

**Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
САХАЛИНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ
(ФГБНУ «СахНИРО»)**

На правах рукописи



**Ромасенко
Лариса Валериевна**

**ВОСПРОИЗВОДСТВО И СТРУКТУРА СТАД ГОРБУШИ И КЕТЫ НА
КУНАШИРЕ (ЮЖНЫЕ КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)**

03.02.06 – ихтиология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
А.М. Каев

г. Южно-Сахалинск, 2018 г.

Оглавление

Введение		3
Глава 1. Материалы и методы		8
Глава 2. Характеристика района исследований		15
2.1. Физико-географический очерк		15
2.2. Климат		16
2.3. Прибрежные морские воды		19
2.4. Внутренние воды острова Кунашир		22
2.5. Население острова и хозяйственная инфраструктура		28
Глава 3. Биология и показатели воспроизводства горбуши и кеты на острове Кунашир		29
3.1. Промысел и нерестовый ход		30
3.2. Биологические показатели		40
3.3. Покатная миграция		56
3.4. Показатели воспроизводства		69
Глава 4. Структура стада горбуши в связи с особенностями её воспроизводства		83
Глава 5. Структура стада кеты в связи с особенностями её воспроизводства		105
Основные выводы		121
Литература		122

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Из 6 видов тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* горбуша *O. gorbuscha* и кета *O. keta* в экологическом отношении являются видами, наименьшей степени сохранившими связь с пресными водами (особенно горбуша), скатываясь мальками из рек в первый год своей жизни. Кроме того, эти виды имеют наиболее широкое распространение как в пресноводный (нерестовая часть ареала), так и в морской (нагульная часть ареала) периоды жизни. В полном соответствии с высоким океаническим индексом распространения (Kaeriyama, Ueda, 1998), для горбуши и кеты характерны наибольшие среди тихоокеанских лососей биомассы. Особенно это характерно для азиатского побережья Северной Пацифики, где кета по численности выходит со второго на первое место в годы слабых подходов горбуши (Макоедов и др., 2009). В результате высокой численности, а также высокой товарной и пищевой ценности лосося (преимущественно горбуша и кета) занимают ведущие позиции в российском рыболовстве (9,9 % в Беринговом море и 15,0 % в Охотском море от общего вылова рыб). Тихоокеанские лососи играют важную роль в пресноводных и прибрежных экосистемах, так как в результате их миграции из океана в реки транспортируется огромное количество органического вещества. Так в отдельные годы только к берегам Сахалина и Курильских островов подходило до 280 млн экз. горбуши и 7 млн т половозрелой кеты (Радченко, 2006). Отсюда понятен неослабевающий интерес исследователей к этой группе рыб и как к объектам биосферы, и как к важнейшим объектам рыболовства, одним из важнейших аспектов исследований которых является разработка и совершенствование методов прогнозирования изменения запасов. Основой прогнозирования изменений, в том числе и изменений численности животных, являются многолетние ряды наблюдений за каждым из промысловых стад этих видов. Между тем, вопросы особенности воспроизводства горбуши и кеты на о.

Кунашир, где давно ведется промысел, до 1990-х гг. были практически не изучены. Первое сообщение о биологии горбуши о. Кунашир было представлено Иванковым (1967а) по материалам, собранным в 1965 г., а о биологии кеты – В.Н. Иванковым и А.М. Броневским (1974) по наблюдениям в бассейне оз. Лагунное. В 1977–1978 гг. сотрудниками СахТИНРО осуществлены рекогносцировочные наблюдения за количеством и распределением горбуши и кеты в ряде рек и озёр острова (Каев, Ардавичус, 1984). В начале 1990-х гг. к сбору материалов по биологии и численности лососей о. Кунашир приступил Сахалинрыбвод, а с 1994 г. – СахНИРО, с этого времени сбор материалов осуществляется на совместной методической основе (Каев, Струков, 1999). Полученные к настоящему времени результаты позволяют описать некоторые особенности воспроизводства горбуши и кеты о. Кунашир, где запасы этих видов формируются исключительно за счёт естественного воспроизводства, как основы для разработки рекомендаций по их рациональному использованию. Данное обобщение материалов актуально ещё и по причине полного прекращения исследований с 2015 г.

Цель и задачи исследования. Цель исследования – определение основных параметров динамики стада горбуши и кеты, воспроизводящихся на о-ве Кунашир. При этом предполагается решение следующих задач:

1. Выявить особенности нерестовой миграции и распределения горбуши и кеты на нерестилищах.
2. Оценить численность и исследовать биологические показатели рассматриваемых видов рыб (возраст, пол, длина, масса, абсолютная плодовитость).
3. Изучить покатную миграцию и динамику численности молоди лососей.
4. Определить выживаемость поколений в течение пресноводного и морского периодов жизни.
5. На основе полученных данных описать структуру стад горбуши и кеты на о-ве Кунашир.

Научная новизна. Впервые представлены многолетние систематизированные данные по численности и биологическим показателям горбуши и кеты о. Кунашир и их межгодовой динамике. Изучены особенности нерестового хода рыб и покатной миграции молоди этих видов. Рассчитаны коэффициенты ската и возврата горбуши и кеты для отдельных поколений. Показано, что особенности годовой динамики нерестового хода и биологических показателей горбуши и её распределения по нерестилищам обусловлены подходами разных сезонных форм. Впервые на многолетнем материале проведён сравнительный анализ речной и озёрной экологических форм кеты.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты имеют фундаментальное значение, расширяя представления об адаптивных способностях видов, направленных на более полное освоение среды обитания (функционирование сезонных форм у горбуши, речного и озёрного экотипов у кеты). Материалы диссертации с 2005 г. используются при разработке годовых и квартальных промысловых прогнозов возврата и рекомендованного вылова лососей на Кунашире, а также служат основой для оперативных рекомендаций по управлению лососевым промыслом Комиссией по регулированию добычи (вылова) анадромных видов рыб в Сахалинской области. Кроме того, по заказу областной администрации они использовались при разработке генеральной схемы развития лососеводства на территории области.

Личный вклад автора. При непосредственном участии автора в период с 1988 по 1995 гг. проведен сбор ихтиологического материала горбуши и кеты и их молоди из водоемов островов Итуруп и Кунашир, их камеральная обработка. С 1999 г. по 2013 г. автор осуществлял камеральную обработку и анализ собранного материала из рек и побережья о-ва Кунашир. Анализ, теоретическое обобщение полученных данных, подготовка публикаций, формулирование положений и выводов выполнены при непосредственном участии соискателя.

Положения, выносимые на защиту:

1. Динамика нерестовых подходов и биологических показателей горбуши обусловлены миграцией в реки острова её ранней и поздней сезонных форм.
2. Различия биологических показателей кеты в речных и озерно-речных системах острова связаны с нерестом её разных экологических форм – речной и озёрной.

Степень достоверности. Достоверность и обоснованность представленных в работе научных положений и выводов определяются многолетним систематизированным сбором материалов, репрезентативностью выборок, статистической обработкой полученных данных, использованием общепринятых и рекомендованных методов ихтиологических исследований.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на всероссийской конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в мировом океане» (Москва, 2001), «Чтениях памяти Владимира Яковлевича Леванидова» (Владивосток, 2003), совместном (NPAFC – PICES) симпозиуме «Состояние тихоокеанских лососей и их роль в морских экосистемах Северной Пацифики» (Республика Корея, Jeju Island, 2005), международной научной конференции «Динамика численности тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов» (Южно-Сахалинск, 2007), а также в виде 27 годовых научных отчетов СахНИРО в 1991–1992, 1995–1997, 2000–2014, 2016 гг.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ. Содержание диссертации опубликовано полностью (монография).

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Текст изложен на 143 стр. машинописи, включает 20 таблиц и 36 рисунков. Список литературы состоит из 208 источников (в том числе 34 на английском языке).

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность главному научному сотруднику СахНИРО и научному руководителю д.б.н. Каеву А.М. Автор также благодарен старшему инженеру лаборатории лососевых рыб СахНИРО Д.В. Авдееву и сотрудникам Южно-Курильской КНС Сахалинрыбвода за огромную помощь в сборе первичных материалов.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы и методы, положенные в основу диссертации, подразделяются на два блока. Первый блок включает ежегодный сбор и обработку материалов, собранных в ходе мониторинга состояния популяций горбуши и кеты, второй – при решении специальных задач, возникавших при изучении особенностей воспроизводства этих видов.

Мониторинг. В основу исследований положены натурные наблюдения, проведённые в 1990–2014 гг. в течение нерестовой и покатной миграций горбуши и кеты в прибрежных и внутренних водах о-ва Кунашир. Численность возврата рыб соответствующих поколений устанавливали суммированием данных промысловой статистики уловов и количества производителей в реках.

Анализ промысловых уловов. Биомасса лососей в уловах и их распределение по отдельным участкам побережья Кунашира установлена при анализе промысловой статистики Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства как правопреемника предыдущих аналогичных структур. Численность выловленных рыб рассчитывали по сгруппированным по пятидневкам суточным уловам и навескам рыб, определяемым при выполнении биологических анализов. Промысловый лов лососей на Кунашире ведут в основном ставными неводами. Пассивный характер этих орудий лова позволяет использовать статистику вылова для характеристики межгодовой изменчивости динамики подходов лососей к побережью. Различия в сроках подхода горбуши разных поколений оценены по датам, на которые приходилась половина выловленных рыб.

Численность производителей на нерестилищах определяли в процессе визуального подсчёта рыб при пешем обходе рек. Регулярные наблюдения осуществлены в р. Илюшина, расположенном в центре тихоокеанского побережья острова (рис. 1.1). Протяженность основного русла реки равна 9,3 км, площадь водосбора – 29,5 км². Площадь типичных нерестилищ горбуши в

этом водоеме составляет 21 тыс. м², а кеты – 4 тыс. м² (Каев, Струков, 1999). Она установлена, как и в некоторых других реках, в процессе замеров площади скоплений рыб на нерестилищах в период массового нереста в годы, когда их численность находилась на среднем уровне или выше его.

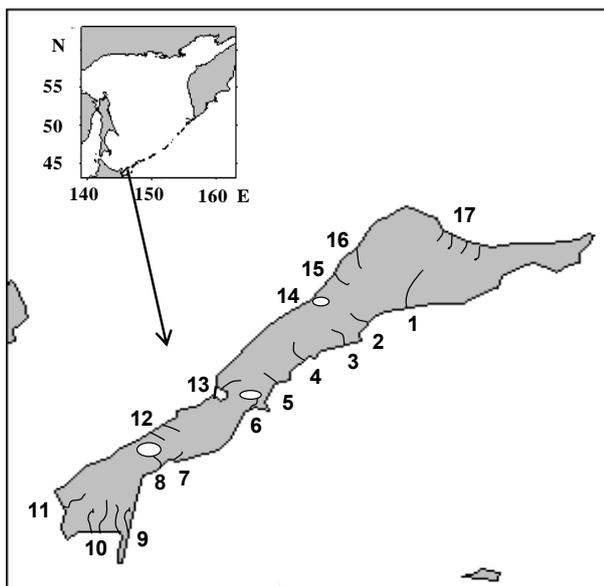


Рис. 1.1. Основные водоёмы нереста горбуши и кеты на о. Кунашир:

1 – р. Тягинка, 2 – р. Мостовая, 3 – р. Филатова, 4 – р. Илюшина, 5 – р. Прозрачный, 6 – оз. Серебряное с притоками, 7 – р. Тюрина, 8 – оз. Песчаное с притоками, 9 – р. Белозерская, 10 – реки Рикорда, Головнина, Сенная, 11 – р. Быстрый, 12 – реки Валентины и Асин, 13 – бух. Первухина – оз. Лагунное – р. Первухина, 14 – оз. Валентины с притоками, 15 – р. Северянка, 16 – р. Заливная, 17 – реки Птичья, Змеиный и Кедровый

При определении численности лососей в реках использован либо сплошной учёт (кета), либо подсчёт рыб на отдельных участках нерестилищ (горбуша). В первом случае во второй половине массового нереста кеты (конец октября – начало ноября), спускаясь вниз по реке от верхних нерестилищ и заходя в нерестовые притоки, подсчитывали число живых и мёртвых рыб, а также сохранившиеся останки по берегам. Затем результаты подсчёта увеличивали в 1,5 раза (коэффициент выбран *a priori*, исходя из примерно полуторамесячной продолжительности периода массового хода). Мелководность и прозрачность воды позволяли сравнительно точно

подсчитывать рыб на нерестилищах и в ямах. Однако при сравнительно плотных скоплениях более мелкой по размерам тела горбуши такой подсчёт становился проблематичным, учитывая к тому же начинавшееся хаотичное движение рыб при приближении наблюдателя. Поэтому определение численности горбуши осуществлялось её подсчётом на отдельных площадках.

Обследование нерестилищ горбуши проводили двукратно, раннее – в первой половине сентября, позднее – в последних числах сентября или в начале октября. Из года в год использованы изначально (с 1995 г.) намеченные площадки. Естественно, что на момент обследования не все рыбы находились на нерестилищах вследствие полуторамесячной протяженности массового хода, предварительного отстоя на глубоководных участках и донерестовой гибели. Поэтому *a priori* введён ориентировочный поправочный коэффициент, увеличивающий в 4 раза эмпирические значения средней плотности заполнения нерестилищ. Полученное расчётное среднее число рыб, потенциально приходящихся на 1 м² нерестилищ при гипотетическом единовременном нересте всех производителей, экстраполируется на всю нерестовую площадь реки.

В прочих реках и ручьях (чаще всего Филатова, Прозрачный, Валентины, Северянка и притоки озёр Серебряное и Валентины) наблюдения были эпизодическими из-за их труднодоступности. большей частью они сводились к определению численности лососей на отдельных участках нерестилищ для сопоставления с данными в р. Илюшина. Эти наблюдения позволяли вводить коррективы при экстраполяции данных по заходу рыб в подконтрольную реку на другие водоёмы острова, если обнаруживались существенные различия по плотности скоплений рыб.

Биологические показатели. Пробы горбуши и кеты ежегодно собирали в устьевой части р. Илюшина из исследовательских уловов закидным неводом или накидной сетью. Кроме того, при полном перекрытии русла сетью с малым размером ячеи (40 мм) вели тотальный облов кеты, заходящей в р. Серноводка (протока оз. Песчаное). Начиная с 2003 г., сбор проб стали осуществлять также

из промышленных уловов ставного невода в бух. Первухина (центральная часть охотоморского побережья острова). Объём выборок состоял обычно из 100 рыб, меньшие объёмы были связаны с ситуациями, когда не удавалось отловить требуемое количество рыб (особенно кеты) при их немногочисленных скоплениях в устье реки. Биологические анализы (длины AC и AD , масса тела, пол, стадия зрелости и масса гонад, кроме на 5 стадии зрелости, плодовитость самок) выполнены по традиционным методикам (Правдин, 1966). Если при упоминании в тексте термина «плодовитость» самок нет никаких разъяснений, то под этим термином понимается абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП). Фрагменты ястыков для её определения брали у не менее 25 самок горбуши из пробы и почти у всех самок кеты, за исключением рыб с гонадами на 5 стадии зрелости.

Чешую у рыб собирали в соответствии со стандартом, принятым Тихоокеанской комиссией по анадромным рыбам (McLellan, 1987): из второго-четвертого рядов выше боковой линии на участке тела между спинным и анальным плавниками. Возраст определён под бинокулярным микроскопом. Всего изучено 9535 рыб (119 проб) горбуши (в т.ч. 30 проб или 2769 рыб из уловов ставного невода), а также кеты – 4168 рыб из р. Илюшина и 1494 рыб из р. Серноводка.

Биологические показатели горбуши в каждом из поколений сначала рассчитывали как среднее значение из суммы собранных проб (Каев, Romasenko, 2003b), однако затем расчёт стали производить путём «взвешивания» значений отдельных проб по динамике уловов (Каев, Romasenko, 2007). В отношении кеты продолжается использование расчёта среднего значения для всех изученных рыб в каждой из рек (Каев, Romasenko, 2003a). Вынужденная необходимость такого подхода будет показана в 3-й главе. Ежегодно в р. Илюшина обычно брали 3 пробы кеты (в течение октября, то есть в период массового хода), а в р. Серноводка – по одной-две пробы в середине октября. Даты сбора в последней реке приурочивали к периодам интенсивных заходов рыб, ориентируясь на фазы Луны и характер приливов.

Численность покатной молоди. Определение численности покатников основано на их учёте мальковой ловушкой методом выборочных обловов (Таранец, 1939), адаптированного к небольшим рекам региона (Воловик, 1967; Каев, 2010). Учёт вели в р. Илюшина примерно в 300 м от устья (выше зоны влияния приливов) на относительно прямом участке с равномерно углубленным поперечным сечением. Через реку натягивается трос, маркированный через 1 м. По измерениям глубин в местах маркировок устанавливается конфигурация поперечного сечения реки. Маркировки делят его на отдельные участки, один из которых является контрольным. В выбранном участке ловушка опускается в воду на несколько минут с дальнейшим подсчётом улова. В графике работ предусматриваются основные и специальные обловы. Результаты спецобловов по времени дают представление о суточной динамике ската, для чего ловушка периодически (через 30–60 мин.) с момента обнаружения покатников (обычно после 21 час.) до полного завершения ската в утренние часы устанавливается в одной и той же «контрольной» позиции (желательно на стрежне потока, где обычно скатывается большинство мальков). Результаты спецобловов по сечению дают представление о доле попадания молоди в ловушку, выставленную в той или иной точке поперечного сечения реки. Ширина входного отверстия ловушки составляла 50 см, что значительно упрощает расчёты. Зная ширину участка реки, выраженную в числе необходимых для ее полного перекрытия ловушек (число позиций), и число пойманных покатников в контрольной позиции, нетрудно подсчитать общее число молоди, скатывающейся из реки. Полученные результаты экстраполируются на другие водоёмы через расчётное значение количества мальков, скатившихся в контрольной реке от нереста одной условной пары производителей, и суммарную численность рыб в реках острова.

Часть пойманных мальков использовали для определения размерного состава и среднего веса тела в отдельных размерных группах (в некоторых пробах проведен анализ встречаемости среди покатников особей с остатком

желточного мешка и с наличием пищи в желудке). Остальную молодь после подсчёта выпускали в среду обитания.

Расчёты. По полученным данным рассчитаны коэффициенты ската (доля покатников от суммарной плодовитости самок в реке), как показатель эффективности воспроизводства лососей в пресноводный период жизни, и возврата (доля вернувшихся взрослых рыб от численности покатников), как показатель выживаемости рыб отдельных поколений в течение морского периода жизни.

Специальные задачи. В ряде случаев при анализе биологического состояния рыб использовали коэффициент упитанности по Фультону ($Ky\Phi$) и относительную плодовитость самок ($OИП$), рассчитанную как частное от деления $AИП$ на длину по Смитту. Особенности роста рыб некоторых поколений в раннем онтогенезе изучены по структуре чешуи, для чего измеряли межсклеритные расстояния в первой годовой зоне ($ПГЗ$) роста, включая годовое кольцо; за него принимали группу склеритов с минимальной суммой у кеты четырёх (Каев, 1998), а у горбуши пяти (Каев, Ромасенко, 2001б) последовательно измеренных межсклеритных расстояний. Измерения проводили от центра чешуи по наибольшему радиусу. Для унификации данных значения межсклеритных расстояний выражены в процентах к длине радиуса в $ПГЗ$. При построении склеритограмм использованы обобщённые данные для самцов и самок, так как зависящие от пола особи различия в структуре чешуи на первом году роста практически отсутствуют (Николаева, Семенец, 1983). При необходимости, если это требовалось для решения задачи, склеритограммы нормированы по среднему числу склеритов в $ПГЗ$. Сопоставление склеритограмм во всех случаях проведено по первому годовому кольцу, что позволяет установить их специфические различия у рыб разных популяций из бассейна Охотского моря, связанные как со скоростью роста в локальных прибрежных районах, так и со сроками начала формирования чешуи (Каев, 1998). Изменения в ширине межсклеритных расстояний рассмотрены как последовательный процесс роста чешуи. В этой связи склеритограммы

сравнивались не по средним значениям отдельных расстояний, а как ряды регрессии (Плохинский, 1970, алгоритм 31). Изучение чешуи проводилось, в том числе, и на рыбах из других районов воспроизводства. Районы и объёмы таких сборов, а также некоторые специфические методические подходы, использованные, например, для выделения и сопоставления темпоральных форм горбуши, для удобства восприятия указаны в соответствующих главах.

Статистическая обработка выполнена с применением программы Microsoft Excel и рекомендаций Плохинского (1970). При представлении её результатов использованы следующие символы: M – среднее значение, SD – среднее квадратичное отклонение, CV – коэффициент вариации, Lim – пределы колебаний значений признака, r – коэффициент корреляции, R^2 – коэффициент достоверности аппроксимации, λ – критерий различий между распределениями эмпирических частот, p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – объём выборки. Достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера (F).

В тексте и в таблицах использованы следующие сокращения:

АИП – абсолютная индивидуальная плодовитость,

ОИП – относительная индивидуальная плодовитость,

КуФ – коэффициент упитанности по Фультону,

ПГЗ – первая годовая зона (роста чешуи),

СЗТО – северо-западная часть Тихого океана.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Физико-географический очерк

Кунашир является одним из островов Большой Курильской гряды, протянувшейся на 1200 км между мысом Лопатка (полуостров Камчатка) и полуостровом Сиретоко (остров Хоккайдо). Наиболее глубокими проливами Буссоль и Крузенштерна гряда делится на три группы островов, северную, среднюю и южную. Южные Курилы включают в себя небольшие острова (Чёрные Братья и Броутона) и три крупных острова (Уруп, Итуруп и Кунашир), из них Кунашир является самым южным. Он расположен между 43°40' и 44°30' с.ш. и 144° и 147° в.д. Длина острова составляет 123 км, протяженность береговой линии – 349 км, площадь 1555 км² (Сергеев, 1976; Злобин и др., 2004). Кунашир отделяется от соседнего Итурупа проливом Екатерины шириной 12,5 миль (23,2 км) и наибольшей глубиной 485 м при средней глубине 235 м. На западе за Кунаширским проливом находится горный массив полуострова Сиретоко, а несколько южнее, за проливом Измены, более низинная часть о. Хоккайдо. В юго-западном направлении за Южно-Курильским проливом располагается Малая Курильская гряда, состоящая из сравнительно крупного и гористого о. Шикотан и нескольких мелких без значительных рельефных возвышенностей островов.

Курильские острова своим происхождением обязаны геологическим процессам четвертичного периода. Надводная часть островов сложена в основном четвертичными вулканическими породами: андезитами, андезитобазальтами и базальтами, реже – туфами и туфобрекчиями. Вследствие этого они легко проницаемы для влаги, отличаются кислым характером среды, повышенным содержанием кремнезема, грубоскелетной структурой, малым содержанием мелкозема, значительной раздробленностью и пористостью (Злобин и др., 2004). Острова расположены в зоне с большой подвижностью земной коры, интенсивной сейсмической деятельностью, активным

современным наземным и подводным вулканизмом, резким расчленением рельефа, значительными мощностями осадочных толщ и большими скоростями осадконакопления (Канаев, 1959). Вследствие этого почти для всех островов характерна большая мезо- и микронеровность поверхности, ярко выраженная гористость местности. В целом в орографии Курильских островов преобладают морские террасы, вулканические плато, массивы и холмогорья. Среди холмогорий возвышаются низкорослые конусы разнообразных вулканов. Кунашир в этом плане не является исключением. По высотным характеристикам и степени расчленённости поверхности на нём наиболее широко развит горный рельеф. Остров представляет собой цепь слившихся вулканов, один из которых (Тятя, 1819 м), расположенный в его северной части, являющийся вторым по высоте среди курильских вулканов. Берега Кунашира имеют абразионный характер в различных стадиях развития. Наиболее часто представлены берега с уже отмершими абразионными береговыми обрывами, у подножья которых располагаются аккумулятивные пляжи. С одной стороны, это обеспечивает наличие мелководных участков у побережья острова, способствующих успешности нагула молоди лососей, с другой стороны, на этом острове ниже, чем на Итурупе, встречаемость небольших бухт, в которых молодь лососей обитает в ранний морской период жизни и в которых она находит убежище при штормах (Чупахин, Каев, 1980; Каев, Чупахин, 1982, 2002).

2.2. Климат

На Курильских островах климат формируется в результате сложного взаимодействия климатических факторов по сезонам года и в многолетнем аспекте: солнечной радиации, циркуляции атмосферы и подстилающей поверхности. Показатели радиации на них значительно ниже, чем на Сахалине, не говоря уже о материковой части Дальнего Востока, центральных и северных Курилах. Здесь почти одинаковая с Южно-Сахалинском величина рассеянной радиации (56,2 и 55,5 ккал/см²), но при этом на 10,7 и 5,7 ккал/см² ниже

суммарная радиация и радиационный баланс. Эти особенности обусловлены широтным и океаническим островным положением, холодными течениями и Охотским морем. Над островами весь год циркулирует морской холодный и умеренно тёплый воздух с Охотского моря при ветрах западных румбов и воздух с Тихого океана при ветрах с восточных и южных румбов. В связи с этим Курильские острова отличаются типично морским климатом с его своеобразными климатическими показателями и режимом. Для морского климата характерна частая смена погоды, повышенная облачность, туманы и большое количество осадков (Злобин и др., 2004).

Кунашир полностью соответствует этим характеристикам, климат на острове является типично морским. Для него характерен плавный без резких колебаний годовой ход температуры воздуха при сравнительно небольшой (15–24°C) годовой амплитуде (Ресурсы..., 1973). Зима мягкая, продолжается с середины декабря по март. Образование снежного покрова происходит с 20 декабря по 10 января, а его разрушение начинается в конце марта – первых числах апреля. В зимний период весьма обычны оттепели, особенно в декабре, когда они отмечаются почти каждый день, а в январе и феврале по 5–10 дней в месяц. Зимой иногда наблюдаются туманы и дожди. Наиболее холодным является февраль (рис. 2.1), в течение которого температура воздуха может снижаться в некоторые дни до -24°C. Весна начинается в апреле и продолжается три месяца. Она холодная и влажная с частыми осадками. Лето наступает в третьей декаде июня – первой декаде июля и продолжается до трёх месяцев. Самый тёплый месяц август (максимальная температура достигает 28°C). Для лета характерна повышенная влажность воздуха, обычно на уровне 90–97 %. Большая влажность воздуха способствует образованию частых и продолжительных туманов. В течение месяца 26–28 дней могут быть без солнца. Продолжительность безморозного периода до 180 дней. Зимой над островом наблюдаются сильные, преимущественно северо-западные ветры. В летнее время скорости ветра незначительные, обычно 3–6 м/сек.

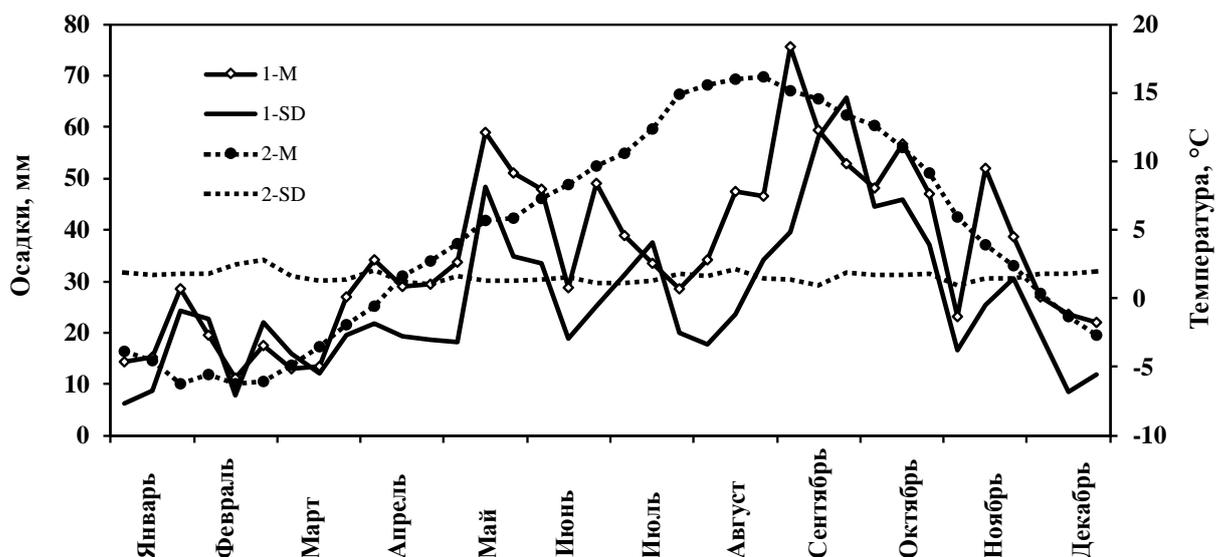


Рис. 2.1. Подекадная динамика количества осадков и температуры воздуха (М и SD) на о. Кунашир, по данным СУГМС в среднем за 1969–1979 гг.: 1– осадки, 2 – температура.

Атмосферные осадки чаще всего выпадают в результате циклонической деятельности. Наибольшее их количество наблюдается в сентябре и октябре, максимальное месячное значение достигает 410 мм. За тёплый период года (с марта по ноябрь) выпадает около 65 % их годовой суммы, составляющей в среднем 1356 мм (Ресурсы...,1973). В годовом ходе минимальное количество осадков приходится на февраль (рис. 2.1). Наибольшее количество осадков выпадает при прохождении тайфунов, скорость ветра при которых может достигать 60 м/сек, а количество осадков – до 100–150 мм, что часто превышает месячную норму. Летом наблюдается большая повторяемость южных и юго-восточных ветров.

Сравнительно небольшая амплитуда годового хода температуры, судя по значениям стандартного отклонения (рис. 2.1), мало меняется в разные годы. В сочетании с количеством осадков и высокой влажностью это создаёт благоприятные условия для нереста и последующего развития икры и личинок (отсутствие промерзания в зимний период и достаточная водность рек в период захода производителей). В то же время, для количества осадков характерна большая межгодовая изменчивость, связанная с прохождением тайфунов

особенно в осенний период. Этот фактор может негативно сказываться на воспроизводстве в некоторые годы за счёт размыва русла рек после нереста производителей, как это отмечено на о-ве Итуруп (Каев, Чупахин, 2003).

2.3. Прибрежные морские воды

Гидрологический режим прибрежных морских вод в районе южных Курильских островов определяется взаимодействием целого ряда разнородных водных масс (рис. 2.2). С северо-востока вдоль Курильской Гряды стекают холодные воды мощного потока Ойясио (Фукс и др., 1997). Тёплые воды проникают с юга с ветвями течения Куроисио и с запада с течением Соя. Через проливы Курильской гряды осуществляется водообмен между океаном и Охотским морем (Чернявский и др., 1993; Верхунов, 1997). Причём, сток охотоморских вод в океан происходит через все мелководные проливы (исключая проливы Диана и Надежда), а через глубоководные проливы – заток в Охотское море смешанных океанических и охотоморских вод, которые распространяются в южной глубоководной части моря (Мороз, 2011). Кроме того, вокруг о. Итуруп отмечается антициклоническое вращение вод, формирующее локальную фронтальную зону с характерными для неё высокими концентрациями кислорода и биогенных солей, способствующих развитию зон плодородия – районов с повышенной продуктивностью (Uda, 1963). Таким районом является, например, пролив Фриза (Рассашко, Кайгородов, 1977).

Современные наблюдения подтвердили высокую продуктивность этих вод, отмеченную ранее К.А. Бродским (1955) и И.А. Киселёвым (1959). Причём, если в камчатско-командорских водах количество планктона в столбе воды на шельфе и в зоне свала глубин не сильно отличается от его количества в открытых водах, то в прикурильских водах по ночным и дневным ловам концентрации выше в открытых водах. Непосредственно у островов всегда ощущается действие мощных апвеллингов, которые создают биогенную базу для первичной продукции. В смежных океанических районах это реализуется более высокими биомассами зоопланктона, то есть представителями

следующего трофического уровня (Шунтов, Темных, 2008). В то же время, по количеству планктона в эпипелагиали под 1 м² прикурильские воды по результатам ночных и дневных ловов занимают попеременно с Охотским морем лидирующую позицию в сравнении с Беринговым морем, восточно-камчатскими водами и Японским морем (Шунтов, 2001).

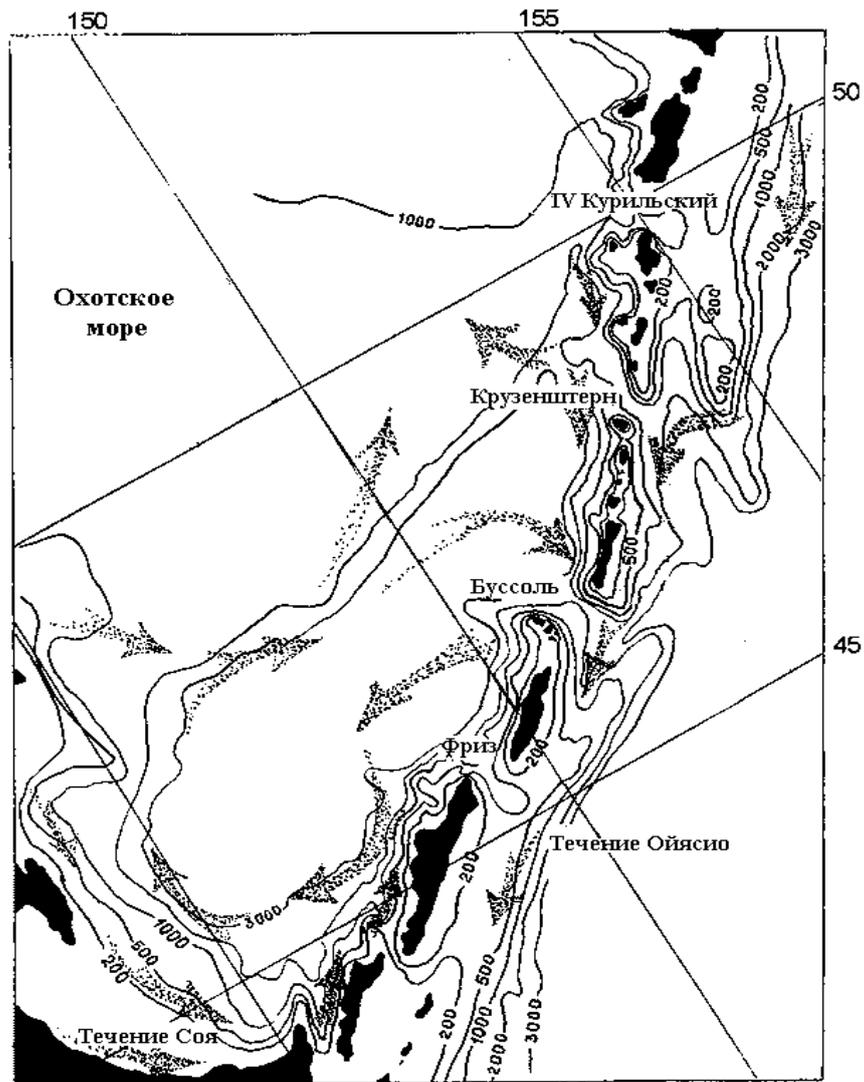


Рис. 2.2. Батиметрическая карта и течения прикурильского района (по: Рыбы Курильских островов, 2012).

Наиболее высокая первичная продукция характерна с охотоморской стороны для вод, прилегающих к проливам Фриза и Буссоль, с тихоокеанской стороны – к проливам Екатерины и Буссоль (Налетова и др., 1997). Повышенная фоновая концентрация биогенных элементов связана также с

формированием охотоморских вихрей и стриммеров (боковых, относительно островной дуги, выбросов холодных вод), обусловленных взаимодействием крупномасштабных и приливных течений с подводным рельефом Курильской гряды (Дарницкий, Булатов, 1997). При этом приливо-отливное перемешивание в сочетании с горизонтальным турбулентным водообменом оказывает наибольшее влияние на формирование термических характеристик непосредственно прибрежного мелководья у южных Курильских островов (Самко, Новиков, 1998). Эта многофакторность связей может обуславливать специфику формирования условий нагула молоди лососей на отдельных участках этого небольшого района.

Кунашир является единственным островом в пределах Большой Курильской Гряды, температурный режим в прибрежье которого во многом определяется влиянием притока тёплых вод течения Соя. Поэтому с зоогеографической точки зрения этот остров расположен в другой, «тёплой» области в сравнении с рядом находящимся Итурупом (Бродский, 1959; Кусакин, 1971). Биоценозы прибрежных вод Кунашира являются результатом значительного смешения северных и южных видов гидробионтов. На примере ихтиофауны это хорошо показано при исследовании видового состава рыб в литоральной зоне (Пинчук, 1976). Прежде всего, литораль южных островов имеет более богатый видовой состав: 23 вида против 12, обнаруженных на литорали северных и средних Курильских островов. В то же время среди южных Курил Кунашир имеет наиболее южный облик, благодаря присутствию на его литорали *Pholis nebulosus* и *Luciogobius guttatus*.

Несмотря на соседнее расположение островов Итуруп и Кунашир, условия нагула молоди лососей на Кунашире могут быть хуже вследствие южных черт, присущих местным прибрежным биоценозам. Ведь характерной чертой структуры сообществ в южных широтах является множество видов с низким относительным обилием (Одум, 1986). В то время как успех нагула молоди лососей у охотоморского побережья Итурупа обеспечивают всего несколько массовых видов планктёров (Каев и др., 1993).

2.4. Внутренние воды о. Кунашир

Особенности внутренних вод Курильских островов определяются взаимодействием вулканогенных горных пород, вулканических типов рельефа и морского климата. Преобладающая часть рек (98,4 %) представлена водотоками, протяжённостью менее 10 км. Все реки подразделяются в основном на две категории – с выработанным (в основном это более крупные водотоки) и невыработанным продольным профилем. У последних уклон русла больше в верхнем и нижнем течении, где они образуют пороги и водопады. Поэтому характер речных долин на островах очень разнообразный, от речных долин с V-образным профилем до нормальных речных долин с террасами. Густота речной сети на разных островах в основном менее 1,0 км на км² (на Кунашире 0,84 км на км²), то есть ниже, чем на о-ве Сахалин (1,3 км на км²), что связано с лёгкой проницаемостью, шероховатостью и с неровной поверхностью вулканических пород, которые легко поглощают значительное количество воды и тем самым снижают поверхностный сток и развитие речной сети (Злобин и др., 2004). В то же время литологический состав пород Курильских островов обуславливает глубокую циркуляцию подземных вод и интенсивный их выход в ложе рек и озёр. По этой причине, величина грунтового питания для рек Курильских островов составляет для среднего по водности года около 50 % годового объёма, в то время как для большинства рек на Сахалине эта величина колеблется от 20 до 30 % (Ресурсы..., 1973). Повышенное значение подземных вод в питании курильских рек объясняется также рыхлыми вулканогенными породами четвертичного возраста, слагающих поверхность бассейнов рек.

