

УДК 597.553.2:14.087

**ХАРАКТЕРИСТИКА ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ АЗИАТСКОГО КИЖУЧА
ONCORHYNCHUS KISUTCH WALBAUM (SALMONIDAE)****Ж. Х. Зорбиди, Т. И. Толстяк, А. В. Маслов**

Изложены результаты исследований внутривидовых форм азиатского кижуча. Приводится морфологическое описание летней и осенней рас у пресноводного кижуча из ряда водоемов Камчатки и материкового побережья Охотского моря. Рассмотрена морфометрическая характеристика проходного кижуча р. Камчатка во времени. Впервые представлены сведения о жилом кижуче оз. Голыгинское. Установлены существенные различия по некоторым пластическим и меристическим признакам между отдаленными в географическом отношении популяциями анадромного кижуча.

Z. H. Zorbidi, T. I. Tolstyak A. V. Maslov. Characterization of intraspecific morphs of Asian coho salmon *Oncorhynchus kisutch Walbaum* (Salmonidae) // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 8. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2006. P. 126–141.

Results of studying intraspecific morphs of Asian coho salmon have been expounded. The information represented is morphological description of summer and fall races and also of freshwater resident coho salmon from several streams of Kamchatka and of the Okhotsk Sea motherland coast. Morphometric characteristics of Kamchatka River anadromous coho salmon has been analyzed in view of time. First time there have been demonstrated the data about Golyginskoye Lake resident coho salmon. Substantial difference in several plastic and meristic characteristics has been revealed between geographically distant populations of anadromous coho salmon.

Внутривидовая дифференциация у тихоокеанских лососей проявляется в существовании сезонных рас, различающихся по времени нерестового хода и нереста, а также пресноводных форм – карликовой и жилой. Наиболее четко сезонные расы (летняя и осенняя) выражены у кеты реки Амур (Берг, 1953), хорошо известны весенняя, летняя и жилая формы нерки на Камчатке (Смирнов, 1975; Куренков, 1977) и чавычи азиатского и американского побережий (Вронский, 1972). Существуют сезонные расы симы (Семенченко, 1989), горбуши Курильских островов (Иванков, 1967, 1971) и юго-восточной Аляски (Skud, 1958). Внутривидовая структура кижуча рек материкового побережья Охотского моря изучена слабо. По опросным сведениям (Волобуев, Рогатных, 1982), жилой кижуч обитает в оз. Корраль (бассейн р. Охота) и в озерах системы Хэл-Деги (бассейн р. Иня). Даже в тех случаях, когда ход лососей непрерывен, достоверные морфологические отличия между особями в начале, середине и конце хода указывают на неоднородность стада (Воловик, 1967). Длительные наблюдения Смирнова (1960) за нерестовым ходом кижуча в реки Тымь и Найба указывают на наличие у сахалинского кижуча раннего и позднего хода и нереста, календарные сроки которых в разных реках различны. По срокам нерестовых подходов и нереста в водоемах северных Курильских островов, по-видимому, в большей степени воспроизводится поздняя форма кижуча (Ведище-

ва, 2004). Нерестовый ход кижуча на охотоморском побережье растянут во времени, а нерест продолжается с сентября до декабря. Доминирует ранний кижуч, нерест которого происходит в сентябре-октябре, но, скорее всего, существует и некоторое количество позднего кижуча с нерестом в декабре. В реки острова Хоккайдо кижуч идет с конца сентября до начала октября; у берегов юго-восточной Аляски и Британской Колумбии кижуч появляется в начале июля, ход длится до конца августа и начала сентября, а массовый нерест в Северной Америке приходится на ноябрь-январь. Как и на Камчатке, икрометание отмечается до марта (Sano, 1959).

Камчатский кижуч также имеет довольно сложную внутривидовую структуру: повсеместно встречаются раносозревающие и поздносозревающие рыбы, установлено наличие двух сезонных рас — летней и осенней (Грибанов, 1948; Зорбиди, 1970, 1990), названных по времени начала захода в реки, или ранней и поздней (по срокам нереста). В свою очередь осенняя раса, по-видимому, тоже неоднородна и включает множество экотипов, поскольку нерест продолжается с ноября по февраль при разных термических условиях. Причины такой внутривидовой дифференциации кижуча вызывали и вызывают определенный теоретический и практический интерес, тем более что на численность поздно нерестующей расы не оказывает влияния морской и береговой промысел и запасы целиком

зависят от условий воспроизводства. Степень изменчивости внутривидовой структуры кижуча в настоящее время невелика. За последние почти 15 лет не вышло ни одной научной работы по данному вопросу. Во-первых это связано с невысокой численностью жилого (пресноводного) кижуча и отсутствием интереса со стороны добывающих организаций. Во-вторых — с труднодоступностью районов ее обитания и нерестилищ осенней расы. Опубликованные ранее материалы, хотя и разрозненны и не дают достаточно полного описания биологии различных форм кижуча, тем не менее представляют определенную научную и практическую ценность. Промысловый потенциал поздней формы кижуча в настоящее время реализуется неполностью.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящей работе предпринята попытка морфологического сравнения кижуча разного срока нерестовых подходов в бассейн одной реки летней и осенней рас, а также особей из разных регионов. Для этого используются опубликованные литературные сведения и собранный авторами материал в августе, сентябре и декабре в 1981–1985 и в 2005 годах в разных водоемах Камчатки. Чешуйные сборы, полученные во время учетных работ в Охотском море, предоставлены сотрудником лаборатории морских исследований лососей Декштейном, сведения по кижучу рек материкового побережья Охотского моря — из работ Рогатных (1989, 1990) и Волобуева и Рогатных (1982). Расчеты коэффициентов различия выполнены нами.

Проведен морфометрический анализ жилого (пресноводного) кижуча из оз. Гольгинское, а также особей разных сроков нерестовой миграции в реке Камчатка: 1–10 августа, 1–10 сентября и 20–25 сентября (поздний, или осенний, кижуч). Анализировались меристические (число жаберных лучей, жаберных тычинок, пилорических придатков) и пластические признаки. При выполнении морфометрического анализа пользовались схемой измерений лососевых рыб, предложенной Правдиным (1966). Полученные данные обработаны методом вариационной статистики с применением критерия Стьюдента (t_d) и коэффициента различия (CD) Майра (1971), которые позволяют определить степень сходства или различий сравниваемых популяций и сезонных рас.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Х а р а к т е р и с т и к а в и д а. Особи различных стад отличаются не только сроками полового со-

зрелания (репродуктивным возрастом), размерно-массовыми параметрами, но и особенностями морфологии. Полного морфологического описания азиатского кижуча из основных районов его воспроизводства с использованием статистических методов анализа в литературе пока нет.

Первое упоминание о кижуче встречается у Крашенинникова (Описание земли Камчатки, Т. 1, 1755, с. 319; цит. по Таранцу, 1937). Некоторые отрывочные сведения по данному вопросу освещены в работах Кузнецова (1928), Правдина (1928, 1940), Берга (1948), более подробно представлены в материалах Грибанова (1948), Волобуева и Рогатных (1982), Рогатных (1990), Зорбиди (1990), Черешнева с соавторами (2001, 2002). Правдин (1928) дает внешнее описание кижуча реки Большая. Блестящие полосы на хвостовом плавнике, широкий лоб, высокий хвостовой стебель, небольшой зрачок являются отличительными признаками кижуча в сравнении с другими видами лососей. Лучей в D — IV–V, 8–10, в P — I–II, 13–14, в V — I–II, 9–10, в A — IV–V, 12–13, жаберных лучей 13–14, жаберных тычинок 19–23. В работе Берга (1948) приводятся такие же количественные данные по меристическим признакам у кижуча (табл. 1).

Материалы последующих лет свидетельствуют о более широких пределах колебания этих признаков. У кижуча охотоморских стад насчитывается от 12 до 15 жаберных лучей и от 19 до 25 жаберных тычинок — практически столько же сколько и у западнокамчатских. По нашим материалам, у кижуча из рек восточного побережья Камчатки пределы колебаний указанных признаков шире и составляют 11–16 и 16–24 соответственно. Следует отметить, что в целом средние значения числа жаберных лучей и жаберных тычинок, как и пределы их изменчивости, достаточно стабильны.

