

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА, ОРДЕНА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Рогатных Александр Юрьевич

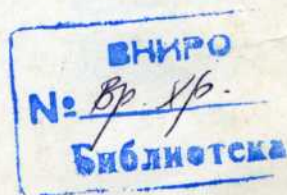
КИЖУЧ *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM)
МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ
(ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ, ЭКОЛОГИЯ И ПРОМЫСЕЛ)

03.00.10. — ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 1990



МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА, ОРДЕНА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Рогатных Александр Юрьевич

КИЖУЧ *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM)
МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ
(ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ, ЭКОЛОГИЯ И ПРОМЫСЕЛ)

03.00.10. — ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Москва — 1990

Работа выполнена в Магаданском отделении Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и в Межфакультетской лаборатории им. А. Н. Белозерского при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова

Научный руководитель —

доктор биологических наук
К. А. Савванитова

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
П. А. Моисеев

кандидат биологических наук
А. А. Чуриков

Ведущая организация — Камчатское отделение Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии

Защита состоится « 7 » декабрь 1990 г. в 14 часов на заседании специализированного совета Д.053.05.71 при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова по адресу: 119899, Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ

Автореферат разослан « 18 » октябрь 1990 г.

Ученый секретарь специализированного совета
кандидат биологических наук

Н. В. Белова

Актуальность темы. Тихоокеанские лососи — наиболее ценные объекты промысла и марикультуры в дальневосточных водах СССР, что и определяет повышенный интерес специалистов самого различного профиля к этой группе видов. Кижуч среди них до сих пор остается одним из наименее изученных. Первая достаточно полная сводка по биологии этого вида в водоемах Камчатки дана В. И. Грибановым (1948). Основные сведения о структуре популяций, экологии молоди, динамике численности и состоянию запасов кижуча этого региона приведены в многочисленных работах Ж. Х. Зорбиди (1970, 1975, 1978, 1980, 1983, 1988 и др.). Некоторые данные по биологии кижуча о. Сахалин имеются в статьях О. Ф. Гриценко (1973), А. А. Чурикова (1975), А. И. Жулькова (1974, 1978, 1984). Однако в настоящее время нет работ, в которых рассматривалось бы распространение кижуча, закономерности распределения и изменчивость его популяций в пределах обширных участков ареала.

На материковом побережье Охотского моря кижуч практически не изучался. За исключением некоторых фрагментарных данных (Правдин, 1928; Линдберг, Дулькейт, 1929; Герасимов, 1939; Шмидт, 1950) сведения о его биологии отсутствуют. Между тем по объему добычи кижуч в этом регионе уступает лишь горбуше и кете, а среди тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни в промысловом отношении занимает первое место.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы является изучение биологии кижуча материкового побережья Охотского моря, оценка его запасов и определение путей наиболее рациональной эксплуатации природных популяций. Конкретные задачи исследования состоят в следующем:

1. Выявление факторов, влияющих на распределение кижуча.
2. Изучение структуры популяций кижуча, их морфологических особенностей и родственных взаимоотношений.
3. Изучение процесса естественного воспроизводства кижуча в реках материкового побережья Охотского моря.

4. Анализ изменений численности популяций кижуча, оценка состояния его запасов и разработка рекомендаций по их оптимальному использованию.

Научная новизна и практическая значимость. Проведены работы по изучению биологии кижуча в пределах обширного, ранее не исследованного участка ареала, выявлены закономерности его распределения. Определены конкретные абиотические и биотические факторы, влияющие на распространение не только кижуча, но и других видов тихоокеанских лососей.

На основании морфологического анализа и использования термостабильной фракции умеренно повторяющихся последовательностей ДНК в качестве маркера, дифференцированы локальные стада кижуча. Показано, что характер и направление генетической и морфологической дифференциации сходен.

Впервые получены данные по экологии, структуре популяций и динамике численности кижуча материкового побережья Охотского моря, дана оценка состояния его запасов и определена промысловая значимость этого вида. Выявлены характерные особенности, позволяющие кижучу поддерживать свою численность в регионе с суровым климатом.

Результаты исследований используются при оценке запасов кижуча в реках побережья, прогнозировании его подходов, определении оптимального количества пропускаемых на нерест производителей и доли промыслового изъятия. Сведения, полученные при изучении условий размножения кижуча, продолжительности его эмбриогенеза и особенностей нагула молоди в реках материкового побережья Охотского моря необходимо учитывать при разработке биотехнических нормативов по искусственному воспроизводству кижуча на лососевых рыбоводных заводах, уже построенных на реках побережья. Факторы, влияющие на распределение кижуча по ареалу, надо принимать во внимание при экологической экспертизе мероприятий, связанных с расселением этого лосося в другие водоемы.

Апробация работы. Основные положения и выводы диссертационной работы доложены и обсуждены на X Всесоюзном симпозиуме «Биологические проблемы Севера» (Магадан, 1982 г.); на конференции молодых ученых г. Магадана (1984 г.); на III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988 г.); на заседании секции Ученого совета МоТИНРО (1990 г.); на научном коллоквиуме кафедры ихтиологии МГУ (1989, 1990 гг.)

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 135 стр. машинописного текста и состоит из введения, 8 глав и приложения. Работа содержит 30 таблиц и проиллюстрирована 15 рисунками. Список литературы включает 132 названий, из них 20 на иностранном языке.

ГЛАВА I.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА РАБОТ

В главе кратко рассмотрены географические и климатические особенности материкового побережья Охотского моря. Это наиболее суровый по своим климатическим характеристикам район на всем охотоморском побережье.