На Кунашире протекают 518 водотоков с общей протяжённостью около 1037 км. Большинство из них имеет горный тип. Им свойственны большой уклон дна русла, быстрое течение и перекаты. Эти сравнительно небольшие, но многоводные реки длиной от 4 до 18 км и глубиной 0,5–1 м. На своём пути они принимают мелкие притоки. Долины самых больших рек имеют ширину в

районе устья всего 200–500 м, а в верховьях они сужаются до 50–100 м. Скорость течения в таких реках составляет обычно от 0,5 до 1,5 м/с. Исключение представляют несколько рек на сравнительно низинной южной части острова. Ярким исключением являются также реки Серноводка и Серебрянка, но эти водотоки являются протоками, соединяющими с морскими водами озёра Песчаное и Серебряное, которые располагаются в обширных низинах острова. На некоторых реках в нижнем течении имеются водопады, препятствующие миграции лососей вверх по течению. Наиболее часто (семь таких водотоков) они встречаются на северо-восточном и восточном побережье со стороны Южно-Курильского пролива, в то время как на западном побережье острова всего три таких водотока.

Для рек характерны четыре фазы водного режима: весеннее половодье, летняя межень, осенние паводки и зимняя межень. Судя по р. Лесная (центральная часть острова), весеннее половодье начинается в начале апреля и заканчивается в середине мая. Резкого подъёма воды весной в реках нет, так как из-за низких температур воздуха и пасмурной погоды таяние снегов происходит медленно, при этом часть воды уходит в грунт, который слабо промерзает и быстро оттаивает. Резкие подъёмы уровня воды в реках обычны только в августе–октябре, когда проходят тайфуны с ливнями (Корсунская, 1958). Впрочем, в последние десятилетия такие тайфуны нередко отмечались в ноябре (личные наблюдения). Зимняя межень также может прерываться небольшими подъёмами уровня воды, обусловленными дождями при прохождении циклонов. Ход температуры речных вод в течение года в основном повторяет, но более плавно, годовой ход температуры воздуха. С середины ноября до середины апреля температура воды близка к нулю. Исключение составляют водотоки, на которых вследствие обильного грунтового питания температура воды всю зиму остаётся выше нуля. Весной начинается постепенный прогрев, в мае среднемесячные значения температуры воды составляют в разные годы от 4 до 6 °С, в июле–августе они достигают своих максимальных значений – от 15 до 21 °С. В последующий период

происходит охлаждение воды, вначале медленное, а затем более интенсивное. В ноябре средняя температура воды находится в пределах от 3 до 5 °С. Зимний меженный сток является самым низким в году и составляет 10–15 % от общего. Образование льда начинается в конце декабря – начале января. Как правило, реки замерзают только в устьевой части на протяжении до нескольких десятков или сотен метров, если они протекают по низинным равнинам. Ледяной покров ровный, сплошной, лёд кристаллический. Вскрытие начинается с появлением промоин закраин в первой декаде апреля. Реки полностью очищаются ото льда в третьей декаде апреля. Весенний ледоход отсутствует, лёд тает на месте (Ресурсы..., 1973). В бассейнах рек произрастают ель, пихта, берёза, тополь, ольха, по склонам сопок обычен курильский бамбук. Высокая степень покрытия лесом (около 60–85 %) является важным фактором, стабилизирующим теплообменные процессы и уменьшающим расход воды.

На Курильских островах широко распространены различные по своему происхождению озёра, которых насчитывается более тысячи. Основная их часть (97,1 %) имеет площадь водного зеркала менее 0,4 км². К наиболее крупным озёрам на Кунашире относятся Песчаное (7,14 км²), Горячее (км²), Валентины (0,83 км²), Серебряное (0,82 км²) и Ильинское (0,23 км²). Несмотря на вулканическое происхождение Кунашира, на этом острове имеются только два озера кальдерного происхождения (Кипящее и Горячее). Большинство из остальных имеют либо лагунное (Валентины и Песчаное), либо просадочное происхождение (Серебряное, Ильинское). Озёра лагунного типа расположены, как правило, в новейших (голоценовых) морских и озерно-дельтовых равнинах. В истории просадочных озёр также была стадия лагуны, но позже они были изолированы от моря пересыпями и барами. В результате чего они превратились в проточные водоёмы, потеряли двустороннюю связь с морем и были опреснены (Злобин и др., 2004). Стационарные наблюдения по уровню воды и ледовому режиму в озёрах не проводились. В зимний период озёра покрываются льдом (обычно это происходит в январе), но на некоторых участках сохраняются полыньи диаметром до 20 м и более. К примеру, такая

попынья отмечается в восточной части оз. Песчаное, вблизи истока р. Серноводка.

Ихтиофауна внутренних вод Курильских островов не отличается большим разнообразием. Напротив, отмечается её значительное обеднение в сравнении с ихтиофауной островов Хоккайдо и Сахалин (главным образом, за счёт выпадения чисто пресноводных видов), прогрессирующее от Кунашира к северным островам (Ключарева, 1967). Этим же автором по результатам обследования нескольких озерно-речных систем представлен наиболее полный список, включающий 21 представителя ихтиофауны из 9 семейств. Однако включение в список *Clupea pallasii*, *Ammodytidae gen. sp.* и *Myoxocephalus platycephalus* вряд ли целесообразно, так как они были обнаружены в желудке кунджи, пойманной в оз. Лагунное. Вместо этих форм в список ихтиофауны пресных вод Курильских островов следует внести кижуча и нерку, изредка встречаемых, по данным сотрудников Южно-курильской КНС, в реках и озёрах острова. Из семейства лососевых на Кунашире представлен также «краснокнижный» вид – сахалинский таймень *Parachucho perryi*, который изредка отмечался в р. Тятина и озёрах Валентины, Михайловское и Серебряное (Соков, 2000). Встречающихся в большом количестве представителей гольцов охарактеризуем как мальма и кунджа, поскольку уже много лет продолжается дискуссия о таксономической структуре рода *Salvelinus* (Савваитова, 1988, 1989; Глубоковский, 1995; Черешнев, 1998; Медников и др., 1999; Савваитова и др., 2004). По последним данным (Рыбы..., 2012), проходная и типично речная формы мальмы *S. malma* являются сравнительно редкими для Кунашира, обитая лишь в некоторых реках острова. Напротив, её ручьевая форма встречается практически повсеместно. Другой представитель гольцов (кунджа *S. leucomaenis*) является довольно многочисленным в реках Кунашира, образуя жилую и проходную формы. Можно сослаться на исследования кунджи в водоёмах Курильских островов, при которых были выявлены лишь её локальные популяции, хотя и с весьма различным фенотипическим обликом (Андреев, Дулепов, 1971). Ранее

упоминалось об обитании на Кунашире курильской малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis* (Гриценко, Чуриков, 1983), но по более свежим данным этот вид в списке местной ихтиофауны уже не отмечался (Савваитова и др., 2003). Напротив, появился новый вид – курильская малоротая корюшка *H. chishimaensis*, представленный озёрным экотипом. Однако реальность этого вида вызвала сомнение, его следует рассматривать как жилую (озёрную) форму *H. nipponensis* (Черешнев и др., 2001). Эта точка зрения была поддержана затем при описании рыб Курильских островов (Рыбы..., 2012). Поэтому в нашем списке представляется именно этот вид, широко распространённый по побережью Кунашира и в большом количестве встречаемый в устьевой части р. Серноводка. Список Ключаревой (1967) пополнился также некоторыми видами рыб, выявленными при выполнении Международного Курильского проекта (Pietsch et al, 2001). Кроме того, в бассейне оз. Песчаное были пойманы 4 экз. покатной молоди тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum*, которую раньше именовали как *L. japonicum*, а также представителей нескольких видов бычков (Рыбы..., 2012). Исходя из этого, список ихтиофауны внутренних вод на настоящее время включает 26 видов из 7 семейств:

Семейство Миноговые, *Petromyzontidae*

Минога Рейсснера, *Lethenteron reissneri* (встречается часто)

Тихоокеанская минога, *Lethenteron camtschaticum*

Семейство Лососевые, *Salmonidae*

Кета, *Oncorhynchus keta* (обитает в изобилии)

Горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha* (обитает в изобилии)

Кижуч, *Oncorhynchus kisutch* (встречается крайне редко)

Нерка, *Oncorhynchus nerka* (встречается крайне редко)

Сима, *Oncorhynchus masou* (встречается редко)

Мальма, *Salvelinus malma* (встречается часто)

Кунджа, *Salvelinus leucomaenis* (обитает в изобилии)

Сахалинский таймень, *Parachucho perryi* (встречается крайне редко)

Семейство Корюшковые, Osmeridae

Азиатская зубастая корюшка, *Osmerus mordax dentex* (встречается часто)

Японская малоротая корюшка, *Hypomesus nipponensis* (встречается часто)

Семейство Карповые, Cyprinidae

Крупночешуйная краснопёрка-угай, *Tribolodon hakuensis* (встречается часто)

Мелкочешуйная краснопёрка-угай, *Tribolodon brandti* (встречается часто)

Семейство Колюшковые, Gasterosteidae

Малая (девятииглая колюшка), *Pungitius pungitius* (встречается редко)

Китайская колюшка, *Pungitius sinensis* (встречается часто)

Сахалинская колюшка, *Pungitius tymensis* (встречается редко)

Трёхиглая колюшка, *Gasterosteus aculeatus* (встречается редко)

Семейство Бычковые, Gobiidae

Бычок Бройнига *Gymnogobius breunigii* (оценки нет)

Полосатый дальневосточный бычок, *Gymnogobius opperiens* (оценки нет)

Большеголовый дальневосточный бычок, *Gymnogobius urotaenia* (обычен)

Молочный акантогобиус, *Acanthogobius lactipes* (оценки нет)

Пятнистый щуковидный бычок, *Luciogobius guttatus* (оценки нет)

Короткопёрый трёхзубый бычок, *Tridentiger brevispinis* (оценки нет)

Семейство Керчаковые, Cottidae

Сахалинский подкаменщик, *Cottus amblystomopsis* (встречается часто)

Японский подкаменщик, *Cottus hangiongensis* (оценки нет)

Подытоживая данные по внутренним водам острова надо отметить, что многочисленность рек и большая доля грунтового питания в их годовом водном балансе создают предпосылки для формирования высокого уровня естественного воспроизводства горбуши и кеты. В то же время в ряде рек и озерно-речных систем отмечается очень высокая численность кунджи (например, в р. Северянка, в оз. Валентины и его притоках), что может негативно отражаться на результатах нереста лососей за счёт поедания икры при нересте и молоди при скате.

2.5. Население острова и хозяйственная инфраструктура

Для Курильских островов характерны особенности расселения, типичные для территорий пионерского освоения, когда преобладают рассредоточенные и очаговые формы поселений, не образующие единой системы. Посёлки располагаются обычно цепочками на морских побережьях или в долинах рек. Большинство поселений связано с районами лова или переработки рыб. Такое расселение в полной мере отражает сложившиеся социально–экономические условия и территориальную организацию хозяйства. Из островов Большой Курильской гряды население проживает постоянно только на Парамушире (1,2 чел./км²), Итурупе (2,1 чел./км²) и Кунашире (2,9 чел./км²), причем плотность населения, как видно из приведённых данных, увеличивается в южном направлении (Атлас ..., 2009). По данным переписи 2002 г., население на Кунашире составляло около 10 тыс. человек, из которых около 6 тыс. проживало в районном центре Южно-Курильске, расположенном в центральной части океанского побережья. Остальная часть населения рассредоточена по поселкам Отрада, Лагунное, Горячий Пляж, Менделеево, Дубовое и Головнино. Из них только Отрада находится в 4 км к северо-востоку от районного центра, остальные – в южной части острова. На острове имеется около 100 км грунтовых автодорог, основная из которых (62 км), соединяет районный центр с пос. Головнино. Хозяйственная деятельность связана в основном с добычей рыб и их переработкой, которая осуществляется преимущественно в Южно-Курильске. Кроме указанных населённых пунктов ещё есть несколько пограничных застав, проезд на которые возможен только на автотехнике повышенной проходимости по «дорогам», на которых отсутствуют мосты, что, естественно, наносит вред воспроизводству лососей. Однако небольшая плотность населения, ограниченное небольшими объёмами сельское хозяйство и слабо развитая дорожная сеть позволили многим рекам сохраниться в первозданном виде.

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЯ И ПОКАЗАТЕЛИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ГОРБУШИ И КЕТЫ НА ОСТРОВЕ КУНАШИР

В реках Кунашира среди тихоокеанских лососей наиболее многочисленны горбуша и кета. Сравнительно многочисленная на южных Курильских островах нерка *O. nerka* представлена четырьмя популяциями, три из которых – на о-ве Итуруп (воспроизводство в озёрах Красивое, Сопочное и Славное). Самая крупная популяция воспроизводится в оз. Красивое, численность рыб в которой в некоторые годы достигала почти 100 тыс. экз. Считается, что рыбы из оз. Красивое отличаются довольно крупными размерами среди нерки в южной части ареала (Иванков, 1984в; Бугаев, 1995). Однако со второй половины 1990-х гг. нерка была заметно мельче, чем в предыдущие годы (Промысел..., 2013). Ещё одна популяция нерки воспроизводится в оз. Токотан на о-ве Уруп (Промысел..., 2013). Если при ведении промысла нерка на Итурупе попадает даже в промысловую статистику с величиной вылова в основном до нескольких тонн, то на Кунашире – только эпизодические сообщения рыбаков о поимке единичных экземпляров. Кижуч *O. kisutch* как обитатель рек из более северных районов настолько малочислен, что свидетельства о встрече этих рыб очень редки. Последний раз один экземпляр был обнаружен в 2002 г. в р. Илюшина (устное сообщение начальника Южно-Курильской контрольно-наблюдательной станции бассейнового управления «Сахалинрыбвод» Д.А. Струкова). Появление кижуча в реках южных Курильских островов следует рассматривать, видимо, как результат стрейнга. В отличие от него сима *O. masou* как обитательница южных рек в ареале тихоокеанских лососей более или менее регулярно отмечается на нерестилищах и в некоторые годы является даже объектом заводского разведения на Итурупе. В то же время, близкородственные рыбы, описанные в Японии как отдельный вид *O. rhodurus* (Kato, 1991), на Кунашире, как и на других южных Курильских островах, не зафиксированы, несмотря на

географическую близость к островам японского архипелага. Таким образом, промысел лососей на Кунашире базируется только на подходах горбуши и кеты, которые рассматриваются в настоящей главе и в диссертации в целом.

3.1. Промысел и нерестовый ход

Промысел лососей на Кунашире с начала 1990-х гг. ведут почти исключительно ставными неводами. Лишь только в некоторые годы, когда создавалась угроза переполнения нерестилищ, осуществляли отлов рыб закидными неводами в устьях рек, но доля такого вылова не превышала 4% от суммарной по острову величины. За 55-летний период уловы изменялись в пределах от почти полного отсутствия до 7,73 тыс. т у горбуши и до 3,24 тыс. т у кеты. Причём, эти изменения были отнюдь не хаотичными (рис. 3.1). У горбуши после слабых уловов в 1960-х гг. был кратковременный период их увеличения в первой половине 1970-х гг. и, после очередного спада, значительный прирост с конца 1980-х гг. Этот прирост ознаменовался появлением существенной разницы в уровне уловов в смежные годы. Сначала доминантными с 1994 г. стали поколения чётных лет, а после спада их уловов последовал кратковременный всплеск уловов по линии нечётных лет с достижением исторического максимума в 2007 г., затем также последовал их спад, в результате чего с 2014 г. вводился запрет на ведение коммерческого промысла рыб этого вида. У кеты после долгого периода весьма слабых уловов непродолжительное оживление промысла наметилось во второй половине 1980-х гг. Однако существенный прирост её уловов последовал только в начале XXI в., что было связано в основном с увеличением числа ставных неводов и удлинением их центрального крыла до 1,5–2 км.

Для ведения промысла выставляли в зависимости от ожидаемых подходов от 27 до 61, в среднем по 46 ставных неводов. Однако одновременно выставленных неводов даже в разгар промысла было меньше, так как при завершении подходов горбуши часть неводов снимали, в то же время в других позициях для более эффективного лова кеты выставляли новые невода. Такая

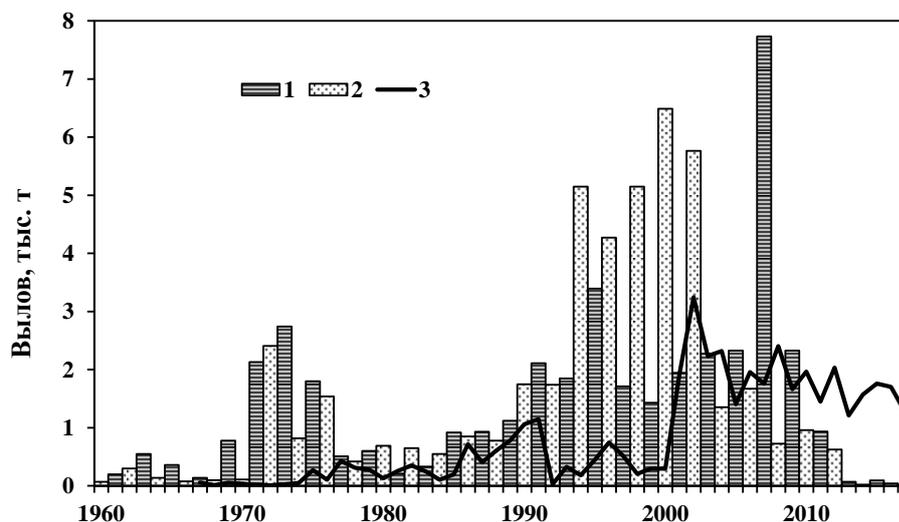


Рис. 3.1. Уловы горбуши поколений нечётных (1) и чётных (2) лет и кеты (3) в водах о-ва Кунашир в 1960–2017 гг.

ситуация обусловлена частичным перекрытием сроков промысла этих видов (рис. 3.2). Первые уловы горбуши фиксировались обычно в середине июля, период наибольших уловов приходился на две последние декады августа, а подходы рыб в промысловых количествах прекращались во второй половине сентября, но в некоторые годы и в начале октября. Кета появлялась в неводах в начале августа, но существенный прирост её уловов наблюдался только в сентябре, а пик уловов приходился на первую декаду октября. Одной из причин постепенного снижения уловов кеты в последующие декады октября является сокращение задействованных для промысла ставных неводов из-за опасения их потери в период сильных осенних штормов. По этой же причине её лов завершался фактически к концу первой декады ноября.

Распределение промысловых усилий и, соответственно, величины уловов вдоль побережья острова было неравномерным (рис. 3.3). Наиболее богатым районом по вылову горбуши является 4-й участок на северной оконечности острова, а по вылову кеты – 2-й участок в центре охотоморского побережья, где к тому же выставлялось наибольшее количество ставных неводов. 5-й участок давно потерял промысловое значение из-за невозможности организации лова вследствие принадлежности побережья заповеднику «Курильский». Из-за очень

слабых подходов лососей к южной части острова их лов на участках 7, 8 и 1 практически не ведётся, исключая северную часть участка 1 в районе впадения рек Валентины и Асин.

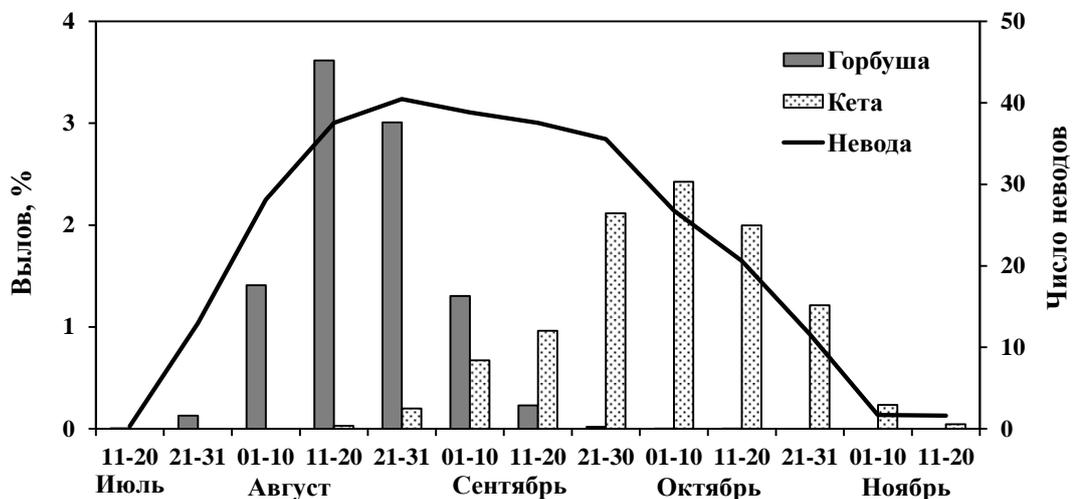


Рис. 3.2. Динамика среднесуточных по декадам уловов горбуши и кеты и количества ставных неводов на о-ве Кунашир в 2001–2013 гг.

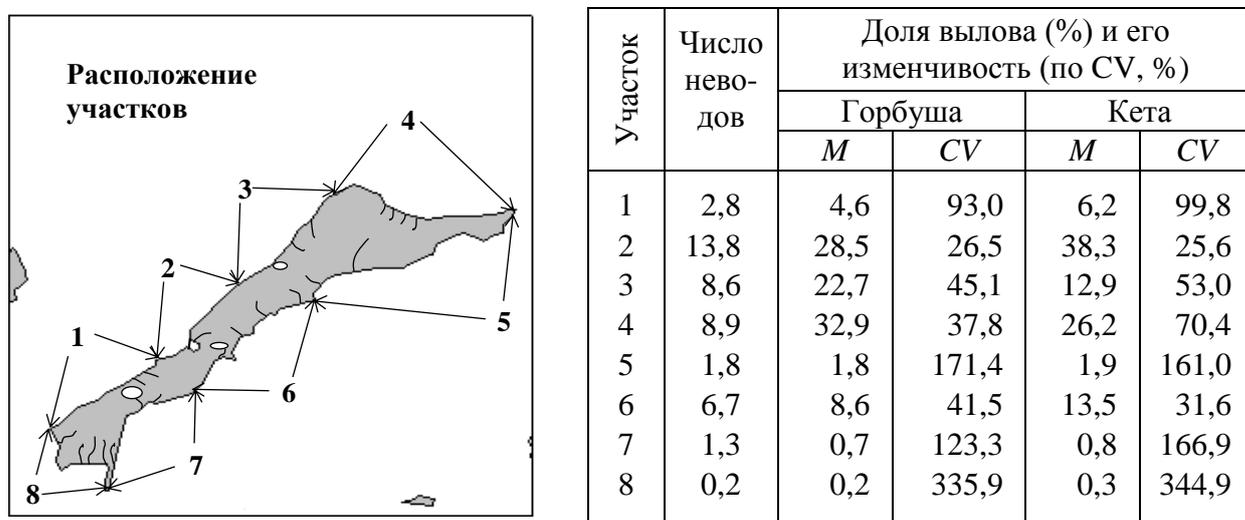


Рис. 3.3. Количество ставных неводов и доля вылавливаемой горбуши и кеты на разных участках побережья о-ва Кунашир, в среднем за период 2001–2012 гг.

Любопытным является сравнение межгодовой изменчивости уловов на разных участках. Понятно, что значения коэффициента вариации, превышающие 100 %, отражают большую долю случайности в межгодовой изменчивости уловов (все эти значения относятся к районам с минимальными

уловами). Тем не менее, почти во всех этих случаях, как и для участков побережья с большими уловами, изменчивость уловов кеты выше.

Список основных водоёмов, в которых нерестятся лососи, включает около 30 рек и 7 озерно-речных систем, в которых насчитывается 266 тыс. м² нерестилищ горбуши и 51 тыс. м² – кеты (Каев, Струков, 1999). Ещё есть мелкие ручьи, впадающие в море. Горбуша и кета заходят практически повсеместно, исключая водоёмы с агрессивной средой («кислые» реки Лесная, Золотая и др., в бассейне которых отмечаются обильные выходы вод, насыщенных кислотами). Однако распределение лососей по речной сети неоднородно (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Распределение водоёмов нереста горбуши и кеты по участкам побережья о-ва Кунашир и степень присутствия на них производителей этих видов лососей

Наименование рек и озёр	Заход		Наименование рек и озёр	Заход	
	Горбуша	Кета		Горбуша	Кета
1. Кривоножка	Средне	Мало	5. Тятина	Много	Средне
1. Алёхина	Много	Средне	5. Саратовская	Средне	Средне
1. Асин	Средне	Мало	5. Рогачевка	Средне	Средне
1. Валентины	Средне	Средне	5. Мостовая	Много	Средне
2. оз. Лагунное	Много	Много	6. Филатова	Много	Много
2. оз. Ильинское	Много	Много	6. Илюшина	Много	Много
3. оз. Валентины	Много	Много	6. Прозрачный	Много	Средне
3. оз. Михайловское	Много	Много	6. оз. Серебряное	Средне	Много
3. Северянка	Много	Много	7. Тюрина	Много	Много
3. Заливная	Много	Средне	7. оз. Песчаное	Мало	Много
4. Нелюдимый	Средне	Средне	7. Андреевка	Много	Мало
4. Птичья	Много	Средне	7. Белозерская	Много	Много
4. Змеиный	Средне	Мало	8. Рикорда	Средне	Средне
4. Кедровый	Средне	Мало	8. Головнина	Мало	Средне
4. Колодный	Средне	Мало	8. Сенная	Мало	Средне
4. оз. Длинное	Мало	Мало	8. Темная	Средне	Средне
5. Ночка	Много	Средне	8. Быстрый	Много	Много

Примечание: цифра перед названием водоёма обозначает номер участка по рис. 3.3.

Первые гонцы горбуши появляются в реках в последних числах июля – начале августа. Рунный ход приходится на сентябрь, практическое окончание хода – в первой половине октября, хотя отдельные рыбы могут появляться вплоть до окончания этого месяца. Большинство рыб заходят в реки с гонадами на 4 стадии зрелости, что связано с очень короткими реками нереста, в которых нижние нерестовые участки расположены всего в нескольких сотнях метров от устья, а верхние удалены от него в средних по величине реках на несколько километров. Нерест протекает в довольно поздние календарные сроки, простираясь, видимо, даже на начало ноября. Если при малой численности горбуши позднего хода уже к началу октября нерестилища практически пустые, то при её высокой численности нерестящихся рыб можно наблюдать и в конце октября. Так, в 1994 г. в р. Северянка плотные скопления горбуши были обнаружены 10 октября на всём протяжении обследованного русла – от устья до верхних нерестилищ. При повторном обследовании 22 октября численность рыб в реке заметно уменьшилась, а распределение их было уже в основном локализовано по отдельным нерестовым участкам. Между тем, в устье реки можно было наблюдать небольшие стайки горбуши, продолжающей заходить из моря (Каев, Струков, 1999). При исследовательском отлове кеты в этой реке 16 октября 2010 г. вновь наблюдали заходящие из моря стайки горбуши.

Плотность скоплений рыб на обследуемых участках в середине сентября, как правило, существенно выше, чем в начале октября (рис. 3.4), что вполне соответствует разной интенсивности нерестового захода в эти периоды. До начала 2000-х гг. плотность скоплений рыб была выше в чётные годы, в последующий период – в нечётные годы. При сопоставлении этих периодов обращает на себя внимание соотношение численности рыб во время первого и второго обследований. Сначала разница была меньше в нечётные годы, а затем – в чётные. В соответствии с этим данными, в р. Илюшина заходило на нерест от 13,5 (2008 г.) до 228,0 (2000 г.), в среднем по 95,9 тыс. производителей. Экстремальные значения вполне соответствуют высоким в 2000 г. и низким в 2008 г. промысловым уловам (см. рис. 3.1).

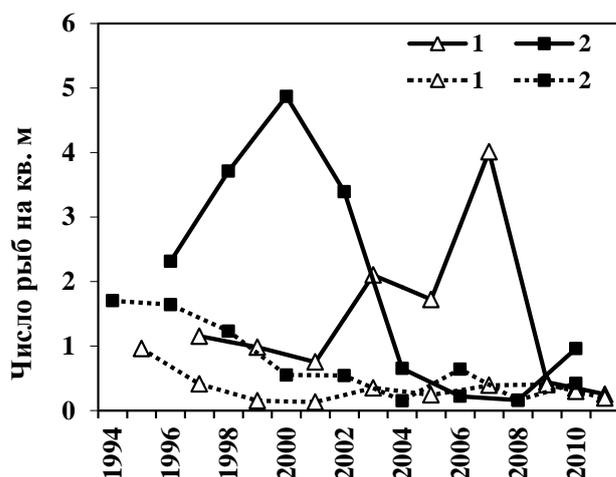


Рис. 3.4. Заполнение нерестилищ горбушей в р. Илюшина в первой половине сентября (сплошная линия) и в первой декаде октября (пунктир) в нечётные (1) и чётные (2) 1994–2013 гг.

внимание соотношению численности рыб во время первого и второго обследований. Сначала разница была меньше в нечётные годы, а затем – в чётные. В соответствии с этим данными, в р. Илюшина заходило на нерест от 13,5 (2008 г.) до 228,0 (2000 г.), в среднем по 95,9 тыс. производителей. Экстремальные значения вполне соответствуют высоким в 2000 г. и низким в 2008 г. промысловым уловам (см. рис. 3.1).

Характеризуя распределение горбуши по рекам, следует отметить совпадение расположения основных центров её размножения с районами интенсивного промысла. Только для 4-го участка можно полагать, что часть горбуши в уловах может быть представлена рыбами, мигрирующими на нерест к рекам на других участках побережья. Хотя и на этом участке есть ряд небольших водотоков, ежегодно используемых этим видом для нереста. И этот нерест может давать сравнительно хороший результат, так как небольшие водотоки с горным характером потока обеспечивают, как правило, его высокую эффективность (Каев и др., 2010). На 3-ем участке протекают хорошие нерестовые реки Заливная и, особенно, Северянка, а также имеется оз. Валентины с несколькими нерестовыми притоками. На 2-ом участке наиболее значимую роль в воспроизводстве горбуши играет р. Первухина в бассейне оз.

Плотность скоплений рыб на обследуемых участках в середине сентября, как правило, существенно выше, чем в начале октября (рис. 3.4), что вполне соответствует разной интенсивности нерестового захода в эти периоды. До начала 2000-х гг. плотность скоплений рыб была выше в чётные годы, в последующий период – в нечётные годы. При сопоставлении этих периодов обращает на себя

Лагунное. Кроме того, на стыке 2-го и 1-го участков ставные невода в районе м. Столбчатый вполне могут перехватывать горбушу, направляющуюся к рекам Валентины и Асин. На океанском побережье явно недоиспользуются ресурсы р. Тятинка. А вот сравнительно высокие для этого побережья уловы горбуши на 6-ом участке связаны с впадением здесь рек Филатова, Илюшина и Прозрачный, а также перехватом ставными неводами у мысов Южно-Курильский и Мечникова горбуши, мигрирующей к более южным районам острова (р. Тюринка и соседние небольшие водотоки, р. Белозерская). Значимость рек, впадающих в зал. Измены (8-й участок), для нереста горбуши, установленная по опросным данным для рек, скорее всего, преувеличена местными жителями. Уже в конце 1970-х гг. при обследовании этих рек только изредка можно было встретить производителей горбуши и кеты на водотоках, которые носили следы значительного антропогенного воздействия.

В отличие от горбуши, появление кеты в ставных неводах не означает начало её нерестового хода. Первые немногочисленные стайки производителей фиксируются в реках только во второй половине сентября. Расселение кеты по водоёмам Кунашира заметно отличается от такового на Сахалине. Если на Сахалине крупные стада кеты (по терминологии В.Н. Иванкова, 1972, 1993) или её популяционные системы (по терминологии О.Ф. Гриценко с соавторами, 1987), локализованы в отдельных районах даже в пределах бассейна крупных рек, на Кунашире этот вид расселен практически повсеместно (см. табл. 3.1). Такому расселению способствует, видимо, глубокая циркуляция подземных вод и их интенсивный выход в ложе рек и озёр (Каев, 2001). Нет нереста кеты только в реках с агрессивной средой, но и в таких водоёмах можно наблюдать небольшие стайки кеты, зашедших в период дождевых паводков.

Отличительной особенностью Кунашира является отсутствие крупных по курильским меркам водотоков, в которых протекает нерест лососей. Лишь только р. Тятинка на северо-восточном побережье острова сопоставима по своим размерам с такими реками, как Славная, Рейдовая, Курилка и Куйбышевка на о. Итуруп, но в этой реке доля нерестилищ кеты в общем

нерестовом фонде с горбушей меньше, чем, к примеру, в реках Илюшина, Филатова и многих других. В изобилии заходит кета и в совсем небольшие ручьи на Кунашире, причем в некоторых из них нерестилища располагаются в зоне действия приливов (Каев, Ардавичус, 1984). В то же время на этом острове насчитывается много озерно-речных систем (озёра Песчаное, Серебряное, Лагунное, Ильинское и Валентины), в которых нерестится кета озёрного экотипа; небольшие заходы её известны также в озёра Михайловское и Длинное. В итоге доля «озёрной» формы кеты составляет ориентировочно около половины в воспроизводстве вида в водоёмах острова (Каев, Ромасенко, 2003). Специальные исследования по выделению группировок кеты разных экотипов на Кунашире ранее не проводились, а priori по аналогии с Итурупом изначально было принято существование двух экотипов, озёрного и малых рек (Иванков, 1984а; Каев и др., 1996). В связи с чем, наряду с исследованиями кеты в контрольном водоёме (р. Илюшина), изучали рыб в р. Серноводка. Последняя является протокой длиной около 4 км, по которой кета мигрирует из морских вод в оз. Песчаное, где нерестится в основном в литоральной зоне озера и частично в небольших притоках-ручьях (Каев, Ардавичус, 1984).

На южных Курильских островах размножается осенняя раса кеты (Иванков, 1968а). Упомянутое В.М. Чупахиным (Атлас ..., 2009) наличие летней расы этого вида не подкреплено результатами каких-либо наблюдений. Сочетание осенней расы кеты с расположением Кунашира в южной части нерестового ареала этого вида обуславливает сравнительно поздние сроки её нерестовой миграции. Формально, начинаясь во второй половине сентября, нерестовый ход протекает до трёх и даже более месяцев, если суммировать данные по рекам из разных районов. Однако рунный ход в большинстве рек острова приходится на вторую половину октября – начало ноября. К середине ноября интенсивность захода рыб в реки резко ослабевает. Лишь только в некоторых реках южной оконечности острова, впадающих в зал. Измены, основной ход кеты происходил в ноябре и продолжался, по опросным данным местных жителей, до января.

Большинство рыб заходит в реки с развитыми брачными изменениями и с гонадами на IV, IV-V и даже V стадиях зрелости, что вполне объяснимо расположением нерестилищ в нижнем и среднем течении относительно коротких по протяженности рек. Максимальное удаление верхних нерестилищ от устья в обследованных реках составляло от 2,5 до 12,0 км, а нижние нерестилища в некоторых водоёмах располагались всего в 20–50 м от устья (Каев, Ардавичус, 1984). Однако, кета, нерестящаяся в озерно-речных системах, мигрирует в них из моря с менее зрелыми половыми продуктами. К примеру, если в 1995 г. в пробах из устьевой части р. Илюшина 12,3 % самок были с гонадами на V стадии зрелости, то в р. Серноводка таких рыб не отмечено вообще, большинство из них были с гонадами на IV стадии зрелости (Каев, Струков, 1999). Скорая готовность к нересту у самок речной кеты проявляется в большей величине их икринок. Причём различия по этому показателю настолько велики, что являются почти во всех сравниваемых парах статистически достоверными даже при небольших объёмах выборок (табл. 3.2).

В то же время такие различия проявляются даже при сравнении самок, гонады которых находятся на одинаковой стадии зрелости. К примеру, среди четырёхлетних самок (IV стадия зрелости) масса икринок у речной формы составила в среднем $236 \pm 3,9$ мг против $178 \pm 4,5$ мг у озёрной формы (Каев, Romasenko, 2003a). Что не удивительно, учитывая широкий диапазон состояния икринок при одной и той же стадии зрелости. Однако эти данные не являются свидетельством того, что у самок озёрной кеты при нересте икринки мельче. В 2010 г. в оз. Валентины удалось отловить некоторое количество рыб в районе нерестилищ, то есть с состоянием гонад, близким к таковому у кеты, отлавливаемой в реках. Средняя масса (мг) икринок у этих самок ($M = 249$, $SD = 45,0$, $n = 11$) была такой же, как у пойманных в р. Северянка ($M = 248$, $SD = 40,8$, $n = 9$), впадающей в море поблизости на этом же побережье.

Массовый нерест кеты протекает в основном с середины октября по середину ноября. Мелководность многих рек и ручьев делает рыб уязвимыми при нападении птиц и млекопитающих. По результатам вскрытия 665 трупов

Таблица 3.2. Средний вес икринок у четырёхлетних и пятилетних самок кеты в реках Илюшина (речная форма) и Серноводка (озёрная форма) в разные годы

Год	Илюшина			Серноводка			<i>F</i>
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>N</i>	
Четырёхлетки							
1995	252	41,8	19	185	23,8	8	17,8***
1998	233	34,4	93	179	33,0	38	68,0***
1999	241	69,7	34	182	37,2	11	7,1*
2000	241	48,3	45	178	30,4	46	55,7***
2001	221	32,7	74	181	29,7	24	28,3***
2002	229	38,3	86	178	32,0	51	63,6***
2003	238	32,3	45	195	36,7	38	31,8***
2005	218	35,8	59	186	33,5	49	22,2***
2006	227	33,1	47	177	18,6	12	25,6***
2007	225	32,7	65	161	29,3	24	69,7***
2008	219	42,6	33	175	33,5	24	17,3***
2010	247	87,0	10	159	33,4	20	16,1***
2011	223	25,7	35	171	25,2	37	75,3***
Пятилетки							
1995	247	33,2	46	216	35,8	12	8,0**
1998	262	36,0	17	194	40,7	16	25,9***
1999	274	39,6	76	208	39,3	44	77,8***
2000	252	47,7	35	216	28,4	10	5,1*
2001	253	38,2	52	193	26,4	11	24,5***
2002	244	44,1	25	210	26,1	23	10,5**
2003	270	50,6	45	222	40,0	18	12,9***
2005	219	28,1	6	204	35,1	9	0,8
2006	256	37,5	33	212	28,3	12	13,4***
2007	238	23,9	13	150	48,5	6	28,8***
2008	229	30,3	43	210	31,6	27	6,6*
2010	249	27,4	4	183	31,9	13	13,8**
2011	224	25,3	9	189	40,1	8	4,7*

Примечание: Звездочками обозначены значения критерия Фишера *F*, превышающие критические при первом (*), втором (**), и третьем (***) уровнях значимости

самок в октябре 1977–1979 гг. установлено, что их донерестовая гибель в р. Филатова составила 18 %, в р. Илюшина – 17 %, в р. Тюрина – 12 %, в р. Богаевского – 20 %, в р. Рикорда – 36 % и в р. Быстрый – 22 %, то есть в целом по рекам около 20 % (Каев, Струков, 1999). Предполагалось, что столь высокая гибель была обусловлена обсыханием рыб и их уязвимостью при нападениях чаек на мелководьях рек и в ручьях (Каев, 1980). В то же время этот уровень

смертности мог быть спровоцирован большой плотностью скоплений производителей в реках. Так, позже было установлено уменьшение донерестовой гибели рыб в р. Илюшина при снижении плотности их скоплений: 17 % в 1977 г. при 14 тыс. рыб в реке против 5,7 % в 1998 г. при 5 тыс. рыб в реке (Каев, 2003).

