

УДК 597.553.2.574.3

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЧНОЙ И ОЗЁРНОЙ ФОРМ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) НА ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ

© 2010 г. А. М. Каев*, Л. В. Ромасенко

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск

* E-mail: kaev@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 02.06.2009 г.

Показаны морфобиологические различия кеты *Oncorhynchus keta*, обитающей в реках и озёрах на о-вах Итуруп и Кунашир. Различия между кетой разных островов сводятся в основном к межпопуляционной изменчивости роста, обусловленной действием преимущественно экологических факторов. Прежде всего, это различия по темпу роста и числу склеритов в 1-й годовой зоне роста чешуи, связанные с особенностями нагула в районах действия разных течений. Различия между речной и озёрной формами кеты в большей мере определяются действием отбора по размерам тела и продуцированием разного количества икринок самками.

Ключевые слова: Курильские острова, речная и озёрная кета, структура чешуи, размеры тела, плодовитость.

Реки на южных Курильских островах сравнительно короткие, в наиболее крупных из них верхние нерестилища кеты *Oncorhynchus keta* удалены от устья всего на 9–13 км, а во многих небольших водотоках нижние нерестилища начинаются в нескольких десятках метров от устья. В отличие от Сахалина, где выделяются несколько крупных центров воспроизводства этого вида (Иванков, 1972, 1993; Иванкова и др., 2000; Каев, 2001), на южных Курильских островах кета заходит на нерест почти во все реки, если в них нет естественных преград для миграции. Такое широкое расселение обеспечивается высоким уровнем грунтового питания рек, составляющим около 50% годового объёма против 20–30% в реках Сахалина (Ресурсы ..., 1973). Оно связано с глубокой циркуляцией подземных вод в породах, сформированных современным вулканизмом, и их интенсивным выходом в ложе рек и озёр. Последнее обусловило возможность нереста кеты в озёрах и появление её уникальной формы, отнесённой к озёрному экотипу и находящейся предположительно на стадии формирования озёрной расы (Иванков, 1984, 1985). Для рыб этого экотипа при заходе в протоки озёр характерна меньшая степень зрелости половых продуктов и слабое развитие брачных изменений по сравнению с рыбами, мигрирующими в реки (Иванков, 1970; Каев, 1986). Кроме того, озёрная кета высокотелая, и по этой причине масса её тела больше, чем у одноразмерных речных рыб (Каев и др., 1996). Результаты впервые проведённого исследования ДНК-

маркёров кеты о. Итуруп подтверждают предположение о репродуктивной изоляции этих форм. Уровень различий между речными выборками, взятыми в далеко расположенных друг от друга реках, оказался меньше, чем между речными и озёрными выборками из сравнительно близко расположенных водоёмов (Каев и др., 2008). Тем не менее, изученность этих форм в сравнительном плане остаётся слабой в силу фрагментарности сбора проб, особенно озёрной кеты. К примеру, по одним данным, озёрная кета в среднем крупнее и плодовитее речной (Иванков, Броневский, 1974), по другим – крупнее, но менее плодовита (Каев, 1986; Каев, Romasenko, 2003). В этой связи нами предпринято обобщение имеющихся материалов с целью сравнительного изучения морфобиологических показателей речной и озёрной кеты южных Курильских островов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходным материалом для исследования послужили сборы речной и озёрной форм кеты, мигрирующей на нерест в водоёмы о-вов Итуруп и Кунашир, а также молоди данного вида (рис. 1). На о. Итуруп сборы осуществляли в 1974–1995 гг. ежегодно в реках Курилка и Рыбацкая и эпизодически в протоке оз. Сопочное, а также эпизодически в этих водоёмах в 2000-х гг.; на о. Кунашир – в 1993–2008 гг. ежегодно в р. Илюшина и с пропуском некоторых лет в протоке оз. Песчаное. Пробы молоди собирали при её нагуле в морском

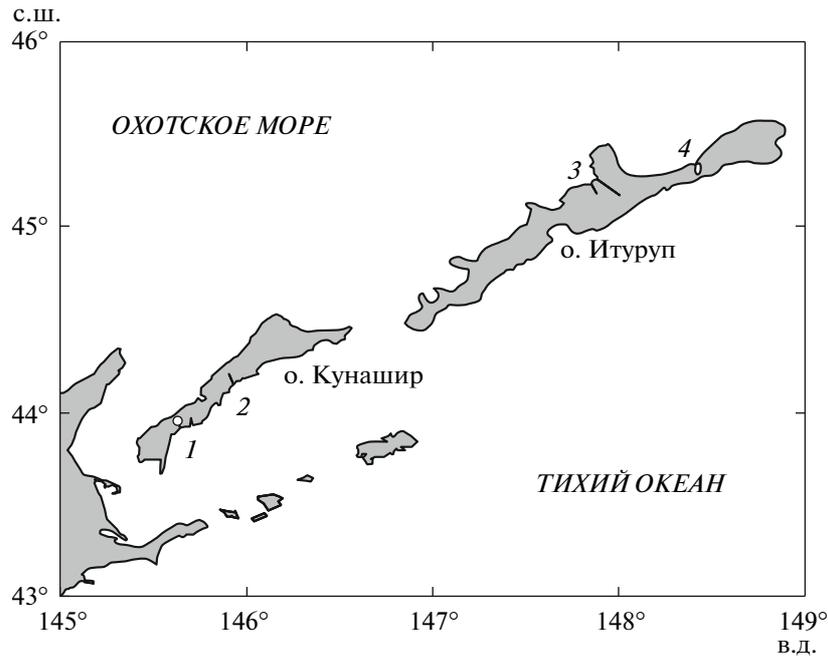


Рис. 1. Районы изучения речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* на островах Кунашир и Итуруп. Цифрами обозначены места впадения проток озёр Песчаное (1) и Сопочное (4) и рек Илюшина (2), Рыбацкой и Курилки (3).