Можно считать, что количество жаберных лучей у проходного кижуча независимо от мест воспроизводства достигает 11–16, жаберных тычинок — 16–25, пилорических придатков — от 43 до 85, позвонков — 63–89, чешуй в боковой линии — 124–153. Число лучей в спинном плавнике — 7–11, в анальном — 11–15. У пресноводной формы кижуча насчитывается 12–16 жаберных лучей, 14–25 жаберных тычинок и 38–70 пилорических придатков. Наименьшее количество жаберных тычинок отмечено у жилого кижуча оз. Гольгинское — в среднем 18 (16–20). Одним из факторов, обуславливающих морфологические отличия, является особенность экологии молоди в пресноводный период и характер ее питания, в частности преобладание рыбного корма в пищевом спектре. Во всяком случае, у

Таблица 1. Основные меристические признаки азиатского кижуча

Район	Жаберные лучи	Жаберные тычинки	Позвонков	Пилорические придатки	Лучей в D	Лучей в P	Лучей в A	Источник данных
Проходной кижуч								
Р. Большая	13–14	19–23	–	–	IV–V, 8–10	I–II, 13–14	IV–V, 12–13	Правдин, 1928
Р. Большая	13–14	19–23	–	45–81	III–V, 8–10	I–II, 13–14	IV–V, 12–14	Берг 1948
Северо-восток	12–15	19–25	63–72	43–85	–	–	–	Черешнев и др., 2002
Анадырский бассейн	12–15	19–24	65–69	55–84	–	–	–	Черешнев и др., 2001
Охотоморское побережье	12–14	20–24	63–89	56–85	7–10	–	12–15	Волобуев, Рогатных, 1982
Р. Паратунка	12–15	19–24	63–72	43–78	II–V, 8–11	III–V, 8–10	III–VI, 11–15	Грибанов, 1948
Р. Паратунка	–	–	–	56–80	–	–	–	наши данные
Р. Большая	11–15	19–25	64–69	–	–	–	–	Грибанов, 1948
О. Б. Шантар	–	21–22	–	65–81	–	–	–	Линдберг, Дулькейт, 1929
Ключ	–	21–23	–	–	III, 9–10	III–V, 8–10	III, 12–13	наши данные
Карымайский Ключи	13–15	20–23	–	48–85	11–13	–	14–16	наши данные
Николаевские	–	–	–	–	–	–	–	–
Р. Камчатка	11–16	19–23	–	44–85	12–16	–	12–15	наши данные
Оз. Азабачье	12–15	16–23	–	45–83	–	–	–	наши данные
Жилой кижуч								
Озера Камчатки	–	14–22	–	–	–	–	–	Куренков и др., 1982
Оз. Голыгинское	12–14	16–20	–	–	–	–	–	наши данные
Оз. М. Саранное	12–16	20–25	57–70	38–70	III–IV 7–10	–	II–IV, 8–14	Двинин, 1949
Оз. Саранное	–	20–24	–	–	–	–	–	Куренков и др., 1982

жилого кижуча в возрасте 2+, 3+, основу питания которого составляет рыба, шире предел варьирования количества пилорических придатков. Число лучей в плавниках, жаберных тычинок и жаберных лучей — величины стабильные, и какой-либо значительной изменчивости в зависимости от происхождения кижуча по этим признакам не наблюдается.

Между самцами и самками существует наибольшая фенотипическая близость. У одноразмерных особей кижуча серебристой окраски без явных брачных изменений половой диморфизм внешне не выражен. В то же время морфологический анализ свидетельствует о некоторых реальных различиях между самцами и самками летней расы по параметрам головы относительно длины тела — длине головы, длине средней части головы и в несколько меньшей степени — по постдорсальному расстоянию и высоте головы у затылка (табл. 2).

С целью изучения географической изменчивости анадромного кижуча сравнивали морфологические признаки у особей из разных водоемов за-

падной и восточной Камчатки и рек материкового побережья Охотского моря. Для расчета коэффициентов различия использованы опубликованные сведения по меристическим признакам кижуча рек Тауй, Кухтуй и Большая (Рогатных, 1989), Челомджа и Кава (Волобуев, Рогатных, 1982). Между двумя популяциями кижуча, живущего в экологически разных условиях — реках Челомджа и Кава, авторами найдены некоторые морфологические различия по высоте анального и длине грудных плавников (Волобуев, Рогатных, 1982). Относительные значения признаков выше у рыб р. Челомджа.

Что касается меристических признаков, достоверные отличия, рассчитанные нами, обнаружены по числу пилорических придатков (табл. 3, 4). По этому же признаку выделяется кижуч реки Кухтуй с наименьшим средним числом пилорических придатков (59,4) и реки Кава с их наибольшим количеством (73,5). Кижуч системы рек Тауй и Кухтуй имеет несколько больше чешуй в боковой линии, чем особи из рек Челомджа и Кава (табл. 3).

Таблица 2. Морфологическая характеристика летнего кижуча р. Камчатка

Признаки	Самки, n = 40				Самцы, n = 33					
	lim	M ± m	б	CV	lim	M ± m	б	CV	CD	td
<i>ab</i>	57,0–71,0	63,57 ± 0,5	3,19	5,0	52,0–0,0	61,45 ± 0,7	3,99	6,0	td	2,4
<i>ac</i>	51,0–68,0	60,94 ± 0,54	3,42	5,6	49,6–7,0	58,91 ± 0,71	4,00	7,0	0,29	2,03
<i>ad</i>	50,5–64,0	57,42 ± 0,5	3,15	5,0	46,0–2,0	54,83 ± 0,64	3,64	7,0	2,4	3,20
В % длины головы										
<i>ao</i>	77,3–86,6	80,91 ± 0,26	1,66	2,0	77,1–1,8	82,52 ± 0,47	2,67	3,0	0,27	3,0
<i>o</i>	9,1–12,5	10,45 ± 0,11	0,69	6,6	8,8–11,8	10,06 ± 0,11	0,65	6,0	2,03	2,4
<i>ho</i>	69,7–84,2	77,7 ± 0,5	3,17	4,0	70,8–1,2	75,63 ± 0,48	2,73	4,0	0,38	10,0
В % длины тела										
<i>aD</i>	38,3–50,0	46,3 ± 0,34	2,13	5,0	44,4–0,8	47,14 ± 0,28	1,59	3,4	3,20	1,79
<i>aD</i>	37,3–42,3	40,1 ± 0,2	1,26	3,0	32,8–1,4	38,86 ± 0,29	1,62	4,2	0,38	3,57
<i>aV</i>	48,3–55,2	51,1 ± 0,22	1,42	3,0	44,5–6,6	51,35 ± 0,27	1,55	3,0	3,0	0,46
<i>aA</i>	56,8–72,8	68,3 ± 0,4	2,52	3,7	60,8–0,9	68,58 ± 0,4	2,28	3,5	0,29	0,46
<i>H</i>	20,1–24,4	22,1 ± 0,17	1,09	4,9	20,1–6,0	22,47 ± 0,24	1,38	6,1	2,4	1,14
<i>h</i>	6,1–7,6	6,8 ± 0,05	0,32	5,0	6,2–7,5	6,84 ± 0,06	0,36	5,3	1,17	0,75
<i>ID</i>	8,2–10,8	9,3 ± 0,09	0,6	6,0	8,0–11,0	9,41 ± 0,13	0,72	7,7	10,0	0,68
<i>hD</i>	10,3–13,6	12,0 ± 0,11	0,71	5,9	10,0–3,9	12,4 ± 0,14	0,8	6,4	0,21	2,0
<i>IA</i>	10,4–12,5	11,2 ± 0,08	0,51	4,0	10,0–2,3	11,06 ± 0,11	0,6	5,4	1,79	1,21
<i>hA</i>	6,9–12,8	11,1 ± 0,14	0,89	8,0	10,3–2,3	11,08 ± 0,1	0,54	4,9	0,43	0,41
<i>IP</i>	10,8–13,6	12,7 ± 0,08	0,52	4,0	10,6–4,4	13,03 ± 0,11	0,63	5,0	3,57	2,5
<i>IV</i>	9,4–15,2	11,5 ± 0,13	0,86	7,5	9,8–15,0	11,95 ± 0,14	0,8	7,0	0,08	2,34
<i>P-V</i>	26,1–32,8	28,8 ± 0,2	1,29	4,0	25,6–6,2	28,18 ± 0,32	1,82	6,0	0,46	1,78
<i>V-A</i>	16,3–20,6	18,3 ± 0,16	0,99	5,4	15,7–1,4	18,05 ± 0,21	1,19	6,6	0,05	0,92
<i>pl</i>	13,1–15,7	14,7 ± 0,11	0,7	5,0	13,1–5,9	14,42 ± 0,11	0,65	4,5	0,46	1,6
<i>IC_с</i>	15,1–17,8	16,5 ± 0,10	0,67	4,0	14,9–8,0	16,57 ± 0,14	0,78	4,7	0,13	0,47
<i>IC_н</i>	15,3–17,9	16,8 ± 0,11	0,69	4,0	15,6–8,2	16,99 ± 0,13	0,73	4,3	1,14	1,06
<i>c</i>	18,9–21,2	20,1 ± 0,09	0,57	2,8	19,6–3,4	21,34 ± 0,14	0,81	3,8	0,09	7,56
<i>ao</i>	15,1–17,2	16,3 ± 0,08	0,54	3,3	16,0–9,1	17,62 ± 0,13	0,72	4,0	0,75	8,9
<i>o</i>	1,8–2,5	2,12 ± 0,02	0,14	6,6	1,9–2,5	2,15 ± 0,02	0,13	6,0	0,14	1,07
<i>ho</i>	14,6–17,0	15,7 ± 0,09	0,56	3,6	14,5–7,3	16,13 ± 0,12	0,68	4,0	0,68	3,0

Примечание. Здесь и далее: *H* — наибольшая высота тела, *h* — наименьшая высота тела, *ho* — высота головы у затылка, *ab* — длина тела до конца лучей хвостового плавника, *ac* — длина тела по Смитту, *ad* — длина тела до конца чешуйного покрова, *c* — длина головы, *ao* — длина средней части головы, *o* — диаметр глаза, *ho* — высота головы у затылка, *ID*, *IA*, *IP*, *IV* — длина спинного, анального, грудного, брюшного плавников; *hD*, *hA* — высота спинного и анального плавников; *aD* — антедорсальное, *pD* — постдорсальное, *aV* — антевентральное, *aA* — антеанальное расстояние; *P-V* — расстояние между грудными и брюшными плавниками; *V-A* — расстояние между брюшным и анальным плавниками; *lim* — пределы варьирования, *CV* — коэффициент вариации; б — сигма.

