

УДК 597.553.2591.5

СИСТЕМАТИКА И БИОЛОГИЯ КУНДЖИ *SALVELINUS LEUCOMAENIS*

© 2007 г. К. А. Савvaitова*, К. В. Кузицин, М. Ю. Пичугин, М. А. Груздева, Д. С. Павлов

Московский государственный университет

* E-mail: savvaitova@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2006 г.

Представлен обзор, в котором впервые по собственным и литературным данным подробно рассматриваются таксономическое положение, фенетическое разнообразие и основные особенности биологии эндемичного вида – кунджи *Salvelinus leucomaenis*, на ареале от северо-востока Азии до Японии. По сравнению с другими видами гольцов, кунджа характеризуется меньшим морфологическим и экологическим разнообразием. На ареале преобладает проходная форма, питающаяся рыбой. В то же время, наряду с крупной проходной, у кунджи обнаружены другие жизненные формы – резидентная речная и озерно-речная, представленная самцами и самками, речными и карликовыми самцами. Повсеместно встречаются индивидуумы с разными вариациями окраски. На севере ареала резидентные формы редки, на юге ареала, в Японии, они преобладают.

Кунджа *Salvelinus leucomaenis* – эндемичный вид гольцов азиатской части бассейна Тихого океана. Несмотря на широкое распространение, информация о биологии и популяционной структуре этого вида, за исключением более изученной кунджи из водоемов северо-востока России (Волобуев и др., 1985, 2001; Волобуев, 1987; Черешнев и др., 2002), скудна и носит отрывочный характер.

Считается, что кунджа мономорфный вид, и его определение не вызывает затруднений. Однако на юге ареала, в Японии, и, вероятно, на южных Курильских о-вах существуют формы гольцов рода *Salvelinus*, видовой принадлежность которых является предметом дискуссий. Их описывают как самостоятельные виды (Cavender, 1984) или относят к виду *S. malma* (Behnke, 1980), или включают в вид *S. leucomaenis* (Behnke, 1984; Kawanabe, 1989). В ходе наших исследований, по мере накопления данных по всему ареалу этого вида, стало очевидным, что представления о стабильности его признаков преувеличены. В ряде мест, в том числе в северных районах, особенно среди мелких рыб, встречаются индивидуумы с различными вариациями окраски. Зачастую их трудно отнести к мальме или кундже, у многих индивидуумов отмечены черты южно-курильских и японских форм, по которым последние описывались как виды. В то же время кунджа часто используется в филогенетических исследованиях генетиками в качестве реперного “хорошего” вида. В последнее время особенно возрос интерес к кундже как к объекту спортивного и любительского рыболовства. Однако работы, посвященные анализу особенностей вида на всем его ареале, отсутствуют. В связи с этим обобщение

имеющихся разрозненных данных представляется важным и своевременным.

Цель настоящей работы – дать обзор по систематике и биологии кунджи на ареале вида по материалам собственных исследований и данным литературы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили результаты собственных исследований, полученные в течение ряда лет, часто попутно, в ходе выполнения других задач, и данные литературы. Собственный материал собирали преимущественно на реках Камчатского п-ова, Курильских и Шантарских о-вов (рис. 1). На Камчатке материал собирали в реках западного (охотоморского) побережья – Снатолваяме, Квачине, Утхолоке, Сопочной, Саичеке, Крутогоровой, Брюмке, Кехте, Коли; на восточном побережье – в бассейне р. Жупанова. На Курильских о-вах полномасштабные исследования проведены в реках о-вов Уруп, Итуруп, Шикотан и Кунашир; кроме того, в нашем распоряжении был материал с северных Курильских о-вов Шумшу и Парамушир (табл. 1, рис. 1).

Анадромную миграцию производителей изучали по данным регулярных обловов сетными орудиями лова; распределение взрослых рыб и молоди в реках – методом многократных обловов учебными снастями, мальковыми волокушами и электроловом как с изъятием рыб, так и по принципу “поймай–и–отпусти”. Покатную миграцию молоди кунджи исследовали на реках западного побережья Камчатки – Утхолоке, Сопочной, Саичеке и Коли, с использованием мальковых сетей. В эстуариях и прибрежной части моря рек Утхолок, Сопочная, Саичек, Кехта и Коль рыб

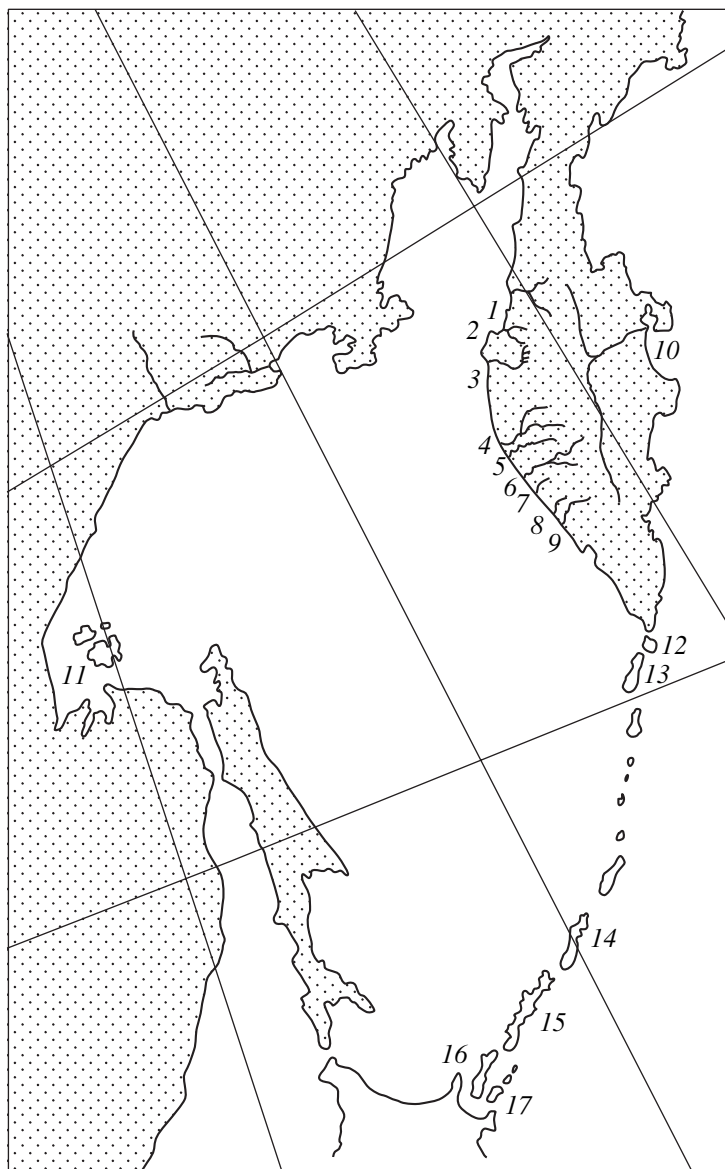


Рис. 1. Карта-схема районов работ. Обозначения рек: 1 – Снатолваям, 2 – Квачина, 3 – Утхолок, 4 – Сопочная, 5 – Саичек, 6 – Крутогорова, 7 – Брюмка, 8 – Кехта, 9 – Коль, 10 – р. Жупанова; 11 – Шантарские о-ва, 12 – о. Шумшу, 13 – о. Парамушир, 14 – о. Уруп, 15 – о. Итуруп, 16 – о. Кунашир, 17 – о. Шикотан.

отлавливали мальковыми волокушами, учебными снастями (спиннингом) и с помощью горизонтальных ярусов на наживку (мойву).

Полный биологический анализ и морфометрию половозрелых рыб проводили по стандартной схеме (Правдин, 1966). Окраску описывали по живым рыбам, сразу после поимки помещенным в прозрачный аквариум. Возраст рыб определяли по отолитам. Плотность распределения молоди рассчитывали методом количественной оценки электроловом с площади обловленного участка (Mitro, Zale, 2000). Характер питания определяли по составу пищевого комка из желудков рыб, под-

разделяя его по основным группам пищевых объектов – рыба, икра тихоокеанских лососей, личинки ручейников, веснянок, поденок и др.