прибрежье о. Кунашир (1974 г.) и в протоке оз. Сопочное в период покатной миграции (в конце июня 1984, 1986–1988 гг.), а также в процессе мониторинга в морском прибрежье о. Итуруп.

Реки Рыбацкая и Илюшина являются водотоками средней величины, площадь типичных нерестилищ кеты в каждой из них составляет 4 тыс. м²; р. Курилка относится к крупным водотокам, площадь нерестилищ 18 тыс. м². Площадь нерестилищ в озёрах Сопочное и Песчаное достоверно не известна. Судя по их малому количеству в притоках-ручьях (по несколько сотен квадратных метров), не менее 90% кеты нерестится в озёрах, в которых нерестилища расположены обычно вдоль берегов в районах примыкания скалистых возвышенностей (Каев, Ардавичус, 1984; Каев, Струков, 1999).

Для решения поставленной задачи сопоставляли длину тела по Смитту (АС), абсолютную и относительную (к длине тела, шт./см) плодовитость самок, а также значения коэффициента упитанности по Фультону, отражающего различия в соотношении массы и длины тела у кеты речной и озёрной форм.

Учитывая межгодовую изменчивость размеров тела и плодовитости кеты (Каев, 1994, 1999; Nelle, Hoffman, 1995; Bigler et al., 1996; Kaeriyama, 1996), для корректного сопоставления биологических показателей рыб использовали пробы, собранные в разных водоёмах в одни и те же годы, что резко ограничило объём сравниваемых данных из-за несовпадения периодов изучения кеты на разных

островах. Следующее ограничение связано с необходимостью учёта возраста сравниваемых рыб: кета представлена пятью возрастными группами (от 2+ до 6+), от их соотношения в выборке зависят средние показатели длины рыб и плодовитости самок. Сравнение проводили по четырёхлеткам (3+) и пятилеткам (4+), которые доминировали по численности. Однако их доли в разные годы менялись от равных до исключительного преобладания одной из этих групп. В связи с этим, из анализа размеров исключались выборки, включавшие менее 12 рыб, из анализа плодовитости – менее 5 самок. Наконец, из данных, полученных разными исследователями при эпизодическом изучении кеты на о. Итуруп в 2000-е гг., для анализа использованы только те, по которым обнаружен первичный материал (записи биологических анализов и чешуйные препараты, по которым заново определяли возраст).

Особенности роста рыб в раннем возрасте изучены по структуре чешуи, для чего измеряли межсклеритные расстояния в 1-й годовой зоне роста, включая годовое кольцо; за него принимали группу склеритов с минимальной суммой 4 последовательно измеренных межсклеритных расстояний. Измерения проводили от центра чешуи по наибольшему радиусу. Для унификации данных значения межсклеритных расстояний выражены в процентах к длине радиуса 1-й годовой зоны. При построении склеритограмм данные по каждой чешуе были нормированы по среднему числу склеритов в 1-й годовой зоне роста. При анализе

Таблица 1. Биологические показатели речной (над чертой) и озёрной (под чертой) форм кеты *Oncorhynchus keta* на о. Кунашир

Показатели	Возраст, лет	M	SD	lim	Число лет наблюдений
Длина (AC), см	3+	<u>64.5</u>	<u>1.41</u>	<u>62.6–67.0</u>	<u>12</u>
		<u>65.1</u>	<u>1.42</u>	<u>63.3–68.2</u>	<u>12</u>
	4+	<u>68.5</u>	<u>1.58</u>	<u>66.4–70.9</u>	<u>12</u>
		<u>69.8</u>	<u>2.06</u>	<u>65.8–72.4</u>	<u>12</u>
Коэффициент упитанности по Фультону	3+	<u>1.36</u>	<u>0.058</u>	<u>1.26–1.43</u>	<u>12</u>
		<u>1.43</u>	<u>0.062</u>	<u>1.32–1.54</u>	<u>12</u>
	4+	<u>1.38</u>	<u>0.054</u>	<u>1.27–1.45</u>	<u>12</u>
		<u>1.45</u>	<u>0.065</u>	<u>1.31–1.53</u>	<u>12</u>
Абсолютная плодовитость, шт.	3+	<u>2404</u>	<u>129</u>	<u>2165–2581</u>	<u>11</u>
		<u>2062</u>	<u>128</u>	<u>1864–2324</u>	<u>11</u>
	4+	<u>2515</u>	<u>245</u>	<u>2136–3012</u>	<u>11</u>
		<u>2216</u>	<u>187</u>	<u>1906–2508</u>	<u>11</u>
Относительная плодовитость, шт./см	3+	<u>37.8</u>	<u>1.52</u>	<u>35.0–40.3</u>	<u>11</u>
		<u>32.4</u>	<u>1.52</u>	<u>29.7–34.8</u>	<u>11</u>
	4+	<u>37.5</u>	<u>3.53</u>	<u>32.9–45.8</u>	<u>11</u>
		<u>32.7</u>	<u>2.04</u>	<u>29.5–36.2</u>	<u>11</u>

Примечание. Расчёт статистических показателей выполнен по среднегодовым значениям.

использованы обобщённые данные для самцов и самок, так как зависящие от пола особей различия в структуре чешуи на первом году роста у кеты практически отсутствуют (Николаева, Семенец, 1983).

В дополнение к этому определяли соотношение длины тела и числа склеритов на чешуе у мальков в протоке оз. Сопочное и на прибрежном морском мелководье в районе впадения рек Курилка и Рыбацкая. Состав пищевых комков у молоди кеты и горбуши *O. gorbusha*, пойманной на прибрежном морском мелководье о. Кунашир, определяли, как и у пойманной в процессе мониторинга в прибрежье о. Итуруп (Каев и др., 1993), до крупных таксономических единиц (отряд, подотряд).