Таблица 3. Меристические признаки кижуча материкового побережья Охотского моря и р. Большая (западная Камчатка)

Признаки	Реки				
	Тауй*	Кухтуй*	Челомджа**	Кава**	Большая
	1	2	3	4	5
Чешуй в боковой линии	131–144	133–153	127–138	129–139	124–139
	138,2 ± 0,39	140,2 ± 0,66	133,8 ± 0,41	134,1 ± 0,5	131,7 ± 0,44
Жабрных лучей (слева)	12–15	13–15	13–15	12–15	12–16
	13,7 ± 0,11	14,0 ± 0,10	13,5 ± 0,10	13,4 ± 0,14	13,7 ± 0,11
Жабрных тычинок	20–25	19–24	20–24	20–25	20–25
	22,3 ± 0,18	22,0 ± 0,15	21,9 ± 0,15	22,4 ± 0,21	22,0 ± 0,15
Пилорических придатков	48–88	46–84	56–83	62–85	42–74
	65,8 ± 1,05	59,4 ± 1,24	67,3 ± 1,04	73,5 ± 1,36	58,0 ± 1,24
Число позвонков	65–69	64–69	63–69	64–68	63–68
	67,1 ± 0,13	66,8 ± 0,15	67,2 ± 0,18	67,1 ± 0,22	65,7
Лучей в спинном плавнике	8–10	8–11	7–10	8–10	8–10
	9,3 ± 0,08	9,3 ± 0,09	8,8 ± 0,17	8,8 ± 1,0	9,0 ± 0,09
Лучей в анальном плавнике	12–15	11–14	12–15	12–13	11–14
	13,6 ± 0,08	12,8 ± 0,11	12,7 ± 0,11	12,5 ± 0,10	12,7 ± 0,09

*Рогатных (1989); **Волобуев, Рогатных (1982)

Таблица 4. Достоверность различий меристических признаков у кижуча

Критерии различия	1–2	1–3	1–4	1–5	2–3	2–4	2–5	3–4	3–5	4–5
	Число чешуй в боковой линии									
CD	0,27	0,85	0,79	1,11	0,89	0,85	1,09	0,06	0,38	0,43
td	2,6	8,0	6,5	11,2	8,2	7,35	10,7	0,46	3,5	3,64
	Число пилорических придатков									
CD	0,38	0,10	0,54	0,47	0,53	0,94	0,08	0,44	0,26	1,03
td	2,95	0,97	4,32	4,61	4,88	7,66	0,80	3,62	5,74	8,42

Примечание. Достоверно значимые величины между признаками ($P < 0.01$ и $P < 0,001$) выделены жирным шрифтом; 1–5 — сравниваемые реки (см. табл. 3).

Очевидно, что по некоторым меристическим признакам кижуч образует различающиеся стада группы рек Тауй–Кухтуй, Челомджа–Кава и юго-запада Камчатки — реки Большая, внутри которых особи имеют близкие морфологические показатели. Рыбы рек Челомджа и Кава занимают промежуточное положение по числу чешуй в боковой линии и имеют наибольшее количество пилорических придатков. У большеерцкой популяции — наименьшее количество чешуй в боковой линии, позвонков и пилорических придатков. Кижуч рек Тауй–Кухтуй хорошо отличается по числу чешуй в боковой линии от кижуча реки Большая, а от особей из рек Челомджа и Кава — по числу пилорических придатков. Однако сравнение признаков показало их значительную трансгрессию. Величина CD по меристическим признакам между указанными популяциями, хотя и достаточно высокая в отдельных случаях, но не достигает подвидового предела (Майр, 1971).

По результатам проведенного анализа можно полагать, что для кижуча более южных популяций (Кухтуй, Большая) характерно меньшее число пилорических придатков и позвонков. Количество пилорических придатков считается важным систематическим признаком у лососевых рыб. Этот показатель в большей степени подвержен экологической изменчивости, чем другие меристические признаки. Так, например, для жилой формы характерно меньшее их количество, чем для проходной (Двинин, 1949; Куренков, 1972), что, вероятно, обусловлено особенностями экологии молоди в пресноводный период и характером ее питания.

При сравнении пластических признаков, приведенных в работе Рогатных (1989), обращает на себя внимание более высокая, чем по меристическим, степень различия между особями из рек Большая (западная Камчатка) и Кухтуй, Тауй (материковое побережье Охотского моря). Результаты исследования генетической изменчивости в популяциях кижуча, приведенные в вышеупомянутой

работе, показывают, что наиболее близки между собой популяции рек Тауй и Кухтуй и обе они отличаются от кижуча реки Большая. На основе этих материалов мы провели расчет CD и td (табл. 5). В ряде случаев — наибольшей высоте тела, длине парных плавников (реки Большая и Кухтуй) и по высоте непарных плавников (реки Большая и Тауй) — степень различия выше границы подвидового ранга (CD = 1,28). Возможно, такое различие связано с присутствием в пробах из р. Большой некоторого количества позднего кижуча. Тем не менее критерий Стьюдента свидетельствует о достоверной разнице в приведенных экстерьерных параметрах у кижуча указанных стад.

Фенотипическая изменчивость обусловлена в определенной мере факторами среды. Рогатных отмечает сходство климатических условий рек Тауй и Кухтуй, которые, в свою очередь, по температурам воздуха и количеству осадков значительно отличаются от реки Большая. О правомерности таких суждений свидетельствуют результаты анализа некоторых признаков камчатских стад кижуча, имеющиеся в нашем распоряжении (табл. 6).

При сравнении выборок по критерию Стьюдента выявлены достоверные различия по 12 из 16 признаков между кижучем реки Камчатка (восточное побережье) и рыбами ключа Карымайский (западное побережье, приток 2-го уровня р. Большая), особенно реки Утка (западное побережье). Кижуч реки Утка высокотел, у него относительно меньше высота непарных плавников и длина брюшных, больше расстояние между парными плавниками. Степень различия по наибольшей и наименьшей высоте тела и высоте спинного плавника выше подвидового уровня. Меньше достоверных различий по пластическим признакам у кижуча ключа Карымайский и реки Утка — водоемов, расположенных в юго-западной части Камчатки, где, по видимому, более сходные климатические условия.

Таким образом, приведенные данные показывают значительную изменчивость морфометри-

Таблица 5. Изменчивость и достоверность различий некоторых пластических признаков кижуча разных рек (% от длины туловища)

Признаки	Р. Большая*	Р. Кухтуй*	Р. Тайй*	1–2		1–3	
	1	2	3	CD	td	CD	td
	M ± m	M ± m	M ± m				
H	31,9 ± 0,23** 1,64	37,8 ± 0,35** 2,50	36,2 ± 0,32** 2,25	1,43	14,4	1,10	11,0
hD	14,1 ± 0,12 0,87	15,3 ± 0,17 1,19	17,3 ± 0,18 1,29	0,58	5,7	1,48	15,2
hA	11,8 ± 0,09 0,66	13,5 ± 0,11 0,76	15,8 ± 0,15 1,07	1,20	12,1	2,31	22,2
IA	15,8 ± 0,14 0,995	17,2 ± 0,15 1,07	16,7 ± 0,13 0,94	0,68	6,67	0,97	4,73
IP	15,6 ± 0,11 0,80	19,3 ± 0,19 1,33	18,7 ± 0,17 1,215	1,74	16,8	1,53	14,8
I	13,4 ± 0,13 0,93	16,6 ± 0,16 1,16	16,0 ± 0,15 1,044	1,53	15,2	1,32	13,0
PD	55,6 ± 0,23 1,66	53,5 ± 0,34 2,43	53,0 ± 0,19 1,337	0,49	4,76	0,87	8,96

* Заимствовано из работы А.Ю. Рогатных (1989); **Под чертой — сигма.