Формирование рельефа, фауны и флоры этого региона происходило в третичном периоде (Баранова, Бискэ, 1974; Палеогеография СССР, 1975). В плейстоцене этот регион подвергался трансгрессиям и регрессиям моря (Линдберг, 1972), а также воздействию оледенений. Эти трансформации способствовали значительному сокращению числа пресноводных видов рыб. Рыбная часть сообществ рек материкового побережья Охотского моря в связи с этим бедна типично пресноводными видами (Берг, 1962). Здесь доминируют проходные виды, в основном — лососевидные рыбы, которые, по нашему мнению, первыми имели возможность освоить новые водоемы,

мигрируя из рефугиев, где они могли сохраниться в период оледенений: из бассейнов рек Палеоанадыря и Палеопенжины с севера и из Палеоуды и Палеоамура с юга.

ГЛАВА II.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены материалы, собранные на реках Тауй, Кухтуй, Охота и Большая в период с 1978 по 1989 гг. (табл. 1).

Морфометрический анализ проводился на рыбах без брачного наряда согласно схеме И. Ф. Правдина (1966). Для изучения родственных взаимоотношений популяций кижуча использован метод молекулярной гибридизации ДНК с последующим анализом термостабильности гибридных комплексов (Медников, 1977). Исследованы три фракции генома кижуча, разделяющиеся в процессе реассоциации при значениях $Cot = 1$, $Cot = 100$ и $Cot = 500$. Высокая разрешающая способность достигнута при использовании термостабильной фракции $Cot = 1$. Полученные результаты статистически обработаны методом Л. А. Животовского (1979, 1982). Дендрограммы строили, используя алгоритм средней связи.

При изучении особенностей распределения кижуча проведена сравнительная оценка нерестового фонда этого лосося на участке ареала от р. Уды до р. Анадырь по разработанной нами методике (Рогатных, Морозов, 1988), а также определено сходство видового состава рыбной части сообществ различных рек с помощью коэффициента сходства Жаккара (Шадрина, 1987).

Работы по изучению размножения и развития кижуча проводили на р. Челомдже (бассейн р. Тауй). Непосредственно на нерестилище осуществляли инкубацию опытных партий икры. Для выяснения генезиса грунтовых вод проводили физико-химический анализ воды из разных участков нерестовой протоки.

Таблица 1

Объем собранного и обработанного материала, экз.

Район, река	Биологический анализ (возраст, масса, размер)	Плодовитость	Питание	Морфометрия	Гибридизация ДНК	Время сбора
Материковое побережье Охотского моря:						
р. Охота	1072	440	—	—	—	1981—1986 гг.
р. Кухтуй	3825	1914	—	50 (1983 г.)	5 (1983 г.)	1978—1989 гг.
р. Тауй (производители)	2892	1405	—	50 (1983 г.)	5 (1983 г.)	1978—1989 гг.
р. Тауй (молодь)	678	—	235	—	—	1978—1985 гг.
Западное побережье Камчатки:						
р. Большая	50	—	—	50	6	1983 г.
Всего: молодь	678	—	235	—	—	1978—1985 гг.
производители	7839	3759	—	150	16	1978—1989 гг.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КИЖУЧА И НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ЕГО ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

Кижуч обитает в северной части Тихого океана и встречается как на азиатском, так и на северо-американском континентах. В пределах азиатской части ареала * кижуч распространен от Чукотского полуострова до рек северного побережья о. Хоккайдо, в Северной Америке — от Аляски до Калифорнии (Берг, 1948; Линдберг, Легеза, 1965; **Hikita**, 1962; **Atkinson et al.**, 1967).

Особенности современного распространения кижуча и его численность в различных частях ареала определяется комплексом абиотических и биотических факторов.

Результаты зимних аэровизуальных работ, проведенных в бассейнах 15 лососевых рек на участке побережья от р. Гижиги до р. Ульи показывают, что нерестилища кижуча и участки незамерзшей воды практически полностью совпадают. Количественную оценку наличия благоприятных для размножения кижуча участков в бассейнах рек дает относительный коэффициент Б/А, характеризующий протяженность участков с открытой водой на 1 км обследованного русла (табл. 2). С учетом площади водоемов проведена сравнительная оценка нерестового фонда кижуча в различных реках. Для этого использовали общий коэффициент незамерзших участков. Коэффициент корреляции между среднемноголетней численностью подходов кижуча в каждой реке и общим коэффициентом незамерзших участков равен $+0,7 \pm 0,20$ и свидетельствует о том, что абсолютная численность кижуча в каждой реке находится в прямой зависимости от количества участков, пригодных для размножения.

* Здесь и далее речь идет о репродуктивном ареале (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Результаты работ по аэровизуальному обследованию рек материкового побережья Охотского моря

Река	Обследо- ванный участок реки, км	Общая протяжен- ность не- замерзаю- щих уча- стков, км	Частный коэффи- циент	Площадь бассейна реки, тыс. км ²	Общий коэффи- циент	Средне- многолет- ная чис- ленность кижуча, тыс. шт.
(А)	(Б)	(В/А)	(С)	(Б/А×С)		
Гижига	290	39,7	0,14	11,9	1,67	5,6
Наяхан	90	20,2	0,22	3,5	0,77	6,0
Вилига	110	13,6	0,12	4,5	0,54	2,0
Туманы	55	11,4	0,21	0,8	0,16	1,0
Яма	200	37,2	0,19	12,5	2,38	7,8
Сиглан	42	2,1	0,05	2,0	0,10	2,0
Ола	120	14,2	0,12	8,6	1,03	15,2
Яна	140	17,7	0,13	8,7	1,12	6,1
Челомджа	175	37,3	0,21	12,0	2,52	22,1
Иня	190	24,3	0,13	19,7	2,56	9,1
Ульбея	270	9,3	0,03	13,5	0,40	3,0
Кухтуй	95	19,6	0,21	8,6	1,81	27,4
Охота	240	44,9	0,19	19,1	3,63	117,7
Урак	160	5,7	0,04	10,7	0,43	8,8
Улья	180	8,9	0,05	15,5	0,77	6,3