Статистическая обработка проведена в соответствии с руководством Плохинского (1970). В тексте и в таблицах использованы следующие символы: M – среднее значение, SD – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, lim – предельные значения, F_d – критерий Фишера, p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – объём выборки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На о. Кунашир озёрные рыбы в среднем за все годы синхронных наблюдений были крупнее речных (табл. 1), однако различия между ними по

длине тела в обеих возрастных группах статистически недостоверны. Так, в 4 случаях среди четырёхлеток и в 1 из 12 случаев среди пятилеток оказались крупнее речные рыбы; а имели одинаковую с озёрными рыбами длину – соответственно в 2 и 1 случае из 12. В то же время, во всех сравниваемых выборках для озёрных рыб были характерны более высокие значения коэффициента упитанности; различия между средними значениями этого показателя достоверны как у четырёхлетних ($F_d = 6.50$, $p < 0.05$), так и у пятилетних ($F_d = 9.24$, $p < 0.01$) особей. Самки озёрной кеты возрастных групп 3+ и 4+ во все годы наблюдений были менее плодовиты – соответственно $F_d = 39.16$, $p < 0.001$ и $F_d = 10.42$, $p < 0.01$. Поскольку в большинстве случаев они имели большую длину тела, различия по величине относительной плодовитости между рассматриваемыми формами кеты оказались высоко достоверными: 3+ – $F_d = 70.12$, $p < 0.001$, 4+ – $F_d = 15.03$, $p < 0.001$.

На Итурупе число синхронных наблюдений за речной и озёрной формами кеты меньше, чем на Кунашире, кроме того они шире распределены по времени (часть наблюдений проведены в 1980-е, часть – в 2000-е гг.). Тем не менее, при сопоставлении аналогичных данных получены сходные результаты: озёрная кета в среднем крупнее и упитаннее, но характеризуется меньшими показателями абсолютной и относительной плодови-

Таблица 2. Биологические показатели речной (над чертой) и озёрной (под чертой) форм кеты *Oncorhynchus keta* на о. Итуруп

Показатели	Возраст, лет	<i>M</i>	<i>lim</i>	Число лет наблюдений
Длина (АС), см	3+	<u>69.5</u>	<u>64.1–74.0</u>	<u>6</u>
		<u>70.9</u>	<u>68.6–73.7</u>	<u>6</u>
	4+	<u>72.7</u>	<u>67.1–75.7</u>	<u>5</u>
		<u>73.8</u>	<u>69.2–78.4</u>	<u>5</u>
Коэффициент упитанности по Фультону	3+	<u>1.34</u>	<u>1.27–1.39</u>	<u>6</u>
		<u>1.42</u>	<u>1.32–1.51</u>	<u>6</u>
	4+	<u>1.33</u>	<u>1.27–1.38</u>	<u>5</u>
		<u>1.38</u>	<u>1.30–1.47</u>	<u>5</u>
Абсолютная плодовитость, шт.	3+	<u>2304</u>	<u>2146–2507</u>	<u>4</u>
		<u>2189</u>	<u>2040–2290</u>	<u>4</u>
	4+	<u>2363</u>	<u>2180–2530</u>	<u>4</u>
		<u>2201</u>	<u>1829–2454</u>	<u>4</u>
Относительная плодовитость, шт./см	3+	<u>34.5</u>	<u>33.7–35.5</u>	<u>4</u>
		<u>32.0</u>	<u>30.7–33.6</u>	<u>4</u>
	4+	<u>33.5</u>	<u>32.7–34.0</u>	<u>4</u>
		<u>30.6</u>	<u>26.7–31.8</u>	<u>4</u>

Примечание как в табл. 1.

тости (табл. 2). При этом по длине тела речные рыбы возрастной группы 3+ (6 синхронных выборок) в одном случае были крупнее и в двух случаях одинаковы с озёрными рыбами, а 4+ (5 выборок) – были крупнее в одном случае; но во всех сравниваемых выборках для них были характерны меньшие значения коэффициента упитанности. Диссонансом выглядит 1 из 4 случаев у четырёхлеток, когда озёрная кета оказалась плодовитее речной, но в этом, как и во всех других случаях, значения относительной плодовитости самок озёрной кеты меньше, чем самок речной кеты.

При сопоставлении длины тела кеты с разных островов обнаруживается, что во всех случаях среди речной и озёрной формы рыбы на Итурупе были заметно крупнее (табл. 3). В то время как по абсолютной плодовитости самок различия неопределённые, то плодовитее самки с одного острова, то с другого. Причём, судя по изменениям относительной плодовитости, такая неопределённость не связана с размерами тела самок.

При сопоставлении числа склеритов в 1-й годовой зоне роста чешуи (табл. 4) во всех случаях, будь то речная или озёрная форма кеты, у рыб на Кунашире оно было достоверно ($p < 0.001$) больше, чем у рыб на Итурупе. В то же время, между самими формами на разных островах различия выражены несравненно слабее. Почти во всех случаях число склеритов у речных рыб было меньше, но только в одном случае (2006 г., Иту-

руп) эта разность была значимой при $p < 0.05$ и в двух случаях (2006 г., Кунашир и 2004 г., Итуруп) – при $p < 0.01$.

При попарном сравнении склеритограмм 1-го года роста чешуи речной и озёрной кеты во всех случаях выявлены однонаправленные расхождения в левой части кривых, что свидетельствует о неслучайном характере их появления. Причём, у кеты о. Итуруп межсклеритные расстояния в этой части склеритограмм были шире у речной формы, а у кеты о. Кунашир, напротив, у озёрной формы (рис. 2). Попутно заметим, что ширину межсклеритных расстояний у разных рыб сопоставляли не от центра чешуи, как принято в исследованиях такого рода, а начиная от 1-го годового кольца в направлении центра чешуи, что позволяет выявить различия в склеритограммах у рыб разных популяций, связанные как со скоростью роста в раннем онтогенезе, так и со сроками начала формирования чешуи (Каев, 1998). При этом склеритограммы в каждой из выборок были нормированы по среднему числу склеритов в 1-й годовой зоне роста на чешуе у рыб в соответствующих выборках.