Размножение кунджи (локализация нерестилищ, гидрологический режим, расположение и строение нерестовых бугров, наблюдение за производителями и др.) изучали на двух реках западной Камчатки – Сопочной и Коли. Основные гидрохимические параметры (температура, электропроводность, соленость) определяли электронным датчиком-анализатором YSI-566MPS, расход воды – акустическим доплеровским прибором Handheld ADV v. 2.4 (P/N 6055-00007)

Таблица 1. Характеристика и объем исследованного материала

Река	Годы работ	Число рыб	
		биологический анализ	морфометрия
Камчатка			
Снатолваям	1994–2000	156	58
Квачина	1994–2000	283	54
Утхолок	1995–2005	377	154
Сопочная	1997–2002	189	65
Саичек	1997–1998	174	54
Крутогорова	1999	101	54
Брюмка	1998	50	25
Кехта	2004–2005	50	–
Коль	2002–2005	318	66
Жупанова	2002	17*	–
Курильские о-ва			
Шумшу	1996–1998	21	12
Парамушир	1996–1998	20	18
Уруп	1999–2000	88	35
Итуруп	2000–2003	210	36
Кунашир	2000–2003	120	98
Шикотан	2000–2003	250	110

Примечание. * – материал собран по принципу “поймай–и–отпусти”, регистрирующие структуры не брали.

FlowTracker фирмы SonTek/YSI Inc. Строение участков реки, а также параметры подруслового потока, где располагались нерестилища кунджи, определяли стандартными методами геоморфологического анализа (Bisson, Montgomery, 1996; Gore, 1996; Stanford et al., 2005).

В работе использованы следующие сокращения: *D, A, P, V* – число неветвистых и ветвистых лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *ll* – число прободенных чешуй боковой линии; *rb.l* – число жаберных лучей слева; *sp.br.* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге слева; *pc* – число пилорических придатков; *vert.* – число позвонков.

Расположение материала определяется обзорным характером статьи. Собственные данные перемежаются сведениями из литературы. Материал по каждому разделу излагается в широтном разрезе, охватывая, по возможности, ареал вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение. Кунджа встречается в юго-западной части бассейна Берингова моря, в Охотском море, входит в реки Камчатки, Сахалина,

Амурского лимана, Шантарских и Курильских о-вов, а также Хоккайдо, Хонсю и Приморья до зал. Петра Великого (Берг, 1948; Линдберг, Легеза, 1965; Kawanabe, 1989; Савваитова, 1989; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Шедько, 2002). На материковом побережье Охотского моря она распространена во многих реках, но особенно многочисленна в реках Охота, Кухтуй, Тауй, Яма, Гижига (Волобуев, 1987). На Сахалине и Курильских о-вах встречается почти повсеместно (Гриценко, 1969а, 1975, 2002; Сидоров, Пичугин, 2005). В северной части ареала кунджа предпочитает наиболее теплые реки с относительно спокойным течением. В быстрых горных реках ее нет или она малочисленна (Скопец, 1990; Черешнев и др., 2002). На Камчатке особенно многочисленна в горно-тундровых реках¹. Предпочитает реки с обширными лиманами (Волобуев 1987; Скопец, 1990; Черешнев и др., 2002).

По-видимому, особенности распространения этого вида связаны с его температурными предпочтениями. Известна большая, по сравнению с мальмой, теплолюбивость кунджи (Гриценко, 1975, 2002; Faush et al., 1994; Пичугин и др., 2006). Локализация особей кунджи в реках и в море в значительной степени обусловлена хищным питанием, которое свойственно кундже при достижении длины 15–20 см. Она занимает биотопы на путях миграций возможных жертв или с наибольшей плотностью рыбного населения.

Численность. В реках Дальнего Востока кунджа – обычный вид, однако как хищник, находящийся на верхнем уровне пищевой пирамиды, нигде не достигает высокой численности. Промысловое значение ее невелико: в северо-восточной части ареала ежегодно добывают не более 30 т как прилов при промысле других видов лососей (Черешнев и др., 2002). На Камчатке кунджа также встречается в прилове. Масштабы вылова неизвестны, так как промысловая статистика отсутствует. На Сахалине, где кунджа является второстепенным объектом промысла при добыче горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в 1940–1950-е годы ежегодный вылов составлял 1000 т, в последнее время он упал до 200–300 т. На Курильских о-вах, особенно на Кунашире и Итурупе, молодь кунджи резко преобладает по численности среди других видов лососевых. Вероятно, это объясняется тем, что условия в водоемах южных Курильских о-вов (температурные, нагула и размножения) близки к экологическому оптимуму этого вида (Пичугин и др., 2006).

Систематика, происхождение и взаимоотношения с другими видами гольцов. Кунджа впер-

¹ Под горно-тундровой рекой мы понимаем реку, истоки которой расположены в горных отрогах, а в ее питании основное значение имеют 3 источника – поверхностный сток с тундры, грунтовые воды и талые воды ледников.

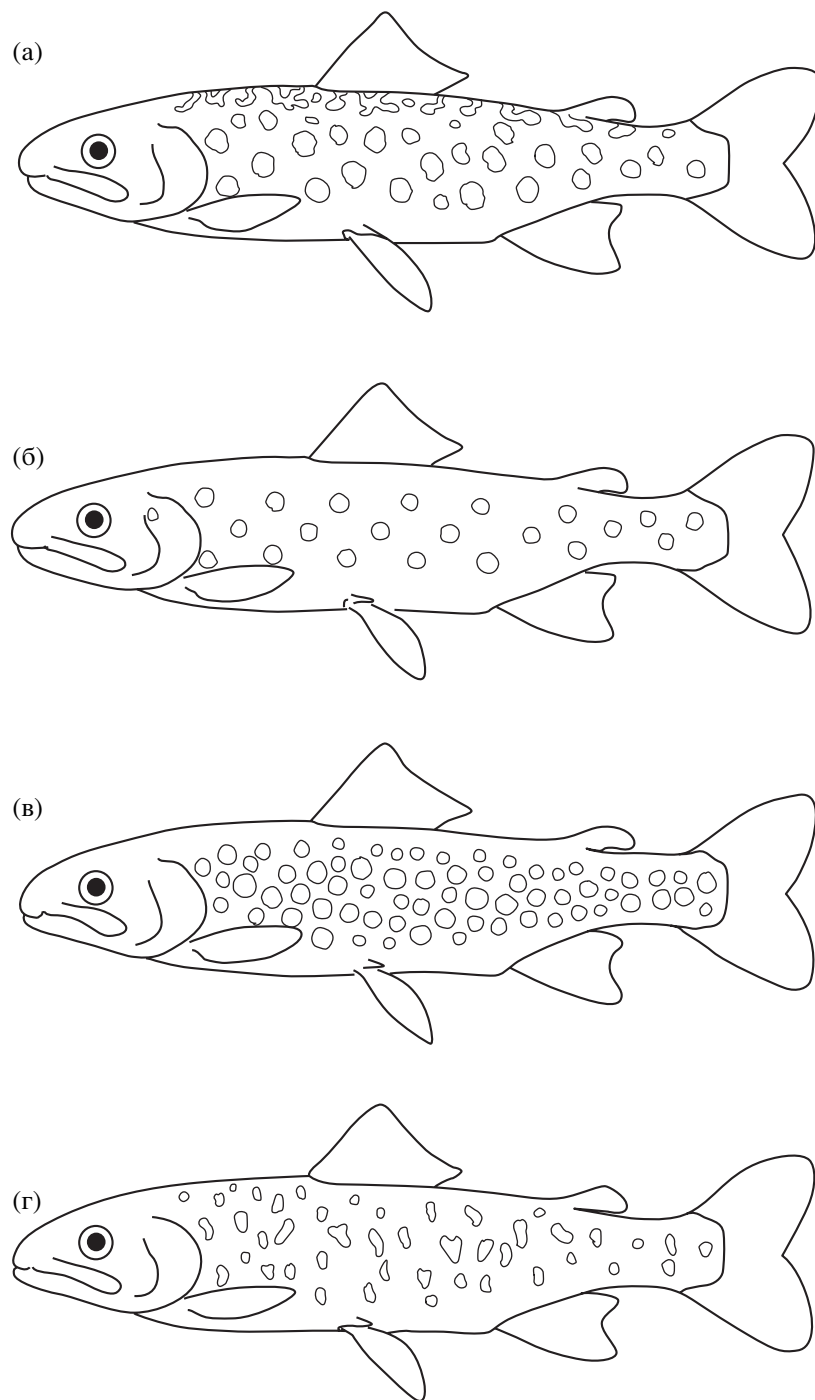


Рис. 2. Изменчивость окраски кунджи *Salvelinus leucomaenis* из разных частей ареала: а – Камчатка; б – о. Шикотан, морфа 1; в – о. Шикотан, морфа 2; г – о. Шикотан, морфа 3; д – о. Шикотан, морфа 4; е – Япония, форма *pluvius*; ж – Япония, форма *imbrius*; з – Япония, форма *japonicus*. Для построения схемы использованы материалы собственных исследований, а также данные Kawanabe, Mizuno, 1989.