Следует отметить, что на данном этапе работ обследованы нерестовые лососевые реки на участке материкового побережья, который в плейстоцене находился под почти сплошным ледяным щитом. На этом участке ареала, таким образом, плотность распределения кижуча в значительной степени зависит от общего количества участков с выходами грунтовых вод в бассейне каждой реки.

Аэровизуальные работы по этой же методике проведены также в бассейнах рек Анадырь, Пенжина и Уда. Потенциальные возможности для естественного воспроизводства кижуча в этих водоемах значительны: общий коэффициент незамерзших участков воды для реки Анадырь составил 11,5; для Пенжины — 2,7; для Уды — 4,9. Между тем численность кижуча в них крайне низка и специализированного промысла этого лосося не существует. Несоответствие между количеством участков, пригодных для размножения и численностью кижуча можно объяснить, только принимая во внимание биотические факторы.

Анализ видового состава рыбной части сообществ наиболее крупных материковых рек в пределах азиатской части ареала кижуча показывает, что наиболее близки между собой реки Гижига и Тауй, они имеют 97% общих видов (рис. 1). Вместе с р. Охотой эти водоемы образуют отдельный кластер. Доля типично пресноводных видов рыб (среди которых практически нет хищных видов — только в р. Гижиге встречается щука) в этих водоемах составляет лишь 20—25%, поскольку в плейстоцене реки Гижига, Тауй и Охота находились под воздействием оледенений. Водоемы Анадырь и Пенжина, автохтонная фауна рыб которых пережила эпоху оледенений, имеют в своем составе 76% общих для обеих рек видов и также образуют отдельную группировку. Доля типично пресноводных видов рыб в этих водоемах возрастает до 35—37%. Наиболее уникален видовой состав рыб р. Амур. Река Уда по видовому составу рыбной части сообщества занимает промежуточное положение между Амуром и водоемами северо-западной части материкового побережья Охотского моря. В Амуре и Уде, не подвергавшихся прямому воздействию оледенений, типично пресноводные виды рыб составляют более 50% от общей численности видов.

После таяния ледников и образования современного рельефа именно проходные рыбы, по нашему мнению, имели возможность первыми освоить водоемы, в которых произошло сокращение видов пресноводной фауны. В связи с этим экологическим эквивалентом типично пресноводных рыб в сообществах материкового побережья Охотского моря является молодь тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни — кижуча и нерки, а также проходные гольцы р. *Salvelinus* продолжительное время обитающие в пресных водах. В реках Гижига, Тауй и Охота вследст-

