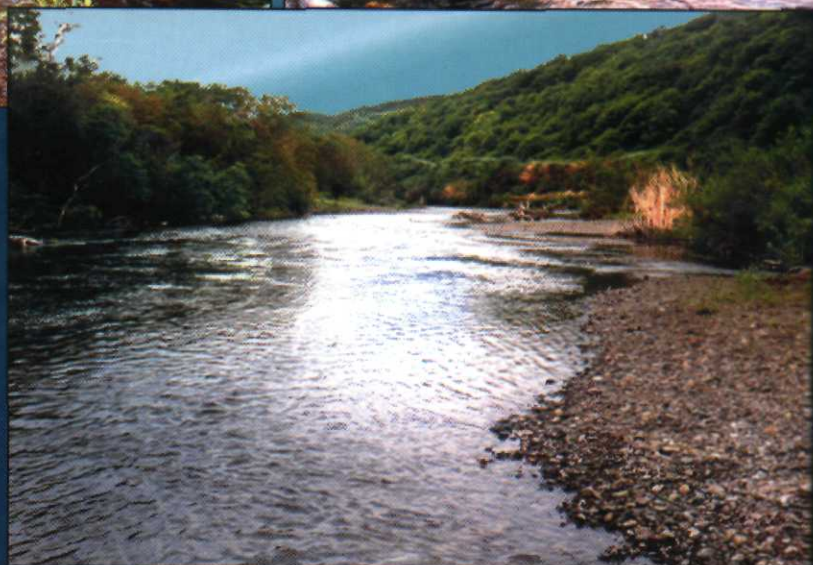
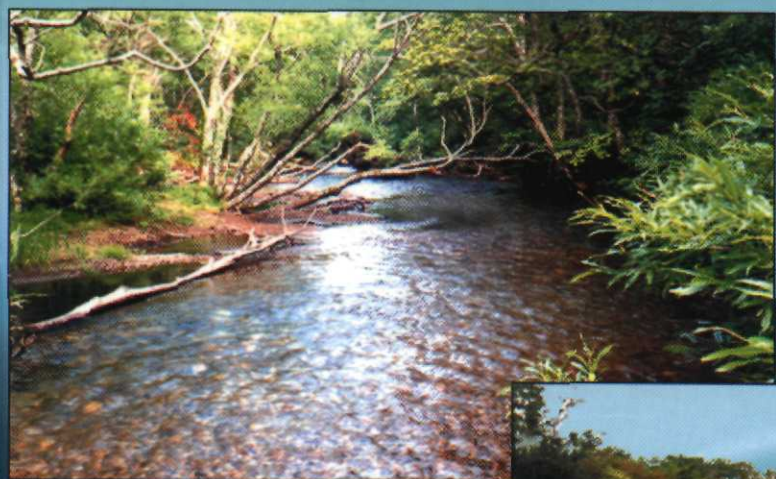


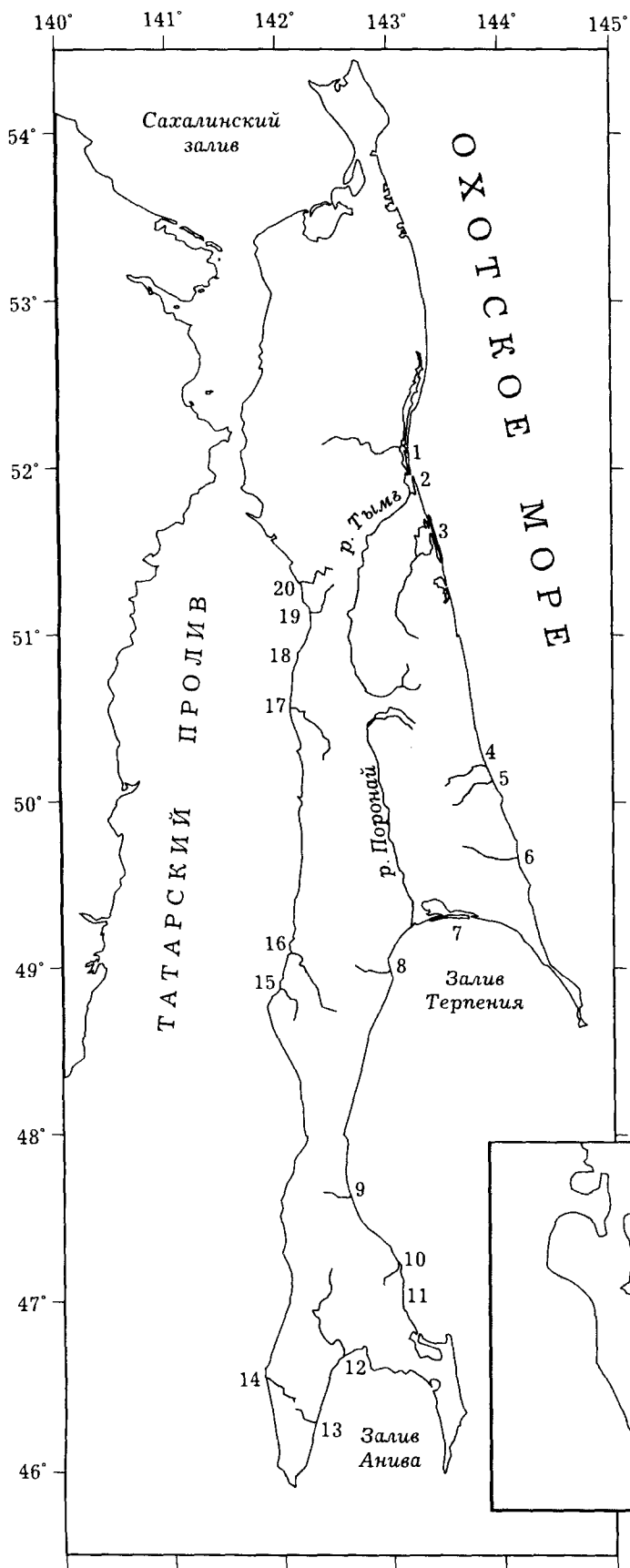
О.Ф. Гриценко

Проходные рыбы

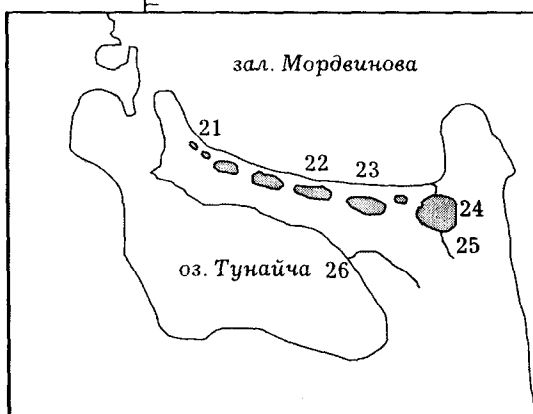
острова Сахалин

Систематика, экология, промысел





1. р. Даги
2. зал. Ныйский
3. зал. Набильский и р. Набиль
4. р. Богатая
5. р. Мелкая
6. р. Нерпичья
7. оз. Невское
8. р. Гастелловка
9. р. Фирсовка
10. р. Бахура
11. р. Очепуха
12. р. Лютога
13. р. Урюм
14. р. Ясноморка
15. р. Орловка
16. р. Покосная
17. р. Первая Речка
18. г. Александровск-Сахалинский
19. р. Танги
20. р. Хоз
21. оз. Охотничье
22. оз. Хвалисекое
23. оз. Русское
24. оз. Айруп
25. р. Айруп
26. р. Ударница



State Committee for Fisheries of the Russian Federation
Federal State Unitary Enterprise
"Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography" (VNIRO)

O.F. GRITSENKO

**DIADROMOUS FISHES OF SAKHALIN
(SYSTEMATICS, ECOLOGY, FISHERIES)**

**MOSCOW
VNIRO PUBLISHING
2002**

47678

Государственный комитет Российской Федерации по рыболовству
Федеральное государственное унитарное предприятие
"Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии" (ВНИРО)

47673

О.Ф. ГРИЦЕНКО

**ПРОХОДНЫЕ РЫБЫ ОСТРОВА САХАЛИН
(СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ, ПРОМЫСЕЛ)**

МОСКВА
ИЗДАТЕЛЬСТВО ВНИРО
2002

Гриценко О.Ф.

Г82 Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Издательство ВНИРО, 2002.- 248 с.

Рассмотрены проблемы экологии, промысла, формирования численности дальневосточных проходных рыб, в том числе острова Сахалин, и особенности их внутривидовых отношений.

Gritsenko O.F.

Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries).- M.: VNIRO Publishing, 2002.- 248 p.

Problems of ecology, fisheries, formation of Far Eastern diadromous fish abundance, including salmonids of Sakhalin, as well as peculiarities of their intrapopulation relationships are considered in this book.

Введение

Среди ихтиологов нет единого мнения относительно понятия "проходные рыбы", в связи с чем целесообразно начать изложение этой книги с терминологических определений. Разделяя точку зрения А.Г. Генецианского [1964] и А.В. Подлесного [1968], проходными следует считать рыб, способных в определенные периоды жизни существовать в воде с различной соленостью. При этом величина различий в солености предполагает, что переход из одной среды в другую должен быть связан с перестройкой осморегуляции (или делать такую перестройку весьма вероятной в тех случаях, когда она не установлена фактическими наблюдениями). Таким образом, отнесение тех или иных рыб к проходным — это элемент их классификации по отношению к солености, где они противопоставляются пресноводным и морским рыбам. В связи с тем, что многим видам проходной образ жизни облигатно не присущ, практически приходится иметь дело с видами преимущественно проходными или с проходными формами видов по преимуществу пресноводных или морских.

Жизнедеятельность дальневосточных проходных рыб, их миграции — огромное по мощности природное явление, в связи с которым возникает множество научных и хозяйственных проблем. Эти рыбы доминируют в реках и озерах гигантского региона как по числу видов, так и по биомассе. Более того, некоторые из них стали преобладающими формами в эпипелагиали Северной Пацифики (тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*) и в прибрежных участках моря (корюшки сем. *Osmeridae*, дальневосточные краснопёрки рода *Tribolodon*). Проходные рыбы являются важным фактором не только в водных экосистемах, но также в экосистемах суши. Осуществляя посредством нерестовой миграции крупномасштабный перенос органического вещества (значительную часть которого составляет белок) из открытых районов океана на сушу, они определяют условия существования множества наземных животных от насекомых до крупных млекопитающих. Механическая работа, выполняемая ими при устройстве нерестовых гнезд, в значительной мере определяет гидрологический и морфологический облик населяемых рек. В этой связи проходных рыб можно рассматривать также в качестве средообразующего агента.

Проходные рыбы имеют первостепенное народнохозяйственное значение. Экономика Дальнего Востока в большой степени определяется результативностью лососевого промысла. Проходные рыбы (в первую очередь, гольцы рода *Salvelinus*) являются одним из основных источников питания народов Крайнего Севера. В этой связи, страны, имеющие арктические территории, рассматривают поддержание численности гольцов как одну из важных сторон проблемы сохранения условий существования народов Крайнего Севера. Корюшки, гольцы, дальневосточные краснопёрки являются повседневной столовой рыбой для населения Дальнего Востока и объектами рекреационного рыболовства, занимающего досуг огромного количества жителей. Они формируют одну из характернейших черт условий жизни на Дальнем Востоке и играют, если смотреть глубже, существенную роль в решении ряда социальных вопросов. Наконец, проходные рыбы Дальнего Востока — перспективнейшие объекты рыбоводства. Стадо кеты, созданное японскими рыбоводами, дает улов, примерно равный вылову всех лососей, получаемому нами на всем огромном пространстве Дальнего Востока.

Эффективность работы отечественных кетовых заводов в десятки раз ниже японских. Для преодоления этого разрыва (помимо высокого технического уровня) нужно обладать знаниями экологии лососей, и в частности их биотического окружения, каковых у нас в настоящее время нет.

Дальневосточные проходные рыбы предстают в таком многообразии феноменов, что у исследователя, естественно, возникает желание привести эти феномены в систему, разобраться в существующих связях. В начале наших работ это желание

усугублялось тем, что представления о проходных рыбах, имеющиеся в литературе, явно не отражали даже того многообразия явлений, с которыми приходилось сталкиваться с первых шагов. В связи с этим возникла задача получения целостного представления о проходных рыбах как о природном и хозяйственном явлении, которое предстает перед наблюдателем системой взаимосвязанных компонентов. Представление о проходных рыбах как о комплексе, как о единстве экологического функционирования и промыслового использования, возникает уже при первом знакомстве с малыми дальневосточными реками, которые с весны до осени поочередно заполняются огромными массами производителей проходных рыб. Эти представления усугубляются наблюдениями в прибрежье моря, где с весны до осени в огромном количестве и тесном контакте друг с другом нагуливается молодь проходных рыб, скатившаяся из рек, а также созревающие особи. В этом месте в это время должны складываться разнообразные отношения между видами: пространственные, трофические (конкурентные), отношения "хищник-жертва". Прибрежье моря представляется своеобразным горнилом, где в тесном контакте формируется численность поколений проходных рыб.

Исследования проводили в течение 25 лет. Естественно, что за столь большой промежуток времени менялась степень изученности видов (в ряде случаев благодаря нашим усилиям), а в соответствии с этим менялись и задачи. Изученность видов в начале нашей работы была различной, но в целом невысокой. Наиболее изученной группой являлись лосося рода *Oncorhynchus* южного Сахалина. В 50-х годах они в общих чертах исследовались П.А. Двининым. Затем познание этих видов было существенно расширено в работах А.И. Смирнова, С.П. Воловика, А.Н. Канидьева, В.Н. Иванкова, М.Л. Крыхтина. Ими были подробно изучены эмбриогенез, скат молоди, гидрологический и гидрохимический режимы нерестовых бугров; определены параметры воспроизводства, изучено влияние хищных рыб на молодь лососей, уточнено представление о популяционной структуре. Обстоятельное исследование нерестилищ тихоокеанских лососей было проведено Ф.Н. Рухловым, а прибрежного периода молоди кеты — А.П. Шершневым.

Вместе с тем, ряд важных вопросов биологии остался за пределами исследований этих авторов, а решение некоторых из них было недостаточно полным в свете требований сегодняшнего дня. Во-первых, был оставлен практически без внимания северный Сахалин — огромная территория с разнообразными природными условиями. К началу наших работ мы о нем знали не намного больше, чем в начале века. Во-вторых, вопросы систематики, популяционной структуры, долгопериодных изменений биологических показателей, особенностей формирования численности поколений, влияние факторов среды, определяющих выживание на различных этапах онтогенеза, а также вопросы прогнозирования численности нуждались в дальнейшей разработке.

Совершенно не были изучены на Сахалине представители семейства корюшковых. Данные по красноперкам были ограничены, информация о них была практически равна нулю, т.к. оставалось не ясным, к какому из видов относились ранее приведенные авторами сведения. Биология сахалинских гольцов оставалась белым пятном. О биологии сахалинского тайменя имелись фрагментарные данные. Миноги на Сахалине не были затронуты исследованиями, а экология их размножения на Дальнем Востоке вообще никем не рассматривалась.

Таким образом, если в отношении лососей рода *Oncorhynchus* у нас имелась существенная база знаний, и речь шла о дальнейшем развитии исследований и уточнении деталей (подчас весьма существенных), то в отношении других видов нам предстояло, по сути дела, сказать первое слово, дать промыслово-биологическое описание на современном уровне.

Что касается исследований основных промысловых видов — горбуши и кеты, то задачи здесь со временем менялись. Если вначале они сводились к определению параметров воспроизводства и установлению лимитирующих факторов, то со временем возникла необходимость убедиться в правильности полученных представлений, в связи с чем потребовалась разработка прогнозов.

Следует также отметить, что, кроме видов, исследованных нами, на Сахалине обитают проходные колюшки родов *Gasterosteus* и *Pungitius*, изучение которых не входило в нашу задачу.

Результаты, полученные в ходе исследования, изложены в следующей последовательности. В двух первых главах приводится краткая физико-географическая характеристика Сахалина, обосновываются методические подходы к исследованию и

дается в общих чертах описание материала. Затем идут главы, посвященные отдельным таксонам. Эти главы расположены в последовательности, традиционно принятой в подобного рода работах. Каждая глава завершается выводами. Однако деление работы на главы на основании определенного таксономического уровня (по видам или родам) мы сочли неудобным. Более целесообразной нам представляется проблемно-таксономическая рубрикация. Так, например, перед нами не стояло проблем, связанных с родами *Oncorhynchus* и *Salvelinus* как таковыми, но возникли проблемы, касающиеся отдельных видов этих родов. Поэтому в книге нет глав, посвященных родам *Oncorhynchus* и *Salvelinus*, но имеются главы, посвященные отдельным видам, входящим в них. В отличие от этого роды *Triboloclon*, *Hiu/m*, *Hypomesus*, *Lethenteron* являются предметом специальных исследований, и мы посвящаем им отдельные главы, рассматривая виды, входящие в эти роды, в пределах соответствующих глав. Решение большого числа частных вопросов позволило нам сделать ряд теоретических обобщений и практических рекомендаций, которые излагаются в главе "Теоретические и практические следствия". Завершают работу "Заключение и выводы", где в обобщенной форме кратко резюмируются основные результаты наших исследований.

В процессе работы мне приходилось кооперироваться с достаточно широким кругом специалистов, в число которых входят сотрудники ВНИРО, СахНИРО, Сахалинрыбвода, студенты-дипломники МГУ и Кубанского университета, без участия и помощи которых эта работа не могла быть выполнена. Особо следует сказать о работах, проведенных совместно с А.А. Чуриковым на заливах северо-восточного Сахалина, которые явились, по сути дела, первым на Дальнем Востоке исследованием рыб солоноватых водоемов и дали представление о нагульном периоде жизни ряда проходных видов. Я благодарен сотрудникам ВНИРО Т.И. Булгаковой и З.И. Кизнеру за консультации по математической обработке материалов.

Выражаю глубокую благодарность руководству и сотрудникам Сахалинрыбвода, чьей поддержкой пользовался на протяжении всего периода работы, а также сотруднице СахНИРО Ковтун А.А., совместно с которой в течение многих лет проводились исследования кеты и горбуши северного Сахалина.

Глава I

Физико-географическая характеристика Сахалина

Климатические особенности Сахалина в большой степени определяются его значительной меридиональной протяженностью, принадлежностью к бассейнам Японского и Охотского морей и, следовательно, характером омывающих морских течений, наличием горных хребтов, способствующих формированию микроклиматических зон. Этими факторами обуславливаются существенные климатические различия между восточными и западными, северными и южными, периферийными и центральными районами острова.

Восточное побережье острова находится под воздействием холодного Сахалинского течения, а западное — теплое Цусимского. В соответствии с этим климат на восточном побережье более суровый, чем на западном. Климат Тымь-Поронайской долины, расположенной в центральной части острова и защищенной с запада Западно-Сахалинскими и с востока Восточно-Сахалинскими горами, близок к континентальному. Северо-западный Сахалин (к северу от поселка Погиби) находится под сильным воздействием стока реки Амур, опресняющего и обогревающего воды, омывающие сахалинское побережье.

Рельеф Сахалина неоднороден: с юга до Набильского залива он формируется вытянутыми в меридиональном направлении Восточно- и Западно-Сахалинскими горами, состоящими из ряда горных цепей и хребтов и расположенными между ними Тымь-Поронайской и Сусуинской долинами. Севернее широты окончания Набильского хребта находится Северо-Сахалинская равнина — обширная холмистая низменность.

Особенности рельефа определяют специфику гидрографической сети Сахалина. Большинство рек имеет широтную направленность, стекая со склона Восточно- и Западно-Сахалинских гор в Охотское море и Татарский пролив или внутрь острова в Тымь-Поронайскую долину. Крупнейшие реки Сахалина Поронай и Тымь, протекающие по Тымь-Поронайской долине, имеют преимущественно меридиональную направленность. Водораздел между ними находится на Палевских высотах, его абсолютная отметка немногим более 100 м. Северо-Сахалинская равнина обладает широко развитой речной сетью и слабовыраженными водоразделами.

Средняя величина гидрологической сети на Сахалине равна 1,3 км/км², в горных районах она повышается до 2,0-2,3 км/км². Общее количество рек на Сахалине превышает 61 тыс, из них 99 % приходится на малые реки (табл. 1) [Ресурсы ..., 1964; Шульгин, 1971].

Сток сахалинских рек формируется снеговыми, дождевыми и подземными водами. Доля этих компонентов меняется в зависимости от района острова, равно как меняется и внутригодовой режим стока. На Северо-Сахалинской равнине преобладает подземное питание рек. Для горной части Сахалина характерно уменьшение (с севера на юг) доли снегового и увеличение доли дождевого питания. На западных склонах гор преобладает снеговой сток, на восточных склонах — дождевой [Федорова, 1967].

Распределение стока в течение года зависит главным образом от характера питания рек, обусловленного климатическими особенностями и рельефом. Для рек Сахалина в целом характерны низкий зимний сток (8-15 %), наибольший сток в мае (25-40 %), значительный июньский (16-28 %), низкий (в 3-6 раз меньший по сравнению с весенним) сток в летние месяцы (июль-август), увеличение стока в сентябре-октябре за счет осадков (в отдельных реках 20-30 %) [Федорова, 1967]. В отдельные годы летне-осенние па-

водки вследствие выпадения обильных дождей превышают весеннее половодье. Наиболее катастрофическими в этом отношении были паводки в 1951, 1957, 1959, 1961, 1965, 1981 гг.

Таблица 1. Число и протяженность рек острова Сахалин

Длина, км	Число рек	Суммарная протяженность	
		км	%
Меньше 10	60176	75108	77
10–25	782	11561	12
26–50	156	5496	6
51–100	51	3520	3
101–200	10	1279	1
201–500	2	680	1
Всего	61177	97644	100

Большинство рек острова берет начало на Западно- и Восточно-Сахалинских горах. Это, как правило, типично горные водотоки. Длина основных нерестовых рек 40–50 км, площадь водосбора 200–300 км². Они имеют узкие долины, быстрое течение; зона подпора, вызванная приливами, простирается на 2–3 км. В низовьях имеются небольшие эстуарии. Устья ряда рек в период летней межени часто замыкаются на несколько часов. Нерестилища лососей начинаются в 1,5–3,0 км от устья.

Реки Северо-Сахалинской равнины существенно отличаются от остальных сахалинских рек: имеют более медленное течение, в нижней части на протяжении 10–20 км у них типично равнинный характер. Обилие болот и озерно-болотных отложений придает воде красноватый оттенок (особенно в нижнем течении). Нерестилища лососей расположены в 5–20 км от устьев. Рекам Северо-Сахалинской равнины свойственны самые низкие на острове колебания годового стока ($\pm 30\%$), чему способствует регулирующая деятельность грунтов озер и болот [Атлас ..., 1967]

Условия обитания проходных рыб на Сахалине во многом определяются особенностями береговой линии на различных его участках. Берега западных районов Сахалина слабо изрезаны. На побережье существуют лишь два небольших ярко выраженных залива: Тык и Виахту. В низовьях рек имеются эстуарии протяженностью до нескольких сот метров. Северное и северо-восточное побережья изрезаны многочисленными лагунами, самой северной из них является залив Байкал, южной — зал. Луньский. Протяженность наиболее крупных лагун составляет несколько десятков километров. Общая протяженность береговой линии между заливами Байкал и Луньский превышает 500 км, из них 59 % приходится на типично лагунный берег. Каждая лагуна является эстуарием одной или нескольких рек, впадающих в нее. Так, Ныйский залив служит эстуарием реки Тымь, залив Набильский — эстуарием реки Набиль, залив Чайво — рек Вал, Эвай, Аскасай, Большой Горомай, Нутово.

Гидрологический режим заливов лабилен. Он определяется влиянием речного стока и приливо-отливных явлений, обуславливающих значительные суточные изменения уровня воды, температуры и солености.

Активный волновой режим Охотского моря определяет высокую динамичность берегов. Лагунные проливы являются наиболее динамичными формами берега. Миграция береговой линии проливов осуществляется со скоростью 20–50 м/год. По размерам и времени существования проливы разделяются на два типа: постоянные и сезонные. К первому типу относятся проливы крупных лагун с большой площадью поперечного сечения и глубиной (Ныйский и Набильский заливы). Второй тип образуют проливы малых лагун (Куэгда, Уркт, Эхаби); во время осенних штормов они полностью замыкаются и восстанавливаются весной, когда подъем воды в реках, впадающих в лагуны, приводит к прорыву перемычек [Бровко, 1975, 1979].

На Сахалине имеется большое количество озер, которые по своему происхождению и режиму подразделяются на две основные группы: 1 — старицы в бассейнах крупных рек (Тымь, Поронай); 2 — лагунные озера морских побережий.

Озера второй группы образуются в результате смещения береговой линии и обособления заливов бухт при намыве береговых кос. Эти озера в ряде случаев сохраняют связь с морем и имеют солоноватую воду [Григорьев, 1964].

Глава II

Материалы и методика

Фундамент наших исследований был заложен во время проведения круглогодичных наблюдений за воспроизводством горбуши, кеты, симы, кижуча и гольца, выполненных в 1960-1963 гг. на реке Тымь. Они включали учет производителей, покатной молоди, икры и личинок в нерестовых буграх, наблюдения за питанием, ростом и сезонным распределением молоди, определение нерестовых площадей, сроков выхода молоди из грунта. За последующие годы было проведено детальное исследование гольцов, изучение систематики и экологии корюшки, на что ушло около 10 лет, исследование систематики и размножения дальневосточных красноперок, размножения миног и лагунной сельди. Буквально по крохам собирались материалы по биологии сахалинского тайменя, весьма малодоступного для исследований вида.

Важное место в наших материалах занимают данные контрольно-наблюдательных станций Сахалинрыбвода, на одной из которых мне довелось работать. Мы обработали по единой схеме данные всех станций со дня их образования. Затем на основании этой информации и сведений о среде было проведено изучение закономерностей воспроизводства горбуши и кеты.

Большое количество видов, которыми мы занимались, и широкий круг интересовавших нас вопросов (питание, рост, размножение, эмбриогенез, динамика численности, поведение, систематика) определили выбор методов исследований. Во многих случаях мы ориентировались на обнаружение больших различий и пользовались грубыми методами. Так, при изучении питания мы обычно определяли беспозвоночных до отряда. Однако даже такое приближенное определение позволяло обнаруживать различия в особенностях питания изученных видов рыб. При исследовании эмбрионального развития мы не вдавались в детали органогенеза, но пытались определить продолжительность развития, получить представление о сроках прохождения отдельных стадий, времени вылупления личинок и ската молоди с нерестилищ. Наше исследование эмбриогенеза корюшковых носило сугубо ориентировочный характер, однако, учитывая большую научную и практическую важность этого вопроса, мы предложили его в качестве темы кандидатской диссертации нашему аспиранту ВНИРО А.М. Шадрину, который выполнил соответствующие исследования на уровне современной эмбриологии. В данной книге мы не касаемся полученных им результатов, изложенных в его диссертации и в ряде публикаций [Шадрин, 1988а, б; 1989а, б, в], поскольку они были получены практически уже после завершения нашей работы.

Схема проведенных исследований малоизученного вида была такова. Сначала по литературным и опросным данным выяснялось его распространение, затем выбирался модельный водоем для наблюдений. Проводилось изучение нерестового хода и нереста. Определялись сроки хода, биологические показатели производителей, велись наблюдения за температурой и уровнем воды, распределением производителей в потоке. Аналогично осуществлялись наблюдения на нерестилищах. Определялись сроки нереста, описывались нерестилища, характер кладок икры, велись гидрометеонаблюдения, изучалось питание рыб, поедающих икру, ставились опыты по эмбриогенезу. В зависимости от условий развития икры и эмбрионов описывалось на живом материале или на фиксированном, а также по фотографиям. Определялись время пребывания молоди на нерестили-

цах, время ската с нерестилищ и соответственно условия в море в тех районах, куда падает молодь. Затем в течение нескольких месяцев изучался нагул рыбы в заливах. При этом старались охватить наблюдениями все возрастные группы. Пробы на размерно-возрастной состав брали довольно часто — примерно раз в 5-10 дней. Кроме того, проводились суточные станции для определения ритмики пищевой активности и рационов. Наши данные позволяли нам также судить о росте рыб в летне-осенний период, о сезонных особенностях питания и на этой основе рассчитывать суточные рационы по уравнению балансового равенства.

Изучая содержимое желудков, мы определяли видовую принадлежность и размеры съеденных рыб. Это, наряду со знанием размерного состава нерестовых и нагульных стад, дало нам возможность определить место каждого вида в ихтиоценозах. Рассматривая какой-либо вид в качестве жертвы, можно установить, какие виды-хищники его потребляют, на какие размерные группы этого вида-жертвы действует тот или иной хищник. В свою очередь, изучая питание того же вида, мы определяли на какие виды-жертвы и как воздействует он в качестве хищника. Таким образом мы выясняли аспекты существующей системы экологических связей.

Подобная система наблюдений позволила нам описать или существенно уточнить миграционные циклы некоторых видов рыб и в ряде случаев получить представление о размерах, месте и времени посленерестовой смертности.

В исследованиях систематики мы использовали как основной рабочий инструмент морфометрический анализ. Однако для окончательного суждения привлекались имеющиеся у нас данные по экологии.

Представления о систематике корюшек и красноперок, имевшиеся к началу наших исследований, в основном были получены в результате анализа музейных экземпляров. Мы же использовали популяционный подход, стараясь брать репрезентативные пробы на нерестилищах в достаточно большом числе мест. Особое внимание уделялось анализу брачной окраски, которая в ряде групп рыб является весьма надежным диагностическим признаком, свидетельствующим о существовании репродуктивной изоляции.