вые описана Палласом из рек бассейнов Охотского и Берингова морей (Берг, 1948). На большей части ареала проходная кунджа характеризуется морфо-экологическим единообразием. Определение и статус вида, как правило, не вызывают сомнений. Видовая обособленность кунджи под-

тверждается, прежде всего, специфической окраской – наличием очень крупных белых или желтоватых пятен по бокам тела, а также данными кариологии (Фролов, 2000) и молекулярно-генетического анализа (Радченко, 2005). Однако на юге ареала, в Японии, статус кунджи до недавнего

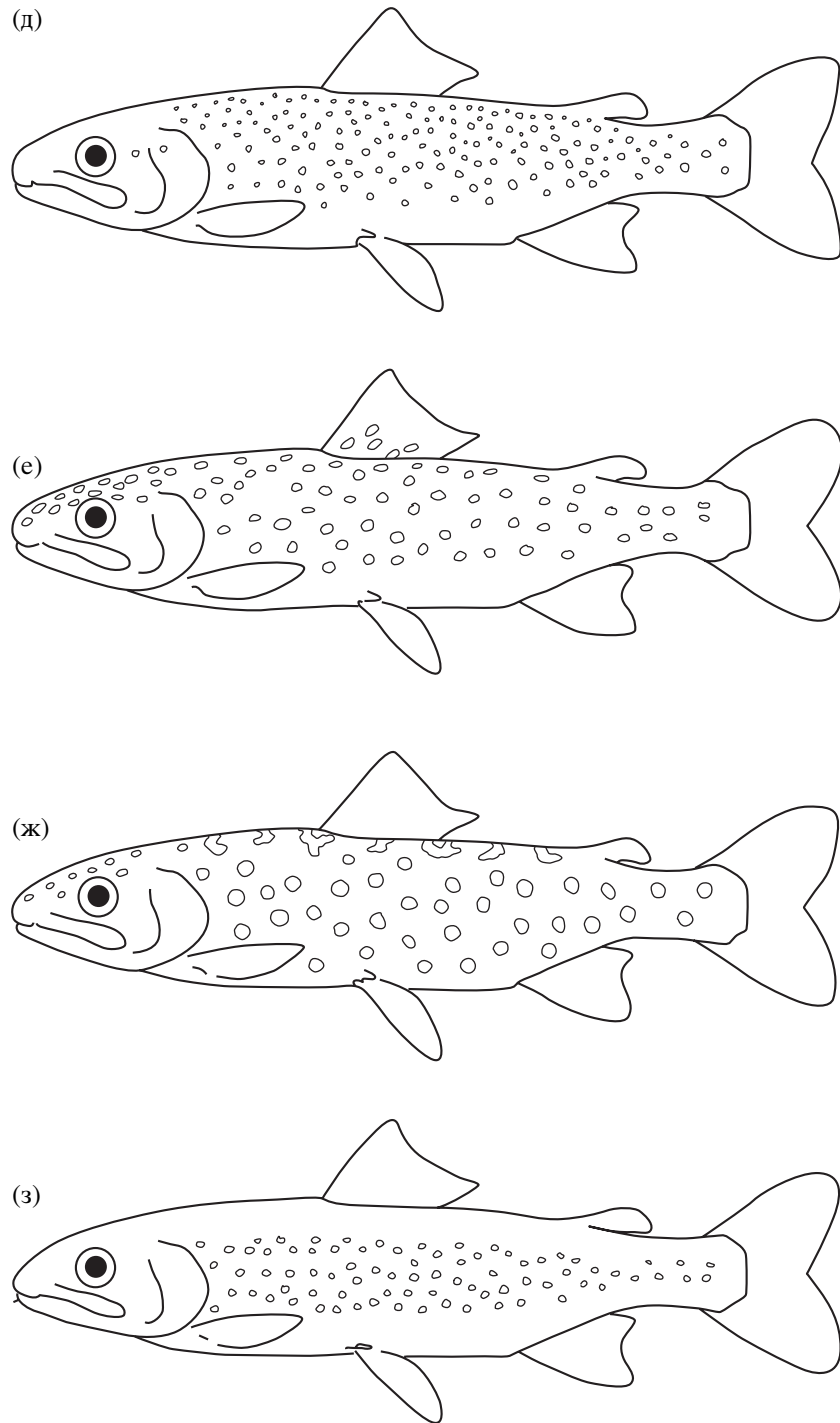


Рис. 2 (Окончание).

времени являлся предметом дискуссий. Близкородственные формы были описаны как самостоятельные виды *S. pluvius* (*nikko iwana*), *S. japonicus* (*yamato iwana*) и *S. imbrius* (*gogi*) (Oshima, 1961). У первого вида имеются мелкие белые, желтые и розовые пятна на теле и светлые пятна на спинном плавнике; у второго – есть только красные

пятна на боках тела, но нет белых; у третьего – отмечены светлые пятна на голове и бледно-розовые на теле, а на спинном плавнике пятен нет (рис. 2). В пользу видовой самостоятельности этих форм высказался Гриценко (2002), считающий, что, если каждую особь *S. leucotaenis*, *S. pluvius*, *S. imbrius*, *S. japonicus* можно идентифициро-

вать по окраске, то их следует считать таксономическими видами.

В настоящее время большинство японских исследователей (Goto et al., 1989; Kawanabe, 1989; Nagasawa, 1989) приходят к выводу, что в Японии есть только два вида гольцов – мальма и кунджа, последняя включает все ранее описанные виды. Черешнев с соавторами (2002) считает, что кроме типичной проходной кунджи в южной части ареала (в Японии) есть внутривидовые жилые формы – *pluvius*, *japonicus*, *imbrius*, различающиеся некоторыми особенностями окраски и образом жизни. Мнения американских исследователей по этому вопросу разошлись. Бенке (Behnke, 1980) относил *S. pluvius* к *S. malma curilus* (*krascheninnikovi*) – южному подвиду мальмы. Позднее он изменил свое мнение и стал рассматривать *pluvius* в составе вида *S. leucomaenis* (Behnke, 1984). Кавендер (Cavender, 1984) считает, что *S. imbrius* и *S. pluvius* являются самостоятельными видами, близкими к *S. leucomaenis*.

Мнения исследователей относительно происхождения кунджи также расходятся. По Гриценко (1975), кунджа – относительно молодой теплолюбивый вид, возникший в плейстоцене и ведущий свое начало от предковой формы, обитавшей в обширном водоеме на месте современного Японского моря. Бенке (Behnke, 1980, 1984) считает, что низкие значения меристических признаков и значения кариотипа ($2n = 84-86$) указывают на близкое родство *S. leucomaenis* с *S. malma* complex. Большинство же авторов сближают мальму и арктического гольца, указывая на отдельное положение кунджи, и рассматривают ее как сестринский вид *S. confluentus* (Savvaitova, 1980; Cavender, 1984; Cavender, Kimura, 1989; Phillips et al., 1989; Phillips et al., 1992; Pleyte et al., 1992; Фролов, 2000; и др.). Сравнительный анализ по аллозимным локусам показывает, что уровень генетической дивергенции представителей *S. alpinus*–*S. malma* complex от *S. leucomaenis* значителен ($0.173 < D_{Nei} < 0.401$, $m = 0.291$). Генетически наиболее близка к *S. leucomaenis* южная мальма Японии ($D = 0.173-0.236$) и Сахалина ($D = 0.187-0.244$) (Осинов, 2004).