Несмотря на, казалось бы, небольшое расхождение в левой части сравниваемых склеритограмм, различия между средними значениями межсклеритных расстояний соответствующих выборок (по порядковому номеру склерита) были достоверными. Так, при попарном сравнении вы-

Таблица 3. Биологические показатели речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* на островах Кунашир (над чертой) и Итуруп (под чертой)

Годы	Длина (АС), см		Абсолютная плодовитость, шт.		Относительная плодовитость, шт./см	
	3+	4+	3+	4+	3+	4+
Речная форма						
1994	$\frac{61.0}{66.0}$	$\frac{66.6}{69.3}$	—	—	—	—
1995	$\frac{63.2}{66.7}$	$\frac{66.5}{70.2}$	$\frac{2165}{2339}$	$\frac{2183}{2519}$	$\frac{35.0}{36.1}$	$\frac{33.4}{36.3}$
2004	$\frac{65.2}{69.2}$	$\frac{68.6}{72.0}$	$\frac{2329}{2345}$	$\frac{2594}{2368}$	$\frac{37.6}{34.6}$	$\frac{38.3}{34.0}$
2006	$\frac{63.4}{64.1}$	$\frac{66.4}{67.1}$	$\frac{2338}{2146}$	$\frac{2136}{2180}$	$\frac{37.3}{34.1}$	$\frac{32.9}{33.4}$
Озёрная форма						
2004	$\frac{64.7}{69.6}$	$\frac{68.7}{73.0}$	$\frac{1917}{2290}$	$\frac{2061}{2235}$	$\frac{31.0}{33.6}$	$\frac{30.6}{31.9}$
2006	$\frac{63.3}{68.6}$	$\frac{66.6}{69.2}$	$\frac{1864}{2040}$	$\frac{1906}{1829}$	$\frac{29.7}{31.0}$	$\frac{29.5}{26.7}$

Таблица 4. Число склеритов в первой годовой зоне роста чешуи речной (над чертой) и озёрной (под чертой) форм кеты *Oncorhynchus keta* на островах Кунашир и Итуруп

Год	Кунашир			Итуруп		
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>n</i>
2002	$\frac{30.5}{30.8}$	$\frac{2.00}{1.83}$	$\frac{17}{38}$	$\frac{26.9}{27.1}$	$\frac{1.79}{2.04}$	$\frac{59}{61}$
	$\frac{31.1}{31.3}$	$\frac{1.44}{1.95}$	$\frac{72}{59}$	$\frac{26.0}{26.8}$	$\frac{1.32}{1.70}$	$\frac{61}{59}$
2006	$\frac{30.3}{29.3}$	$\frac{2.53}{1.96}$	$\frac{72}{69}$	$\frac{25.7}{26.5}$	$\frac{1.79}{1.96}$	$\frac{70}{39}$

борок в зоне расхождения левых частей склеритограмм у речной и озёрной кеты о. Кунашир значения критерия Фишера составляли от 2.9 до 19.8 (в среднем 8.65), превышая 1-й, 2-й и 3-й пороги значимости соответственно в 3, 5 и в 1 случае из 10. При сопоставлении остальных пар значения критерия Фишера составляли от 0.005 до 10.6 (в среднем 2.35), превышая 1-й или 2-й порог значимости в 21.5% случаев. Равным образом обстоит ситуация и при сравнении в зоне расхождения левых частей склеритограмм речной и озёрной кеты о. Итуруп: от 1.5 до 90.7 (в среднем 23.4), превышая 1-й, 2-й и 3-й порог значимости соответственно в 2, 4 и в 8 случаях из 15. В остальных парах — от 0.002 до 20.4 (в среднем 3.88), превышая 1 из 3 стандартных порогов значимости в 32.8% случаев.

Нет нужды приводить аналогичные данные сравнения соответствующих выборок кеты с раз-

ных островов, достоверность их различия очевидна (степень расхождения левой части склеритограмм значительно больше), тем более, что ранее уже была показана статистическая достоверность расхождения левой части склеритограмм 1-й годовой зоны роста чешуи у кеты речного экотипа по двум рекам каждого из этих островов (Каев, 1998).

Левая часть склеритограмм характеризует молодь кеты с 2–6 склеритами на чешуе, относящуюся по степени развития к ранним сеголеткам (pre-fingerling), у которых ещё только происходят морфологические перестройки, направленные на усиление функций плавания и питания (Каегуама, 1986). На южных Курильских островах такая молодь редко встречается в реках, она обитает в основном в бухтах и заливах прибрежной морской зоны (Каев, Чупахин, 2002). Для понимания