Таблица 6. Пластические признаки проходного кижуча некоторых водоемов Камчатки и достоверность их разности

Признаки	Р. Камчатка n=40	Ключ Карымайский n=30	Р. Утка n=20	1–2		1–3		2–3	
	1	2	3	CD	td	CD	td	CD	td
	M ± m	M ± m	M ± m						
c	20,1 ± 0,09 0,57	25 ± 0,26 1,42	23,5 ± 0,22 0,98	2,46	17,7	2,19	14,2	0,63	4,41
ho	15,7 ± 0,09 0,56	15,4 ± 0,15 0,82	16,4 ± 0,12 0,52	0,22	1,73	0,65	4,6	0,75	5,26
H	22,1 ± 0,17 1,09	24,9 ± 0,4 2,2	25,3 ± 0,20 0,88	0,85	6,44	1,62	12,3	0,13	0,88
h	6,8 ± 0,05 0,32	7,6 ± 0,07 0,38	8,2 ± 0,09 0,39	1,14	9,3	1,97	12,7	0,78	2,5
ID	9,3 ± 0,09 0,6	9,9 ± 0,14 0,75	9,6 ± 0,10 0,43	0,44	3,61	0,29	2,31	0,25	1,73
hD	12,0 ± 0,11 0,71	13,1 ± 0,13 0,7	10,4 ± 0,08 0,37	0,78	6,47	1,48	12,3	2,52	9,74
IP	12,7 ± 0,08 0,52	13,5 ± 0,11 0,62	13,4 ± 0,11 0,48	0,70	5,88	0,70	5,38	0,09	0,64
IV	11,5 ± 0,13 0,86	12,0 ± 0,10 0,57	10,9 ± 0,14 0,62	0,35	3,05	0,41	3,16	0,92	6,47
IA	11,2 ± 0,08 0,51	11,4 ± 0,12 0,69	12,0 ± 0,16 0,72	0,17	1,39	0,65	4,21	0,43	3,04
hA	11,1 ± 0,14 0,89	11,4 ± 0,12 0,69	10,3 ± 0,19 0,87	0,19	1,63	0,45	3,33	0,71	4,91
aD	46,3 ± 0,34 2,13	47,3 ± 0,31 1,72	47,0 ± 0,20 0,91	0,26	2,17	0,23	1,79	0,11	0,81
aV	51,1 ± 0,22 1,42	53,1 ± 0,29 1,59	52,3 ± 0,27 1,2	0,66	5,51	0,46	3,43	0,29	2,02
aA	68,3 ± 0,4 2,52	70,0 ± 0,27 1,46	68,2 ± 0,19 0,85	0,43	3,52	0,03	0,23	0,78	5,42
PD	40,1 ± 0,2 1,26	38,8 ± 0,4 2,17	39 ± 0,19 0,83	0,38	2,91	0,53	3,93	0,07	0,45
P–V	28,8 ± 0,2 1,29	30,3 ± 0,41 2,28	31,5 ± 0,35 1,55	0,42	3,29	0,95	6,75	0,31	2,23
V–A	18,3 ± 0,16 0,99	19,1 ± 0,16 0,89	18,3 ± 0,15 0,68	0,43	3,51	0	0	0,51	3,64

Под чертой — сигма.

ческих признаков у кижуча в зависимости от географического положения и особенностей среды обитания его популяций.

Морфология сезонных рас. Сезонные расы различаются прежде всего временем нерестового хода, сроками и местами нереста. В реку Камчатка летний кижуч заходит с последней декады июля до октября, а нерест его проходит с 20-х чисел сентября, становится массовым в октябре и заканчивается в основном к ноябрю. По срокам нерестового хода его называют летним и осенним, либо ранним и поздним — по срокам нереста. Осенний кижуч, по нашим наблюдениям, начинает заходить в реки примерно в последней декаде сентября с максимумом в середине октября, на что косвенно указывает появление второго пика в береговых уловах, и приступает к нересту в ноябре–декабре. Явного разрыва между ходом двух форм кижуча на Камчатке не существует. Нерестилища летнего кижуча в бассейне реки Камчатка расположены главным образом в ее притоках. По реке Андриановка, например, они простираются на расстоянии 25–30 км от места впадения этой реки в реку Камчатка, тогда как осенний кижуч не поднимается выше 2–3 км и нерестится в основном русле реки, в местах выхода грунтовых вод и в ключах. Соотношение численности сезонных рас в различных районах Камчатки значительно колеблется. По неопубликованным данным Остроумова, заход осеннего кижуча в бассейн этой реки в прежние годы составлял 30–32% общей численности производителей на нерестилищах, в бассейн реки Большая (западная Камчатка) — до 44%, а в реку Паратунка — 19–25%.

До сих пор нет достаточно полной характеристики поздней формы, кроме работ Грибанова (1948) о кижуче реки Паратунка, Зорбиди (1990) — о двух формах кижуча реки Камчатка и Рогатных (1990) — о стадах проходного кижуча материкового побережья Охотского моря с некоторой информацией о расах. Сезонные формы рыб различаются не толь-

ко сроками нерестового хода и нереста, но и биологическими показателями — размерами, ростом, плодовитостью и зрелостью гонад. Установлено, что у летнего кижуча, в отличие от других видов тихоокеанских лососей, к концу нерестового хода размерно-массовые показатели закономерно увеличиваются (Зорбиди, 1974). Практически такая же динамика размерного состава стад повторяется и у осенней расы, но при этом средние значения заметно отличаются. Осенний кижуч, независимо от возраста, значительно крупнее летнего, более упитан и имеет низкие показатели зрелости самцов в начале нерестового хода по сравнению с поздно идущими самцами летней формы (табл. 7).

Более четко изменения в степени зрелости проявляются в стадах западного побережья Камчатки при рассмотрении по времени захода производителей в реки, позволяющие говорить о наличии позднего кижуча в этих водоемах (табл. 8). Речь идет о зрелости только самцов, поскольку обычно они преобладают в начале нерестового хода и летней, и поздней форм.

Во второй, а чаще в третьей декаде сентября происходит резкое уменьшение средних величин коэффициентов зрелости самцов в 1,15–2,3 раза по сравнению с первоначальными (август). Уменьшение относительного веса гонад в это время в какой-то мере нивелируется присутствием более зрелых особей последних подходов летней расы. Исключение составляет кижуч р. Кихчик. Возможно, поздняя раса там либо малочисленна, либо вообще отсутствует.

Существуют некоторые различия и в возрастной структуре нерестовых стад осеннего кижуча (Зорбиди, 1990), которые включают пять возрастных категорий (обычно до девяти): три основные — с одним морским годом и две второстепенные — с двумя морскими годами. Их соотношение может из года в год меняться. В целом же среди производителей позднего кижуча выше встречаемость особей старшего возраста, причем рыб с двумя морскими годами — более чем в два раза. В таблице 9

Таблица 7. Среднемноголетние значения некоторых характеристик кижуча р. Камчатка

Раса	Возраст*	Пол	Начало нерестового хода			Конец нерестового хода		
			Длина, см	Масса, кг	К. зрел.	Длина, см	Масса, кг	К. зрел.
Летняя	1.1+	самцы	58,5	2,59	7,2	63,4	3,48	8,16
		самки	59,2	2,63	8,7	62,9	3,37	10,8
	2.1+	самцы	58,9	2,70	6,7	64,7	3,64	8,3
		самки	60,3	2,92	8,7	64,4	3,59	10,7
Осенняя	1.1+	самцы	63,9	3,53	6,15	—	—	—
		самки	63,8	3,53	9,9	—	—	—
	2.1+	самцы	65,9	3,83	6,37	—	—	—
		самки	64,7	3,78	9,48	—	—	—

Примечание. Здесь и далее. * Первая цифра — количество пресноводных лет, вторая — морских

приводится соотношение только этих группировок в стадах раннего и позднего кижуча.

Наиболее четким отличительным признаком совместно живущих экологических рас является темп роста (Медников, 1963). У кижуча раннего и позднего сроков нереста рост в течение пресноводного периода жизни и в первое время после ската в море ничем существенно не различается. Можно лишь отметить у последних очень не-

значительное снижение приростов в период пребывания в опресненной зоне моря (морской переходной). В течение первого морского лета они несколько опережают в росте рыб летней расы, и в дальнейшем это преимущество у них сохраняется (табл. 10).

В год нерестовой миграции разница в росте достигает в среднем 5,7 см. Подобный характер роста был замечен у амурской осенней кеты, ко-

Таблица 8. Динамика коэффициентов зрелости самцов в стадах кижуча западного побережья Камчатки (% веса тела)

Реки	Август	Сентябрь			Октябрь
		1 декада	2 декада	3 декада	1 декада
Воровская	7,30±0,15	—	5,03±0,21	5,06±0,14	4,79±0,31
	4,56–9,76		3,13–7,02	4,09–6,1	3,57–6,39
Коль	—	7,10±0,25	6,31±0,19	4,98±0,23	—
		2,24–10,7	3,65–8,26	3,45–6,72	
Кихчик	7,71±0,30	—	8,45±0,36	—	7,27±0,27
	5,34–9,96		6,28–13,1		5,58–9,35
Утка	7,87±0,21	5,62±0,6	5,55±0,6	3,49±0,6	—
	6,10–10,4	1,04–7,38	5,0–7,61	1,18–5,70	
Большая	6,93±0,18	7,20±0,17	6,50±0,19	5,38±0,5	—
	2,06–9,93	4,94–9,68	2,85–7,52	2,85–7,5	
n	230	144	165	87	30

Примечание. Над чертой — средняя и ошибка средней, под чертой — пределы колебаний.

Таблица 9. Соотношение возрастных групп в стадах летнего и осеннего кижуча (среднемноголетние значения, %)

Реки	Возраст				
	1.1+	2.1+	3.1+	1.2+	2.2+
	летний				
Камчатка	44,7	51,3	3,3	0,3	0,4
Большая	47,1	51,7	0,7	0,4	0,1
	осенний				
Камчатка	37,8	55,4	3,7	1,4	1,7
Большая	42,3	52,8	1,3	1,8	1,8

Таблица 10. Среднемноголетние приросты длины тела кижуча (см) р. Камчатка

Возраст	Раса	Период роста					Год миграции
		пресноводный		морской			
		1-й год	2-й год	МПЗ	Лето	ЗСС	
1.1+	Летняя	9,2	—	4,4	20,8	3,5	21,2
	Осенняя	9,1	—	3,9	21,4	3,2	26,9
2.1+	Летняя	6,6	5,9	2,9	20,9	3,8	19,8
	Осенняя	6,3	5,9	2,3	21,8	3,4	25,4

Примечание. МПЗ — морская переходная, или «эстуарная», зона; ЗСС — зона сближенных склеритов в морском годовом кольце.