В заключение отметим, что у кеты нет соответствия в расположении наиболее значимых районов промысла и крупных нерестовых водоёмов, которых нет в северной части острова (4-й участок, второе место по величине уловов). А на 3-ем участке, где отмечается массовый нерест кеты в реках Северянка и Заливная и в бассейнах ряда озёр, её уловы сравнительно невелики. В то время, как на 2-ом участке, где отмечен наибольший вылов кеты, она нерестится в основном в оз. Лагунное и его притоках, где в последние 10–15 лет численность производителей невелика. Из этих данных можно полагать, что промысел кеты у побережья Кунашира в большой степени связан с ловом транзитных рыб.

3.2. Биологические показатели

Под «динамикой стада» ихтиологи понимают процессы формирования численности рыб, протекающие на основе единства организма и среды, единства внешнего и внутреннего как прерывистой непрерывности (Никольский, 1974). Одной из сторон этого единства является функционирование биологической структуры популяции, состоящей из рыб разного пола, размера, возраста и т. п. (Коновалов, 1974, 1975), и, в итоге, формирование её воспроизводительной способности, под которой понимается темп восстановления нерестового стада за счёт пополнения (Монастырский, 1949). Наиболее важными её свойствами являются плодовитость, рост и темп полового созревания (Константинова, Вавилова, 1969; Поляков, 1975; Дементьева, 1976; Дгебуадзе, 2001). Именно этим показателям уделено основное внимание при изучении биологической характеристики горбуши и кеты Кунашира.

Горбуша. Для этого вида характерна максимально упрощённая среди лососей возрастная структура популяций, которые представлены рыбами одной возрастной группы – двухлетками. Поэтому общепризнано, что стада горбуши состоят из генеративно изолированных линий нечётных и чётных лет. В какой-то мере скрещиваемость между этими линиями всё же существует, так как половой зрелости эти рыбы достигают не только на втором году жизни. Так, в бассейне р. Найба (юго-восточное побережье Сахалина) часто встречаются половозрелые самцы-сеголетки длиной тела от 24 до 29 см (Иванков и др., 1975, 1987; Никифорова, 1996). Один самец в таком возрасте обнаружен 4 ноября 1999 г. в р. Илюшина на Кунашире (Каев, 2002б). Отдельные факты свидетельствуют о созревании горбуши в возрасте 2+ (Anas, 1959; Turner, Bilton, 1968; Лапко и др., 1994; Иванов, 1996; Каев, 2003). В одном случае отмечено массовое (до 10 % рыб) созревание на третьем году жизни (Bagdovitz et al., 1986), но это было обнаружено не в обычных условиях существования вида, а у рыб, вселённых в оз. Верхнее (Канада – США). В любом случае, появление горбуши с необычным возрастом созревания является редким событием. Поэтому для этого вида особое внимание обращено на изменения сроков подхода рыб к побережью Кунашира, так как такой процесс также в какой-то мере отражает изменения в темпе полового созревания.

Прежде всего рассмотрим особенности склеритной структуры чешуи горбуши, важнейшими параметрами которой являются число склеритов и ширина межсклеритных расстояний. Из-за частичной резорбции чешуи у половозрелых рыб зачастую нет уверенности о сохранности на ней краевых склеритов, поэтому сведения по их количеству приводим только для первой годовой зоны её роста. Кроме того, установлена значительная межгодовая изменчивость по числу склеритов в первой годовой зоне роста (табл. 3.3) и в характере склеритограмм (рис. 3.5). Понятно, что возникают вопросы по поводу малого объёма выборок в 1995, 1997 гг., что было обусловлено отбраковкой большого количества образцов чешуи из-за плохого качества изображения. Тем не менее, характер межгодовых изменений числа склеритов в ПГЗ и их

вариабельности (по *SD*) вполне соответствовал изменениям таких же показателей, полученных при анализе больших по объёму (более 200 экз.) выборок у горбуши юго-восточного побережья Сахалина (Каев, Ромасенко, 2001б). Поэтому для сравнительного анализа характеристик чешуи у горбуши из разных районов воспроизводства использованы выборки, отобранные не по их объёму, а собранные в течение одного и того же года.

Таблица 3.3. Число склеритов в *ПГЗ* у горбуши о. Кунашир в 1995–1998 гг.

Год	M	SD	Lim	N
1995	24,9	1,92	23 – 30	14
1996	23,9	1,92	20 – 31	71
1997	24,0	1,46	22 – 26	17
1998	22,0	1,95	17 – 27	193

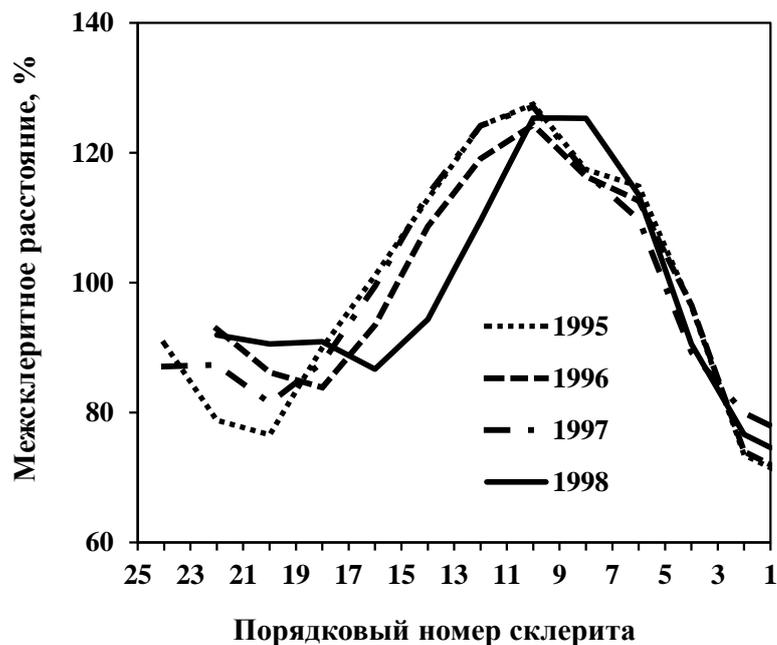


Рис. 3.5. Склеритограммы *ПГЗ* чешуи горбуши позднего хода в р. Илюшина на о. Кунашир в 1995–1998 гг.

Горбуша о-ва Кунашир отличается наибольшим числом склеритов в *ПГЗ* и по этому показателю близка к горбуше из зал. Анива (табл. 3.4). Наиболее сильно ($p < 0,001$) по числу склеритов отличается от неё горбуша северо-восточного побережья Сахалина, в то время как горбуша юго-восточного побережья Сахалина и о-ва Итуруп занимают по этому показателю

промежуточное положение между ними. Для горбуши Кунашира можно также констатировать сравнительно замедленный рост в ранний морской период жизни (рис. 3.6). Отсутствие в одном случае (с горбушей из зал. Анива) статистической значимости расхождения склеритограмм связано с малым объёмом выборки. Как и по числу склеритов, наиболее заметно ($p < 0,001$) по профилю склеритограмм отличается от горбуши Кунашира горбуша северо-восточного побережья Сахалина. Величина различий по склеритограммам между рыбами из других районов не превышала 2-ой порог статистической значимости (табл. 3.5).

Таблица 3.4. Число склеритов в первой годовой зоне чешуи горбуши из разных районов воспроизводства в 1997 г.

Район	M	SD	Lim	N
Северо-восточный Сахалин	18,4	2,12	15 – 24	78
Юго-восточный Сахалин	22,9	1,63	19 – 27	228
Итуруп	22,4	1,63	18 – 26	172
Зал. Анива (юг о. Сахалин)	24,5	1,78	21 – 29	70
Кунашир	24,0	1,46	22 – 26	17

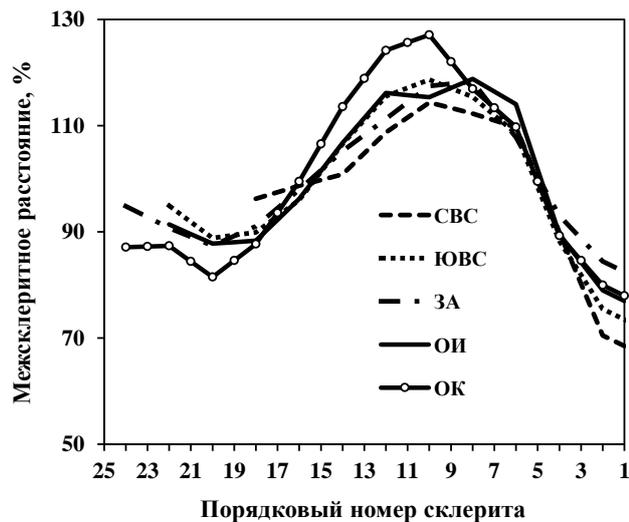


Рис. 3.6. Склеритограммы ПГЗ чешуи горбуши позднего хода в разных районах в 1997 г.: СВС – северо-восточный Сахалин, ЮВС – юго-восточный Сахалин, ЗА – зал. Анива, ОИ – о. Итуруп, ОК – о. Кунашир.

Таблица 3.5. Значения критерия Фишера при попарном сравнении склеритогрaмм ПГЗ чешуи горбуши позднего хода из разных районов воспроизводства в Сахалино-Курильском регионе в 1997 г.

Районы	СВС	ЮВС	ЗА	ОИ	ОК
СВС		5,62***	3,27***	6,98***	6,50***
ЮВС			1,68	2,25**	2,85**
ЗА				1,12	1,89
ОИ					2,44**
ОК					

Примечание: аббревиатура районов дана по рис. 3.6; количество звёздочек обозначает второй (***) и третий (***) уровень доверительной вероятности.

Длина рыб в среднем за годы наблюдений составила 50,4 см при довольно большом различии значений в разные годы (от 46,8 до 52,4 см). Особенно большая амплитуда изменений годовых значений длины тела была у самцов (47,0 – 54,1 см против 46,7 – 52,0 см у самок), которые, как правило, крупнее самок (рис. 3.7). Понятно, что индивидуальные значения длины тела за годы исследований изменялись в ещё более широких пределах – от 36 до 73 см. При таких размерах горбуша Кунашира является наиболее крупной в Сахалино–Курильском регионе, что обеспечивается, видимо, её продолжительным нагулом перед нерестом в богатых планктоном прикурильских морских водах. Так, средняя длина тела рыб для разных поколений, начиная с конца 1990-х гг., на северо-восточном побережье Сахалина изменялась от 43,7 до 48,2 см, составив в среднем 46,6 см (Каев, Geraschenko, 2008), на его юго-восточном побережье – от 43,9 до 50,7 см, в среднем 47,5 см (Каев, Руднев, 2007). Размеры тела горбуши в зал. Анива (Каев, Антонов, 2005) близки к таковым на юго-восточном побережье острова. Лишь только на соседнем Итурупe горбуша по длине тела была наиболее близкой к горбуше Кунашира, изменяясь за период 1990–2005 гг. от 45,8 до 51,3 см при среднем значении 48,8 см (Каев et al., 2006).

Средняя масса горбуши на Кунашире составляла в разные годы от 1202 до 1737 г, в среднем 1579 г. Плодовитость самок равнялась в среднем 1533 икринкам, наименьшая отмечена в 1994 г. (1331 икринок), наибольшая – в 1992 г. (1776 икринок), индивидуальные значения плодовитости изменялись в пределах от 804 до 2921 икринок. В 1990-х гг. горбуша была крупнее и плодотвее в нечётные годы, однако в последующий период произошло значительное укрупнение рыб генеративной линии чётных лет (Каев и др., 2010).

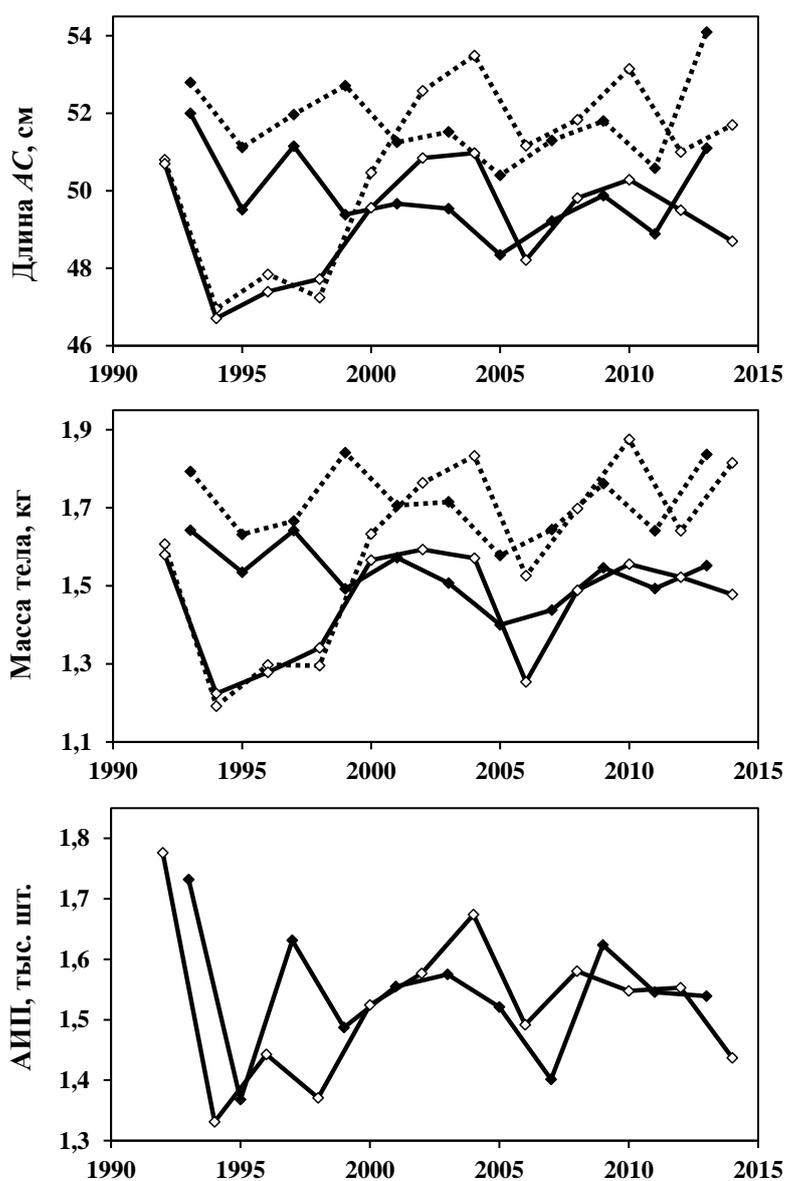


Рис. 3.7. Изменения длины, массы тела и плодовитости у самцов (пунктир) и самок (сплошная линия) горбуши поколений нечётных (тёмные символы) и чётных (светлые символы) лет на о. Кунашир в 1992–2014 гг.

При рассмотрении многолетних изменений биологических показателей обращает на себя внимание их сопряженность с численностью самих рыб (табл. 3.6). Отрицательные и статистически значимые значения коэффициента корреляции как между фактическими значениями, так и между трендами рассматриваемых массивов данных, свидетельствуют о противофазности этих изменений, что может привести к заключению о действии факторов, связанных с плотностью.

Таблица 3.6. Теснота связи (коэффициенты корреляции) межгодовых изменений сроков подхода (по дате наступления 50%-го вылова), длины и массы тела рыб и плодовитости самок у горбуши о. Кунашир в 1991–2014 гг.

Значения	Дата 50%-го вылова	Длина по Смитту	Масса тела	АП
Фактические	0,10 ($P>0,05$)	-0,58 ($P<0,01$)	-0,57 ($P<0,01$)	-0,45 ($P<0,05$)
По линиям тренда	0,20 ($P>0,05$)	-0,62 ($P<0,01$)	-0,60 ($P<0,05$)	-0,28 ($P>0,05$)

Ранее уже обращалось внимание на такую особенность у горбуши о-ва Кунашир, отличную от горбуши из соседних районов её воспроизводства (Каев и др., 2006; Ромасенко, 2007). Более того, была отмечена, хотя статистически и незначимая, но всё-таки более существенная по величине положительная связь между изменениями фактических значений численности рыб и сроков их подхода к побережью ($r = 0,44$; $p > 0,05$), что также могло трактоваться как влияние факторов плотности. Однако уже тогда было обращено внимание, что сила этих связей значительно ослабевает, если использовать не местную, а региональную численность горбуши, ведь горбуша Кунашира в центральной части Охотского моря и в океане нагуливается в обширных совместных скоплениях с рыбами других стад. Кроме того, на основании анализа исходных данных было высказано предположение, что появление так называемых «плотностных связей» в динамике стада горбуши Кунашира на самом деле

могло быть обусловлено изменением в возвратах разных поколений соотношения рыб ранней и поздней сезонных группировок, что отражалось на средних размерах горбуши и сроках её подхода к побережью (Каев, Romasenko, 2007). Примечательно также, что с удлинением периода наблюдений мы наблюдаем ослабление связи численности поколений с размерами рыб и практически исчезновение таковой со сроками их подхода.

Рассмотрим динамику этого процесса. На рис. 3.8 не приведены данные по изменениям массы тела рыб и плодовитости самок, которые напрямую зависят от длины тела (для массы: $r = 0,94$; $p < 0,001$; для плодовитости: $r = 0,66$; $p < 0,001$) и по этой причине не добавляют ничего более существенного для раскрытия сути вопроса в рассматриваемом аспекте. Глубокие противофазные колебания по численности и длине тела рыб наблюдались в 1993–2000 гг. Затем ситуация изменилась. Прекратились ярко выраженные изменения в смежные годы по длине тела, в то время как по численности они продолжались ещё 1,5 цикла. В последующий период после резкого спада в 2004 г. численность горбуши в среднем уменьшилась, в то время как по длине тела она стала в среднем крупнее. Однако при возврате в 2007 г. поколения с рекордно высокой численностью длина рыб (50,2 см) была на уровне среднемноголетнего значения. Более того, при возврате на следующий год поколения с уже рекордно низкой численностью существенных изменений по длине тела рыб не произошло.

Три сопряжённых и однофазных двухлетних цикла в изменениях численности и сроков подхода рыб наблюдались в середине 1990-х гг. Однако при увеличении в последующие годы размаха колебаний по численности амплитуда колебаний по срокам подхода практически исчезла. Она вновь увеличилась после 2005 г., но таких синхронных с численностью изменений уже не отмечалось. Более того, возврат поколения с наиболее высокой численностью в 2007 г. состоялся по срокам миграции основной массы рыб наиболее рано, а у последующих поколений при снижении численности до минимальных значений проявилась тенденция на запаздывание подходов.

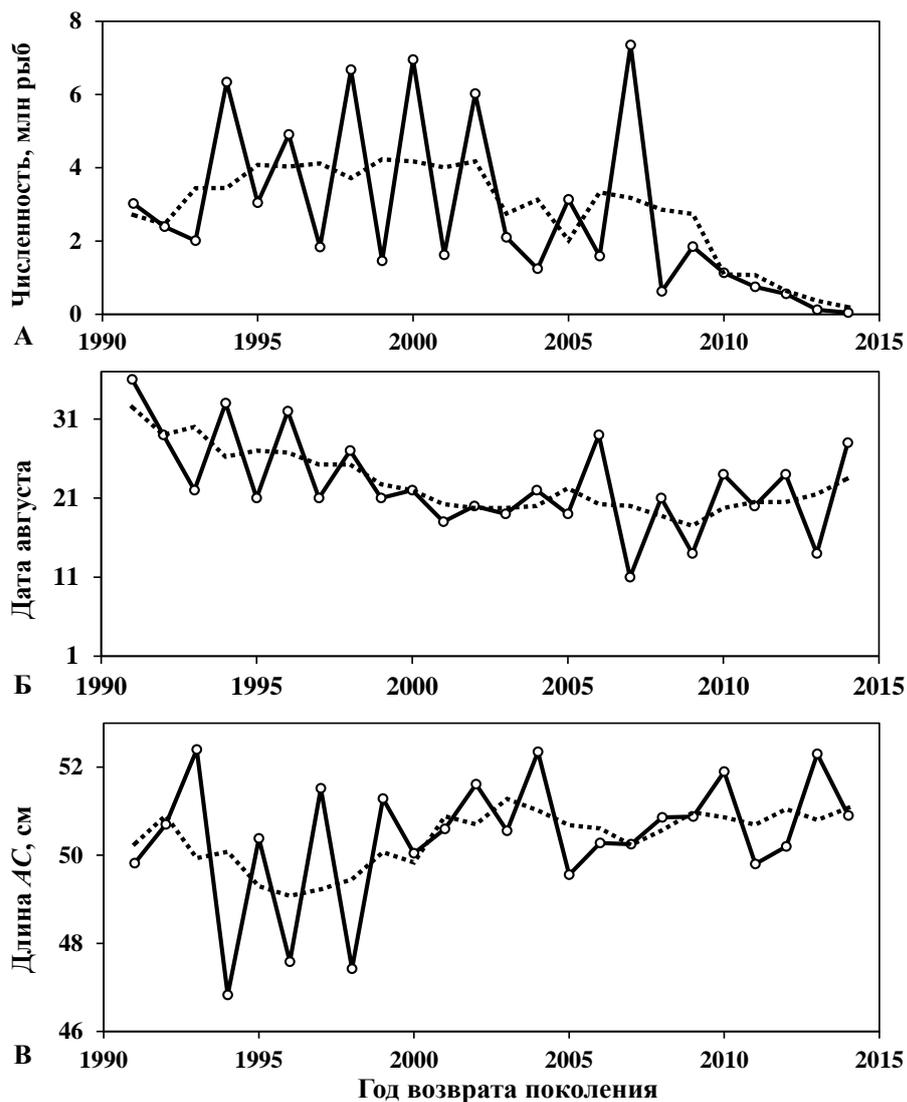


Рис. 3.8. Изменения численности (А), сроков подхода (Б – по дате достижения 50%-го вылова) и длины тела (В) у горбуши острова Кунашир в 1991-2014 гг.: линия с символами – фактические значения, пунктир – линия тренда.

В связи с такой «неупорядоченностью» отмеченных изменений напомним историю изучения этого вопроса на примере горбуши о. Итуруп. Наблюдавшаяся в 1970-х годах тенденция запаздывания сроков подхода, уменьшения размеров тела и плодовитости горбуши на этом острове на фоне роста её численности соответствовала, по мнению В.Н. Ефанова и В.М. Чупахина (1982), ситуации, когда недостаточная обеспеченность пищей высокоурожайных поколений приводит к задержке роста и, как следствие, к более поздним срокам полового созревания и подхода рыб к местам нереста.

Однако ещё более заметное снижение длины рыб при возврате неурожайных поколений в 1982, 1984 гг., а также последовавшее в 1990-х годах увеличение размеров тела и численности горбуши внесли серьёзные коррективы в суждения об этих связях. Изменения в динамике стада горбуши на Итурупе и юго-восточном Сахалине следует рассматривать как результат воздействия глобальных климатических процессов на экосистемы океана, при которых действие факторов, связанных с плотностью, проявлялось только на протяжении коротких циклов (Каев, Чупахин, 2003; Каев, Руднев, 2007). То есть, ситуация далеко не однозначна, как представляется часто на первый взгляд. Ведь даже объективно направленные процессы могут маскироваться наложением относительной упорядоченности природных циклов планетарного или макрорегионального масштаба на более динамичный фон отдельных районов и с обычно хаотичной межгодовой изменчивостью (Шунтов, 2000). Выше упоминалось, что обнаруженное в динамике биологических показателей горбуши Кунашира проявление факторов, связанных с плотностью, теряется при введении в анализ региональной численности горбуши (Кунашир, Итуруп, Хоккайдо и южная часть Сахалина), которая нагуливается в сходных условиях в открытых морских водах. В то время, вероятной причиной таких изменений могут быть процессы, протекающие в самом стаде, что будет показано в главе 4.

Кета. Кета в р. Илюшина, вопреки представлениям о крупных размерах рыб этого вида на южных Курильских островах (Иванков, 1968б; Каев, 1986), характеризовалась в годы наших наблюдений в р. Илюшина сравнительно небольшой длиной (от 61,8 до 67,7, в среднем 64,7 см) и массой тела (от 2486 до 3573, в среднем 3086 г). Самцы были несколько крупнее самок, причем уровень такого диморфизма увеличивался с возрастом рыб (табл. 3.7). Напомним, что по возрастной структуре популяций этот вид занимает промежуточное положение между горбушей и другими тихоокеанскими лососями. В отличие от горбуши, у кеты многовозрастная структура популяций, а в отличие от остальных видов тихоокеанских лососей, рыбы разного возраста различаются

Таблица 3.7. Длина, масса тела и плодовитость кеты в нерестовой части популяции и в основных возрастных группах кеты в реках Илюшина (над чертой) и Серноводка (под чертой) в 1993–2013 гг.

Пол	Все рыбы		3+		4+	
	<i>M</i>	<i>Lim</i>	<i>M</i>	<i>Lim</i>	<i>M</i>	<i>Lim</i>
Длина АС, см						
Самцы	<u>65,2</u>	<u>62,2 – 68,8</u>	<u>64,4</u>	<u>61,4 – 68,0</u>	<u>69,0</u>	<u>64,4 – 72,5</u>
	68,2	64,1 – 71,5	66,9	64,0 – 69,7	71,8	64,5 – 76,1
Самки	<u>64,0</u>	<u>61,1 – 66,9</u>	<u>61,4</u>	<u>60,4 – 65,6</u>	<u>64,4</u>	<u>59,0 – 70,0</u>
	64,7	62,4 – 69,2	63,4	61,8 – 66,7	67,3	62,4 – 69,8
Оба пола	<u>64,7</u>	<u>61,8 – 67,7</u>	<u>63,8</u>	<u>61,0 – 67,0</u>	<u>67,8</u>	<u>64,0 – 70,9</u>
	66,2	63,5 – 70,4	64,9	63,1 – 68,2	69,4	65,3 – 72,4
Масса тела, г						
Самцы	<u>3132</u>	<u>2564 – 3631</u>	<u>2991</u>	<u>2476 – 3492</u>	<u>3705</u>	<u>2856 – 4251</u>
	3799	3144 – 4399	3537	2955 – 3925	4488	3568 – 5532
Самки	<u>3020</u>	<u>2354 – 3731</u>	<u>2844</u>	<u>2351 – 3329</u>	<u>3319</u>	<u>2125 – 3962</u>
	3167	2702 – 3885	2948	2420 – 3509	3608	2649 – 4145
Оба пола	<u>3086</u>	<u>2486 – 3573</u>	<u>2929</u>	<u>2459 – 3372</u>	<u>3545</u>	<u>2870 – 4092</u>
	3445	2941 – 4118	3196	2741 – 3657	3999	3166 – 4652
АИП, шт. икринок						
Самки	<u>2344</u>	<u>1924 – 2580</u>	<u>2310</u>	<u>1823 – 2581</u>	<u>2450</u>	<u>1588 – 3012</u>
	2075	1807 – 2323	2047	1864 – 2324	2174	1663 – 2508
Количество изученных рыб, экз. (<i>M</i> – сумма для всех поколений)						
Самцы	<u>2373</u>	<u>43 – 186</u>	<u>1500</u>	<u>28 – 153</u>	<u>695</u>	<u>13 – 92</u>
	672	29 – 73	395	12 – 60	237	6 – 41
Самки	<u>1795</u>	<u>26 – 152</u>	<u>1066</u>	<u>12 – 111</u>	<u>645</u>	<u>6 – 86</u>
	822	28 – 77	516	9 – 56	271	7 – 45
Оба пола	<u>4168</u>	<u>69 – 300</u>	<u>2566</u>	<u>42 – 250</u>	<u>1341</u>	<u>20 – 178</u>
	1494	73 – 150	911	30 – 116	508	14 – 86

Примечание: *Lim* – экстремальные значения для разных поколений.

между собой только по числу годов, прожитых в морских водах. Возрастной состав рыб в р. Илюшина обычно представлен четырьмя группами, от 2+ до 5+. Этот спектр был расширен только в 1999 г., когда поймали самца в возрасте 1+ (Каев, 2002б). По численности доминируют четырёхлетки и пятилетки, доли трёхлеток и особенно шестилеток редко приближались к уровню 10 % (рис.

3.9). Лишь в 1996 г. доля шестилеток составила 15 %, что явилось следствием возврата рыб поколения 1990 г. рождения, по численности значительно превосходившего уровень смежных поколений. По этой же причине была высокой доля трёхлеток в возвратах кеты в 1997, 2006 и 2011 гг. (11,0, 11,9 и 11,0 % соответственно), но в годы завершения возврата этих поколений не последовало заметного увеличения доли рыб в возрасте 5+.

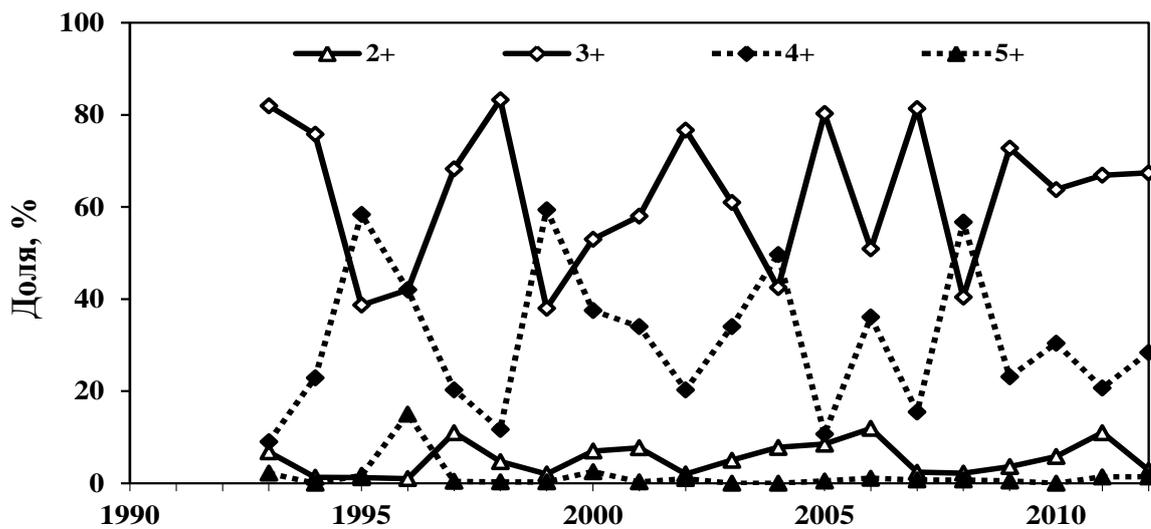


Рис. 3.9. Динамика возрастного состава кеты в р. Илюшина в 1993–2012 гг.

Значительные изменения в возрастном составе рыб затрудняют анализ межгодовых изменений биологических показателей кеты в целом вследствие различий, связанных с возрастом. При сопоставлении двух наиболее многочисленных возрастных групп видно, что более старые рыбы, как правило, крупнее, однако не во все годы плодовитее молодых (см. табл. 3.7). Последнее связано с уменьшением относительной плодовитости с возрастом самок на фоне увеличения размера их икринок (Каев, 2003). Из сравнения рыб одинакового возраста следует, что в 1990-х гг. отмечалось увеличение размеров тела и плодовитости кеты, затем обозначилась смена тренда изменений этих показателей (рис. 3.10). Это снижение, скорее всего, является кратковременным эпизодом. Оно более заметно на значениях длины тела, но в последние годы развитие этой тенденции замедлилось, а в отношении плодовитости отмечен даже некоторый прирост значений у последних поколений.

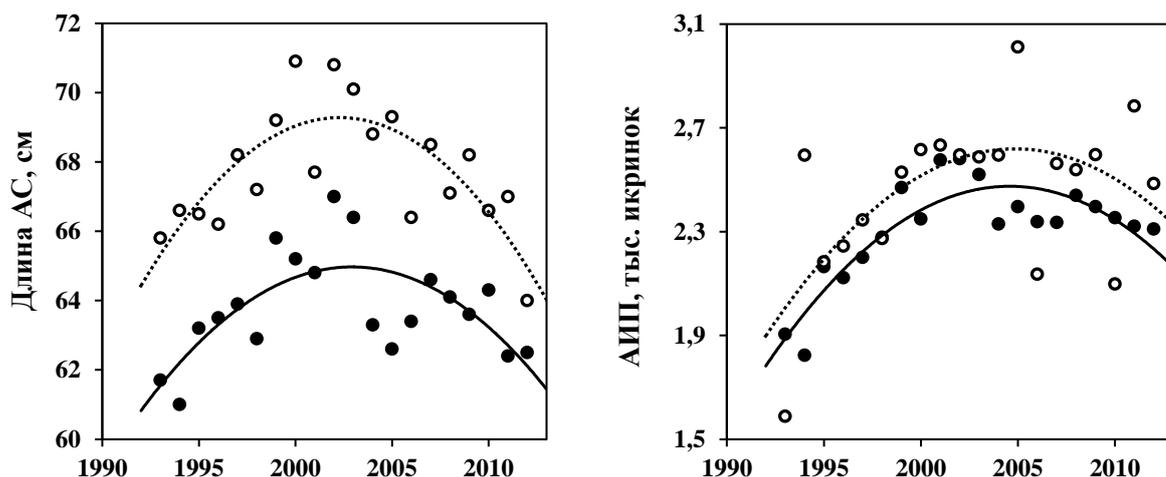


Рис. 3.10. Изменения длины тела и плодовитости у четырехлеток (тёмные символы, сплошная линия) и пятилеток (светлые символы, пунктир) кеты в р. Илюшина в 1993–2012 гг.

Судя по возрастному составу рыб разного пола, отмечалась характерная закономерность увеличения доли самок среди более старых рыб (табл. 3.8). Так, у кеты в р. Илюшина за 20-летний период наблюдений доля самцов была выше доли самок среди трёхлеток только в 1994 (1,0 против 1,8 %), 2008 (1,9 против 2,7 %) и 2010 гг. (4,7 против 7,7 %), но это могло быть случайным результатом, учитывая малый объём выборок по этой малочисленной возрастной группе. Среди четырёхлеток в 12 случаях доминировали самцы, а среди пятилеток – в 15 случаях уже доминировали самки. Среди шестилеток доминирование самок уже не было таким явным, так как в крайних возрастных группах увеличивается доля самцов (Каев, 2003).

Судя по пробам, взятым в 1994–1995, 1997, 2010 гг., не наблюдалось существенных различий по возрастному составу кеты в реках на разных побережьях острова, однако в р. Северянка (охотоморское побережье) одновозрастные рыбы были крупнее (табл. 3.9). Возможно, что эти различия закладываются уже на ранних этапах онтогенеза, когда рыбам присущ быстрый линейный прирост. Эта ситуация может быть инициирована тёплыми водами течения Соя, омывающими охотоморское побережье острова. По крайней мере, это вполне согласуется с «лишним» склеритом в первой годовой зоне роста чешуи у рыб из р. Северянка в сравнении с рыбами из р. Илюшина (Каев, 1998).

Таблица 3.8. Возрастной состав кеты в реках Илюшина и Серноводка в 1993–2013 гг.

Пол	Доля (%) рыб в возрасте				
	1+	2+	3+	4+	5+
Илюшина					
Самцы	<u>0,03</u> 0 – 0,6	<u>6,54</u> 1,0 – 17,7	<u>63,16</u> 41,7 – 84,2	<u>28,96</u> 9,1 – 54,5	<u>1,31</u> 0 – 13,1
Самки	0	<u>3,52</u> 0 – 9,4	<u>60,55</u> 30,8 – 86,1	<u>34,16</u> 6,1 – 66,2	<u>1,78</u> 0 – 17,9
Оба пола	<u>0,01</u> 0 – 0,3	<u>5,29</u> 1,0 – 11,9	<u>62,16</u> 38,0 – 83,3	<u>31,04</u> 9,0 – 59,4	<u>1,50</u> 0 – 15,0
Серноводка					
Самцы	0	<u>5,11</u> 0 – 10,8	<u>60,44</u> 30,0 – 82,2	<u>33,63</u> 12,3 – 67,2	<u>0,82</u> 0 – 3,4
Самки	0	<u>3,61</u> 0 – 16,7	<u>60,92</u> 18,6 – 83,6	<u>33,97</u> 8,3 – 76,3	<u>1,50</u> 0 – 5,1
Оба пола	0	<u>4,23</u> 0 – 12,0	<u>61,11</u> 25,0 – 81,0	<u>33,49</u> 12,0 – 71,7	<u>1,17</u> 0 – 3,3

Примечание: над чертой – среднее значение, под чертой – экстремальные значения для разных поколений.

Таблица 3.9. Длина тела кеты основных возрастных групп из рек Илюшина и Северянка в разные годы

Год	Река	3+		4+	
		М ± m	N	М ± m	N
1994	Илюшина	61,0 ± 0,41	116	66,6 ± 0,66	35
	Северянка	63,0 ± 0,59	48	69,8 ± 0,96	14
1995	Илюшина	63,2 ± 0,59	92	66,5 ± 0,31	139
	Северянка	65,2 ± 0,63	33	68,0 ± 0,48	48
1997	Илюшина	63,9 ± 0,29	168	68,2 ± 0,64	50
	Северянка	66,3 ± 0,48	71	70,4 ± 0,78	21
2010	Илюшина	64,3 ± 0,66	44	66,6 ± 0,94	21
	Северянка	66,7 ± 0,71	35	69,9 ± 0,73	34

В р. Серноводка кета при почти полном сходстве возрастного состава (см. табл. 3.8) также была в среднем крупнее, чем в р. Илюшина (см. табл. 3.7), хотя обе реки расположены на океанском побережье острова. Особенно заметными

были различия по массе тела. В то же время во все годы наблюдений при сравнении рыб одинакового возраста самки озерной формы, несмотря на более крупные размеры, были менее плодовиты (табл. 3.10).