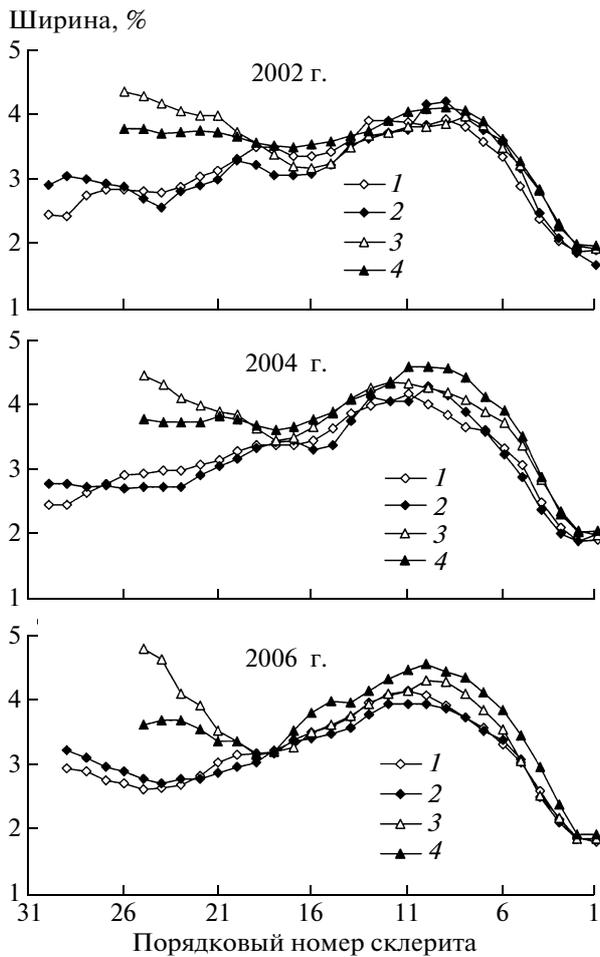


Рис. 2. Склеритограммы первой годовой зоны роста чешуи кеты *Oncorhynchus keta* о-вов Кунашир (1–2) и Итуруп (3–4), пойманной в 2002, 2004, 2006 гг.: 1, 3 – речная кета, 2, 4 – озёрная кета; отсчёт склеритов – от первого годового кольца к центру чешуи; под шириной (ось ординат) понимается ширина межсклеритного расстояния.

причин выявленных различий в склеритограммах чешуи приведём ранее неопубликованные данные, полученные при изучении мальков.

Молодь кеты, отловленную в близкие по датам сроки в протоке оз. Сопочное и на прибрежном морском мелководье в районе впадения рек Курилка и Рыбацкая, ранжировали по числу склеритов на чешуе. При сопоставлении выяснилось, что при одинаковом числе склеритов мальки из моря были крупнее. Обобщённые данные по длине тела молоди в соответствии с числом склеритов на чешуе представлены на рис. 3.

В 1974–1988 гг. проводили изучение биологии молоди в бухтах и заливах о. Итуруп. На Кунашире только в 1974 г. в Южно-Курильской бухте удалось собрать одну пробу молоди кеты и две пробы горбуши. При вскрытии желудков было замечено, что состав пищевого комка у молоди, пойман-

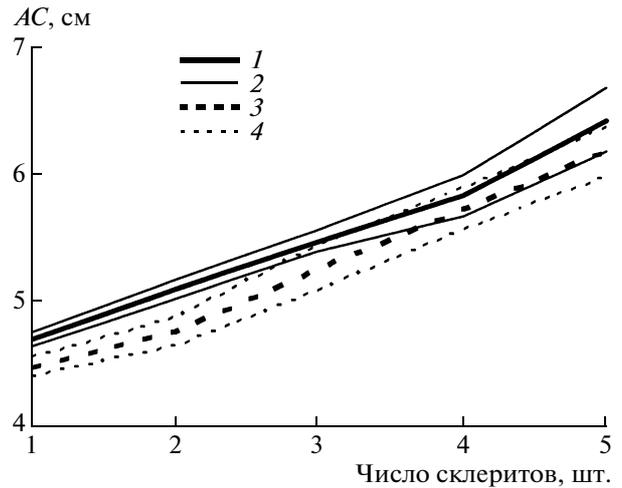


Рис. 3. Изменения длины тела (АС) в зависимости от числа склеритов на чешуе у молоди кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп – на прибрежном морском мелководье в районе впадения рек Курилка и Рыбацкая (1, 2) и в протоке оз. Сопочное (3, 4) – в среднем в 1984, 1986–1988 гг.: 1, 3 – средние значения, 2, 4 – границы 95%-ного доверительного интервала.

ной в прибрежье Кунашира, разнообразнее, чем в прибрежье Итурупа. В желудках кеты из б. Южно-Курильской были обнаружены 10 крупных таксономических групп кормовых организмов против 7 у кеты из прибрежного мелководья и бухт Итурупа, у горбуши – соответственно 12 против 4. Существенные различия отмечены также по степени доминирования в пищевом комке отдельных групп кормовых организмов. Набор основных компонентов в пище мальков, особенно горбуши, в прибрежье Итурупа был уже, что хорошо иллюстрируется меньшим значением коэффициента вариации, рассчитанного по весовым долям отдельных компонентов пищевого комка (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для понимания причин выявленных различий по морфобиологическим показателям между рыбами разных популяций кеты южных Курильских островов рассмотрим условия их вероятного возникновения. Морские воды в этом районе характеризуются необычайной сложностью и своеобразием гидрологического режима в результате взаимодействия разнородных водных масс (Верхунов, 1997), что способствует их высокой продуктивности. Наибольшие показатели первичной продукции характерны для вод, прилегающих к проливам Фриза и Буссоль с охотоморской стороны, с тихоокеанской стороны – к проливам Екатерины и Буссоль (Налетова и др., 1997). При этом фоновая концентрация биогенных элементов здесь почти постоянно гораздо выше, чем в

Таблица 5. Длина тела и вариация состава пищевого комка у молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* в прибрежных водах островов Кунашир и Итуруп в 1974 г.

Вид	Остров	Дата поимки	Длина (AC), см			Состав пищевого комка (CV, %)
			<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>n</i>	
Кета	Итуруп	8 июня	4.03	0.284	113	102.1
	Кунашир	10 июня	4.02	0.322	128	127.2
Горбуша*	Итуруп	8 июня	3.37	0.151	165	140.3
	Кунашир	10 июня	3.58	0.204	159	223.6
	Итуруп	28 июня	4.04	0.295	81	65.7
	Кунашир	27 июня	4.05	0.388	110	123.9

Примечание. * – первичные материалы любезно представлены В.М. Чупахиным.