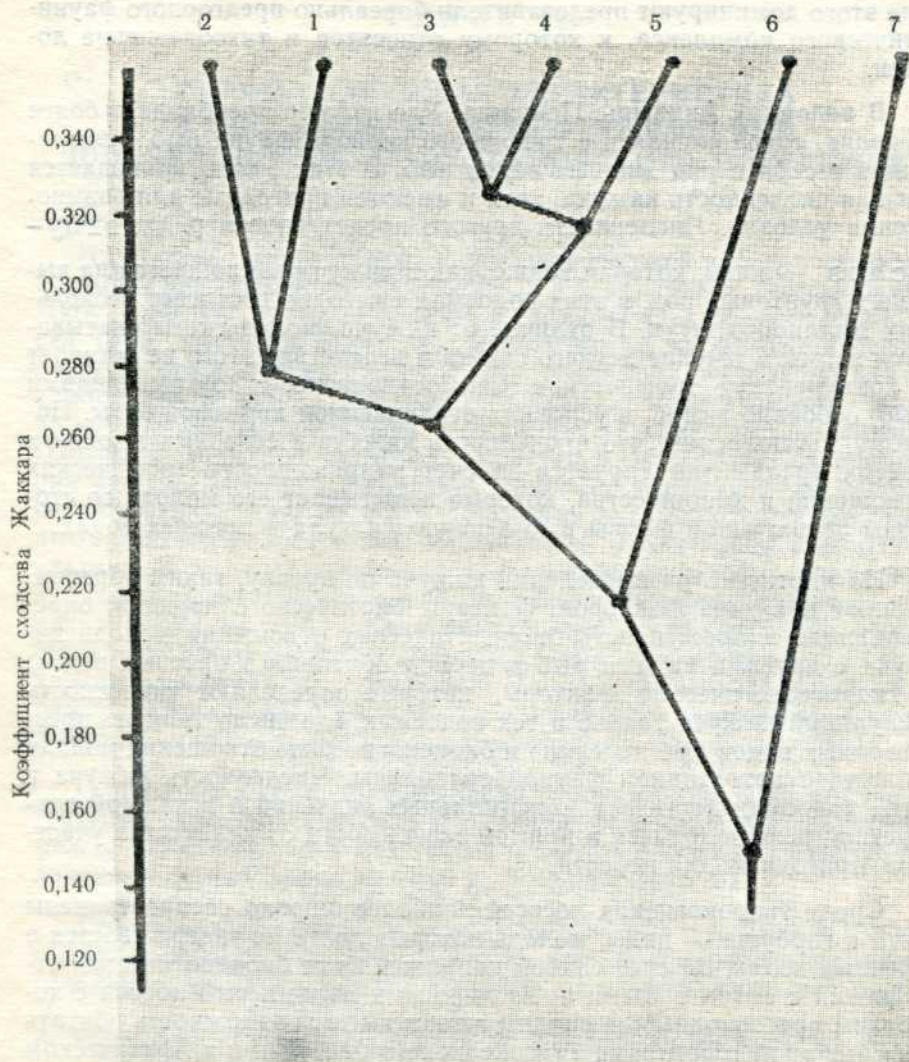


Рис. 1. Дендрограмма сходства видового состава рыбной части сообществ рек Анадырь (1), Пенежина (2), Гижи́га (3), Тау́й (4), О́хота (5), У́да (6) и Аму́р (7) (по: Андреев, Решетников, 1981; Розов, 1938; Никольский, 1956; Волобуев, Рогатных, 1984; Наши данные).

вие этого доминируют представители бореально-предгорного фаунистического комплекса, к которому относятся и тихоокеанские лососи.

В водоемах Анадырь, Пенжина, Уда и Амур преобладает более древняя, сохранившаяся с третичного периода фауна рыб, включающая в себя и ряд хищных видов рыб. В этих реках наблюдается низкая численность кижуча, хотя и имеются пригодные для размножения условия. Численность другого представителя *p. Oncorhynchus* — кеты, которая также, как и кижуч размножается на вы-

ходах грунтовых вод, в этих водоемах ежегодно достигает нескольких миллионов штук. В отличие от кижуча, молодь кеты скатывается из рек в течение летнего сезона и вследствие этого не вступает в конкурентные трофические взаимоотношения с другими видами рыб, особенно зимой, в условиях ограниченной кормовой базы. Поэтому мы полагаем, что численность кижуча в северных и южных частях ареала лимитируется за счет напряженности трофических отношений и хищничества, которые испытывает его молодь со стороны автохтонной фауны рыб в период нагула в пресных водах.

На плотность распределения кижуча по ареалу, таким образом, влияют два типа факторов: факторы биотического порядка, определяющие напряженность биоценотических отношений молоди кижуча с другими видами рыб в период обитания в пресных водах; и гидрогеологические факторы, которые определяют численность популяций кижуча только в тех водоемах, где число типично пресноводных видов рыб невелико и биоценотические отношения молоди кижуча с автохтонной фауной ослаблены. Численность кижуча в этих водоемах достигает максимальных значений и в каждой конкретной реке находится в прямой зависимости от количества участков, пригодных для нереста.

Среди тихоокеанских лососей наиболее широко распространены кета и горбуша — виды, молодь которых долго не задерживается в пресных водах. За счет слабой напряженности биоценотических отношений с автохтонными пресноводными видами рыб лососи с коротким пресноводным периодом жизни имеют возможность обитать на обширной территории тихоокеанского бассейна и в Арктическом регионе совместно с представителями разных фаунистических комплексов, населяющих водоемы бореальной, субарктической и арктической зоны. Ареалы тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни, при рассмотрении их в широтном направлении, относительно узкие. Эти лососи достигают высокой численности только в тех водоемах, где число видов типично пресноводных рыб невелико. На Дальнем Востоке это реки полуострова Камчатки и северо-западная часть материкового побережья Охотского моря.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И РОДСТВЕННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КИЖУЧА ОХОТОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ

На участке ареала кижуча с наиболее высокой численностью методами морфометрического анализа и молекулярной гибридизации ДНК проведено изучение родства и сходства трех его популяций из рек Тауй, Кухтуй и Большая. Дендрограмма их фенотипического сходства представлена на рис. 2. Все популяции достоверно различаются между собой. При сравнении как по меристическим, так и по пластическим признакам популяции материкового побережья Охотского моря группируются в кластер и обособлены от популяции кижуча Западной Камчатки. Наиболее географически близкорасположенные друг от друга популяции оказываются более сходными и по морфологическим признакам. С увеличением расстояния увеличиваются и морфологические отличия. Для популяций, воспроизводство которых происходит в более северных районах — в реках Тауй и Кухтуй, характерно большее число позвонков, чешуй в боковой линии и лучей в спинном и анальном плавниках, по сравнению с кижучем из р. Большой. По этим признакам хорошо выражена клинальная изменчивость, связанная с изменением географической широты и значениями атмосферных температур (табл. 3).

С помощью метода молекулярной гибридизации ДНК получены генетические характеристики популяций кижуча. Наиболее близки между собой популяции рек Тауй и Кухтуй и обе они достоверно отличаются от популяции кижуча р. Большой (рис. 3).

Генотипическое сходство популяций кижуча рек Тауй и Кухтуй свидетельствует о том, что заселение этих водоемов, по-видимому, происходило за счет одной предковой популяции. Учитывая расположение рефугиев в период плейстоценовых оледенений, мы полагаем, что заселение рек Тауй и Кухтуй происходило за счет мигрантов из района Палеоуды и Палеоамура, а популяция кижуча р. Большой ведет свое происхождение из рефугия Палеопенжины.

Анализ дендрограмм свидетельствует о том, что морфологические и генетические характеристики сравниваемых популяций хорошо коррелируют между собой, характер генетической и морфологической дифференциации сходен.