Внутривидовая структура. Вид *S. leucomaenis* на большей части ареала в основном представлен проходной формой. Немногочисленная резидентная речная кунджа встречается в верхнем и среднем участках рек Тауй, Парень, Пенжина, Большая, Камчатка (Коновалов, 1971; Волобуев и др., 1985; Черешнев и др., 2002). Резидентная озерно-речная кунджа отмечена в озерах Чукча, Чистое и Киси в бассейне р. Тауй (Волобуев и др., 1985; Черешнев и др., 2002) и в оз. Песчаное на о-ве Кунашир (Пичугин и др., 2006). В популяциях проходной кунджи отмечены карликовые самцы. В р. Коль на западной Камчатке в нерестовых ру-

чьях, наряду с этими формами, нами впервые обнаружены средние по размеру (25–30 см) половозрелые резидентные самцы, которые также размножаются с проходными самками. Доля карликовых самцов возрастает в реках Сахалина (Гриценко, 1969б, 2002) и в озерно-речных системах южных Курил (Иванков, Броневский, 1975). На Японских о-вах, помимо карликовых самцов, встречаются и карликовые самки (Kawanabe, 1989). На южных Курильских о-вах Броневским с соавторами (1974) были описаны сезонные расы кунджи. Однако в более поздней работе Броневский (1985) отрицает их существование. Другие исследователи их также не обнаружили (Веденский, 1949; Ключарева, 1967а, 1967б; Сидоров, Пичугин, 2005; Пичугин и др., 2006).

Локальные популяции проходной кунджи могут незначительно различаться по признакам внешней морфологии. Межпопуляционная изменчивость по меристическим признакам выражена слабо (Волобуев, 1987; Гриценко, 2002; Пичугин и др., 2006; наши данные) (рис. 3).

Кариотип кунджи: из бассейна р. Камчатка – $2n = 84$, $NF = 102$ (Фролов, 1991; Frolov, Miller, 1994), рек южного Сахалина – $2n = 84-86$ (чаще 86), $NF = 100$ (Викторовский, 1975), рек южного Приморья – $2n = 86$, $NF = 100$ (Черненко, Викторовский, 1971), рек Японии – $2n = 84$, $NF = 100$ или 102 (Ueda, Ojima, 1983; Cavender, Kimura, 1989).

Описание. *D* IV–V 9–12; *A* II–V 7–10; *P* I 12–15; *V* II 8–9; *ll* 115–135; *rb*. 1 12–14 (15); *sp.br.* 15–22; *pc* 14–32; *vert.* 57–64 (Черешнев и др., 2002; Пичугин и др., 2006; наши данные).

Голова массивная, рот конечный, большой. Верхняя челюсть широкая, изогнутая, заходит за вертикаль заднего края глаза. Вырост на конце нижней челюсти и выемка на верхней вне времени нереста небольшие. Тело, как правило, прогонистое, вальковатое. Хвостовой плавник чаще усеченный или слабовыемчатый. Половой диморфизм резко выражен непосредственно перед и во время нереста. Различия между самцами и самками проявляются в форме головы: у самок она закругленная, у самцов – коническая. У них же резко удлиняются обе челюсти, вырастает большой мясистый крюк на нижней челюсти и глубокая выемка на верхней, заметно удлиняются грудные и брюшные плавники, грудные становятся широкими, веерообразными, тело уплощается с боков.

Окраска. В течение жизни окраска кунджи может заметно меняться (Волобуев, 1987; Гриценко, 2002; наши данные). В море спина зеленоватая, бока серебристые, брюхо белое. Низ головы, жаберные лучи и нижняя челюсть белые, небо светлое, плавники светло-серые. На спине светлые пятна округлой или неправильной формы, червеобразные, образующие мраморовидный рисунок.

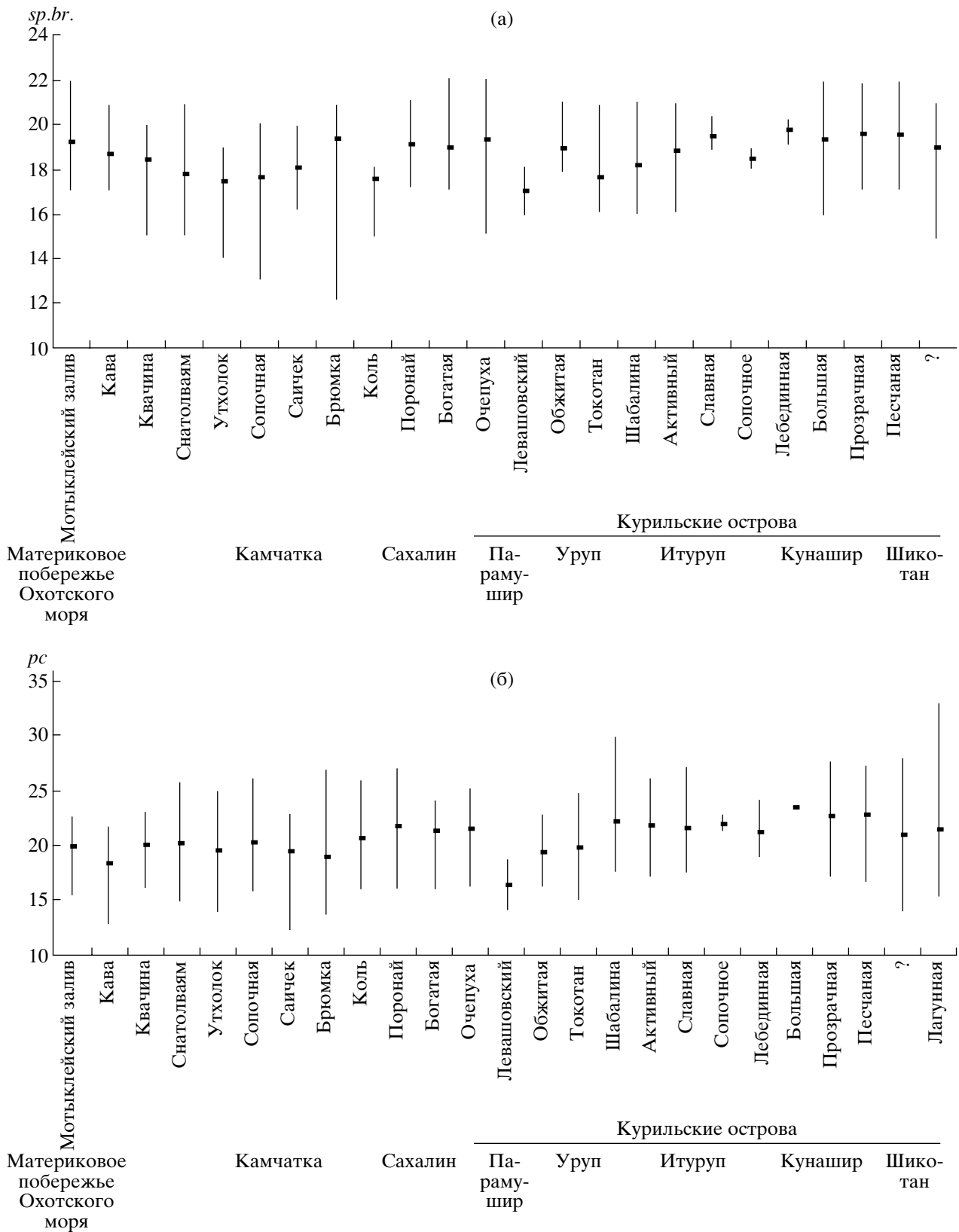


Рис. 3. Межпопуляционные различия по некоторым меристическим признакам кунджи *Salvelinus leucomaenis*: а – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге, б – число пилорических придатков, в – число позвонков с уростилем. По материалам Волобуева и Никулина, 1975 (Мотыклейский залив), Волобуева и др., 1985 (р. Кава), Гриценко, 2002 (реки Сахалина) и собственных исследований (все остальные популяции).

