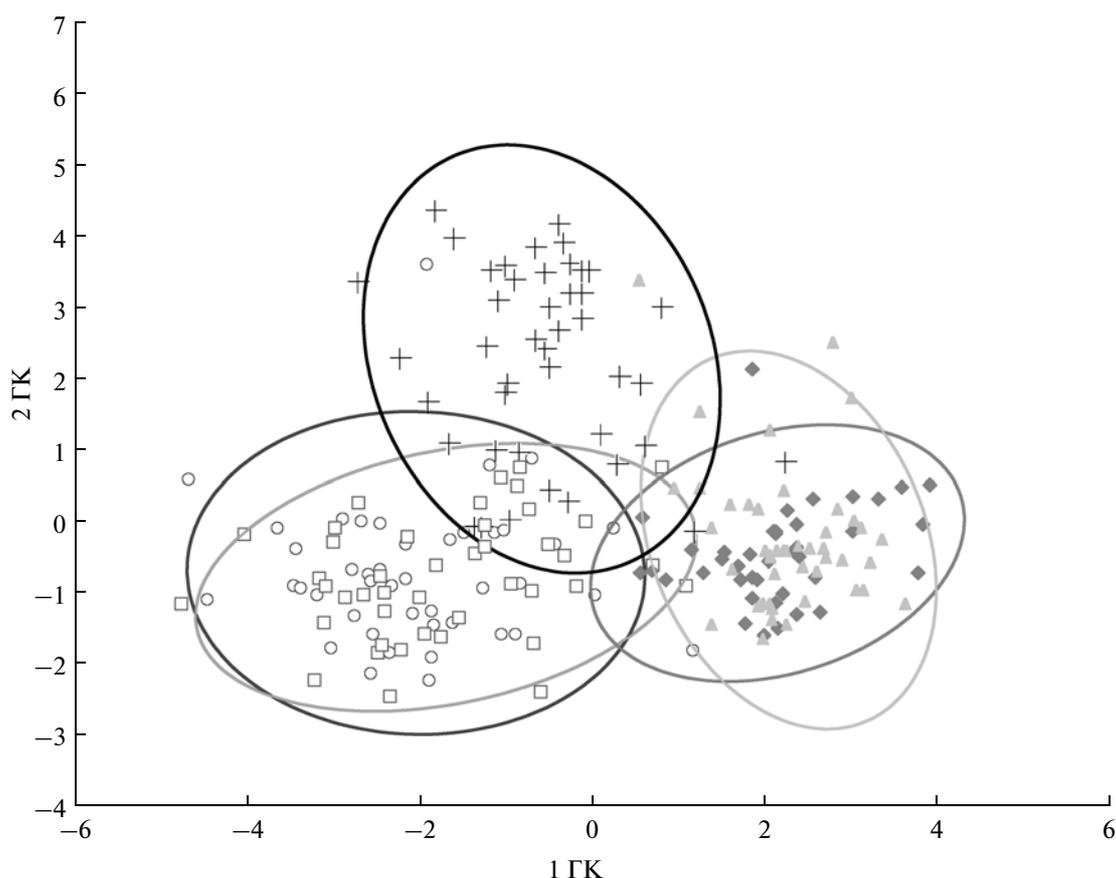


Рис. 4. Фенетические отношения группировок сима *Oncorhynchus masou* в возрасте 1+ в р. Коль, оценённые по совокупности 12 признаков, характеризующих рост рыб. Обозначения: (○) – пестрятки, самцы; (□) – пестрятки, самки; (◆) – смолты, самцы; (▲) – смолты, самки; (+) – карликовые самцы.

Первая фаза внутривидовой дифференцировки (бифуркация) в поколении молоди сима наступает после первой зимовки (рис. 5). Она связана с переходом в морскую среду обитания наиболее быстро растущих самцов и самок, их быстрый рост способствует запуску процесса смолтификации, который в свою очередь блокирует сперматогенез. Напротив, замедленный (относительно смолтов) рост самцов не приводит к достижению пороговых размеров смолтов и является причиной созревания гонад, блокирующей смолтификацию. После второй зимовки общая картина формирования жизненного цикла в поколении повторяется: быстро растущая часть самцов и самок в виде смолтов скатывается в море, а оставшиеся самцы превращаются в карликовых. Неполовозрелых рыб к исходу третьего года жизни в реке остаются единицы и это самцы.