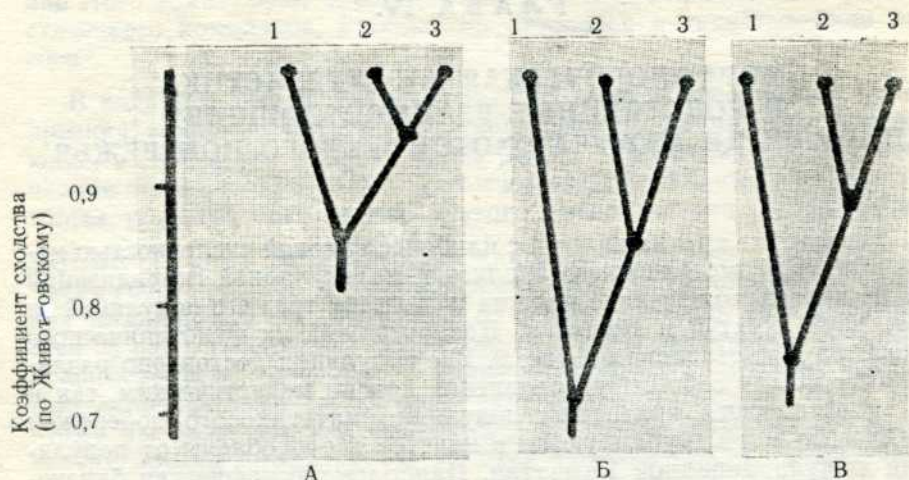


Рис. 2. Фенотипическое сходство популяций кижуча, определенное методом морфометрического анализа.

А — по 8 меристическим признакам,

Б — по 16 пластическим признакам,

В — по всем 24 морфометрическим признакам.

Здесь и на следующем рисунке: 1 — р. Большая, 2. — р. Тауй, 3 — р. Кух-туй.

1 2 3

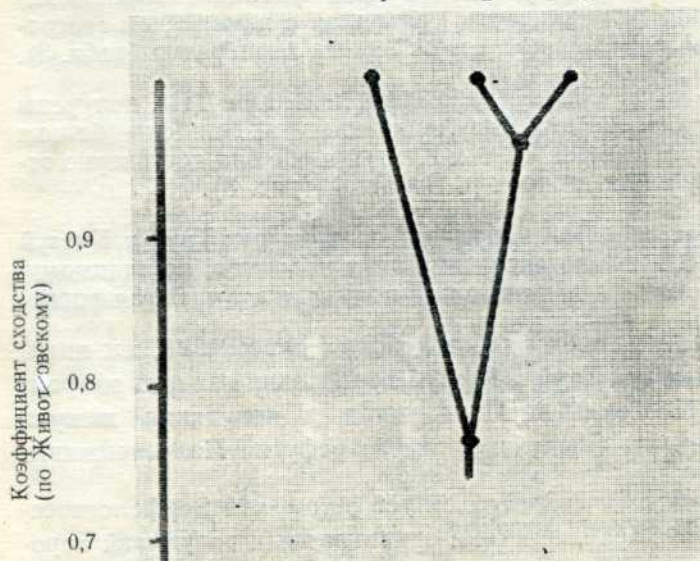


Рис. 3. Генотипическое сходство (родство) популяций кижуча.

Таблица 3
Некоторые морфологические показатели кижуча разных рек

Река	Географическая широта устья	Среднемесячная температура воздуха, °С		Число позвонков	Число чешуй в боковой линии	Число лучей в спинном плавнике	Число лучей в анальном плавнике
		сентябрь—декабрь	январь—апрель				
Большая	52°43' с. ш.	0,4	—8,4	$\frac{65,7}{63-68}$	$\frac{131,7}{124-139}$	$\frac{9,0}{8-10}$	$\frac{12,7}{11-14}$
Кухтуй	59°22' с. ш.	—7,4	—14,8	$\frac{66,8}{64-69}$	$\frac{140,2}{133-153}$	$\frac{9,3}{8-11}$	$\frac{12,8}{11-14}$
Тауй	59°41' с. ш.	—7,7	—15,2	$\frac{67,1}{65-69}$	$\frac{138,2}{131-144}$	$\frac{9,3}{8-10}$	$\frac{13,6}{12-15}$

Примечание: в числителе дроби — среднее,
в знаменателе — колебание значений признака.

ЭКОЛОГИЯ КИЖУЧА

Кижуч заходит для нереста практически во все реки материкового побережья Охотского моря. Наиболее высокая численность этого лосося наблюдается в реках северо-западной части побережья — Охоте, Кухтуе, Ине, Тае, Яме, где имеется наибольшее количество пригодных для размножения кижуча участков и число типично пресноводных видов рыб невелико.

Анадромная миграция кижуча начинается в конце июля — начале августа, пик хода — в конце августа — первой декаде сентября.

В популяциях кижуча материкового побережья Охотского моря отмечены рыбы 5 возрастных групп. Как правило, доминируют трехлетние рыбы ($2_1 + \text{лет}$), молодь которых нагуливается в реках только один год. В отдельные годы они составляют до 90% от всех производителей. Особи с двумя годами пресноводной жизни ($3_2 + \text{лет}$) являются второй по величине возрастной группой. Рыбы, прожившие три года в пресной воде, малочисленны ($4_3 + \text{лет}$) и составляют около 5% от общей численности производителей. Небольшая часть рыб, менее 1%, мигрирует в море сеголетками и возвращается в возрасте $1_0 +$. Рыбы возраста $2_2 +$ — скороспелые самцы (каюрки), нагуливаются в море только несколько месяцев. Доля их обычно составляет менее 1% от общей численности рыб. Низкая численность каюрок косвенно свидетельствует об относительно неблагоприятных условиях нагула молоди кижуча в реках материкового побережья Охотского моря. Об этом же свидетельствует и то, что большая часть молоди кижуча долго не задерживается в пресных водах и покидает их уже через год; тем самым снижается межвидовая трофическая конкуренция молоди кижуча с другими видами пресноводных рыб, что способствует сохранению относительно высокой численности этого лосося в малокормных и суровых по своим гидрологическим характеристикам северных рек.