Таблица 11. Ширина (в делениях окуляр-микрометра) зон чешуи кижуча двух рас (средние многолетние данные)

Показатели	Возраст			
	1.1+	2.1+	1.1+	2.1+
	Летняя раса		Осенняя раса	
Морское годовое кольцо (ЗСС)	4,3±0,12	4,5±0,15	4,8±0,15	6,4±0,17
Радиус чешуи	77,3±0,9	85,9±1,0	88,6±1,9	93,7±1,4
Ширина склеритов в год миграции	1,92±0,03	1,94±0,03	2,35±0,04	2,03±0,02

торая по темпу роста практически не отличалась от летней и кеты других стад на первом году жизни, но в последующие годы темп прироста тела ускорялся. Существуют и некоторые особенности структуры чешуи этих рас (табл. 11). Осенний кижуч в сравнении с летним обычно имеет большее количество склеритов и более крупную чешую, широкую ЗСС морского годового кольца и зону второго морского лета (Зорбиди, 1970).

Число склеритов на чешуе летнего кижуча реки Камчатка в год миграции, по средним многолетним данным, равно $13 \pm 0,12$, на чешуе осеннего — $18 \pm 0,11$, что обусловлено, возможно, протяженностью нерестовых миграционных путей. Во всяком случае, в отношении осенней кеты существует мнение, что она совершает более далекие от родных рек миграции, чем летняя (Бирман, 1985).

С ростом рыб тесно связан такой показатель, как плодовитость самок. Большинство авторов, изучавших сезонные расы, отмечают возрастание абсолютной индивидуальной плодовитости у поздних форм. Так, плодовитость самок амурской осенней кеты значительно выше плодовитости самок летней, а плодовитость ранней формы горбуши ниже, чем осенней. То же можно сказать относительно плодовитости кижуча. Хотя средняя абсолютная плодовитость самок в начале хода на нерест осеннего кижуча заметно снижается по сравнению с таковой последних подходов самок летней расы, в целом она все же несколько выше, чем плодовитость самок в начале хода ранней формы. Абсолютная плодовитость летнего кижуча в начале и середине нерестового хода колеблется в среднем в зависимости от возраста от 3102 до 6083 икринок, осеннего — от 5060 до 6331 икринок (табл. 12).

Однако сравнение одноразмерных самок с одинаковой зрелостью гонад (8,0%), проведенное в конце 1970 — начале 1980-х годов показало четкую картину уменьшения абсолютной плодовитости у позднего кижуча в размерных группах от 50 см до 60 см (Зорбиди, 1990). У осеннего кижуча размером 65 см и более плодовитость была выше, чем

у летнего. Свойственная осенней расе кижуча относительно высокая величина популяционной плодовитости, по-видимому, обусловлена более крупными размерами и сравнительно высоким числом рыб старшего возраста в его стадах.

Анализ меристических признаков — числа жаберных лучей и жаберных тычинок — реальных различий не показал: количество жаберных лучей колеблется у обеих форм в пределах 12–15, жаберных тычинок — 20–23. Среднее число пилорических придатков у летнего кижуча реки Камчатка равно $65,0 \pm 1,0$, у осеннего чуть меньше — $60,0 \pm 1,2$ ($td = 3,2$).

Между самками кижуча разного срока нерестового хода в реку Камчатка по большинству пластических признаков дифференциация незначительна (табл. 13). Однако у самок кижуча, идущего на нерест в начале августа, меньше высота головы ($CD = 1,33$; $td = 6,55$), антедорсальное и антевентральное расстояния (соответственно $td = 3,66$ и $3,33$) и значительно больше расстояние между грудными и брюшными плавниками ($CD = 1,58$; $td = 9,5$), чем у рыб, идущих на нерест в начале сентября. Из других наиболее различающихся признаков следует отметить длину средней части головы и высоту головы у затылка.

Такое крупное стадо кижуча, как камчатское включает, кроме сезонных форм, ряд мелких локальных популяций, которые различаются и экологически, и в какой-то мере морфометрическими признаками (табл. 13). Но последние, скорее всего, неустойчивы в течение нерестового хода одной расы.

Более высокие различия (табл. 14) наблюдались между летними самками кижуча реки Камчатка (сборы в устье реки) и осенними той же реки (среднее течение реки, в конце сентября). У позднего кижуча бассейна этой реки верхняя и нижняя лопасти хвостового плавника практически одинаковы и несколько меньше, чем у летнего, относительно длины тела. Он существенно отличается диаметром глаз, постдорсальным и антевентральным расстояниями.

Таблица 12. Динамика средней абсолютной плодовитости самок основных возрастных групп кижуча р. Камчатка в течение нерестового хода в 2005 г.

Возраст	Раса			
	летняя		осенняя	
	начало хода	середина хода	конец хода	начало хода
	30.07	20.08	10.09	20.09
1.1+	4177	4679	5288	5065
2.1+	4375	4858	5324	5060
3.1+	4545	4847	5625	5357
1.2+	3102	6083	7239	6331
2.2+	—	3437	6321	6068

Таблица 13. Морфологическая характеристика самок летней расы кижуча р. Камчатка в течение нерестового хода

Признаки	1–10 августа, n = 40		1–10 сентября, n = 10		CD	td
	lim	M ± m	lim	M ± m		
В % длины головы						
<i>ao</i>	77,3–86,6	80,9 ± 0,26	79,5–91,0	82,8 ± 1,08	0,37	1,71
<i>o</i>	9,1–12,5	10,4 ± 0,11	8,5–12,5	10,3 ± 0,46	0,05	0,21
<i>ho</i>	69,7–84,2	77,7 ± 0,5	78,7–86,3	83,0 ± 0,83	0,92	5,46
В % длины тела						
<i>aD</i>	38,3–50,0	46,3 ± 0,34	46,9–49,2	47,8 ± 0,22	0,53	3,66
<i>pD</i>	37,3–42,3	40,1 ± 0,2	33,0–40,0	37,6 ± 0,77	0,68	3,16
<i>aV</i>	48,3–55,2	51,1 ± 0,22	49,1–54,8	53,0 ± 0,53	0,61	3,33
<i>aA</i>	56,8–72,8	68,3 ± 0,4	66,6–70,4	68,9 ± 0,41	0,16	1,10
<i>H</i>	20,1–24,4	22,1 ± 0,17	21,1–23,8	22,3 ± 0,24	0,07	0,47
<i>h</i>	6,1–7,6	6,8 ± 0,05	6,2–7,2	6,78 ± 0,13	0,00	0,00
<i>lD</i>	8,2–10,8	9,3 ± 0,09	7,7–10,4	9,3 ± 0,28	0,00	0,00
<i>hD</i>	10,3–13,6	12,0 ± 0,11	10,6–13,9	12,4 ± 0,34	0,22	1,11
<i>lA</i>	10,4–12,5	11,2 ± 0,08	9,8–12,2	10,8 ± 0,26	0,29	1,48
<i>hA</i>	6,9–12,8	11,1 ± 0,14	9,6–11,3	10,7 ± 0,15	0,29	2,00
<i>lP</i>	10,8–13,6	12,7 ± 0,08	12,2–13,7	13,0 ± 0,17	0,28	1,58
<i>lV</i>	9,4–15,2	11,5 ± 0,13	10,5–12,5	11,3 ± 0,22	0,30	0,8
<i>P – V</i>	26,1–32,8	28,8 ± 0,2	23,8–26,7	25,1 ± 0,34	1,58	9,5
<i>V – A</i>	16,3–20,6	18,2 ± 0,16	–	–	–	–
<i>pl</i>	13,1–15,7	14,7 ± 0,11	13,1–15,5	14,4 ± 0,25	0,20	1,11
<i>lC_a</i>	15,1–17,8	16,5 ± 0,10	15,3–18,4	17,1 ± 0,27	0,39	2,07
<i>lC_n</i>	15,3–17,9	16,8 ± 0,11	16,1–19,6	17,3 ± 0,30	0,30	1,61
<i>c</i>	18,9–21,2	20,1 ± 0,09	19,6–24,2	20,3 ± 0,52	0,09	0,38
<i>ao</i>	15,1–17,2	16,3 ± 0,08	15,8–20,4	18,0 ± 0,56	0,73	3,03
<i>o</i>	1,8–2,5	2,12 ± 0,02	1,9–2,4	2,21 ± 0,06	0,27	1,50
<i>ho</i>	14,6–17	15,7 ± 0,09	15,7–18,7	17,6 ± 0,28	1,33	6,55

Примечание. Обозначения признаков, как в табл. 2.