Таблица 3.10. Длина тела (*АС*, см) и плодовитость (*АИП*, икринок) четырехлетних и пятилетних самок кеты в реках Илюшина и Серноводка в разные годы

Годы	Илюшина				Серноводка			
	3+		4+		3+		4+	
	<i>АС</i>	<i>АИП</i>	<i>АС</i>	<i>АИП</i>	<i>АС</i>	<i>АИП</i>	<i>АС</i>	<i>АИП</i>
1995	61,8	2165	65,3	2183	65,1	2102	69,8	2148
1998	62,5	2278	66,7	2273	63,3	1964	65,5	2003
1999	64,0	2470	67,8	2529	66,7	2324	69,7	2318
2000	64,6	2349	70,0	2616	62,1	1949	69,0	2366
2001	64,0	2576	67,3	2633	63,3	2084	69,3	2350
2002	65,6	2581	68,7	2595	64,7	2204	69,3	2508
2003	64,9	2520	69,0	2588	64,3	2118	69,5	2303
2004	62,0	2329	67,8	2594	61,9	1917	67,4	2061
2005	62,1	2396	65,7	3012	64,0	1969	68,2	2139
2006	62,6	2338	65,0	2136	62,7	1864	64,7	1906
2007	63,1	2335	66,7	2563	61,9	2041	62,4	2010
2008	64,2	2440	65,7	2538	62,0	2059	66,7	2320
2010	63,9	2354	65,7	2098	63,9	2288	67,4	2274
2011	61,8	2321	64,4	2784	62,1	1893	64,1	1956

Примечание: сведения по объёму материала представлены в табл. 3.7

Результаты анализа биологических показателей кеты Кунашира позволяют сделать два важных заключения. Во-первых, наметившуюся во второй половине 1990-х гг. (Каев, Romasenko, 2003а) смену траектории многолетнего тренда измельчания кеты можно считать состоявшейся реальностью, о чём свидетельствуют результаты анализа размерного и возрастного состава рыб этого вида по многолетним данным из разных районов его воспроизводства на российском побережье Дальнего Востока (Темных и др., 2011). Известно, что совпадение многолетнего тренда снижения размеров кеты с периодом увеличения численности лососей в океане, обусловленного, в том числе, и ростом масштабов заводского разведения, спровоцировало развитие взглядов о снижении пищевой обеспеченности рыб и, как следствие,

появление гипотезы о переполнении экологической ниши лососей в северной части Тихого океана (Ishida et al., 1993; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996; Azumaya, Ishida, 2000; Гриценко и др., 2000, 2002; Кловач, 2003; Kaeriyama, 2003; Гриценко, Кловач, 2011). Однако многолетние изменения размерно-возрастного состава кеты могли быть следствием не увеличения в океане численности лососей, а глобальных изменений в экосистемах (Шунтов, Темных, 2004). Тем более, что фактические данные по соотношению биологических объектов, формирующих разные трофические уровни в северо-западной части Тихого океана, не дают оснований для утверждений о возникновении в современный период ограничений в экологической ёмкости среды, в частности, в отношении лососей. Ведь общие ресурсы макропланктона в эпипелагиали Охотского и Берингова морей и СЗТО составляют 550–600 млн т, а годовое потребление пищи nekтоном в слое 0–200 м достигает 300 млн т, при этом вклад лососей в общее потребление весьма скромн, находясь на уровне 4–8 млн т. Даже, несмотря на усиление в связи с увеличением численности роли лососей в общем потреблении пищи nekтоном в эпипелагиали в указанном бассейне с 1–2 % до 8–9 % от 1980-х к 2000-м гг., они не играют значительной роли в функционировании сообществ пелагиали (Шунтов, Темных, 2008; Шунтов и др., 2010а, б, в, г). Этим заключениям вполне соответствуют последние результаты исследований условий нагула лососей в открытых морских водах. Так, при оперировании количественным показателем пищевой обеспеченности, разработанным на основе 9 критериев, показано, что выраженная избирательность питания, преимущественное потребление небольшого числа пищевых объектов, низкая роль в рационе второстепенной пищи, слагающей основу планктона, обеспечивает приемлемые условия нагула даже в годы с низкой обеспеченностью пищей (Заволокин, 2011; Заволокин и др., 2014). А при изучении роста в течение первого года жизни 17 поколений горбуши установлено, что наибольшие отрицательные аномалии в росте сеголеток в большей мере были связаны с температурным режимом, а не с изменением спектров в составе пищи (Каев, 2015).

Второе заключение касается существования устойчивых различий у кеты, мигрирующей в речные и озерно-речные системы, что требует проведения специального анализа этого вопроса в отдельной главе.

3.3. Покатная миграция

Покатная миграция у рыб является неотъемлемым элементом их миграционного цикла, так как она направлена на расселение и освоение районов нагула. От её реализации во многом зависит судьба популяций: формирование численности, масштаб и характер миграций в последующие периоды жизни (Pavlov, 1994). У тихоокеанских лососей она завершает пресноводный период воспроизводства, когда новое родившееся поколение переходит к освоению обширных морских ресурсов. Молодь в сравнительно сжатые сроки (у разных видов от одного до трёх месяцев) мигрирует по руслу рек в направлении устья. Такая особенность предоставляет хорошую возможность для определения численности поколения и, тем самым, оценки эффективности его воспроизводства в течение пресноводного периода жизни. А это важнейшие показатели, используемые при прогнозировании изменений численности лососей и расчета будущего промыслового запаса (Каев, 2010).

Покатная миграция привлекает особое внимание исследователей ещё и по той причине, что особенности её протекания (продолжительность и изменения интенсивности) являются одним из механизмов формирования размерной структуры рыб в поколении как важнейшего механизма адаптации при освоении новой среды обитания (Каев, Ромасенко, 2001a). Ведь разнообразие особей по тем или иным признакам является важнейшим свойством популяции, тесно связанным с динамикой её численности, так как она отражает сложный и динамичный комплекс факторов внешней и внутренней среды (Никольский, 1965; Поляков, 1975; Баканов и др., 1987; Дгебуадзе, 2001). О разнокачественности молодежи можно судить, в частности, по изменчивости её размерного состава, так как неоднородность по длине свидетельствует о степени ее «взросления», этапах развития (Васнецов, 1953). К примеру, у кеты

различают несколько стадий морфофизиологических перестроек после выклева, которые протекают при определенных размерах тела, и только на стадии позднего сеголетка (post-fingerling) при длине тела от 80 до 120 мм завершаются морфологические перестройки, направленные на усиление функций плавания и питания (Kaeriyama, 1989). При исследованиях изменчивости длины мальков нерки (Селифонов, 1974; Крогиус, 1975) и кеты (Каев, 1979) было показано её большое значение в формировании условий нагула. И это естественно, учитывая, что у лососевых рыб вариабельность по длине тела скачкообразно увеличивается при переходе на смешанное и внешнее питание (Вышегородцев, 1975; Крогиус, 1975; Евсин, 1977; Рыжков, 1980). Не отрицая значения этих причин, обратим внимание ещё на одну существенную компоненту формирования разнообразия по длине тела – изменчивость показателей в процессе покатной миграции. Представления о сезонной динамике покатной миграции и численности покатников основаны на данных учётных обловов, осуществленных в р. Илюшина с конца апреля до начала-середины июля в 1991–1992 и 1995–2013 гг.

Основная масса молоди горбуши из рек о. Кунашир скатывается в мае (рис. 3.11), то есть раньше, чем в реках расположенного севернее о-ва Итуруп, из которых наиболее интенсивно молодь скатывается в третьей декаде мая – первой декаде июня (Каев, Ардавичус, 1994). В целом за период наблюдений средняя для поколений длина тела покатников изменялась в довольно значительных пределах – от 3,27 до 3,62 см (рис. 3.12). Понятно, что применительно к отдельным пробам этот интервал еще шире. Чаще всего отмечалось увеличение размеров покатников в период пика миграции или во второй половине её календарных сроков в сравнении с их размерами в конце апреля и в начале мая.

Покатная миграция молоди кеты значительно более протяжённая, так как массовый скат протекает в течение двух месяцев. В некоторые годы миграция затягивается до конца второй декады июля. В целом за период наблюдений средняя для поколений длина тела покатников изменялась в довольно

значительных пределах – от 3,69 до 4,02 см (рис. 3.12). Если у горбуши соотношение между значениями коэффициента вариации по длине и массе тела находится в пределах от 2,1 до 2,4, то у кеты – от 3,3 до 4,6, что свидетельствует о наличии в пробах последней качественно различной молодежи (Смирнов и др., 1972).

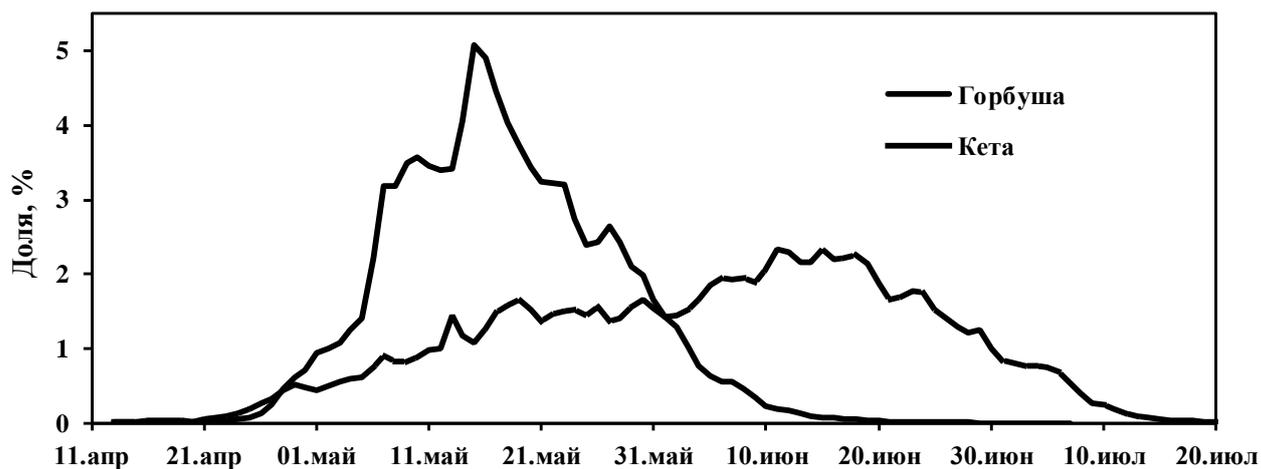


Рис. 3.11. Динамика покатной миграции молодежи горбуши и кеты в р. Илюшина в среднем за 1991–1992, 1995–2014 гг.

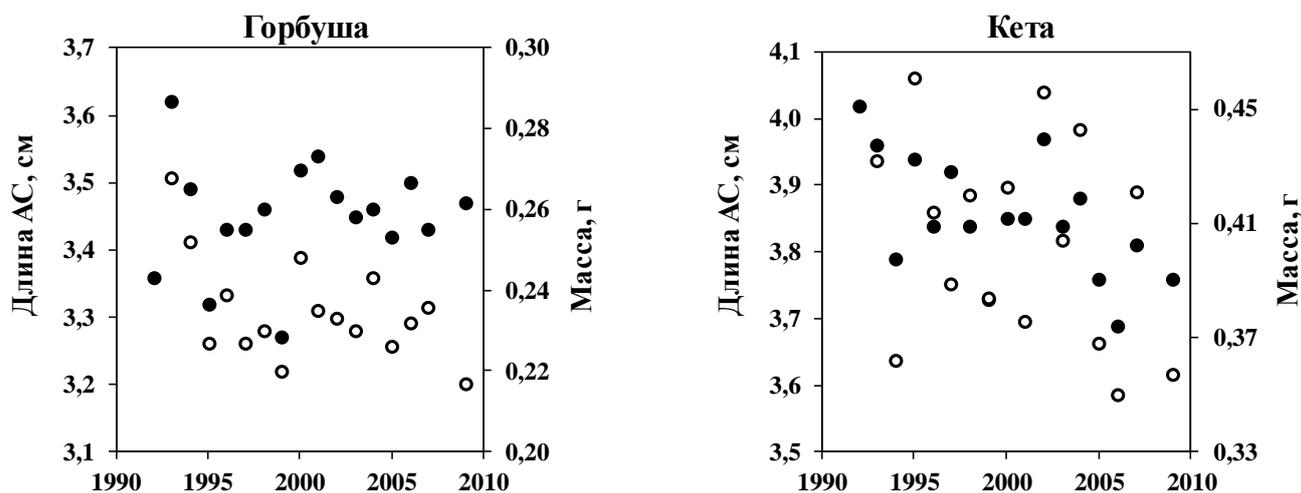


Рис. 3.12. Межгодовые изменения длины (тёмные символы) и массы (светлые символы) тела покатной молодежи горбуши и кеты в р. Илюшина в 1992–2009 гг.

Появление такого разнообразия у кеты, в первую очередь, связано с задержкой части молодежи в пресных водах для нагула. Эта группа так

называемой «смолтифицированной» молоди (термин по Рослому, 1967, 1972а) выделяется среди основной массы мелких покатников крупными размерами тела, полной резорбцией желтка и наличием сравнительно большого пищевого комка в желудках. Длина тела таких мальков достигала 7,6 см, масса – 2,4 г. Поэтому доля их присутствия в пробах во многом определяла величину средних значений биологических показателей покатников. Количество смолтифицированной молоди составляло в разные годы ориентировочно от 0,6 до 20,7, в среднем – 9,7 % от суммарной численности покатников кеты. В 1995 г. был зафиксирован редкий факт, когда покатники кеты в конце июня и в июле почти исключительно были представлены смолтифицированной молодью (Каев, Ромасенко, 2002). Пищевые комки у неё состояли в основном из икры (частота встречаемости в желудках от 50 до 80 %), вероятно, малоротых корюшек, заходящих в этот период в реки для нереста, личинок рыб (от 11 до 50 %) и личинок насекомых (от 14 до 44 %). Увеличение доли такой молоди в процессе ската кеты вплоть до её абсолютного доминирования среди покатников на этапе завершения покатной миграции установлено недавно по результатам наблюдений в бассейне р. Утхолок на западном побережье Камчатки (Павлов и др., 2010).

Рассматривая особенности покатной миграции необходимо отметить, что по отношению молоди к потоку воды и длительности речного периода жизни среди лососевых выделено три экологические группы, в одну из которых включили горбушу и кету, так как вся их молодь скатывается в море в год выхода личинок из нерестовых бугров (Шустов, 1995). Однако даже в этой небольшой группе известны различия как между указанными видами по степени привязанности молоди к пресным водам, так и между популяциями одного вида, размножающимися в разных условиях. Скаты кеты из небольших рек может продолжаться около месяца, а из крупных речных систем, таких как Амур, Анадырь, Фрейзер, Юкон, – более трёх месяцев (Леванидов, 1964; Todd, 1966; Рослый, 1972а, б; Salo, 1991). Продолжительность его связана также с характером нерестовых стадий: при нересте кеты на участках разгрузки

грунтовых вод выход личинок из грунта начинается на 1–1,5 месяца раньше, чем при нересте на участках, где гнёзда омываются в большей мере подрусловым потоком (Леман, 1992). В р. Илюшина, где нерест горбуши приурочен к подрусловому потоку, а кеты – в основном к выходам грунтовых вод, скат молоди лососей начинается в конце апреля, у горбуши он завершается обычно во второй половине июня, а у кеты затягивается до середины июля.

На протяжении периода ската горбуши и кеты его интенсивность во всех районах наблюдений то увеличивается, то уменьшается. Попытки связать эти изменения с такими, казалось бы, очевидными факторами среды, как уровень и температура воды, не приводят к ожидаемым результатам. К примеру, в реках южных Курильских островов (Каев, Ардавичус, 1994; Каев, Струков, 1999) скат молоди, как и в р. Утка на западном побережье Камчатки, начинается при спаде весеннего паводка и затем нарастает при постепенном снижении уровня и повышении температуры воды, в то время как в р. Хайлюля на восточном побережье Камчатки начало ската совпадает с началом половодья и затем протекает на фоне развития весенне-летнего паводка (Кинас, 1994). Точка зрения, что температура и уровень воды интенсифицируют скат молоди лососей лишь в его начальной стадии, а в дальнейшем только резкие похолодания воды могут вызвать уменьшение количества скатывающихся мальков (Воловик, 1967; Гриценко и др., 1987), до сих пор не получила весомых контраргументов, несмотря на усложнение исследовательского аппарата, в частности учёта так называемой «компрессии миграции», проявляющейся в задержке на двое-трое и более суток изменений в интенсивности ската в ответ на изменения температуры и уровня воды в реке (Веселов и др., 1998). По результатам изучения покатной миграции молоди лососевых в р. Утхолок (северо-западное побережье Камчатки) показано, что скат горбуши и кеты начинается при температуре 4 °С, а у кижуча и микижи – не ниже 6 °С, причём в дальнейшем интенсивность миграции не связана с суточными колебаниями температуры воды (Павлов и др., 2010). Если со вторым заключением вполне можно согласиться (Каев, Струков, 1999), то

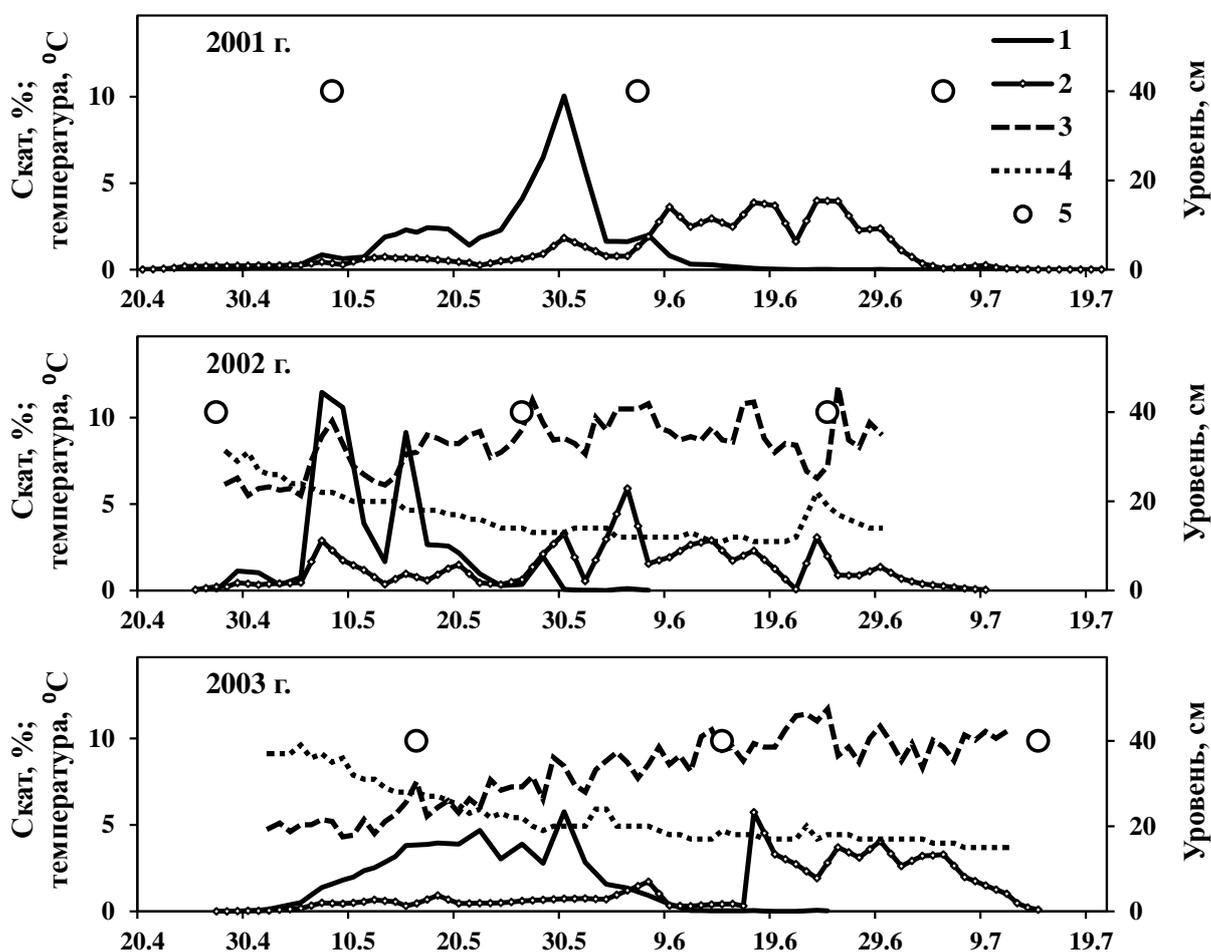
температурный порог начала миграции, видимо, специфичен для районов. Так, в р. Илюшина скат молоди горбуши и кеты начинался в конце апреля при температуре воды от 3,5 до 6,2, в среднем 4,6 °С. Причём его «запаздывание» по отношению к темпу прогрева воды в «тёплые» годы было оправданным. К примеру, в 1996 г. покотная миграция началась при температуре воды в реке 5,0 °С, в то время как на прибрежном морском мелководье она составляла в конце апреля от 2,5 до 3,9 °С, что не является комфортным для нагула только что скатившихся мальков (Каев, 1992). Массовая миграция молоди (за ночь от 3 % горбуши и от 1,5–2 % кеты от общей численности покотников каждого из этих видов) начинается обычно в конце первой декады мая, когда вода в морском побережье прогревается до 4 °С и выше. При наблюдении за скатом горбуши и кеты из р. Рейдовая (о. Итуруп) в 2014 г. было отмечено, что для обоих исследованных видов начало массового ската молоди совпало с устойчивым переходом температуры воды через отметку 6 °С (Зеленихина и др., 2015).

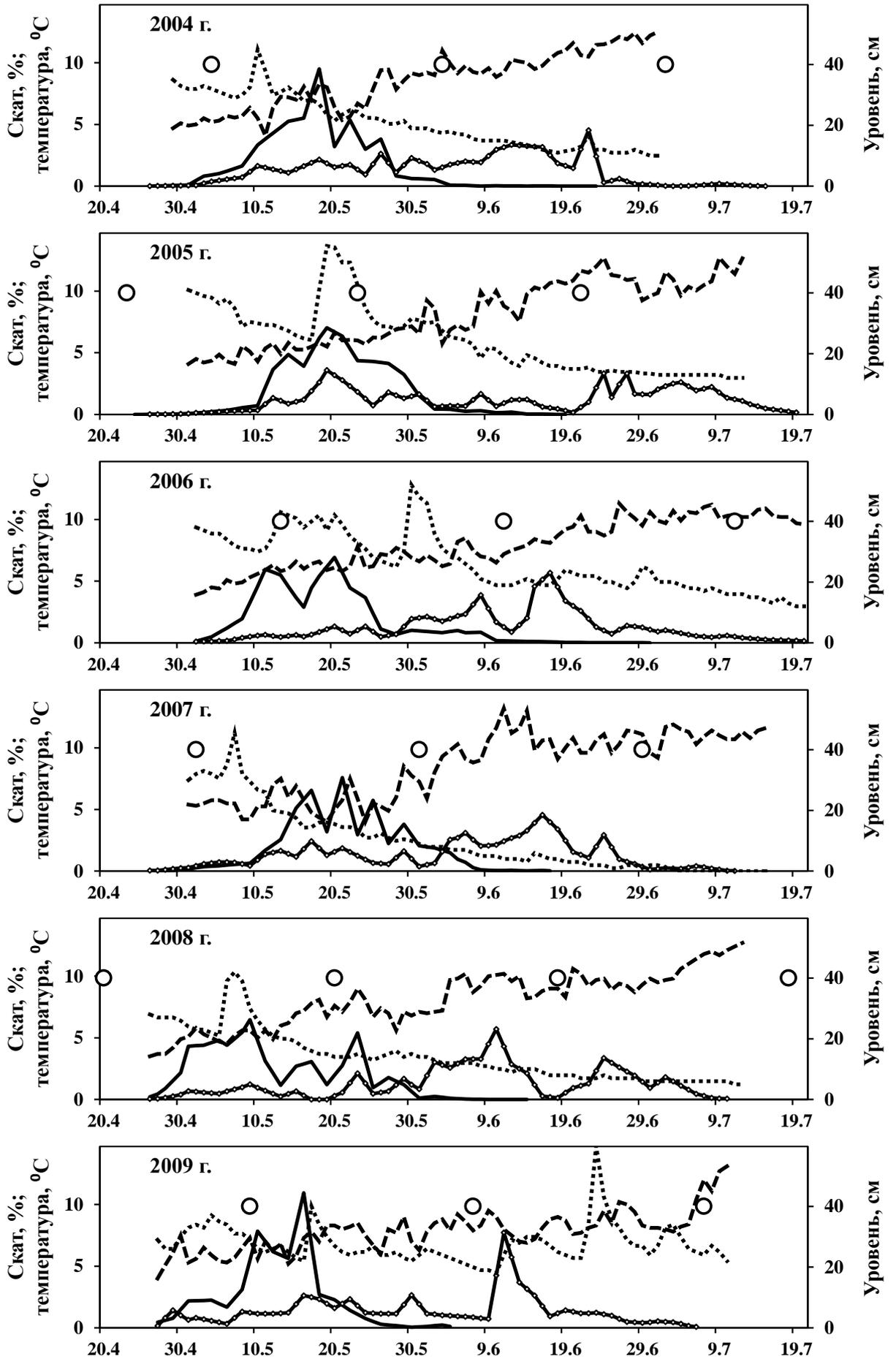
При наблюдениях за скатом молоди лососей в реках о-ва Итуруп было замечено почти во всех случаях снижение интенсивности ската перед полнолунием (Каев, Ардавичус, 1994). Отмечая эту общую тенденцию в характере ската молоди лососей, обратим внимание на некоторые различия её проявления у разных видов. Если пик ската у горбуши приходился на полнолуние, то он приобретал всего лишь более «размытый» характер. А у кеты только однажды (май 1999 г.) наметилось увеличение уловов покотников за несколько дней до фазы полнолуния, однако интенсивность миграции тут же пошла на спад. Такие изменения у этого вида хорошо характеризовались значениями среднесуточного ската в каждой из фаз, выраженных в процентах к среднесуточному скату в предыдущей фазе (Каев, Ромасенко, 2002):

Новолуние	1/2 роста	Полнолуние	1/2 старения
157 ± 26 (n = 16)	98 ± 12 (n = 17)	51 ± 9 (n = 19)	194 ± 27 (n = 17)

Отмеченная закономерность по наблюдениям в 1990-е гг. хорошо прослеживалась и в последующие годы (рис. 3.13). Снижение во всех случаях уловов молоди при наступлении фазы полнолуния служило как бы границей

между двумя-тремя крупными «волнами» миграции, которые формировали сезонную динамику ската кеты. Как видим, к полнолунию наблюдалось снижение уловов покатников, после которого происходил в среднем наиболее интенсивный их прирост. Именно для этих фаз получены статистически значимые различия между средними значениями, характеризующими тенденцию изменения численности: «1/2 роста» – «полнолуние» ($p < 0,01$) и «полнолуние» – «1/2 старения» ($p < 0,001$). Увеличение интенсивности покатной миграции кеты иногда отмечалось в середине фазы полнолуния, что совершенно не противоречит обсуждаемой зависимости, так как этот феномен связан со смещением времени восхода и захода Луны. Дело в том, что в коротких курильских реках 80–90% покатников горбуши и кеты от их общего объёма суточного ската мигрируют через учётный створ около полуночи в диапазоне 1–1,5 часов, в то время как в некоторые годы при завершении фазы полнолуния её появление на небосклоне смещалось за полночь (Каев, 2003).





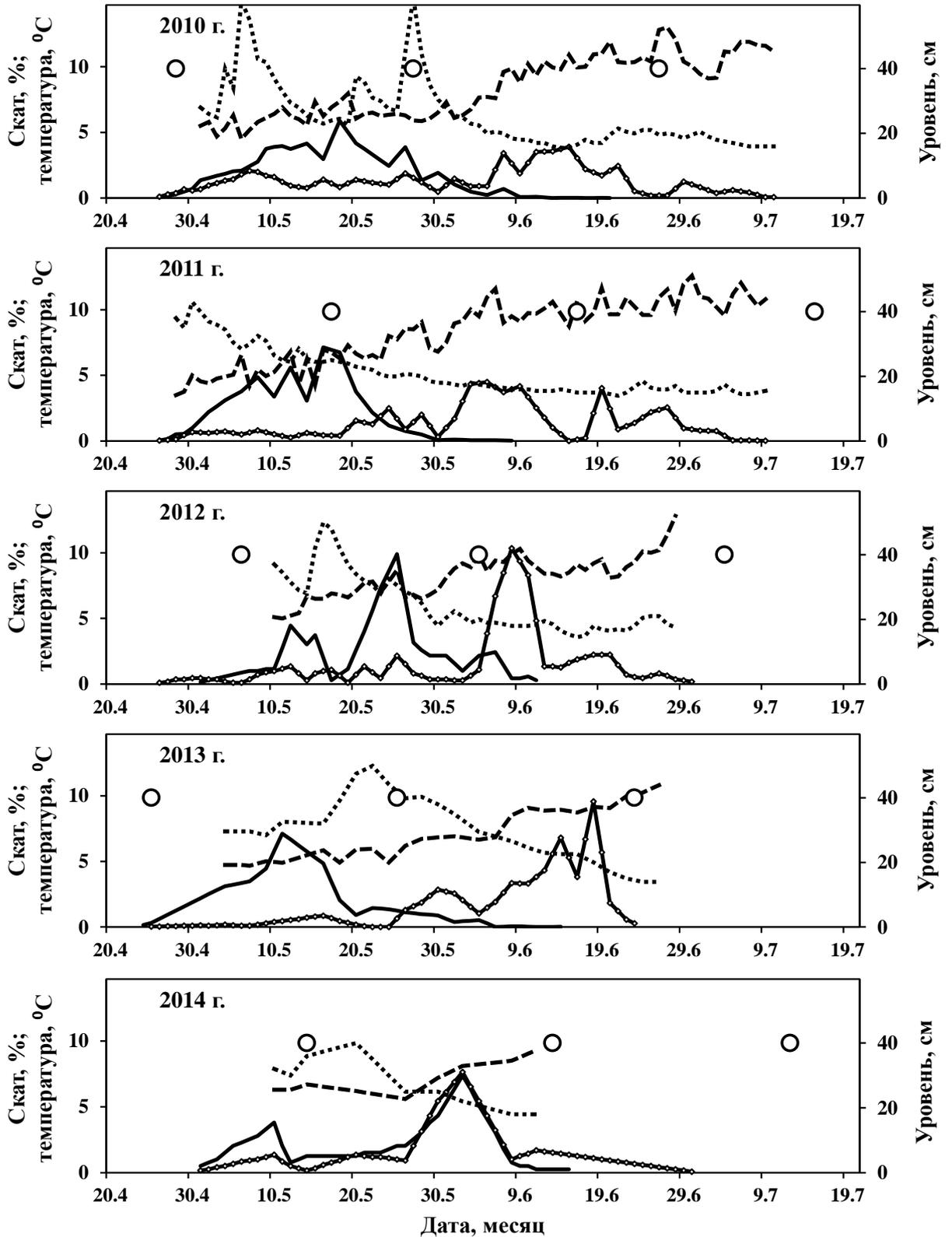


Рис. 3.13. Динамика покатной миграции молоди горбуши (1) и кеты (2), температуры (3) и уровня воды (4) в р. Илюшина в разные годы: 5 – дата полнолуния.

У горбуши в течение полного лунного цикла могли протекать по две такие «волны». В то же время, в мае 1997, 1999 гг. и в июне 2000 г.

намечавшееся увеличение интенсивности ската перед наступлением фазы полнолуния не приводило к развитию выраженного «купола» на профиле динамики ската, так как во всех случаях отмечалось, хотя и небольшое в отдельные годы, но всё-таки снижение уловов покатников при полнолунии (Каев, Ромасенко, 2002). Точно также происходило и при наблюдениях в XXI в. Так, в 2003 г. увеличение интенсивности ската во второй декаде мая не привело к выраженному куполу (значения суточного ската не превысили 5%), а в 2006 г. в середине мая последовал даже спад в интенсивности миграции, никак не связанный ни с ходом термического режима, ни с уровнем воды. Примечательно в этом плане выглядит 2011 г., в котором период массовой миграции молоди горбуши начался на лунной фазе роста. Однако после быстрого наращивания интенсивности ската вскоре он относительно стабилизировался и получил своё дальнейшее развитие, достигнув пика только при второй половине фазы полнолуния, то есть, за счёт интенсивного ската в тёмное время суток до появления Луны на небосводе.

Эти нюансы свидетельствуют о видовой специфике ската. Если массовая миграция горбуши в некоторые годы приходилась на фазу полнолуния, то в этом случае кривая динамики ската приобретала вид несколько «размытого» купола. В то же время, у кеты ни разу не отмечались такие ситуации, «волны» её покатной миграции закономерно приходились на периоды между полнолуниями. По-видимому, такая специфика её ската обусловлена тем, что кета интенсивнее питается и растёт в пресных водах в сравнении с горбушей. В результате, у неё в большей мере проявляются поведенческие реакции, типичные для поздних этапов развития молоди, обуславливающие переход от пассивной миграции к активной (Павлов и др., 1999).

Изменения в динамике покатной миграции у горбуши могут быть инициированы изменением в подходах соотношения рыб с разными сроками нереста, о чём предполагали В.Н. Иванков (1971) и О.Ф. Гриценко с соавторами (1987), рассматривая сезонную динамику её ската в реках о-вов Итуруп и Сахалин. Для отработки этой версии использована промысловая статистика

вылова горбуши ставными неводами (пассивные орудия лова) в центральной части океанского побережья о. Кунашир вблизи впадения р. Илюшина. Для каждого поколения сравнили даты, на которые приходилась половина нарастающей величины промысловых (вылов) и учётных (скат) уловов горбуши. В результате проявилась слабая тенденция к обоюдному смещению показателей на более ранние даты (рис. 3.14), однако связь между этими процессами оказалась статистически недостоверной ($r = 0,17$; $p > 0,05$) по причине, видимо, различия в скорости развития эмбрионов в тёплые и холодные годы.

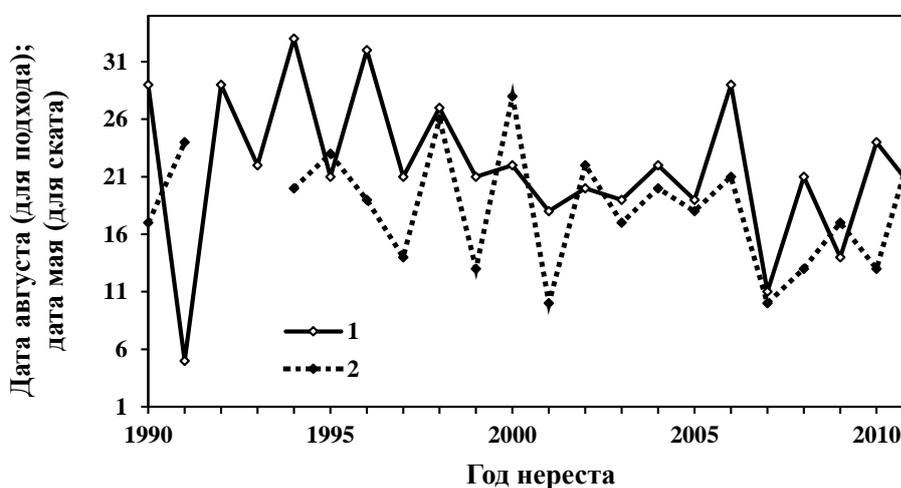
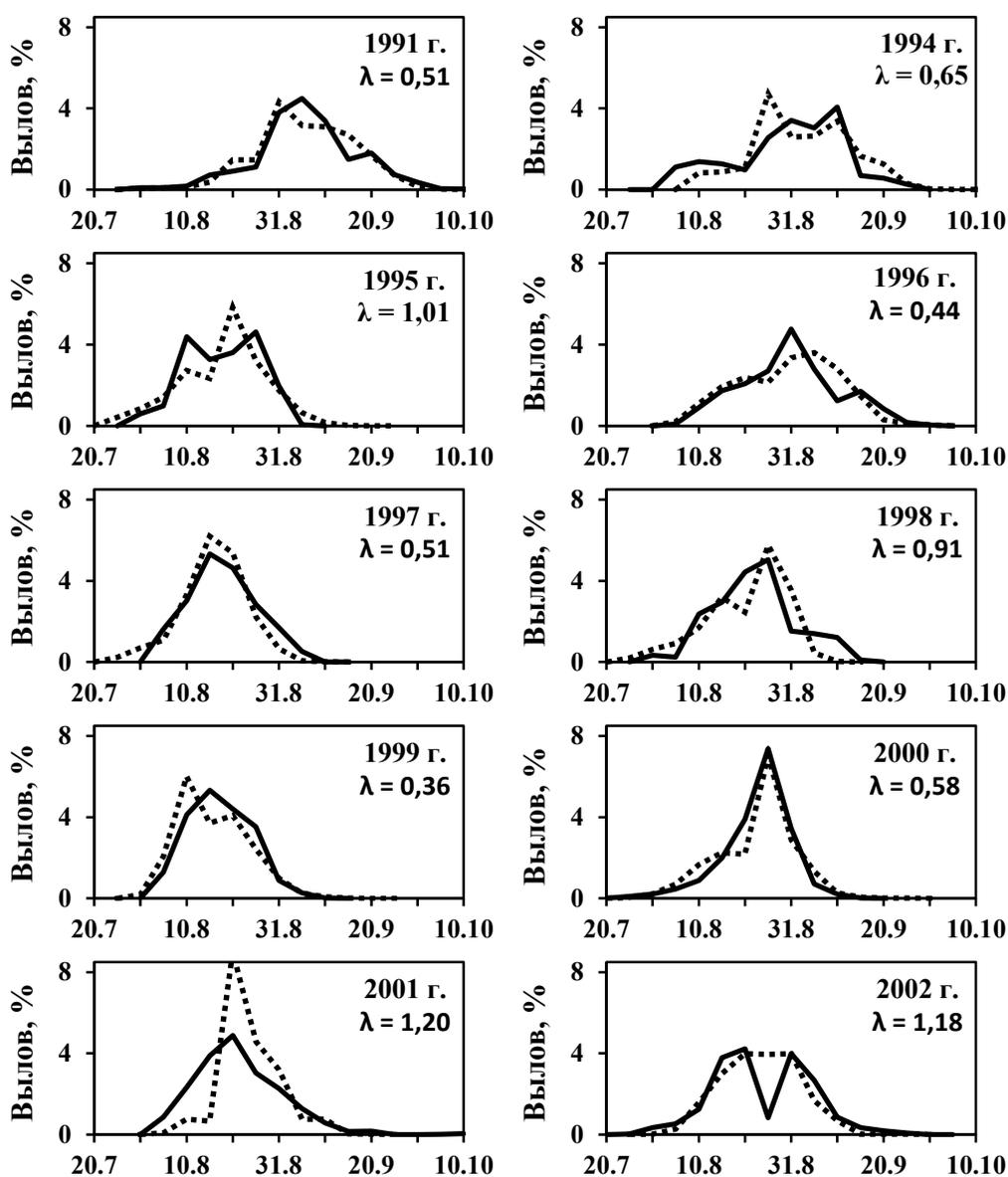


Рис. 3.14. Изменения средних сроков подхода рыб (по датам 50%-го промыслового вылова) и последующего ската молоди (по датам наступления 50%-го исследовательского лова) у разных поколений горбуши о-ва Кунашир.