В процессе нерестовой миграции кижуча доля рыб старшей возрастной группы ($3_2 + \text{лет}$) обычно снижается, а численность рыб возраста $2_1 + \text{лет}$ к концу нерестового хода, соответственно, возрастает.

Размеры производителей кижуча значительно варьируют. Модальная группа как самцов, так и самок представлена рыбами размером от 60 до 70 см и массой от 3 до 5 кг. Максимальная масса самцов — 8,7 кг, самок — 7,0 кг. Масса тела каюрок колеблется от 295 до 850 г, длина — от 29 до 38 см. В течение нерестовой мигра-

ции обычно отмечается преобладание более крупных производителей в начале нерестового хода.

Соотношение полов в нерестовых стадах кижуча обычно 1:1, хотя в начале хода преобладают самцы, а в конце нерестовой миграции — самки. Индивидуальная абсолютная плодовитость кижуча в среднем составляет 4200—5600 икринок.

Период размножения кижуча растянут с августа по декабрь. Основная масса производителей нерестится в октябре. Питание нерестилиц кижуча осуществляется грунтовыми водами смешанного типа — приповерхностного таликового и глубинного подмерзлотного генезиса. Материковое побережье Охотского моря наряду с Камчаткой наиболее молодые в геологическом отношении территории Дальнего Востока. Их формирование происходило в условиях активной тектонической деятельности, что и обусловило наличие разломов и трещин земной коры, по которым происходит разгрузка вод глубинного залегания. В связи с этим на нерестилищах кижуча наблюдается постоянно высокий дебит грунтовых вод, что создает оптимальные условия для развития икры и препятствует промерзанию нерестовых гнезд.

В результате инкубирования опытных партий икры кижуча в грунте нерестилиц в бассейне р. Тауй выяснено, что продолжительность эмбрионального развития кижуча составляет 410—420 градусо-дней. В более южных участках ареала кижуча — на Сахалине при такой же средней температуре инкубации (3,2° С) продолжительность эмбрионального периода больше (Жульков, 1984). Таким образом, для северных популяций кижуча характерен ускоренный процесс эмбриогенеза, когда полное развитие икры происходит за меньшее количество градусо-дней.

Молодь кижуча после выхода из бугров расселяется по всему речному бассейну. Наиболее типичные места обитания — приглубые участки проток с замедленным течением. Отмечены случаи, когда на отдельных участках температура воды достигала 20—24° С, однако молодь кижуча активно двигалась и питалась. Все это свидетельствует о способности молоди кижуча переносить относительно высокие для лососевых рыб температуры.

Спектр питания молоди кижуча достаточно широк и включает в себя разнообразных амфибиотических и воздушных насекомых, режу икру и молодь других видов тихоокеанских лососей. В зимний период число компонентов питания заметно снижается, основу питания составляют личинки хирономид. По нашим наблюдениям, молодь кижуча в бассейне р. Тауй питается круглый год. Способность молоди к питанию в течение всего года ряд авторов, в частности — Г. В. Никольский (1974) связывает с бедностью кормовой базы.

ГЛАВА VI.

КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ КИЖУЧА И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЕГО ПОДХОДОВ

При анализе колебаний численности кижуча материкового побережья Охотского моря с помощью метода Шустера (Руднев, Палий, 1964) выявлена 4, 5, 8, 10, 18 и 21—22-летняя периодичность. Аналогичные 4, 5 и 8-летние колебания уловов кижуча имеют место на Камчатке и являются следствием циркуляционных процессов в атмосфере (Давыдов, Зорбиди, 1978; Зорбиди, 1978, 1980). Колебания с периодами в 10 и 21 год, имеющие в своей основе связь с изменениями солнечной активности, отмечены И. Б. Бирманом (1969).

Абсолютная численность будущих поколений кижуча формируется в течение пресноводного периода жизни этого лосося. С помощью многофакторного регрессионного анализа изучено влияние различных биотических и абиотических факторов на численность отдельных поколений кижуча. Установлено, что наибольшее влияние на численность формирующего поколения оказывают зимние атмосферные температуры. Наиболее критическими для выживания молоди кижуча периодами являются эмбриогенез и зимовка в пресноводных водоемах.

Исходя из полученных в результате многофакторного анализа данных, составлена принципиальная схема формирования поколений кижуча различной численности. Получаемые ежегодно данные по гидрометеоусловиям среды позволяют оценить урожайность формирующегося поколения и в виде экспертной оценки использовать их для краткосрочного прогнозирования подходов.

Основной формой краткосрочного прогноза являются кривые воспроизводства Риккера. Они построены отдельно для поколений различной численности. В зависимости от урожайности формирующегося поколения прогнозирование идет затем по соответствующему типу риккеровской кривой. С помощью кривых воспроизводства определяется оптимальное количество производителей, которое необходимо пропустить на нерест, а также максимальный стабильный улов.

ГЛАВА VII.