Таблица 14. Достоверность различий пластических признаков (% длины тела *ac*) у самок летнего (1–10 августа, n = 40 экз.) и осеннего (20–25 сентября, n = 21 экз.) кижуча р. Камчатка

Критерии различия	<i>c</i>	<i>ao</i>	<i>o</i>	<i>ho</i>	<i>aD</i>	<i>pD</i>	<i>aV</i>	<i>aA</i>	<i>lD</i>	<i>P – V</i>	<i>lC_a</i>	<i>lC_n</i>
CD	0,65	0,78	2,34	0,58	0,80	1,6	1,36	1,06	0,46	0,87	2,06	2,4
td	4,71	6,00	9,25	4,00	4,62	11,9	10,6	12,8	3,44	2,81	12,9	18,7

Примечание. Обозначения признаков, как в табл. 2.

Сравнение разных стад поздно нерестующего кижуча — из водоемов среднего течения реки (проба взята в конце сентября) и типично осенней формы кижуча из Николаевских ключей (бассейн реки Паратунка) показывает высокодостоверные отличия по ряду пластических признаков (табл. 15).

Из 19 признаков, отнесенных к длине тела, 11, или около 58%, показывают достоверное различие. На высоком уровне значимости проявляются различия в длине головы, диаметре глаз, наибольшей и наименьшей высоте тела и другим параметрам. Степень различия по некоторым признакам — антедорсальному, антевентральному, антеанальному расстояниям — превышает границу подвидового признака, а по высоте головы у затылка (в % длины головы), диаметру глаз, длине головы относи-

тельно длины тела, наименьшей высоте тела приближается к ней.

Таким образом, у самок осенней расы кижуча Николаевских ключей значительно выше показатели наибольшей высоты тела, антедорсального, антеанального и антевентрального расстояний, а также длины головы и диаметра глаз, длиннее лопасти хвостового плавника, чем у самок осеннего кижуча реки Камчатка. Хотя и у тех, и других верхняя и нижняя лопасти практически равны. Осенний кижуч Николаевских ключей низкотел и имеет незначительно выраженную выемку хвостового плавника (в сравнении с ранним кижучем реки Камчатка). Естественно, фенотипические свойства вида, большая часть жизни которого проходит в пресной воде, являются результатом влияния конкретных факторов среды обитания. Так, высокотелость рыб поздней

Таблица 15. Морфологическая характеристика самок позднего кижуча р. Камчатка и Николаевских ключей

Признаки	Ключи Николаевские, n = 15		Река Камчатка, n = 21		CD	td
	lim	M ± m	lim	M ± m		
			В % длины головы			
<i>ao</i>	82,3–87,8	8,75 ± 0,64	78,8–86,4	82,0 ± 0,37	0,65	3,72
<i>o</i>	7,10–10,07	8,65 ± 0,26	7,0–10,4	8,35 ± 0,19	0,16	0,94
<i>ho</i>	57,1–77,7	67,3 ± 0,62	73–86,4	79,0 ± 0,82	1,17	6,43
			В % длины тела			
<i>aD</i>	46,3–52,3	49,05 ± 0,52	41,1–45,7	43,5 ± 0,30	1,65	9,25
<i>pD</i>	34,5–55,1	38,7 ± 1,3	34,5–38,8	36,3 ± 0,24	0,06	1,82
<i>aV</i>	46,6–71,1	60,87 ± 2,35	46,0–49,7	47,6 ± 0,25	1,29	5,62
<i>aA</i>	68,4–71,6	69,8 ± 0,32	62,5–67,4	64,2 ± 0,29	1,94	13,0
<i>H</i>	19,7–21,9	20,92 ± 0,2	20,9–24,1	22,3 ± 0,17	0,90	5,27
<i>h</i>	6,7–9,0	7,85 ± 0,2	6,4–7,5	6,9 ± 0,06	0,91	4,52
<i>lD</i>	8,5–10,6	9,33 ± 0,4	8,8–11,1	9,85 ± 0,13	0,24	1,24
<i>hD</i>	10,6–15,3	12,2 ± 0,34	10,7–13,5	11,9 ± 0,15	0,32	0,81
<i>lA</i>	10,5–11,7	11,17 ± 0,15	10,5–12,2	11,3 ± 0,11	0,12	0,68
<i>hA</i>	9,3–12,2	10,8 ± 0,16	10,2–12,2	11,4 ± 0,10	0,57	3,16
<i>lP</i>	8,3–15,9	13,17 ± 0,42	11,1–13,5	12,7 ± 0,12	0,21	1,07
<i>lV</i>	9,8–12,2	11,17 ± 0,15	10,7–12,5	11,5 ± 0,11	0,31	1,74
<i>P–V</i>	23,8–31,8	28,5 ± 0,65	25,6–30,2	27,9 ± 0,25	0,16	0,86
<i>V–A</i>	15,9–19,3	18,17 ± 0,4	–	–	–	–
<i>pl</i>	12,1–16,3	14,1 ± 0,28	–	–	–	–
<i>lC_g</i>	13,7–16,1	14,9 ± 0,22	13,0–15,5	13,9 ± 0,13	0,69	4,00
<i>lC_n</i>	13,7–15,7	14,75 ± 0,2	13,3–15,1	14,0 ± 0,10	0,61	3,41
<i>c</i>	21,3–28,2	24,1 ± 0,58	20,0–22,3	20,9 ± 0,14	1,10	5,33
<i>ao</i>	17,6–21,4	18,8 ± 0,42	16,1–18,4	17,2 ± 0,13	0,72	3,64
<i>o</i>	1,79–2,32	2,07 ± 0,04	1,5–0,2	1,75 ± 0,04	0,97	5,71
<i>ho</i>	14,3–20	16,23 ± 0,42	14,9–17,7	16,5 ± 0,18	0,11	0,59

Примечание. Обозначения признаков, как в табл. 2.

формы речной экосистемы способствует увеличению их поворотливости, что необходимо для лучшей маневренности в быстром потоке речной воды, особенно в период осенних паводков и нереста. Одновременно с увеличением высоты тела наблюдаются и более высокие, чем у осенней расы Николаевских ключей, высота анального плавника, обеспечивающие сохранность равновесия во время нереста.

Пресноводная форма кижуча. Как известно, структурная организация лососевых стад достаточно сложная: карлики, каюрки, жилые и проходные формы, сезонные расы. Кроме нерки и кижуча пресноводные формы образует сима и чавыча. Сведения о жилой и карликовой формах кижуча на Камчатке в литературе крайне скудны, по другим регионам они вообще отсутствуют. Исследования в этом отношении проводились в большей степени по нерке. Во всяком случае, существует достаточно подробное сравнение жилой формы нерки — кокани и карликов. По кижучу таких данных нет, хотя характеристика пресноводного кижуча из ряда озер Камчатки приводится в ряде работ Куренкова (Куренков, 1977; Куренков и др., 1982). Поэтому авторы сочли необходимым в дан-

ной статье изложить сведения о биологии жилого кижуча, заимствованные из литературных источников, и наши материалы, характеризующие жилого кижуча оз. Голыгинское (юго-запад Камчатки). Кроме того, существует и карликовая форма кижуча, но отличить карликов и типично пресноводных особей значительно труднее. Считается (Куренков и др., 1982), что карлики созревают раньше — в возрасте 2+, 3+, обладают меньшими размерами, а соотношение полов сдвинуто в сторону самцов, иногда наблюдается полное отсутствие самок. Карликовые формы являются составной частью популяции проходных лососей. Жилые формы могут существовать как совместно с проходными, так и независимо от них. Из литературы известно, что в некоторых водоемах могут присутствовать все названные формы (Ricker, 1972; Куренков, 1977).

По американским стадам сведений очень мало. Если таковые имеются, то большей частью касаются карликовых форм кижуча. По сообщению Форстера и Риккера (1953), в озере Култус и бухте Свелтзер попадаются созревающие рыбы возраста 2+ (самцы) и 3+ (оба пола), но таковых мало. В озере Култус каждый год присутствует

существенное количество кижуча, который не уходит в море. Он ловится, главным образом, осенью на второй год жизни, весной и ранним летом — на третий год. Поздним летом и осенью на третий год такие особи немногочисленны в сетях, но все же попадаются в небольших количествах в нерестовый сезон. Осенью двухлетний и трехлетний кижуч, взятый из озера, скорее всего, по мнению авторов, не анадромного типа. Фактически гонады этих рыб имеют признаки приближения к зрелости.

На азиатском побережье жилой кижуч распространён на Камчатке (Куренков, 1970; Горшков, 1977). Речь идет в первую очередь о таких водоемах, как озера Малое Саранное (восточное побережье), Котельное, Халактырское (побережье Авачинского залива), а также Саранное, Гаванское и Лодыгинское на о. Беринга (Командорские о-ва). Но, по-видимому, он встречается гораздо шире, во всяком случае, по устным сообщениям, пресноводный кижуч обитает в изолированных озерах в Карагинском районе Камчатки (бассейн р. Хайлюля), на западном побережье, в оз. Голыгинское (бассейн р. Голыгино), имеющем связь с морем. Таким образом, пресноводная форма кижуча существует не только в блокированных водоемах, и объяснить ее появление исключительно изоляцией водоема от моря было бы неверно.