Карликовые самцы играют важную роль в воспроизводстве сима в бассейне р. Коль. Они принимают участие в нересте с крупными проходными самками – на нерестилищах на одну проход-

ную самку приходится один проходной самец и 7–15 разновозрастных карликовых самцов (Кузичин и др., 2009). В р. Коль сима нерестится в небольших ручьях, самка порой строит нерестовый бугор на очень узких (шириной менее 1 м) участках ручьёв. В этих случаях мелкие карликовые самцы играют основную роль в оплодотворении икры. После окончания нереста проходные самцы и самки быстро погибают, однако карликовые самцы ещё долго остаются на нерестилищах и даже скатываются из нерестовых ручьёв в основное русло реки. Выживание карликовых самцов сима после нереста, их активный образ жизни и питание отмечены разными авторами по всему ареалу вида (Крыхтин, 1962; Utoh, 1976; Иванков и др., 1977; Kato, 1991; Семенченко и др., 2003). Более того, установлены факты повторного полового созревания карликовых самцов или их превращение в смолтов и, следовательно, смена типа жизненной стратегии в онтогенезе одной особи (Иванков и др., 1977; Семенченко и др., 2003). Однако выживание карликовых самцов наблюда-

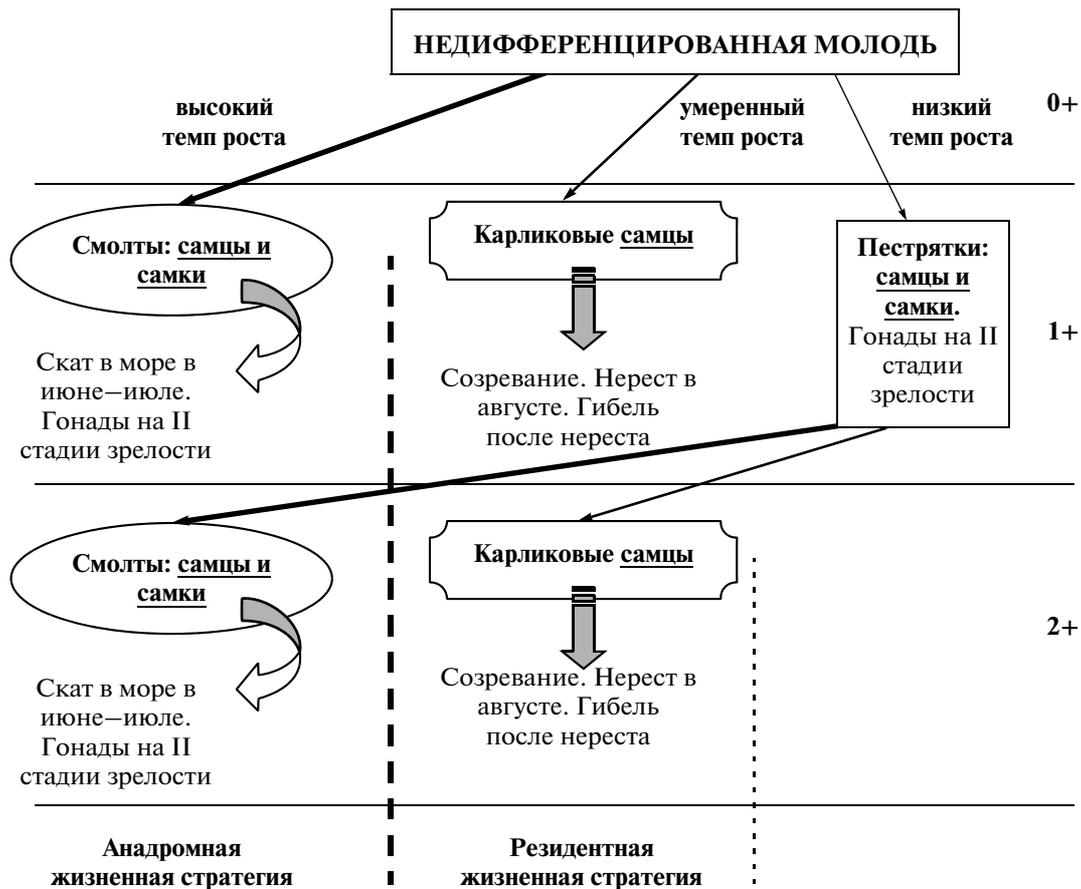


Рис. 5. Схема дифференциации поколения сима *Oncorhynchus masou* в бассейне р. Коль.

ется только в южных участках ареала вида, в зоне экологического оптимума. На севере ареала, в р. Коль, судьба карликовых самцов после нереста строго предопределена: гистологический анализ гонад показал, что в них возникает процесс необратимых дегеративных изменений (рис. 3). Ската карликовых самцов в море здесь также не происходит, поскольку у смолтов мы выявили только II стадию развития гонад.