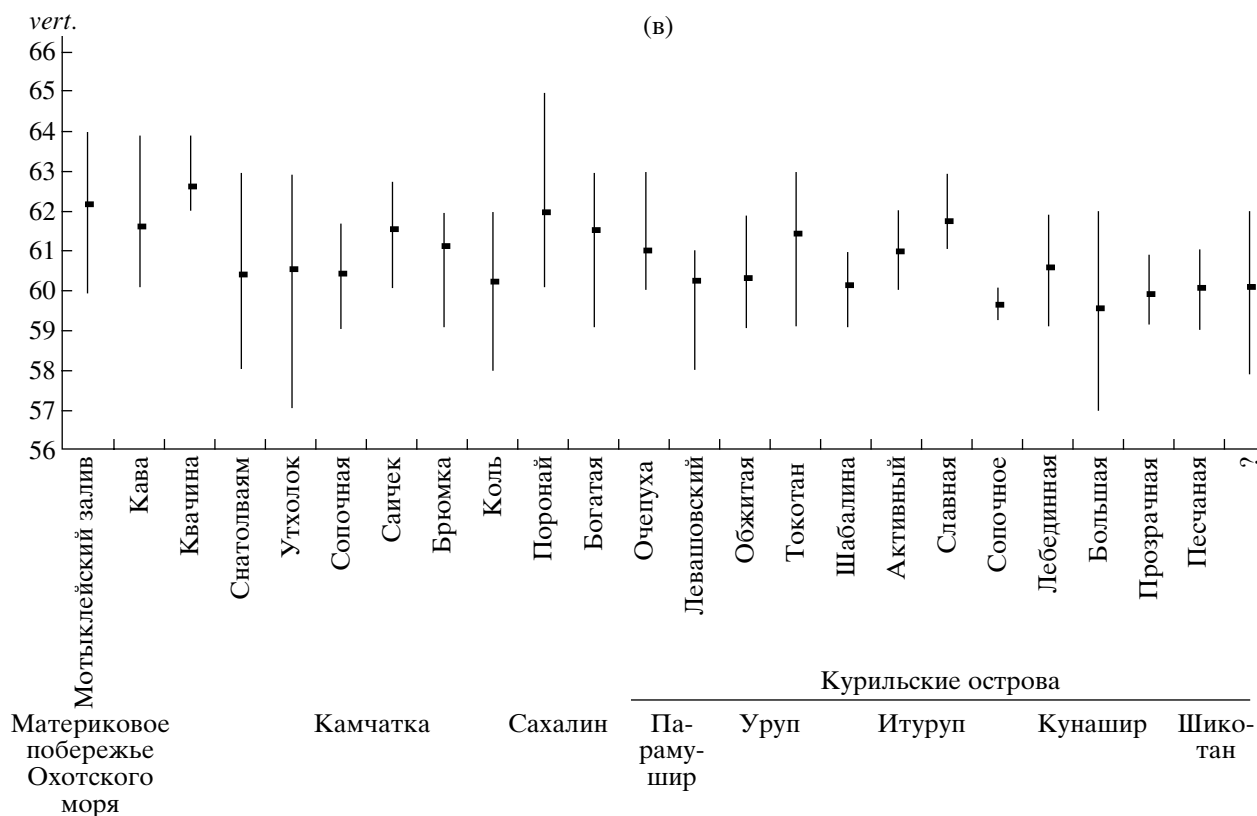


Рис. 3 (Окончание).

На боках тела немногочисленные, как правило, больше диаметра глаза, белые или желтоватые пятна. В некоторых случаях у серебристых особей пятна едва заметны и дифференциация кунджи и мальвы, например, в море у берегов Кунашира вызывает затруднения (Пичугин и др., 2006). Окраска молодых особей кунджи из водоемов южных Курильских о-вов подвержена значительной изменчивости (см. рис. 2). В процессе анадромной миграции особи кунджи, как правило, темнеют или желтеют (на юге ареала), а пятна становятся более контрастными – желтоватыми или фиолетово-голубоватыми. На нерестилищах в тундровых реках, по нашим наблюдениям, производители кунджи становятся черными, включая пасть, нёбо, язык и основания жаберных дуг. На черном хвостовом плавнике выделяется светлая кайма, а наружные лучи грудных, брюшных и анального плавников делаются молочнобелыми.

По данным литературы, внешний облик и окраска проходной кунджи из разных участков ареала вида сходны (Савваитова, 1964, 1966; Волобуев и др., 1985; Волобуев, 1987; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002). Жилая речная форма практически не отличается от проходной (Волобуев и др., 1985). Анадромные неполовозрелые

особи в реке имеют светлые бока, белое брюхо, темную голову и спину, крупные светлые или голубоватые пятна на боках (Гриценко и др., 2002). В окраске молоди кунджи в возрасте одного года и старше встречаются несколько вариантов. Они описаны Гриценко с соавторами (2002) и Пичугиным с соавторами (2006) для кунджи Сахалина и южных Курильских о-вов. Молодь кунджи характеризуется чередованием светлых пятен и мальковых полос (part marks). Со второго года жизни (1+) у части молоди появляется ярко-оранжевая полоса на брюхе. С этой полосой соприкасается нижний белый край боков тела. Иногда оранжевое брюхо разделено нитевидной белой полоской. Наличие оранжевого брюха у молодых особей жилой кунджи из оз. Чукча отмечено также Волобуевым с соавторами (1985). По нашим наблюдениям, такая же полоса либо от горла до анального плавника, либо от середины пектоцентрального расстояния до анального плавника есть у молоди проходной кунджи из горно-тундровых рек западной Камчатки. У молоди кунджи из горных ручьев с бесцветной водой брюхо серого цвета со слабым желтоватым оттенком. Пятна на теле белые или желтоватые, плавники серо-оранжевые. Наружный луч брюшных и анального плавников обычно белый. Анальный плавник

оранжевый или желто-оранжевый. Нижние и иногда верхние лучи хвостового плавника красного цвета. Помимо молоди с подобной окраской, встречаются темноокрашенные, почти черные рыбки со слабо выраженными пятнами без мальковых полос. Доля молоди кунджи с темной окраской особенно высока в тундровых реках и тундровых притоках горных рек западной Камчатки. В некоторых реках западной Камчатки нами выявлена молодь кунджи с еще одним типом окраски, названная нами золотистой. Для нее характерен золотисто-желтый фон тела и красные плавники. Этот тип окраски обнаружен у особей с возраста 3 и более лет. Такая же окраска была отмечена у резидентной кунджи из тундровых рек североохотоморского побережья (Скопец, 1990). По данным Гриценко с соавторами (2002), широкие мальковые полосы у молоди кунджи сохраняются до смолтификации. По нашим наблюдениям, в реках западной Камчатки у части особей они становятся малозаметными с возраста 2+.

Таким образом, окраска кунджи, вопреки существующим представлениям, заметно варьирует в разных участках, а не только на юге ареала вида.

Жизненный цикл и миграции. В реках Утхолок и Коль на западной Камчатке, по нашим наблюдениям, личинки кунджи после выхода из бугра держатся вблизи нерестилищ на мелководьях в местах с относительно слабым течением и песчано-галечным дном. Затем в течение летних месяцев мальки расселяются по руслу реки и в притоках, иногда на течении, используя стебли водного мха в качестве укрытий. В более или менее крупных реках сеголетки и более крупная молодь кунджи нигде не образуют скоплений и держатся разреженно. В некоторых небольших ручьях (притоках р. Коль) молодь кунджи по численности превосходит молодь мальмы и кижуча, плотность ее молоди (всех возрастных классов) может составлять 1,2–1,7 экз./м². Поздней осенью молодь скапливается для зимовки в глубоких местах, обычно в ямах с медленным течением. По наблюдениям Гриценко (2002), в реках Сахалина в каждом возрастном классе более крупная молодь держится в реке ниже по течению. Аналогичная картина обнаружена нами в небольших тундровых реках Камчатки. Однако в сложных по геоморфологии реках горного или горно-тундрового типа (Коль, Крутогорова, Сопочная) старшевозрастная молодь кунджи летом чаще встречается в сравнительно небольших притоках в среднем и верхнем течении рек. В основном русле она обнаружена среди завалов деревьев также в среднем и верхнем течении рек и практически отсутствует в нижнем течении. Сходное распределение молоди кунджи старшего возраста отмечено нами и в реках восточного побережья Камчатки (Жупанова, Еловка), а также в некоторых реках материково-

го побережья Охотского моря (Ульбея, Тауй). Во всех случаях молодь этого вида придерживается участков со слабым течением, где есть укрытия. Молодь кунджи может обитать в нерестовых ручьях и речках до 6 лет (Волобуев и др., 2001; Гриценко, 2002).

Скат молоди из рек в море происходит в возрасте 2–4 и более (до 6–7) лет. На севере, в Тауйской губе, весной он, вероятно, начинается еще подо льдом и продолжается до середины июня (Волобуев, 1987; Черешнев и др., 2002), на Сахалине в р. Богатая молодь скатывается с мая до середины августа (Гриценко, 2002). В реках западного побережья Камчатки (Утхолок, Сопочная, Саичек, Коль), судя по нашим наблюдениям, скат молоди кунджи, по сравнению с молодь других видов лососевых, продолжается более короткое время. Как правило, он начинается в первую – вторую неделю июня, его пик приходится на середину – конец июня, конец – на первую – вторую неделю июля (Pavlov et al., 2005). В зависимости от условий года эти сроки могут несколько сдвигаться.