В то же время, при сопоставлении сезонной динамики уловов (совмещая их по датам достижения 50-процентного вылова) динамика ската молоди соответствующих поколений в течение каждого года повторяла динамику подхода рыб родительских поколений (рис. 3.15). Тожественность пар распределений тестируется критерием Колмогорова–Смирнова, почти все значения которого (от 0,33 до 1,20, в среднем 0,69) не превышали первого порогового статистической значимости ($\lambda = 1,36$ при $p = 0,05$). Лишь только для одного поколения (нерест 2004 г.) значение критерия превысило второй

пороговый уровень ($\lambda = 1,63$ при $p = 0,01$). Эти данные подтверждают версию (Иванков, 1971; Koski, 1975; Гриценко и др., 1987) о возможном влиянии биологической структуры рыб-родителей на характер сезонной динамики покатной миграции их молоди. Подобную связь, но в обратном порядке, количественно оценивали для горбуши в р. Auke Creek на Аляске. От молоди, помеченной в разные даты апреля и мая 1986 г., учитывали возврат взрослых рыб в течение августа и начала сентября 1987 г. Коэффициент корреляции между сроками очередности ската и последующего возврата составил 0,865 (Taylor, 1988).



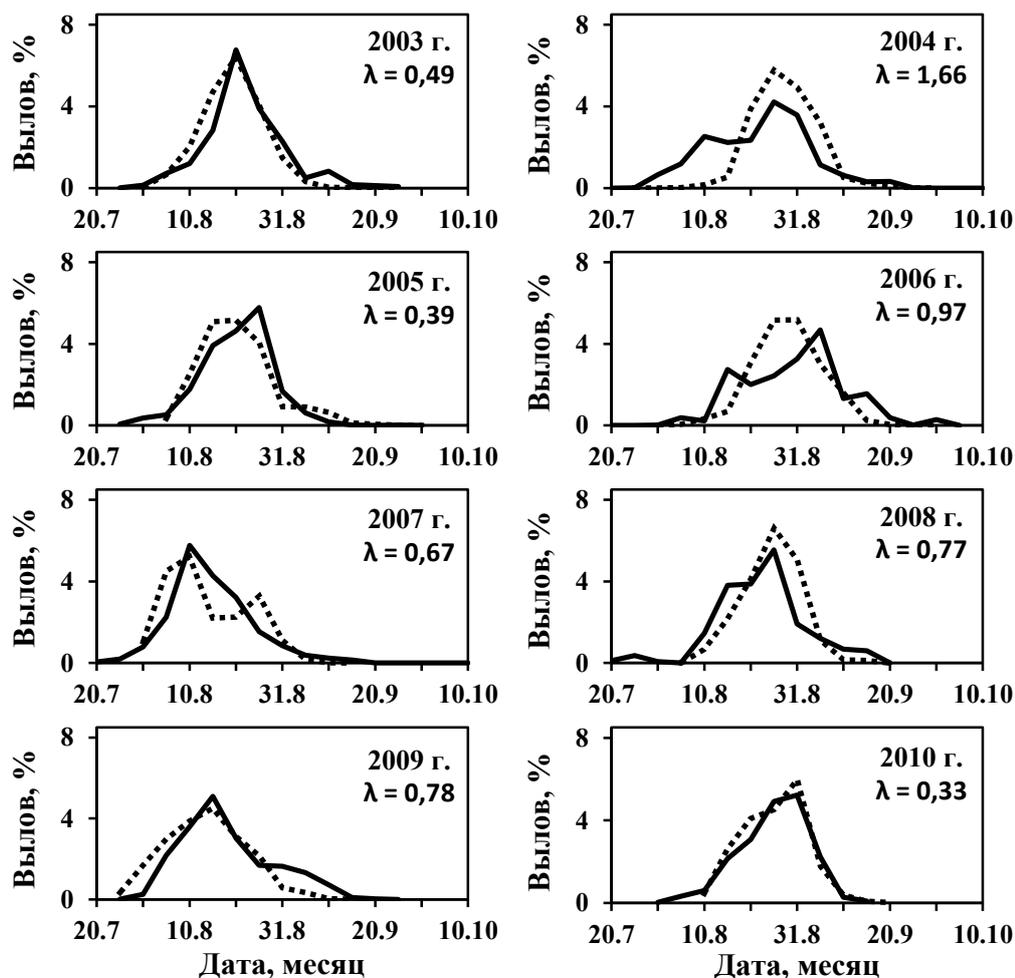


Рис. 3.15. Динамика промысловых уловов горбуши в прибрежье о-ва Кунашир в 1991,1994–2010 гг. (сплошная линия) и динамика последующей покатной миграции молоди этих поколений в р. Илюшина (пунктирная линия): совмещение распределений по дате 50%-ой кумуляты.

Использование апробированного на Кунашире подхода позволило обнаружить связь между особенностями подхода горбуши к рекам на побережье зал. Анива и последующего ската молоди (Антонов, Ким, 2005). И, наконец, наличие связи между особенностями сезонной динамики подхода горбуши к побережью, последующего ската молоди и возврата поколения на нерест ещё раз подтверждено на примере горбуши зал. Анива уже с применением более совершенной методики (Каев, 2012).

Таким образом, формирование особенностей покатной миграции молоди горбуши и кеты происходит на разной основе: у кеты в большей мере действуют экологические факторы, связанные с началом активного питания молоди этого вида в пресных водах, а у горбуши доминирующее влияние принадлежит, видимо, структуре нерестового стада.

3.4. Показатели воспроизводства

Прогнозирование вероятной численности основано на концепции, что лососи после нагула в морских водах в своей основной массе возвращаются на нерест в «родные» реки (Кляшторин, 1989; Гриценко, 1990, 2002; Иванков, 1993). Известная гипотеза «флуктуирующего стада горбуши» (Глубоковский, Животовский, 1986) предполагает наличие значительных перераспределений производителей горбуши между районами воспроизводства разных стад, но такие нарушения в миграциях происходят редко, приводя к весьма существенным ошибкам прогнозов (Каев, Животовский, 2016, 2017). Величина ожидаемого возврата определяется на основе показателей воспроизводства ряда предыдущих поколений. С учётом продолжительности морского периода жизни лососей, прогноз по горбуше рассчитывается для одного поколения, по кете – для нескольких поколений разных лет рождения. Точность предсказаний изменения запасов, основанная на регрессионном анализе формализованной различными способами связи между уровнем запаса родителей и потомков, часто далека от желаемой (Bradford, 1992; Чигиринский, 1993). Причина неудач заключается в том, что прогнозы составляются на основе анализа отдельных связей, в то время как на протяжении всех периодов жизни численность лососей формируется в результате взаимодействия комплекса факторов абиотического, биотического, популяционного и антропогенного характера, структура и сила воздействия которых постоянно меняется (Коновалов, 1985). К тому же, слабая корреляция между численностью рыб–родителей и их потомства уже довольно известное явление (Cushing et al., 1973; Коновалов, 1980; Шемина, 1986; Bradford, 1992; Островский, 1997). Так, только в одном из трёх наиболее продуктивных районов воспроизводства горбуши в регионе (о. Итуруп, юго-восточное побережье Сахалина и зал. Анива, на которые приходится в среднем около четверти формируемого запаса этого вида на Дальнем Востоке России) за период наблюдений количество покатной молоди достоверно возросло при увеличении численности производителей на нерестилищах, в другом такая связь была слабой, а в третьем отсутствовала

(Kaev et al., 2007). Поэтому прогноз строится на оценке связи между численностью покатников и последующим возвратом рыб соответствующих поколений. Тем не менее, исследования эффективности воспроизводства в течение пресноводного периода жизни остаются важным звеном в системе прогнозирования, так как по их результатам определяется тотальная численность молоди, скатывающейся из рек изучаемого района.

Горбуша. В реки острова в 1990–2015 гг. заходило от 32 до 2888, в среднем по 1039 тыс. производителей (табл. 3.11). Судя по наблюдениям в р. Илюшина, коэффициент ската составлял от 0,8 до 17,4, в среднем 9,8 %. В соответствии с этим, из рек скатывалось от 2,3 до 271,7, в среднем 84,8 млн мальков. Начиная с поколения нереста в 2011 г., эти данные уже не носят стандартный характер. В 2012 г. учёт покатной молоди был начат поздно (до 10 мая данные рассчитаны по аналогии с ходом ската в предыдущие годы) и закончен в июне перед началом очередной фазы полнолуния, то есть, преждевременно. В связи с последующим прекращением мониторинга бассейновым управлением «Сахалинрыбвод» в 2013–2014 гг. СахНИРО провёл только рекогносцировочные наблюдения за интенсивностью покатной миграции в р. Илюшина, что позволяло хотя бы ориентировочно рассчитать численность этих поколений на данном этапе онтогенеза. Рекогносцировочные наблюдения были проведены также в небольшой р. Тропинка на охотоморском побережье острова, результаты которых позволили скорректировать расчёты общей численности покатников с учётом крайне низкого уровня воспроизводства горбуши в эти годы в сравнительно крупных реках типа Илюшина. Появление поколений 2011–2013 гг. нереста с низкой выживаемостью в течение пресноводного периода воспроизводства значительно увеличило амплитуду значений коэффициента ската, однако это не стало чем-то особенным. К примеру, такие перепады в выживаемости потомства вполне сопоставимы по масштабам с таковыми у горбуши в р. Иска (охотоморское побережье Хабаровского края), у которой максимальная

численность покатной молодежи может 10-кратно превышать минимальную численность при одинаковой численности родителей (Островский, 2011).

Таблица 3.11. Численность горбуши о-ва Кунашир на разных этапах онтогенеза

Год	Нерест		Скат		Возврат		КВ, %*
	Тыс. рыб	Млн мальков	КС, %*	Тыс. рыб			
				Вылов	Заход		
1989	—	55,5**	—	1376	1647	5,45	
1990	1115	67,6	7,6	1177	1216	3,54	
1991	1647	160,8	15,6	1022	988	1,25	
1992	1216	—	—	4186	2153	—	
1993	988	—	—	2019	1026	—	
1994	2153	123,5	10,2	3164	1743	3,97	
1995	1026	84,3	14,2	1007	830	2,18	
1996	1743	220,7	17,4	4051	2622	3,02	
1997	830	37,4	6,1	859	596	3,89	
1998	2622	99,8	7,2	4062	2888	6,96	
1999	596	67,5	12,1	1154	469	2,41	
2000	2888	271,7	13,3	3409	2613	2,22	
2001	469	22,2	7,6	1427	671	9,43	
2002	2613	187,3	11,0	816	426	0,66	
2003	671	70,7	14,1	1575	1558	4,43	
2004	426	51,6	15,0	1130	457	3,08	
2005	1558	150,1	15,7	5011	2341	4,90	
2006	457	22,1	8,7	456	171	2,84	
2007	2341	173,5	10,6	1401	447	1,07	
2008	171	7,8	5,7	551	580	14,42	
2009	447	41,4	11,1	594	152	1,80	
2010	580	24,1	5,7	397	158	2,30	
2011	152	2,3	0,8	43	80	5,34	
2012	158	6,1**	4,2	14	32**	0,75	
2013	80	2,6**	1,8	57	36**	3,52	

* КС и КВ обозначают, соответственно, коэффициенты ската и возврата.

** Ориентировочные данные.

за интенсивностью покатной миграции в р. Илюшина, что позволяло хотя бы ориентировочно рассчитать численность этих поколений на данном этапе онтогенеза. Рекогносцировочные наблюдения были проведены также в небольшой р. Тропинка на охотоморском побережье острова, результаты которых позволили скорректировать расчёты общей численности покатников с

учётом крайне низкого уровня воспроизводства горбуши в эти годы в сравнительно крупных реках типа Илюшина. Появление поколений 2011–2013 гг. нереста с низкой выживаемостью в течение пресноводного периода воспроизводства значительно увеличило амплитуду значений коэффициента ската, однако это не стало чем-то особенным. К примеру, такие перепады в выживаемости потомства вполне сопоставимы по масштабам с таковыми у горбуши в р. Иска (охотоморское побережье Хабаровского края), у которой максимальная численность покатной молоди может 10-кратно превышать минимальную численность при одинаковой численности родителей (Островский, 2011).

В процессе возврата поколений в 1991–2013 гг. вылавливали от 14 до 5011, в среднем по 1778 тыс. рыб, что составляло (коэффициент промыслового изъятия) от 34,8 до 79,6 % (в среднем 61,3 %) от общей численности подходов горбуши к острову. Оценка возврата горбуши в 2014–2015 гг. является ориентировочной, так как из-за резкого падения запаса в эти годы вели ограниченнный промысел, выставляя на участке охотоморского побережья от м. Столбчатый до м. Докучаева по шесть (2014 г.) и три (2015 г.) ставных невода. Следовательно, такая локализация промысла могла привести к диспропорции захода производителей в реки на разных участках побережья и, как следствие, увеличить ошибку стандартного расчёта численности рыб в реках.

В целом, величина вылова тесно коррелировала с численностью рыб, заходящих в реки на нерест ($r = 0,92$; $p < 0,001$). Из этого можно полагать, что промысловый запас горбуши формируется в основном за счёт воспроизводства её местных популяций. Такое заключение вполне соответствует мнению О.Ф. Гриценко (1990), что наличие между разными районами воспроизводства горбуши выступающих мысов, на которых нет рек для нереста, или широких проливов способствует географической изоляции популяций. В данном случае к широким проливам между островами Кунашир, Итуруп и Хоккайдо добавляются территории с очень низким уровнем воспроизводства горбуши, на Итурупе почти весь её промысловый запас воспроизводится в центрально-

северной части охотоморского побережья острова (Каев, Чупахин, 2003), а на Хоккайдо – около 80 % в западной и северной части острова (Irvine et al., 2012). Таким образом, горбушу на Кунашире можно считать единицей промыслового запаса и оценивать выживаемость поколений в течение морского периода жизни. Для поколений от нереста производителей в 1990–1991, 1994–2011 гг. она составляла от 0,66 до 14,42, в среднем 3,99 %.

Выживаемость поколения 2008 г. рождения представляется чрезвычайно высокой и в настоящее время сложно однозначно оценить, является ли это действительно отображением реальной действительности, либо это следствие занижения суммарной численности захода рыб на нерест в 2008 г. и последующего ската молоди. Исходя из опыта исследователей, действительно существует возможность занижения численности рыб в реках в процессе визуального учёта при малых заходах. Подобная ситуация отмечалась для поколения 2001 г. рождения, однако выживаемость смежных циклических поколений была значительно ниже при прочих равных условиях. Можно вспомнить аналогичную ситуацию на юге Сахалина, когда в 2006 г. в результате массового подхода горбуши расчётный коэффициент возврата этого поколения, например, в зал. Анива почти на порядок превысил значения смежных циклических поколений. И как впоследствии выяснилось, этот неправдоподобно высокий возврат был действительно представлен рыбами местного происхождения (Каев, 2007). В связи с этим, значение выживания поколения 2008 г. рождения принимаем таким, как показали его расчёты.

Судя по коэффициентам ската и возврата (без поколений с ориентировочными значениями численности), выживаемость в течение пресноводного периода воспроизводства была примерно одинаковой у поколений нечётных ($10,79 \pm 1,506$ %) и чётных ($10,18 \pm 1,266$ %) лет нереста. Выживаемость в течение морского периода жизни у поколений чётных лет ($4,30 \pm 1,234$ %) была выше в сравнении с поколениями нечётных лет ($3,67 \pm 0,804$ %), хотя эти различия статистически недостоверны ($F = 0,2$) как по причине сравнительно короткого ряда наблюдений (по 10 поколений в каждой

из генеративных линий), так и в силу высокой вариабельности значений. По абсолютной численности покатной молоди и взрослых рыб долгое время доминировали поколения чётных лет, однако произошедшие изменения в воспроизводстве поколений в последние годы заметно отразились на межгодовой динамике уловов (см. рис. 3.1).

Из анализа соотношений численности горбуши на разных этапах жизненного цикла следует, что урожай покатной молоди в значительной степени ($r = 0,88$; $p < 0,001$; $n = 22$) зависел от численности родителей (рис. 3.16а), что является вполне обыденным явлением. В то же время отмечалась положительная связь ($r = 0,44$; $p < 0,05$; $n = 22$) между плотностью производителей на нерестилищах и выживаемостью потомства в течение пресноводного периода воспроизводства. Аппроксимация этой связи была значительно выше при переходе к полиномиальной зависимости между этими показателями (рис. 3.16б), то есть, при экстремально высоких заходах производителей на нерестилища всё же отмечалось снижение эффективности воспроизводства вследствие перекапывания уже существующих гнёзд или использования частью производителей мало пригодных для нереста участков реки.

Увеличение количества покатной молоди вело к росту численности рыб в возвратах соответствующих поколений горбуши (рис. 3.17а). Однако линейная связь между этими показателями ($r = 0,66$; $p < 0,001$; $n = 21$) существенно слабее, чем в паре «производители – скат», что обусловлено уменьшением выживаемости рыб при скате высоко численных генераций молоди. Вследствие большой дисперсии значений сила линейной связи «скат – коэффициент возврата» невелика ($r = -0,44$; $p < 0,05$; $n = 20$), но она возрастает при переходе к нелинейной зависимости (рис. 3.17б).

Уменьшение численности горбуши до уровня, потребовавшего введения серьёзных ограничений на её промысел с 2014 г., было во многом обусловлено прохождением осенних тайфунов с обильными осадками, что приводило к размыву грунта на нерестилищах. Об этом свидетельствует снижение в течение

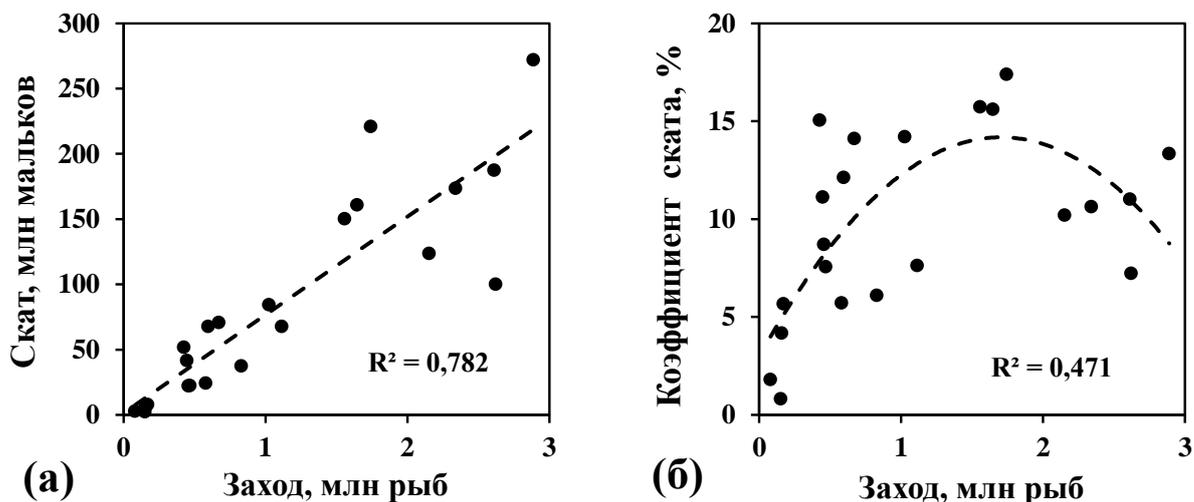


Рис. 3.16. Изменения численности покатной молоди (а) и эффективности воспроизводства в пресноводном периоде жизни (б) в связи с численностью производителей горбуши в реках о-ва Кунашир в 1990–1991, 1994–2013 гг.

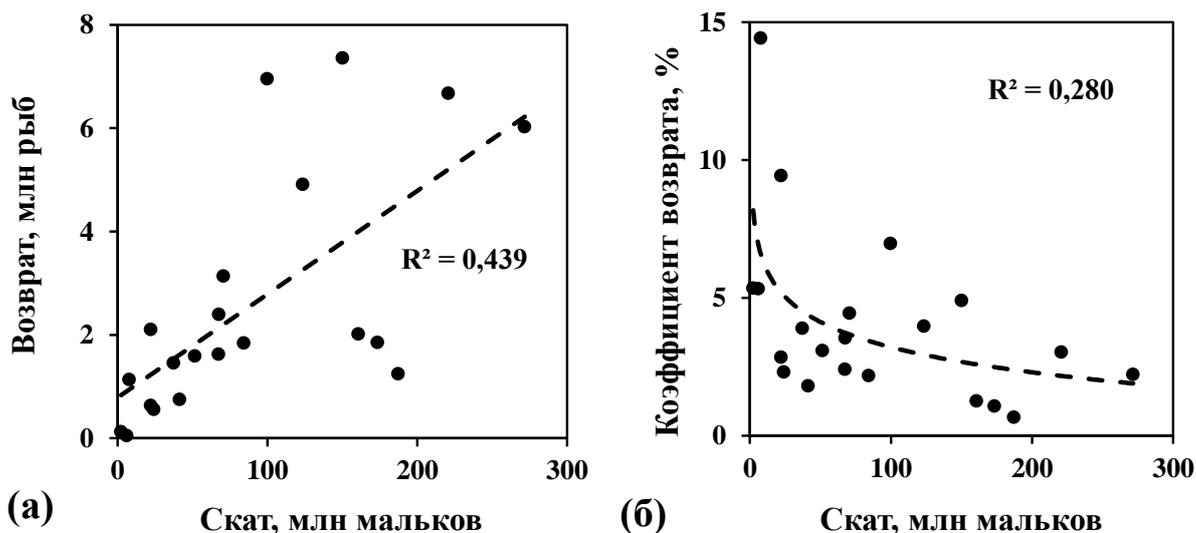


Рис. 3.17. Изменения численности возврата (а) и выживаемости рыб в течение морского периода жизни (б) в связи с численностью покатной молоди соответствующих поколений горбуши о-ва Кунашир.

пресноводного периода жизни выживаемости потомства у последних изученных поколений (см. табл. 3.11). В то же время, эффект больших паводков наиболее сильно проявился в сравнительно крупных реках с большой площадью водосбора, к каким относится р. Илюшина. Об этом можно судить по следующим фактам. В 2014 г. провели рекогносцировочный учёт покатной

молоди (после очередных катастрофических осенних паводков) не только в контрольной реке, но и в небольшом водотоке Тропинка на противоположном охотоморском побережье острова почти напротив р. Илюшина. Площадь типичных нерестилищ горбуши в этом ручье составляет всего около 1 тыс. м², то есть, более чем в 20 раз меньше, чем в р. Илюшина. При этом количество покатников горбуши в ручье оказалось больше, чем в контрольной реке (ориентировочно около 300 тыс. против 39 тыс. экз.). Существенная разница наблюдалась по такому показателю, как количество покатников от нереста одной условной пары производителей – по 99 и 27 мальков, соответственно. Ещё более разительными были различия при сравнении ската молоди с 1 м² нерестилищ – по 306 экз. в р. Тропинка против 2 экз. в р. Илюшина. Но эта огромная разница изначально была обусловлена последствиями катастрофических осенних паводков в 2011 г. Вследствие резкого снижения численности зарождавшегося поколения горбуши заход производителей в контрольную реку в 2013 г. был многократно ниже оптимума, в то время как в р. Тропинка на нерестилищах наблюдался даже их некоторый переизбыток.

Горбуше Кунашира свойственны некоторые особенности в динамике стада, отличающие её от горбуши, размножающейся на соседнем Итуруп. Прежде всего, они выражены в величине заходов производителей в реки. Межгодовая изменчивость этого показателя на Кунашире ($CV = 85,5 \%$; 90,3 – кратность между экстремальными значениями) была несравненно выше, чем на Итуруп ($CV = 24,3 \%$; 3,9 – кратность). Именно это обстоятельство определяет сравнительно тесную связь между численностью горбуши в реках Кунашира и последующим скатом молоди, что несвойственно для таких малых рек, как на о-ве Итуруп, так и в других районах её воспроизводства (Kaev et al., 2007). При этом хотя и слабая, но всё же положительная связь между численностью заходов производителей на нерест и значениями коэффициента ската свидетельствует об отсутствии переполнения нерестилищ, за исключением нескольких поколений с аномально большими заходами производителей (см. рис. 3.16б). В то же время, характер связи между численностью покатников из

рек Кунашира и последующим возвратом рыб свидетельствует о действии факторов, зависящих от плотности, что совершенно не отмечается для горбуши Итурупа. Примечательно, что и уровень выживаемости в течение морского периода жизни у горбуши Кунашира ниже и более изменчив ($M = 3,99 \%$; $CV = 80,8 \%$), чем у горбуши Итурупа для поколений тех же годов рождения ($M = 5,77 \%$; $CV = 38,8 \%$).

Нет веских оснований для утверждения, что условия нагула горбуши острова Кунашир в открытых морских водах существенно хуже, чем у горбуши Итурупа, тем более что горбуша Кунашира возвращается на нерест при более крупных размерах тела. Скорее всего, повышение смертности в поколениях, выделяющихся высокой численностью покатной молоди, происходит в ранний морской период жизни, для которого характерен наиболее высокий и изменчивый темп смертности горбуши (Heard, 1991; Карпенко, 1998).

Характерная для южных Курильских островов высокая продуктивность прибрежных вод (Налетова и др., 1997) в большей мере относится к о. Итуруп. Гидрологические особенности в прибрежье острова определяются антициклоническим круговоротом вод в результате взаимодействия течений Соя и Ойясио, а также выноса сюда с севера водных масс Охотского моря. В результате связанного с этим формирования термогалинного режима и зоопланктонных сообществ в прибрежье центральной и северной части охотоморской стороны Итурупа создаются оптимальные условия для нагула молоди лососей, что, как следствие, обуславливает высокую эффективность воспроизводства местных популяций горбуши и кеты (Ефанов и др., 1990; Каев и др., 1993; Каев, Чупахин, 2002).

Кунашир же находится в основном под воздействием ветви тёплого течения Соя, проникающей из Японского моря через пролив Лаперуза в юго-западную часть Охотского моря. Часть вод этого течения выносятся в океан через пролив Екатерины вдоль побережья Кунашира. В противоположном направлении вдоль южного побережья Итурупа движется поток холодных вод из океана в Охотское море, создавая в проливе Екатерины хорошо выраженный

в летне-осенний период фронт с горизонтальным градиентом температуры (Каев, Чупахин, 2002). 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). При этом для кеты (Каев, 1998) и горбуши (Каев, Ромасенко, 2001б) о-ва Кунашир характерен сравнительно медленный темп роста в ранний морской период жизни, тестируемый по чешуе. Предполагаемый высокий уровень элиминации в течение раннего морского периода жизни вследствие действия факторов, связанных с плотностью, и частое появление малоурожайных поколений, при нересте которых отмечается неполное освоение нерестилищ, являются, видимо, отражением специфических условий обитания горбуши вблизи границы нерестовой части её ареала (Ромасенко, 2007, 2012; Каев, Ромасенко, 2017).

Кета. Выше уже обращалось внимание на несоответствие распределения районов интенсивного промысла этого вида у побережья Кунашира и основных районов её нереста в реках и озёрах острова. К этому добавим несоответствие межгодовой динамики уловов и заходов рыб (рис. 3.18). Статистически не значимая, но всё же отрицательная корреляция между этими величинами ($r = -0,30$; $p > 0,05$; $n = 23$) в условиях использования для промысла пассивных орудий лова (ставные невода в прибрежной морской зоне) указывает на значительную долю в уловах транзитной кеты, мигрирующей в другие районы своего воспроизводства. Кроме неопределенностей в промысловой статистике (происхождение уловов), отсутствуют также достоверные сведения по численности рыб в озёрах. Поэтому расчёт возврата поколений кеты проведен только для рыб, генеративно связанных с р. Илюшина (табл. 3.12). При этом сделан следующий допуск. До начала текущего века в условиях сравнительно меньшей интенсивности промысла полагали, что промыслом изымается около половины рыб. Начиная с 2001 г., когда при промысле кеты стали использовать почти такое же количество ставных неводов, как и при промысле горбуши, для

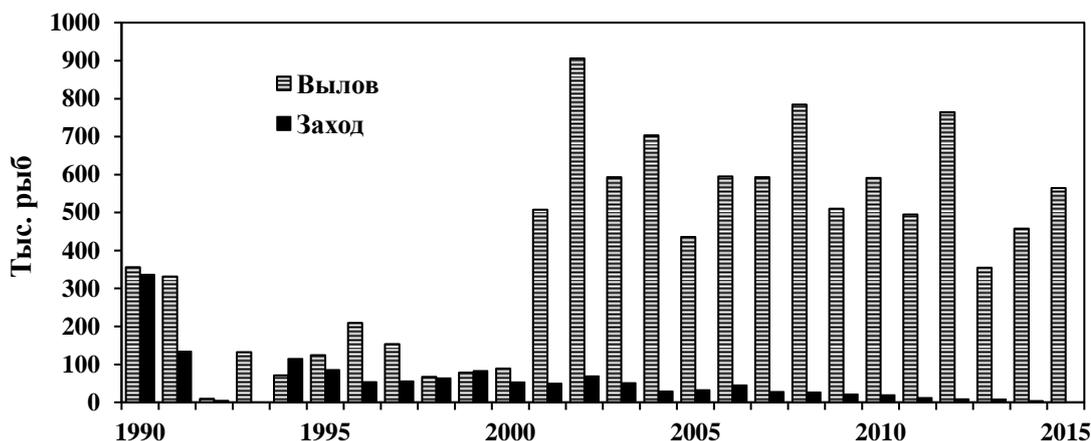


Рис. 3.18. Уловы кеты в водах Кунашира и величина заходов производителей в реки и озера острова в 1990–2015 гг. (1992, 1993, 2015 гг. – нет данных по заходам).

Таблица 3.12. Численность поколений популяции кеты р. Илюшина на разных этапах онтогенеза

Нерест		Скат молоди, тыс. экз.	КС*, %	Возврат поколения (тыс. экз.) в возрасте				КВ*, %
Год	Тыс. рыб			2+	3+	4+	5+	
1990	26,4	2214	6,7	—	—	6,25	1,35	—
1991	10,5	1483	11,4	—	4,14	3,79	0,04	>0,56
1992	—	—	—	0,13	3,79	1,88	0,03	—
1993	—	—	—	0,09	6,31	1,20	0,04	—
1994	10,0	3933	39,1	1,01	8,53	7,49	0,22	0,43
1995	5,1	4155	74,8	0,48	4,79	3,31	0,03	0,21
1996	4,3	1744	37,1	0,25	4,67	3,32	0,14	0,48
1997	4,4	1224	24,9	0,62	5,66	2,74	0,00	0,74
1998	5,0	1211	23,7	0,75	10,35	3,40	0,00	1,20
1999	6,5	3625	44,7	0,27	6,10	2,86	0,03	0,26
2000	4,2	1640	31,7	0,50	2,44	0,70	0,10	0,23
2001	3,9	1063	21,1	0,45	5,22	3,25	0,04	0,84
2002	5,4	3151	45,3	0,55	4,58	0,85	0,04	0,19
2003	4,0	1307	25,7	1,07	4,48	2,98	0,01	0,65
2004	2,3	613	20,5	0,13	2,12	0,64	0,00	0,47
2005	2,6	964	32,8	0,12	2,00	0,76	0,03	0,30
2006	3,6	495	15,9	0,10	1,60	0,41	0,02	0,43
2007	2,2	747	39,4	0,15	1,34	0,47	0,00	0,26
2008	2,1	245	9,8	0,22	1,11	0,13	—	≥0,60
2009	1,1	1172	80,5	0,05	0,84	—	—	—
2010	1,0	373	40,9	0,13	—	—	—	—
2011	0,8	112	11,7	—	—	—	—	—
2012	0,7	278**	32,6	—	—	—	—	—
2013	0,4	118**	28,0	—	—	—	—	—

* КС и КВ – коэффициенты ската и возврата.

** Ориентировочные данные.

расчёта начали применять коэффициент промыслового изъятия, равный 60 %, то есть, соответствующий таковому при промысле горбуши. В эти же годы наращивалась длина центральной стенки ставных неводов, что способствовало резкому увеличению прилова транзитных рыб.

История каждого из поколений в таблице 3.12 представлена по горизонтали. К примеру, от нереста в 2004 г. 10,0 тыс. производителей из реки в 2005 г. скатилось 3933 тыс. мальков, после завершения морского периода жизни возврат взрослых рыб составил 1,01 тыс. экз. в возрасте 2+ (2007 г.), 8,53 тыс. экз. в возрасте 3+ (2008 г.), 7,49 тыс. экз. в возрасте 4+ (2009 г.) и 0,22 тыс. экз. в возрасте 5+ (2010 г.). В соответствии с данными таблицы, в 1990–1991, 1994–2011 гг. в р. Илюшина заходило для нереста от 0,8 до 26,4, в среднем по 5,3 тыс. производителей кеты, от нереста которых скатывалось от 112 до 4155, в среднем по 1574 тыс. мальков. При этом значения коэффициента ската изменялись в пределах от 6,7 до 80,5 %, составив в среднем 31,9 %. Значение 80,5 % выглядит неправдоподобно высоким, однако подобное ему уже отмечалось при нересте в 1995 г. (74,8 %), когда численность производителей в реке находилась на среднемноголетнем уровне, при котором маловероятно существенное занижение результатов их учёта. В то же время, в обоих случаях плотность скоплений рыб на нерестилищах была близкой к оптимуму (1995 г.) или ниже его (2009 г.). Высокая выживаемость от нереста до ската могла быть следствием сочетания сложившихся благоприятных условий среды и нереста на лучших участках нерестилищ. Как показали наблюдения в реках Итурупа, выживаемость икры и эмбрионов на типичных нерестилищах кеты составляла от 83,6 до 93,2 %, в среднем 88,6 %, в то время как при нересте на участках с невыраженными выходами грунтовых вод и песчано-илистым грунтом дна выживаемость резко снижалась вплоть до полного замора в некоторых гнёздах (Каев, 1980).

Соотношение рыб разного возраста в возвратах поколений (рис. 3.19) фактически показывает темп полового созревания. Основная масса рыб созревала в возрасте четырёхлетка (от 49,4 до 82,6 %, $SD = 9,36$, $CV = 14,2$), на

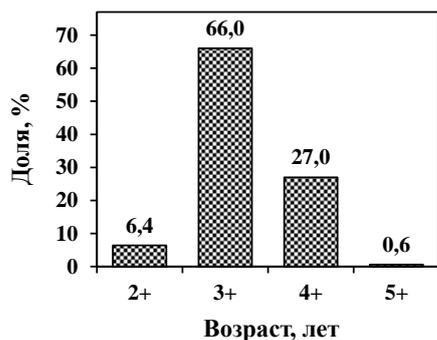


Рис. 3.19. Соотношение возрастных групп в возвратах поколений кеты в р. Илюшина, в среднем за годы наблюдений

Как видим, у экстремальных возрастных групп изменчивость по величине доли существенно возрастает. Понятно, что частично этот эффект обусловлен малочисленностью этих групп, в то же время он может отражать и реальные изменения в темпе созревания, так как маловероятно, что многократные изменения долей могут быть обусловлены только малыми объёмами выборок.

Численность рыб в возвратах поколений 1994–2008 гг. рождения изменялась в пределах от 1,5 до 17,3 тыс. экз. В соответствии с этим, выживаемость в течение морского периода жизни составляла от 0,19 до 0,84 %, в среднем 0,49 %. Рассчитанные значения коэффициента возврата рыб оказались близкими к таковым, полученным по фактическим данным возвратов кеты в реки о-ва Итуруп для поколений 1982–1987 гг. рождения, то есть в период их низкой выживаемости (Каев, 1999). Как и для кеты из рек о-ва Итуруп (Каев, 1999), для кеты в р. Илюшина отмечена тенденция увеличения выживаемости потомства от нереста до ската молоди в зависимости от возраста родителей (рис. 3.20). Такая особенность рассматривается как проявление репродуктивного гомеостаза популяции, направленного на поддержание уровня воспроизводства в условиях сокращения численности какого-либо поколения, что обычно ведёт к «старению» нерестовой части популяции за счёт продолжающегося возврата рыб предыдущего более урожайного поколения

втором месте по численности были пятилетки (от 8,9 до 43,4 %, $SD = 9,87$, $CV = 36,6$). На третьем месте – трёхлетки (от 1,2 до 15,1 %, $SD = 4,00$, $CV = 62,4$). Доли экстремальной старшей группы шестилеток фактически символичны – от 0,0 до 2,7 % ($SD = 0,73$, $CV = 118,7$), в связи с чем расчёт темпа полового созревания выполнен, в том числе, и для поколения 2008 г. рождения, пренебрегая малой долей ещё не

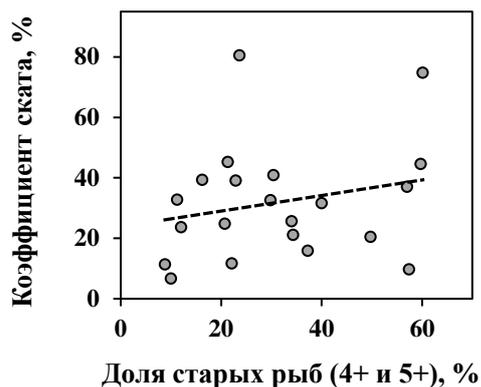


Рис. 3.20. Связь эффективности нереста кеты с возрастом родителей в 1990–1991, 1994–2012 гг. в р. Илюшина, о. Кунашир.

(Каев, 2003). Однако в обоих случаях сила связи мала (Итуруп: $r = 0,40$; $p > 0,05$; $n = 16$. Кунашир: $r = 0,21$; $p > 0,05$; $n = 21$), так как преобладающими факторами в этот период, определяющими уровень элиминации, являются всё-таки факторы внешней среды. Например, воздействие на результаты нереста мощных осенних паводков, как это показано выше на примере горбуши.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА СТАДА ГОРБУШИ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ЕЁ ВОСПРОИЗВОДСТВА

На Кунашире, который омывается в основном тёплыми водами течения Соя, сложились уникальные условия для воспроизводства горбуши. С этих позиций изучение его особенностей, несмотря на сравнительно малую численность объекта, способствует познанию адаптационных возможностей вида при освоении различных по экологическим условиям районов, составляющих нерестовую часть ареала. Ниже приведены и обсуждены некоторые интересные экологические особенности, обнаруженные при изучении этого вида на о. Кунашир.

Показанная в гл. 3 среднесезонная динамика развития промысла в течение сезона имеет асимметричный вид: быстрое нарастание уловов ко второй декаде августа и дальнейший их более пологий спад (см. рис. 3.2), но по отдельным годам она существенно различалась. В 1993 г. произошло резкое снижение в уловах доли горбуши, вылавливаемой в сентябре, в результате чего в этом и в последующие циклические нечётные годы сроки вылова основной массы рыб приходились на август (Каев, Струков, 1999). Постепенное смещение уловов на более ранние даты проявилось во второй половине 1990-х гг. и по линии чётных лет. Таким образом, по обеим генеративным линиям горбуши до начала нынешнего века проявилась хорошо выраженная тенденция смещения подходов основной массы рыб на более ранние даты. В последнее 10-летие эта тенденция не только прекратила своё развитие, но, похоже, стала менять свою направленность. Так, по линии чётных лет тренд принял горизонтальное направление, а по линии нечётных – даже положительное направление, при этом по обеим генеративным линиям увеличился разброс значений отдельных поколений (рис. 4.1). Следствием таких изменений стали заметные различия в сезонной динамике уловов горбуши, как между разными генеративными линиями, так и по одной из линий в разные периоды (рис. 4.2).