окружающих охотоморских и тихоокеанских водах за счёт формирования охотоморских вихрей и стримеров (боковых, относительно островной дуги, выбросов холодных вод), обусловленных взаимодействием как крупномасштабных, так и приливных течений с подводным рельефом Курильской гряды (Дарницкий, Булатов, 1997). Приливо-отливное перемешивание в сочетании с горизонтальным турбулентным водообменом оказывает наиболее существенное влияние на формирование, в частности, термических характеристик непосредственно прибрежного мелководья у южных Курильских островов (Самко, Новиков, 1998).

Однако из рассматриваемых нами островов все это в большей мере относится к Итурупу, гидрологические особенности в прибрежье которого определяются антициклоническим круговоротом вод в результате взаимодействия течений Соя и Ойясио, а также выноса сюда с севера водных масс Охотского моря. Такое формирование термогалинного режима и зоопланктонных сообществ приводит к созданию в прибрежье центральной и северной части охотоморской стороны Итурупа оптимальных условий для нагула молоди лососей и, как следствие, к высокой эффективности воспроизводства местных популяций горбуши и кеты (Ефанов и др., 1990; Каев и др., 1993). Кунашир же находится в основном под воздействием ветви тёплого течения Соя, проникающей из Японского моря через прол. Лаперуза в юго-западную часть Охотского моря. Часть вод этого течения выносятся в океан через разделяющий острова прол. Екатерины вдоль побережья Кунашира. В то время как вдоль южного побережья Итурупа в противоположном направлении движется поток холодных вод из океана в Охотское море, создавая в прол. Екатерины в летне-осенний период хорошо выраженный фронт с горизонтальным градиентом температуры до 3°C на милю (Фукс и др., 1997). В результате в прилегающих к Кунаширу водах зоопланктон представлен

в основном тепловодной группировкой (цусимских вод), в которой встречаются субтропические и даже тропические виды (Бродский, 1959).

Благоприятные условия нагула молоди лососей в прибрежье Итурупа обуславливают, судя по левой части склеритограмм, высокий темп роста кеты на стадиях малька – раннего сеголетка в сравнении с кетой из ряда других районов её воспроизводства в бассейне Охотского моря, в том числе и о. Кунашир (Каев, 1998). Новые данные (см. рис. 2) подтвердили существенную разницу в росте молоди кеты в прибрежье этих островов. С таким заключением хорошо согласуются полученные данные по питанию мальков. Заметим, что по результатам многолетнего изучения молоди горбуши и кеты в прибрежье Итурупа установлено, что при ухудшении условий питания не только уменьшается индекс её накормленности, но в её желудках увеличивается количество второстепенных кормовых объектов (Каев, Чупахин, 2002). Данные табл. 5 как раз и показывают, судя по вариабельности состава пищевых комков у мальков с примерно одинаковой длиной тела, что спектр питания у молоди обоих видов в прибрежье Кунашира шире. Естественно, что у кеты вариабельность выше, чем у горбуши, в силу особенностей питания этих видов. Косвенно о худших условиях питания молоди лососей в прибрежье Кунашира свидетельствует также тот факт, что в формировании численности местной горбуши, в отличие от горбуши Итурупа, большое значение принадлежит факторам, зависящим от плотности: выживаемость поколений с изначально высокой численностью покатников, как правило, ниже (Каев, Romasenko, 2007).

На первый год жизни кеты приходится в среднем 40% прироста длины тела у 4-леток и 36% – у 5-леток (Каев, 1999). Это позволяет предположить, что различие по длине тела между популяциями кеты двух островов возникает за счёт более высокого темпа роста в первые 2–3 мес. жизни в прибрежных водах Итурупа. Расхождения в левой

части склеритограмм у речной и озёрной форм кеты также объяснимы условиями обитания молоди. Молодь речной формы скатывается из рек в основном в мае–июне в большинстве своём с остатком желточного мешка, переходя на активное внешнее питание в ранний морской период жизни. В это время на прибрежном мелководье Итурупа она питается в основном амфиподами, калянидами и икрой малоротой корюшки *Hypomesus japonicus*, а после откочёвки в открытые воды заливов — в основном калянидами и личинками рыб. Для озёрной формы кеты, напротив, характерен длительный нагул молоди в пресных водах, где в пище также присутствуют амфиподы, но преобладают в питании личинки и имаго насекомых — до 100% в период их массового вылета, после чего основная часть молоди в конце июня — начале июля скатывается в морские воды. Существенны различия и по индексу наполнения желудка: в бухтах и на прибрежном морском мелководье в среднем 185‰, на акватории заливов — 260‰, а в оз. Сопочное — 117‰ (Каев, 2003). Следствием этого является замедленный рост мальков при нагуле в озёрах в сравнении с таковым в морских водах (см. рис. 3), что и находит своё отражение в конфигурации левой части склеритограмм речной и озёрной форм кеты на Итурупе (см. рис. 2).

На Кунашире, напротив, молодь озерной формы кеты растёт быстрее. О возможной причине медленного роста в прибрежных водах указано выше. В отношении нагула во внутренних пресных водах можно предположить, что условия в них не будут различаться столь разительно, так как вся южная часть архипелага, включая Кунашир и Итуруп, оказалась пригодной для заселения преобладающей здесь восточноазиатской (палеарктической) флорой и фауной (Богаатов, 2002). Различия могут быть обусловлены более быстрым прогревом водоёмов на Кунашире. Так, с апреля по ноябрь температура воды в р. Лесная на Кунашире в 1948–1959 гг. (Ресурсы ..., 1967) в среднем была на 4,2°C выше, чем в р. Китовая на Итурупе в 1962–1970 гг. (Ресурсы ..., 1976). Синхронно полученных данных нет, в связи с чем разность может быть иной. Однако о том, что на Кунашире общий прогрев выше, свидетельствует, к примеру, тот факт, что комплекс насекомых, обитающих на песчаных побережьях этого острова, значительно богаче по сравнению с Итурупом за счёт более теплолюбивых форм (Лелей и др., 2002). С этой точки зрения вполне логично, что левые части склеритограмм у озёрной формы кеты разных островов в меньшей степени расходятся, чем у речной формы. К тому же не исключено, что эти различия в склеритограммах несколько завышены, так как расчёт приростов проведён фактически на период, в течение которого происходит формирование одного скле-