В книге мы старались не касаться вопросов искусственного разведения лососей, т.к. это большая самостоятельная проблема, за исключением двух случаев: 1) когда влияние рыбоводства было необходимо учесть при оценке параметров естественного воспроизводства; 2) когда мы получали результаты, которые могли быть прямо использованы в рыбоводстве.

Такова общая схема наблюдений и сбора материалов. При решении частных вопросов разрабатывались разные методические подходы, описание которых приведено по ходу изложения. Перечень видов, изученных нами, и объем материалов, собранных по тому или иному вопросу, приведены в табл. 2.

При морфометрическом анализе промеры и просчеты проводили по стандартной схеме [Правдин, 1966]. У рыб вычисляли в процентах от длины тела по Смитту (l_{sm}): длину тела до конца чешуйного покрова (l), длину туловища (l_t), длину головы (l_c), длину рыла (l_i), горизонтальный диаметр глаза (do), межглазничное пространство (lo), длину заглазничного отдела головы (lor), длину верхней челюсти (l_{max}), ширину верхней челюсти (md), длину нижней челюсти (l_{md}), высоту головы через середину глаза (ho), высоту головы у затылка (Hc), наибольшую (H) и наименьшую (h) высоты тела, антедорсальное (aD) и постдорсальное (Pd) расстояния, расстояние от конца основания спинного плавника до начала основания жирового (DDI), антевентральное (aV), антеанальное (aA), пекто-вентральное (PV) и вентроанальное (VA) расстояния, длину хвостового стебля (pl), длину основания спинного плавника (ID), высоту спинного плавника (hD), соответственно анального (IA , hA), длину брюшного (IV) и грудного (IP) плавников. Из меристических признаков подсчитывали число поперечных рядов чешуи (squ), число чешуи в боковой линии (ll), число лучей в спинном (D), анальном (A), брюшном и грудном (P) плавниках; число жаберных лучей (rb), жаберных тычинок (sb), пилорических придатков ($p.app$) и позвонков ($vert$), считая с уростилем. Все измерения и подсчеты проводили на фиксированных 4 %-ным раствором формальдегида рыбах, по левой стороне чела, под бинокляром. Пластические признаки измеряли у половозрелых рыб, пойманных во время нереста.

В работе широко использованы многолетние данные Сахалинского управления гидрометеослужбы по гидрологическому режиму рек, осадкам, температуре воздуха. Термические условия в прибрежных участках моря характеризуются судовыми данными о температуре поверхностного слоя воды, а также данными береговых наблюдательных пунктов.

Таблица 2. Перечень изученных видов и количество материалов

Вид рыбы	Исследовано популяций (стад)	n популяций × лет наблюдений	Учет локатной молоди (n популяций × лет наблюдений)	Определение возраста, экз. рыб	Исследование питания счетно-весовым методом, экз. рыб	Суточные станции питания	Морфометрия, экз. рыб	Эмбриогенез, серия опытов
<i>Lethenteron japonicum</i>	2	4	3	—	—	—	30	—
<i>L. kessleri</i>	3	8	—	—	—	—	190	—
<i>Clupea pallasii</i>	1	2	—	534	300	—	—	4
<i>Salvelinus alpinus</i> проходная форма	3	12	1	1815	3042	1	100	—
<i>S. alpinus</i> жилая форма	9	12	—	518	301	—	310	—
<i>S. leucomaenis</i>	8	12	1	867	622	—	50	—
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	8	125	125	—	—	—	—	—
<i>O. keta</i>	3	35	35	8300	80	—	—	—
<i>O. kisutch</i>	3	8	1	1050	460	2	—	—
<i>O. masu</i>	7	12	1	1950	568	2	—	—
<i>Hucho perryi</i>	5	9	—	780	690	—	151	—
<i>Coregonus ussuriensis</i>	1	3	—	22	22	—	50	—
<i>Osmerus mordax dentex</i>	7	9	—	6183	1512	3	150	1
<i>Hypomesus olidus</i>	4	4	1	3222	356	2	308	1
<i>H. japonicus</i>	6	6	—	—	—	—	302	—
<i>H. nipponensis</i>	3	4	—	300	—	—	116	1
<i>Tribolodon brandti</i>	2	2	—	150	—	—	58	1
<i>T. hakonensis</i>	4	5	—	583	—	—	105	1
<i>T. ezoe</i>	4	5	—	832	—	—	90	1

Глава III

Миноги рода *Lethenteron* Creaser et Hubbs

В водоемах Дальнего Востока, по современным представлениям, обитают четыре вида миног: *Eudontomyzon morii*; *Lethenteron japonicum*; *L. kessleri*; *L. reissneri* [Vladykov, Kott, 1979; Iwata et al., 1985]; описанный недавно вид *Lethenteron matsubarae* [Vladykov, Kott, 1978] мы включаем в синонимию *L. kessleri* в виду отсутствия каких-либо различий между ними. Согласно Л.С. Бергу [1948], на Сахалине должны встречаться все три упомянутых вида рода *Lethenteron*.

Со времени работ Л.С. Берга [1948, 1961, 1964] представления о систематике дальневосточных миног существенно изменились. Так, согласно системе родов, предложенной В.Д. Владыковым и У.И. Фоллетом [Vladykov, Follett, 1967], дальневосточные миноги выделены из рода *Lampetra* в роды *Lethenteron* и *Eudontomyzon*. Ареал *L. reissneri* в настоящее время ограничивают материковым побережьем к югу от устья Амура, Сахалином, Хоккайдо и северной частью Хонсю [Vladykov, Kott, 1979]. Ранее считалось, что эта минога распространена вплоть до Анадыря. *L. kessleri*, рассматривающийся Л.С. Бергом в качестве подвида *L. japonicum*, возведен в ранг вида [Полторыхина, 1974, 1979; Nakamura, 1963; Iwata et al., 1985]. Основанием для этого послужило обширное перекрытие ареалов.

В пределах рода *Lethenteron* *L. reissneri* диагностируется по числу туловищных миомеров, которых бывает 56-67. У *L. kessleri* их насчитывается 65-73, у *L. japonicum* — 68-77 [Берг, 1961; Iwata et al., 1985]. Неперекрывание этого признака у *L. reissneri* и *L. kessleri* составляет более 99 %. *L. kessleri* и *L. japonicum* диагностируются по длине тела половозрелых особей. Длина особей первого вида не бывает более 23 см, длина второго — менее 23 см [Морозова, 1956; Полторыхина, 1973, 1974; Савваитова, Максимов, 1978]. Необходимо отметить, что в первоописаниях *L. reissneri* и *L. kessleri* [Дыбовский, 1869; Дыбовский, 1877; Аникин, 1905] число туловищных миомеров не указывалось. Не указывалось оно и в ряде более поздних работ [Абакумов, 1960]. Поэтому не всегда бывает ясно, с каким видом авторы имели дело. Если в отношении *L. kessleri* этот недостаток был восполнен последующими сборами, то в отношении *L. reissneri* нам представляется насущно необходимым получение экземпляров из типового местообитания — рек Онон и Ингода, расположенных в верхней части бассейна Амура. Весьма вероятно, что в дальнейшем, при использовании для диагностики числа туловищных миомеров, к *L. kessleri* будет отнесена часть миног, принимаемых ранее за *L. reissneri*.

Вопрос о видовой самостоятельности и практическом распознавании *L. japonicum* и *L. kessleri* осложняется, однако, известными случаями их совместного нереста [Савваитова, Максимов, 1978] и наличием у *L. japonicum* особей, созревающих в пресных водах, по длине тела не отличающихся от *L. kessleri* [Iwata, Hamada, 1986].

Нами исследовались миноги из сахалинских рек, впадающих в Охотское море (Тынь, Нерпичья, Мелкая, Очепуха) и в залив Анива (Шешкевича, ручьи, впадающие в озеро Табисанское), а также ручьевая минога с острова Итуруп. Наиболее подробно изучались миноги рек Тынь и Очепуха, из остальных водоемов имелись лишь небольшие пробы.

При анализе мы измеряли длину тела, подсчитывали число боковых губных зубов, зубов на нижнечелюстной пластинке (при этом краевые зубы, обычно раздвоенные, при статистической обработке принимались за один зуб), отмечали наличие или отсутствие

нижнегубных зубов, подсчитывали число туловищных миомеров. Нижнегубные зубы были обнаружены у всех исследованных особей. Число боковых губных зубов оказалось признаком малоинформативным из-за крайне слабой изменчивости.

В результате предпринятых усилий в водоемах Сахалина были обнаружены два вида миног: *L. kessleri* и *L. japonicum*. Последний вид по числу туловищных миомеров не отличался от японских популяций (соответственно 68-75 и 68-77) [Iwata et al., 1985] (табл. 3).

По числу зубов на нижнечелюстной пластине он был сходен с амурской миногой [Морозова, 1956]. Как на Сахалине, так и в Амуре резко преобладают особи, имеющие 6 зубов (табл. 4). Согласно данным А. Иваты с соавторами [Iwata et al., 1985], *L. japonicum* из рек острова Хоккайдо по числу зубов на нижнечелюстной пластине существенно отличается от особей из сахалинских популяций, хотя отсутствие указаний на систему подсчета зубов в статье этих авторов затрудняет сравнение. По размерам *L. japonicum* из р. Тымь близок к амурской миноге (длина половозрелых особей колеблется соответственно от 34 до 57 и от 30 до 55 см) и превосходит камчатскую миногу, длина которой колеблется от 23 до 32 см [Савваитова, Максимов, 1978]. У *L. kessleri* число туловищных миомеров составляло от 64 до 76, зубов на нижнечелюстной пластине от 7 до 11. У миног японских популяций число туловищных миомеров колебалось от 65 до 73 (см. табл. 3).

Поскольку факты совместного нереста ставят под сомнение видовую самостоятельность *L. kessleri* и *L. japonicum*, мы прежде, чем пытаться оценить их таксономические отношения, охарактеризуем отношения репродуктивные и дадим краткую характеристику образа жизни.

Нерестовый ход *L. japonicum* в р. Тымь начинается осенью, прекращается в зимние месяцы и возобновляется в мае. Производители, зашедшие в реку осенью, встречаются в январе в 70 км от устья. В малых реках (Очепуха) отмечается только весенний заход производителей. В больших реках минога поднимается до самых верховьев, заходя во все крупные притоки, в малых реках нерестилища начинаются в нескольких километрах от устья.

Сроки нереста проходной и ручьевой миног совпадают. На южном Сахалине нерест происходит во второй половине мая — первой половине июня, на северном — в июне — первой половине июля. Температура воды на нерестилищах колеблется от 8 до 15°C.

В массе ручьевая минога нерестует на меньшей глубине, чем проходная, и при меньшей скорости течения, предпочитая мелководные протоки. В основном русле рек гнезда ручьевой миноги располагаются обычно на мелководье у берегов. Глубина воды в местах нереста колеблется от 15 до 60 см, скорость течения — от 0,3 до 1,5 м/с. Проходная минога предпочитает стрежневые участки, избегая однако стремнин. Скорость течения на нерестилищах 0,4-2,0 м/с, глубина воды — 20-80 см.

Нерестовое гнездо проходной миноги представляет собой вырытую производителями ямку глубиной до 10 см, диаметром около 40 см. Ввиду малочисленности проходной миноги на Сахалине гнезда ее часто расположены одиночно, на большом расстоянии друг от друга. Однако в годы с повышенной численностью встречаются скопления гнезд (до 5-7 на 100 м²). Количество производителей, одновременно находящихся на одном гнезде, по нашим наблюдениям, не превышало 8 экз. Обычно же их насчитывается 4-6 экз. Нередки гнезда, на которых нерестует лишь пара производителей. Соотношение полов бывает различным, например, 2 самки и 5 самцов, 4 самки и 3 самца. Отмечаются случаи, когда одно гнездо в течение нерестового периода используется неоднократно производителями разных сроков подходов.

Нерест ручьевой миноги в реках Тымь и Очепуха имел различия, которые, возможно, связаны с особенностями морфологии этих водоемов, а также с различиями в численности производителей (в реке Очепуха численность меньше). В бассейне Тыми нерестилище ручьевой миноги обычно представляет собой участок мелкого плеса с относительно быстрым течением. Длина таких участков (по течению) составляет 10-15 м, ширина 2-3 м. Гнезда концентрируются на стрежне. Расстояние между подобными нерестилищами составляет от 50 до нескольких сотен метров. На каждом нерестилище находится от нескольких десятков до двух-трех сотен производителей. В пределах нерестилища они держатся группами. По периферии располагаются одиночные особи и пары производителей, ближе к центру находится несколько групп по 3-4 производителя, центр нерестилища занимают 1-3 группы, в каждую из которых входят от 20-30 до 100-120 особей. Все производители заняты устройством гнезд, благодаря чему площадь нерестилищ оказывается свободной от ила, что, несомненно, улучшает водообмен и газовый режим в гнездах.

Таблица 3. Число туловищных миомеров у миног *Lethenteron japonicum* и *L. kessleri*

Вид миноги, место сбора материала	Число миомеров, шт.														Число исследованных рыб, экз.	$M \pm m$	σ
	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77			
<i>L. japonicum</i> р. Даги	-	-	-	-	1	1	5	2	3	1	-	1	-	-	14	70,93 ± 0,37	1,37
<i>L. japonicum</i> р. Тымь	-	-	-	-	1	-	1	2	4	3	2	1	-	-	14	72,14 ± 0,01	1,01
<i>L. japonicum</i> о. Хоккайдо*	-	-	-	-	2	6	11	16	13	13	9	5	4	2	81	72,10 ± 0,23	2,09
<i>L. kessleri</i> р. Тымь	2	5	12	25	38	34	16	3	2	2	1	-	-	-	140	68,19 ± 0,14	1,61
<i>L. kessleri</i> р. Очелуха	-	-	2	2	4	2	3	3	1	-	-	-	-	-	17	68,88 ± 0,37	1,54
<i>L. kessleri</i> о. Итуруп	-	-	-	-	2	2	3	3	5	1	1	2	1	-	20	71,50 ± 0,45	2,01
<i>L. kessleri</i> о. Хоккайдо*	-	3	10	10	25	27	20	17	6	5	-	-	-	-	123	69,04 ± 0,17	1,87

* [Iwata et al., 1985]

Таблица 4. Число зубов на нижнечелюстной пластине у миног *Lethenteron japonicum* и *L. kessleri*

Вид миноги, место сбора	Число зубов, шт						Число исследованных рыб, экз.	$M \pm m$	σ
	6	7	8	9	10	11			
<i>L. japonicum</i> :									
р. Даги	10	1	2	—	—	—	13	$6,38 \pm 0,18$	0,65
р. Тымь	11	1	1	—	1	—	14	$6,50 \pm 0,29$	1,08
р. Амур*	595	53	—	—	—	—	648	$6,08 \pm 0,01$	0,28
<i>L. kessleri</i> :									
р. Тымь	19	47	17	4	—	1	88	$7,11 \pm 0,09$	0,12
р. Очепуха	11	3	1	—	—	—	15	$6,33 \pm 0,13$	0,49
о. Итуруп	38	12	—	—	—	—	50	$6,24 \pm 0,06$	0,39

*[Морозова, 1956].

Гнезда, на которых находятся большие скопления производителей, представляют собой ямки глубиной 5-10, длиной 25-30, шириной 20-25 см. Гнезда, на которых находятся 1-3 производителя бывают меньших размеров (примерно 10 x 15 см). В пределах нерестилища от 5 до 20 особей в течение 10 мин перемещаются с гнезда на гнездо, обычно присоединяясь к наибольшим скоплениям или отделяясь от них. Реже происходят их перемещения между гнездами, на которых находятся 1-3 производителя. Соотношение полов на отдельных гнездах не подчиняется какой-либо закономерности. В целом же в нерестовом стаде ручьевой миноги численно преобладают самцы. В 1984 г. они составляли 67,5 %, в 1988 — 68,1 %. Доля самцов увеличивается к концу нереста. Численное преобладание самцов на нерестилищах отмечалось у разных видов миног [Абакумов, 1960; Dendy, Scott, 1953; Hardisty, 1961]. Это происходит как вследствие изначально большей численности самцов, так и вследствие их способности задерживаться на нерестилищах, нерестуя со вновь подошедшими самками [Смирнов, 1954].

В Очепухе ручьевая минога не образует таких больших концентраций, как в Тыми. Отдельные нерестилища в Очепухе гораздо меньше по размерам. Их длина не превышает 2-3 м, ширина — 0,5-1,0 м. Обычно же это единичные гнезда или компактно в цепочку расположенные 2-3 гнезда. Одновременно на нерестилище находится не более 10-15 производителей, чаще бывает 4-5 особей. В одно гнездо в течение сезона нереста поочередно откладывают икру несколько самок. Если первые производители строят гнездо около суток, то последующие лишь подновляют его в течение 1-2 ч. Нам довелось наблюдать, как имевшиеся на обширном плесе Очепухи четыре гнезда ручьевой миноги в течение нерестового сезона неоднократно использовались производителями, которые предпочитали выметывать икру на уже расчищенных площадках, а не устраивать новые. Эти гнезда находились на значительном расстоянии друг от друга и зрительно были трудно различимы для плывущих у дна миног. Особенно трудно было распознавать гнезда в те дни, когда они пустовали, поэтому можно предположить, что производители обнаруживали их по запаху или по другим информативным следам [Наумов, 1973; Шилов, 1977].

Таким образом, особям как ручьевой, так и проходной миноги, подходящим на нерест, свойственно присоединяться к уже нерестующим производителям, образуя на гнезде многочисленные группы. Кроме того, миноги часто повторно используют нерестовые гнезда, на которые они, видимо, привлекаются запахом отложенной ранее икры. Этим характер повторного использования гнезд миногами отличается от такового у лососей рода *Oncorhynchus*. У горбуши, например, в годы высокой численности перекапывание гнезд не имеет прицельного характера. У осенней кеты оно может быть прицельным, но ориентированным в первую очередь на выходы грунтовых вод, а не на следы нерестовой деятельности других производителей.

Способность миног привлекаться нерестующими особями и построенными ранее нерестовыми гнездами следует иметь в виду при анализе случаев совместного нереста особей проходной и ручьевой формы. Последний в реках Сахалина — явление обычное. Мы наблюдали совместный нерест в бассейне Тыми, сотрудники СахТИНРО А.И. Жульков и А.А. Ковтун [личное сообщение] наблюдали его в реках Нерпичья и Богатая.

При совместном нересте встречаются гнезда, на которых находятся как самцы, так и самки обеих форм, а также гнезда, где каждая форма представлена особями лишь одного пола, например, 1 проходной самец и 3 ручьевых самки, 3 проходных самки и 4 ручьевых самца. Следует, однако, заметить, что соотношение полов определялось нами в момент облова гнезда. Вполне допустимо, что в дальнейшем к нему подошли бы особи противоположного пола каждой формы.

Случаи совместного нереста проходной и ручьевого миног отмечаются чаще в маловодные, чем в многоводные годы. Это представляется естественным, так как в маловодные годы пересыхают многие мелкие протоки, где обычно нерестует ручьевая минога. В Тьме в 1988 г. совместный нерест наблюдался чаще, чем в 1984 г. Расходы воды в июне в эти годы в районе нерестилищ миног составляли соответственно 33,6 и 67,2 м³/с.

Как известно, при нересте самцы и самки миноги копулируют и оплодотворение икры происходит в момент ее вымета [Абакумов, 1960; McIntyre, 1969; Hardisty, Potter, 1971a и др.]. Возможность успешной копуляции особей проходной и ручьевого форм, существенно различающихся по размерам, представляется сомнительной. Подобные сомнения высказывались ранее в отношении возможности гибридизации между *Lampetra planed* и *Lampetra fluviatilis* [Hardisty, 1969; Huggins, Thompson, 1970; Hardisty, Potter, 1971b]. Нам внешне успешной копуляции проходной и ручьевого миног наблюдать не доводилось.

Поскольку у миног не обнаружено регистрирующих структур, о возрасте их судят на основании анализа размерных рядов [Морозова, 1956; Абакумов, 1960; Кузнецов, 1971]. Ранее неоднократно высказывалось мнение, что метаморфоз у миног происходит лишь в одном возрасте, на пятом или шестом году у разных видов [Кузнецов, 1971]. Следовательно, нерестовое стадо ручьевых миног и покатная молодь проходных должны быть представлены единственной возрастной группой. Однако столь жесткая фиксированность метаморфоза и созревания у животных с подобной продолжительностью жизни представляется маловероятной. У рыб, предельный возраст которых достигает 6 лет, созревание происходит обычно в течение 2-3 лет.

Способность миног претерпевать метаморфоз и созревать в разном возрасте была доказана экспериментально на примере мичиганской пресноводной миноги *Ichthyomyzon fossor* [Purvis, 1970] и в дальнейшем принимается как очевидное явление [Seagle et al., 1982; и др.].

По нашим данным, предельный возраст пескороек (безотносительно видовой принадлежности) достигает 5 лет (4+) (рис. 1). Если допустить, что скорость роста пескороек проходной и ручьевого форм была одинаковой, то, сопоставляя размеры пескороек, производителей ручьевого и покатной молоди проходной миноги, можно прийти к выводу, что метаморфоз и созревание ручьевого миноги происходят в возрасте 3-5 лет (при этом основная масса созревает в возрасте 4 лет). Скаты молоди проходной миноги в Тьме происходит преимущественно в 4-годовалом, а в Даги — в 5-годовалом возрасте (см. рис. 1 и 2).

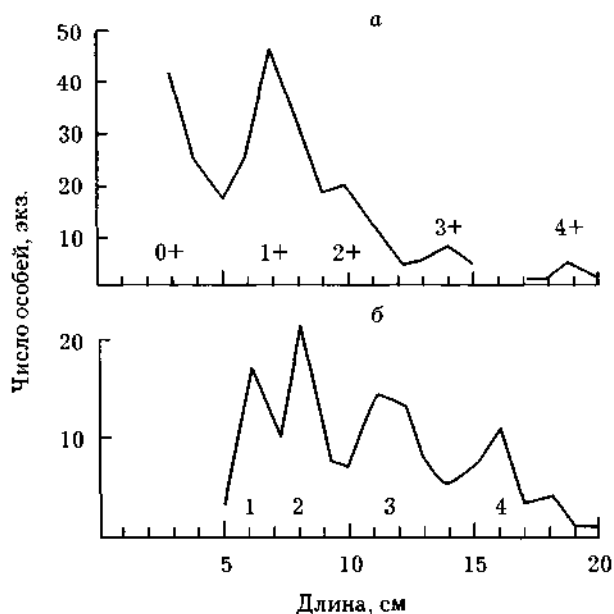


Рис. 1. Размеры пескороек в реке Тьме: а — мигрирующих особей в июне — июле; б — на нерестилищах тихоокеанских лососей в верховьях Тьмы в декабре — феврале. Цифрами обозначен предполагаемый возраст размерных групп

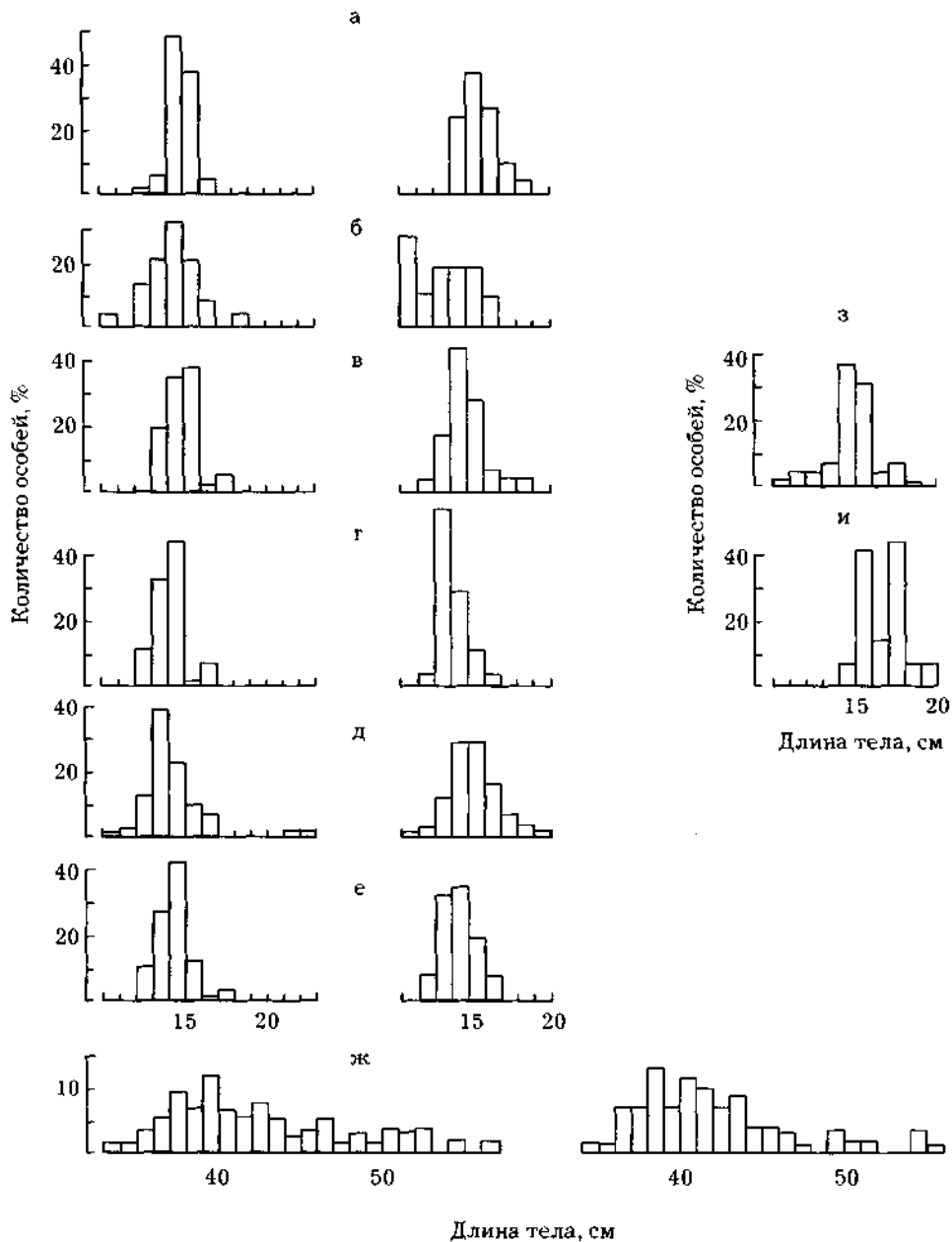


Рис. 2. Размерный состав половозрелых особей и покатной молоди миног:
а-е — производители *L. kessleri*: *а* — острова Итуруп в 1983, 1988 гг.; *б* — реки Очепуха в 1985, 1987 гг.;
в-с — реки Тымь соответственно в 1965, 1970, 1984, 1988 гг.; *ж* — производители *L. japonicum*
 реки Тымь в 1963-1988 гг. (*а-ж* — слева — самки, справа — самцы); *з, и* — покатая молодь *L. japonicum*
 соответственно реки Тымь в 1961-1963 гг., реки Даги в 1987 г.

Принадлежность пескороек к проходной или ручьевой форме нами не определялась. Однако, исходя из подавляющего численного превосходства ручьевой миноги над проходной, не будет ошибочным утверждение, что среди пескороек преобладает ручьевая минога. Исходя из этого, представляется весьма вероятным существование у ручьевой миноги как жилых особей, так и особей-мигрантов. В районе нерестилищ нам встречались пескоройки всех размерных групп, в том числе крупные особи с признаками начавшегося метаморфоза. Эта группа миног не должна совершать протяженных миграций. Вместе с тем, при учете покатной молоди тихоокеанских лососей нами отмечалась миграция пескороек в нижнее и среднее течение Тыми, имеющая четко выраженную сезонную и суточную периодичность [Гриценко, 1968]. Эта миграция происходит в мае — июле. В пределах суток как в паводок, так и в межень пик ее отмечается в ночные часы (рис. 3). Последнее обстоятельство свидетельствует об активном характере подобной миграции. Среди мигрантов встречались все возрастные группы, включая сеголеток.

Экологический смысл подобной миграции заключается в рассеянии особей по участкам среднего и нижнего течения, наиболее богатым органическим илом, служащим пескоройкам кормом. Особи-мигранты ручьевого миноги должны для достижения нерестилищ преодолевать десятки километров. Аналогичные миграции совершаются также европейской ручьевого миногой [Malmqvist, 1980] и сибирской миногой Иртыша [Полторыхина, 1973 а, б].

Скат претерпевшей метаморфоз молоди проходной миноги начинается в III декаде мая и заканчивается к началу июля. Наибольшее количество покатонок встречается в первой половине июня. Молодь во время ската придерживается фарватера, где распределяется по всей толще воды. Все случаи поимки покатоной молоди имели место ночью и ранним утром.

Ранее нами описано сходство особенностей расселения пескороек и ската молоди миног, претерпевшей метаморфоз, со скатом молоди кеты и горбуши [Гриценко, 1968]. Этим мы дополнили картину экологического параллелизма между миногами и лососями, описанного Л.С. Бергом [1932].

Проходная минога в период обитания в море по характеру питания является эктопаразитом рыб, потребляющим их ткани и кровь. Жертвами миноги становятся как мелкие рыбы (тихоокеанская корюшка), так и крупные (тихоокеанские лососи) [Бирман, 1950; Никольский, 1956а]. Европейская речная минога *Lampetra fluviatilis*, напоминающая по образу жизни *L. japonicum*, нападает преимущественно на мелкую рыбу — сельдь и корюшку [Эглите, 1958; Чертов, 1963]. Весьма вероятно, что преимущественное потребление мелкой рыбы свойственно и *L. japonicum*. Однако после нападения миног мелкие особи гибнут, и оценить их роль в рационе миног трудно. Судя по следам миножьих присосок на теле рыб, в прибрежных водах Сахалина наиболее часто подвергаются нападению миног относительно мелкие лососевые рыбы (горбуша и голец); травмированность первой достигает 33,4 %, второго — 46,8 %. Травмированность более крупных лососей — кеты и кижуча гораздо ниже (табл. 5).