ПРОМЫСЕЛ КИЖУЧА

По численности и промысловому значению кижуч на материковом побережье Охотского моря занимает третье место после горбуши и кеты. Анализ динамики уловов свидетельствует, что с середи-

ны пятидесятых годов произошло снижение запасов этого лосося в 3—4 раза по сравнению с довоенным периодом. Минимум уловов наблюдался в конце шестидесятых годов. В настоящее время отмечается тенденция постепенного увеличения запасов.

Сопоставление данных по численности подходов и вылову кижуча в разных реках побережья (табл. 4) показывает, что промысловая нагрузка распределяется по рекам крайне неравномерно, происходит чрезмерное усиление пресса промысла в одних водоемах и недоиспользование запасов кижуча в других.

Таблица 4

**Промысловое изъятие кижуча,
% от численности нерестового подхода**

Район, река	1976—1981 гг.		1982—1989 гг.	
	колебания	среднее	колебания	среднее

**Реки северо-
западной части
побережья**

Улья	0—20	4,0	нет промысла	
Урак	4—24	5,4	0—17	3,3
Охота	1—7	4,4	2—25	10,0
Кухтуй	33—64	48,0	6—60	35,4
Ульбея	0—19	7,3	нет промысла	
Иня	0—12	4,6	3—18	7,0

**Реки северной
части
побережья**

Тауй	4—36	19,7	11—62	32,0
Яна	0—72	24,6	1—85	48,7
Ола	13—48	29,3	21—78	50,9
Яма	нет промысла		4—31	6,7

Степень эксплуатации популяций кижуча в настоящее время определяется не естественными запасами, а потенциальными возможностями рыбодобывающей базы, сосредоточенной на конкретном водоеме. Наиболее удобные в транспортном отношении близкорасположенные к крупным населенным пунктам водоемы — реки Кухтуй, Ола и Яна несут большую промысловую нагрузку.

Вылов кижуча в реках северного участка побережья превышает максимальный стабильный улов, рассчитанный по кривым воспроизводства Риккера. Это ведет к снижению репродуктивного потенциала популяций и не способствует восстановлению их численности. Поэтому нами предложено снизить интенсивность промысла кижуча в реках северного участка побережья (в первую очередь за счет сокращения добычи кижуча в реках Ола и Яна). В реках северо-западного участка побережья промысел кижуча не достиг своего оптимального уровня. Увеличение добычи возможно за счет использования запасов кижуча рек Охоты, Ульи, Ульбеи, Урака и Ини. При современной численности вида надо использовать тактику рассредоточения рыбодобывающих и приемообрабатывающих единиц, а не их концентрации. При такой организации работ достигается устойчиво пониженный уровень облова, при котором постоянно можно обеспечивать более высокий годовой улов, чем это происходит при интенсивном облове немногих водоемов. Необходимо, чтобы степень промысловой нагрузки соответствовала состоянию эксплуатируемой популяции и ее численности.

Даже по предварительным подсчетам можно вылавливать в реках материкового побережья Охотского моря в среднем 280—300 т кижуча. Для сравнения: вылов кижуча в реках побережья за последние 14 лет ежегодно составляет в среднем 160 т.

ГЛАВА VIII

ПРИКЛАДНЫЕ СЛЕДСТВИЯ

На основании полученных результатов обсуждаются вопросы рационального использования запасов кижуча и пути возможного их увеличения.

Предлагается осуществлять добычу кижуча в устье нерестовых рек с целью осуществления оптимального регулирования промысловой нагрузки.

При существующей практике промысла в смешанных скоплениях необходимо проводить идентификацию рыб отдельных популяций и определять их численное соотношение в общем улове. Для решения этих вопросов в настоящее время одними из самых перспективных методов, видимо, являются методы, основанные на сравнительном анализе первичной структуры ДНК рыб разных популяций.

Подчеркивается перспективность работ, связанных с искусственным воспроизводством кижуча. Это подтверждает и опыт по подращиванию молоди кижуча в водоеме-охладителе Магаданской ТЭЦ. Однако низкий уровень технической оснащенности лососевых рыбоводных заводов и отсутствие достаточного количества полноценных кормов сдерживают эти работы.

В главе сделан также ряд замечаний, касающихся интродукции кижуча в другие регионы и вселению новых видов рыб в лососевые водоемы Дальнего Востока. Делается вывод о том, что непродуманные эксперименты не только не приводят к ожидаемому результату, но могут способствовать нежелательным сукцессиям ихтиоценов.

ВЫВОДЫ

1. В водоемах материкового побережья Охотского моря и Камчатки, которые в течение плестоцена подвергались воздействию трансгрессий моря и оледенениям, молодь кижуча и других видов тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни, а также представители родов *Salmo* и *Salvelinus* являются экологическим эквивалентом типично пресноводных рыб.

2. Плотность распределения кижуча по ареалу зависит от факторов биотического порядка и гидрогеологических факторов. В реках, где есть благоприятные условия для размножения, но в рыбной части сообществ доминируют более древние, чем тихоокеанские лососи, автохтонные виды (в пределах азиатского участка ареала кижуча это реки Амур, Уда, Пенжина и Анадырь), возрастает напряженность биоценологических отношений между молодь кижуча и пресноводной фауной рыб. Численность кижуча здесь крайне низка. В водоемах, где число типично пресноводных видов рыб невелико, численность кижуча достигает максимальных значений и в каждой конкретной реке находится в прямой зависимости от количества участков, пригодных для нереста.

3. Популяции охотоморского кижуча характеризуются своеобразным набором морфологических признаков. Генотипически более сходными являются популяции из близких рек. С увеличением рас-

стояния между популяциями увеличиваются гено-и фенотипические отличия. Характер и направление генетической и морфологической дифференциации сходен.