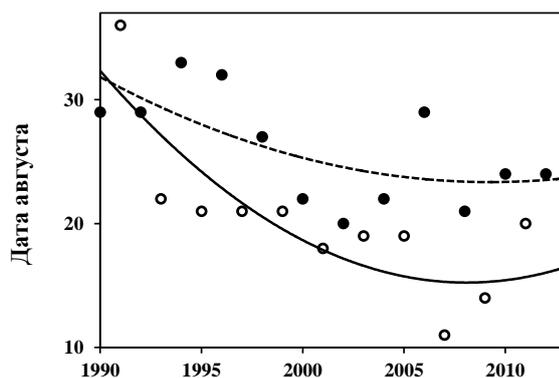


Рис. 4.1. Изменения даты достижения 50%-ой кумуляты вылова горбуши на о-ве Кунашир в нечётные (светлые символы, сплошная линия) и чётные (тёмные символы, пунктирная линия) 1991–2013 гг.

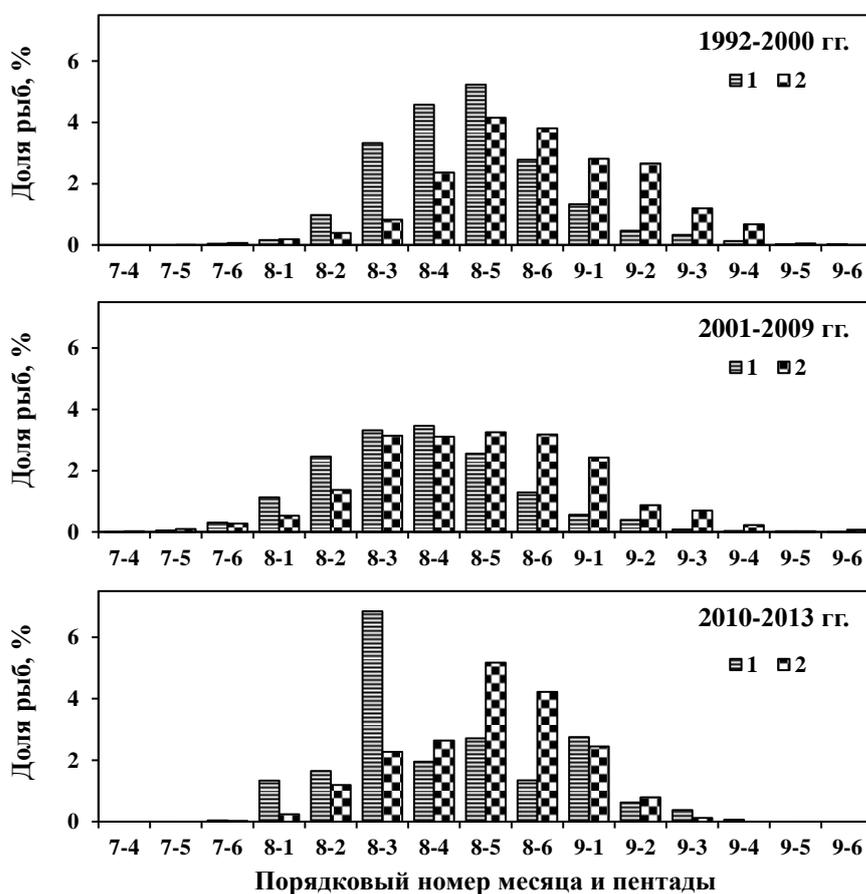


Рис. 4.2. Динамика среднесуточных по пентадам уловов горбуши в водах о-ва Кунашир в нечётные (1) и чётные (2) годы разных периодов (1992–2000, 2001–2009 и 2010–2013 гг.).

При изучении биологических показателей горбуши замечено, что рыбы первой половины хода были в среднем мельче (Каев, Струков, 1999). Действительно, при сопоставлении распределений по длине тела заметно

укрупнение рыб по мере хода (рис. 4.3). Причём эта тенденция хорошо выражена только у самцов, в то время как самки более поздних сроков подходов не всегда были крупнее предыдущих. Укрупнение самцов по мере хода также было неравномерным. Наиболее заметно оно наблюдалось только в какой-то одной паре смежных по датам сбора проб, в то время как в других смежных пробах средняя длина рыб в последующей пробе иногда даже уменьшалась (табл. 4.1).

При представлении данных обследования нерестилищ было показано, что плотность скоплений рыб на обследуемых участках в середине сентября, как правило, существенно выше, чем в начале октября (см. рис. 3.4), что вполне соответствует разной интенсивности нерестового захода в эти периоды. До начала 2000-х гг. плотность скоплений рыб была выше в чётные годы, в последующий период – в нечётные годы. Обращает на себя внимание соотношение численности рыб во время первого и второго обследований. Сначала разница была меньше в нечётные годы, а затем – в чётные. По соотношению плотности скоплений рыб на разных участках реки замечено, что рыбы раннего хода в большей мере занимают нерестилища, расположенные выше, а позднего – расположенные ниже по руслу реки. Так, при сравнении верхних и средних нерестилищ видно, что во время раннего обследования плотность заполнения сильно не различалась, а во время позднего обследования плотность скоплений рыб на средних нерестилищах уже была значительно выше (рис. 4.4). Нижние нерестилища при этом анализе не принимались в расчёт, так как на этих участках реки много «транзитных» рыб, постепенно поднимающихся вверх по течению. Для более детального изучения вопроса сопоставили плотности заполнения нерестилищ во время раннего обследования, ранжировав данные по доле в нерестовых подходах горбуши её ранней формы (менее или более половины от общей численности). Оказалось, что в годы превалирования по численности поздней формы плотность скоплений рыб была значительно выше на средних нерестилищах, в то время как в годы превалирования ранней формы концентрация горбуши была даже

несколько выше на верхних нерестилищах. То есть, даже на таких коротких водотоках, как реки Кунашира, наблюдается частичное обособление рыб раннего и позднего хода по верхним и нижним нерестилищам.

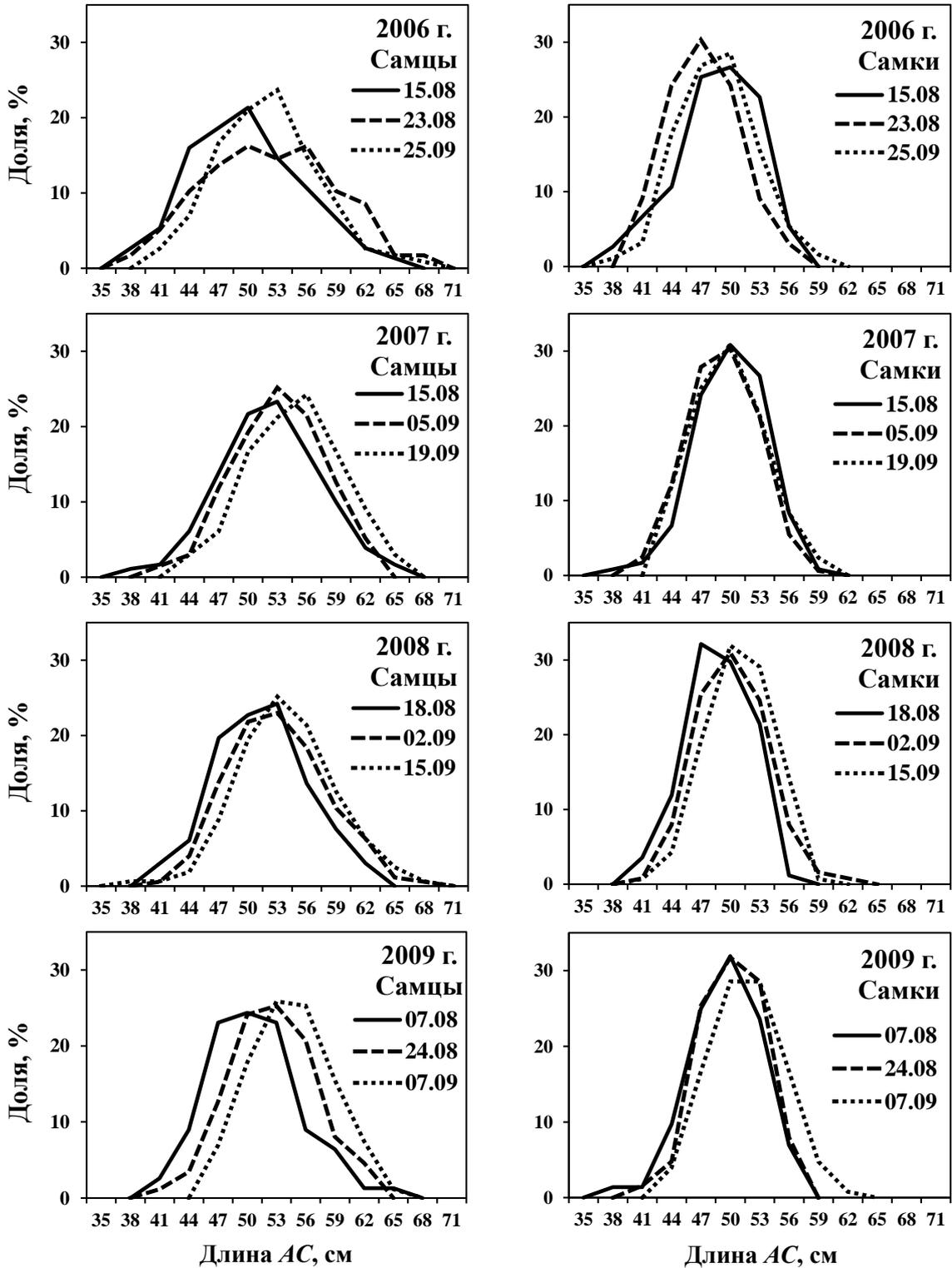


Рис. 4.3. Распределения по длине тела самцов и самок горбуши в разных пробах, собранных в р. Илюшина в 2006–2009 гг.

Таблица 4.1. Различия по длине (AC , см) между самцами из проб горбуши, собранных в течение нерестового хода в р. Илюшина в 2006–2009 гг.

Дата	M	SD	n^*	F^{**}	Дата	M	SD	n^*	F^{**}
2006 г.					2007 г.				
15.08	49,9	5,31	25	9,62	15.08	52,2	4,47	60	1,22
23.08	52,4	6,09	39	5,76	05.09	52,8	3,76	44	13,70
07.09	50,4	5,33	52	4,22	19.09	54,9	4,12	22	3,41
25.09	51,9	4,46	38		25.09	53,8	3,91	26	
2008 г.					2009 г.				
18.08	51,2	4,08	22	8,07	07.08	50,7	4,26	26	13,50
23.08	52,9	4,59	58	0,36	24.08	52,7	3,68	29	17,29
02.09	53,3	4,21	58	1,98	07.09	54,8	3,28	58	1,95
15.09	54,2	4,23	53		15.09	55,4	2,57	28	0,16
					22.09	55,2	2,95	30	

* При расчёте SD и F частотное распределение длин приведено к 100 %.

** $F_{0,95} = 3,9$, $F_{0,99} = 6,8$, $F_{0,999} = 11,2$.

При представлении данных обследования нерестилищ было показано, что плотность скоплений рыб на обследуемых участках в середине сентября, как правило, существенно выше, чем в начале октября (см. рис. 3.4), что вполне соответствует разной интенсивности нерестового захода в эти периоды. До начала 2000-х гг. плотность скоплений рыб была выше в чётные годы, в последующий период – в нечётные годы. Обращает на себя внимание соотношение численности рыб во время первого и второго обследований. Сначала разница была меньше в нечётные годы, а затем – в чётные. По соотношению плотности скоплений рыб на разных участках реки замечено, что рыбы раннего хода в большей мере занимают нерестилища, расположенные выше, а позднего – расположенные ниже по руслу реки. Так, при сравнении верхних и средних нерестилищ видно, что во время раннего обследования плотность заполнения сильно не различалась, а во время позднего обследования плотность скоплений рыб на средних нерестилищах уже была значительно выше (рис. 4.4). Нижние нерестилища при этом анализе не принимались в расчёт, так как на этих участках реки много «транзитных» рыб, постепенно поднимающихся вверх по течению. Для более детального изучения

вопроса сопоставили плотности заполнения нерестилищ во время раннего обследования, ранжировав данные по доле в нерестовых подходах горбуши её ранней формы (менее или более половины от общей численности). Оказалось, что в годы превалирования по численности поздней формы плотность скоплений рыб была значительно выше на средних нерестилищах, в то время как в годы превалирования ранней формы концентрация горбуши была даже несколько выше на верхних нерестилищах. То есть, даже на таких коротких водотоках, как реки Кунашира, наблюдается частичное обособление рыб раннего и позднего хода по верхним и нижним нерестилищам.

При представлении данных обследования нерестилищ было показано, что плотность скоплений рыб на обследуемых участках в середине сентября, как правило, существенно выше, чем в начале октября (см. рис. 3.4), что вполне соответствует разной интенсивности нерестового захода в эти периоды. До начала 2000-х гг. плотность скоплений рыб была выше в чётные годы, в последующий период – в нечётные годы. Обращает на себя внимание соотношение численности рыб во время первого и второго обследований. Сначала разница была меньше в нечётные годы, а затем – в чётные. По соотношению плотности скоплений рыб на разных участках реки замечено, что рыбы раннего хода в большей мере занимают нерестилища, расположенные выше, а позднего – расположенные ниже по руслу реки. Так, при сравнении верхних и средних нерестилищ видно, что во время раннего обследования плотность заполнения сильно не различалась, а во время позднего обследования плотность скоплений рыб на средних нерестилищах уже была значительно выше (рис. 4.4). Нижние нерестилища при этом анализе не принимались в расчёт, так как на этих участках реки много «транзитных» рыб, постепенно поднимающихся вверх по течению. Для более детального изучения вопроса сопоставили плотности заполнения нерестилищ во время раннего обследования, ранжировав данные по доле в нерестовых подходах горбуши её ранней формы (менее или более половины от общей численности). В годы доминирования по численности поздней формы плотность скоплений рыб была

значительно выше на средних нерестилищах, в то время как в годы превалирования ранней формы концентрация горбуши на верхних нерестилищах была даже несколько выше. То есть, даже на таких коротких водотоках, как реки Кунашира, наблюдается частичное обособление рыб раннего и позднего хода по верхним и нижним нерестилищам.

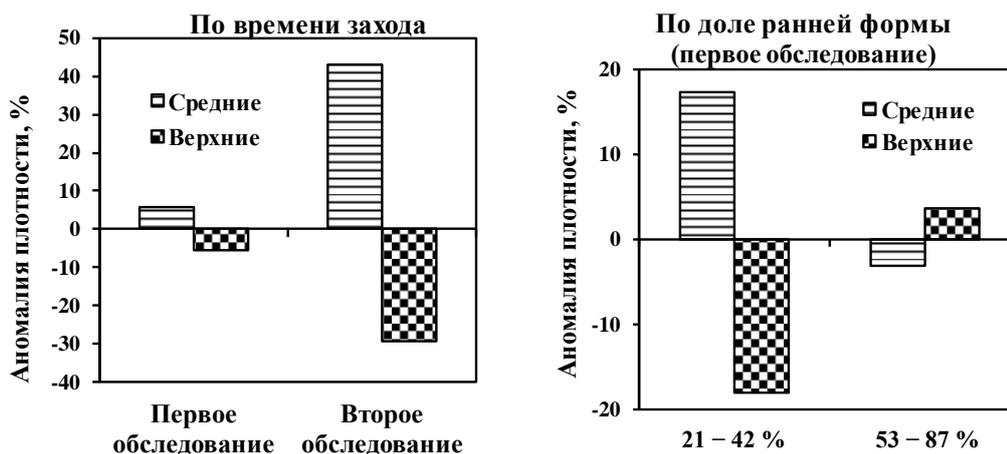


Рис. 4.4. Изменения плотности заполнения горбушей средних и верхних нерестилищ в р. Илюшина в зависимости от времени хода и соотношения сезонных форм в 1995–2010 гг.

Пик ската молоди горбуши приходится обычно на середину мая (см. рис. 3.11), то есть раньше, чем в реках соседнего Итурупа, из которых наиболее интенсивно молодь скатывается в третьей декаде мая – первой декаде июня (Каев, Ардавичус, 1994). В то же время, эти сроки сильно различались в разные годы. Так, дата наступления середины ската (50 % скатывавшейся молоди) у разных поколений отмечалась в р. Илюшина с 10 по 28 мая. Особенно заметными были изменения в сроках завершения миграции, у разных поколений они могли отличаться почти на месяц, что и обусловило наибольшее значение основного квадратичного отклонения, характеризующего распределение дат этого события (табл. 4.2). Период массовой миграции молоди (между кумулятами 10 и 90 %) был сравнительно коротким, в среднем всего около 3 недель в сравнении с 1,5-месячной продолжительностью ската. В сроках наступления середины ската нет каких-либо выраженных тенденций, за

исключением заметных различий по срокам достижения этой даты в смежные годы в течение короткого периода, пришедшегося на рубеж XX и XXI вв. (рис. 4.5). А вот продолжительность периода массового ската молоди в течение 10-летия, начиная с середины 1990-х гг., имела хорошо выраженную тенденцию к сокращению. В последующие годы, похоже, наметилась смена её траектории.

Таблица 4.2. Даты начала (1 и 10 %), середины (50 %) и завершения (90 и 100 %) покатной миграции молоди горбуши в р. Илюшина в 1991–1992, 1995–2014 гг.

Показатели	Сроки покатной миграции				
	1 %	10 %	50 %	90 %	100 %
Ранняя дата	19.04	02.05	10.05	19.05	04.06
Средняя дата	30.04	08.05	18.05	29.05	19.06
Поздняя дата	06.05	14.05	28.05	07.06	06.07
<i>SD</i> , сутки	4,22	3,75	5,26	5,48	8,97

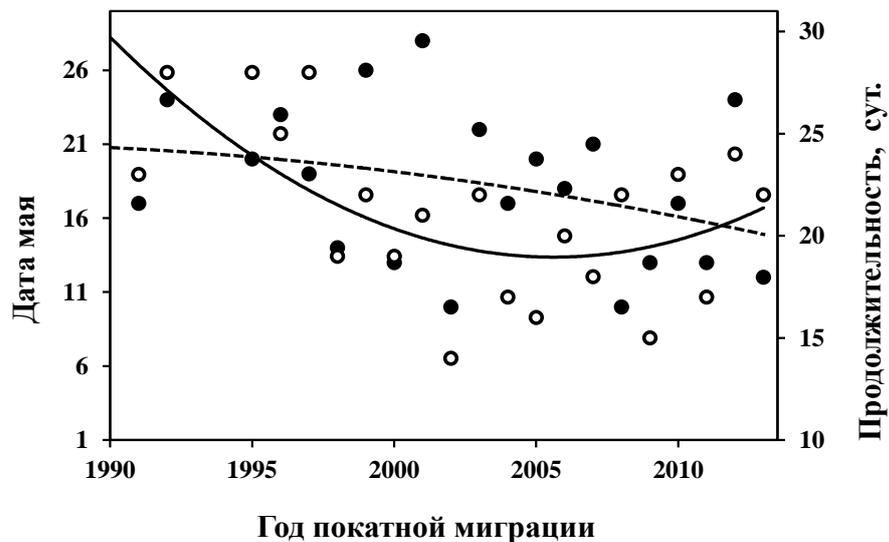


Рис. 4.5. Изменения даты наступления середины (тёмные символы, пунктирная линия) и продолжительности периода массового ската (светлые символы, сплошная линия) молоди горбуши в р. Илюшина в 1991–1992, 1995–2014 гг.

Характер возникавших диспропорций в соотношении численности ранних и поздних мигрантов может свидетельствовать о темпоральной структурированности нерестового потока горбуши. Такая структурированность связывается исследователями с наличием сезонных рас (Иванков, 1971, 1984б;

Ефанов, 1989) или популяций второго иерархического уровня, ведущих себя по отношению друг к другу в местах перекрывания нерестовой части ареалов как сезонные расы (Гриценко, 1981). По нашим воззрениям, основу уловов горбуши на восточном Сахалине и южных Курильских островах составляют рыбы двух темпоральных форм, ранней и поздней по срокам нереста. Они ассоциируются с двумя «волнами», наблюдаемыми в миграционном потоке рыб этого вида через прикурильские воды Тихого океана в направлении Охотского моря (Каев, Ромасенко, 2001б; Каев, 2002а). В настоящее время показано, что темпоральные формы (сезонные расы) горбуши широко распространены по нерестовой части её ареала (Иванков, 2011). Расы присущи всем видам тихоокеанских лососей и в соответствии с особенностями их биологии предлагается их именовать как «русловая» (ранняя) и «ключевая» (поздняя) (Иванков, Иванкова, 2013). Игнорирование сведений о такой структуре в иерархической системе лососей при организации их промысла, искусственного разведения и интродукции приводит к снижению численности, ухудшению биологических показателей и нарушению естественной структуры популяций (Иванков, Иванкова, 2015). На основании анализа данных о внутривидовой организации и структуре популяций, в частности, у видов рода *Oncorhynchus* сделано даже заключение, что экологические, генетические и морфофизиологические различия эколого-темпоральных (сезонных) рас у этих рыб достигают ранга экологических подвидов (Иванков, Иванкова, 2017). По крайней мере, изменения численности и биологических показателей рыб каждой из форм придают особенности динамике стад горбуши, как показано для её стад в зал. Анива (южная часть о. Сахалин) и на о. Итуруп (Каев, 2012). С этой позиции рассмотрим некоторые особенности, выявленные в динамике стада горбуши о. Кунашир, понимая под этим термином весь комплекс особенностей, возникающий в результате освоения среды обитания и взаимодействия с ней (Никольский, 1974).

Наши данные подтверждают заключение В.Н. Иванкова (1967б) о преимущественном нересте ранних мигрантов на верхних участках

нерестилищ, а поздних – на нижних. В то же время, присутствие производителей, хотя и с различной плотностью скоплений, на всех нерестилищах реки в течение всего периода нереста, наряду с наложением сроков миграции, позволяет предполагать только частичную репродуктивную изоляцию разных темпоральных форм. Возможно, что степень их изоляции зависит, по подобию территориальных нерестовых группировок кеты на границе её ареала (Коротаев и др., 1999), от их численности, обуславливая относительно высокий приток особей в направлении группировки с малой численностью. В этом случае темпоральные группировки являются составными частями единой популяции, обеспечивая возможность поддержания высокой суммарной численности при ухудшении условий воспроизводства одной группировки и улучшения таковых другой. Иначе трудно объяснить, к примеру, резкое, на протяжении двух–трёх поколений, увеличение численности ранней формы с одновременным сокращением численности поздней формы, наблюдавшееся у горбуши на о. Кунашир в середине 1990-х годов по линии поколений нечётных лет, а в 1998–2000 гг. – поколений чётных лет (Каев, 2012).

Проведённое сопоставление характеристик нерестовой и покатной миграций у горбуши о. Кунашир (см. гл. 3 и: Каев, Ромасенко, 2002) подтвердило версию (Иванков, 1971; Гриценко и др., 1987; Koski, 1975) о возможном влиянии биологической структуры рыб-родителей на характер сезонной динамики покатной миграции их молоди. При этом не обнаружена связь между изменениями календарных дат, на которые приходилась середина нерестовой и покатной миграций, возможно, из-за различий в скорости развития эмбрионов в тёплые и холодные годы. Однако по динамике развития данные процессы совпадали. Новые данные вполне согласуются с этими заключениями. Несмотря на большую изменчивость сроков протекания покатной миграции на протяжении 20 лет, каких-либо логичных объяснений причин таких изменений нет. В то же время, если рассматривать сокращение продолжительности ската основной массы молоди как следствие увеличения

среди покатников доли одной из темпоральных форм, то динамика этого показателя (см. рис. 4.5) вполне согласуется ($r = 0,48$; $p < 0,05$; $n = 20$) со сроками достижения середины вылова рыб–родителей (см. рис. 4.1). В данном случае нельзя ожидать более тесной связи, так как смещения сроков вылова рыб отражают не только изменения в нерестовом потоке соотношения разных темпоральных форм горбуши, но и непосредственные межгодовые изменения сроков миграции каждой из темпоральных форм (Каев, 2012).

Скачкообразное увеличение размеров тела рыб также соответствует концепции темпоральной структурированности нерестового потока горбуши, свидетельствуя о смене в подходах её ранней и поздней форм (Каев и др., 2004). При сопоставлении данных табл. 4.1 и рис. 4.1 видно, что смещение сроков появления в уловах крупных самцов связано с изменениями сроков подхода к побережью основной массы рыб. Так, при сравнительно высокой доле в подходах горбуши её поздней формы в 2006 и 2008 гг. (кумулята половины вылова пришлась, соответственно, на 29 и 21 августа), резкое увеличение средних размеров самцов в пробах произошло в третьей декаде августа. В 2009 г., при увеличении в подходах доли ранней формы (середины вылова – 14 августа), оно сместилось на первую декаду сентября. В 2007 г., когда в подходах явно доминировала ранняя форма (середины вылова – 11 августа), подход рыб поздней формы смог повлиять на увеличение средней длины самцов в пробах только к середине сентября.

Такая особенность изменений размерного состава рыб использована, наряду с динамикой уловов, для определения численности рыб ранней и поздней формы (рис. 4.6). При определении даты начала доминирования в уловах поздней формы горбуши не использован третий показатель – соотношение самцов и самок, как это было апробировано при изучении этого вида на о-ве Итуруп и в зал. Анива (Каев, 2012). Дело в том, что основной массив проб на Кунашире собран в реках закидным неводом, при облове которым самцы (особенно из-за искривления челюстей с выступающими зубами) лучше облавливаются, чем самки. Таким методом определена

численность ранней и поздней темпоральных форм в подходах горбуши с 1994 г. (начало стандартных наблюдений) по 2013 г. В последующие годы в связи с отсутствием достоверных данных по интенсивности подходов горбуши (ограничения промысла) и её биологическим показателям (редкий сбор небольших по объёму проб в условиях малочисленных заходов рыб в реки) такое исследование прекращено.

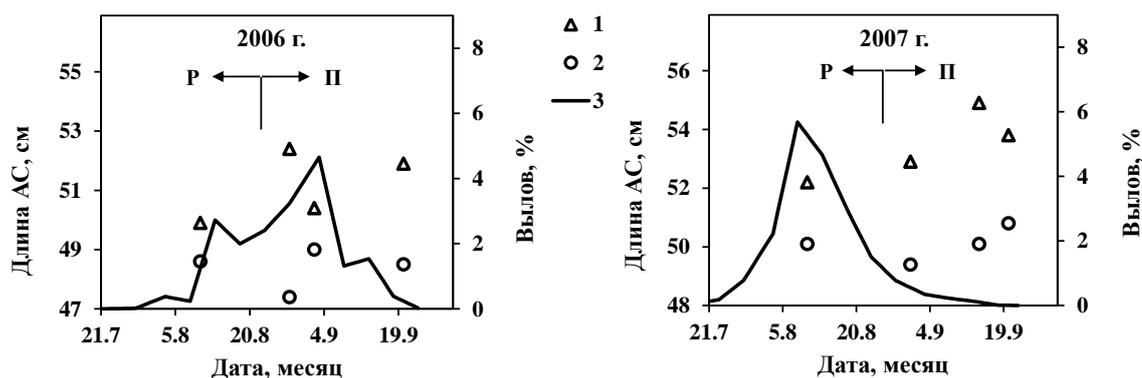


Рис. 4.6. Динамика уловов и длины тела самцов и самок горбуши на о-ве Кунашир в 2006, 2007 гг.: 1 – длина самцов, 2 – длина самок, 3 – суточный вылов, стрелками обозначено время смена ранней формы (P) на позднюю форму (II).

Численность ранней формы горбуши в среднем за 20 лет наблюдений на Кунашире была равной 1685 (от 78 до 6408 в разные годы) тыс. рыб, поздней – 1279 (450 – 3959) тыс. рыб (рис. 4.7). То есть, номинально по численности доминировала ранняя форма. В разные годы её доля в возвратах составляла от 23,3 до 87,2 %, в среднем 53,6 %. В то же время, если рассматривать долю форм по разным генеративным линиям, то в нечётные годы заметно доминировала ранняя форма (66,8 %, от 40,7 до 87,2 %), а в чётные – поздняя форма, но менее заметно (59,7 %, от 37,7 до 76,7 %). Поздняя форма начинала доминировать в подходах горбуши обычно во второй половине августа. Причём сроки смены зависели от соотношения численности рыб разных форм, смещаясь на более поздние даты с увеличением доли ранней формы. Ранняя форма горбуши характеризовалась более высокой изменчивостью численности. Так, у этой формы дочернее поколение отличалось от родительского по численности в

большую или меньшую сторону в 2,3 раз, а у поздней – в 2,1 раз. Причём, увеличение численности ранней формы ($r = 0,90$) чаще, чем поздней ($r = 0,80$), приводило к росту общей численности возврата у изученных 20 поколений.

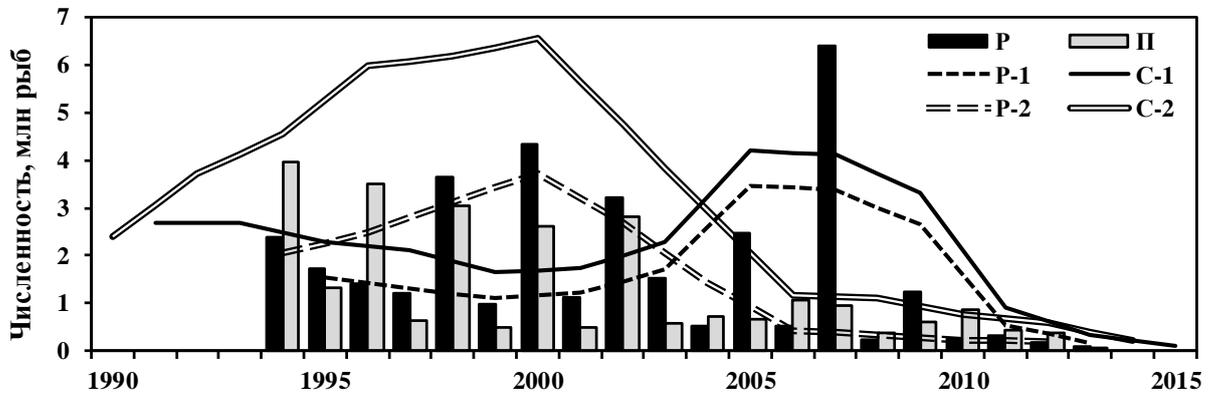


Рис. 4.7. Количественное соотношение ранней (P) и поздней (Φ) формы горбуши в возвратах горбуши на о-в Кунашир в 1994–2013 гг.: линии – скользящие средние, рассчитанные по трём смежным значениям; $P-1$ и $P-2$ – численность ранней формы, $C-1$ и $C-2$ – суммарная численность обеих форм в нечётные (1) и чётные (2) годы, соответственно.

Важнейшими показателями, характеризующими воспроизводительную способность популяций рыб, являются темп полового созревания, рост и плодовитость (Монастырский, 1949; Поляков, 1975). Темп полового созревания для анализа горбуши не актуален, так как за редким исключением (Каев, 2002б) она возвращается на нерест в возрасте 1+. В этой связи у разных сезонных форм горбуши проанализирована длина у рыб разного пола, а также абсолютная и относительная индивидуальная плодовитость самок. С учётом наложения сроков хода этих форм для корректного сопоставления биологических показателей рыб использованы только речные пробы, собранные в течение периодов, отстоящих на 5 суток в обоих направлениях от ориентировочной даты смены форм. В результате установлено, что рыбы поздней формы были достоверно ($p < 0,01$) крупнее рыб ранней формы. Однако у самок это укрупнение выражено слабо в сравнении с самцами, у которых различия по длине тела рыб разных форм оцениваются как высокой степени

достоверные (табл. 4.3). Величина абсолютной плодовитости у самок поздней формы несколько ниже ($p > 0,05$), но за счёт их большей длины тела разница по относительной плодовитости при сравнении разных форм становится более заметной, но и она является статистически недостоверной.

Таблица 4.3. Средние значения длины рыб (AC), абсолютной ($АИП$) и относительной ($ОИП$) плодовитости самок у ранней и поздней форм горбуши за период наблюдений в реках о-ва Кунашир

Показатели	Ранняя форма		Поздняя форма		F
	M	SD	M	SD	
Самцы: AC , см	50,2	1,64	53,0	2,40	17,25
Самки: AC , см	49,4	1,21	50,2	1,26	3,75
$АИП$, шт.	1560	98,3	1545	125,3	0,16
$ОИП$, шт./см	31,5	1,62	30,6	1,98	2,03
$n = 19$ (4.1 – 7.4 – 13.0)*					

* n – число поколений, в скобках указаны критические значения критерия Фишера для трёх стандартных уровней значимости.

Выше при сопоставлении фактических данных по датам наступления 50-процентной кумуляты было показано принципиальное сходство в динамиках нерестовых подходов рыб к острову и последующего ската молоди соответствующих поколений (см. рис. 3.15). В то же время отмечалась довольно значительная вариация значений λ от 0,33 до 1,66. То есть, если происходят существенные изменения в соотношении долей разных темпоральных форм горбуши, то сопоставление динамик покатной миграции молоди и возврата рыб соответствующих поколений даёт возможность выяснить, на каком периоде жизненного цикла (морском или пресноводном) закладывались эти изменения. Для изучения этого вопроса используем более точный метод сопоставления динамик нерестового хода и покатной миграции (Каев, 2012; Каев, Ромасенко, 2017). Одной из причин изменений продолжительности хода горбуши, фиксируемой по уловам ставных неводов, является более ранняя или, напротив, поздняя фиксация уловов в промысловой статистике при, соответственно, урожайных или слабых подходах. Равным

образом, учёт молоди в некоторые годы начинали позже или заканчивали раньше того, как уже или ещё скатывались отдельные мальки. Для уменьшения влияния таких случайных отклонений при анализе динамик исключены начальные и последние сутки, в которые величина уловов составляла менее 0,05 % от суммарного вылова. Полученные распределения по ежесуточной динамике ската и промысловым уловам приведены к 100 % и нормированы (растягивание или сжатие) к периоду, включающему 24 суток (рис. 4.8). Затем они сопоставлены путём совмещения фрагментов, включающих по 18 суток (75 %) с наибольшей суммой уловов. После удаления концевых «выбросов» (от 0 до 2,5, в среднем 0,5 % значений) распределения вновь приведены к 100 % и нормированы к 24 суткам. Таким способом сопоставлены динамики ската молоди, последующего возврата горбуши и очередного ската молоди после её нереста.

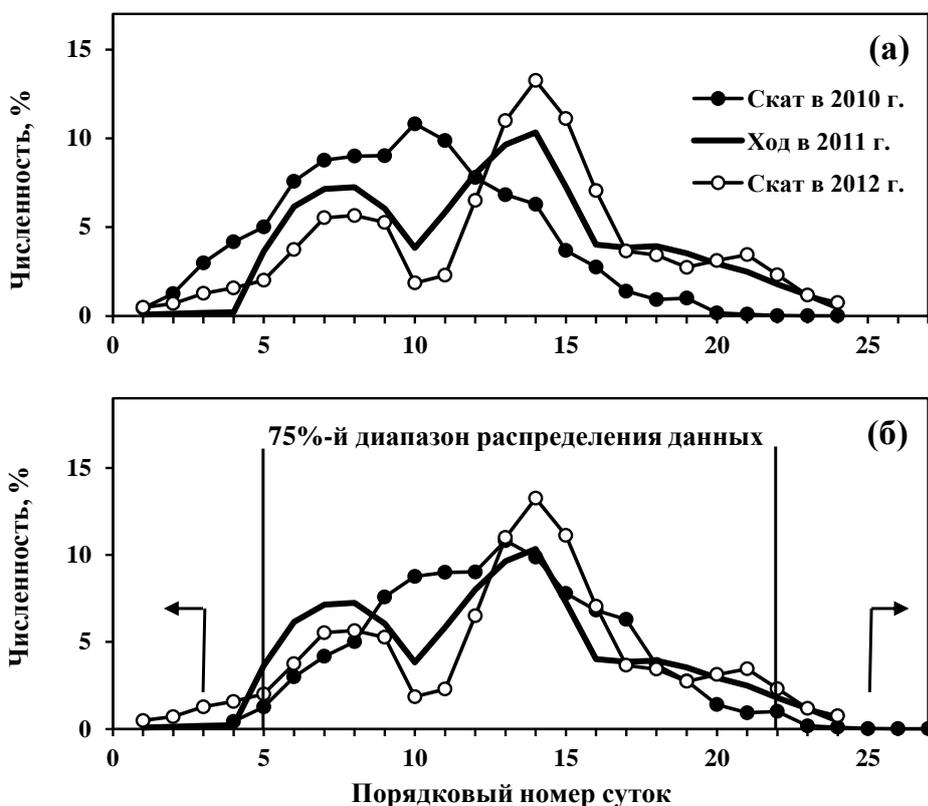


Рис. 4.8. Совмещение распределений динамики подходов горбуши и покатной миграции молоди: (а) – исходные распределения, (б) – совмещение распределений; стрелками обозначены удаляемые фрагменты распределений (пояснения см. в тексте).

Судя по значениям критерия λ , достоверно различались между собой пары распределений, характеризующие скат молоди и последующий возврат рыб в 1997 ($p < 0,001$) и 1999 ($p < 0,01$) гг. У распределений, характеризующих возврат рыб и последующий скат молоди, таких пар с достоверным уровнем различий больше: в 1998, 2008 гг. ($p < 0,05$), в 2004 г. ($p < 0,01$) и в 1997, 2005 гг. ($p < 0,001$). Однако по данному показателю сложно судить о характере изменений, происходящих в распределениях (рис. 4.9).

Для их выявления сделаны следующие расчёты. Зная долю ранней горбуши в возвратах поколений, не сложно определить условную дату смены темпоральных форм на распределениях, нормированных к 24 суткам, и рассчитать сумму значений до этой условной даты в левой части распределений, характеризующих скат молоди. Разница в сумме таких значений между распределениями ската молоди и последующего возврата производителей показывает, насколько увеличивалась или уменьшалась доля ранних мигрантов в нерестовом потоке в сравнении с таковой у поколения на этапе покатной миграции. Соответственно, разница между распределениями возврата и последующего ската молоди дочернего поколения показывает изменения доли ранних мигрантов среди покатников в сравнении с таковой при нерестовой миграции родителей (рис. 4.10).