Закончив краткий обзор образа жизни сахалинских миног, вернемся к вопросу о таксономических отношениях между *L. japonicum* и *L. kessleri*. Описанные выше особенности их нерестового поведения позволяют двояко оценить их репродуктивные отношения. Так, можно предположить, что проходная и ручьевого миноги чисто механически используют общие гнезда, не скрещиваясь при этом; что следы нерестовой активности или при-

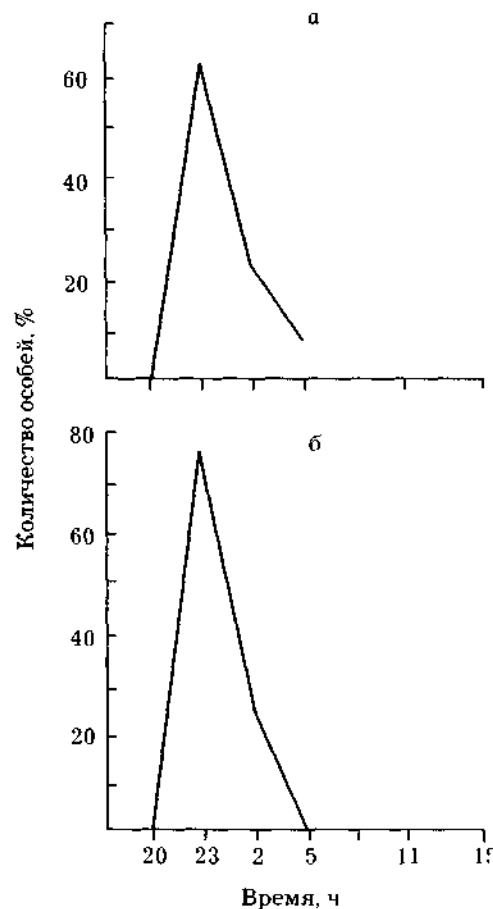


Рис. 3. Внутрисуточная динамика ската пескороек в реке Тымь: а — в период паводка (20 мая — 10 июня); б — в период летней межени (15—31 июля)

Таблица 5. Травмированность лососей миногами в реке Тымь и в заливе Найский в разные годы

Виды рыбы	1960		1961		1962		1963		1964	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Сима	-	-	5	-	200	3,0	55	3,6	-	-
Горбуша	-	-	90	-	60	5,0	550	33,4	200	5,3
Кета	300	0,7	3000	0,17	1600	0,5	50	-	-	-
Кижуч	20	-	200	1,5	-	-	-	-	-	-
Гонец	-	-	95	22,8	110	28,1	90	2,2	400	46,8
Кунджа	-	-	-	-	-	-	-	-	400	0,5

Примечание: 1 — число просмотренных особей, экз.; 2 — количество травмированных рыб, %.

существование нерестающихся особей являются для них привлекающими факторами, активизирующими производителей, репродуктивная же обособленность при этом сохраняется. В пользу такого предположения свидетельствует разница в размерах тела проходной и ручьевой миног. С другой стороны, можно предположить, что совместный нерест является свидетельством репродуктивного единства. Однако при успешной гибридизации проходной и ручьевой миног между ними должно иметься значительное фенотипическое сходство. В Тыми подобного сходства мы не наблюдали. Проходная и ручьевая миноги достоверно различаются по числу туловищных миомеров ($td = 28,15$; $P = 0,01$), причем общее перекрытие составляет более 90 % ($CD = 1,51$) (см. табл. 3). Также существенно различие в числе зубов на нижнечелюстной пластине ($t_d = 2,01$; $P = 0,05$), общее перекрытие составляет 70 % (см. табл. 4). Эти различия свидетельствуют в пользу репродуктивной обособленности проходной и ручьевой миног в бассейне Тыми, а размеры половозрелых особей могут быть использованы как диагностический признак.

Однако число туловищных миомеров и зубов на нижнегубной пластине у ручьевой миноги подвержено значительной географической изменчивости. Так в Очепухе ручьевая минога не отличается от *L. kessleri* из Тыми по числу туловищных миомеров, но по числу зубов на нижнечелюстной пластине сходна с *L. japonicum* из рек Тымь и Даги. Ручьевая минога из водоемов острова Итуруп как по числу туловищных миомеров, так и по числу зубов на нижнечелюстной пластине напоминает проходную миногу из рек Тымь и Даги (см. табл. 3 и 4). Последнее обстоятельство формально позволяет относить ручьевую миногу острова Итуруп как к *L. kessleri*, так и к *L. japonicum*, чьей пресноводной формой она, возможно, является. Если в дальнейшем оправдается последнее предположение, то размеры тела половозрелых особей нельзя будет использовать как диагностический признак, позволяющий различать *L. japonicum* и *L. kessleri*.

Таким образом, на сегодня существование вида *L. kessleri* нам представляется реальным, а ручьевой пресноводной формы *L. japonicum* — вероятным. Возможность существования последней, затрудняя диагностику, не опровергает факт реальности вида *L. kessleri*.

Остановимся кратко на аномалиях строения зубов у *L. kessleri*. Л.С. Берг [1948] приводит описание экземпляра ручьевой миноги из Тыми, у которого нижнегубные зубы расположены в несколько рядов, допуская, что это может быть новый вид. Среди просмотренных нескольких сотен экземпляров ручьевой миноги из Тыми нам встретилась особь с двумя рядами нижнегубных зубов, но, кроме того, отмечены особи с промежуточным состоянием этого признака. Так, у двух экземпляров между нижнегубными и краевыми зубами имелось несколько мелких случайно расположенных зубов. У одного экземпляра линия нижнегубных зубов разделялась на две в средней части и соединялась у конца (рис. 4). Редкость подобных форм и наличие нескольких переходных состояний признака позволяют утверждать, что мы имеем дело не с новым видом, а с индивидуальными аномалиями признака у *L. kessleri*.

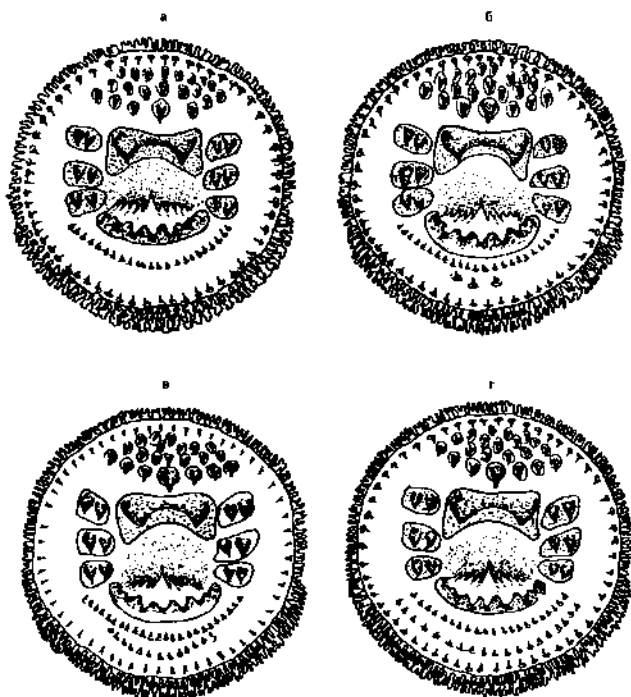


Рис. 4. Изменчивость строения нижнегубных зубов у *L. kessleri* из реки Тымь:
а — норма; б-г — аномалии

Парные виды миног — явление, при котором проходному паразитическому виду сопутствует близкородственный непаразитический ручьевого вид, — широко распространены в сем. Petromyzonidae. Впервые на этот феномен обратил внимание Г. Цанандреа в 1959 г. [цит. по Hardisty, Potter, 1971b]. В свете современных знаний, уместнее говорить о "букетах видов", когда у одного паразитического вида имеется несколько родственных ручьевых непаразитических видов. Подобные "букеты видов" В.Д. Владыковым и Е. Коттом [Vladykov, Kott, 1979] рассматриваются в качестве родов и, по сути дела, составляют основу предложенной ими системы сем. Petromyzonidae. Сама широта распространенности этого явления среди миног разного эволюционного возраста говорит об известном единстве пути видообразования в данной группе животных. Подобное не удивительно, так как краткость периода размножения, однократность нереста, годичный интервал между нерестовыми сезонами, созревание в разном возрасте и при разных размерах тела, а также ассортативность скрещивания создают благоприятные условия для действия диерутивного отбора [Hardisty, Potter, 1971a,b].

По мнению одних исследователей, ручьевые миноги произошли от проходных [Полторыхина, 1979]. В пользу этого предположения говорит наличие зубов у непаразитических хилых миног. По мнению других, проходные и ручьевые миноги происходят от общего политипического предка [Кузнецов, 1971]. Однако все авторы сходятся на том, что основную роль в видообразовании играли онтогенетические перестройки, связанные со сдвигами сроков метаморфоза и созревания. В частности, одним из путей образования карликовых ручьевых миног служило ускорение созревания половых продуктов после метаморфоза.

По К.М. Завадскому [1968], виды, подобные непаразитическим видам миног, могут образовываться от предковой формы политопно и полихронно, сохраняя при этом в однообразной экологической среде определенное генетическое однообразие, поскольку происходят из одного и того же генетического материала. Подобные взгляды разделяются последующими исследователями [Hardisty, 1987].

Естественно также допустить, что из общего предка могут происходить и разные виды. Такими видами в роде *Lethenteron* являются *L. reissneri* и *L. kessleri*. *L. reissneri*, обитающий на юге родового ареала и обладающий чертами южной формы (малое число туловищных миомеров), подобен описанной в этой работе южной форме ручьевого гольца *T. salvelinus*, *T. alpinus*. По всей вероятности, *L. reissneri* является автохтоном Японского моря и сопредельных частей Охотского моря.

В заключение добавим, что проходная минога на Сахалине в силу своей малочисленности не имеет промыслового значения.

Выводы

1. На Сахалине обнаружены два вида миног: *Lethenteron japonicum* и *L. kessleri*, чья таксономическая обособленность подтверждается рядом черт репродуктивного поведения и морфометрическими различиями.

2. Метаморфоз и созревание *L. kessleri* происходят в возрасте 3-5 лет. В этом же возрасте происходят метаморфоз и скат *L. japonicum*.

3. Представляется реальным существование у *L. kessleri* в бассейне Тыми жилых и мигрирующих особей. Первые обитают постоянно в районе нерестилищ, вторые на стадии пескоройки широко расселяются по бассейну реки.

4. Расселение пескороек имеет активный характер и многими чертами напоминает скат молоди лососей.

5. Представляется вероятным существование у *L. japonicum* наряду с проходной также и пресноводной формы, близкой по размерам *L. kessleri*.

Глава IV

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* Valenciennes

По современным представлениям, существуют две экологические формы тихоокеанской сельди — морская и лагунная (озерная), каждая из которых включает ряд локальных стад, являющихся единицами хозяйственного использования и научного исследования [Фролов, 1949, 1950, 1954, 1968; Веденский, 1950; Пробатов, Фролов, 1951, 1958; Румянцев и др., 1958; Рыбникова, 1985]. К морской форме относят сельдь залива Петра Великого, сахалино-хоккайдскую, охотскую, гижигинско-камчатскую, пенжинскую, корфокарагинскую; к лагунной форме — сельдь сахалинских озер Тунайча, Айнского, заливов северо-восточного Сахалина и Сахалинского залива, хоккайдских озер Ноторо, Аккеш, Хинума, камчатских озер Нерпичье, Кулгучное, Топатское. К лагунной форме относят также декастринскую сельдь и сельдей заливов Анива и Терпения. Между морскими и лагунными сельдями существуют значительные различия в образе жизни. Лагунные сельди по сравнению с морскими нерестятся в более поздние календарные сроки при относительно низкой солёности и высокой температуре воды, не совершают протяженных и продолжительных миграций, заходят на зимовку в опресненные водоемы, созревают в сравнительно молодом возрасте и при малых размерах тела. Предельная длина тела, возраст и плодовитость у них относительно невелики (табл. 6).

Далеко не все стада тихоокеанской сельди изучены достаточно подробно. Дефицит информации подчас делает затруднительным отнесение того или иного стада сельди к одной из двух упомянутых форм. В связи с этим на сегодняшний день, возможно, будет уместнее говорить о существовании некоего ряда экологически различающихся популяций, на одном конце которого находятся типично морские сельди, на другом — типично лагунные. В наибольшей мере черты морской формы свойственны сельди залива Петра Великого, черты лагунной формы — стаду озера Ноторо (Хоккайдо), где имеются две группы особей: мигранты и оседлые, не покидающие его пределов [Каппо, 1981]. Среди сахалинских сельдей наиболее выраженными свойствами лагунной формы обладают популяции озер Тунайча и Айнское. Эти сельди нерестятся в солоноватой озерной воде (4 — 7 ‰), молодь их в первый год жизни не покидает озер. В дальнейшем рыбы в течение летних месяцев нагуливаются в море, в районе озер, а осенью возвращаются в них на зимовку [Пробатов, Фролов, 1951; Румянцев и др., 1958; Фролов, 1968].

Сельди декастринская, анивская и залива Терпения занимают промежуточное положение между морскими и лагунными. Они нерестятся в условиях меньшей солёности, чем морские, но большей, чем типично озерные. Места зимовки стад точно не установлены, но, исходя из общей гидрологической обстановки в районах их обитания, солёность в местах зимовки должна быть выше, чем у типично озерных сельдей. В этой связи интересно отметить, что декастринская и анивская сельди осенью на 15 — 40 сут. подходят к берегам в воды с пониженной солёностью, прекращая в это время питаться, после чего откочевывают на зимовку [Пробатов, Козлов, 1954; Дружинин, 1957].

Нами изучалась сельдь Ныйского залива. Предыдущими исследователями было установлено, что она нерестится в заливе и в течение всего лета нагуливается в море неподалеку от залива, заходя в него неоднократно на протяжении летнего нагула. Зимует сельдь в заливе и прилегающих участках моря, опресняемых стоком Тыми [Амброз, 1931а, б; Веденский, 1950; Фролов, 1968].

Таблица 6. Условия воспроизводства и биологические показатели различных стад сельди

Стадо	Сроки нереста*	Температура воды, °С	Соленость (‰) в местах нереста**	Возраст производителей, лет		Длина тела производителей, см		Плодовитость, тыс. икринок	Место зимовки
				предельный	массовый	максимальная	массовая		
Залив Петра Великого (1)	<u>II/II-I/VI</u> II/III-I/IV	0,0-8	31-32	13	3-8	54	26-36	11-134	Залив Петра Великого
Сахалино-хоккайдское (2)	<u>I/IV-II/V</u> I-II/IV	<u>2,5-12</u> 4-6	30-34	18	3-6	33	28-30	17-106	Японское море
Охотское (3)	<u>II/V-I/VII</u> III/V-I/VI	<u>2-14</u> 4-7	<u>30-32</u> 9-32	13	5-8	31	26-28	-	Охотское море
Гижигинско-камчатское (4)	<u>II/V-II/VI</u> II/V-I/VI	<u>3-10</u> 4-7	2,12-28,1	14	5-7	35	26-31	-	- " -
Пенжинское (5)	I/VI-I/VII	<u>7-12</u> 10-12	Данных нет	11	4-7	35	24-29		Предположительно Охотское море
Корфо-карагинское (6)	I/V-I/VI	<u>2-8</u> 3-6	<u>20-32</u> 0-30	13	5-8	38	27-30	8-123	Берингово море
Декастринское (7)	<u>II/V-III/VI</u> III/V-II/VI	<u>1,4-12,0</u> 2,0-5,7	16,6-30,6	9	3-6	33	20-28	9-46	Предположительно северная часть Татарского пролива
Залив Терпения (8)	II/V-II/VII	4-11,4	22-28	8	3-5	данных нет	данных нет	данных нет	Прибрежье залива Терпения
Залив Анива (9)	II/IV-II/VII	2-13	Данных нет	8	3-5	34	21-27	Данных нет	Залив Анива
Сахалинский залив (10)	VI-VII	1-14	8-24	Данных нет	Данных нет	Данных нет	Данных нет	Данных нет	Залив Сахалинский
Заливы северо-восточного Сахалина (11)	I/VI-III/VI II-III/VI	3,1-13,5	2,5-29,3	8	3-4	31	19-29	4-64	Заливы и прибрежная часть моря
о. Тунайча (12)	V-VI	2-14	4-5	8	3-5	29	18-22	11,5-24,5	о. Тунайча

* В числителе — предельные значения показателей, в знаменателе — сроки массового нереста или температура воды в период массового нереста.

** В числителе — пределы колебания солености в период нереста, в знаменателе - в период инкубации эмбрионов.

Примечание. При составлении таблицы использованы данные следующих авторов:

1 — Амброз, 1931а; Кагановский, 1938; Посадова, 1985; персональное сообщение Г.М. Гаврилова; 2 — Фридлянд, 1951; Пискунов, 1952а, б; Пробатов, 1954; Румянцев и др., 1958; 3 — Аюшин, 1947; Галкина, 1960; 4 — Пискунов, 1954; Галкина, 1959; 5 — Кагановский, Полутов, 1950; 6 — Панин, 1950; Качина, 1981; 7 — Пискунов, 1947а; 1952; Козлов, 1968; 8 — Иванкова, Козлов, 1968; Фролов, 1968; 9 — Дружинин, 1957; Фролов, 1968; 10 — Фролов, 1968; 11 — Веденский, 1950; Фролов, 1968; наши данные; 12 — Пробатов, Фролов, 1951; Фролов, 1968.

Существует другое мнение относительно миграций сельди северо-восточного Сахалина. З.Г. Иванкова и Б.М. Козлов [1968] на основании данных мечения и анализа ряда фенотипических признаков пришли к выводу, что после нереста сельдь этого стада мигрирует на юг в залив Терпения, где нагуливается до осени, после чего возвращается на зимовку в заливы северо-восточного Сахалина. Сельдь, меченную в Ныйском заливе, вторично вылавливали также у берегов Камчатки и в заливе Петра Великого [Андреев, 1968]. Нам эти точки зрения не кажутся взаимоисключающими, ибо, по аналогии с сельдью озера Ноторо, в данном случае также возможно существование оседлых особей и мигрантов. Это предположение подтверждается нахождением в летние месяцы молоди сельди в желудках сахалинского тайменя, добытого в устье реки Богатая, расположенном примерно посередине между заливами Ныйский и Терпения. Миграции сельди должно способствовать существование вдоль побережья зоны, опресняемой речным стоком.

Об условиях нереста тихоокеанских лагунных сельдей имеются лишь отдельные сведения общего характера [Фролов, 1949, 1950, 1968]. Летом 1972 и 1973 гг. мы попытались восполнить этот пробел. Для наблюдения за подходами и изменением биологических показателей рыб проводились регулярные обловы стандартными жаберными сетями. В 1972 г. контрольные сети были поставлены 24 мая. До 17 июня суточные уловы не превышали 10 экз. С 18 по 23 июня отмечался массовый заход сельди на нерест. В дальнейшем отмечалось еще два массовых захода — 5 и 16-18 июля (рис. 5). Сопоставление величины уловов контрольных сетей с колебаниями уровня воды в заливе показало, что массовые заходы в 1972 г. отмечались в периоды квадратурных приливов (см. рис. 5). В это время суточные характеристики гидрологического режима относительно постоянны. Соленость, уровень и температура воды колеблются в гораздо меньших пределах, чем в период сизигий. Так, в середине июня в период квадратур суточный перепад солености составил 2,6 ‰ (14,4—17,0), температуры воды — 0,8 °С (7,6-8,4). В конце июня, в период сизигий, эти показатели составляли соответственно 14,4 ‰ (3,9-18,3), 4,6 °С (6,4-11,0) и 1,3 м.

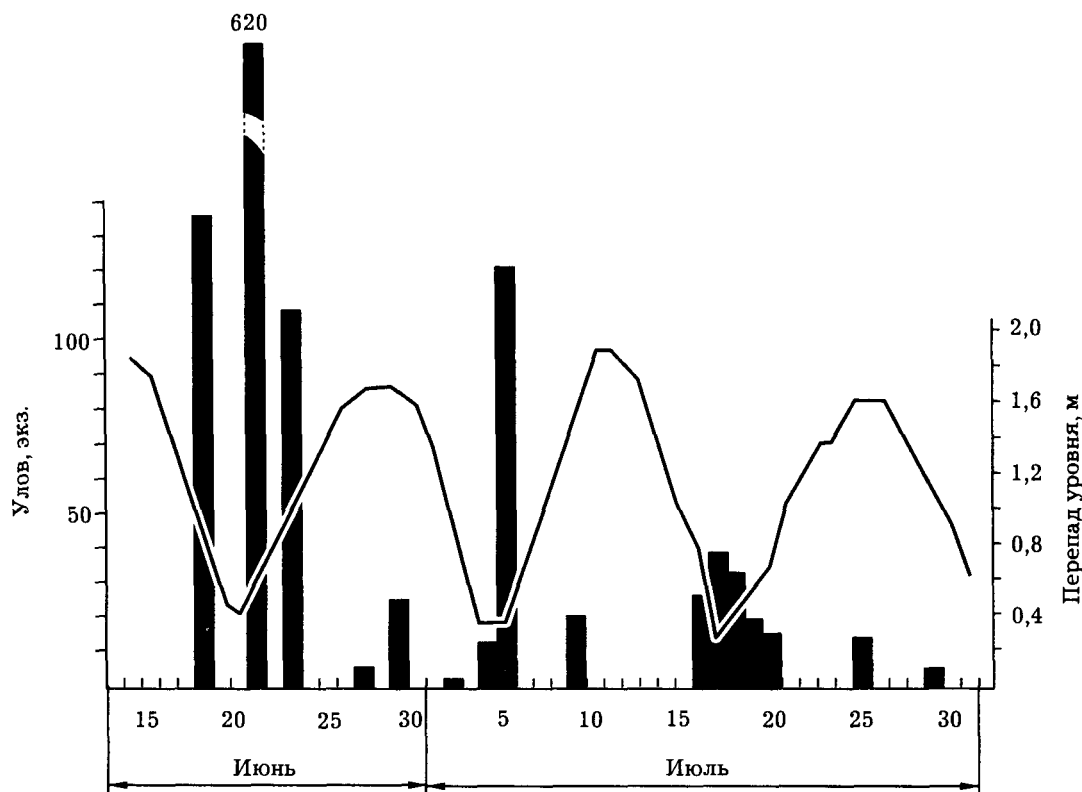


Рис. 5. Колебания уловов сельди в Ныйском заливе в зависимости от уровня воды

Привязанность нереста к периодам квадратур отмечается и у атлантической сельди *Clupea harengus* (L), нерестующей в мелководных заливах [Clarke, King, 1985]. Это, видимо, связано с тем, что во время оплодотворения и начала эмбриогенеза стабильные ус-

ловия среды наиболее благоприятны для сельди. В отличие от вышеописанного, нерест корфо-карагинской сельди происходит преимущественно в период сизигий [Панин, 1946; Качина, 1981]. Объясняется это тем, что резкие перепады уровня способствуют освобождению нерестилищ ото льда и прогреву воды. Вероятно, для тихоокеанских морских сельдей фотопериод и температура воды в большей мере определяют начало нереста, чем колебания солености и уровня воды.

На основании поимки производителей с текучими половыми продуктами было установлено, что нерест сельди в Ныйском заливе в 1972 г. происходил с 9 июня по 26 июля. Интенсивность его на протяжении этого времени не была одинаковой вследствие колебаний числа заходов и различной доли в них зрелых рыб. До 18 июня 80 % всех пойманных рыб имели половые продукты в IV и V стадиях зрелости. Во время первого, наиболее массового, захода таких рыб было 78 %, во втором и третьем заходах — соответственно 14 и 7 %. Сопоставляя относительную численность заходов и долю в них особей с гонадами в IV и V стадиях зрелости, можно предположить, что в период с 18 по 25 июня отнерестилось 70-80 % нерестового стада сельди.

От начала к концу нереста наблюдалось закономерное изменение биологических показателей производителей. Сначала в нерестовом стаде значительная доля приходилась на старшие возрастные группы. Так, в уловах с 25 мая по 17 июня было довольно много 6-7-годовиков, а в последнем подходе самой старшей возрастной группой явились 5-годовики (рис. 6).

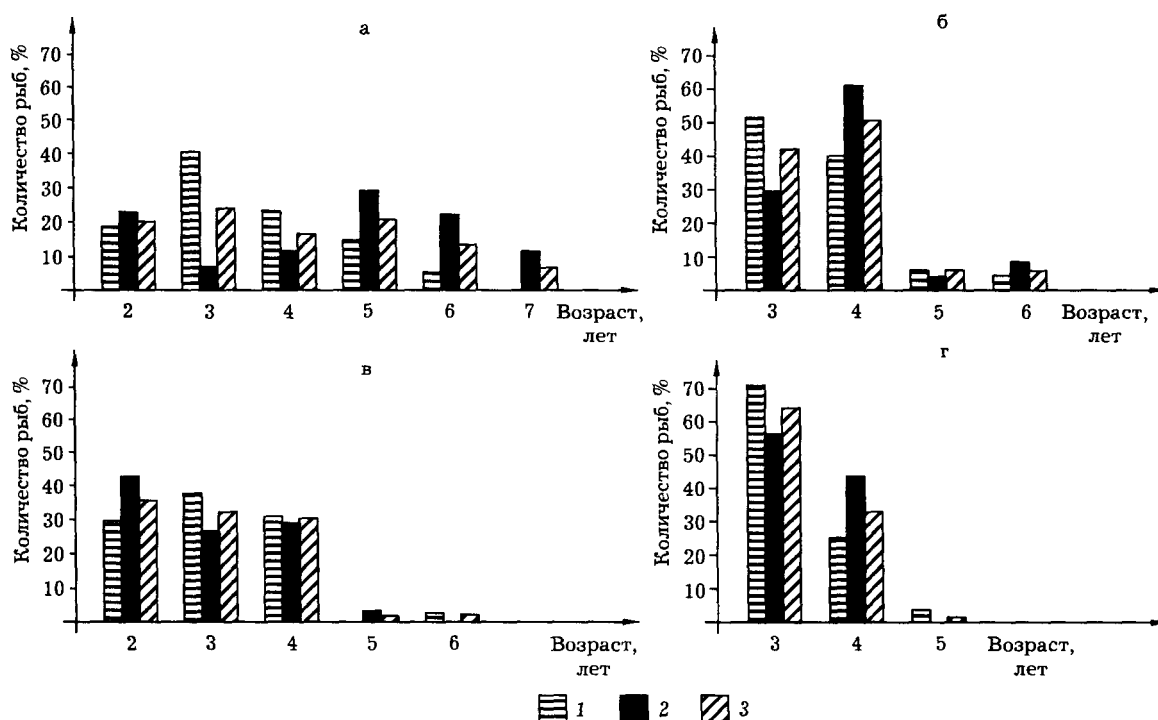


Рис 6. Изменение возрастного состава сельди на протяжении нереста в 1972 г.:
а — 24 мая-17 июня; б — 18 июня-2 июля; в — 4-9 июля; г — 13-26 июля;
1 — самцы; 2 — самки; 3 — оба пола

Соотношение полов от начала к концу нереста также изменилось: если в его начале самки составляли 35-39 % общей численности, то в конце — 45-47 %. В целом для сельди Ныйского залива характерно относительное преобладание числа самцов на всем протяжении нереста.

Длина нерестовой сельди в 1972 г. колебалась от 18 до 30 см с преобладанием рыб длиной 19-23 см. Средняя плодовитость равнялась 29,3 тыс. икринок при колебаниях от 3,8 до 64,0 тыс. По сравнению с сахалино-хоккайдской сельдью Ныйского залива менее плодовита: для первой указывается средняя плодовитость 53,7 тыс. икринок [Фридлянд, 1951].

За период от 2 до 7 лет происходит примерно четырехкратное увеличение абсолютной плодовитости и семикратное увеличение массы (рис. 7). С этим связано снижение относительной плодовитости рыб с возрастом.