Наши данные говорят о том, что возрастной состав карликовых самцов и смолтов варьирует по годам. По-видимому, причины межгодовых колебаний возрастного состава заключаются в особенностях роста рыб в разные годы. Процессы внутрипопуляционной дифференцировки в значительной степени определяются условиями обитания в ранний пресноводный период и, главным образом, трофическим фактором, обеспечивающим рост рыб (Thorpe, 1987, 1994; Павлов и др., 2007). Экосистемы лососёвых рек Камчатки характеризуются высокой продуктивностью за счёт огромной численности нерестящихся в них стад тихоокеанских лососей и привнесения ими биогенов. В бассейне р. Коль важнейшим видом,

определяющим фертилизацию речной экосистемы, является горбуша *O. gorbuscha* (Кузищин и др., 2012). Однако в притоки, где размножается сима, горбуша практически не заходит, и важнейшим видом тихоокеанских лососей, определяющим их продуктивность, является кижуч, за счёт которого в разные годы привносится 83–88% биогенов. Как показали наши наблюдения, численность кижуча, заходящего для размножения в “симовые” притоки, а следовательно, и уровень фертилизации оставались более или менее стабильными на протяжении всего периода наблюдений (2003–2008 гг.), поэтому вариабельность условий нагула молоди сима и формирования разнообразия жизненной стратегии в её поколениях может определяться и другими факторами, в первую очередь – температурой.

Температурный режим нерестовых притоков сима в бассейне р. Коль не одинаков в разные годы, хотя в целом сима предпочитает нереститься в относительно “тёплых” притоках или их участках (Кузищин и др., 2009). По-видимому, у северной границы ареала параметры структуры популяции теплолюбивой сима в значительной степени за-

всят от абиотических факторов среды, и одним из важнейших среди них для пойкилотермных гидробионтов является температурный режим водоёма.

Характер формирования разнообразия типов жизненной стратегии у симы у северного края ареала отличается рядом особенностей по сравнению с участками экологического оптимума вида в бассейне Японского моря. В бассейне р. Коль выявлены только два типа жизненной стратегии в популяции — анадромные самцы и самки и речные карликовые самцы, причём процессы полового созревания последних фактически блокируют процессы смолтификации и тем самым жёстко канализуют жизненный цикл особи только по резидентному типу. В то же время в популяциях симы Японских о-вов наблюдается высокое разнообразие степени выраженности анадромии и резидентности у самцов и самок (Sano, 1964; Osanai, 1969; Kato, 1973, 1991; Utoh, 1976, 1977; Kubo, 1980). В реках Приморья Семенченко с соавторами (2003) выделяют четыре формы самцов симы, включая выживших после нереста и повторно созревающих карликовых самцов, а также карликовых самцов, скатившихся после нереста в море.

В р. Коль все без исключения производители (и анадромные, и карликовые самцы) имеют только однократный нерест в жизни — они строго моноциклически. В южных частях ареала созревающие в пресных водах самцы и самки впоследствии могут созреть повторно или менять среду обитания, тем самым в их жизненном цикле сохраняется возможность выбора альтернативной жизненной стратегии — у резидентных особей, по крайней мере у самцов, достоверно установлен факт повторного нереста (Utoh, 1976, 1977; Иванов и др., 1977, 1981; Kubo, 1980; Семенченко, 1989; Семенченко и др., 2003).

В бассейне р. Коль, вблизи северной границы ареала, эффективность воспроизводства и формирование разнообразия типов жизненной стратегии в популяции достаточно жёстко зависят от абиотических факторов, в частности, от термического режима водоёмов, где проходит нерест и пресноводная фаза жизненного цикла симы. Весьма вероятно, что в южных участках ареала с более мягким климатом степень зависимости структуры популяции от абиотических факторов меньше, так как в бассейне Японского моря возрастной состав анадромных производителей и речных резидентных рыб слабо варьирует в отдельных реках (Крыхтин, 1962; Sano, 1964; Osanai, 1969; Kimura, 1972; Kato, 1973, 1991; Чуриков, 1975; Utoh, 1976, 1977; Kubo, 1980; Иванов и др., 1981; Семенченко, 1989; Малютина и др., 2009).