Отклонения варьируют в пределах от -40,8 до 33,9 %. В парах «скат – возврат» в четырёх случаях отклонения превысили уровень $0,5 SD$ и ещё в двух случаях – уровень SD . В парах «возврат – скат» таких отклонений больше, соответственно, 7 ($>0,5 SD$) и 3 ($>SD$). Этот перечень существенных отклонений шире прежнего. В него вошли все пары распределений, достоверность расхождений в которых определена по критерию λ , а также ещё 9 пар со значениями λ от 0,76 до 1,29, в среднем 1,10, т.е. близким к первому пороговому значению (1,36 при $p = 0,05$).

Такая оценка в большей мере отвечает задачам исследования. К примеру, в 2011 г. в парах распределений «скат – возврат» и «возврат – скат» с малыми значениями λ (соответственно, 0,64 и 0,83) видны существенные расхождения в

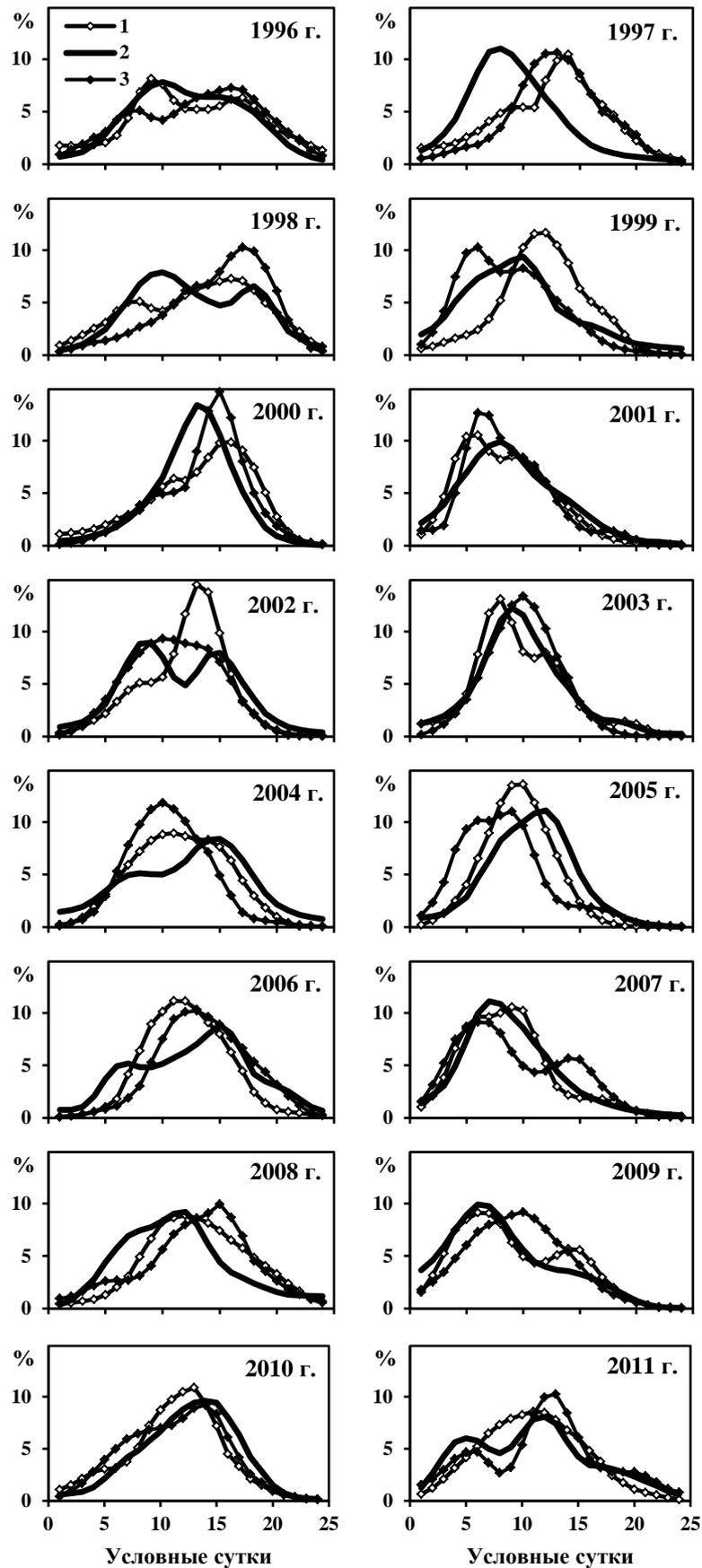


Рис. 4.9. Динамика ската молоди и возврата производителей горбуши на о-в Кунашир в 1996–2011 гг. (указан год возврата поколения): 1 – скат молоди, 2 – возврат этого поколения, 3 – последующий скат молоди дочернего поколения.

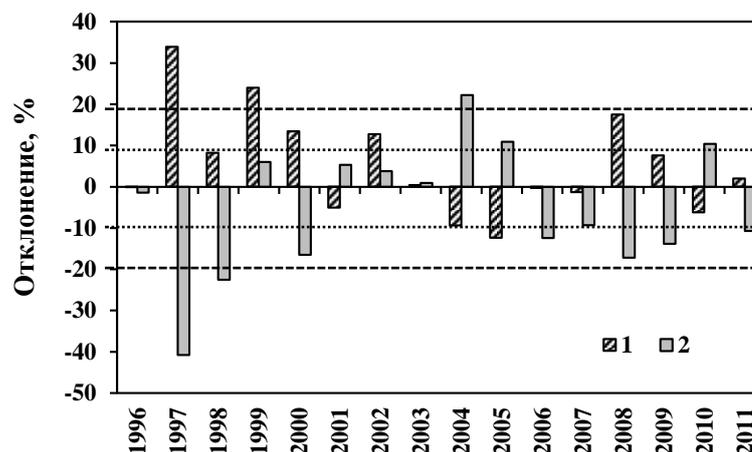


Рис. 4.10. Изменения в поколениях горбуши 1996–2011 гг. (по году возврата) разницы в доле ранних мигрантов при сопоставлении ската молоди с последующим возвратом рыб (1) и затем этого возврата производителей со скатом дочернего поколения (2): пунктиром показаны границы распределения значений для диапазона $\pm 0,5SD$, штрихом – для $\pm SD$.

конфигурации кривых (см. рис. 4.9), что и нашло отражение в увеличении отклонений при анализе доли ранних мигрантов. Относительно выявленных существенных расхождений между долями ранних мигрантов при покатной и нерестовой миграции следует также обратить внимание на неравномерность их встречаемости во временном диапазоне изученных поколений. Так, из 5 отклонений, превышающих уровень SD , 4 приходятся на поколения 1997, 1998 и 1999 гг., причём два наибольших – на поколение 1997 г. Нечто подобное (всплеск и далее затухающий процесс), но при меньшей амплитуде, наблюдалось у ряда поколений, начиная с 2008 г.

Констатируя вышеизложенное, отметим, что из 19 изученных поколений при возврате 12 из них по численности доминировала ранняя форма горбуши. В то же время, её доминирование в большей мере проявилось по линии нечётных лет. Рыбы поздней формы отличаются большей длиной тела, особенно самцы. Самки поздней формы несколько менее плодовиты, но вследствие более крупных размеров тела у них заметно меньшей становится величина относительной плодовитости, но разница между разными формами в обоих случаях (по АИП и ОИП) статистически недостоверна при данном массиве

данных. Судя по изменениям доли ранних мигрантов при покатной и нерестовой миграциях, процесс формирования соотношения в поколениях горбуши ранней и поздней форм в большей мере связан с особенностями воспроизводства в пресноводный период жизни. Возникает вопрос, как это соотносится со статусом сезонных форм в динамике стад горбуши соседних районов – зал. Анива и о. Итуруп (данные по: Каев, 2012).

Общим для всех районов является увеличение размеров самцов и уменьшение *ОИП* самок при смене сезонных форм горбуши. Однако эти процессы имеют свои особенности в каждом из районов. В зал. Анива смена форм сопровождается укрупнением рыб обоих полов, но более заметным у самцов, в результате чего будучи более мелкими при ходе ранней формы они становятся затем крупнее самок. На Итурупе, где самки отличаются крупными размерами уже при ходе ранней формы и остаются такими же крупными при ходе поздней формы, укрупнение самцов при появлении поздней формы лишь уравнивает их по длине тела с самками. На Кунашире, как и в зал. Анива, появление поздней формы сопровождается укрупнением рыб обоих полов, однако самцы уже при ходе ранней формы обычно доминируют по длине тела. И хотя суммарная за годы наблюдений разница по длине тела рыб разного пола у ранней формы статистически незначима (см. табл. 2.4), но всё-таки в 12 из 19 изученных поколений самцы были крупнее, в 2 – одинаковы по длине и только в 5 поколениях они были мельче самок. Однако в результате скачкообразного увеличения длины тела самцов в уловах горбуши на Кунашире при появлении её поздней формы они становятся в среднем уже значительно крупнее самок, что подтверждается высоким уровнем статистической значимости разницы их длин. И это несмотря на то, что в дальнейшем по мере хода поздней формы их длина прирастает уже не так заметно, а у некоторых поколений она может даже несколько уменьшаться (Ромасенко, 2012).

На примере речного и озёрного экотипов кеты южных Курильских о-вов было показано, что продуцирование большего количества икринок одноразмерными самками речной формы отражает более высокий уровень

смертности, сложившийся в процессе воспроизводства (Каев, Ромасенко, 2010), что соответствует общей закономерности в динамике стада рыб (Никольский, 1974). По аналогии с этим предположено, что высокие значения *ОИП* у самок ранней формы также отражают присущий ей более высокий уровень смертности в течение жизни, о чём свидетельствует не только в среднем более низкая численность, но и её высокая изменчивость у этой формы (Каев, 2012). С этой точки зрения горбуша Кунашира является как бы исключением. Ведь у неё чаще в возвратах доминировала ранняя форма, а величина *ОИП* у самок этой формы хотя и была большей, чем у самок поздней формы, но уровень статистической значимости этой разницы был существенно ниже ($p > 0,05$), чем в соседних районах ($p < 0,001$). Но этому есть свои объяснения. С одной стороны, горбушу на Кунашире изучали в период подъёма её численности, начавшегося в регионе на рубеже 1980–1990-х гг., в то время как исследованиями в соседних районах охвачены, в том числе, и более ранние годы. При этом, рост численности горбуши на Кунашире обеспечивался преимущественно её ранней формой. И, видимо, не случайно в последние годы, когда до минимальных размеров сократился уровень запаса горбуши на острове, в возвратах стали устойчиво доминировать рыбы поздней формы (см. рис. 4.7). С другой стороны, Кунашир расположен на окраине нерестовой части ареала этого вида, что отражается на условиях его воспроизводства. В частности, в динамике стада выражено влияние факторов, зависящих от плотности, а высокий уровень смертности поколений не обеспечивает в некоторые годы даже возврат, требуемый для полного заполнения нерестилищ (Каев, Ромасенко, 2007). В такой ситуации несколько уравниваются возможности в отношении эффективности воспроизводства у разных форм. Так, если величина *ОИП* у самок ранней формы примерно одинакова в разных районах (зал. Анива – $31,3 \pm 0,52$, о. Итуруп – $31,7 \pm 0,32$ и о. Кунашир – $31,5 \pm 0,37$ шт./см), то у самок поздней формы это относится только к первым двум районам ($28,6 \pm 0,32$ и $29,0 \pm 0,40$ шт./см, соответственно), а на Кунашире её значение ($30,6 \pm 0,45$ шт./см) приближается к таковому у ранней формы. И в этой

связи, видимо, также не является случайной небольшая разница в кратности изменений численности между дочерними и родительскими поколениями у разных форм горбуши на о. Кунашир в сравнении с таковой в соседних районах.

И, наконец, особое внимание обращает на себя то, что из сопоставления динамик нерестовой и покатной миграций следует, что наблюдавшиеся изменения в соотношении долей разных форм в возвратах горбуши на Кунашире и в зал. Анива определялись преимущественно в течение пресноводного периода формирования численности. Особое внимание определяется тем, что при получении такого результата для анивской горбуши (Каев, 2012) было подозрение, что в его появлении сыграли меры по регулированию пропуска производителей на нерестилища, когда в условиях маловодности рек в летнюю межень (июль – первая половина августа) большую часть рыб из головной части нерестового потока вылавливали на заграждениях в устье рек для предотвращения массовых заморов. Однако на Кунашире такое регулирование практически не применялось, тем не менее, результат идентичен. О естественном происхождении этого процесса можно судить также по тому факту, что в обоих районах наиболее сильные изменения в соотношении темпоральных форм наблюдались в течение коротких периодов (возврат трёх-четырёх поколений), чередуясь с периодами относительной стабильности этого показателя.

Таким образом, на Кунашире горбуша представлена двумя темпоральными формами, смена которых в подходах, как и в соседних районах (о. Итуруп, зал. Анива), тестируется по динамике уловов и появлению крупных самцов. Однако в отличие от Итурупа и Анивы, наблюдаемое снижение относительной плодовитости самок при смене форм на Кунашире статистически незначимо. Данная особенность связана с расположением Кунашира вблизи границы нерестовой части ареала горбуши, что накладывает отпечаток на условия воспроизводства, в большей мере, видимо, увеличивая уровень смертности поздней формы. На это указывают следующие признаки.

Во-первых, значения относительной плодовитости близки между собой как при сопоставлении самок ранней формы из трёх рассматриваемых районов, так и самок поздней формы о. Итуруп и зал. Анива, в то время как поздняя форма с Кунашира занимает по этому показателю промежуточное положение между указанными группами. Во-вторых, если на Итурупе и, особенно, в Аниве ранняя форма отличается высоким темпом прироста или падения численности дочернего поколения по отношению к родительскому, то на Кунашире отмечается наименьшая разница между разными формами по этому критерию. В-третьих, в отличие от Итурупа и Анивы, где при сравнительно высоком уровне запаса горбуши в возвратах заметно доминирует поздняя форма, на Кунашире обе сезонные формы малочисленны и в среднем сопоставимы по величине между собой (Каев, Ромасенко, 2017).

ГЛАВА 5. СТРУКТУРА СТАДА КЕТЫ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ЕЁ ВОСПРОИЗВОДСТВА

В отличие от Сахалина, где выделяются несколько крупных центров воспроизводства кеты (Иванков, 1972, 1993; Иванкова и др., 2000; Каев, 2001а), на южных Курильских островах она 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. Такие специфические условия существования вида на Курильских островах обусловили возможность нереста в озёрах и появление её уникальной формы, отнесённой к озёрному экотипу и находящейся, предположительно, на стадии формирования озёрной расы (Иванков, 1984а, 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, что было показано сначала при изучении кеты на о-ве Итуруп (Иванков, 1970; Каев, 1986), а затем и на о-ве Кунашир (см. гл. 3 и: Каев, Romasenko, 2003а). Кроме того, озёрная кета высокотелая, и по этой причине масса её тела больше, чем у одноразмерных речных рыб (Каев и др., 1996).

Результаты исследования ДНК-маркёров кеты на о-ве Итуруп подтвердили 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 оставалась 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 плодovита (Каев, Ромасенко, 2003). Многолетнее систематическое изучение этих форм, предпринятое на о-ве Кунашир, позволило приступить к обобщению результатов сравнительного изучения морфобиологических показателей речной и озёрной кеты южных Курильских островов (с учётом привлечения всех доступных материалов сравнительного изучения этих форм на о. Итуруп).

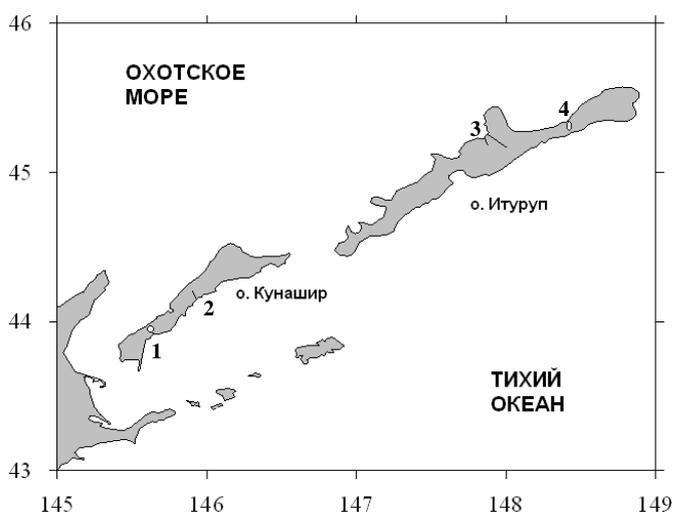


Рис. 5.1. Районы изучения речной и озёрной форм кеты на островах Кунашир и Итуруп: цифрами обозначены места впадения проток озёр Песчаное (1) и Сопочное (4) и рек Илюшина (2), Рыбацкой и Курилки (3)

(протока оз. Песчаное). С учётом новых задач заново проанализированы данные, полученные при изучении молоди в морском побережье о-ва Кунашир (1974 г.) и в протоке оз. Сопочное в период покатной миграции (в конце июня 1984, 1986–1988 гг.), а также в процессе мониторинга нагула молоди в морском побережье о-ва Итуруп. Реки Рыбацкая и Илюшина являются водотоками средней величины, площадь типичных нерестилищ кеты в каждой из них составляет по 4 тыс. м²; Курилка с площадью нерестилищ 18 тыс. м² относится к крупным водотокам. Площадь нерестилищ в озёрах Сопочное и Песчаное достоверно не известна. Судя по их малому количеству в притоках-ручьях (по

Исходным материалом для исследования послужили сборы речной и озёрной форм кеты, мигрирующей на нерест в водоёмы островов Итуруп и Кунашир (рис. 5.1). Для характеристики кеты Итурупа использованы материалы, собранные при мониторинге в 1974–1995 гг. в реках Курилке и Рыбацкой и при эпизодических сборах в протоке оз. Сопочное, кеты Кунашира – в 1993–2012 гг. в реках Илюшина и Серноводка

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 сравнения кеты из речных и озерно-речных водных систем использовали длину тела по Смитту (AC), абсолютную и относительную (шт. икринок /см длины тела) плодовитость самок, а также значения коэффициента упитанности по Фультону ($Ky\Phi$), отражающего различия в соотношении веса и длины тела у кеты речной и озёрной форм. Учитывая наличие многолетних трендов в размерах тела и плодовитости кеты (Каев, 1994, 1999; Helle, Hoffman, 1995; Bigler et al., 1996; Kaeriyama, 1996; Темных и др., 2011), для корректного сопоставления биологических показателей рыб использовали пробы, собранные в разных водоёмах Кунашира и Итурупа в одни и те же годы, что резко ограничило объём сравниваемых данных из-за несовпадения периодов изучения кеты на этих 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-ве 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 $ПГЗ$, включая годовое кольцо. При построении склеритограмм данные по каждой чешуе были нормированы

по среднему числу склеритов в ПГЗ. Анализ проведён на обобщённом для самцов и самок материале. В дополнение к этому определяли соотношение длины тела и числа склеритов на чешуе у мальков в протоке оз. Сопочное (о. Итуруп) и на прибрежном морском мелководье в районе впадения рек Курилка и Рыбацкая (о. Итуруп). Состав пищи у молоди кеты и горбуши, пойманной на прибрежном морском мелководье о-ва Кунашир, изучен, как и у пойманной в процессе мониторинга в прибрежье о-ва Итуруп (Каев и др., 1993), до крупных таксономических единиц (отряд, подотряд).

На о-ве Кунашир озёрные рыбы в среднем за годы синхронных наблюдений были крупнее речных (табл. 5.1), однако их доминирование по этому признаку проявлялось не во все годы. Более чётко эта тенденция прослеживалась среди пятилеток (в 13 из 15 случаев), что обеспечило статистическую достоверность различия речных и озёрных рыб по этому признаку ($F = 4,3; p < 0,05$). У четырёхлеток различие недостоверно ($F = 2,0$), так как в 6 из 15 случаев крупнее оказывались речные рыбы. Для озёрных рыб были характерны более высокие значения коэффициента упитанности, причём это в одинаковой степени было выражено у четырёхлетних ($F = 6,7; p < 0,05$) и пятилетних рыб ($F = 6,7; p < 0,05$) рыб. Самки озёрной кеты в обеих возрастных группах были менее плодовиты во все годы наблюдений, за исключением одного случая у пятилеток, что обеспечило высокую достоверность различия между речными и озёрными рыбами по плодовитости среди четырёхлеток ($F = 45,7; p < 0,001$) и пятилеток ($F = 18,2; p < 0,001$). Поскольку в большинстве случаев они имели большую длину тела, различия по относительной плодовитости самок между рассматриваемыми формами кеты оказались также высоко достоверными у четырёхлеток ($F = 43,0; p < 0,001$) и пятилеток ($F = 23,8; p < 0,001$).

На Итурупе число синхронных наблюдений за речной и озёрной формами кеты меньше, чем на Кунашире, кроме того они больше разбросаны по времени (часть наблюдений проведена в 1980-е, часть – в 2000-е гг.). Тем не менее, при сопоставлении аналогичных данных получены сходные результаты: озёрная

Таблица 5.1. Биологические показатели речной (над чертой) и озёрной (под чертой) форм кеты на о-ве Кунашир

Показатели	Возраст, лет	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>Lim</i>	<i>n</i>
Длина <i>АС</i> , см	3+	<u>64,3</u>	<u>1,38</u>	<u>62,4–67,0</u>	<u>15</u>
		65,0	1,33	63,3–68,2	15
	4+	<u>68,3</u>	<u>1,53</u>	<u>66,4–70,9</u>	<u>15</u>
		69,6	1,90	65,8–72,4	15
<i>КуФ</i>	3+	<u>1,35</u>	<u>0,060</u>	<u>1,26–1,42</u>	<u>15</u>
		1,41	0,067	1,26–1,53	15
	4+	<u>1,37</u>	<u>0,055</u>	<u>1,27–1,45</u>	<u>15</u>
		1,43	0,071	1,30–1,52	15
<i>АИП</i> , шт.	3+	<u>2389</u>	<u>117</u>	<u>2165–2581</u>	<u>14</u>
		2055	143	1864–2324	14
	4+	<u>2542</u>	<u>236</u>	<u>2136–3012</u>	<u>13</u>
		2184	189	1906–2508	13
<i>ОИП</i> , шт./см	3+	<u>38,4</u>	<u>3,03</u>	<u>35,0–47,8</u>	<u>14</u>
		32,3	1,71	30,0–35,6	14
	4+	<u>37,9</u>	<u>3,54</u>	<u>32,8–45,4</u>	<u>13</u>
		32,4	1,99	29,8–36,1	13

Примечание: расчёт статистических показателей выполнен по среднегодовым значениям, *n* – число лет наблюдений.

кета в среднем крупнее и упитаннее, но характеризуется меньшими значениями абсолютной и относительной плодовитости (табл. 5.2). При этом по длине тела речные рыбы среди четырёхлеток (6 лет синхронных наблюдений) в одном случае были крупнее и в двух случаях одинаковы с озёрными рыбами, а среди пятилеток (5 лет синхронных наблюдений) – были крупнее в одном случае. Во все годы наблюдений речные рыбы характеризовались меньшими значениями коэффициента упитанности. Диссонансом выглядит один из четырёх 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.

Таблица 5.2. Биологические показатели речной (над чертой) и озёрной (под чертой) форм кеты на о-ве Итуруп

Показатели	Возраст, лет	<i>M</i>	<i>Lim</i>	<i>n</i>
Длина <i>АС</i> , см	3+	<u>69,5</u>	<u>64,1–74,0</u>	<u>6</u>
		70,9	68,6–73,7	6
	4+	<u>72,7</u>	<u>67,1–75,7</u>	<u>5</u>
		73,8	69,2–78,4	5
<i>КуФ</i>	3+	<u>1,34</u>	<u>1,27–1,39</u>	<u>6</u>
		1,42	1,32–1,51	6
	4+	<u>1,33</u>	<u>1,27–1,38</u>	<u>5</u>
		1,38	1,30–1,47	5
<i>АИП</i> , шт.	3+	<u>2304</u>	<u>2146–2507</u>	<u>4</u>
		2189	2040–2290	4
	4+	<u>2363</u>	<u>2180–2530</u>	<u>4</u>
		2201	1829–2454	4
<i>ОИП</i> , шт./см	3+	<u>34,5</u>	<u>33,7–35,5</u>	<u>4</u>
		32,0	30,7–33,6	4
	4+	<u>33,5</u>	<u>32,7–34,0</u>	<u>4</u>
		30,6	26,7–31,8	4

Примечание: расчёт статистических показателей выполнен по среднегодовым значениям, *n* – число лет наблюдений.

При сопоставлении длины тела кеты с разных островов обнаруживается, что во всех случаях среди речной и озёрной форм рыбы на Итурупе были заметно крупнее (табл. 5.3). В то время как по абсолютной плодовитости самок различия были неопределёнными – то плодovitее 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 *ПГЗ* чешуи (табл. 5.4) 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 (Итуруп 2006 г.) величина различия превысила первый ($p < 0,05$) и в двух случаях (Итуруп 2004 г., Кунашир 2006 г.) – второй порог ($p < 0,01$) статистической значимости.

Таблица 5.3. Биологические показатели четырёхлеток (3+) и пятилеток (4+) речной и озёрной форм кеты на островах Кунашир (над чертой) и Итуруп (под чертой)

Годы	Длина АС, см		АИП, шт.		ОИП, шт./см	
	3+	4+	3+	4+	3+	4+
Речная форма						
1994	<u>61,0</u> 66,0	<u>66,6</u> 69,3	—	—	—	—
1995	<u>63,2</u> 66,7	<u>66,5</u> 70,2	<u>2165</u> 2339	<u>2183</u> 2519	<u>35,0</u> 36,1	<u>33,4</u> 36,3
2004	<u>65,2</u> 69,2	<u>68,6</u> 72,0	<u>2329</u> 2345	<u>2594</u> 2368	<u>37,6</u> 34,6	<u>38,3</u> 34,0
2006	<u>63,4</u> 64,1	<u>66,4</u> 67,1	<u>2338</u> 2146	<u>2136</u> 2180	<u>37,3</u> 34,1	<u>32,9</u> 33,4
Озёрная форма						
2004	<u>64,7</u> 69,6	<u>68,7</u> 73,0	<u>1917</u> 2290	<u>2061</u> 2235	<u>31,0</u> 33,6	<u>30,6</u> 31,9
2006	<u>63,3</u> 68,6	<u>66,6</u> 69,2	<u>1864</u> 2040	<u>1906</u> 1829	<u>29,7</u> 31,0	<u>29,5</u> 26,7

Таблица 5.4. Число склеритов в ПГЗ роста чешуи речной (над чертой) и озёрной (под чертой) форм кеты 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	<u>30,5</u> 30,8	<u>2,00</u> 1,83	<u>17</u> 38	<u>26,9</u> 27,1	<u>1,79</u> 2,04	<u>59</u> 61
2004	<u>31,1</u> 31,3	<u>1,44</u> 1,95	<u>72</u> 59	<u>26,0</u> 26,8	<u>1,32</u> 1,70	<u>61</u> 59
2006	<u>30,3</u> 29,3	<u>2,53</u> 1,96	<u>72</u> 69	<u>25,7</u> 26,5	<u>1,79</u> 1,96	<u>70</u> 39

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 проявления. Причём, у кеты о. Итуруп межсклеритные расстояния в этой части склеритограмм были шире у речной формы, а у кеты о-ва Кунашир, напротив, у

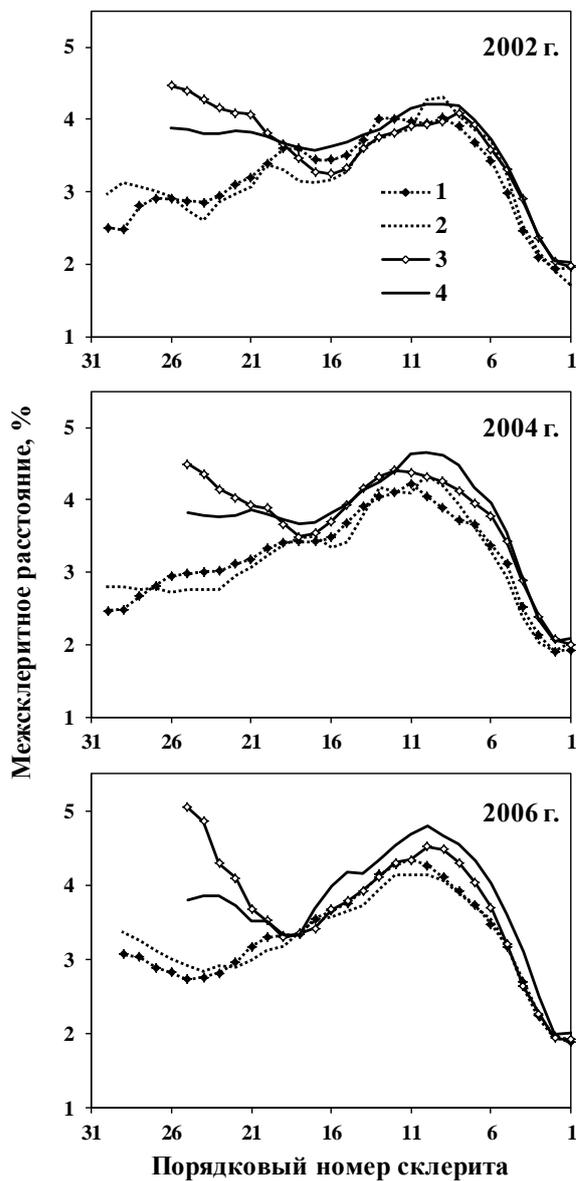


Рис. 5.2. Склеритограммы первой годовой зоны роста чешуи кеты островов Кунашир (1 и 2) и Итуруп (3 и 4), пойманной в 2002, 2004, 2006 гг.: 1 и 3 – речная кета, 2 и 4 – озёрная кета; отсчёт склеритов – от первого годового кольца к центру чешуи.

озёрной формы (рис. 5.2). Попутно заметим, что последовательное сопоставление межсклеритных расстояний у разных рыб вели не от центра чешуи, как принято в исследованиях такого рода, а от годового кольца в направлении центра чешуи. Такой порядок сопоставления позволяет выявить различия в склеритограммах у рыб разных популяций, связанные не только со скоростью роста, например, в раннем онтогенезе, но и со сроками начала формирования чешуи (Каев, 1998). При этом склеритограммы в каждой из выборок были нормированы к среднему числу склеритов в первой годовой зоне роста чешуи 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) оценивались как статистически достоверные. Так, при попарном сравнении выборок в зоне расхождения левых частей склеритограмм у речной и озёрной кеты о-ва 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 трёх, пяти и в одном случае из 10. При сопоставлении остальных пар значения критерия Фишера составляли от 0,0 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 двух, четырёх и восьми случаях из 15. В остальных парах – от 0,0 до 20,4 (в среднем 3,88), превышая только 1-й из трёх стандартных порогов значимости в 32,8 % случаев.

Нет необходимости приводить аналогичные данные сравнения соответствующих выборок кеты с разных 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 *ПГЗ* 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 происходят морфологические перестройки, направленные на усиление функций плавания и питания (Kaeriyama, 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 причин выявленных различий в склеритограммах чешуи воспользуемся данными, полученными нами ранее 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. 5.3. Наличие таких различий можно понять из результатов изучения биологии молоди в бухтах и заливах о-ва Итуруп в 1974–1988 гг. На Кунашире только в 1974 г. в Южно-Курильской бухте удалось собрать одну пробу молоди кеты и две пробы молоди горбуши. При вскрытии желудков было замечено, что состав пищи у молоди, пойманной в прибрежье Кунашира, разнообразнее, чем в прибрежье Итурупа. В желудках кеты из б. Южно-Курильская были обнаружены десять крупных таксономических групп кормовых организмов против 7 у кеты из

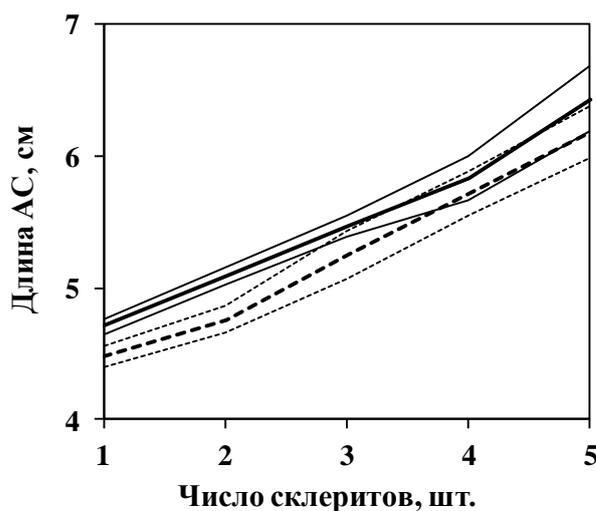


Рис. 5.3. Изменения длины тела (АС) в зависимости от числа склеритов на чешуе у молоди кеты о. Итуруп – на прибрежном морском мелководье в районе впадения рек Курилка и Рыбацкая (сплошная линия) и в протоке оз. Сопочное (пунктир) – в среднем в 1984, 1986–1988 гг.: тонкими линиями и пунктирами показаны границы 95%-го доверительного интервала.

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 (табл. 5.5). 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.

Таблица 5.5. Длина тела и вариация состава пищевого комка у молоди кеты и горбуши в прибрежных водах островов Кунашир и Итуруп в 1974 г.

Вид	Остров	Дата поимки	Длина АС, см			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

* Первичные материалы любезно представлены В.М. Чупахиным.

** По составу пищевого комка.

Для понимания причин выявленных различий по морфо-биологическим показателям между рыбами разных популяций кеты южных Курильских островов напомним, что, несмотря на соседнее расположение островов, именно в районе Итурупа в морских водах формируются, так называемые, зоны плодородия (Uda, 1963). К тому же система течений обеспечивает весьма благоприятные условия для нагула молоди горбуши и кеты, в том числе, и на прибрежном мелководье этого острова (Каев, Чупахин, 2002). Эти благоприятные условия 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-ве Кунашир (Каев, 1998).

Показанные на рисунке 5.2 существенные различия в росте молоди кеты в прибрежье этих островов, хорошо согласуются с данными 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 и увеличивается количество второстепенных кормовых объектов в её желудках (Каев, Чупахин, 2002). Данные таблицы 5.5 как раз и показывают, судя по вариабельности состава пищи 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 покотников, как правило, ниже (Ромасенко, 2012).

На первый год жизни кеты приходится в среднем 40% прироста длины тела у четырёхлеток и 36% – у пятилеток (Каев, 1999). То есть, различие по длине тела между популяциями кеты двух островов возникает преимущественно за счёт более высокого темпа роста в первые 2–3 месяца 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 малоротых корюшек, 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 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. Наблюдаются весьма существенные различия и по индексу наполнения желудков. В бухтах и на прибрежном морском мелководье в среднем 185 ‰, на акватории заливов – 260 ‰, а в оз. Сопочное – 117 ‰ (Каев, 2003). Как следствие, рост мальков при нагуле в озёрах медленнее в сравнении с таковым в морских водах (см. рис. 5.3), что и находит своё отражение в конфигурации левой части склеритограмм речной и озёрной форм кеты на Итурупе (см. рис. 5.2).

На Кунашире, напротив, молодь озёрной формы кеты растёт быстрее. О возможной причине медленного роста в прибрежных водах этого острова указано выше. Относительно нагула во внутренних водах можно полагать, 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 (палеархеоарктической) флорой и фауной (Богатов, 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 °С выше, чем в р. Китовая на Итурупе в 1962–1970 гг. (Ресурсы ..., 1976).

Синхронно полученных опубликованных 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 для временных интервалов, в течение которых происходит формирование одного склерита. Для кеты Итурупа – 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 ($30,1 \pm 0,25$, р. Северянка) больше, чем на тихоокеанском побережье ($29,2 \pm 0,20$, р. Илюшина), где слабее влияние тёплых вод течения Соя (Каев, 1998). Возможно, с этим частично и связано большее число склеритов в первой годовой зоне роста чешуе у кеты о-ва 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. 5.2).

Итак, разные размеры тела кеты на одном из островов, учитывая сходные условия обитания рыб в открытых морских водах и, как следствие, сходный характер склеритограмм для этого периода жизни, связаны с условиями нагула молоди кеты в прибрежных морских водах. При этом не выявлены существенные различия по плодовитости самок. Более того, межгодовая изменчивость этого показателя выше территориальной. В то же время, рыбы озёрной формы в большинстве случаев крупнее и во всех случаях более высокотелы по сравнению с рыбами 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 (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 высокотелые рыбы чаще становятся жертвами хищников. Напротив, наиболее крупные и высокотелые самцы озёрной 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, по-видимому, на генетическом уровне, ведь 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 делает рыб уязвимыми при нападении хищников. Особенно большой урон лососям наносят чайки, которые выклёвывают глаза у рыб на мелководных перекатах. По результатам вскрытия снулых самок их гибель до нереста в годы больших заходов в реках Кунашира

и Итурупа в среднем составляла 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, что 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. 5.2).

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. 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 (термин по: Дгебуадзе, 2001). 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 (Каев, Ромасенко, 2010; 2017).

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. В 1991–1992, 1995–2014 гг. коэффициент ската горбуши из рек о. Кунашир составлял от 0,8 до 17,4, в среднем 9,8 %, последующая выживаемость поколений в течение морского периода жизни – от 0,66 до 14,42, в среднем 3,99 %.
2. Урожай покатной молоди горбуши тесно связан с численностью родителей ($R = 0,88$; $p < 0,001$; $n = 22$), при этом связь эффективности нереста от фактора плотности сравнительно слабая ($R = 0,44$; $p < 0,05$; $n = 22$). Связь последующего возврата рыб с численностью покатной молоди выражена не так чётко ($R = 0,66$; $p < 0,001$; $n = 21$), что связано с уменьшением выживаемости поколений с высокой численностью покатников ($R = -0,44$; $p < 0,05$; $n = 21$).
3. Различия в сезонной динамике уловов горбуши, как между разными генеративными линиями, так и по каждой из них в разные периоды, а также изменения в течение нерестового хода биологических показателей рыб связаны с миграцией в реки рыб ранней и поздней сезонных форм.
4. В 1991–1992, 1995–2014 гг. коэффициент ската кеты в р. Илюшина составлял от 6,7 до 80,5, в среднем 31,9 %, последующая выживаемость поколений в течение морского периода жизни – от 0,19 до 0,84, в среднем 0,49 %.
5. На о. Кунашир воспроизводятся разные экологические формы кеты, речная и озёрная, различающиеся по особенностям нерестового хода и биологическим показателям рыб. Различия между кетой речного и озёрного экотипов в большей мере определяются действием «неэкологических» факторов, а именно: отбор по размерам тела, включая его высоту, и продуцирование неодинакового числа икринок самками как отражение разного уровня элиминации в процессе воспроизводства этих экотипов.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев, В. Л., Дулепов В.И. Кунджа южных Курильских островов / В. Л. Андреев, В. И. Дулепов // Гидробиол. ж. – 1971. – Т. 7, № 6. – С. 72–79.