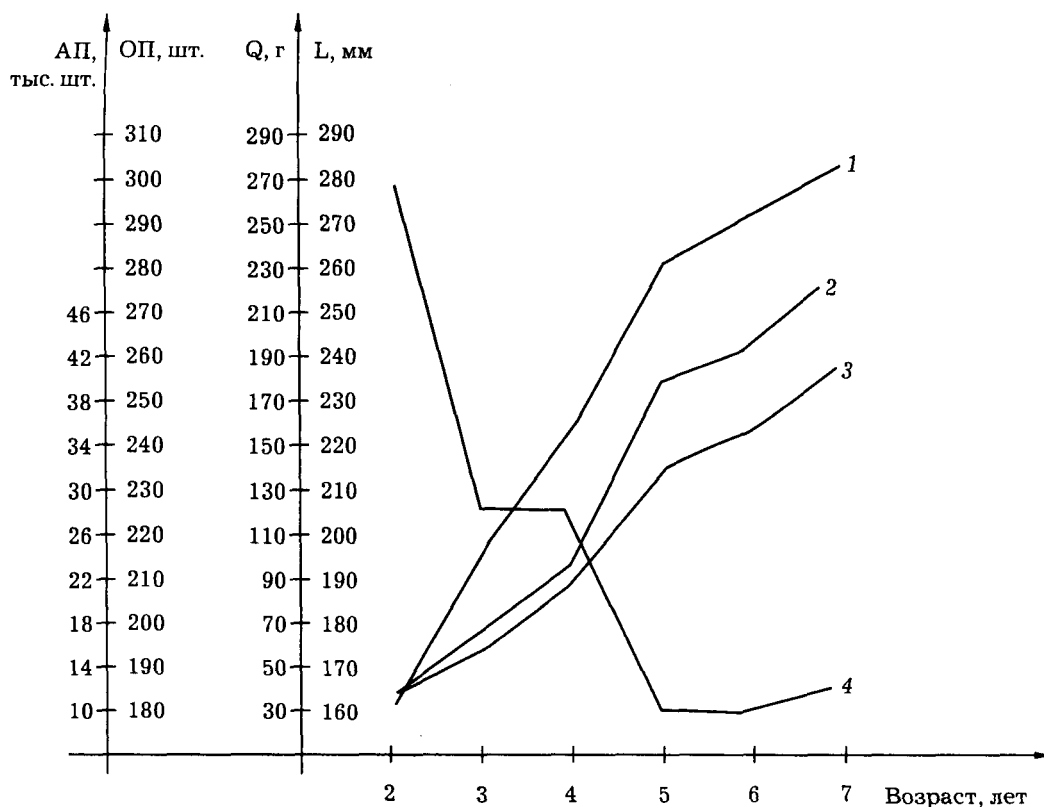


Рис. 7. Возрастные изменения длины L (1), массы Q (2), абсолютной (3) и относительной (4) плодовитости (АП и ОП соответственно) сельди Ныйского залива

В 1973 г. первый массовый заход сельди отмечен 17 июня. В дальнейшем наблюдалось еще два захода — с 22 по 26 июня и с 6 по 9 июля. В отличие от предыдущего года, только второй и третий заходы пришлось на период квадратур, первый заход был в период сизигий. Обследование нерестилиц показало, что основным нерестовым субстратом сельди является zostера, как это свойственно малопозвоноковым сельдям в целом. Икра была отложена на листьях zostеры в один слой. Среднее количество икринок на одном листе длиной 30-40 см составило 64 шт. при колебаниях от 0 до 231 (просматривалось по 20 листьев). В дальнейшем по мере развития эмбрионов среднее количество икры в кладках уменьшалось: через 3 дня оно снизилось до 49 шт. при колебаниях от 0 до 184, через 7 дней — до 14 икринок (0-89).

22 июня была взята проба икры для определения стадий развития. Из 55 икринок, составлявших пробу, развивающихся было 81 %, неоплодотворенных — 4 %, пустых оболочек — 15 %. Из развивающихся икринок 2 % находились на стадии образования blastодиска, 2 % — на стадии морулы, у остальных 96 % происходило дробление blastодиска (насчитывалось от 8 до 32 blastомеров). Вторая проба была взята на том же нерестилище 1 июля. Из 52 икринок 86 % составляли развивающиеся, 10 % — неоплодотворенные и 4 % пустые. При этом 53 % развивающихся эмбрионов находилось на стадии позднего эмбриогенеза, 47 % — накануне выклева. Через несколько дней, 4 июля, икру на нерестилищах обнаружить не удалось. Однако на одном из островов залива была найдена выброшенная прибоем zostера с выметанной на ней икрой. Из 235 икринок развивающиеся составляли 68 %, неоплодотворенные — 29 % и пустые — 3 %. Вся развивающаяся икра находилась на стадии мелкоклеточной морулы и, следовательно, была выметана производителями более поздних подходов. Исходя из этих наблюдений, можно считать, что развитие эмбрионов сельди с момента нереста до вылупления длится 10-12 дней.

За период развития икры температура воды в заливе колебалась от 3,1 до 13,5° С с максимальным внутрисуточным перепадом 6,4°С (5,4-11,8). Соленость изменялась от 2,5 до 29,3 ‰ с максимальным внутрисуточным перепадом 21,0 ‰ (2,5-23,5). При минимальном уровне воды в заливе глубина на нерестилищах составляла 0,2-0,3 м, при максимальном — 2,2-2,3 м.

Во время отливов листья zostеры до половины своей длины оказываются на поверхности воды. Из-за ветров, дующих почти постоянно, и волнения они находятся в движе-

нии, что приводит к отрыву икринок от субстрата. Это является одной из причин отмеченного выше уменьшения среднего количества икры в кладках на протяжении эмбрионального периода.

Поскольку в естественных условиях обитания сельди сильное изменение параметров среды, в частности солёности, является нормой, представляло интерес выяснить особенности развития икры при различных константных значениях солёности. С этой целью была поставлена серия опытов по инкубации икры в воде солёностью 2,6; 15,0; 25,0 и 29,0 ‰. Опыт был начат 21 июня и закончился 10 июля, по прошествии суток после вылупления последнего эмбриона.

Вылупление личинок наблюдалось во всем диапазоне солёности. На фиксированном материале было прослежено развитие сельди при 2,6 и 29,0 ‰ и сделаны рисунки эмбрионов, развивавшихся при 2,6 ‰ (рис. 8, 9, табл. 7). На этом уровне солёности мы остановились потому, что он необычен для развития икры сельдей рода *Clupea*. Картина развития при 2,6 и 29,0 ‰ была сходной. В опыте с солёностью 29,0 ‰ развитие эмбрионов шло с запозданием примерно на сутки по сравнению с изображенным на рис. 8, 9 и указанным в табл. 7. Так, движение эмбрионов было впервые отмечено на 8-е сутки, в то время как при 2,6 ‰ — на 6-е. Вылупление при 29 ‰ началось через 12 сут. — на сутки позже, чем при 2,6 ‰. В опытах с солёностью 15 и 25 ‰ вылупление наблюдалось позже, чем при солёности 2,6 ‰, но раньше, чем при 29,0 ‰. Продолжительность вылупления также существенно различалась в опытах с различной солёностью. Наиболее коротким (3 сут.) оно было при 29,0 ‰, 4 сут. длилось вылупление при 15 и 25 ‰, а наиболее длительным (7 сут.) было вылупление при 2,6 ‰. В последнем случае свободные эмбрионы дольше, чем в других опытах, оставались живыми после окончания вылупления (2 сут.). Раньше всего (через сутки после окончания вылупления) они погибали при 29,0 ‰.

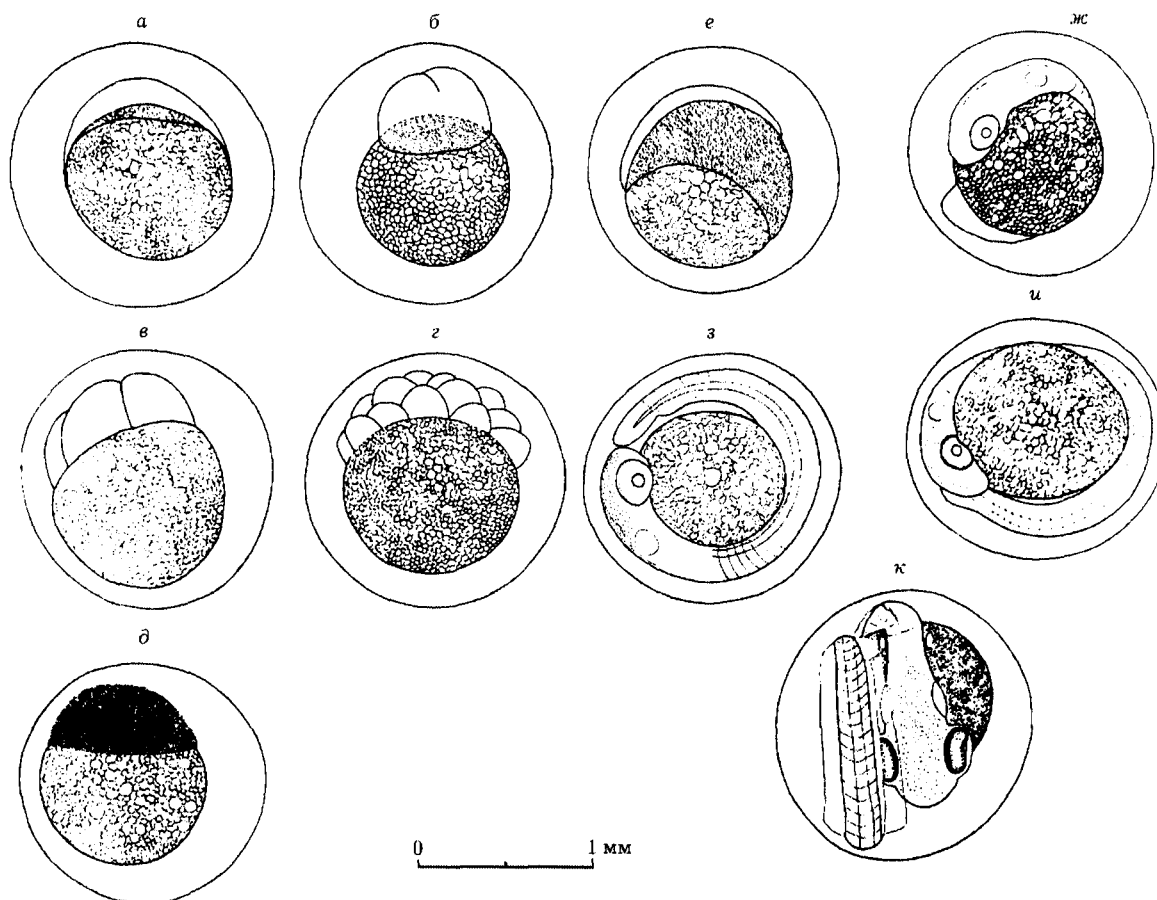


Рис. 8. Ранние стадии эмбриогенеза сельди. Пояснения в табл. 7

Таким образом, скорость дифференциации органов у эмбрионов лагунной сельди максимальна при развитии в воде с низкой солёностью. Это обстоятельство наряду с отмеченной выше наибольшей выживаемостью эмбрионов при низкой солёности позволяет предположить, что последняя наиболее благоприятна для развития икры и зародышей лагунной сельди.

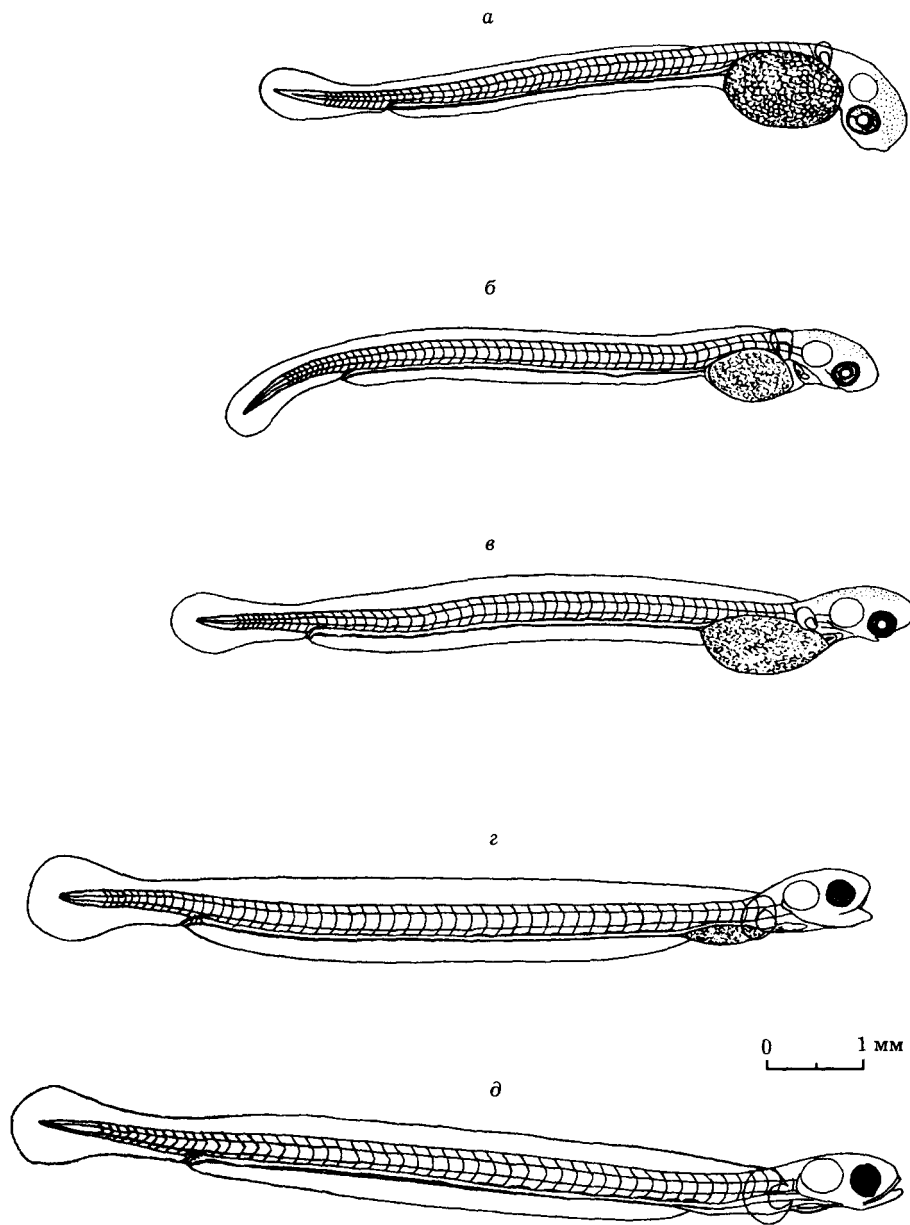


Рис. 9. Постэмбриональное и личиночное развитие сельди. Пояснения в табл. 7

Интересно, что эмбрионы других групп сельди по-иному реагируют на пониженную соленость. Так, по данным И.Г. Фридлянд [1951], соленость ниже 4,65 ‰ является летальной для свободных эмбрионов сахалино-хоккайдской сельди. Икра охотской сельди также чувствительна к воздействию опреснения в периоды оплодотворения и выклева [Галкина, 1960]. По данным Б.В. Тюрина [1965], икра охотской сельди гибнет на нерестилищах, опресняемых речным стоком. Различия в отношении к солености являются одним из экологических механизмов репродуктивной изоляции между группами сельди, что позволяет существовать относительно малочисленным стадам лагунной сельди в тесном соседстве с высокочисленными стадами морских сельдей. В число таких механизмов входит также различное отношение к фотопериоду и температуре воды в период размножения. Лагунная сельдь, как уже говорилось выше, нерестует при большей продолжительности дня и при более высокой температуре воды, чем морская.

Таблица 7. Эмбриональное развитие сельди Ныйского залива

Возраст, ч	Стадии развития
0	Оплодотворение
2	Произошло набухание, диаметр яиц с оболочкой — 1,5 мм, без оболочки — 1 мм, на анимальном полюсе образовался плазменный диск (см. рис. 8,а)
5	Разные стадии дробления, от 2 до 8 бластомеров (см. рис. 4,б, в)
10	Стадия 16 бластомеров (см. рис. 8,з)
22	Наиболее продвинувшиеся в развитии яйца находятся на стадии мелкоклеточной морулы (рис. 8,д)
46	Начало гастрюляции (см. рис. 8,е)
59	Начало дифференциации органов (см. рис. 8,ж)
126	Завершается сегментация, появились хвостовые сегменты, эмбрионы становятся подвижными, на голове появились железы вылупления (см. рис. 8,з)
171	Началась пигментация глаз (см. рис. 8,и)
222	Тело эмбриона охватывает желточный мешок почти два раза; хорошо заметна непарная плавниковая складка, появились зачатки плавников (см. рис. 8,к)
268	Началось вылупление, длина эмбрионов в момент вылупления 6,5 мм, голова загнута вниз, рот расположен под глазами (см. рис. 9,а)
317	Образовались челюсти, появились лагеральные и нижневентральные меланофоры (см. рис. 9,б)
331	В хвостовой складке выделилась широкая хвостовая лопасть, длина тела достигла 7,0–7,5 мм, жаберные крышки стали доходить до середины слуховых капсул, свободные эмбрионы начали двигаться, положительно реагируя на свет (см. рис. 9,в)
360	Личинки перешли на активное питание, их длина равняется 8–8,5 мм, рот занял конечное положение, нижняя челюсть приобрела подвижность (см. рис. 9,з)
415	Желточный мешок рассосался почти полностью, длина личинок достигла 9 мм, лопасти грудных плавников приняли вертикальное положение (см. рис. 9,д)

Наблюдения за размножением сельди в Ныйском заливе позволили установить причину низкого уровня ее численности, отмечаемого в течение последних лет и сказавшегося на величине уловов. Если с 1954 по 1966 г. уловы колебались от 7,7 до 32,9 тыс. ц, составляя в среднем 17,0 тыс. ц в год, то с 1967 по 1972 г. они не превышали 3,5 тыс. ц и в среднем равнялись 1,6 тыс. ц в год. Причиной столь значительного сокращения запасов, по-видимому, явилось резкое уменьшение нерестового субстрата. Так, А.П. Веденский в 1935 г. видел, что "...90–95 % всей площади заливов восточного Сахалина густо заросли травами, и только узкие каналы (стоки речной воды) прорезают это сплошное травянистое море" [Веденский, 1950, с. 58]. То, что довелось наблюдать нам в 1972–1974 гг., "травянистое море" не напоминало. Это были редкие островки zostеры площадью от одного до нескольких метров и лишь изредка до нескольких десятков метров. По сведениям, полученным от местных рыбаков, уменьшение зарослей zostеры произошло в заливе в середине 60-х годов, что отчетливо совпадает со снижением уловов сельди. Интересно, что примерно в те же годы произошло сокращение полей zostеры в Белом море, также сопровождавшееся снижением численности сельди [Гемп, 1962]. Сокращение зарослей zostеры ухудшило условия размножения сельди не только из-за снижения емкости нерестилищ, но также в связи с уменьшением площади укрытий свободных эмбрионов и личинок. В начале 60-х годов, по данным В.Л. Андреева [1963], личинки сельди задерживались в заливе. В 1972–1973 гг. нам добыть их не удалось. В настоящее время они, скорее всего, сразу же после вылупления в значительном количестве выносятся из заливов сильными отливными течениями. Не исключено, что попадание в типично морские условия отрицательно сказывается на выживании свободных эмбрионов лагунной сельди.

Выводы

1. Лагунная сельдь Ныйского залива экологически неоднородна. Она представлена как оседлыми особями, так и особями-мигрантами.
2. У лагунной сельди Ныйского залива на протяжении периода нереста наблюдается несколько массовых подходов производителей, обычно приуроченных к периодам квадратур. Нерест длится с I декады июня до конца июля. Основным нерестовым субстратом является zostера.
3. Инкубация икры происходит в условиях резких внутрисуточных колебаний температуры, солености и уровня воды. На протяжении инкубационного периода, длящегося 11-12 дней, значительная часть икры гибнет, отрываясь от субстрата ветровым волнением.
4. Икра сельди Ныйского залива может успешно развиваться в широком диапазоне солености — от воды практически пресной до морской солености. Однако наиболее благоприятен для развития низкий уровень солености.
5. Размножение лагунной сельди при солености, летальной для эмбрионов морских сельдей, рассматривается как один из факторов, обеспечивающих репродуктивную изоляцию.
6. Резкое снижение численности сельди, произошедшее в конце 60-х годов, обусловлено значительным сокращением полей zostеры в заливе.

Глава V

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)

Популяционная структура горбуши

Вопрос о внутривидовой подразделенности горбуши занимает ихтиологов довольно давно. Начало его изучению было положено И.Ф. Правдиным [1932], который на основании сравнения морфометрических признаков западнокамчатской и амурской горбуши выделил последнюю в качестве племени. В дальнейшем локальные стада горбуши выделялись на основании различий в сроках нерестового хода, местах морского нагула, сходства и различия динамики численности, особенностей изменения длины и массы в урожайные и неурожайные годы, по результатам морфометрического анализа и, наконец, на основании мечения рыб из морских уловов и молоди, выпускаемой рыболовными заводами.

Наиболее подробно вопрос о локальных стадах горбуши рассмотрен А.Г. Кагановским [1949]. Кроме него, значительный вклад в изучение этого явления был сделан Р.И. Еньютиной [1972], И.Б. Бирманом [1967], С.П. Воловиком [1967a], Исидой [Ishida, 1962] и другими исследователями. На сегодняшний день на тихоокеанском побережье России выделены следующие локальные стада горбуши: восточнокамчатское, западнокамчатское, стадо материкового побережья Охотского моря, амурское, приморское, западносахалинское, восточносахалинское. Кроме того, показана неоднородность стад некоторых районов. Так, например, установлено, что на юго-восточном Сахалине и в зал. Анива воспроизводится горбуша, нагуливающаяся в Японском море и Тихом океане [Двинин, 1952; Воловик, 1967a]. В. Н. Иванковым [1967, 1971] описаны летняя и осенняя расы горбуши южных Курильских островов. Обнаружена гетерогенность горбуши разных сроков хода р. Фрейзер [Ward, 1959; Vernon, 1962] и юго-западной Аляски [Skud, 1958; Sheridan, 1962]. С.П. Воловик [1967a] показал, что нерестовые стада горбуши различных участков побережья Сахалина состоят из отдельных "подходов" и что морфометрически горбуша разных "подходов" из одной реки различается сильнее, чем рыбы одного и того же "подхода" из соседних рек.

С конца 60-х годов начаты популяционно-генетические исследования горбуши Дальнего Востока, основу которых составляет электрофоретический анализ ряда полиморфных ферментных систем. Кроме того, изучался хромосомный полиморфизм и продолжалось морфометрическое и остеологическое изучение этого вида. На новом этапе в основных чертах были подтверждены полученные ранее результаты. По исследуемым признакам не было обнаружено различий в пределах обширных участков побережья Дальнего Востока: северного Приморья, материкового побережья Охотского моря, восточного Сахалина, западной Камчатки [Картавцев и др., 1981; Алтухов и др., 1983; Ермоленко и др., 1983; Ефремов, Картавцев, 1983, 1986].

Были обнаружены различия между горбушей Азии и Америки [Aspinwall, 1974; Салменкова и др., 1981], между крупными регионами в пределах азиатского и американского побережий. Например, между горбушей Приморья, восточного Сахалина, Камчатки, горбушей р. Фрейзер, других рек Канады и рек залива Пьюджет-Саунд [Ефремов, Картавцев, 1983; Гагальчий, 1985; Омельченко, 1985; Beacham, 1985].

Показано существование генетических различий между горбушей разных сроков хода [Алтухов и др., 1983], соответствующей сезонным расам, описанным В.Н. Иванковым [1967, 1971]. В пределах рас горбуша также оказалась неоднородной, что может служить подтверждением реальности "подходов", описанных С.П. Воловиком [1967а].

Новым шагом в понимании популяционной структуры горбуши было обнаружение генетических различий между линиями поколений горбуши четных и нечетных лет. Эти различия касаются частот фенотипов различных ферментных систем [Салменкова и др., 1981; Алтухов и др., 1983; Ермоленко и др., 1983; Гагальчий, 1985, 1986; Aspinwall, 1974], хромосомного полиморфизма [Горшкова, Горшков, 1983], морфометрических и остеологических признаков [Горшков, 1983]. Относительно причин возникновения этих различий высказываются две гипотезы, рассматриваемые авторами как конкурирующие. Согласно одной из них, различия обусловлены селективным преимуществом различных морф в четные и нечетные годы. При этом предполагается существование связи характера полиморфизма с различиями в численности смежных поколений [Горшков и др., 1985]. Согласно второй гипотезе, причиной различий является дрейф генов, который мог сыграть решающую роль в историческом прошлом при малой численности основателей генеративных линий [Салменкова и др., 1981; Омельченко, 1985; Aspinwall, 1974; Beacham, 1985]. Н. Эспинвол и Т. Бичем предполагают, что горбуша четных и нечетных лет переживала последнее оледенение в различных рефугиумах: первая — на севере, в р. Юкон и северной Аляске, вторая — на юге, в р. Колумбия. Гипотезу, объясняющую возникновение различий действием отбора, сторонники второй гипотезы считают несостоятельной, так как, по их мнению, в пределах регионов отбор в многолетнем плане должен действовать одинаково на обе линии.

Здесь уместно сказать о еще одном интересном результате популяционно-генетических исследований тихоокеанских лососей, который, к сожалению, практически не учитывался при интерпретации данных в разработке перечисленных выше точек зрения относительно популяционной структуры. Рядом авторов была показана селективная природа полиморфизма некоторых генетических признаков, а также было установлено, что направление селекции может в онтогенезе меняться на противоположное [Кирпичников, 1977, 1983; Кирпичников, Иванова, 1977; Кирпичников, Муске, 1981; Кирпичников и др., 1986; Алтухов и др., 1986; Животовский и др., 1986]. Кроме того, было показано, что при возрастании численности лососей в нерестовых стадах увеличиваются частоты редких аллелей [Кирпичников и др., 1986].

В.Т. Омельченко [1985] предполагает, что обнаруженные различия "являются отражением достаточно глубокой адаптированной дифференциации" горбуши четных и нечетных лет. В подтверждение он ссылается на работу С.Е. Дягилева и Н.Б. Маркевича [1979], которые различиями в сроках нерестового хода объясняют различия в выживаемости горбуши по четным и нечетным годам при акклиматизации на европейском севере. Подобное мнение высказывает Т. Бичем [Beacham, 1985] в отношении американской горбуши, ссылаясь на данные У. Риккера [Ricker, 1962] о соотношении численности горбуши четных и нечетных лет в разных широтах.

Популяционная структура горбуши, по мнению В.Н. Иванкова [1986], включает четыре уровня: I — смежные поколения четных и нечетных лет; II — сезонные расы; III — стада (локальные популяции), представляющие собой сложные популяционные системы; IV — деды (менделевские популяции). Несколько отличается от нее схема, предлагаемая В.Т. Омельченко [1985], который также различает четыре уровня генетической дифференциации: I — между поколениями четных и нечетных лет; II — между совокупностями популяций из географически отдаленных районов (Азия, Америка); III — между горбушей разных сроков размножения в одном географическом районе; IV — между субпопуляциями в пределах ранне- и позднемигрирующих популяций в пределах одного нерестового хода. Ю.П. Алтухов с соавторами [1983] обнаруживают у горбуши Сахалина I, III и IV уровни приведенной выше иерархии.

В корне отличных взглядов придерживаются М.К. Глубоковский и Л.А. Животовский [1986]. Ими предлагается концепция "флуктуирующего стада" горбуши. По мнению этих авторов, в результате действия миграционных барьеров происходят флуктуации миграционных потоков из мест нагула к местам нереста, вследствие чего в одних районах ареала популяционная структура может временно отвечать концепции локального стада, в других — различным вариантам континуальной модели, либо модели с полным перемешиванием. Сезонные расы горбуши, как считают эти исследователи, образуют независимый от обмена мигрантами и генами уровень внутривидовой дифференциации, возникающей, видимо, в эпигенезе особей каждого поколения. В связи с вышесказанным локальное стадо не может, как утверждают авторы, служить единицей прогнозирования, искусственно-

го воспроизводства и промыслового использования горбуши. К сожалению, в работе не указываются конкретные миграционные барьеры и не приводятся примеров их действия.

В исследовании популяционной структуры горбуши мы ставим перед собой следующие задачи: 1) выделение наиболее крупных популяционных группировок (т.е. популяций второго иерархического уровня) у вида в целом; 2) выделение наиболее мелких локальных группировок у сахалинской горбуши; 3) анализ природы сезонных рас; 4) разработку гипотезы, объясняющей природу генетических различий между поколениями четных и нечетных лет.

В качестве признаков для выделения популяций второго иерархического уровня мы использовали сроки массового нерестового хода и нереста, места нереста и морского нагула. Особи, принадлежащие к популяциям, выделенным по этим признакам, должны обладать сходной продолжительностью морского нагула и сходными сроками созревания, что, в свою очередь, предполагает их определенное эколого-генетическое единство. Действительно, сходство сроков созревания и нереста должно способствовать выживанию потомства при обмене особями между популяциями более низких рангов. Различия же сроков созревания и продолжительности морского нагула у горбуши, воспроизводящейся в отдельных районах ареала, весьма значительны. Так, если в северной части Берингова моря скат молоди происходит в мае — июне, а нерест — в июле, то в штате Вашингтон скат отмечен в марте — апреле, а нерест — в октябре — ноябре. Следовательно, продолжительность морского нагула в первом случае равна примерно 12, а во втором — 18 мес. У Риккер [Ricker, 1972] сообщает, что у горбуши, выпущенной молодь в реки, весьма удаленные от донорских водоемов, сохранились сроки нерестового хода, свойственные родительскому стаду. Это, по его мнению, свидетельствует о наследственной закрепленности данного признака. Подобное свойство, видимо, характерно для всех лососей. Так, Т. Оказак [Okazaki, 1982a] описывает его у кеты.

При разделении горбуши азиатского побережья мы использовали литературные данные о сроках захода производителей в реки [Кузнецов, 1928; Миловидова-Дубровская, 1937; Семко, 1939; Агапов, 1941; Кагановский, 1949; Двинин, 1952; Иванков, 1967, 1971; Воловик, 1967а; Енютина, 1972; Пушкарева, 1975; Ishida, 1967] и собственные наблюдения, проведенные на некоторых реках Сахалина. Для горбуши американского побережья более полным оказались данные по срокам нереста, в обобщенном виде приведенные в двух сводках [Atkinson et al., 1967; Aro, Shepard, 1967]. Кроме них, мы использовали результаты многолетних наблюдений за нерестом горбуши в отдельных реках американского побережья, изложенные в ряде работ американских и канадских авторов [Pritchard, 1937; Foerster, Ricker, 1953; Hunter, 1959; Merrell, 1962; Helle, 1970 и др.].

В Северной Пацифике существует четыре района морского нагула горбуши [Бирман, 1967; Hartt, 1962a, b; Ishida, 1962; Kondo et al., 1965; Manzer et al., 1965]: япономорский, включающий акваторию Японского моря севернее 38° с.ш.; камчатско-курильский, ограниченный на севере примерно 52° с.ш., на юге — 38° с.ш., на востоке — 170° в.д.; алеутский, расположенный между 160° в.д., 160° з.д. и 40° с.ш., и восточный, включающий в себя залив Аляска и прилежащие к нему воды океана, ограниченные на юге 40° с.ш. и на востоке 160° з.д.