Первое сообщение о существовании жилой формы кижуча на Камчатке принадлежит П.А. Двинину (1949), который привел достаточно подробные сведения о кижуче оз. М. Саранное на Камчатке (восточное побережье) и дал название этой форме — *O. kisutch morpha relictus*. По его материалам, озерный кижуч до наступления нерестового периода имеет серебристую окраску, спина и верхняя часть головы темно-зеленоватая. Верхняя часть головы, спина, бока тела выше боковой линии покрыты редкими темными небольшими пятнышками. Нерест озерного кижуча начинается примерно во второй половине октября и может длиться до марта. Нерестилища обычно располагаются на участках с галечным дном у выходов грунтовых вод на глубине около 1 м. Впоследствии жилой кижуч был обнаружен на Камчатке в указанных выше озерах (Куренков, 1970; Горшков, 1977).

Озеро Саранное (о. Беринга), расположено в северной части о. Беринга. В этом регионе находятся и другие озера — Гаванское и Лодыгинское. Площадь озера — 31,1 км², наибольшая глубина — 31 м, максимальная температура летом — 12,5°C.

У проходного кижуча оз. Саранное жаберных тычинок — 20–24, у жилого — 14–22. Последний имеет меньше позвонков и пилорических придатков, чем проходной, его рыло короче, лоб уже, а диаметр глаз больше, парные плавники длиннее (Смирнов, 1975). Основная масса нерестится в те же сроки, что и проходной кижуч, и также погибает после нереста. Нерест начинается в октябре и значительно растянут во времени. Основная масса рыб нерестится в возрасте 3+ и 4+, абсолютная плодовитость — 700–1500 икринок. В оз. Малое Саранное на Камчатке рыбы достигают длины 36 см, средняя плодовитость самок составляет 1600 икринок при колебаниях от 1228 до 3066 (Смирнов, 1975). Ниже приводится таблица 16, заимствованная из работы Куренкова с соавторами (1982).

На нерестилищах этого озера жилой кижуч представлен возрастными группами 3+ и 4+. Размеры колеблются (включая карликов) от 29 до 53 см. По данным Куренкова, размерно-массовые показатели пресноводного кижуча характеризуются значительной вариабельностью. Раносозревающая карликовая форма отличается наиболее высоким темпом роста. Длина пятилетних пресноводных кижучей колеблется в пределах 48–53 см.

Озеро Малое Саранное (восточное побережье Камчатки) находится примерно в 30 км к югу от Авачинской бухты. Водоем лагунного типа, отделен от моря узкой галечной косой. Площадь зеркала — около 1,0 км², максимальные глубины расположены в северной части озера и достигают 9 м. Поверхностные слои в теплый период года прогреваются до 20°C. В южной части озера имеются участки с выходом грунтовых вод. Кроме кижуча в озере обитает голец, трех- и девятиглая колюшка. Со времени проводимых Двининым исследований популяция пресноводного кижуча не претерпела каких-либо существенных изменений. Темп роста его несколько ниже, чем у кижуча оз.

Таблица 16. Число и длина жаберных тычинок у кижуча оз. Саранное (о. Беринга)

Признак	Проходной, n = 17	Жилой, n = 70
Число жаберных тычинок	20,8 ± 0,32	17,2 ± 0,38
	19–23	12–23
Длина жаберных тычинок в % длины жаберной дуги	12,85 ± 0,40	10,2 ± 0,22
	11,0–14,5	8,0–14,0

Примечание. Над чертой — средняя и ошибка средней; под чертой — пределы колебаний.

Саранное на о. Беринга. Максимальная длина особей в возрасте 4+ достигает 45 см.

Озеро Котельное расположено в 45 км к северу от г. Петропавловска-Камчатского. Водоем лагунного типа изолирован от моря, максимальная глубина — 10 м. Поверхностный слой воды в наиболее теплый период года прогревается до 20°C. Жилой кижуч обладает здесь хорошим ростом, во всяком случае более высоким, чем проходной оз. Азабачье (Зорбиди, 1970). По данным Куренкова и др. (1982), нерестует жилой кижуч так же, как и в других озерах, главным образом, в возрасте 3+ и 4+. Соотношение полов при нересте близко 1:1, а абсолютная плодовитость самок колеблется в пределах 600–2000 икринок. Популяция оз. Котельное находится в угнетенном состоянии.

Озеро Халактырское (лагунного типа) расположено на побережье Авачинского залива, площадь — 2,2 км², максимальная глубина — 12,1 м, сток воды из озера осуществляется через р. Халактырка. Озеро подвергается интенсивной эвтрофикации за счет сброса в него сточных вод поселка и смыва удобрений с полей. Биомасса бентоса в два раза превышает таковую оз. Саранное (Куренков и др., 1982). Предполагается, что большая часть популяции состоит из карликов, созревающих в возрасте 1+ и 2+; около 7% приходится на долю пресноводного кижуча, созревающего при достижении возраста 3+ при размерах 21,2–24,5 см и весе 123,8–160,0 г (табл. 17). Пятилетние (4+) рыбы встречаются редко. Их размеры достигают 32 см, а вес — до 330 г.

Озеро Гольгинское относится к бассейну реки Гольгино (юго-запад Камчатки). Расположено в верхнем течении р. Кузанек, соединяющейся с рекой Гольгино короткой протокой. Общая площадь водосбора — 16,7 км², площадь зеркала — 2,28 км². В озере в большом количестве обитает трех- и де-

вятииглая колюшка, нагуливается молодь проходного кижуча. У пресноводной формы кижуча этого озера насчитывается 16–20 жаберных тычинок (среднее — 18), жаберных лучей — 12–14 (среднее — 13). Отличается от жилого кижуча оз. Саранное большим числом жаберных тычинок и меньшей их вариабельностью. Результаты анализа проб, собранных в декабре 2005 г., представлены в таблице 17.

Пресноводный кижуч в этом озере представлен тремя возрастными категориями — 1+, 2+, 3+. Доля каждой из них составляет 8,7%, 69,6% и 21,7% соответственно. Количество самцов достигает 56,5%, средняя длина и масса которых — 28,6 см и 339 г. Самки мельче самцов. Их средняя длина и масса равны 24,6 см и 231 г соответственно. Самцы незрелые, гонады в виде тонких нитей, а среди самок только два экземпляра (8%) имели ястыки весом 1–2 г, коэффициент зрелости которых составил 0,26% и 0,46%.

Структура чешуи достаточно сложная, широкая пресноводная зона включает несколько сужений, скорее всего, не являющихся годовым кольцом. В какой-то мере строение чешуи напоминает таковую каюрок. Прирост последнего года на чешуе у пресноводного кижуча значительно шире, чем у смолтов, и по количеству склеритов, и по межсклеритным расстояниям. В то же время они уже, чем типично морские (рис. 1, 2). Кроме того, состояние гонад рыб в декабре свидетельствует не о весеннем, а о летнем либо осеннем нересте. Каюрки обычно заходят в реку со зрелыми половыми продуктами.

Ведущим объектом в питании пресноводного кижуча младшей возрастной категории во всех озерах в летнее время являются хириноиды, но с возрастом увеличивается доля рыбного корма. Широкая зона на чешуе у пресноводного кижуча

Таблица 17. Размерно-массовые показатели пресноводного кижуча

Показатели	Оз. Саранное	Оз. Халактырское	Оз. Гольгинское		
			1+	2+	3+
			Возраст		
	3+, 4+	2+	1+	2+	3+
Длина тела, см	32–53	21,2–24,5	23,5–25,5	18,5,5–32,5	24,0–34,0
	40,9	22,6	24,5	26,6	28,8
Масса тела, г	400–2100	123,8–160,0	175–235	131–530	191–548
	1100	148,5	205,0	292,8	338,0
			Количество склеритов		
1 год	Нет	Нет	14,0±0,64	6,2±0,5	6,3±0,25
2 год	данных	данных	–	13,4±0,34	9,3±0,85
3 год			–	–	10,3±0,63
в приросте			22,0±1,31	17,4±0,9	19,7±2,4

Примечание. Над чертой — средняя и ошибка средней; под чертой — пределы колебаний.

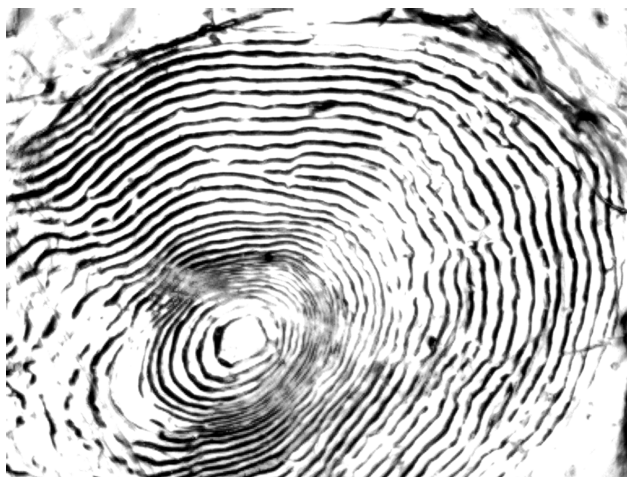


Рис. 1. Чешуя молоди кижуча. Охотское море. Возраст 1+, длина 25 см., сентябрь 2005 г.



Рис. 2. Чешуя пресноводного кижуча оз. Гольгинского. Возраст 3+, длина 24 см, самец, декабрь 2005 г.