рита. Для кеты о. Итуруп — это 10–11 сут. (Каев, 2003). Однако у кеты Кунашира за счёт обитания в более прогретых водах этот период может быть короче. Так, даже в пределах Кунашира число склеритов в 1-й годовой зоне роста чешуи у кеты на охотоморском побережье острова (30.1 ± 0.25 , р. Северянка) больше, чем на тихоокеанском побережье (29.2 ± 0.20 , р. Илюшина), где слабее влияние тёплых вод течения Соя (Каев, 1998). Возможно, с этим частично и связано большее число склеритов на чешуе 1-го года роста у кеты о. Кунашир, ибо дальнейшая конфигурация склеритограмм, отражающая рост на просторах Охотского моря, практически совпадает у рыб как разных экологических форм, так и происходящих с разных островов (см. рис. 2).

Итак, условия нагула молоди кеты в водах разных островов приводят к более крупным размерам тела на одном из них. При этом не выявлены различия по плодовитости самок, возможно, по причине того, что межгодичная изменчивость этого показателя выше уровня межтерриториальной. В то же время, рыбы озёрной формы в большинстве случаев крупнее рыб речной формы даже в условиях изначально более медленного роста первых (о. Итуруп). Эти формы устойчиво различаются также по такому важнейшему показателю динамики стада, как плодовитость самок.

По аналогии с неркой *O. nerka* (Коновалов, Шевляков, 1978), более крупные размеры озёрной формы кеты вполне объяснимы действием фактора отбора, ведь в мелководных курильских реках, особенно в районе нерестилищ, крупные и высокотельные рыбы чаще становятся жертвами хищников. Напротив, наиболее крупные и высокотельные самцы озерной формы получают преимущество при нересте вследствие присущего лососям ассортативного скрещивания (Чебанов, 1990, 1997), что обеспечивает наследование размеров тела в виде отцовского эффекта (Beacham, Murray, 1988).

Из биологических особенностей рассматриваемых форм кеты обращают на себя внимание различия по плодовитости самок, так как они реализуются на генетическом уровне: самки, нерестящиеся в реках, более плодовиты в сравнении с одноразмерными самками, нерестящимися в озёрах. По сути это должно отражать сложившийся более высокий уровень смертности в процессе воспроизводства рыб речной формы. Фактором, его обуславливающим, вполне может выступать донерестовая гибель производителей. Мелководность многих рек и ручьёв делает рыб уязвимыми при нападении хищников. Особенно большой урон лососям наносят чайки, которые выклёвывают глаза у рыб, скапливающихся на мелководных перекатах. По результатам вскрытия снулых самок их гибель до нереста в годы больших заходов в реках Кунашира и Итурупа в среднем со-

ставляет соответственно 20 и 26%, достигая в некоторых мелководных ручьях 74–80% (Каев, 1980; Каев, Струков, 1999). В отличие от нерестовых рек, протоки озёр либо короткие (Сопочное), либо глубокие – более 1 м (Песчаное), что резко снижает риск гибели рыб до нереста.

Выживаемость икры и эмбрионов на типичных нерестилищах кеты в реках является сравнительно высокой – от 83.6 до 93.2%, в среднем 88.6% (Каев, 1980). По озёрным нерестилищам данных нет, но, очевидно, она не может быть существенно выше. Разница в уровне элиминации молоди разных форм в периоды её обитания в озёрах, реках и на морском мелководье также, по-видимому, не является значимой. Даже при существенной разнице в условиях нагула молоди в водах Итурупа и Кунашира различия между кетой этих островов значимо проявляются только по темпу роста, но не по величине абсолютной и относительной плодовитости самок. По-видимому, в дальнейшем, в течение морского периода жизни, рыбы обеих экологических форм, по крайней мере, происходящие с одного острова, обитают в одних и тех же районах нагула. В частности, на это указывают синхронные для них изменения в склеритограммах чешуи. Например, для кеты из сборов в 2002 и 2004 г. снижение темпа роста при формировании 15–17 склеритов, а в 2006 г. смещение этого снижения у обеих форм кеты Итурупа на другие порядковые номера склеритов и отсутствие его у обеих форм кеты Кунашира (см. рис. 2).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют об устойчивых по годам различиях по некоторым биологическим показателям кеты южных Курильских островов, обусловленных спецификой условий воспроизводства, с одной стороны, в водах разных островов (Итуруп и Кунашир), а с другой – в реках и озёрах каждого из островов. При этом расхождения между кетой разных островов сводятся к межпопуляционной изменчивости роста рыб, которая формируется в основном под действием экологических факторов (Дгебуадзе, 2001). Прежде всего, это различия по темпу роста и числу склеритов в 1-й годовой зоне роста чешуи, связанные с особенностями обитания в районах, фоновые характеристики которых определяются действием разных течений. Неодинаковый темп роста в связи с условиями нагула молоди характерен и для разных форм кеты в пределах каждого острова. Однако расхождения между кетой речного и озёрного экотипов в большей мере определяются действием «неэкологических» факторов. Прежде всего, это отбор по размерам тела (включая высоту тела) и продуцирование неодинакового числа икринок самками как отражение разного уровня элиминации в процессе воспроизводства этих экотипов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатов В.В. 2002. Биогеографические проблемы Курильского архипелага // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Изд-во Дальнаука, С. 150–160.
- Бродский К.А. 1959. Зоопланктон морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, С. 5–46.
- Верхунов А.В. 1997. Развитие представлений о крупномасштабной циркуляции Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО, С. 8–19.
- Дарницкий В.Б., Булатов Н.В. 1997. Охотоморские вихри Прикурильского района // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО, С. 36–39.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Ефанов В.Н., Закирова З.М., Каев А.М. и др. 1990. Термический режим вод и состав зоопланктона в охотоморском побережье острова Итуруп в период нагула молоди лососей // Биология морского планктона. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, С. 53–61.
- Иванков В.Н. 1970. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты // Гидробиол. журн. Т. 6. № 2. С. 106–112.
- Иванков В.Н. 1972. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина // Уч. зап. Дальневост. гос. ун-та. Т. 60. Фауна и рыбохозяйственное значение прибрежных вод северо-западной части Тихого океана. С. 27–35.
- Иванков В.Н. 1984. Экотипы проходных рыб, роль экотипов в эволюции видов // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ, С. 5–9.
- Иванков В.Н. 1985. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, С. 85–91.
- Иванков В.Н. 1993. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 78–83.
- Иванков В.Н., Броневский А.М. 1974. Особенности биологии кеты, размножающейся на озёрных нерестилищах // Управление и информация. Вып. 10. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, С. 265–268.
- Иванкова Е.В., Борисовец Е.Э., Карпенко А.И., Хоревин Л.Д. 2000. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 467–476.
- Каев А.М. 1980. К воспроизводительной способности кеты (*Oncorhynchus keta*) острова Итуруп // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 104. С. 122–127.
- Каев А.М. 1986. Биологическая структура и формирование численности курильской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, С. 53–62.
- Каев А.М. 1994. Только ли морской промысел определяет “недоловы” кеты? // Рыб. хоз-во. № 4. С. 28–30.