После ската из рек молодь кунджи нагуливается в прибрежной зоне моря вместе с половозрелыми особями. На Сахалине, по данным Гриценко (2002), это распресненные воды или солоноватые (не более 6‰) озера. Из западнокамчатской реки Утхолок, по нашим наблюдениям, молодь сразу уходит в морскую воду с соленостью 31‰, а из рек южных Курильских о-вов – 35‰. В то же время известно, что протяженных морских миграций кунджа не совершает, держится в мелководной зоне вдоль побережья на расстоянии нескольких десятков километров от устьев рек (Черешнев и др., 2002). Неполовозрелая и половозрелая, но пропускающая в данном году нерест, кунджа может задерживаться в нагульной зоне моря или в эстуарии до поздней осени, после чего поднимается в реки на зимовку (Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; наши данные). Как указывают Гриценко и Чуриков (1976), во время морского нагула кунджа из рек Сахалина избегает длительного пребывания в воде высокой солёности и неоднократно в течение лета заходит на несколько дней в пресную или слабосоленую воду. В реках западной Камчатки значительные скопления кунджи отмечены нами также в зоне солоноватой воды в эстуариях и в лиманах в июне–июле. Однако, по нашим данным, в реках, где нет солоноватоводных лиманов (р. Коль), кунджа совершает перемещения в сторону устья реки в прилив и во время шторма и, наоборот, уходит дальше в море в отлив и в тихую погоду. В море в приустьевой зоне р. Коль она держится в слое воды солёностью 12–13‰ и редко отмечена в воде солёностью более 30‰. До первого нереста кунджа каждой весной скатывается на нагул в море в течение 2–4 лет.

Анадромная миграция происходит после 1.5–4.0 мес пребывания в море, в северных районах с начала июля до конца сентября (массовый ход в первой половине августа). При этом половозрелые особи, которые будут размножаться в данном году, составляют не более половины мигрирующих особей, обычно они преобладают в начале хода (Волобуев, 1987; Черешнев и др., 2002). Затем их доля резко сокращается и возрастает число неполовозрелых особей, идущих в реки на зимовку. В р. Коль на Камчатке ход половозрелых и неполовозрелых рыб разорван во времени: половозрелые мигрируют в середине июля, а неполовозрелые и пропускающие нерест – только в конце августа. На Сахалине ход кунджи в реки происходит с конца июля до начала сентября. Часть отнерестившихся производителей остаются в реке, а другие – скатываются на зимовку в низовья или в эстуарии и солоноватоводные лагуны (Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002). В озерно-речных системах южных Курильских о-вов ход кунджи происходит в короткие сроки – с середины августа до начала сентября. Неполовозрелые анадромные особи заходят в реки в начале хода, а пропускающие нерест – идут одновременно с производителями (Пичугин и др., 2006). В малые реки Шикотана и Кунашира производители кунджи мигрируют очень поздно, во II декаде августа, одновременно с горбушей. В р. Лебединая (о. Итуруп) они заходят позднее – в ноябре, так как ранее этот приток недоступен из-за высокой температуры воды (до 19°C) в транзитном оз. Лебединое.

Размножение. Нерест кунджи в разных участках ареала происходит неодновременно, но чаще в августе–сентябре. Проходная кунджа в реках северо-востока Азии размножается в августе–сентябре, жилая речная в р. Пенжине и в притоках оз. Чукча – также в августе–сентябре (Волобуев и др., 1985; Волобуев, 1987). В среднем течении р. Камчатка нами был зарегистрирован нерест кунджи в августе. На Сахалине она нерестится с конца августа по II декаду октября, но основная масса (до 80%) размножается в сентябре (Гриценко, 2002). В Вавайских озерах Сахалина нерест происходит в июле–августе (Савваитова, 1964), в лимане Амура (р. Налео) – в августе (Берг, 1948). На Шантарских о-вах, по Линдбергу и Дулькейту (1929), кунджа размножается в начале лета, однако более поздние данные свидетельствуют о нересте в конце августа (Алексеев и др., 2004; наши данные). На центральных Курильских о-вах (Уруп) в протоке оз. Токотан, судя по состоянию гонад, нерест кунджи уже закончился в конце августа – начале сентября (Савваитова и др., 2000). На южных Курилах, в реках Кунашира, нерест наблюдается с середины сентября до середины октября, а в некоторых озерно-речных системах, по-видимому, до ноября (Пичугин и др., 2006).

Размножение в северо-восточных реках происходит в мелких притоках, в среднем течении рек на галечниковом грунте в местах с замедленным течением, во II половине августа (Волобуев и др., 2001). Кунджа строит гнезда и закапывает икру в грунт (Волобуев и др., 1985; Волобуев, 1987; Гудков, 1991). В этих водоемах кунджа сооружает нерестовые бугры на плесах, вне выходов грунтовых вод, по-видимому, на водах подруслового потока (Волобуев и др., 2001). На Сахалине, в реках Ударница и Айруп, нерест кунджи отмечен в верхнем течении, в местах перехода плесов в перекааты, где усиливается проникновение в грунт поверхностного потока. Некоторые гнезда обнаружены на пологих склонах глубоких плёсов с замедленным течением (Гриценко, 2002). Площадь бугров, которые строит кунджа, зависит от размеров самок и примерно равна 0.12–0.13 м². Глубина расположения бугров на стрежне реки 20–40 см, на плесах 50–60 см. Глубина закладки икры в грунт 10–25 см. С одной самкой обычно размножается один крупный проходной самец и до 5 карликовых. Мелкие самки часто размножаются только с карликовыми самцами (Гриценко, 2002).

На западной Камчатке в р. Сопочной нерест кунджи отмечен нами в среднем течении реки, в местах, где она распадается на множество рукавов и проток. Нерестовые бугры располагаются в конце плёса перед перекаатом, где вода руслового потока интенсивно проникает в грунт. Глубина расположения бугров от 0.5 до 1.5 (чаще 0.7–1.0) м, на стрежне, где скорость течения достигает 1.1 м/с. Бугры овальной формы длиной 0.5–0.7 м, шириной 0.4–0.6 м сооружены из мелкого гравия (1–3 см). После нереста производители остаются в районе нерестилиц в течение 2–3 недель, после чего скатываются вниз по течению.

Более подробно нерест кунджи изучен нами в р. Коль. Нерест обнаружен не в основном русле, а только в небольших притоках верхнего и среднего течения. Основные нерестилища располагаются в истоках реки и притоках верхнего течения, в ручьях, стекающих с высоких холмов и гор. Значение тундровых притоков среднего течения в воспроизводстве кунджи невелико. Нерест наблюдается в конце августа – начале сентября при температуре 8–9°C. Производители появляются в местах нереста примерно за две недели до его начала и отстаиваются на ямах или в укрытиях под нависающими берегами. В таких ручьях кунджа сооружает нерестовый бугор на плёсах, часто под нависающими берегами в зоне даунвеллинга – в местах проникновения русловых вод в грунт. Таким образом, при нестабильном гидрологическом режиме в верхнем течении и истоках реки, отложенная икра кунджи, даже при низком уровне воды, постоянно омывается водой. По-видимому, кунджа избегает участков плёсов с выходами

Таблица 2. Некоторые биологические показатели кунджи *Salvelinus leucomaenis* в разных районах ареала