В япономорском районе нагуливается горбуша, размножающаяся в Амуре, в реках бассейна Японского моря, заливе Анива, реках юго-восточного Сахалина и южных Курильских островов. Из камчатско-курильского района горбуша идет в реки бассейна Охотского моря, а также тихоокеанского побережья острова Хоккайдо. Горбуша из алеутского района нерестится по азиатскому побережью от Чукотки до восточной Камчатки, по американскому — от залива Коцебу до северной границы юго-восточной Аляски, а также на Алеутских островах. Из восточного района горбуша идет на нерест в реки юго-восточной Аляски и далее на юг до южной границы ареала.

Нерест горбуши в южных частях ареала происходит в более поздние сроки, чем в северных (табл. 8 и 9). Однако это только тенденция, и строгой закономерности в данном явлении нет. Так, например, в Приморье она нерестится в те же сроки, что в реке Анадырь. Горбуша острова Кодьяк нерестится раньше, чем более северная горбуша реки Кускоквим.

Материалы, приведенные в табл. 8 и 9, свидетельствуют, что сроки хода (или нереста) постоянны на огромных участках ареала. Таких участков мы выделяем девять, и горбушу, воспроизводящуюся на них, предположительно относим к различным популяциям второго ранга (рис. 10). Перейдем к описанию этих популяций.

Таблица 8. Сроки массового хода горбуши в реки азиатского побережья

Район расположения нерестилиц	Сроки хода, декада, месяц	Автор
р. Анадырь	III, июль	Агапов, 1941
Карагинский район	II-III, июль	Кагановский, 1949
Западная Камчатка (реки Ича, Кихчик, Большая, Воровская)	III, июль — I, август	Семко, 1939
Гижигинская губа	— “ —	Кагановский, 1949
Район Охотска	— “ —	— “ —
Северные Курилы	— “ —	— “ —
Южные Курилы:		
ранний ход	— “ —	Иванков, 1967, 1971
поздний ход	III, август — I, сентябрь	— “ —
Северо-восточный Сахалин	III, июль — II, август	Наши данные
Юго-восточный Сахалин	III, июль — II, август	Двинин, 1952;
Воловик, 1967;		
наши данные		
Зал. Анива	II, июль — III, август	Двинин, 1952;
Воловик, 1967		
о. Хоккайдо, охотоморское побережье	III, август — III, сентябрь	Ishida, 1967
о. Хоккайдо, побережье прол. Измена:		
ранний ход	III, июль — I, август	— “ —
поздний ход	III, август — III, сентябрь	— “ —
о. Хоккайдо, тихоокеанское побережье:		
ранний ход	III, июль — III, август	— “ —
поздний ход	III, сентябрь — I, октябрь	— “ —
Приморье	II, июнь — II, июль	Миловидова, Дубровская, 1937; Пушкарева, 1975
Северо-западный Сахалин	I, июль — I, август	Наши данные
Юго-западный Сахалин	— “ —	— “ —

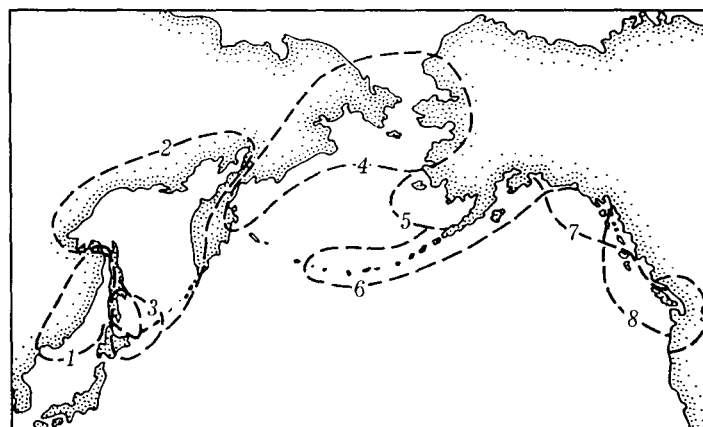


Рис. 10. Нерестовые ареалы популяций горбуши: 1 — япономорская; 2 — охотоморская летняя; 3 — охотоморская осенняя; 4 — североберингоморская; 5 — бристольская; 6 — алеутско-аляскинская; 7 — юго-восточной Аляски; 8 — канадско-вашингтонская ранняя; 9 — канадско-вашингтонская поздняя

Таблица 9. Сроки массового нереста горбуши в реках американского побережья (Atkinson et al., 1967; Aro, Shepard, 1967)

Район нереста	Сроки нереста, декада, месяц
зал. Коцебу	III, июль
р. Юкон	Июль
зал. Бристольский	III, август, сентябрь
р. Кускоквим	- " -
п-ов Аляска	Июль — август
Алеутские острова	III, июль — август
о. Кодьяк	Июль — август
р. Сустина	Август
зал. Кука	Июль — август
зал. Принца Вильяма	III, август — сентябрь
зал. Юкатат	Август
прол. Стивенса (материковое побережье)	Август — сентябрь
прол. Чатам	Сентябрь — октябрь
прол. Фредерикса (Аляска, район о-ва Врангеля)	Август — сентябрь
о. Принца Уэльского	Сентябрь — октябрь
прол. Кларенс	- " -
о-ва Королевы Шарлотты	Сентябрь
Британская Колумбия (материковое побережье от северной границы до 50°20' с.ш.)	Август
Британская Колумбия (материковое побережье от 50°20' с.ш. до южной границы)	Сентябрь
р. Фрейзер:	
ранний ход	
поздний ход	
III, сентябрь	
II, октябрь	
Побережье штата Вашингтон	Сентябрь — октябрь

1. **Япономорская.** Нерестовый ареал: Приморье, бассейн Амура, западный Сахалин, зал. Анива, юго-восточный Сахалин до 50° с.ш., южные Курильские острова, япономорское побережье острова Хоккайдо. Северная граница распространения по восточному побережью Сахалина установлена мечением нагульной горбуши в Японском море и молоди, выпущенной Айнским рыболовным заводом [Ландышевская, 1962; Рухлов, Любаева, 1980; Kondo et al., 1965]. О принадлежности к япономорской популяции части горбуши Южных Курил мы судим на основании поимки в Японском море особей, меченных в 1976 г. на рыболовных заводах острова Итуруп [Рухлов, Любаева, 1980]. Массовый нерестовый ход во II декаде июня — III декаде июля. Нагул в Японском море.

2. **Охотоморская летняя.** Нерестовый ареал: западная Камчатка, материковое побережье Охотского моря, восточный Сахалин, охотоморское побережье западного Сахалина, зал. Анива, Курильские острова, охотоморское и тихоокеанское побережье острова Хоккайдо. Нерестовый ход с III декады июля по III декаду августа. Нагул в камчатско-курильском районе.

3. **Охотоморская осенняя.** Нерестовый ареал: восточное побережье острова Сахалин к югу от мыса Терпения, залив Анива, охотоморское (преимущественно) и тихоокеанское побережье острова Хоккайдо, южные Курильские острова. Присутствие этой популяции на Южных Курилах и Хоккайдо наглядно иллюстрируется двумя пиками нерестового хода [Иванков, 1967, 1971; Ishida, 1967]. На Сахалине ее трудно выделить по динамике хода, видимо, из-за относительной малочисленности. О присутствии ее в этом районе мы судим по регулярному октябрьскому нересту, отмечаемому к югу от мыса Терпения, в реках залива Мордвинова и восточного побережья залива Анива, подобно тому, как это имеет место на островах Итуруп и Хоккайдо. К северу от мыса Терпения нерест горбуши в октябре отмечается исключительно редко, видимо, при случайных проникновениях туда части охотоморской осенней популяции. Нерестовый ход с III декады августа по III декаду сентября. Морской нагул в камчатско-курильском районе. Как видим, нерестовый ареал охотоморской осенней горбуши не выходит за пределы южной части ареа-

ла охотоморской летней. Тем не менее, мы выделяем ее в качестве популяции второго ранга. Подробнее это выделение мы попытаемся обосновать ниже.

4. **Североберингоморская.** Нерестовый ареал: северо-восточная Камчатка, Корьякское побережье, река Анадырь, залив Коцебу, река Юкон. Данных о сроках нерестового хода на юго-восточной Камчатке получить не удалось, но, скорее всего, этот район также входит в ареал североберингоморской популяции. Нерестовый ход в июле. Нагул в алеутском районе.

5. **Бристольская.** Нерестовый ареал: река Кускоквим, побережье Бристольского залива. Нерест в III декаде августа — сентябре. Нагул в алеутском районе.

6. **Алеутско-алаяскинская.** Нерестовый ареал: п-ов Аляска, Алеутские острова, о. Кодьяк, р. Сустина, залив Кука. Нерест с III декады июля до конца августа. Нагул в алеутском районе

7. **Популяция юго-восточной Аляски.** Нерестовый ареал: зал Принца Вильяма, материковое побережье юго-восточной Аляски и Британской Колумбии примерно до устья реки Филлиппс ($50^{\circ}20'$ с.ш.), верхнее течение реки Скина. Нерест в августе и I декаде сентября. Нагул в восточном районе.

8. **Канадско-вашингтонская ранняя.** Нерестовый ареал: острова, соседствующие с материковым побережьем юго-восточной Аляски и Британской Колумбии, нижняя часть бассейна реки Скина, материковое побережье штата Вашингтон до $48^{\circ}10'$ с.ш., верхние участки бассейна реки Фрейзер. Нерест во II декаде сентября — I декаде октября. Нагул в восточном районе.

9. **Канадско-вашингтонская поздняя.** Северная граница нерестового ареала находится не южнее реки Фрейзер. Однако весьма вероятно, что эта популяция распространена гораздо севернее, вплоть до пролива Саммер. Южная граница нерестового ареала совпадает с южной границей видового ареала горбуши. В сводке Аткинсона с соавторами [Atkinson et al., 1967] в качестве таковой выступает река Пиаллап [с. 88]. Самые южные нерестилища на ней расположены на 47° с.ш. Таким образом, нерестовый ареал этой популяции в значительной мере совпадает с ареалом канадско-вашингтонской ранней. Эта ситуация напоминает совпадение ареалов охотоморской летней и осенней горбуши, однако в данном случае перекрывание неполное. Нерест во П-Ш декадах октября, нагул в восточном районе.

Выделенные нами популяции окажутся реальными при соблюдении одного из двух условий: а) ареалы их не должны совпадать, признаки, по которым они выделяются, должны резко различаться на стыке ареалов; б) если ареалы перекрываются, то в зоне перекрывания должны включаться механизмы, ограничивающие межпопуляционную скрещиваемость. Первое условие, как видим, не соблюдается, так как ареалы популяций перекрываются весьма широко. Посмотрим, в таком случае, как ведут себя популяции в зоне перекрывания. Для этого воспользуемся несколькими примерами, имеющимися в литературе. Так, существуют описания размножения горбуши в зоне перекрывания ареалов популяций юго-восточной Аляски и алеутско-алаяскинской [Helle, 1970], канадско-вашингтонской ранней и канадско-вашингтонской поздней [Ward, 1959; Vernon, 1962], популяции юго-восточной Аляски и вашигтонской ранней [Skud, 1958; Sheridan, 1962], охотоморской летней и осенней [Иванков, 1967, 1971]. Во всех случаях наблюдается весьма сходная ситуация: между горбушей разных сроков хода обнаруживается пространственно-временная изоляция. В пределах бассейна одной реки используются разные нерестовые участки, там же, где нерест происходит на одном и том же нерестилище, оно используется в разные сроки. Смешиваемость в последнем случае невелика, так как рыбы конца раннего и начала позднего хода пребывают в разной готовности к нересту.

Некоторое основание для суждения о стабильности границ популяционных нерестовых ареалов дают наблюдения, проведенные на реке Тымь, где воспроизводится охотоморская летняя горбуша. А.Я. Таранцом в 1933 г. и мною в 1968 г. отмечался заход горбуши в эту реку в сроки, характерные для охотоморской осенней популяции (сентябрь — октябрь) [Таранец, 1937]. Эти факты позволяют предположить, что иногда часть особей той или иной популяции заходит на нерестилища, расположенные за пределами нерестового ареала, однако нерест в таких случаях, видимо, не эффективен, так как подобные заходы редки и нерегулярны.

Все изложенное позволяет высказать ряд соображений относительно природы сезонных рас у горбуши. Данные о сроках хода и нереста не дают оснований считать деление этого вида на летнюю и осеннюю формы универсальным свойством и рассматривать эти формы в качестве определенного иерархического уровня. Как мы показали выше, реально существующая ситуация оказалась гораздо сложнее: как на американском, так и на азиатском побережьях обитают не две, а несколько форм горбуши, различающихся сро-

ками хода. Так, популяция юго-восточной Аляски является осенней по отношению к более северной, алеутско-аляскинской, популяции и в то же время летней по отношению к более южной, канадско-вашигтонской ранней. Можно было бы привести и другие подобные примеры. Поэтому мы считаем, что у горбуши нет сезонных рас в классическом понимании этого определения, однако популяции второго ранга в районе перекрывания ареалов ведут себя по отношению друг к другу как сезонные расы. Рассматривая с этой точки зрения осеннюю расу горбуши, описанную В.Н. Иванковым [1967] для южной части Охотского моря, мы оцениваем ее как популяцию второго ранга, сохранившуюся как реликт времени с более холодным климатом в зоне перекрывания ареалов с соседней северной популяцией.

Показательно, что во многом сходная ситуация существует на американском побережье, где ареал самой южной популяции — канадско-вашигтонской поздней — почти полностью уместается в пределах ареала канадско-вашигтонской ранней. Очевидно, что в периоды похолодания климата эти южные популяции распространяются дальше на юг по сравнению с существующими на сегодняшний день границами.

Отсутствие различий по исследованным генетическим признакам у горбуши из разных рек на обширных участках побережья является веским, но все же недостаточным основанием для вывода о ее популяционной неподразделенности, так как сходство признаков может быть обусловлено селекцией. Для выяснения популяционной структуры сахалинской горбуши мы использовали данные СахТИНРО по авиаучету производителей горбуши в сахалинских реках и данные Сахалинрыбвода по величине нерестовых площадей. На Сахалине результаты авиаучета корректируются данными визуального учета, проводимого при пеших обходах нерестилищ. Последнее бывает особо необходимым при экстремально высокой плотности заполнения нерестилищ. Нами рассматриваются реки северо-восточного Сахалина (от реки Вал до мыса Терпения), юго-восточного Сахалина (от реки Мануй до реки Долинка) и реки залива Анива. В границах этих участков наблюдается сравнительно большое однообразие природных условий воспроизводства горбуши.

Между собой участки существенно различаются характером хода многолетних изменений ее численности. Наиболее крупные реки этих участков — Поронай, Тымь, Найба, Лютога, не включались в анализ.

Учет производителей горбуши в реках Сахалина показал, что в отдельных случаях плотность заполнения нерестилищ бывает крайне высока. Так в реках северо-восточного побережья максимальная плотность заполнения нерестилищ достигала 5390 экз./100 м², в реках юго-западного побережья — 1180, в реках зал. Анива — 450 шт. на 100 м². При этом наибольшая плотность отмечается в малых реках, площадь нерестилищ в которых не превышает 20 тыс. м². Более того, как видно из рис. 11-13, в ряду рек, ранжированных по величине площади нерестилищ, отмечается закономерное увеличение плотности заполнения по мере уменьшения площади нерестилищ. Наиболее четко эта закономерность проявляется в годы с экстремально высокой численностью горбуши (рис. 11,б; 12,г,д; 13,а,в). В этих случаях связь между площадью нерестилищ и плотностью их заполнения описывается уравнением степенной функции:

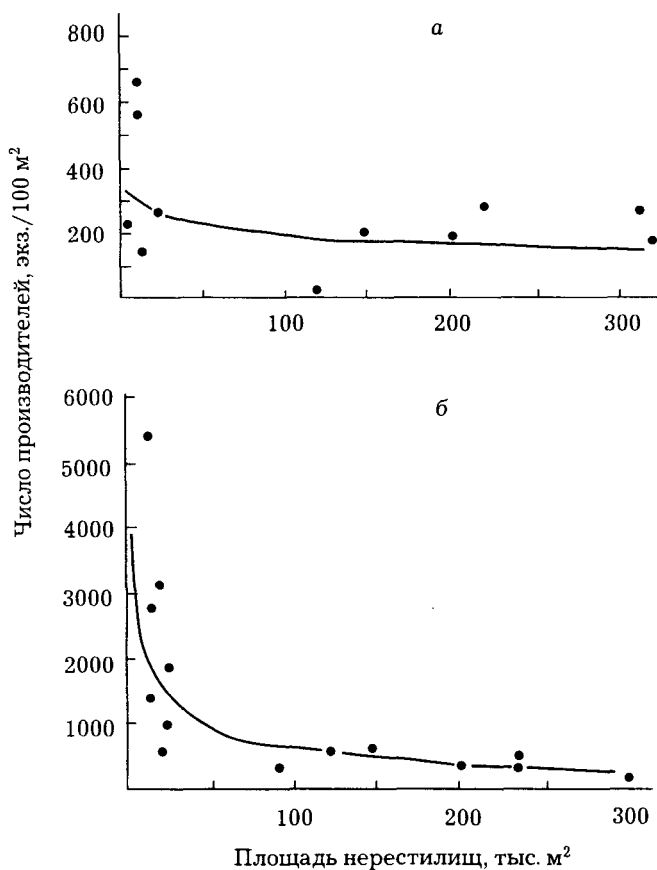


Рис. 11. Зависимость плотности заполнения нерестилищ от нерестовой площади рек у горбуши северо-восточного Сахалина в разные годы: а — 1983; б — 1985

$Y = aX^{-b}$ (табл. 10). Для удобства сравнения мы пользуемся этим уравнением и в других случаях, где эта зависимость проявляется менее четко.

Первое, что можно предположить для объяснения обнаруженного феномена, — это большая эффективность воспроизводства горбуши в реках с малой площадью нерестилищ. Если такое предположение верно, то мы неизбежно должны допустить, что обмен особями между реками настолько мал, что не может исказить или сгладить результаты различий в условиях воспроизводства, т.е. в каждой реке существует свое стадо горбуши.

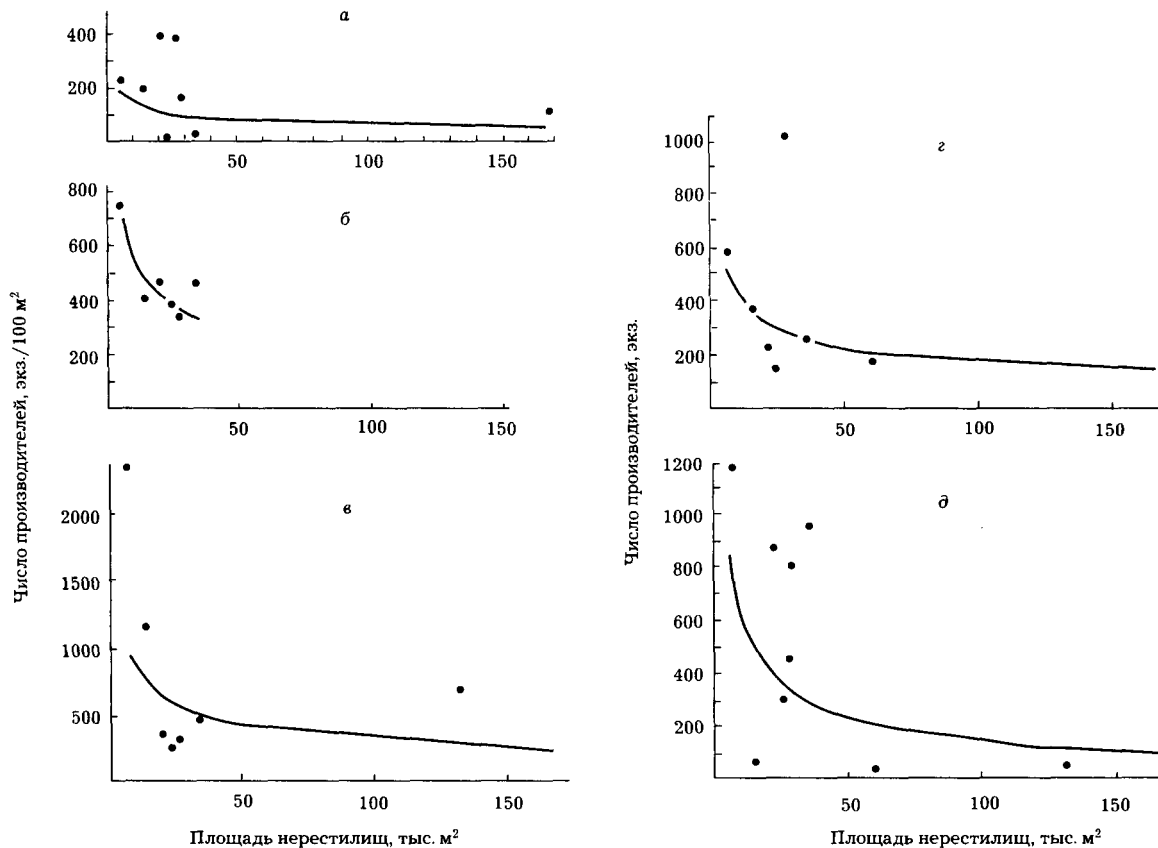


Рис 12. Зависимость плотности заполнения нерестилищ от нерестовой площади рек у горбуши юго-восточного Сахалина в разные годы: а — 1984; б — 1978; в — 1976; г — 1985; д — 1983

Таблица 10. Коэффициенты уравнения степенной функции, описывающей зависимость плотности заполнения горбушей нерестилищ отдельных участков побережья острова Сахалин (экз. на 100 м²) от нерестовой площади рек (тыс. м²)

Участок побережья	Год	Коэффициенты		R _г	n
		a	b		
Северо-восточный	1983	454,89	-0,1847	-0,32	12
	1985	10164,50	-0,5984	-0,84	15
Юго-восточный	1976	2108,79	-0,3909	-0,43	7
	1978	1552,09	-0,4153	-0,88	6
	1983	3070,3	-0,6570	-0,52	10
	1984	334,01	-0,3235	-0,23	10
Зал. Анива	1985	3070,3	-0,6570	-0,52	10
	1978	978,515	-0,6655	-0,44	8
	1983	17807,7	-1,2728	-0,74	10
	1984	508,37	-0,5079	-0,23	8
	1985	1148,91	-0,4199	-0,68	9

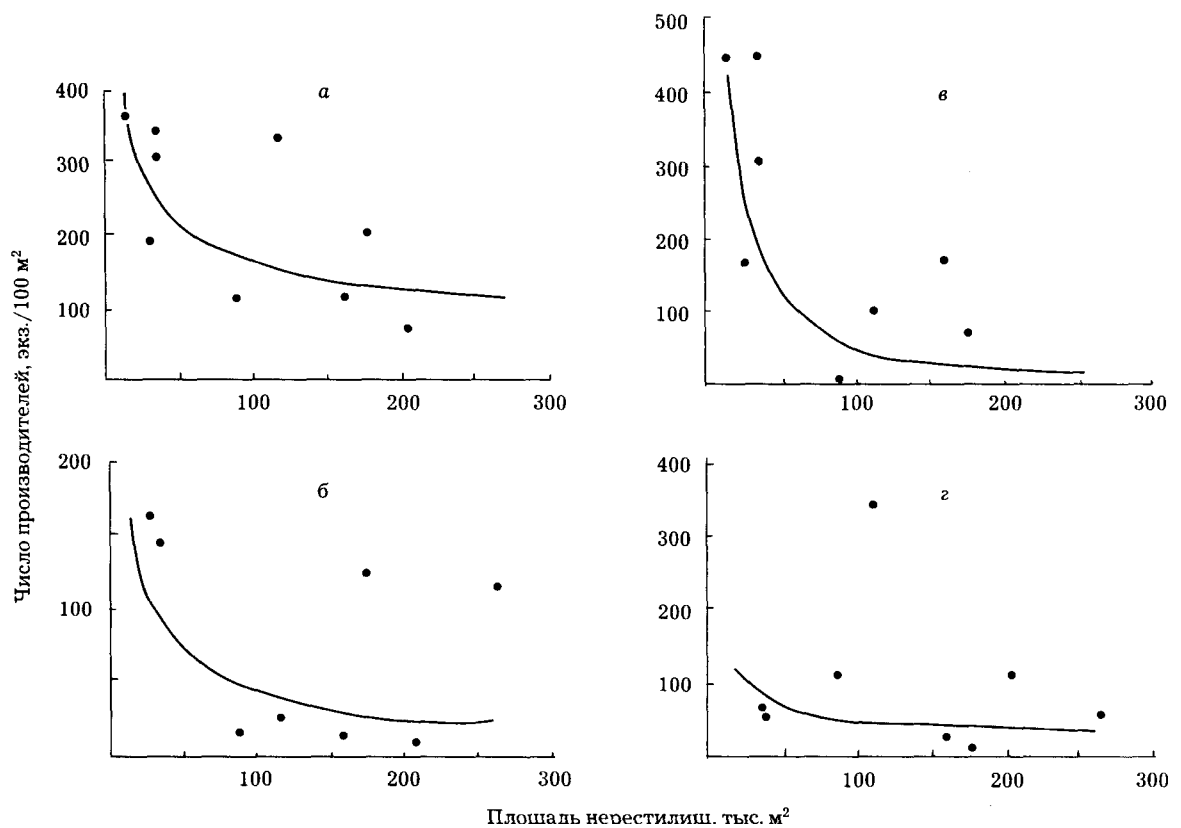


Рис. 13. Зависимость плотности заполнения нерестилищ от величины нерестовой площади рек у горбуши залива Анива в разные годы: *а* — 1985; *б* — 1978; *в* — 1983; *г* — 1984

Поскольку реки, анализируемые в пределах отдельных участков, находятся в одинаковых климатических условиях (протекают по районам острова с одинаковым геологическим строением и обладают вследствие этого сходными химизмом вод, морфологией русла, составом грунта нерестилищ, а также гидрологическим режимом), единственным очевидным несходством между ними является разница в нерестовой площади. Сам по себе этот факт на основании имеющихся на сегодня знаний о горбуше не предполагает различий в эффективности ее воспроизводства. Вместе с тем установлено, что превышение плотности заполнения нерестилищ лососями сверх определенной величины приводит к снижению количества покатной молоди. Для сахалинской горбуши эта величина неодинакова в разных реках. Так, на юго-восточном побережье в реке Бахура она равна 692 экз./100 м², в реке Даги (северо-восточное побережье) — 99, в реке Покосная (юго-западное побережье) — 119 экз. на 100 м² [Гриценко и др., 1989]. Многократное превышение этих величин в малых реках должно было привести к снижению количества покатной молоди и, как следствие этого, к уменьшению возврата. Однако, на юго-восточном Сахалине с 1981 по 1989 г. отмечалась исключительно высокая численность горбуши. Таким образом, объяснение устойчиво наблюдаемого многократного переполнения нерестилищ в малых реках особо благоприятными условиями воспроизводства горбуши в них противоречит данным об оптимальной плотности заполнения нерестилищ. Тем самым популяционная самостоятельность горбуши малых рек закономерно ставится под сомнение и заставляет искать другое объяснение явлению.

В этой связи уместно вспомнить, что горбуша в годы высокой численности появляется в водоемах, где ее до этого не было долгое время. Подобное явление описано в бассейне реки Фрейзер [Вернон, 1962]. А.Н. Канидзев [1968] отмечал восстановление воспроизводства горбуши в ряде сахалинских рек после полного уничтожения ее лесосплавом. Наличие обмена особями горбуши между сахалинскими реками установлено посредством мечения [Рухлов, Любаева, 1980]. Эти факты служат основанием для другого объяснения: в пределах выделенных районов увеличение плотности заполнения нерестилищ горбуши в малых реках происходит вследствие большого количества мигрантов из более крупных рек. При этом необходимо сделать три следующих допущения: 1) эффективность воспроизводства горбуши в реках с различной площадью нерестилищ одинакова

при одинаковой плотности их заполнения, хотя строгое равенство необязательно; 2) вероятность захода особи в реку не зависит от размеров реки; 3) процент особей, вернувшихся в родную реку и миновавших ее, одинаков в реках с различной площадью нерестилищ; строгое равенство в данном случае также необязательно, поскольку относительно меньший процент эмигрантов горбуши из большой реки может по абсолютной численности существенно превосходить потомство, вернувшееся в малую реку.

На основании установленных зависимостей мы рассчитали долю иммигрантов в условных реках с разной нерестовой площадью. Эта доля вычислялась как превышение плотностью заполнения нерестилищ в той или иной конкретной реке плотности заполнения нерестилищ наиболее крупной реки участка, принятой в данном районе за точку отсчета, выраженное в процентах от плотности заполнения в первой. При этом предполагалось, что в наиболее крупной реке влияние иммигрантов минимально и им можно пренебречь. На северо-востоке в качестве таковой рассматривалась река Нерпичья (300 тыс. м² нерестилищ), на юго-востоке — река Фирсовка (168 тыс. м²), в заливе Анива — река Таранная (263 тыс. м²).

Как следует из данных табл. 11, в годы с высокой численностью горбуши (1983, 1985) в реках с нерестовой площадью от 10 до 50 тыс. м² доля иммигрантов составляет от 28 до 97 %; в реках с площадью нерестилищ 100-200 тыс. м² — от 7 до 70 %. Однако и в годы с низкой численностью малые реки обычно более чем на половину заполняются иммигрантами. Поэтому есть основание утверждать, что в малых сахалинских реках, таких как Анна, Сима, Игривая, Шешкевича, Пильнги, Пурш-Пурш, Венгери, Б. Хузи, Герань, нет самостоятельных популяций горбуши. Едва ли приходится предполагать существование популяций и в более крупных реках, так как в течение нескольких лет в них должна происходить полная замена особей-автохтонов иммигрантами.