4. Реки, в которых происходит воспроизводство кижуча материкового побережья Охотского моря, расположены на территории Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. Нерестилища приурочены к местам выхода теплых (ключевых) вод. Водоснабжение их осуществляется грунтовыми водами смешанного типа — приповерхностного таликового и глубинного генезиса. Размножение кижуча происходит в широком диапазоне температур, в зависимости от происхождения грунтовых вод.

5. Абсолютная численность отдельных поколений кижуча на материковом побережье Охотского моря в наибольшей степени зависит от зимних атмосферных температур, наиболее критические для выживания молоди кижуча периоды — эмбриогенез и зимовка в пресных водах.

6. Популяции кижуча материкового побережья Охотского моря, воспроизводство которых происходит в суровых климатических условиях, обладают специфическими особенностями, что проявляется в морфологическом облике и структуре популяций, в экологических характеристиках молоди в период нагула в пресных водах, в выборе мест размножения, сроках эмбриогенеза и т. д. Тип динамики стада кижуча, таким образом, адаптирован к существованию в регионе с суровым климатом.

7. Промысел кижуча на материковом побережье Охотского моря в ближайшей перспективе будет базироваться на естественных запасах этого лосося. Основной недостаток современного промысла — неравномерность в распределении промысловых нагрузок на стада кижуча разных рек. При современной численности вида надо использовать тактику рассредоточения рыбодобывающих и приемо-обрабатывающих единиц, а не их концентрации, добиваться устойчиво-пониженного уровня облова всех рек.

Параллельно с этим необходимо интенсифицировать научно-прикладные и биотехнические разработки в области искусственного воспроизводства кижуча.

РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Волобуев В.В., Рогатных А. Ю. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) материкового побережья Охотского моря. — *Вопр. ихтиол.*, 1982, т. 22, в 6, с. 974—980.
2. Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. Некоторые данные о структуре популяций кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) материкового побережья Охотского моря. — *Сб.: Биология пресноводных животных Дальнего Востока*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 64—68.
3. Рогатных А. Ю. О температурном режиме нерестилищ североохотского кижуча. — *Тез. X Всесоюз. симпози. «Биологические проблемы Севера»*, 1983, Магадан, с. 204.
4. Рогатных А. Ю. О естественном воспроизводстве кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в реках североохотского побережья. — *Тез. X. Всесоюз. симпози. «Биологические проблемы Севера»*, 1983, Магадан, с. 205.
5. Рогатных А. Ю., Горшков В. А., Царев Ю. И., Максимов В. А., Медников Б. М. Межпопуляционная генетическая изменчивость кижуча из некоторых нерестовых рек Дальнего Востока. — *Тез. V Всесоюз. симпози. «Молекулярные механизмы генетических процессов»*, 1983, Москва, с. 81.
6. Царев Ю. И., Горшков В. А., Рогатных А. Ю., Максимов В. А., Медников Б. М. Генетическая дивергенция дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* по данным молекулярной ДНК—ДНК гибридизации. — *Тез. V Всесоюз. симпози. «Молекулярные механизмы генетических процессов»*, 1983, Москва, с. 89.
7. Рогатных А. Ю. Промысловое использование кижуча в водоемах Магаданской области. — *Тез. научно-практич. конференции*, 1984, Магадан, с. 91—92.
8. Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. О структуре ихтиоценов в лососевых экосистемах материкового побережья Охотского моря. —

Тез. IV Всесоюз. совещания «Вид и его продуктивность в ареале», 1984, Свердловск, с. 10—11.

Рогатных А. Ю.

9. Царев Ю. И., Горшков В. А., Максимов В. А., Медников Б. М. Родственные связи тихоокеанских лососей р. **Oncorhynchus**. Докл. АН СССР, 1984, т. 279, № 6, с. 1515—1516.

10. Рогатных А. Ю. Результаты зимних наблюдений за воспроизводством кижуча **Oncorhynchus kisutch (Walbaum)** в бассейне р. Тауй. — Сб.: Биология пресноводных рыб Дальнего Востока, Владивосток: ДВО АН СССР, 1987, с. 49—54.

11. Рогатных А. Ю., Волобуев В. В. О распределении кижуча **Oncorhynchus kisutch (Walbaum)** в связи с особенностями формирования его ареала. — Биол. науки, 1987, № 7, с. 53—61.

12. Рогатных А. Ю. О значении гидрогеологических и биоценологических факторов в распределении кижуча. — Тез. конференции «Оценка и освоение биологических ресурсов океана», Владивосток: ТИНРО, 1988, с. 80—82.

13. Рогатных А. Ю., Морозов Л. И. Оценка условий воспроизводства кеты **Oncorhynchus keta** и кижуча **Oncorhynchus kisutch** по величине незамерзающих участков рек. — Вопр. ихтиол., 1988, т. 28, в. 4, с. 692—694.

14. Рогатных А. Ю. Фено- и генотипическая изменчивость охотоморского кижуча **Oncorhynchus kisutch (Walbaum)**. — Биол. науки, 1989, № 2, с. 38—42.

15. Рогатных А. Ю. Некоторые особенности распределения тихоокеанских лососей. — Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам, Тольятти, 1989, с. 264—265.

16. Максимов В. А., Медников Б. М., Царев Ю. И., Горшков В. А., Гордон Н. Ю., Савоскул С. П., Рогатных А. Ю., Волобуев В. В., Костарев В. Л. Молекулярная гибридизация ДНК как один из методов дифференциации промысловых стад тихоокеанских лососей. — Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам, Тольятти, 1989, с. 186—187.