оз. Гольгинское формируется в результате характера питания — переходе с бентосных организмов исключительно на хищничество после достижения определенной длины и независимо от возраста. В желудках у рыб всех возрастных категорий в декабре — 100-процентная встречаемость колюшки трехиглой.

Проведенный морфометрический анализ показал существенные отличия между особями оз. Гольгинское и Малое Саранное в таких меристических признаках, как антедорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния (табл. 18).

К сожалению, не было возможности сравнить полученные материалы по морфологии кижуча оз. Гольгинское с представителями из других районов. По предварительным данным, пресноводный кижуч этого озера отличается от проходного высокотелостью, относительно большими размерами

Таблица 18. Пластические признаки пресноводного кижуча оз. Гольгинское (в % длины тела ас)

Признаки	lim	M ± m	δ	CV
с	22,2–25,0 (17–27)	23,2 ± 0,15 (23,4)*	0,73	3,2
ho	15,0–18,4	16,8 ± 0,19	0,90	5,4
h	7,30–11,9	8,10 ± 0,21	0,96	11,9
H	22,4–24,0	23,9 ± 0,16	0,79	3,3
IP	12,2–15,6	14,5 ± 0,17	0,84	5,8
IV	10,0–12,7	11,5 ± 0,14	0,66	5,7
IA	10,7–14,2	12,6 ± 0,21	1,02	8,1
hA	5,50–11,7	10,8 ± 0,30	1,46	14,6
ID	8,20–11,5	10,1 ± 0,16	0,76	7,5
hD	10,2–15,6	13,7 ± 0,24	1,13	8,2
P–V	26,7–35,5	32,0 ± 0,42	2,14	6,4
V–A	15,7–22,9	18,1 ± 0,40	1,90	10,5
aD	40,7–49,0 (33–49)	46,6 ± 0,39 (45)	1,85	4,0
pD	31,8–48,2	41,6 ± 0,65	3,13	7,5
aA	61,0–73,5 (57–70)	68,5 ± 0,55 (66,3)	2,65	3,9
aV	46,3–50,5 (43–56)	53,8 ± 0,58 (49)	2,78	5,2
IF	3,40–5,20	4,90 ± 0,14	0,69	14,1

Примечания. 1. IF — длина жирового плавника. Остальные обозначения, как в табл. 2.* В скобках представлены данные по кижучу оз. Малое Саранное (Двинин, 1949).

грудных и спинного плавников и меньшим постдорсальным расстоянием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У проходного кижуча, независимо от мест воспроизводства, количество жаберных лучей достигает 11–16, жаберных тычинок — 16–25, пилорических придатков — от 43 до 85, позвонков — 63–89, чешуй в боковой линии — 124–153. Число лучей в спинном плавнике составляет 7–11, в анальном — 11–15. У пресноводной формы кижуча насчитывается 12–16 жаберных лучей, 14–25 жаберных тычинок и 38–70 пилорических придатков. Наименьшее количество жаберных тычинок отмечено у жилого кижуча оз. Гольгинское — в среднем 18 (16–20). Из всех меристических признаков наиболее устойчиво число жаберных лучей, жаберных тычинок и лучей в спинном и анальном плавниках.

Популяции кижуча различных водоемов достоверно отличаются целым рядом пластических и меристических признаков. Из меристических признаков самый широкий диапазон изменчивости свойствен количеству пилорических придатков, наименьший — числу жаберных лучей и жаберных тычинок.

В пределах рассмотренного ареала обнаружена морфобиологическая неоднородность азиатского кижуча; выделяется несколько стад, различающихся районами размножения и нагула молоди — Камчатка, Утка, Большая, Тауй, Кухтуй. Экстерьер кижуча географически удаленных популяций, види-

мо, формируется под воздействием разных экологических условий в пресноводный и морской периоды его жизни. Наиболее значимые отличия проявляются в количестве пилорических придатков, позвонков и числе чешуй в боковой линии. Существует определенная закономерность в их изменчивости: у кижуча более южных популяций (река Большая) меньше пилорических придатков и позвонков, чем у рыб северных рек (Тауй, Кава, Челомджа). В сравнении с особями системы рек Кухтуй–Тауй кижуч реки Большая низкотел, у него меньше длина парных и высота непарных плавников. Различия по этим признакам значительно превышают границы подвидового ранга: $CD = 1,28$. В свою очередь кижуч реки Камчатка (восточное побережье) имеет ряд фенотипических отличий от кижуча западной Камчатки (река Утка, ключ Карымайский).

Практически во всех основных районах воспроизводства кижуча на Камчатке существуют две формы — ранняя и поздняя (по времени нереста) или летняя и осенняя (по времени начала нерестового хода). Сезонные расы кижуча отличаются ростом в море, строению чешуи и рядом морфометрических и биологических показателей. Осеннему кижучу свойствен высокий темп роста в год нерестовой миграции и несколько большие значения радиуса чешуи. Высота тела, длина спинного и высота анального плавников у кижуча осенней расы одной речной системы превышают таковые рыб ключевых систем, но имеют меньше антеанальное и антевентральное расстояния и диаметр глаз.

Популяции пресноводного кижуча обнаружены не только в озерах, полностью изолированных от моря, но и в озерах, имеющих постоянную связь с морем (оз. Голыгинское). Высокий темп их роста обусловлен, скорее всего, хорошими кормовыми условиями в большинстве озер и наличием рыбного корма. Созревание происходит преимущественно в возрасте 2+, 3+ и 4+. Абсолютная индивидуальная плодовитость самок и биопоказатели жилого кижуча разнятся в озерах разного типа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР. Ч.1. С. 196–198.

Берг Л.С. 1953. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 242–260.

Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики численности стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.

Вронский Б.Б. 1972. Размножение чавычи р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 2. С. 293–308.

Ведищева Е.В. 2004. Особенности биологии и возможности промыслового использования лососей рода *Oncorhynchus* северных Курильских островов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 25 с.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. 1982. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 6. С. 974–980.

Воловик С.П. 1967. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на южном Сахалине // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: Техн. ин-т рыбной пром-сти и хоз-ва, 24 с.

Горшков С.А. 1977. К вопросу о дорсальных фонтанелях у жилых и карликовых форм кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) и нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Основы классификации и филогении лососевидных рыб // Сб. науч. тр. Л.: Зоол. ин-т. С. 49–53.

Грибанов В.И. 1948. Кижуч // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 28. С. 43–101.

Двинин П.А. 1949. Озерный кижуч // Докл. АН СССР. Т. 69. № 5. С. 695–697.

Зорбиди Ж.Х. 1974. Динамика численности камчатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) и экология его молоди в пресных водах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 35 с.

Зорбиди Ж.Х. 1970. О динамике стада кижуча // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. Вып. 6. С. 61–72.

Зорбиди Ж.Х. 1990. Сезонные расы у кижуча // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 1. С. 31–41.

Иванков В.Н. 1967. О сезонных расах горбуши // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 61. С. 147–151.

Иванков В.Н. 1971. Сезонные расы горбуши Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. Т. 15. Вып. 3. С. 34–43.

- Кузнецов И.И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. ст. Т.2. Вып. 3. 196 с.
- Куренков С.И. 1970. Красная озера Саранного (Командорские острова) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 49–60.
- Куренков С.И. 1972. Морфоэкологические особенности жилой нерки Кроноцкого озера // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 82. С. 125–134.
- Куренков С.И. 1977. Жилой кижуч камчатских озер // Вопр. геогр. Камчатки. Вып. 7. С. 52–55.
- Куренков С.И., Горшков С. А., Толстяк Т.И. 1982. Распространение и биология пресноводного кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 6. С. 966–973.
- Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. 1929. Материалы по рыбам Шантарского моря // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. ст. Т. 3. Вып. 1. 139 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 454 с.
- Медников Б.М. 1963. Экологические формы рыб и проблемы симпатрического видообразования // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 1. С. 70–77.
- Правдин И.Ф. 1928. Очерк западно-камчатского рыболовства в связи с общими вопросами дальневосточной рыбопромышленности // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. ст. Т. 1. Вып. 1. С. 169–266.
- Правдин И.Ф. 1940. Обзор исследований дальневосточных лососей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 18. 107 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 375 с.
- Рогатных А.Ю. 1989. Фено- и генотипическая изменчивость охотоморского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) // Биологические науки. № 2. С. 38–42.
- Рогатных А.Ю. 1990. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря (особенности распространения, структура популяций, экология и промысел) // Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Семенченко А.Ю. 1989. Приморская сима. Владивосток: ДВО АН СССР, 192 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ, 334 с.
- Смирнов А.И. 1960. К характеристике биологии, размножения и развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) // Вестник МГУ. Серия 6. № 1. С. 9–19.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод. Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 11. 200 с.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. Коротчаев Ю.А., Макоедов А.Н. 2001. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 336 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Foerster R.E. and W.E. Ricker. 1953. The coho salmon in Cultus Lake and Sweitser Creek // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol. 10, № 6.
- Ricker W.E. 1972. The stock concept in pacific salmon. Vancouver, 231 p.
- Sano S. 1959. The ecology and propagation of genus *Oncorhynchus* found in Northern Japan // Sci. Rep. Hokk. Salmon Hatchery. № 14. P. 21–90.
- Skud B.E. 1958. Relation of adult pink salmon size to time of migration and fresh-water survival // Copeia. № 3. P. 170–176.