- Каев А.М. 1998. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 650–658.
- Каев А.М. 1999. Динамика некоторых биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в связи с формированием ее численности // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 5. С. 669–678.
- Каев А.М. 2001. Распространение осенней кеты в связи с особенностями водоносных комплексов Сахалина и Курильских островов // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Изд-во Дальнаука, С. 344–349.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М., Ардавичус А.И. 1984. Топография нерестилищ кеты южных Курильских островов // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Сахалинск. отд. Географ. о-ва СССР. С. 111–114, 114–117.
- Каев А.М., Струков Д.А. 1999. Некоторые параметры воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* острова Кунашир // Тр. Сахалинск. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 2. С. 38–51.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2002. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Тр. Сахалинск. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 4. С. 116–132.
- Каев А.М., Чупахин В.М., Федотова Н.А. 1993. Особенности питания и пищевые взаимоотношения молоди лососей в прибрежных водах острова Итуруп // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 2. С. 215–224.
- Каев А.М., Ардавичус А.И., Ромасенко Л.В. 1996. Внутр популяционная изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* острова Итуруп в связи с топографией нерестилищ // Тр. Сахалинск. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 1. С. 7–13.
- Каев А.М., Афанасьев А.И., Рубцова Г.А. и др. 2008. О генетической дифференциации кеты речного и озерного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова // Мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. Современное состояние водных биоресурсов. Владивосток: Изд-во ТИНРО, С. 372–374.
- Коновалов С.М., Шевляков А.Г. 1978. Естественный отбор на размеры тела у тихоокеанских лососей *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Журн. общ. биол. Т. 39. № 2. С. 194–206.
- Лелей А.С., Стороженко С.Ю., Холин С.К. 2002. Насекомые (Insecta) // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Изд-во Дальнаука, С. 96–108.
- Налетова И.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. 1997. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО, С. 98–103.
- Николаева Е.Т., Семенец Н.И. 1983. К методике дифференциации стад кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) по структуре чешуи первого года роста // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 5. С. 735–745.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1967. Основные гидрологические характеристики Т. 18. Дальний Восток. Вып. 4. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеиздат, 126 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 4. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеиздат, 264 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1976. Основные гидрологические характеристики. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 4. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеиздат, 156 с.
- Самко Е.В., Новиков Ю.В. 1998. Термическая структура эпипелагиали вод в районе южных Курильских островов // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 124. С. 708–713.
- Фукс В.Р., Мичурин А.Н., Бобков А.А. и др. 1997. Истоки Ойасио. СПб.: Изд-во СПбГУ, 248 с.
- Чебанов Н.А. 1990. Поведение, ассортативное скрещивание и успех в нересте кижуча *Oncorhynchus kisutch* в естественных и экспериментальных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 4. С. 644–652.
- Чебанов Н.А. 1997. Роль эффекта «первого хозяина» в становлении доминантно-подчиненных отношений и определении величины репродуктивного успеха у тихоокеанских лососей // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 120–126.
- Beacham T.D., Murray C.B. 1988. A genetic analysis of body size in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Genome. V. 30. № 1. P. 30–35.
- Bigler B.S., Welch D.W., Helle J.H. 1996. A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 53. № 2. P. 455–465.
- Helle J.H., Hoffman M.S. 1995. Size decline and older at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–1992 // Can. Publ. Fish Aquat. Sci. № 121. P. 245–260.
- Kaeriyama M. 1986. Ecological study on early life of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Sci. Rept. Hokkaido Salmon Hatchery. № 40. P. 31–92.
- Kaeriyama M. 1996. Population dynamics and stock management of hatchery-reared salmon in Japan // Bull. Nat. Res. Inst. Aquacult. Suppl. 2. P. 11–15.
- Kaev A.M., Romasenko L.V. 2003. Some results of studying chum salmon in Ilushin and Sernovodka rivers on the Kunashir Island (Kuril Islands) // NPAFC. Doc. 670. P. 1–14.
- Kaev A.M., Romasenko L.V. 2007. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Kunashir Island, a southernmost population in Asia // Bull. NPAFC. № 4. P. 319–326.