В то же время специфика биологических параметров симы на Камчатке, весьма вероятно, носит относительный характер. В настоящую эпоху камчатские популяции симы находятся в квазистационарном состоянии, но при масштабных изменениях климата или деятельности человека могут произойти изменения в их структуре. Возможно, глобальное потепление на севере ареала приведёт к тому, что в популяциях теплолюбивой симы изменится возрастной состав, соотношение особей с разными типами жизненной стратегии, могут появиться повторно нерестующие особи. С другой стороны, известно, что жилые популяции симы очень быстро, в течение 2–3 лет, формируются в водохранилищах, когда появляются непреодолимые преграды для миграции анадромных рыб (Моисеев, 1957; Honda et al., 1980, 1983; Osanai, 1982). В связи с этим представляется важным проведение на Камчатке комплексного экологического мониторинга лососёвых рыб, включающего постоянные наблюдения за видами, которые могут служить индикаторами состояния и изменения экосистем в целом. Наряду с другими таким видом-индикатором может служить и сима.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.Ю. Мальцеву, М. Моррису, А.Н. Ельникову, Д.С. Шверницкому, И.Н. Савченко за помощь в сборе материала и Е.С. Козлову за помощь при обработке гистологических препаратов.

Работа поддержана грантом “Ведущие научные школы” (НШ-2104.2008.4) и Федеральным агентством по науке и инновациям в рамках ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” (госконтракты 02.740.11.0461, 14.740.11.0633, 14.740.11.0165 15).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белова Н.В. 1981. Некоторые методы изучения преднерестового и нерестового периода жизни самцов рыб // Исследования размножения и развития рыб (методическое пособие) М.: Наука. С. 58–66.
- Берг Л.С. 1937. Новые данные по биологии лосося (*Salmo salar*) // Успехи соврем. биологии. Т. 6. Вып. 1. С. 5–19.
- Валовая М.А., Кавтарадзе Д.Н. 1993. Микротехника. Правила, приёмы, искусство. Эксперимент. М.: МГУ, 240 с.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Чикина В.С. 1977. О посленерестовых неотенических самцах симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 4. С. 753–757.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Флоряк В.С. и др. 1981. Неотенические самки симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) из реки Кривая (Южное Приморье) // Там же. Т. 21. Вып. 5. С. 938–942.

- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Карпенко С.Н., Лукьянов П.Е. 1984а. Биология проходных рыб Южного Приморья // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 10–22.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Рухлов Ф.Н. 1984б. Морфологическая изменчивость сими и биологические особенности её популяций в различных частях ареала // Там же. С. 95–107.
- Крыхтин М. Л. 1962. Материалы о речном периоде жизни сими // Изв. ТИНРО. Т. XLVIII. С. 84–132.
- Кузицин К.В., Малютина А.М., Груздева М.А. и др. 2009. Экология размножения сими *Oncorhynchus masou* в бассейне реки Коль (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 4. С. 470–482.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. и др. 2012. Опыт применения метода стабильных изотопов $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ для изучения трофической структуры и продуктивности экосистем лососёвых рек Камчатки // Матер. XIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 58–60.
- Кузнецова А.Ф. 1954. Некоторые данные по биологии молоди сими // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 387–341.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 347 с.
- Малютина А.М., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009. Структура популяции сими *Oncorhynchus masou* реки Коль (западная Камчатка) и географическая изменчивость на ареале вида // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 402–414.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 111 с.
- Мусеев П.А. 1957. Образование жилой формы сими (*Oncorhynchus masu m. formosanus* (Jordan et Oshima)) в бассейне реки Седанки // ДАН СССР. Т. 112. № 1. С. 163–164.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2010. Внутривидовая структура у рыб: к проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 33–62.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И. и др. 2007. Липидный статус и характер питания молоди лососёвых (Salmonidae) в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 247–252.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.
- Персов Г.М. 1975. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 148 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 322 с.
- Семенченко А.Ю. 1980. Анадромная миграция и биологическая характеристика приморской сими *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Популяционная биология и систематика лососёвых. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 51–57.
- Семенченко А.Ю. 1989. Приморская сима. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 192 с.
- Семенченко А.Ю., Крупянюк Н.И., Гавренков Ю.И. 2003. Экологические формы самцов сими *Oncorhynchus masou* из бассейнов рек Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 483–489.
- Семко Р.С. 1956. Новые данные о западнокамчатской симе // Зоол. журн. Т. 35. Вып. 7. С. 1017–1022.
- Цыгур В.В. 1990. Жилая сима из бассейна Седанкинского водохранилища (Южное Приморье) // Биология шельфовых и проходных рыб. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 47–52.
- Цыгур В.В., Иванков В.Н. 1987. Жилая сима из бассейна Артёмовского водохранилища (Приморский край) // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 4. С. 576–583.
- Черницкий А.Г. 1993. Миграция и переход в морскую воду молоди лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве: Дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 347 с.
- Чуриков А.А. 1975. Особенности ската молоди лососей рода *Oncorhynchus* из рек северо-восточного побережья острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 6 (95). С. 1078–1085.
- Bird D.J., Cowx I.G. 1993. The selection of suitable pulsed currents for electric fishing in fresh waters // Fish. Res. V. 18. P. 363–376.
- Busaker G.P., Adelman I.K., Goolish E.M. 1990. Growth // Methods for fish biology. V. 1 / Eds. Schreck C.B., Moule P.B. Bethesda, Maryland, USA: Amer. Fish. Soc. P. 363–387.
- Honda N., Suzuki K., Amita K. et al. 1980. Studies on reproduction of landlocked masu salmon *Oncorhynchus masou* in Okutadami reservoir. I. Vertical distribution and feeding habits of fish // Rept. Niigata Pref. Inland Water Fish. Exp. Station. V. 8. P. 5–15.
- Honda N., Kataoka M., Hoshino M. 1983. Studies on reproduction of landlocked masu salmon *Oncorhynchus masou* in Okutadami reservoir. V. Studies on the growth and age of maturity of the landlocked masu salmon // Ibid. V. 10. P. 13–20.
- Kato F. 1973. Ecological study on the sea-run form of *Oncorhynchus rhodurus* found in Ise Bay // Jpn. J. Ichthyol. V. 20. P. 225–234.
- Kato F. 1991. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) // Pacific salmon life histories. Vancouver: UBC Press. P. 447–520.
- Kimura S. 1972. On the spawning behavior of the fluvial dwarf form of masu salmon *Oncorhynchus masou* // Jpn. J. Ichthyol. V. 19. P. 111–119.
- Kubo T. 1980. Studies on the life history of “masu” salmon (*Oncorhynchus masou*) in Hokkaido // Sci. Rept. Hokkaido Salmon Hatchery. V. 34. P. 1–95.
- Lin Y.-S., Chang K.-H. 1989. Conservation of the formosan landlocked salmon *Oncorhynchus masou formosanus* in Taiwan, a historical review // Physiol. Ecol. Jpn. Spec. V. 1 (Biology of charrs and masu salmon). P. 647–652.