Водоем	Максимальные показатели			Возраст полового созревания, лет	Источник информации
	длина, мм	масса тела, г	возраст, лет		
Проходная форма					
Материковое побережье Охотского моря					
Р. Яма	920	8900	17	5+–6+	Волобуев, 1987
Р. Тауй	760	4200	12	5+–6+	»
Мотыклейский залив	780	4080	13+	5+–6+	Волобуев, Никулин, 1975
Р. Кухтуй	840	5600	–	–	Волобуев, 1987
Камчатка					
Р. Жупанова	1075	11350	–	–	наши данные
Р. Квачина	625	1340	8+	–	»
Р. Утхолок	634	2400	10+	–	»
Р. Сопочная	907	7650	12+	–	»
Р. Саичек	655	3000	9+	–	»
Р. Брюмка	693	2800	10+	–	»
Р. Коль	825	5450	–	–	»
Сахалин					
Реки Сахалина	780	5600	8+	4+	Гриценко, 1969а
Южный Сахалин	683	–	6+	2+–3+	Савваитова, 1964
Шантарские о-ва	620	2200	–	–	Линдберг, Дулькейт, 1929
Татарский пролив	760	–	9+	–	Новиков, 1957
Курильские о-ва					
Р. Беттобу, о. Шумшу	570	1600	–	–	Савваитова и др., 2000
Р. Токотан, о. Уруп	660	3450	11+	6+–7+	»
Р. Шабалина, о. Уруп	639	1850	7+	–	»
Оз. Сопочное, о. Итуруп	635	2300	10+	–	Пичугин и др., 2006
О. Кунашир	580	2200	7+	–	»
О. Шикотан	400	–	7+	4+–5+	Гриценко и др., 2002
Жилая форма					
Р. Пенжина	520	1180	16+	5+	Черешнев и др., 2002
Р. Парень	530	1230	17+	5+–6+	»
Оз. Чукча, бассейн р. Тауй	530	1580	10+	4+	Волобуев и др., 1985

грунтовых вод. Во всяком случае, нерестовые бугры на выходах грунтовых вод в зонах апвеллинга не обнаружены. В некоторых местах характер взаимодействия руслового и подруслового потоков носит сложный характер: иногда вдоль одного берега наблюдается апвеллинг, вдоль другого – даунвеллинг. Кунджа при этом сооружает бугры исключительно в зонах даунвеллинга. По-видимому, это обусловлено низкой температурой родников, приносящих воду в русло реки. В основном русле реки и в грунте в зонах даунвеллинга температура составляет 9,5°, в местах выхода грунтовых вод – всего 4,2°C. Бугры имеют вытянутую форму, их длина колеблется от 0,4 до 0,8 м, ширина – от 0,2 до 0,4 м, но может быть

больше у крупных рыб. Глубина расположения бугра 0,5–0,6 м. Материалом для постройки бугра служит мелкая (до 3–5 см) галька. На плёсе длиной 50–80 м размножаются 1–3 самки, 1–3 крупных проходных самца и 5–6 речных и карликовых самцов. По данным Пичугина с соавторами (2006), в коротких речках южных Курильских о-вов нерестилища, судя по встречаемости там личинок кунджи, начинаются близко от устьев.

У кунджи отмечен многократный нерест в течение жизни. Самцы после достижения половой зрелости нерестятся чаще ежегодно, самки могут пропускать 1 или 2 года, однако на Сахалине большая часть особей участвует в нересте только один раз в жизни (Гриценко, 2002).

Кунджа имеет относительно крупную икру бледно-желтого цвета. Плодовитость в реках материкового побережья Охотского моря варьирует в зависимости от длины тела от 948 до 6555 икринок (Волобуев и др., 1985; Волобуев, 1987; Гудков, 1991; Черешнев и др., 2002); плодовитость жилой кунджи из озерно-речной системы Чукча – от 499 до 1956 (в среднем 910) икринок (Волобуев и др., 2001). По нашим данным, на Камчатке в р. Утхолок плодовитость колеблется от 850 до 2200, в р. Коль – от 1054 до 5467 икринок. На Сахалине в р. Поронай этот показатель варьирует в пределах 2060–5810 (Гриценко, 2002); в Вавайских озерах Сахалина – 344–2268 (Савваитова, 1964); в реках Итурупа – 710–3560 (Андреев, Дулепов, 1971); у резидентной кунджи из оз. Чукча (бассейн р. Тауй, материковое побережье Охотского моря) – 510–1956 икринок (Волобуев и др., 1985).

Размерно-возрастная структура кунджи на ареале. На севере ареала кунджа достигает максимальных размеров и возраста, известных для вида. Предельный возраст отмечен в р. Яма на материковом побережье Охотского моря (табл. 2). Максимальная длина тела обнаружена у кунджи из р. Жупановой на восточном побережье Камчатки (табл. 2). Возможно, кунджа крупнее в реках, имеющих обширные солонатоводные лиманы.

Питание. В целом характер питания на ареале сходен (Волобуев, 1987). Проходная и жилая кунджа – эврифаги. В пресной воде молодь кунджи поедает любой доступный корм: личинок и имаго амфибиотических насекомых, жуков и наземных насекомых, падающих в воду. У более крупных особей в рационе преобладает рыба, особенно в эстуариях и в прибрежье моря (Савваитова, 1964; Андреев, Дулепов, 1971; Гриценко, Чуриков, 1976; Волобуев и др., 1985, 2001; Волобуев, 1987; Гриценко, 2002). После захода в реки во время анадромной миграции на нерест не питается.

В море и в эстуариях молодь кунджи потребляет креветок и других массовых ракообразных, а более крупные особи питаются навагой *Eleginus gracilis*, малоротой корюшкой *Hypomesus olidus*, мойвой *Mallotus villosus*, сельдью *Clupea pallasii*, песчанкой *Ammodytes hexapterus*, молодь речной камбалы *Platichthys stellatus* и др. В реках материкового побережья Охотского моря молодь тихоокеанских лососей встречается редко и в небольшом количестве (Волобуев, 1987). В то же время в реках Камчатки, Сахалина и Приморья кунджа интенсивно поедает молодь лососей, а также их икру (Василенко-Лукина, 1962; Воловик, Гриценко, 1970; Кохменко, 1970; Добрынина и др., 1988; наши данные). Кунджа, как и мальма, населяет реки, в которых размножаются тихоокеанские лососи. В реках западной Камчатки неполовозре-

лая кунджа потребляет молодь лососей, прежде всего, наиболее многочисленных – кеты *O. keta* и горбуши, как во время ее ската в море, так и в реке, где молодь кеты задерживается на несколько месяцев. Миграция кунджи в эстуарий и ее пищевое поведение во многом определяются особенностями ската и численностью молоди тихоокеанских лососей. Обратный ход из эстуария или прибрежной зоны моря в реки совпадает с началом нереста тихоокеанских лососей, во время которого кунджа питается их икрой. Пребывание кунджи в том или ином биотопе всегда связано с наличием там массового корма. Именно этим определяется миграционная стратегия неполовозрелой и половозрелой кунджи.

Таким образом, представленные материалы показывают, что, несмотря на относительную морфобиологическую стабильность, у кунджи, за исключением озерной, встречаются почти все известные для гольцов внутривидовые формы, причем, если на севере ареала резидентные формы редки, то на юге ареала они преобладают и демонстрируют значительное разнообразие. В то же время на ареале заметно доминирует проходная кунджа, в основном, питающаяся рыбой. Возможно, преобладание проходной формы объясняется адаптированностью вида к стратегии поведения тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Фонду “Дикие рыбы и биоразнообразие” (г. Петропавловск-Камчатский), сотрудникам и студентам биостанции “Флетхед Лэйк” университета штата Монтана (США), преподавателям и студентам Камчатского государственного университета за помощь в проведении полевых работ.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, грант № 05-04-48413; Ведущие научные школы РИ-112/001/707; Университеты России № 07.03.011, а также Центра Дикого Лосося (Портленд, Орегон, США).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Груздева М.А., Скопец М.Б. 2004. Ихтиофауна Шантарских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 42–58.
- Андреев В.Л., Дулепов В.И. 1971. Кунджа южных Курильских островов // Гидробиол. журн. Т. 7. № 6. С. 72–79.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресноводных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Броневский А.М. 1985. Механизмы перестройки структуры популяции у лососевых рыб (на примере кунджи). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 24 с.