Антонов, А. А. Динамика покатной миграции молоди как индикатор особенностей подходов горбуши в зал. Анива / А. А. Антонов, Х. Ю. Ким // Вопр. рыболовства. – 2005. – № 1(21). – С. 69–76.

Атлас Курильских островов. – Москва–Владивосток: ИПЦ «ДИК», 2009. – 516 с.

Баканов, А. И. Уровень развития кормовой базы и рост рыб / А. И. Баканов, В. И. Кияшко, М. М. Сметанин, А. С. Стрельникова // Вопр. ихтиологии. – 1987. – Т. 27, вып. 4. – С. 609–617.

Богатов, В. В. Биогеографические проблемы Курильского архипелага / В. В. Богатов // Растительный и животный мир Курильских островов. – Владивосток: Изд-во Дальнаука, 2002. – С. 150–160.

Бродский, К. А. Планктон в северо-западной части Куро-Сио и прикурильских вод Тихого океана / К. А. Бродский // Тр. ИО АН СССР. – 1955. – Т. 18. – С. 124–133.

Бродский, К. А. Зоопланктон морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов / К. А. Бродский // Исследования дальневосточных морей СССР. – 1959. – Вып. 6. – С. 6–46.

Бугаев, В. Ф. Азиатская нерка: пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности / В. Ф. Бугаев. – М.: Колос, 1995. – 464 с.

Васнецов, В. В. Этапы развития костистых рыб / В. В. Васнецов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 207–217.

Верхунов, А. В. Развитие представлений о крупномасштабной циркуляции Охотского моря / А. В. Верхунов // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 8–19.

Веселов, А. Е. Закономерности катадромной миграции смолтов атлантического лосося / А. Е. Веселов, Р. В. Казаков, М. И. Сысоева // Атлантический лосось. – СПб.: Наука, 1998. – С. 242–265.

Воловик, С. П. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молодежи горбуши в реках Сахалина / С. П. Воловик // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 104–117.

Вышегородцев, А. А. Морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (val.) р. Юрибей (бассейн Гадынского залива) / А. А. Вышегородцев // Вопр. ихтиологии. – 1975. – Т. 15, вып. 1. – С. 32–42.

Глубоковский, М. К. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад / М. К. Глубоковский, Л. А. Животовский // Биол. моря. – 1986. – № 2. – С. 39–44.

Глубоковский, М. К. Эволюционная биология лососевых рыб / М. К. Глубоковский. – М.: Наука, 1995. – 343 с.

Гриценко, О. Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) / О. Ф. Гриценко // Вопр. ихтиологии. – 1981. – Т. 21, вып. 5. – С. 787–799.

Гриценко, О. Ф. Систематика малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Salmoniformes, Osmeridae) азиатского побережья Тихого океана / О. Ф. Гриценко, А. А. Чуриков // Зоол. ж. – 1983. – Т. 62, вып. 4. – С. 553–563.

Гриценко, О. Ф. Экология и воспроизводство кеты и горбуши / О. Ф. Гриценко, А. А. Ковтун, В. К. Косткин – М.: Агропромиздат, 1987. – 166 с.

Гриценко, О. Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / О. Ф. Гриценко // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, вып. 5. – С. 825–835.

Гриценко, О. Ф. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты / О. Ф. Гриценко, Л. О. Заварина, А. А. Ковтун, С. В. Путивкин // Промыслово-биологические исследования рыб в

тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. – М.: ВНИРО, 2000. – С. 241–246.

Гриценко, О. Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) / О. Ф. Гриценко – М.: ВНИРО, 2002. – 248 с.

Гриценко, О. Ф. Новая эпоха существования тихоокеанских лососей в СЗТО / О. Ф. Гриценко, Н. В. Кловач, М. А. Богданов // Рыбное хоз-во. – 2002. – № 1. – С. 24–26.

Гриценко, О. Ф. Глобальные и региональные аспекты экологической ёмкости среды тихоокеанских лососей / О. Ф. Гриценко, Н. В. Кловач // Вопр. промысловой океанографии. – 2011. – Вып.7, № 2. – С. 110–122.

Дарницкий, В. Б. Охотоморские вихри Прикурильского района / В. Б. Дарницкий, Н. В. Булатов // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 36–39.

Дгебуадзе, Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб / Ю. Ю. Дгебуадзе – М.: Наука, 2001. – 276 с.

Дементьева, Т. Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов / Т. Ф. Дементьева. – М.: Пищевая пром-ть, 1976. – 239 с.

Евсин, В. Н. Морфологические особенности и изменчивость летней кумжи *Salmo trutta L.* рек Пулоньги и Малой Кумжевой / В. Н. Евсин // Вопр. ихтиологии. – 1977. – Т. 17, вып. 3. – С. 400–407.

Ефанов, В. Н. Динамика некоторых показателей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) острова Итуруп (Курильские острова) / В. Н. Ефанов, В. М. Чупахин // Вопр. ихтиологии. – 1982. – Т. 22, вып. 1. – С. 54–61.

Ефанов, В. Н. Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области / В. Н. Ефанов // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 52–65.

Ефанов, В. Н. Термический режим вод и состав зоопланктона в охотоморском побережье острова Итуруп в период нагула молоди лососей / В. Н. Ефанов, З. М. Закирова, А. М. Каев, Н. А. Федотова, В. М. Чупахин // Биология морского планктона. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – С. 53–61.

Заволокин, А. В. Сравнительная характеристика пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus spp.*) в Беринговом море в 2002–2006 гг. / А. В. Заволокин // Вопр. ихтиологии. – 2011. – Т. 51, № 2. – С. 218–230.

Заволокин, А. В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северо-западной части Тихого океана. 2. Сравнительная характеристика и общее состояние / А. В. Заволокин, В. В. Кулик, Л. О. Заварина // Биол. моря. – 2014. – Т. 40, № 3. – С. 212–219.

Зеленихина, Г. С. Покатная миграция сеголетков горбуши и кеты в р. Рейдовой о. Итуруп (южные Курильские острова) в весенне-летний период 2014 г. / Г. С. Зеленихина, А. Н. Ельников, Т. Г. Точилина // Тр. ВНИРО. – 2015. – Т. 158. – С. 6–14.

Злобин, Т. К. Курильские острова (природа, геология, землетрясения, вулканы, история, экономика) / Т. К. Злобин, И. П. Фархутдинов, М. С. Высоков и др. – Южно-Сахалинск: Сахалинское книжное изд-во, 2004. – 228 с.

Иванков, В. Н. Локальные стада горбуши Курильских островов / В. Н. Иванков // Гидробиол. ж. – 1967а. – Т. 3, № 1. – С. 62–67.

Иванков, В. Н. О сезонных расах горбуши / В. Н. Иванков // Изв. ТИНРО. – 1967б. – Т. 61. – С. 143–151.

Иванков, В. Н. Тихоокеанские лососи острова Итуруп / В. Н. Иванков // Изв. ТИНРО. – 1968а. – Т. 65. – С. 49–74.

Иванков, В. Н. Особенности биологии тихоокеанских лососей южных Курильских островов в связи с проблемой внутривидовой дифференциации / В. Н. Иванков // Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. – Владивосток: Изд. Дальневост. ун-та, 1968б. – С. 175–177.

Иванков, В. Н. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты / В. Н. Иванков // Гидробиол. журн. – 1970. – Т. 6, № 2. – С. 106–112.

Иванков, В. Н. Сезонные расы горбуши Курильских островов / В. Н. Иванков // Ученые записки ДВГУ. – 1971. – Т. 15, вып. 3. – С. 34–43.

Иванков, В. Н. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина / В. Н. Иванков // Фауна и

рыбохозяйственное значение прибрежных вод северо-западной части Тихого океана. – Ученые записки Дальневост. ун-та. – 1972. – Вып. 60. – С. 27–35.

Иванков, В. Н. Особенности биологии кеты, размножающейся на озерных нерестилищах / В. Н. Иванков, А. М. Броневский // Управление и информация. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. – Вып. 10. – С. 265–268.

Иванков, В. Н. Случай созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в возрасте менее одного года / В. Н. Иванков, Ю. А. Митрофанов, В. П. Бушуев // Вопр. ихтиологии. – 1975. – Т. 15, вып. 3. – С. 556–557.

Иванков, В. Н. Экотипы проходных рыб, роль экотипов в эволюции видов // Биология проходных рыб Дальнего Востока / В. Н. Иванков – Владивосток: Дальневост. ун-т, 1984а. – С. 5–9.

Иванков, В. Н. Причины периодических и ежегодных флуктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) южных Курильских островов / В. Н. Иванков // Вопр. ихтиологии. – 1984б. – Т. 24, вып. 6. – С. 895–906.

Иванков, В. Н. Проходная и жилая формы нерки *Oncorhynchus nerca* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова) / В. Н. Иванков // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток: Дальневост. ун-т, 1984в. – С. 65–73.

Иванков, В. Н. Экотипы лососевых рыб / В. Н. Иванков // Морфология и систематика лососевидных рыб. – Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1985. – С. 85–91.

Иванков, В. Н. Половозрелость горбуши на первом году жизни / В. Н. Иванков, Ю. А. Митрофанов, В. Т. Омельченко // Биология моря. – 1987. – № 1. – С. 28–31.

Иванков, В. Н. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни / В. Н. Иванков // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33, № 1. – С. 78–83.

Иванков, В. Н. Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала / В. Н. Иванков // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 167. – С. 64–76.

Иванков, В. Н. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) / В. Н. Иванков, Е. В. Иванкова // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 173. – С. 103–118.

Иванков, В. Н. Антропогенное воздействие на внутривидовую эколого-темпоральную дифференциацию и структуру популяций тихоокеанских лососей / В. Н. Иванков, Е. В. Иванкова // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 181. – С. 23–34.

Иванков, В. Н. Экологические подвиды и локально-темпоральные популяции анадромных рыб / В. Н. Иванков, Е. В. Иванкова // Вопр. ихтиологии. – 2017. – Т. 57. № 1. – С. 59–65.

Иванкова, Е. В. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* острова Сахалин / Е. В. Иванкова, Е. Э. Борисовец, А. И. Карпенко, Л. Д. Хоревин // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 4. – С. 467–476.

Иванов, О. А. Случай поимки двухгодовиков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в море зимой 1994–1995 гг. / О. А. Иванов // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36, № 5. – С. 716–720.

Каев, А. М. Некоторые особенности роста молоди осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежье о. Итуруп / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 1979. – Т. 19, вып. 5. – С. 853–859.

Каев, А. М. К воспроизводительной способности кеты (*Oncorhynchus keta*) острова Итуруп / А. М. Каев // Изв. ТИНРО. – 1980. – Т. 104. – С. 122–127.

Каев, А. М. К экологии молоди кеты и горбуши в прибрежный морской период жизни у острова Итуруп / А. М. Каев, Чупахин В.М. // Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневост. морей и сев.-зап. части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО, 1982. – С. 63–72.

Каев, А. М. Топография нерестилищ кеты южных Курильских островов. Сообщение 2. Речные и озерные нерестилища в водоемах островов Итуруп и Кунашир / А. М. Каев, А. И. Ардавичус // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и

Курильских островов. – Южно-Сахалинск: Сахалинский отдел Географ. общества СССР, 1984. – С. 114–117.

Каев, А. М. Биологическая структура и формирование численности курильской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) / А. М. Каев // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО, 1986. – С. 53–62.

Каев, А. М. О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 2. – С. 53–60.

Каев, А. М. Особенности питания и пищевые взаимоотношения молоди лососей в прибрежных водах острова Итуруп / А. М. Каев, В. М. Чупахин, Н. А. Федотова // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33, № 2. – С. 215–224.

Каев, А. М. Только ли морской промысел определяет “недоловы” кеты? / А. М. Каев // Рыбное хоз-во. – 1994. – № 4. – С. 28–30.

Каев, А. М. К изучению покатной миграции молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / А. М. Каев, А. И. Ардавичус // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Тр. СахТИНРО. – 1994. – С. 87–91.

Каев, А. М. Внутрипопуляционная изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* острова Итуруп в связи с топографией нерестилищ / А. М. Каев, А. И. Ардавичус, **Л. В. Ромасенко** // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – 1996. – Т. 1. – С. 7–13.

Каев, А. М. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 1998. – Т. 38, № 5. – С. 650–658.

Каев, А. М. Динамика некоторых биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в связи с формированием ее численности / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39, № 5. – С. 669–678.

Каев, А. М. Некоторые параметры воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* острова Кунашир / А. М. Каев, Д. А. Струков // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино–Курильском районе и сопредельных акваториях. – Тр. СахНИРО. – 1999. – Т. 2. – С. 38–51.

Каев, А. М. Распространение осенней кеты в связи с особенностями гидрологических комплексов Сахалина и Курильских островов // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – Вып. 1. – С. 344–349.

Каев, А. М. Формирование изменчивости по длине тела у горбуши и кеты в раннем онтогенезе / А. М. Каев, **Л. В. Ромасенко** // Вопр. рыболовства. – Прилож. 1. – Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в мировом океане (Мат. Всеросс. конф.). – 2001а. – С. 112–113.

Каев, А. М. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши Сахалино-Курильского региона на основании изучения склеритограмм / А. М. Каев, **Л. В. Ромасенко** // Вопр. рыболовства. – 2001б. – Т. 2, № 4. – С. 638–652.

Каев, А. М. Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Охотское море / А. М. Каев // Изв. ТИНРО. – 2002а. – Т. 130. – С. 904–920.

Каев, А. М. О поимке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* редкого возраста / А. М. Каев // Биол. моря. – 2002б. – № 6. – С. 457–458.

Каев, А. М. Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты / А. М. Каев, **Л. В. Ромасенко** // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 819–828.

Каев, А. М. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп / А. М. Каев, В. М. Чупахин //

Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино–Курильском регионе и сопредельных акваториях. – Тр. СахНИРО. – 2002. – Т. 4. – С. 116–132.

Каев, А. М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой / А. М. Каев. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2003. – 288 с.

Каев, А. М. Сравнительная характеристика кеты в речной и озерно-речной системах острова Кунашир (Курильские острова) / А. М. Каев, **Л. В. Ромасенко** // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – Вып. 2. – С. 478–483.

Каев, А. М. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) / А. М. Каев, В. М. Чупахин // Вопр. ихтиологии. – 2003. Т 43, № 6. – С. 801–811.

Каев, А. М. Необычный ход промысла горбуши в Сахалинской области в 2003 г. / А. М. Каев, А. А. Антонов, В. А. Руднев // Рыбное хоз-во. – 2004. – № 2. – С. 23–25.

Каев, А. М. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) залива Анива, остров Сахалин / А. М. Каев, А. А. Антонов // Изв. ТИНРО. – 2005. – Т. 140. – С. 45–60.

Каев, А. М. Особенности динамики стада горбуши в южных районах ее воспроизводства в Сахалинской области / А. М. Каев, А. А. Антонов, **Л. В. Ромасенко**, В. А. Руднев, В. М. Чупахин // Бюллетень № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток: ТИНРО, 2006. – С. 196–202.

Каев, А. М. Чья горбуша на Сахалине? / А. М. Каев // Рыбное х-во. – 2007. – № 2. – С. 52–54.

Каев А.М., Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) юго-восточного побережья острова Сахалин / А. М. Каев, В. А. Руднев // Вопр. ихтиологии. – 2007. – Т. 47, № 2. – С. 215–227.

Каев, А. М. О генетической дифференциации кеты речного и озерного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова) / А. М. Каев, А. И. Афанасьев, Г. А. Рубцова и др. // Современное состояние водных биоресурсов (Мат. науч. конф., посвящ. 70-летию С. М. Коновалова). – Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2008. – С. 372–374.

Каев, А. М. Методические аспекты количественного учёта покатной молоди лососей в реках Сахалино-Курильского региона / А. М. Каев // Изв. ТИНРО. – 2010. – Т. 162. – С. 194–206.

Каев, А. М. Результаты мониторинга подходов горбуши в основных районах ее промысла в Сахалинской области в 2010 г. / А. М. Каев, Д. В. Авдеев ... **Л. В. Ромасенко** и др. // Бюлл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток: ТИНРО, 2010. – С. 30–35.

Каев, А. М. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах / А. М. Каев, **Л. В. Ромасенко** // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, № 3. – С. 318–327.

Каев, А. М. Подходы к созданию лососевых рыбохозяйственных заповедных зон в Сахалинской области / А. М. Каев, С. Н. Сафронов, В. Д. Никитин, В. Г. Самарский, А. Ю. Семенченко // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. – М.: ВНИРО, 2010. – С. 51–59.

Каев, А. М. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 2012. – Т. 52, № 1. – С. 62–71.

Каев, А. М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 2015. – Т. 55, № 5. – С. 570–585.

Каев, А. М. Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / А. М. Каев, Л. А. Животовский // Изв. ТИНРО. – 2016. – Т. 187. – С. 122–144.

Каев, А. М. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе / А. М. Каев, Л. А. Животовский // *Вопр. ихтиологии*. – 2017. – Т. 57, № 3. – С. 264–274.

Каев, А. М. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел) / А. М. Каев, **Л. В. Ромасенко** (Рецензенты: В. Н. Иванков, д.б.н., проф., О. С. Темных, д.б.н. – Южно-Сахалинск: СахГУ, 2017. – 124 с.

Канаев, К. Ф. Геоморфологические наблюдения на Курильских островах / К. Ф. Канаев // *Тр. ИО АН СССР*. – 1959. – Т. 32. – С. 215–231.

Карпенко, В. И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей / В. И. Карпенко. – М.: ВНИРО, 1998. – 165 с.

Кинас, Н. М. Особенности покатной миграции молоди горбуши на западном и восточном побережье Камчатки / Н. М. Кинас // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб (Мат. 5 Всерос. совещания)*. – СПб.: ГосНИОРХ, 1994. – С. 97–98.

Киселев, И. А. Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у южного Сахалина и южных Курильских островов / И. А. Киселев // *Исследования дальневосточных морей СССР*. 1959. – Вып. 6. – С. 58–77.

Кловач, Н. В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты / Н. В. Кловач – М.: ВНИРО, 2003. – 164 с.

Ключарева, О. А. Ихтиофауна лагунных озер острова Кунашир (Курильские острова) / О. А. Ключарева // *Зоол. ж.* – 1967. – Т. 46, вып. 3. – С. 384–392.

Кляшторин, Л. Б. Хоминг горбуши / Л. Б. Кляшторин // *Рыбное хоз-во*. – 1989. – № 1. – С. 56–58.

Коновалов, С. М. Субизолят как относительно жесткая система. Структура субизолята / С. М. Коновалов // *Ж. общей биологии*. – 1974. – Т. 35, № 6. – С. 819–838.

Коновалов, С. М. Субизолят как относительно жесткая система. Функция субизолята / С. М. Коновалов // Ж. общей биологии. – 1975. – Т. 36, № 5. – С. 731–743.

Коновалов, С. М. Естественный отбор на размеры тела у тихоокеанских лососей *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) / С. М. Коновалов, А. Г. Шевляков // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 2. – С. 194–206.

Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. – Л.: Наука. – 237 с.

Коновалов, С. М. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей / С. М. Коновалов // Биологические исследования лососевых. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 5–25.

Константинова, Н. А. Темп роста и плодовитость синца *Abramis ballerus* (L.) Верхнего Днепра, Киевского и Кременчугского водохранилища / Н. А. Константинова, Н. А. Вавилова // Вопр. ихтиологии. – 1969. – Т. 9, вып. 3. – С. 565–571.

Коротаев, Ю. А. Современное состояние запасов и особенности популяционной организации кеты бассейна Анадырского лимана / Ю. А. Коротаев, О. Б. Коротаева, А. Н. Макоедов // Изв. ТИНРО. – 1999. – Т. 126. – С. 363–371.

Корсунская, Г. В. Курильская островная гряда / Г. В. Корсунская. – М.: Географиз, 1958. – 202 с.

Крогиус, Ф. В. Динамика популяции и рост молоди *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Дальнего (Камчатка) / Ф. В. Крогиус // Вопр. ихтиологии. – 1975. – Т. 15, вып. 4. – С. 612–629.

Кусакин, О. Г. Гидробиологические исследования Института биологии моря на литорали дальневосточных морей СССР / О. Г. Кусакин // Научн. сообщ. Инст. биол. моря. – 1971. – Вып. 2. – С. 134–135.

Лапко, В. В. Поимка неполовозрелых двухлетков горбуши / В. В. Лапко, В. И. Радченко, О. А. Иванов // Биол. моря. – 1994. – Т. 20, № 3. – С. 238–241.

Леванидов, В. Я. О зависимости между размерами мальков амурской осенней кеты (*Oncorhynchus keta infrasp. autumnalis* Berg) и ее выживаемостью / В. Я. Леванидов // Вопр. ихтиологии. – 1964. – Т. 4, вып. 4. – С. 658–663.

Лелей, А. С. Насекомые (Insecta) / А. С. Лелей, С. Ю. Стороженко, С. К. Холин // Растительный и животный мир Курильских островов. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – С. 96–108.

Леман, В. Н. Нерестовые станции кеты *Oncorhynchus keta*: микрогидрологический режим и выживаемость потомства в нерестовых буграх (бассейн р. Камчатка) / В. Н. Леман // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 5. – С. 120–131.

Макоедов, А. Н. Азиатская кета / А. Н. Макоедов, Ю. А. Коротаев, Н. П. Антонов. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009. – 356 с.

Медников, Б. М. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ) / Б. М. Медников, Е. А. Шубина, М. И. Мельникова, К. А. Савваитова // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39, № 1. – С. 14–21.

Монастырский, Г. Н. О типах нерестовых популяций у рыб / Г. Н. Монастырский // Зоологический ж. – 1949. – Т. 28, вып. 6. – С. 535–544.

Мороз, И. Ф. Особенности структуры водообмена Охотского моря и Тихого океана через Курильские проливы / И. Ф. Мороз // Вопр. промысл. океанографии. – 2011. – Вып. 8, № 1. – С. 224–239.

Налетова, И. А. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море / И. А. Налетова, В. В. Сапожников, М. П. Метревели // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 98–103.

Никифорова, Г. В. О нахождении половозрелых сеголеток горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в водоемах юго-восточного Сахалина / Г. В. Никифорова // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36, № 6. – С. 840–841.

Николаева, Е. Т. К методике дифференциации стад кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) по структуре чешуи первого года роста / Е. Т. Николаева, Н. И. Семенец // *Вопр. ихтиологии*. – 1983. – Т. 23, вып. 5. – С. 735–745.

Никольский, Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов / Г. В. Никольский. – М.: Наука, 1965. – 365 с.

Никольский, Г. В. Теория динамики стада рыб // Г. В. Никольский. – М.: Пищевая пром-ть, 1974. – 447 с.

Одум, Ю. Экология. Т. 2 / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – 376 с.

Островский, В. И. Численность и возраст смолтификации потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачье (Камчатка) в связи с численностью родителей / В. И. Островский // *Биология моря*. – 1997. – Т. 23, № 2. – С. 101–106.

Островский, В. И. Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Иска / В. И. Островский // *Изв. ТИНРО*. – 2011. – Т. 166. – С. 88–102.

Павлов, Д. С. Покатная миграции молоди лососевых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни / Д. С. Павлов, Е. А. Кириллова, П. И. Кириллов // *Изв. ТИНРО*. – 2010. – Т. 163. – С. 3–44.

Павлов, Д. С. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС / Д. С. Павлов, А. И. Лупандин, В. В. Костин. – М.: Наука, 1999. – 255 с.

Пинчук, В. И. Ихтиофауна литорали Курильских островов / В. И. Пинчук // *Биология моря*. – 1976. – № 2. – С. 49–55.

Плохинский, Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.

Поляков, Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб / Г. Д. Поляков. – М.: Наука, 1975. – 159 с.

Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – М.: Пищевая промышленность, 1966. – 376 с.

Промысел биоресурсов в водах Курильской гряды: современная структура, динамика и основные элементы: коллективная монография (под редакцией А.В. Буслова). – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2013. – 264 с.

Радченко, В. И. Роль тихоокеанских лососей в пресноводных экосистемах / В. И. Радченко // Бюлл. № 1 реализации «Концепции дальневост. бассейновой программы изучения тихоок. лососей». – Владивосток: ТИНРО, 2006. – С. 19–27.

Рассашко, И. Ф. Качественный и количественный состав планктонных пигментов в районе Курильских островов и северо-западной части Тихого океана / И. Ф. Рассашко, Н. Е. Кайгородов // Фауна прибрежных зон Курильских островов. – М.: Наука, 1977. – С. 5–14.

Ресурсы поверхностных вод СССР. 1967. Основные гидрологические характеристики. – Т. 18. Дальний Восток. – Вып. 4. Сахалин и Курилы. – Л.: Гидрометеоиздат. – С. 1–126.

Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Основные гидрологические характеристики. – Т. 18. Дальний Восток. – Вып. 4. Сахалин и Курилы. – Л.: Гидрометеоиздат. – С. 1–264.

Ресурсы поверхностных вод СССР. 1976. Основные гидрологические характеристики. – Т. 18. Дальний Восток. – Вып. 4. Сахалин и Курилы. – Л.: Гидрометеоиздат. – С. 1–156.

Ромасенко, Л. В. Некоторые вопросы динамики стада горбуши о. Кунашир / Л. В. Ромасенко // Бюлл. № 2 реализации «Концепции дальневост. бассейновой программы изучения тихоок. лососей». – Владивосток: ТИНРО, 2007. – С. 252–255.

Ромасенко, Л. В. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) острова Кунашир / Л. В. Ромасенко // Изв. ТИНРО. 2012. – Т. 168. – С. 42–58.

Рослый, Ю. С. О структуре биологических группировок у амурской кеты / Ю. С. Рослый // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 162–172.

Рослый, Ю. С. Структура чешуи амурской кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) как показатель роста и условий обитания на пресноводном этапе жизни / Ю. С. Рослый // Вопр. ихтиологии. – 1972а. – Т. 12, вып. 3. – С. 532–544.

Рослый, Ю. С. О некоторых особенностях биологии амурской кеты / Ю. С. Рослый // Тр. ВНИРО. – 1972б. – Т. 83. – С. 300–306.

Рыбы Курильских островов: коллективная монография (под ред. О.Ф. Гриценко). – М.: ВНИРО, 2012. – 384 с.

Рыжков, Л. П. Индивидуальная изменчивость линейных размеров и массы тела в раннем онтогенезе лососевых рыб / Л. П. Рыжков // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. – М.: Наука, 1980. – С. 131–141.

Савваитова, К. А. Состояние и современные подходы к изучению «гольцовой проблемы» / К. А. Савваитова // Современное состояние исследований лососевидных рыб. – Тольятти: ИЭВБ, 1988. – С. 282–283.

Савваитова, К. А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования) / К. А. Савваитова. – М.: ВО Агропромиздат, 1989. – 224 с.

Савваитова, К. А. Структура и происхождение ихтиофауны Курильских островов. Особенности распространения и формообразования у рыб / К. А. Савваитова, О. Ф. Гриценко, М. А. Груздева, К. В. Кузицин, М.Ю. Пичугин // Вопр. ихтиологии. – 2003. – Т. 43, № 5. – С. 633–638.

Савваитова, К. А. Вариации в строении черепа у гольцов (род *Salvelinus*) Камчатско-Курильской гряды и таксономический статус форм / К.А. Савваитова, К. В. Кузицин, С. А. Кончакова, М. А. Груздева // Вопр. ихтиологии. – 2004. – Т. 44, № 3. – С. 313–331.

Самко, Е. В. Термическая структура эпипелагиали вод в районе южных Курильских островов / Е. В. Самко, Ю. В. Новиков // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 708–713.

Селифонов, М. М. Изменчивость роста молоди красной озера Курильского / М.М. Селифонов // Изв. ТИНРО. – 1974. – Т. 90. – С. 49–69.

Сергеев, К. Ф. Тектоника Курильской островной системы / К. Ф. Сергеев. – М.: Наука, 1976. – 240 с.

Смирнов, В. С. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб / В. С. Смирнов, А. М. Божко, Л. П. Рыжков, Л. А. Добринская // Тр. СевНИОРХ. – 1972. – Т. 7. – С. 1–168.

Соков, Д. В. Сахалинский таймень *Parachucho perryi* (Brevoort) острова Кунашир / Д. В. Соков // Краеведческий вестник. – 2000. – Т. 5. – С. 333–336.

Таранец, А. Я. Исследования нерестилищ кеты и горбуши в р. Иске / А. Я. Таранец // Рыбное хоз-во. – 1939. – № 12. – С. 1–4.

Темных, О. С. Особенности межгодовой изменчивости средних размеров и возрастного состава кеты российских стад / О. С. Темных, А. В. Заволокин, Е. А. Шевляков и др. // Бюлл. № 6 «Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». – Владивосток: ТИНРО, 2011. – С. 226–239.

Фукс, В. Р. Истоки Ойясио / В. Р. Фукс, А. Н. Мичурин, А. А. Бобков и др. – СПб.: СПбГУ, 1997. – 248 с.

Чебанов, Н. А. Поведение, ассортативное скрещивание и успех в нересте кижуча *Oncorhynchus kisutch* в естественных и экспериментальных условиях / Н. А. Чебанов // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, вып. 4. – С. 644–652.

Чебанов, Н. А. Роль эффекта «первого хозяина» в становлении доминантно–подчиненных отношений и определении величины репродуктивного успеха у тихоокеанских лососей / Н. А. Чебанов // Вопр. ихтиологии. – 1997. – Т. 37, № 1. – С. 120–126.

Черешнев, И. А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России / И. А. Черешнев. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 131 с.

Черешнев, И. А. К систематике малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) залива Петра Великого Японского моря / И. А. Черешнев, А. В. Шестаков, С. В. Фролов // Биол. моря. – 2001. – Т. 27, № 5. – С. 340–346.

Чернявский, В. И. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности Охотского моря / В. И. Чернявский, И. А.

Жигалов, В. И. Матвеев // Гидрометеорология и гидрохимия морей. – Т. 9. Охотское море. – Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы биологической продуктивности. – СПб: Гидрометеиздат, 1993. – С. 157–160.

Чигиринский, А. И. Глобальные природные факторы, промысел и численность тихоокеанских лососевых / А. И. Чигиринский // Рыбное хоз-во. – 1993. – № 2. – С. 19–22.

Чупахин, В. М. Распределение и некоторые черты биологии молоди горбуши и кеты в прибрежье о. Итуруп / В. М. Чупахин, А. М. Каев // Изв. ТИНРО. – 1980. – Т. 104. – С. 104–121.

Шемина, Э. И. Неопределенность зависимости запас–пополнение и регулирование промысла / Э. И. Шемина // Рыбное хоз-во. – 1986. – № 9. – С. 29–32.

Шунтов, В. П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения / В. П. Шунтов // Вестник ДВО РАН. – 2000. – № 1. – С. 19–29.

Шунтов, В. П. Биология дальневосточных морей России / В. П. Шунтов. – Владивосток: ТИНРО-центр. 2001. – Т. 1. – 580 с.

Шунтов, В. П. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей / В. П. Шунтов, И. В. Волвенко, О.С. Темных и др. // Изв. ТИНРО. – 2010а. – Т. 160. – С. 149–184.

Шунтов, В. П. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого нектона – кормовой базы тихоокеанских лососей / В. П. Шунтов, А. Ф. Волков, Н. Т. Долганова и др. // Изв. ТИНРО. – 2010б. – Т. 160. – С. 185–208.

Шунтов, В. П. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. 3. Суточная ритмика питания, состав рационов и избирательность питания тихоокеанских лососей / В. П. Шунтов, С. В. Найденко, А. В. Заволокин и др. // Изв. ТИНРО. – 2010в. – Т. 161. – С. 3–24.

Шунтов, В. П. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы нектона / В. П. Шунтов, О. С. Темных, С. В. Найденко и др. // Изв. ТИНРО. – 2010г. – Т. 161. – С. 25–52.

Шунтов, В. П. Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность / В. П. Шунтов, О. С. Темных // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 138. – С. 19–36.

Шунтов, В. П. Тихоокеанские лососи в морских и океанических системах / В. П. Шунтов, О. С. Темных. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. – Т. 1. – 481 с.

Шустов, Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях / Ю. А. Шустов. – СПб: Наука, 1995. – 160 с.

Anas, R. E. Three-year-old pink salmon / R. E. Anas. // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1959. – V. 16, № 1. – P. 91–94.

Azumaya, T. Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effects on distribution and growth in the North Pacific Ocean and Bering Sea / T. Azumaya, Y. Ishida // Bull. NPAFC. – 2000. – № 2. – P. 165–174.

Bagdovitz, M. S. Pink salmon populations in the U.S. waters of Lake Superior, 1981–1984 / M. S. Bagdovitz, W. W. Taylor, W. C. Wagner, J. P. Nicolette, G. R. Spangler // Great Lakes Res. – 1986. – V. 12, № 1. – P. 72–81.

Beacham, T. D. A genetic analysis of body size in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) / T. D. Beacham, C. B. Murray // Genome. – 1988. – V. 30, № 1. – P. 30–35.

Bigler, B. S. A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*) / B. S. Bigler, D. W. Welch, J. H. Helle // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. – 1996. – V. 53, № 2. – P. 455–465.

Bradford, M. J. Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes / M. J. Bradford // Fish. Bull. – 1992. – V. 90, № 3. – P. 439–453.

Cushing, D. H. Population studies / D. H. Cushing, G. Hempel, A. Saville, R. Jones // Rept. Int. Symp. Early Life History Fish. Oben, Scotland, 17–23 May 1973. – Rome: FAO, 1973. – P. 364.

Heard, W. R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) / W. R. Heard // Pacific salmon life histories. – Vancouver: UBC Press, 1991. – P. 119–230.

Helle, J. H. Size decline and older at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–1992 / J. H. Helle, M. S. Hoffman // Can. Publ. Fish Aquat. Sci. – 1995. – № 121. – P. 245–260.

Irvine, J. R. Pacific Salmon Status and Abundance Trends – 2012 Update / J. R. Irvine, A. Tompkins, T. Saito et al. // Doc. NPAFC. – 2012. – № 1422. – 89 p.

Ishida, Y. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes / Y. Ishida, S. Ito, M. Kaeriyama, S. McKinnel, K. Nagasava // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. – 1993. – V. 50, № 2. – P. 290–295.

Kaeriyama, M. Ecological study on early life of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) / M. Kaeriyama // Sci. Rept. Hokkaido Salmon Hatchery. – 1986. – № 40. – P. 31–92.

Kaeriyama, M. Aspects of salmon ranching in Japan / M. Kaeriyama // Physiol. Ecol. Japan. Spec. – 1989. – V. 1. – P. 625–638.

Kaeriyama, M. Population dynamics and stock management of hatchery-reared salmon in Japan / M. Kaeriyama // Bull. Nat. Res. Inst. Aquacult. – 1996. – Suppl. 2. – P. 11–15.

Kaeriyama, M. Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*) in Japan: a Review / M. Kaeriyama, Ueda H. // Bull. NPAFC. – 1998. – № 1. – P. 163–171.

Kaeriyama, M. Evaluation of carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean for ecosystem – based sustainable conservation management / M. Kaeriyama // NPAFC Techn. Rep. – 2003. – № 5. – P. 1–4.

Kaev, A. M. Some results of studying chum salmon in Ilushin and Sernovodka rivers on the Kunashir Island (Kuril Islands) / A. M. Kaev, **Romasenko L.V.** // Doc. NPAFC. – 2003a. – № 670. – P. 1–14.

Kaev, A. M. Some results of studying the Kunashir Island pink salmon (Kuril Islands) / A. M. Kaev, **Romasenko L.V.** // Doc. NPAFC. – 2003b. – № 671. – P. 1–16.

Kaev, A. M. Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands) / A. M. Kaev, V. M. Chupakhin, M. Y. Kruchinin // Doc. NPAFC. – 2006. – № 977. – 18 p.

Kaev, A. M. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Southern Sakhalin and Iturup Islands / A. M. Kaev, A. A. Antonov, V. M. Chupakhin, V. A. Rudnev // Bull. NPAFC. – 2007. – № 4. – P. 223–233.

Kaev, A. M. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Kunashir Island, a southernmost population in Asia / A. M. Kaev, **Romasenko L.V.** // Bull. NPAFC. – 2007. – № 4. – P. 319–326.

Kaev, A. M. Reproduction indices of the north-eastern Sakhalin pink salmon / A. M. Kaev, G. V. Geraschenko // Doc. NPAFC. – 2008. – № 1124. – 10 p.

Kaev, A. M. Production trends of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region from the viewpoint of run timing / A. M. Kaev // NPAFC Techn. Rep. – 2012. – № 8. – P. 21–25.

Kato, F. Life histories of masu and Amago Salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) / F. Kato // Pacific Salmon Life Histories. – Vancouver: U.B.C. Press, 1991. – P. 449–520.

Koski, K. V. The survival and fitness of two stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from egg deposition to emergence in a controlled-stream environment at Big Beef Creek / K.V. Koski // Ph.D. thesis. – Seattle: Univ. of Washington, 1975. – 212 p.

McLellan, S. E. Guide for sampling structures used in age determination of pacific salmon / S. E. McLellan. – Department of Fisheries and Oceans, Fisheries Research Branch, Pacific Biological Station Nanaimo, B.C. – V9R 5K6, 1987. – 27 p.

Pavlov, D. S. The downstream migration of young fishes in river (mechanisms and distribution) / D. S. Pavlov // Folia zool. – 1994. – V. 43, № 3. – P. 193–208.

Pietsch, T. W. Freshwater fishes of the Kuril Islands and adjacent regions / T. W. Pietsch, K. Amaoka, D. E. Stevenson, et al. // Spec. Diversity. – 2001. – V. 6, № 2. – P. 133–164.

Salo, E. O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) / E. O. Salo // Pacific salmon life histories. – Vancouver: UBC Press, 1991. – P. 231–309.

Taylor, S. G. Inter- and annual survival of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) returning to Auke Creek, Alaska, in 1986 and 1987 / S. G. Taylor // APPRISE Annual Report, SFOS APP 87–100. – V. 1. – School of Fisheries and Ocean Sciences, University of Alaska, Fairbanks, 1988. – P. 545–571.

Todd, I. S. A technique for the enumeration of chum salmon fry in the Fraser River, British Columbia / I. S. Todd // Can. Fish. Cult. – 1966. – № 38. – P. 3–35.

Turner C.E. Another pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in its third year / Turner C.E., Bilton H.T. // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1968. – V. 25, № 9. – P. 1993–1996.

Uda, M. Oceanography of the Subarctic Pacific Ocean / M. Uda // J. Fish. Res. Board Can. – 1963. – Vol. 20, № 1. – P. 119–179.

Welch, D. W. Evidence for Density-Depended Marine Growth in British Columbia Pink Salmon Population / D. W. Welch, J. F. T. Morris // Doc. NPAFC. – 1994. – № 97. – 33 p.