- Metcalfe N.B., Huntingford F.A., Thorpe J.E.* 1988. Feeding intensity, growth rates and the establishment of life-history strategies in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* // J. Anim. Ecol. V. 57. № 2. P. 463–474.
- Osanai M.* 1982. Masu salmon in lakes. Special report on freshwater fish, *Oncorhynchus masou* and *O. rhodurus* // Sci. Rept. Hokkaido Fish Hatchery. V. 33. 79 p.
- Osanai M., Otsuka M.* 1969. Ecological studies on the masu salmon, *Oncorhynchus masou* (Brevoort) of Hokkaido. 2. On the effect of moving upstream and spawning behavior on the sexual maturity of masu salmon // Ibid. V. 16. 79 p.
- Rohlf J.F.* 1993. NTSYS-pc numerical taxonomy and multivariate analysis system. N.Y.: Exeter Softw. Press, 264 p.
- Sano S.* 1964. The ecology and protection of reproduction of genus *Oncorhynchus* // Sci. Rept. Hokkaido Fish Hatchery. V. 21. P. 1–10.
- Thorpe J.E.* 1987. Smolting versus residency developmental conflicts in salmonids // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 1. P. 244–252.
- Thorpe J.E.* 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // J. Aquacult. Fish. Manage. V. 25. P. 77–87.
- Thorpe J.E., Morgan R.I.G.* 1978. Periodicity in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. smolt migration // J. Fish. Biol. V. 12. № 6. P. 541–548.
- Thorpe J.E., Morgan R.I.G., Ottaway E.M., Miles M.S.* 1980. Time of divergence of growth between potential 1+ and 2+ smolts among sibling Atlantic salmon // Ibid. V. 17. P. 13–21.
- Thorpe J.E., Talbot C., Villareal C.* 1982. Bimodality of growth and smolting in Atlantic salmon // Aquaculture. V. 28. P. 123–132.
- Utoh H.* 1976. A study of mechanism of differentiation between the stream resident form and seaward migration form of masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort). I. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 26. P. 321–326.
- Utoh H.* 1977. A study of mechanism of differentiation between the stream resident form and seaward migration form of masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort). II. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr // Ibid. V. 28. P. 66–73.
- Zippin C.* 1956. An evaluation of the removal method of estimation animal populations // Biometrics. V. 12. № 2. P. 163–189.