- Броневский А.М., Долгова А.В., Иванков В.Н., Шапиро А.П. 1974. О сезонных группах кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Управление и информация. Вып. 10. С. 257–264.
- Василенко-Лукина О.П. 1962. О биологии приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 4 (25). С. 254–259.
- Веденский А.П. 1949. Заметки о рыбах и рыбном промысле южных Курильских островов // Рыб. хоз-во. № 7. С. 15–18.
- Викторовский Р.М. 1975. Кариотипы кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) и мальмы (*S. malma*) (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 54. № 5. С. 787–789.
- Волобуев В.В. 1987. О биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) материкового побережья Охотского моря // Биология промысловых рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 89–100.
- Волобуев В.В., Никулин О.А. 1975. О биологии кунджи Мотыклейского залива // Гидробиологические исследования внутренних вод Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ. С. 354–375.
- Волобуев В.В., Максимов В.А., Рогатных А.Ю. 1985. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 4. С. 546–552.
- Волобуев В.В., Поспехов В.В., Хаменкова Е.В. 2001. Размножение, экология молоди и гельминтофауна жилой кунджи *Salvelinus leucomaenis* озерно-речной системы Чукча (континентальное побережье Охотского моря) // Сб. науч. тр. Магаданск. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. С. 218–231.
- Воловик С.П., Гриценко О.Ф. 1970. О влиянии хищных рыб на выживание молоди лососей в реках Сахалина // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 71. С. 193–209.
- Гриценко О.Ф. 1969а. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) из сахалинских рек // Тр. молодых ученых Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. № 1. С. 113–123.
- Гриценко О.Ф. 1969б. О карликовых самцах кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 6. С. 32.
- Гриценко О.Ф. 1975. Систематика и происхождение сахалинских гольцов рода *Salvelinus* // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. VI. С. 141–160.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин. Таксономия, экология, промысел. М.: ВНИРО, 247 с.
- Гриценко О.Ф., Чуриков А.А. 1976. Биология гольцов рода *Salvelinus* и место их в ихтиоценозах заливов Северо-Восточного Сахалина. 2. Питание // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 4. С. 668–676.
- Гриценко О.Ф., Пичугин М.Ю., Демьянов Т.В. 2002. Ихтиофауна пресных водоемов о. Шикотан (южные Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 3. С. 314–321.
- Гудков П.К. 1991. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 6. С. 898–909.
- Добрынина М.В., Горшков С.А., Кинас Н.М. 1988. Влияние плотности скатывающейся молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на выедание ее хищными рыбами в р. Утка (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 6. С. 971–977.
- Иванков В.Н., Броневский А.М. 1975. Неотения у кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Гидробиол. журн. Т. 11. № 6. С. 90–92.
- Ключарева О.А. 1967а. Ихтиофауна лагунных озер острова Кунашир (Курильские острова) // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 3. С. 384–392.
- Ключарева О.А. 1967б. О бентосе и ихтиофауне озер острова Кунашир (Курильские острова) // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М.: Наука. С. 236–242.
- Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука, 229 с.
- Кохменко Л.В. 1970. Особенности питания гольца в озере Азабачьем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 117–128.
- Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. 1929. Материалы по рыбам Шантарских островов // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 3. № 1. С. 1–139.
- Линдберг Г.У., Легеза М.И. 1965. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Т. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 391 с.
- Новиков Н.П. 1957. Заметки о некоторых рыбах оз. Виами // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 14. С. 26–33.
- Осинов А.Г. 2004. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes). Происхождение, эволюция, филогения, систематика, охрана. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 48 с.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф. 2006. Новые данные о кундже *Salvelinus leucomaenis* и взаимоотношения гольцов *Salvelinus* в пресных водах южных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 3. С. 356–369.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Радченко О.А. 2005. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 153 с.
- Савваитова К.А. 1964. Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) озер Южного Сахалина // Озера южного Сахалина и их ихтиофауна. М.: МГУ. С. 154–167.
- Савваитова К.А. 1966. Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) некоторых озер острова Кунашир из группы Курильских островов // Вестн. Моск. ун-та. Биол. почвовед. № 4. С. 35–42.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 224 с.
- Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В. и др. 2000. Водные биологические ресурсы острова Уруп. М.: ВНИРО, 90 с.
- Сидоров Л.К., Пичугин М.Ю. 2005. Состав ихтиофауны и особенности биологии рыб южных Курильских

- островов в связи с абиотическими условиями и происхождением водоемов // Тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Прибрежные гидробиологические исследования. Т. 144. С. 151–175.
- Скопец М.Б. 1990. Спортивное рыболовство на северо-востоке СССР. Магадан: Магаданск. книжн. изд-во, 110 с.
- Фролов С.В. 1991. Кариотипы кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) и белого гольца *S. albus* Glubokovsky из бассейна реки Камчатки // Биология голецов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН. С. 103–111.
- Фролов С.В. 2000. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 229 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 493 с.
- Черненко Е.В., Викторовский Р.М. 1971. Хромосомные наборы симы, кунджи и южной мальмы // Науч. сообщ. Ин-та биол. моря АН СССР. № 2. С. 232–235.
- Шедько С.В. 2002. Обзор пресноводной ихтиофауны. Растительный и животный мир Курильских островов (материалы международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука. С. 118–133.
- Behnke R.J. 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs, Salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. W. Junk (ed.). Hague. P. 441–480.
- Behnke R.J. 1984. Organizing the diversity of the Arctic charr complex // Biology of Arctic charr. Proc. Int. Simp. Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May, 1981. Winnipeg: Univ. Manitoba. Press. P. 3–21.
- Bisson P.A., Montgomery D.R. 1996. Valley segments, stream reaches and channel units // Methods in stream ecology. F.R. Hauer, G.A. Lamberti (eds.). London: Acad. Press. P. 23–53.
- Cavender T.M. 1984. Cytotaxonomy of North American *Salvelinus* // Biology of Arctic charrs L. Johnson, B. Burns (eds.). Canada, Winnipeg. Univ. Manitoba Press. P. 3–21.
- Cavender T.M., Kimura S.I. 1989. Cytotaxonomy and interrelationship of Pacific basin *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Jap. Spec. V. 1. P. 49–68.
- Faush K.D., Nakano S., Ishigaki K. 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales // Ecology. V. 100. P. 1–12.
- Frolov S.V., Miller I.N. 1994. Karyotype uniformity in *Salvelinus leucomaenis* // Chromos. Inform. Serv. № 57. P. 12–14.
- Gore J.A. 1996. Discharge measurements and streamflow analysis // Methods in stream ecology. F.R. Hauer, G.A. Lamberti (eds.). London: Acad. Press. P. 53–75.
- Goto A., Takahashi M., Jamazaki F. 1989. White-spotted and red-spotted morphs as a phenotypic variation of the Japanese charr *Salvelinus leucomaenis* in the rivers of Southern Hokkaido, Japan // Physiol. Ecol. Jap. Spec. V. 1. P. 421–428.
- Kawanabe H. 1989. Japanese charrs and masu salmon problems: a review // Physiol. Ecol. Jap. Spec. V. 1. P. 13–24.
- Kawanabe H., Mizuno N. 1989. Freshwater fishes of Japan. Tokyo: Yama-to-Keikoku-sha Press, 720 p. (на япон. яз.).
- Mitro M.G., Zale A.V. 2000. Prediction fish abundance using single pass removal sampling // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. P. 951–961.
- Nagasawa K. 1989. Color variation of spots in *Salvelinus leucomaenis* in Northern Honsho Japan // Physiol. Ecol. Jap. Spec. V. 1. P. 69–76.
- Oshima M. 1961. Studies in charrs found in Japanese waters // Jap. wildlife Bull. V. 18. P. 3–70.
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al. 2005. Downstream migration of Kamchatkan mykiss's juveniles, *Parasalmo mykiss* (Walbaum) from the tributaries of Utkholok and Kol rivers, Western Kamchatka // J. Ichthyol. Suppl. 2. P. S183–S205.
- Phillips R.B., Pleyte K.A., Jehssen P.E. 1989. Patterns of chromosomal nucleolar organizer region (NOR) variations in fishes of the genus *Salvelinus* // Copeia. P. 47–53.
- Phillips R.B., Pleyte K.A., Brown M.R. 1992. Salmonid phylogeny inferred from ribosomal DNA restriction maps // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 49. P. 2345–2355.
- Pleyte K.A., Duncan S.D., Phillips R.B. 1992. Evolutionary relationships of the salmonid fish genus *Salvelinus* inferred from DNA sequences of the first internal transcribed spaces (ITS 1) of ribosomal DNA // Mol. Phylogen. Evol. V. 1. P. 223–230.
- Savvaitova K.A. 1980. Taxonomy and biogeography of charrs in Palearctic // Charrs. E.K. Balon (ed.). Hague, Netherlands: Junk Publ. P. 281–295.
- Stanford J.A., Lorang M.S., Hauer F.R. 2005. The shifting habitat mosaic of river ecosystems // Verh. Int. Verein. Limnol. V. 29. P. 1230–1243.
- Ueda T., Ojima Y. 1983. Geographic and chromosomal polymorphism in the iwana (*Salvelinus leucomaenis*) // Proc. Jap. Acad. V. B 59. № 8. P. 259–262.