Таблица 11. Процент иммигрантов горбуши в сахалинских реках с разной нерестовой площадью, рассчитанной на основе зависимостей, изображенных на рис. 11-13 и в табл. 10

Годы	Площадь нерестилищ, тыс. м ²														
	северо-восток					юго-восток					зал. Анива				
	10	20	50	100	200	10	20	50	100	150	15	20	50	100	200
1976	-	-	-	-	-	66,8	56,5	38,0	18,4	4,4	-	-	-	-	-
1978	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	85,0	81,9	66,7	47,8	15,5
1983	46,5	39,1	27,7	18,0	7,0	84,3	75,3	54,9	28,9	7,0	97,4	96,2	87,8	70,0	28,6
1984	-	-	-	-	-	59,7	49,6	31,9	14,7	3,0	76,7	73,0	57,1	38,8	11,8
1985	87,9	80,2	65,7	48,1	21,5	66,7	56,4	37,9	18,6	4,5	69,9	65,9	50,0	33,5	10,5

Особо следует остановиться на горбуше крупнейших сахалинских рек: Поронай, Тымь, Найба, Лютога. В эти реки ее производители входят с менее зрелыми половыми продуктами, чем в те сравнительно небольшие реки, которыми мы оперировали в своем анализе. С.П. Воловик и А.Е. Ландышевская [1968] пришли к выводу, что различия в степени зрелости производителей сахалинской кеты, наблюдаемые в разных реках во время захода, наследственно обусловлены. Дальнейшие исследования, проведенные на кете острова Хоккайдо, подтвердили подобную точку зрения [Hiroi, 1985]. Это дает основание предполагать, что и горбуша, входящая в крупные реки с менее зрелыми половыми продуктами, чем у рыб, идущих на нерест в малые реки, является репродуктивно обособленной. Поэтому горбушу, входящую в реки Поронай, Тымь, Найба и Лютога, следует рассматривать как обладающую популяционным статусом. Репродуктивный успех при обмене особями между малыми и большими реками должен быть пониженным по сравнению с обменом между только малыми или только большими реками. В то же время обмен особями между большими реками должен быть затруднен из-за значительных расстояний между их устьями, достигающих нескольких сотен километров, в то время как для малых, устья которых отстоят друг от друга на несколько километров, расстояние не является препятствием для обмена особями. В связи с этим при попытках определения межпопуляционных границ уместно вспомнить, что при акклиматизации в Великих озерах горбуша распространялась по побережью на 30-70 км за жизнь одного поколения [Kwain, Lowrie, 1981].

Нам представляется, что у сахалинской горбуши в качестве межпопуляционной границы может рассматриваться полуостров Терпения, где на участке побережья протяженностью более 100 км отсутствуют нерестовые реки. Подобной границей, видимо, является участок юго-восточного побережья, от мыса Свободный до мыса Анива, а также полуостров Шмидта. В этих трех случаях должна происходить изоляция расстоянием. Кроме то-

го, вероятно, существуют границы другой физической природы, представления о которых дают результаты мечения и наблюдения за сроками нерестового хода [Воловик, 1967а; Рухлов, Любаева, 1980; Takagi et al., 1981].

Таким образом, особенностью популяционной структуры сахалинской горбуши является мозаичность расположения нерестовых ареалов популяций низшего иерархического уровня, при которой в ареал популяции, воспроизводящейся во множестве малых рек, вклинивается ареал популяции большой реки. Например, популяция горбуши реки Тымь вклинивается в ареал популяции других рек северо-восточного Сахалина. В целом, нам представляется, что сахалинской горбуше свойственна четырехуровневая популяционная структура, которую мы приводим на рис. 14.

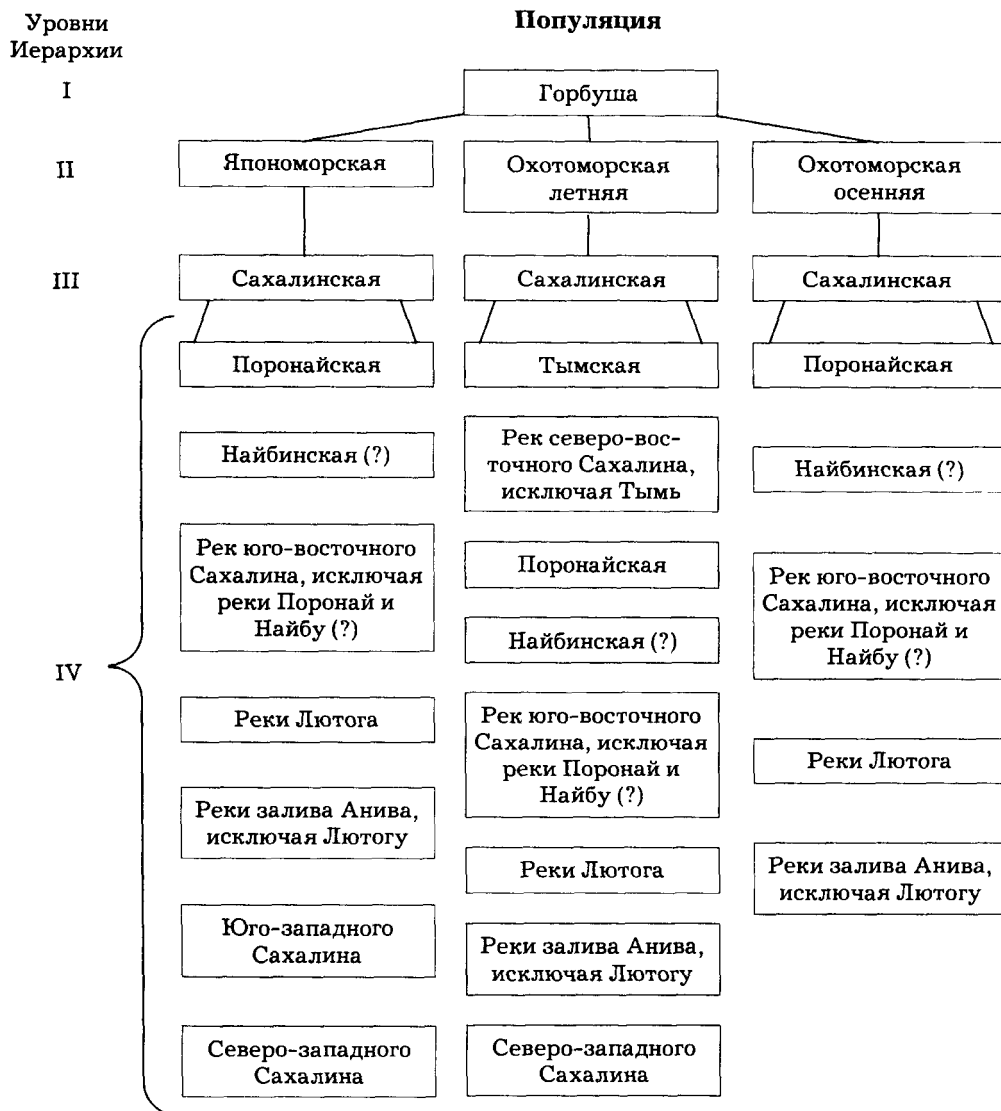


Рис. 14. Популяционная структура сахалинской горбуши.

Примечания: 1. Для компактности рисунка популяции IV уровня расположены под соответствующими популяциями III уровня, вертикально, а не горизонтально. 2. Границей между популяциями северо-восточного и юго-восточного Сахалина является мыс Терпения, границей между популяциями северо-западного и юго-западного Сахалина — пролив Невельского. 3. Горбушу сентябрьского и октябрьского хода на крайнем юго-западе Сахалина мы относим к анивским субпопуляциям охотоморской летней и охотоморской осенней популяций. 4. Знаком вопроса помечены провизорно выделяемые популяции

Популяционная подразделенность сахалинской горбуши находит отражение в закономерных изменениях биологических показателей производителей (в частности, длины тела) на протяжении нерестового хода. Для того чтобы понять, как интерпретировать эти изменения в реке, где популяционная структура горбуши сложна, целесообразно рассмо-

треть их сначала на примере водоема, в котором вероятность популяционной подразделенности воспроизводящейся горбуши минимальна. В нашем материале этому условию наиболее удовлетворяет горбуша Первой Речки, где воспроизводятся представители только япономорской популяции, малые же размеры реки и слабая разветвленность русла не дают оснований предполагать, что горбуша в ней подразделяется локально. Как видно из рис. 15, в Первой Речке размеры производителей увеличиваются от начала к концу хода, либо, что бывает реже, остаются без изменений. На этом основании мы думаем, что подобный характер изменений свойственен популяциям горбуши низшего иерархического уровня в целом.

В свете этих представлений рассмотрим изменения размеров горбуши во время хода в северной части залива Терпения, где вылавливают представителей япономорской, охотоморской летней и осенней популяций, идущих на нерест преимущественно в Поронай. В

те годы, когда ход горбуши охвачен наблюдениями от начала июня до конца августа, удастся проследить последовательность прохождения различных популяций через зону ставных неводов, что находит отражение в изменении размеров рыб. В течение июня, когда к берегам подходит япономорская горбуша, наблюдается увеличение ее размеров (рис. 16).

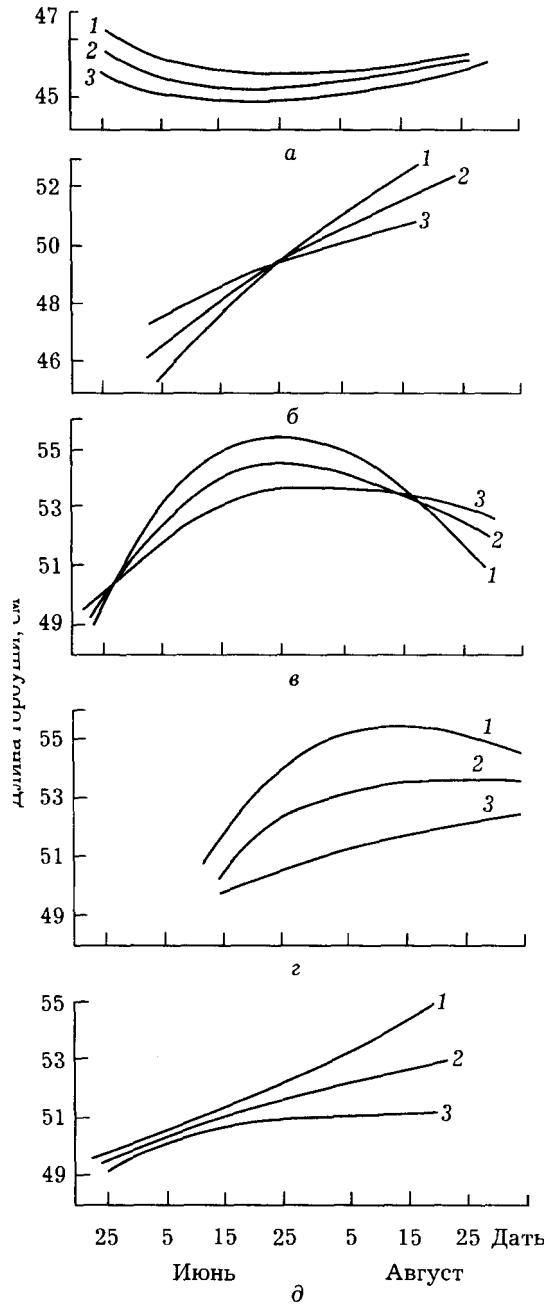


Рис 15. Изменение длины производителей горбуши во время нерестового хода в Первую Речку в разные годы: а — 1973; б — 1974; в — 1975; г — 1976; д — 1977; 1 — самцы, 2 — оба пола, 3 — самки

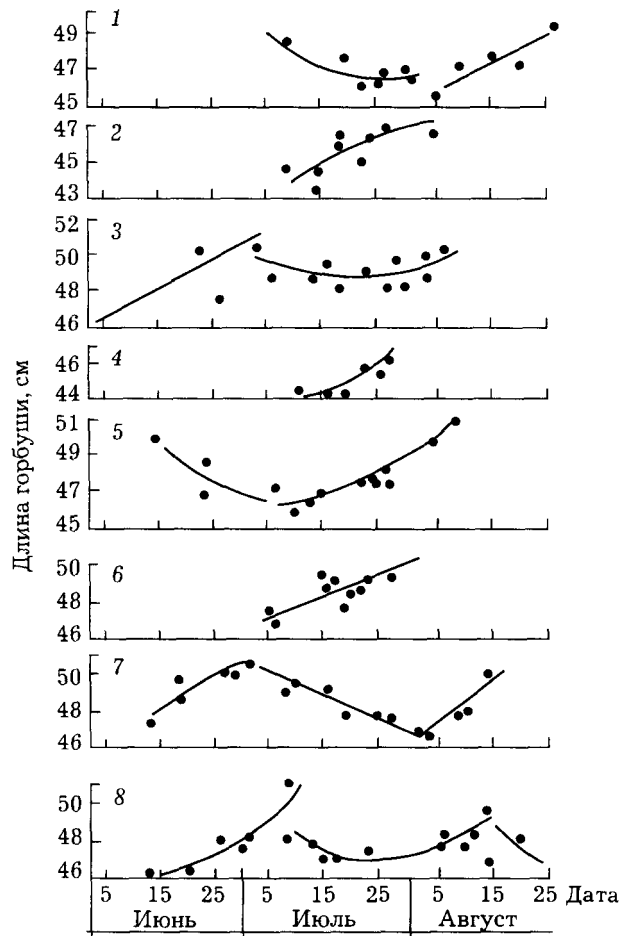


Рис 16. Тенденция изменения длины горбуши во время нерестового хода в реке Поронай в разные годы: 1 — 1957; 2 — 1958; 3 — 1959; 4 — 1960; 5 — 1961; 6 — 1962; 7 — 1963; 8 — 1965

В конце июня — начале июля, по мере того как в уловах уменьшается доля крупных особей, завершающих ход япономорской популяции, и возрастает доля мелких рыб, открывающих ход охотоморской летней горбуши, средняя длина рыб постепенно уменьшается. В дальнейшем, в июле и августе, когда уловы представлены в основном охотоморской летней горбушей, вновь наблюдается увеличение длины рыб, аналогичное тому, какое наблюдалось в процессе хода япономорской горбуши. Прекращение наблюдений в середине августа не позволило нам проследить за ходом охотоморской осенней горбуши. Однако появление в 1965 г. 14 августа наряду с крупной горбушей, длиной 49,2 см, мелкой, длиной 46,9 см, а в дальнейшем появление рыб средней длиной 48,1 см следует рассматривать как наметившуюся тенденцию к уменьшению размеров, связанную с подходом охотоморской осенней горбуши. В те годы, когда наблюдения за ходом горбуши были непродолжительны (1958, 1960, 1962 гг.), по результатам биологических анализов прослеживаются подход только охотоморской летней горбуши и увеличение средних размеров рыб в уловах от начала к концу хода.

Р.И. Енютина [1972], анализируя изменения размеров амурской горбуши в процессе хода, не усматривает в них закономерности. Однако, по ее данным, на протяжении хода можно выделить периоды продолжительностью 10-20 сут, в которые рыба в уловах практически не различается по средней длине. Такая стабильность, видимо, свидетельствует о подходе различных (репродуктивных или нагульных) группировок горбуши.

Рассмотрим вопрос о природе различий генетических признаков между генеративными линиями горбуши четных и нечетных лет. Естественно предположить, что в начальные этапы истории горбуши линий поколений не было и созревание ее происходило в разном возрасте (0 +; 1 +, 2 +), что изредка наблюдается в настоящее время. Видимо, в один из периодов с неблагоприятными условиями воспроизводства отбор стал действовать против мелких, рано созревающих особей, и горбуше стало свойственно созревание практически только в возрасте 1 +. Рассматривая современное воспроизводство горбуши на всем ее ареале, не трудно представить, что уменьшение размеров производителей ниже какого-то определенного предела будет приводить к неспособности устраивать нормальные нерестовые гнезда и, следовательно, к неспособности оставлять потомство. Если в настоящее время можно лишь с большими натяжками представить, как отбор действует против крупных особей и особей в возрасте 2 +, то действие его против мелких особей представляется очевидным. Логично также предположить, что разделение горбуши на две генеративные линии совпало с резким снижением ее численности и имело место на ограниченной акватории водоема происхождения, а современный ареал осваивался обеими линиями одновременно, параллельно и в известной мере самостоятельно.

Возвращаясь к вопросу о причинах генетических различий генеративных линий горбуши, следует отметить, что гипотезы, объясняющие эти различия случайным дрейфом нейтральных мутаций или действием отбора, нам не представляются взаимоисключающими. Так, наблюдаемый в четные годы на всем ареале мономорфизм по локусу фосфоглюкомутазы-1 (изменчивому в поколениях нечетных лет) вполне может быть объяснен действием эффекта основателя. Различия же по другим признакам скорее следует объяснить действием отбора. Так, на примере нерки показано, что распределение частот аллелей локуса лактатдегидрогеназы-B1 изменяется под действием различной температуры, кислорода, наличия продуктов обмена и других меняющихся условий среды. В частности, особое значение придается действию температуры. Носители "северного" аллеля хуже переносят повышение температуры, чем носители "южного" аллеля, и наоборот [Кирпичников, Муске, 1981]. Наглядное подтверждение действия переменных факторов можно получить, если рассмотреть данные Е.А. Салменковой с соавторами [1981] по изменчивости частот фенотипов и генов, маркируемых разными белками, на протяжении нерестового хода горбуши в реке Очепуха (Лесная), которая изучалась методом электрофореза с 1974 по 1979 г. Из этих лет 1977 год отличался аномальностью условий нереста, который происходит при исключительно низком уровне и малых расходах воды, а также при весьма высокой численности производителей, что обусловило чрезмерную плотность заполнения ими нерестилищ. Эмбрионы этого поколения должны были развиваться в условиях пониженного содержания кислорода и повышенной концентрации продуктов метаболизма. Вода в реках имела сильный запах разлагающихся трупов производителей, которые не уносились течением с нерестилищ, как это бывает обычно. Инкубация началась при повышенной температуре воды и продолжалась при резко наступившем охлаждении. Промерзание нерестилищ было выше среднегодовой величины. В результате в 1979 г. численность дочернего поколения снизилась по сравнению с численностью родительского. Горбуша в 1979 г. характеризуется минимальной изменчивостью всех исследованных признаков на протяжении нерестового хода по сравнению с другими годами

[Салменкова и др., 1981, рис. 2]. Видимо, в аномальных условиях 1977 г. смогли выжить особи с узким диапазоном значений признаков, оказавшиеся наиболее приспособленными. Следует вспомнить, что в годы увеличения численности, когда естественно предположить уменьшение давления отбора, увеличивается число особей, носящих редкие аллели [Кирпичников и др., 1986].

Таким образом, принципиальная возможность изменения генетических характеристик популяций горбуши в двух смежных поколениях под действием варьирующих условий среды едва ли может вызвать возражения. Однако противниками гипотезы, объясняющей различия горбуши четных и нечетных лет отбором, ставится под сомнение возможность многолетних различий в действии отбора по четным и нечетным годам. Обратимся в этой связи к следующим фактам. И.Б. Бирман [1985] приводит много примеров двухлетней периодичности природных явлений, которые могут обусловить закономерные различия в урожайности поколений горбуши (колебания речного стока, количества осадков, циркуляции атмосферы). Если обратиться к ситуации последних лет, то можно заметить, например, что у горбуши юго-восточного Сахалина с 1980 г. поколения четных лет формировались при более низкой температуре воды в начале морского нагула молоди, чем поколения нечетных лет. Более того, в 1981 и 1983 гг. их формирование происходило в условиях резких отрицательных аномалий.

Годы	1980	1982	1984	1981	1983	1985
Сумма градусо-дней в поверхностном слое воды в июне — июле	627	647	652	508	526	627

В результате в четные годы наблюдалось прогрессивное снижение численности, а в нечетные годы — увеличение. Согласно упомянутым выше работам В.С. Кирпичникова и соавторов, а также данным С.С. Шварца [1969], полученным на разных группах животных, подобная ситуация должна привести к различиям в генетической структуре поколений четных и нечетных лет. У первых следует ожидать уменьшения генетического разнообразия и увеличения доли "северных", холодостойких, аллелей, у вторых — возрастания генетического разнообразия и доли "южных" аллелей. Таким образом, наблюдаемые генетические различия между поколениями горбуши четных и нечетных лет обусловлены как изначальными различиями, имевшимися у основателей генеративных линий, так и действием отбора в настоящее время.

Наличие двух линий поколений у горбуши нам представляется явлением, переходящим в истории этого вида. Подобные явления должны были возникать в истории многих короткоцикловых видов. Ниже мы встретимся, например, с подобным возрастным составом у корюшки *Hypomesus nipponensis*.

Со временем, видимо, должно произойти перемешивание линий за счет появления особей, созревающих в более старшем возрасте. Материал для отбора имеется, а время предостаточной ситуации, при которых усложнение возрастной структуры окажется выгодным. Пример тому — возникновение второй генеративной линии у горбуши в Великих Озерах [Kwain, Chappel, 1978; Kwain, Lowrie, 1981]. Вместе с тем, генетические различия, подобные обнаруженным между линиями поколений горбуши, могут рассматриваться как предпосылка видообразования. По мере появления в каждой из линий особей, созревающих в возрасте ином, чем 1+, скрещивание их с особями другой линии может не происходить вследствие генетических различий. В этом случае первоначальное разделение вида на две линии поколений, созревающих в одном возрасте, может завершиться возникновением репродуктивно изолированных многовозрастных группировок.

В заключение раздела хочу сказать, что принимаемое многими авторами за основу популяционного деления горбуши существование генеративных линий четных и нечетных лет представляется оправданным. Однако в своей схеме я исхожу из локального деления, рассматривая поколения четных и нечетных лет как возрастные группы локальных популяций, при этом полностью отдавая себе отчет в том, что они сами по себе являются популяциями и требуют соответствующего подхода при ведении промысла и организации воспроизводства.

Что же касается концепции флуктуирующих популяций, то применение ее правомочно к популяциям низшего иерархического уровня, наименее устойчивым во времени, и не только у горбуши, но и у множества других видов животных. Разница между горбушей и другими лососями не в сути явления, а в его размерах. Если у нерки флуктуирующие популяции могут быть представлены несколькими сотнями или тысячами особей и занимать в период нереста весьма небольшую площадь, то у горбуши их численность может достигать нескольких миллионов особей, а нерестовый ареал занимать реки, впадающие на

протяжении нескольких сотен километров побережья. Соответственно, действие минимальной промысловой организации (например, бригады рыбаков) в первом случае базируется на множестве флюктуирующих популяций, во втором — одна флюктуирующая популяция способна обеспечить деятельность множества промысловых организаций.

Воспроизводство горбуши

Условиям развития икры и личинок тихоокеанских лососей в грунте нерестилищ посвящена обширная литература как у нас в стране, так и за рубежом. В настоящее время подробно изучены гидрологический, термический и гидрохимический режимы нерестилищ практически всех видов лососей, а также требования различных видов лососей и их внутривидовых форм к среде на разных этапах онтогенеза [Леванидов, 1969; Смирнов, 1975].

Поскольку в течение эмбрионально-личиночного периода жизни лососей основными элементами их физического окружения являются грунт нерестовых гнезд и омывающая эмбрионы вода, то от качества последних зависит успешность эмбриогенеза. Выживание эмбрионов обеспечивается неподвижностью грунта, его проницаемостью для воды, малым содержанием ила и, в первую очередь, органического ила, на окисление которого расходуется большое количество растворенного в воде кислорода. Вода, омывающая эмбрионы, должна содержать достаточное количество кислорода, расход ее должен быть достаточно высок, чтобы обеспечить как доставку эмбрионам кислорода, так и удаление продуктов их выделения.

Качество грунта и вод подруслового потока даже в пределах одного нерестилища изменяется из года в год. Оно зависит от особенностей уровневого режима, с которым связаны заиляемость грунта и его стабильность, нарушаемая во время паводков, от водности года, определяющей расходы подруслового потока и уровень грунтовых вод. Условия существования эмбрионов в грунте во многом определяются жизнедеятельностью самих лососей, так как производители при устройстве гнезд продельвают огромную механическую работу по перекапыванию грунта, существенно мелиорируя нерестилище, освобождая грунт от ила, делая его более рыхлым и проницаемым для воды. В связи со сказанным выше понятно то внимание, которое уделяется исследователями лососей влиянию на эффективность нереста расходов воды и плотности заполнения нерестилищ производителями.

Установлено, что в реках материкового побережья Охотского моря и в бассейне Амура значительное количество эмбрионов горбуши и летней кеты гибнет во время зимнего падения уровня воды от промерзания нерестилищ [Смирнов, 1947; Костарев, 1964а; Енютина, 1972]. В то же время, на Сахалине промерзание нерестилищ незначительно из-за относительно стабильного уровня рек в зимний период и обильных снегопадов [Канидьев, 1967; Воловик, Ландышевская, 1968].

Отрицательное влияние паводков на условия нереста лососей отмечалось неоднократно [Костарев, 1964б; Гриценко, 1967; Воловик, Ландышевская, 1968; Чупахин, 1975; Davidson, Hutchinson, 1943; Pritchard, 1948; Neave, 1952; Wickett, 1958; McNeil, 1966; 1969]. Рыба, нерестящаяся во время паводков, откладывает в бугры меньше икры, так как значительная часть ее уносится течением. Подвижки грунта вызывают гибель икры, находящейся в буграх.

Исследователи воспроизводства лососей единодушны в оценке влияния увеличения численности производителей на эффективность нереста одной (средней) самки. При увеличении количества нерестящихся рыб на единицу площади нерестилищ среднее количество икры, откладываемой в бугор, уменьшается, так как при высокой плотности заполнения производители мешают нересту друг друга, повторно перекапывают ранее устроенные бугры, что приводит к увеличению потерь икры [Леванидов, 1969; Pritchard, 1948; Neave, 1953; Wickett, 1958; Hunter, 1959].

Мнения относительно влияния плотности заполнения нерестилищ на численность молоди, продуцируемой всем нерестовым стадом, расходятся. Одни исследователи приходят к выводу, что увеличение численности производителей в конечном счете всегда приводит к увеличению количества молоди, выходящей из грунта, компенсируя снижение эффективности нереста одной самки [Леванидов, 1969; Pritchard, 1948], другие получают результаты, показывающие, что увеличение численности производителей до какого-то предела сопровождается увеличением суммарного выхода молоди, но превышение этого предела приводит к его снижению [Wickett, 1958; Hunter, 1959]. У. Уиккет [Wickett, 1958], В.Н. Иванов и В.Л. Андреев [1972] считают, что оптимальная величина заполнения нерестилищ,

обеспечивающая наибольший выход молоди, должна определяться эмпирически для каждого случая, так как в разных водоемах она различна.

Мы поставили целью выяснить, каковы региональные особенности выживания горбуши в период пребывания ее икры и личинок в грунте, как зависит эффективность нереста от средней абсолютной плодовитости, расходов воды и численности производителей. При этом особое внимание уделялось факторам, которые в принципе могут контролироваться человеком, а также факторам, имеющим прогностическую ценность.

По времени нерест горбуши Сахалина совпадает с летней меженью. Это обстоятельство в дальнейшем в значительной мере предохраняет бугры горбуши от промерзания, так как при зимнем падении уровня подавляющее их большинство остается под водой. Обычно в августе уровень воды в реках Сахалина относительно постоянен. Паводки, вызываемые дождями, отмечаются довольно редко и бывают гораздо слабее сентябрьских паводков, тогда как последние подчас значительно превосходят весенние. В течение зимних месяцев уровень воды на нерестилищах горбуши весьма стабилен.

Средняя августовская температура воды на нерестилищах горбуши колеблется от 12 до 16° С. От начала к концу нереста происходит снижение температуры с 20-21 до 10-11 °С в теплые годы и с 16-17 до 6-8° С в холодные. Температура воды на нерестилищах опускается в ноябре практически до нуля и лишь в апреле поднимается до 0,5° С. Обильные снегопады и стабильный уровень воды хорошо защищают гнезда горбуши от промерзания, которое наблюдается на Сахалине редко и в небольшом объеме.

На Сахалине горбуша откладывает в бугры от нескольких десятков до полутора тысяч икринок. Среднемноголетнее количество икры, откладываемой горбушей в разных реках, различается несущественно и составляет около 400 шт. (табл. 12). Икра, отложенная в бугры, составляет 20-30 % от средней абсолютной плодовитости. Следовательно, 70-80 % икры горбуши теряется при нересте. Из этого количества обычно не более 1 % приходится на икру, оставшуюся в брюшной полости самок, основная же масса гибнет, будучи унесенной течением. Через 1-2 мес. после нереста средний отход эмбрионов в буграх обычно не превышает 10 % и лишь изредка достигает 15-25 % (см. табл. 12). К февралю — марту происходит снижение числа эмбрионов в буграх за счет того, что часть погибших икринок полностью разлагается или поедается беспозвоночными. В среднем за годы наблюдений такое сокращение по разным рекам составляет 6,9-21,7 % от количества икры, учтенной во время осеннего вскрытия бугров. Средние показатели выживания эмбрионов в контролируемых реках удивительно сходны: из одного бугра выходит около 300 личинок. Таким образом, на Сахалине выживаемость горбуши в нерестовых буграх высока. В среднем она составляет 68-82 % от отложенной икры (и лишь в отдельные годы сокращается до 25-50 %), или 17-19 % от средней абсолютной плодовитости.

Пытаясь определить влияние различных факторов на результативность нереста и выживание эмбрионов, мы остановились на горбуше ключа Холодный (бассейна реки Пороной), поскольку она длительное время находится под наблюдением. Результаты анализа приведены на рис. 17-19 и в табл. 13.

Связь между количеством икры, откладываемой в бугры, и средней абсолютной плодовитостью отсутствует. Между численностью производителей, зашедших в ключ Холодный, и средним количеством икры в бугре существует отрицательная линейная зависимость. Подобная же зависимость отмечена между численностью производителей и средним количеством икры в буграх, выраженным в процентах от средней абсолютной плодовитости (см. рис. 17,а).

Между расходом воды в августе и количеством отложенной икры (в штуках и в процентах от средней абсолютной плодовитости) существует нелинейная зависимость, описываемая уравнением параболы второй степени (см. рис. 18). Такой характер связи между этими двумя показателями объясняется уменьшением доступной для производителей площади нерестилищ при низких расходах воды, что приводит к повышению плотности их заполнения и, следовательно, к снижению количества икринок, откладываемых в бугор. По мере увеличения расходов воды влияние плотности заполнения нерестилищ производителями ослабевает, и начиная с определенного момента, расход воды становится доминирующим фактором, снижающим количество икры, откладываемой в бугры.

Связи между количеством икры в буграх (в процентах от абсолютной плодовитости) и расходами воды в сентябре не обнаружено. На этом основании можно предположить, что во время паводков в ключе Холодный количество икры в буграх уменьшается за счет выноса ее течением во время нереста, а не за счет размывания уже устроенных бугров. Не обнаружено также связи и между суммой осадков в декабре и январе и количеством живых эмбрионов (в штуках и в процентах от количества отложенной икры), находящихся накануне выхода из грунта. Это подтверждает выводы, что гибель эмбрионов горбуши от промерзания в сахалинских реках невелика (см. табл. 13).

Таблица 12. Показатели нереста и выживаемости эмбрионов горбуши в реках Сахалина

Река	Число лет наблюдений	Плодовитость, шт.	Количество икры в буграх в сентябре — декабре		% (от отложенной икры) живых эмбрионов в буграх в сентябре — декабре	Количество эмбрионов в буграх в январе — марте, шт.	Разница в среднем кол-ве эмбрионов в буграх в сентябре — декабре и январе — марте		Количество живых эмбрионов в буграх в январе — марте		Выживаемость	
			шт.	% от абсолютной плодовитости			шт.	% от количества икры в сентябре — декабре	шт.	% от общего количества	% от отложенной икры	% от абсолютной плодовитости
Поронай	15	$\frac{1490}{1290-1770}$	$\frac{410}{246-674}$	$\frac{27,5}{16,1-43,5}$	$\frac{89,1}{75,2-94,7}$	$\frac{321}{129-582}$	$\frac{-86}{+25-232}$	21,7	$\frac{280}{81-570}$	$\frac{87,2}{61,2-97,9}$	$\frac{68,3}{24,0-99,6}$	$\frac{18,8}{5,8-36,1}$
Набиль	3	$\frac{1600}{1420-1870}$	$\frac{343}{290-426}$	$\frac{21,4}{19,6-22,8}$	$\frac{95,6}{89,0-98,5}$	$\frac{316}{304-328}$	$\frac{-68}{-15-122}$	19,8	$\frac{309}{296-322}$	$\frac{97,8}{97,4-98,2}$	$\frac{81,7}{69,5-93,5}$	$\frac{18,4}{15,8-21,0}$
Даги	5	$\frac{1570}{1460-1750}$	$\frac{364}{326-450}$	$\frac{23,4}{20,5-30,8}$	$\frac{93,4}{87,5-98,1}$	$\frac{31}{308-335}$	$\frac{-25}{-6-50}$	6,9	$\frac{265}{210-314}$	$\frac{83,3}{68,2-93,7}$	$\frac{72,8}{58,6-92,1}$	$\frac{16,9}{12,0-20,8}$
Первая Речка	4	$\frac{1580}{1450-1730}$	$\frac{370}{261-408}$	$\frac{24,1}{16,9-27,9}$	$\frac{91,0}{86,6-93,5}$	$\frac{338}{217-497}$	$\frac{-42}{+85-191}$	11,4	$\frac{302}{197-427}$	$\frac{89,3}{85,9-97,0}$	$\frac{81,6}{48,3-103,6}$	$\frac{19,1}{13,3-24,7}$

Примечание. В числителе — средние величины показателей; в знаменателе — пределы колебаний.

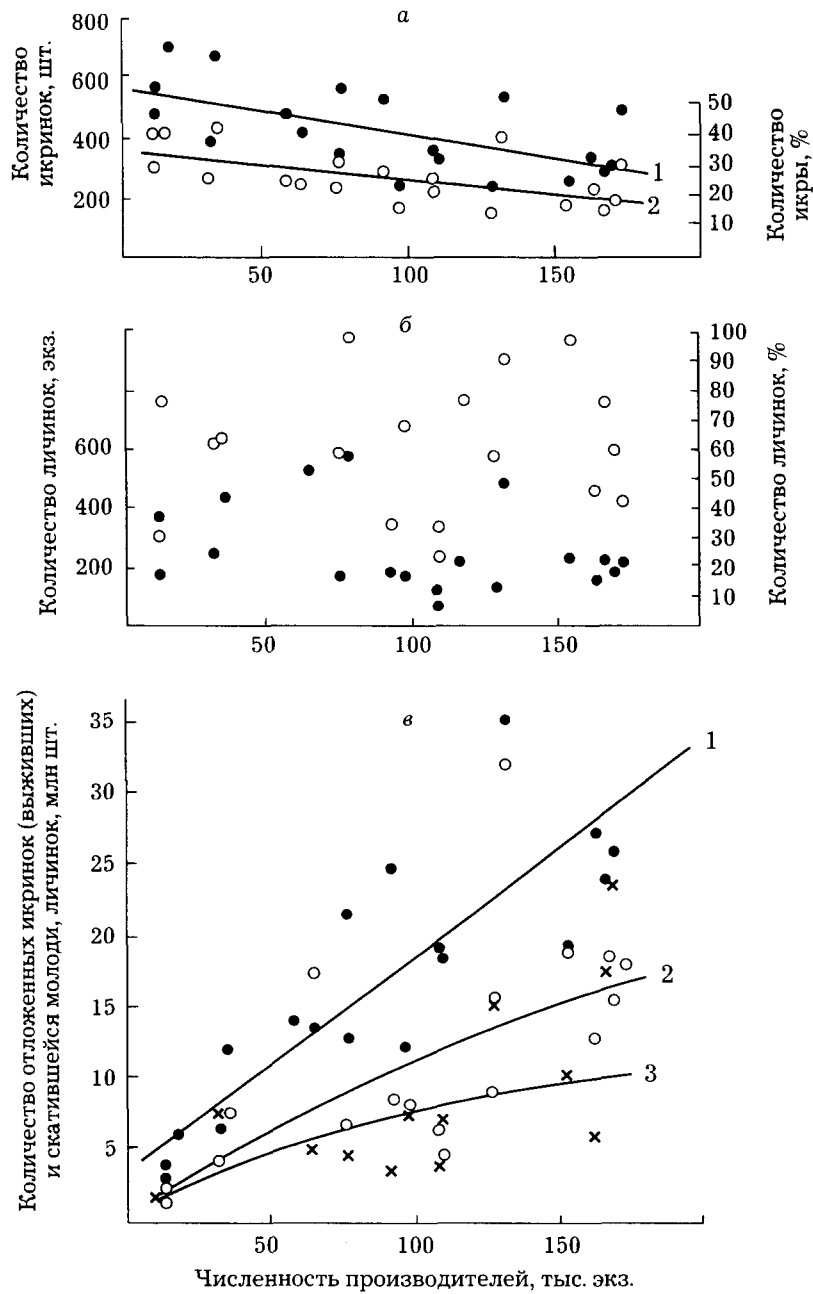


Рис 17. Зависимость показателей воспроизводства горбуши в ключе Холодный от численности производителей на нерестилищах: а — среднего количества икры, отложенной в один бугор (1 — в шт.; 2 — в % от средней абсолютной плодовитости); б — количества личинок, выживших в одном бугре (точки — штуки; кружки — % от отложенной икры); в — суммарного количества отложенной икры (1); суммарного количества выживших личинок (2); количества покатной молоди (3)

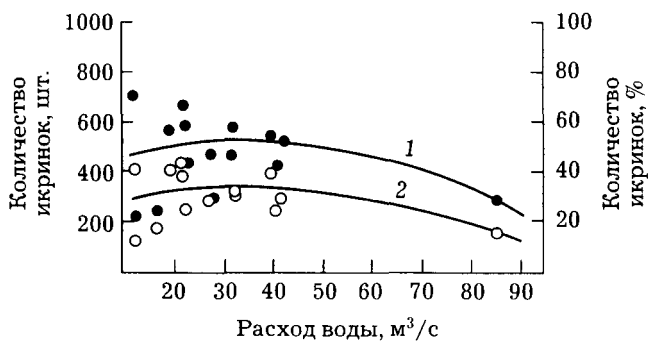


Рис. 18. Зависимость количества икры, откладываемой горбушей в бугры в ключе Холодный, от расходов воды в августе: 1 — в шт.; 2 — в % от средней абсолютной плодовитости

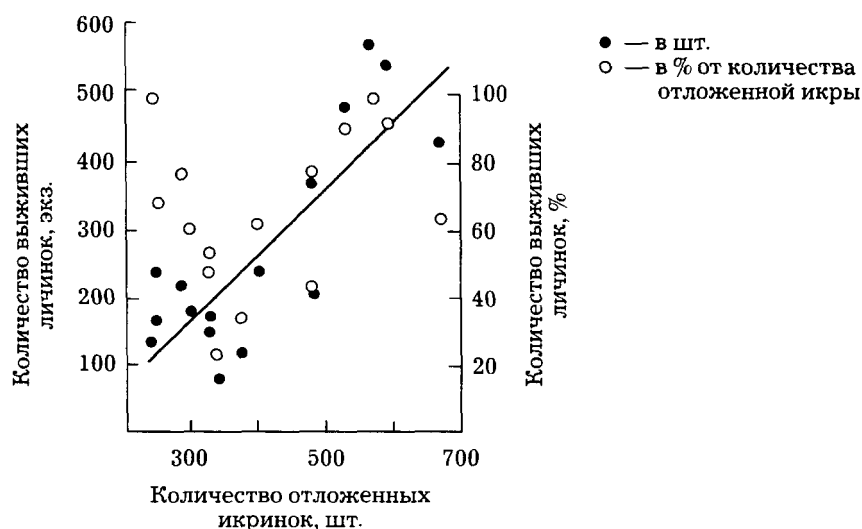


Рис. 19. Зависимость выживания личинок горбуши в ключе Холодный от количества икры, отложенной в бугор

Таблица 13. Влияние различных факторов на результаты нереста горбуши в ключе Холодный и выживание ее эмбрионов в грунте

Аргумент	Функция	r	P	Зависимость
Средняя абсолютная плодовитость (ИАП)	Среднее число икринок, отложенных в бугор, шт.	0,08	0,05	
Число производителей	Среднее число икринок, отложенных в бугор, шт.	-0,61	0,05	$y = 571,699 - 1,56259 x$
	Среднее количество икры, отложенной в бугор, % от ИАП	-0,61	0,05	$y = 36,60 - 0,096 x$
Расход воды в августе	Среднее число икринок, отложенных в бугор, шт.			$y = 391,5 + 6,947 x - 0,0975 x^2$
	Среднее количество икры, отложенной в бугор, % от АИП			$y = 24,64 + 0,468 x - 0,00675 x^2$
Расход воды в сентябре	Среднее количество икры, отложенной в бугор, % от АИП	0,17	0,05	
Количество осадков в декабре — январе	Число выживших эмбрионов, шт.	0,11	0,05	
	Количество выживших эмбрионов, % от отложенной икры	0,12	0,05	
Количество икринок, отложенных в бугры	Число выживших личинок, шт.	0,83	0,05	$y = -106,787 + 0,945206 x$
	Количество выживших личинок, % от отложенной икры	0,03	0,05	
Число производителей	Число личинок, выживших в одном бугре, шт.	-0,33	0,05	
	Количество личинок, выживших в одном бугре, %			
	Суммарное количество отложенной икры			
	Суммарное количество выживших личинок	0,08	0,05	
	Количество покатной молоди	0,83	0,05	$y = 3,45 + 0,15 x$ $y = 0,268 x^{0,803}$ $y = 0,46 x^{0,604}$

Между количеством икринок, отложенных в бугры, и количеством личинок, находящихся в них накануне выхода, существует положительная линейная зависимость. Связь между количеством отложенных икринок и процентом выживших личинок отсутствует (см. рис. 10). Это дает основание считать, что в условиях ключа Холодный количество отложенной в бугор икры не сказывается на ее дальнейшем выживании. Зависимость между количеством отнерестившихся производителей и процентом выживших личинок не прослеживается. Между количеством отнерестившихся производителей и количеством выживших личинок существует отрицательная корреляция, не достигающая, однако, вероятности 0,95 (см. рис. 17,6). Сказанное относится к результатам нереста каждой самки отдельно.

Суммарное количество икры, откладываемой нерестовым стадом, линейно увеличивается с увеличением численности производителей (см. рис. 17,в, табл. 13). Зависимость суммарного выживания личинок от численности отнерестившихся производителей описывается уравнением степенной функции. Аналогичная зависимость существует между численностью производителей и количеством покатной молоди. Следовательно, увеличение численности производителей горбуши в ключе Холодный сопровождается увеличением суммарного количества выживших личинок и скатившейся молоди.

Наши наблюдения проводились в годы как с низкой, так и с высокой численностью горбуши. В периоды подъема численности плотность заполнения нерестилищ в одном из притоков ключа Холодный — в ключе Березовый — достигала 569 экз. на 100 м², в самом ключе Холодный — 271 экз., что не приводило, однако, к снижению количества покатной молоди. Поэтому, если оптимум заполнения нерестилищ этого водоема и существует, то он выше наблюдавшихся нами величин.

Анализируя зависимость количества покатной молоди от количества отнерестовавших производителей в разных районах Сахалина, мы видим, что в реках Даги, Бахура и Покосная увеличение численности производителей сверх какого-то предела приводит к уменьшению численности покатной молоди (рис. 20, табл. 14). Пределы эти равны соответственно 270; 160 и 290 тыс. экз. производителей, или 99; 460 и 242 особи на 100 м² нерестилищ. В отличие от этих рек, в Лютоге подобного снижения не наблюдается:

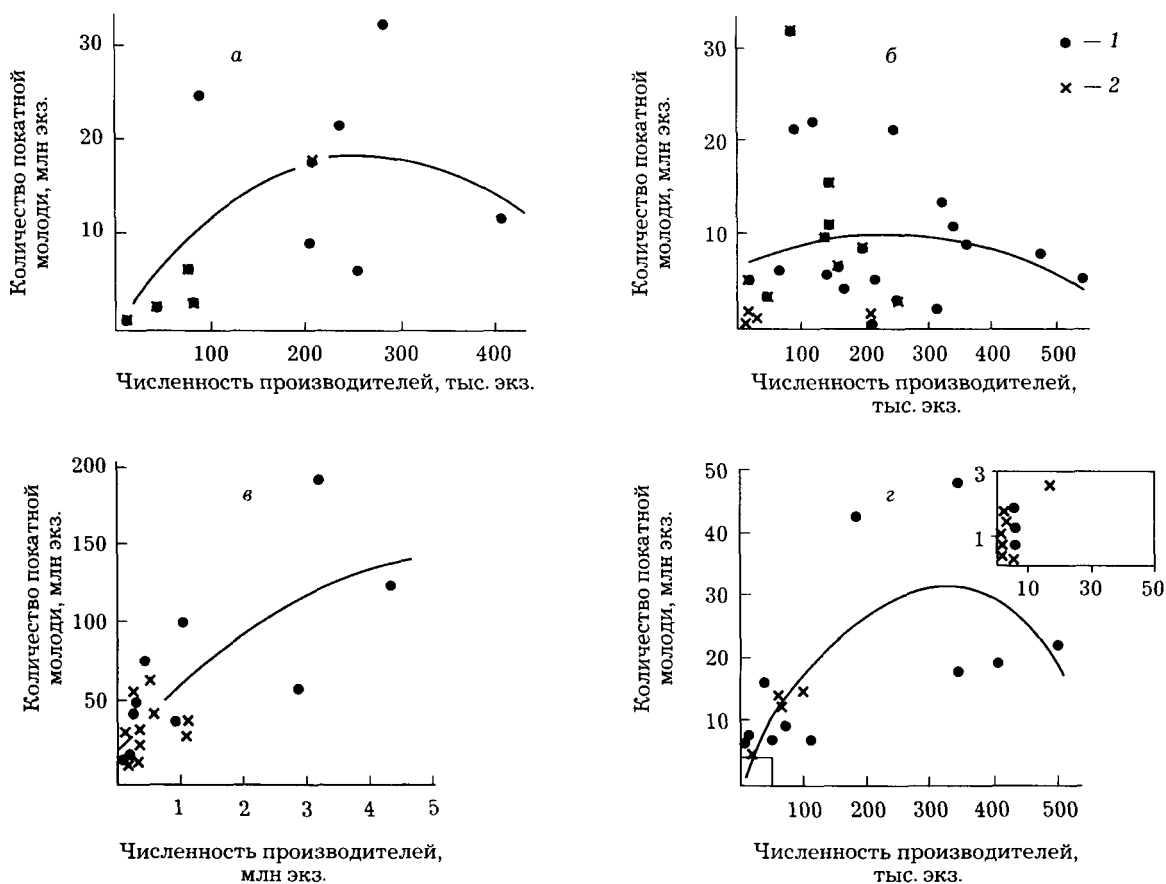


Рис 20. Зависимость количества покатной молоди горбуши от численности отнерестовавших производителей в реках: а — Даги; б — Бахура; в — Лютога; г — Покосная; 1 — нечетные годы; 2 — четные годы (эти же обозначения и на рис. 21-24)

максимальная за годы наблюдений плотность заполнения нерестилищ (426 экз. на 100 м²) не привела к снижению количества покатников.

Таблица 14. Влияние различных факторов на воспроизводство сахалинской горбуши

Река	Аргумент	Функция	Зависимость
Даги	Число производителей	Количество покатной молоди	$y = -0,1849 + 0,1409 x - 0,00026 x^2$
Бахура	— “ —	— “ —	$y = 4,610 + 0,0565 x - 0,00018 x^2$
Лютога	— “ —	— “ —	$y = 17,18 + 0,2130 x - 0,000285 x^2$
Покосная	— “ —	— “ —	$y = 0,8827 + 0,2130 x - 0,00036 x^2$
Даги	Количество покатной молоди	Количество вернувшихся рыб	$y = 17,54 + 17,95 x - 0,3583 x^2$
Бахура	— “ —	— “ —	$y = 130,0 + 46,99 x - 1,455 x^2$
Лютога	— “ —	— “ —	$y = -174,5 + 48,59 x - 0,0829 x^2$
Покосная	— “ —	— “ —	$y = 40,30 + 12,96 x - 0,0495 x^2$
Бахура	Количество градусо-дней в июне — июле	Коэффициент возврата	$y = 0,09338 e^{0,005793 x}$
Даги	— “ —	— “ —	$y = 0,05689 e^{0,008285 x}$
Лютога	— “ —	— “ —	$y = 0,02312 e^{0,006988 x}$
Бахура*	Количество покатной молоди	Коэффициент возврата	$y_1 = 4,823 e^{-0,03515 x}$ $y_2 = 8,977 e^{-0,0850 x}$
Даги	— “ —	— “ —	$y = 1,68 - 0,0266 x$
Лютога**	— “ —	— “ —	$y_1 = 5,40 - 0,057x$ $y_2 = 5,12 - 0,009 x$
Покосная	— “ —	— “ —	$y = 2,818 e^{-0,03758 x}$
Поронай	Число градусо-дней в июне — июле	Кратность воспроизводства	$y = 0,1059 e^{0,0048 x}$
Поронай	Число производителей	— “ —	$y = 2,96 - 0,00078 x$

* y_1 — все годы наблюдений; y_2 — без лет с резкими температурными аномалиями (1969, 1981, 1983, 1984);

** y_1 — четные годы; y_2 — нечетные годы

Различия в количестве производителей, обеспечивающих максимальный скат молоди, скорее всего, связаны с особенностями популяционной структуры горбуши разных районов Сахалина. Это количество выше там, где сложнее популяционная структура. Различные экологические требования к условиям нереста и эмбриогенеза у отдельных популяций, видимо, позволяют наиболее эффективно использовать нерестовые водоемы. Хотя следует иметь в виду, что, в свою очередь, возможность их воспроизводства в том или ином водоеме зависит от наличия соответствующих условий. Так или иначе, рассматриваемая ситуация служит дополнительным косвенным подтверждением экологической особеннности популяций горбуши.

Рассмотрим, как зависит величина возврата рыб от количества покатной молоди. В реках Лютога и Покосная увеличение количества покатников сопровождается увеличением количества вернувшихся рыб (рис. 21, табл. 14). Коэффициент корреляции равен соответственно 0,80 и 0,72. Однако разброс точек на графике столь велик, что использование этой зависимости в прогностических целях неперспективно. Так, в Покосной скат 13-16 млн. мальков обеспечивает возврат от 30 до 200 тыс. взрослых особей.

Иная ситуация наблюдается в реках Бахури и Даги, где увеличение количества покатной молоди лишь до какого-то предела сопровождается увеличением возврата, после чего количество вернувшихся рыб снижается (см. рис. 21, табл. 14). В Даги максимальный возврат обеспечивается скатом 25 млн. мальков, в Бахуре — 17 млн. Подобная ситуация свидетельствует о действии на молодь в прибрежье моря факторов смертности, зависящих от плотности.

Коэффициенты возврата (K_n) горбуши уменьшаются по мере увеличения количества покатной молоди. Из рис. 22 следует, что факторы смертности, зависящие от плотности, действуют на молодь горбуши не только в реках Бахура и Даги, как это было показано выше, но и в реках Покосная и Лютога. Так, в Покосной увеличение количества покатной молоди с 2 до 50 млн. экз. приводит к пятикратному уменьшению K_n . В Лютоге подобная тенденция прослеживается для поколений четных и нечетных лет в отдельности, хотя в целом для всех лет наблюдения она отсутствует. У горбуши Бахури зависимость

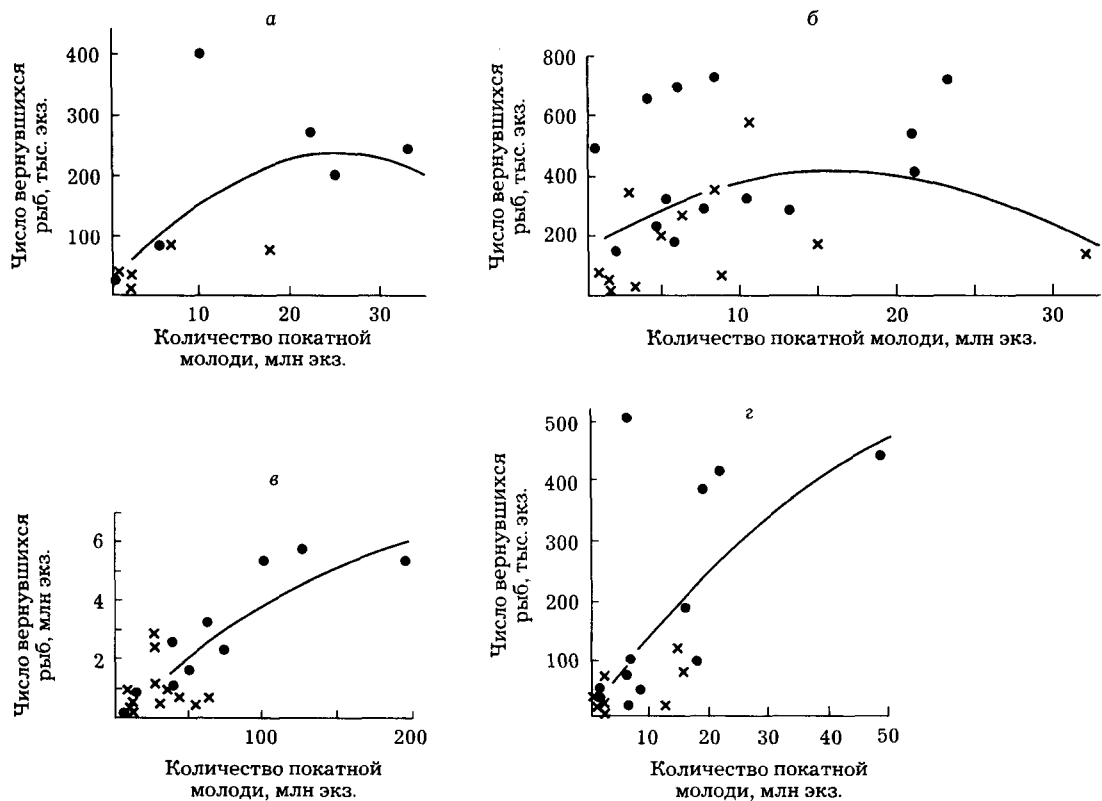


Рис. 21. Зависимость численности вернувшихся производителей горбуши от количества покатной молоди в реках: а — Даги; б — Бахура; в — Лютога; г — Покосная

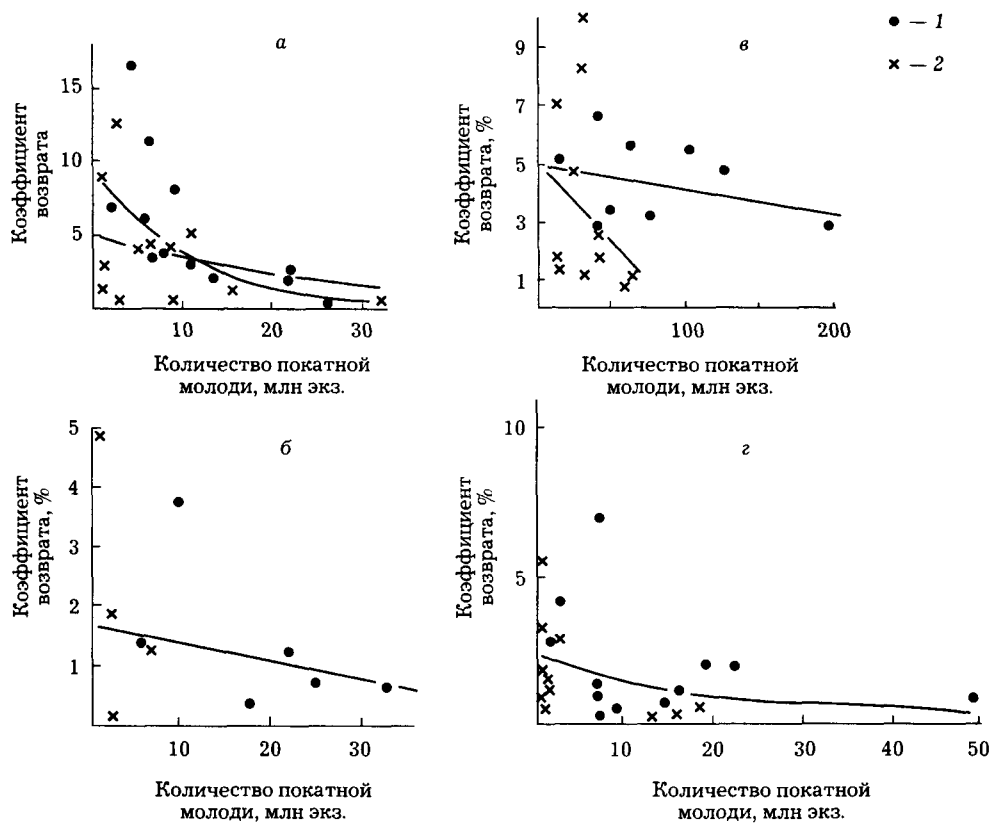


Рис. 22. Зависимость коэффициента возврата от количества скатившейся молоди в реках: а — Бахура (1 — все годы наблюдений; 2 — без лет с резкими отрицательными аномалиями температуры воды в прибрежье в июне — июле 1969, 1981, 1983 гг.); б — Даги; в — Лютога (1 — нечетные годы; 2 — четные годы); г — р. Покосная

K_b от количества покатной молоди становится более четкой, если из анализа исключить годы с резкими отрицательными аномалиями температуры воды в прибрежье моря (1969; 1981; 1983) (см. рис. 22,а), когда влияние на коэффициент возврата термики затушевывает влияние численности покатников. У горбуши реки Поронай, где данные по скату ограничены, мы, тем не менее, обнаруживаем сходный эффект. Кратность воспроизводства уменьшается по мере увеличения количества отнерестовавших рыб (рис. 23), что также является свидетельством действия факторов смертности, зависящих от плотности, хотя рассматриваемая зависимость обусловлена их действием не только в море, но также на нерестилищах.

Ранее было показано, что ряд хищных рыб переходит на питание молодью лососей в период ее интенсивного ската, когда она становится массовой формой макропланктона [Чуриков, Гриценко, 1983]. Естественно, что в годы с высокой численностью покатная молодь привлекает большее количество хищников, а продолжительность периода их воздействия также увеличивается.

Известно, что смертность животных значительно возрастает при смене среды обитания в процессе онтогенеза. Так, для проходных рыб установлено, что при попадании в море их молодь гибнет от термического шока и от резкого изменения солености. Понижение температуры воды, приводящее к снижению двигательной активности молоди, увеличивает ее доступность для хищников. В годы со значительными отрицательными температурными аномалиями ухудшается обеспеченность молоди пищей, замедляется ее рост, что также не способствует выживаемости. Зависимость урожайности поколений южнокурильской горбуши от термических условий в прибрежье моря убедительно продемонстрирована В.Н. Иванковым с соавторами [1984а]. В этой связи интересно рассмотреть зависимость выживаемости горбуши (в нашем случае характеризуемой K_b) от термических условий в прибрежных участках моря. В качестве показателя последних мы используем температуру поверхностного слоя воды. У горбуши рек Бахура и Лютога обнаружена зависимость K от суммы градусо-дней в июне — июле, описываемая уравнением экспоненциальной функции (рис. 24; см. табл. 14). Аналогичным образом от суммы градусо-дней в июне — июле в заливе Терпения зависит кратность воспроизводства горбуши реки Поронай (см. рис. 13, табл. 14). Это обстоятельство дает нам основание предполагать существование подобной зависимости и для реки Даги, хотя положение эмпирических точек на рис. 24,б не столь четко характеризует тенденцию, как на рис. 24,а, в и 23,б. При количественной оценке зависимости K_b от суммы градусо-дней в Даги мы исключаем точку с ординатой 4,8, далеко отстоящую от основной группировки точек и нарушающую тенденцию.

Зависимость K от термических условий в море может быть использована в прогнозных целях. Как минимум мы сможем предвидеть резкие снижения численности в

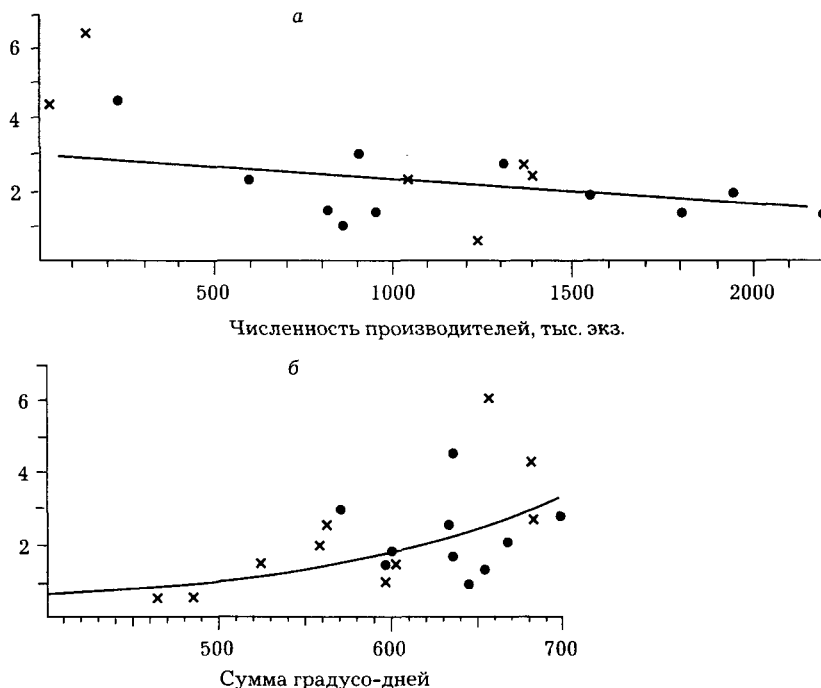


Рис 23. Зависимость кратности воспроизводства горбуши реки Поронай от числа отнерестовавших производителей (а) и суммы градусо-дней в заливе Терпения в июне — июле (б)

годы с большими отрицательными аномалиями и увеличения — в годы с большими положительными аномалиями.

У горбуши реки Покосная зависимость K_v от термики прибрежных вод обнаружить не удалось. Отсутствие ее на юго-западном Сахалине свидетельствует об отличии условий формирования поколений от таковых в заливе Анива и на восточном Сахалине. Молодь горбуши, скатывающаяся из рек восточного Сахалина и залива Анива, попадает в открытые участки побережий. Восточносахалинская горбуша попадает в зону действия холодного Сахалинского течения. В этом районе она периодически подвергается воздействию нагонного восточного ветра, приносящего к берегам острова холодные воды и льды Охотского моря. Так, в июне 1969 г. молодь горбуши была перетерта льдами, пригнанными к побережьям залива Терпения и юго-восточного Сахалина. Прибрежные воды юго-западного Сахалина защищены от подобных воздействий. Кроме того, там имеются удобные для нагула молоди горбуши в первые дни после ската прогреваемые мелководья, огражденные от моря рифовой грядой, где молодь может успешно адаптироваться к морским условиям.

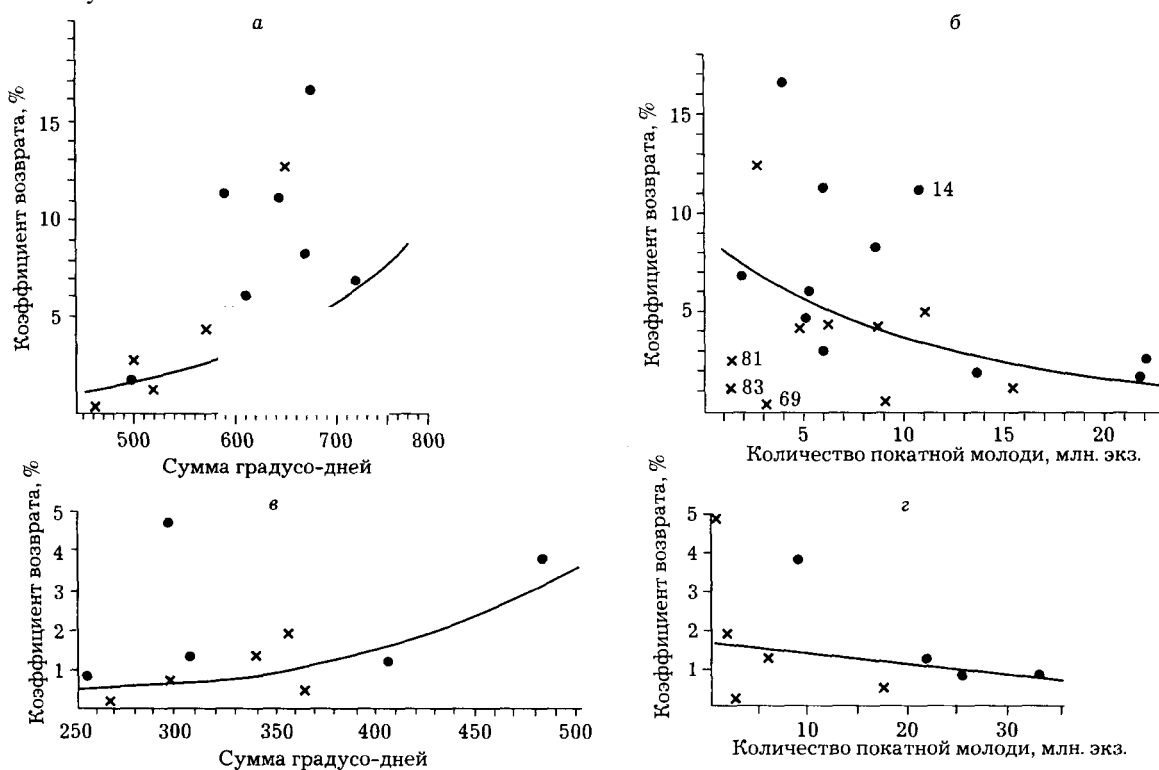


Рис. 24. Зависимость коэффициента возврата горбуши от суммы градусо-дней в прибрежных участках моря в июне — июле и от количества покатной молоди в реках: а, б — Бакура; в, г — Даги

Долгопериодные изменения размеров горбуши

В течение последних двух десятилетий наблюдается измельчание горбуши как на японском, так и на охотоморском побережьях Сахалина (рис. 25). Одновременно отмечается измельчание горбуши Южных Курил [Ефанов, Чупахин, 1982]. Явление это подобно измельчанию горбуши Британской Колумбии и юго-восточной Аляски [Ricker et al., 1978]. Поскольку основными причинами, вызывающими уменьшение размеров горбуши, считают влияние селективного промысла и ограниченность кормовых ресурсов, рассмотрим возможное действие каждой из них.

Азиатская горбуша, в том числе и горбуша Сахалина, начиная со второй половины 50-х годов, находится под мощным воздействием японского морского промысла. Наиболее интенсивным это влияние было в 60-е годы, в результате чего в ряде районов численность горбуши сократилась настолько, что она утратила свое промысловое значение (например, западная Камчатка). Благодаря мерам международного регулирования вылов горбуши в открытом море стал постепенно сокращаться и с 40-70 тыс. т в 60-е годы снизился к концу 70-х годов до 17-30 тыс. т. С середины 60-х годов началось увеличение численности горбуши Южных Курил и охотоморского побережья Сахалина, а начиная с середи-

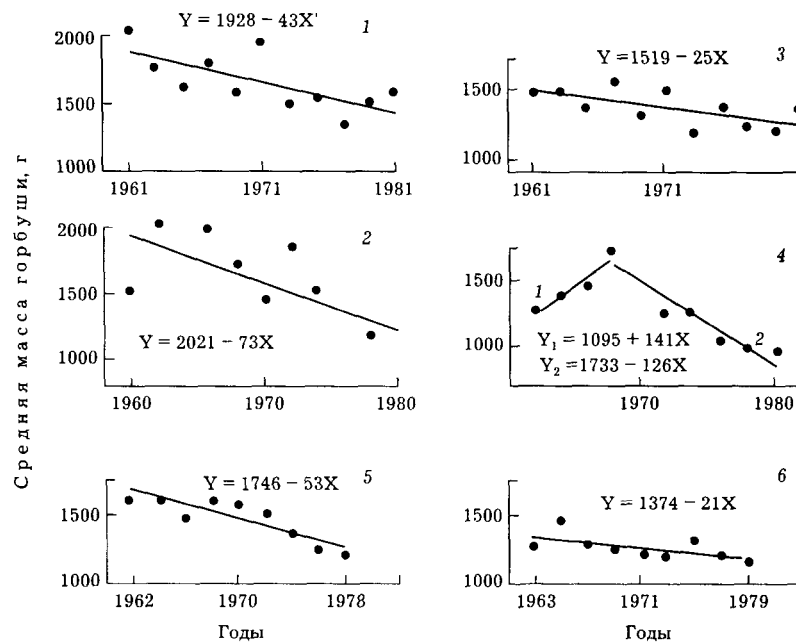


Рис. 25. Изменения средней массы горбуши в нечетные и четные годы по рекам: 1,2 — в р. Покосная; 3, 4 — в р. Поронай; 5,6 — в реках о. Итуруп

ны 70-х годов — горбуши западной Камчатки. Одновременно с увеличением численности горбуши наблюдается ее измельчение (по крайней мере, рыб, воспроизводящихся на восточном Сахалине, — охотоморской летней и охотоморской осенней популяций. На западном побережье Сахалина ситуация была другой. Воздействие японского морского промысла на япономорскую горбушу все время оставалось высоким. Численность же япономорской горбуши после подъема, отмечавшегося в конце 60-х — начале 70-х годов, находилась до 1989 г. на низком уровне. В первую очередь это относится к той части япономорской популяции, которая воспроизводится в реках западного Сахалина, где численность заходящих на нерест рыб резко сократилась после 1969 г.

Масса горбуши восточного Сахалина и залива Анива уменьшалась по мере увеличения численности популяций, причем у поколений четных лет это изменение происходило быстрее. В качестве примера рассмотрим горбушу реки Поронай (рис. 26). Зависимость средней массы горбуши в этой реке от численности (в качестве показателя численности мы использовали величину уловов в северной части залива Терпения) описывается для нечетных лет уравнением $y = 1841 x^{0,066}$; для четных лет — уравнением $y = 1658 x^{0,089}$. Зависимость, аналогичная приведенной, существует между средней массой горбуши Поронай и суммарной величиной вылова основных стад горбуши, нагуливающих совместно с поронайской в водах Курило-Камчатского района. Для нечетных лет $y = 1853 x^{0,099}$; для четных — $y = 1619 x^{0,11}$. Поскольку уменьшение размеров поронайской горбуши наблюдалось одновременно с увеличением численности рыб в местах нагула, оно, скорее всего, и является следствием увеличения численности. Трудно сказать, что именно явилось непосредственной причиной измельчения. Оно могло быть вызвано ограниченностью кормовой базы, но не исключено, что замедление роста есть следствие повышенной плотности рыб в нагульных скоплениях, оказывающей угнетающее действие на рост через механизмы эндокринной системы. Как бы то ни было, при увеличении численности горбуши, нагуливающейся в Курило-Камчатском районе, она становится мельче. В западном районе Сахалина у горбуши реки Покосная зависимости величины массы от численности поколений не наблюдается (см. рис. 26). В первом случае коэффициент корреляции между массой горбуши и величиной вылова ее у юго-западных районов Сахалина равен 0,031, во втором — 0,158 ($0,05 < P$).

Исходя из приведенных выше данных, можно сделать вывод, что уменьшение размеров горбуши, заходящей в реки западных районов Сахалина, обусловлено селективным воздействием японского морского промысла, а уменьшение размеров горбуши в восточных районах Сахалина связано, в первую очередь, с увеличением численности стад, использующих общие с ней нагульные участки в море, и, в меньшей степени, — с селективностью морского промысла.

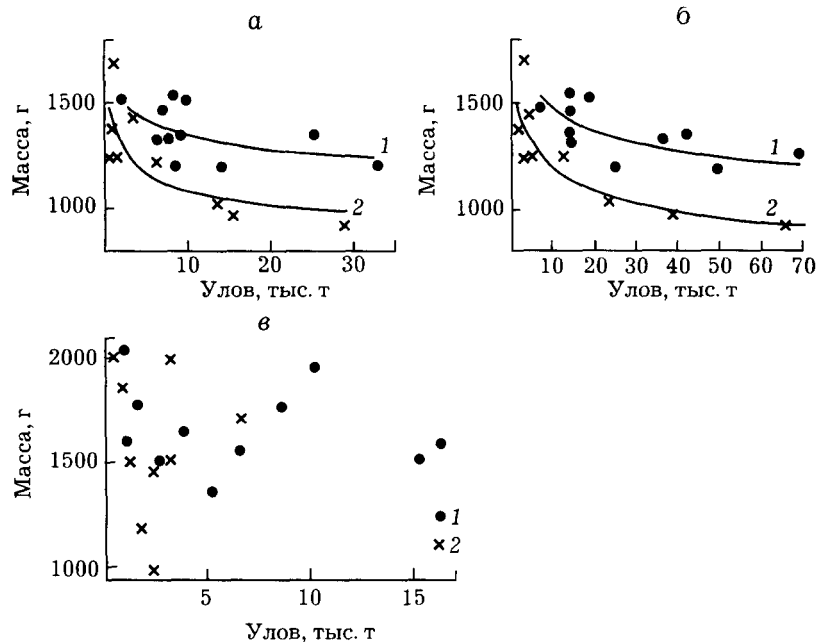


Рис. 26. Зависимость средней массы горбуши от ее уловов в нечетные (1) и четные (2) годы в реках: а, б — Поронай; в — Покосная; по оси абсцисс отложен улов; а — у юго-восточного Сахалина; б — у юго-восточного Сахалина, в заливе Анива, в южно-курильской зоне и у западной Камчатки; в — у юго-западного Сахалина

Промысел

Промысел горбуши на Сахалине базируется на облове нагульных и преднерестовых скоплений в прибрежье моря. Основным промысловым орудием являются морские ставные невода, гораздо реже используются закидные невода и ставные сети. Горбуша добывается на всем побережье Сахалина, однако более 90 % ее вылова приходится на южную часть острова (южнее 50° с.ш.), где в многолетнем плане первое место занимает юго-восточное побережье (табл. 15).

Таблица 15. Среднегодовой вылов горбуши в различных районах южного Сахалина в послевоенный период, тыс. т

Годы	Юго-восточное побережье	Залив Анива	Юго-западное побережье
Нечетные	11,98	3,22	5,81
Четные	5,58	1,81	2,05

На северо-восточном побережье регулярный промысел существует только в бассейне Тымы, остальные реки облавливаются эпизодически выездными бригадами рыбаков. В разных районах Сахалина промысел имеет свои сезонные особенности. Наиболее ранней бывает путина на юго-западном Сахалине, где добывается нагульная япономорская горбуша, идущая в дальнейшем на нерест в реки западного и юго-восточного Сахалина, а также в залив Анива (рис. 27). Промысел начинается в конце мая — начале июня и длится до середины июля. Около 90 % улова приходится на июнь — I декаду июля.

Подходами япономорской горбуши в зону облова определяются раннее начало промысла, а также время наступления массовых уловов в заливах Терпения и Анива. В этих участках начало промысла приходится на вторую половину июня, а массовым промысел становится в июле. В заливе Терпения на III декаду июля приходится среднемноголетний пик промысла. На северо-востоке Сахалина, в Ныйском заливе, где добывается охотоморская летняя горбуша, промысел начинается в июле, а пик его приходится на I-ю декаду августа. На участке юго-восточного Сахалина, к югу от залива Терпения, промысел в июле начинается в годы, когда подходы япономорской горбуши бывают значительными. В годы, когда численность ее низка, массовый промысел начинается в августе, с подходом охотоморской летней горбуши. Здесь же, а также в зал. Анива в конце августа часто отмечается увеличение уловов, обусловленное подходами охотоморской осенней горбуши.

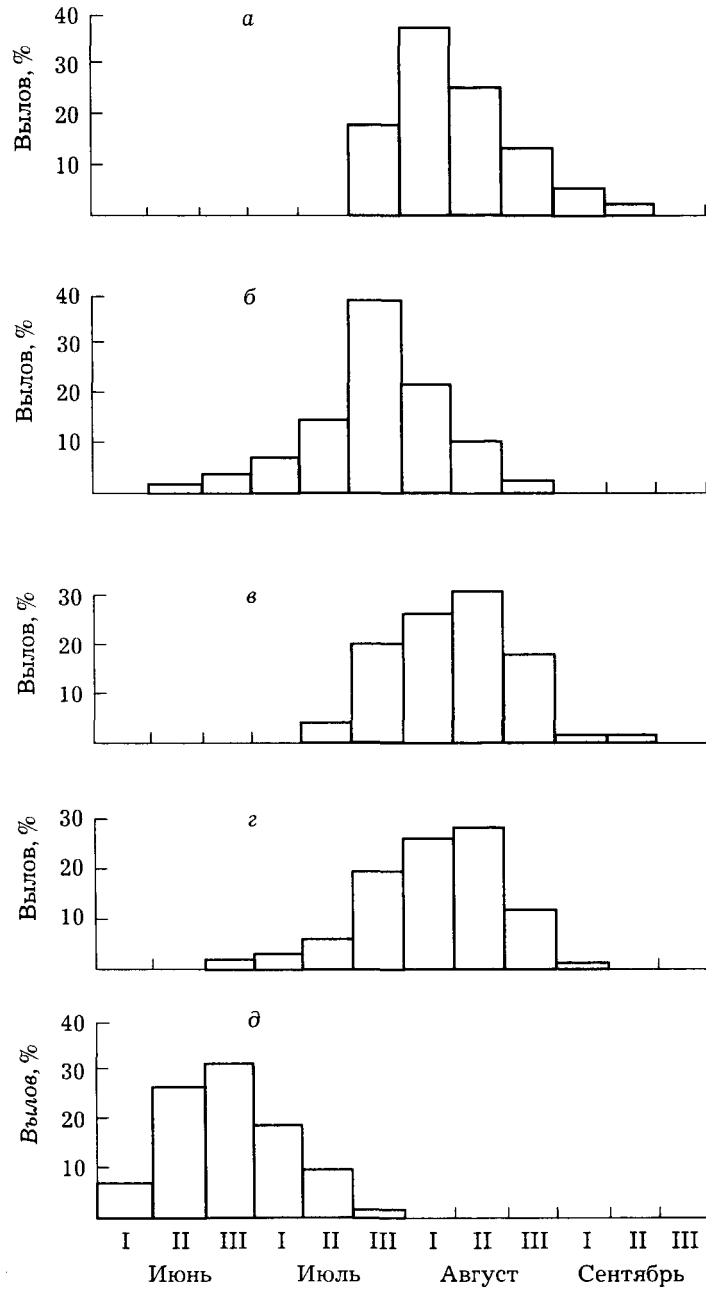


Рис. 27. Сезонная динамика улова горбуши (в нечетные годы): а — залив Ныйский; б — залив Терпения; в — юго-восточное побережье Сахалина; г — залив Анива; д — юго-западное побережье Сахалина

Горбушевая путина на Сахалине повсеместно заканчивается не позднее середины сентября, хотя незначительные подходы на юго-востоке и в заливе Анива наблюдаются вплоть до октября. Сезон промысла более продолжителен там, где облавливаются несколько популяций второго ранга. Так, на юго-восточном Сахалине и в заливе Анива путина длится 70-80 сут., в то время как на юго-западном и северо-восточном Сахалине — только 40-50 сут.

На Сахалине преобладает горбуша нечетных лет (рис. 28). Это доминирование выражено нечетко, оно часто нарушается одновременными подъемами численности обеих линий, при которых в отдельные годы поколения четных лет обеспечивают больший вылов, чем поколения лет нечетных. Периоды подъема численности горбуши четных лет, как правило, совпадают с увеличением вылова горбуши нечетных лет. Это обстоятельство дает основание предположить, что колебания ее численности вызываются периодически изменяющимися условиями воспроизводства, сходным образом сказывающимися на обеих генеративных линиях. Рассмотренные выше зависимости величины K_b от термики прибрежий моря в начале морского нагула и от количества покатной молоди дают представ-

ление о характере механизмов, определяющих численность. Периодичность уловов, достаточно четкая для того, чтобы быть используемой в целях прогнозирования, у сахалинской горбуши не наблюдается. Однако анализ десятилетних данных по вылову говорит о том, что в течение любого произвольного десятилетнего периода в каждом из трех основных промысловых районов встретятся 1-3 года, когда промысел практически сойдет на нет, 1-3 года, когда он будет крайне незначителен. На юго-восточном побережье раз в 7-8 лет вылов достигает экстремально высоких величин (более 20 тыс. т), на юго-западном побережье и в заливе Анива такие резкие подъемы уловов наблюдаются реже.

Экстремально низкие уловы наблюдаются чаще в четные годы, однако горбуша нечетных лет также время от времени утрачивает промысловое значение.

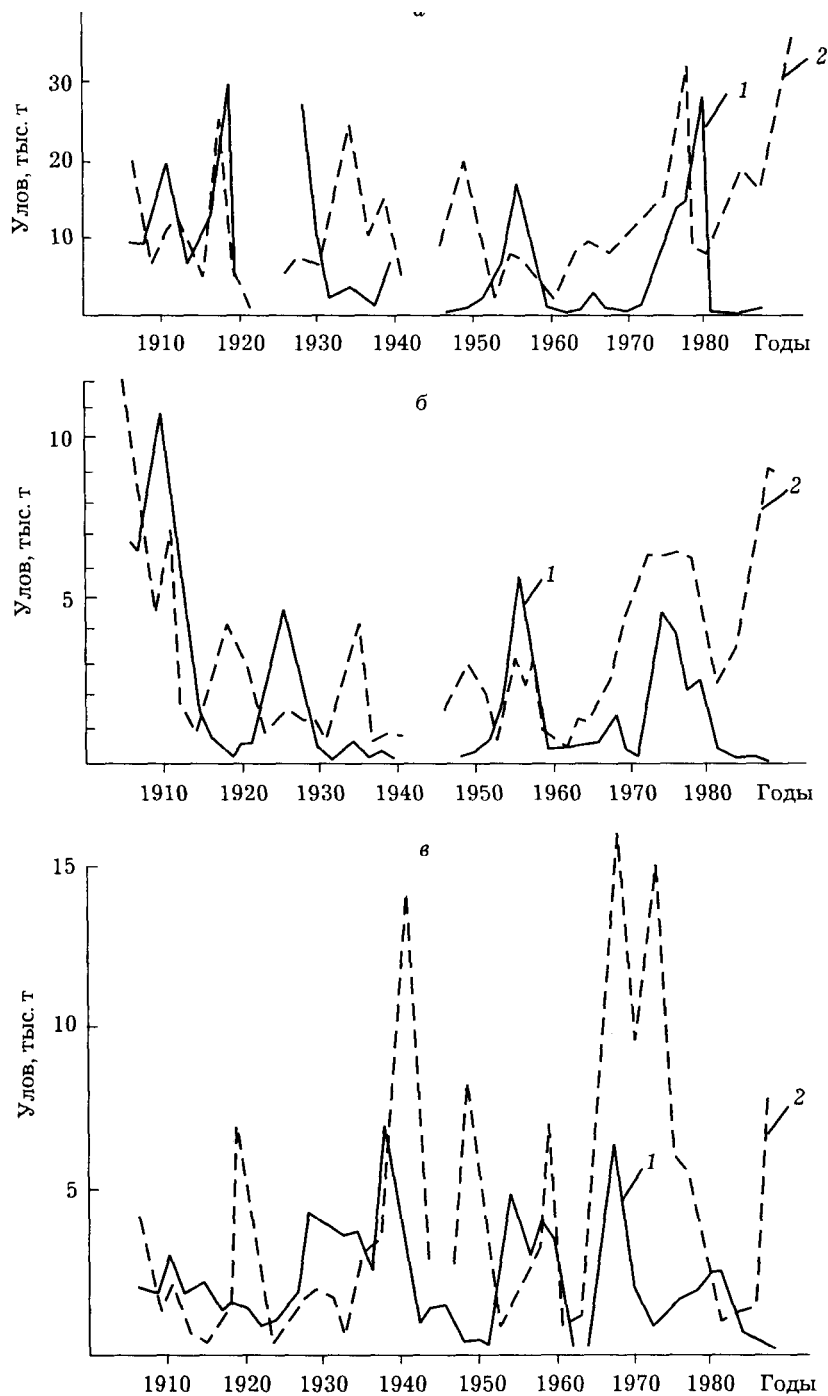


Рис 28. Уловы горбуши на южном Сахалине:
 а — юго-восточное побережье; б — зал. Анива; в — юго-западное побережье;
 1 — четные годы, 2 — нечетные

Аналогичная картина многолетних колебаний вылова горбуши наблюдается и на северном Сахалине (рис. 29). Существенной особенностью горбуши Сахалина является резко выраженное доминирование линии нечетных лет в реке Тымь. Однако и в ней подъем численности, отмечавшийся в конце 70-х — начале 80-х годов, наблюдался одновременно у обеих линий поколений горбуши.

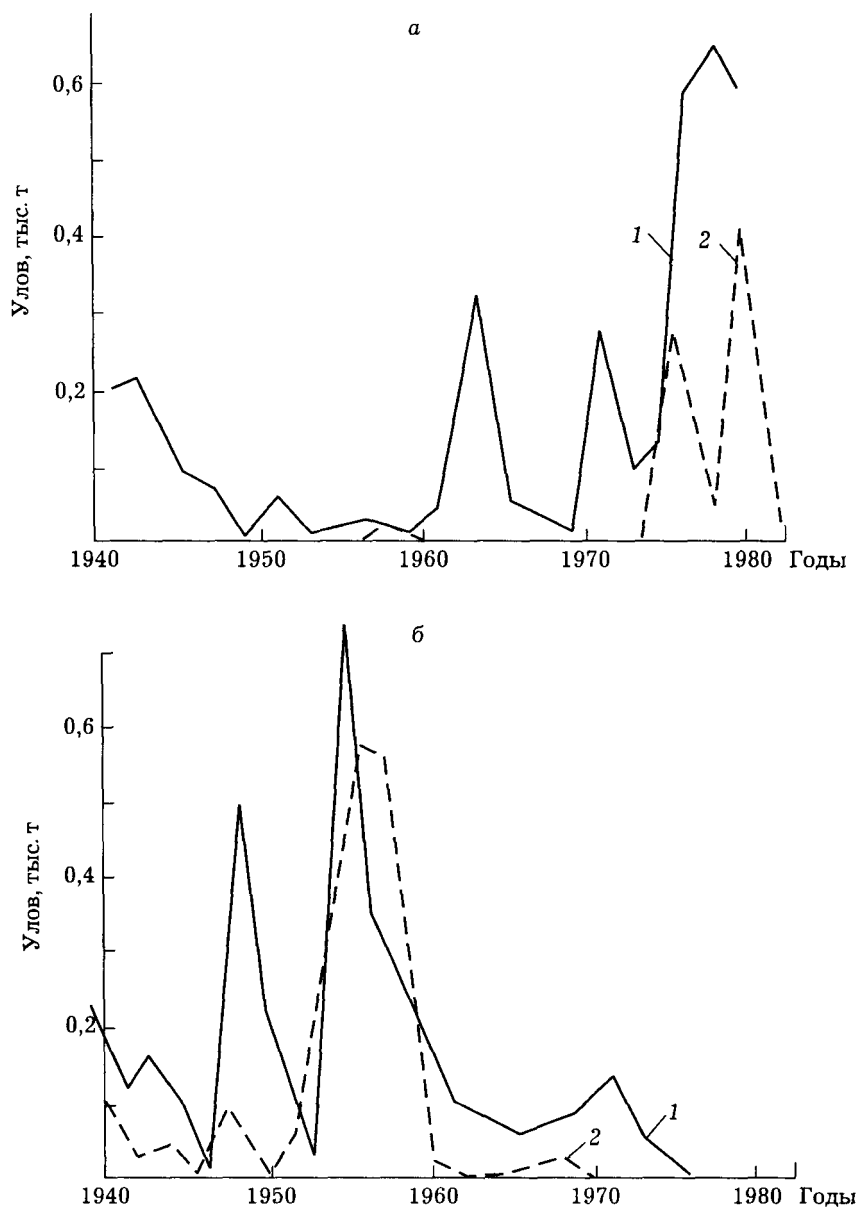


Рис 29. Уловы горбуши на северном Сахалине:
а — в заливе Ныйский; б — в Александровском районе; 1 — нечетные годы; 2 — четные годы

Экология молоди горбуши в период ската

Скат молоди лососей в море является нагульной миграцией, имеющей ряд особенностей, обусловленных резкой сменой среды обитания и связанными с ней значительными морфологическими, физиологическими и биохимическими перестройками организма рыб (смолификацией), а также с изменением их поведения, направленным на существование в среде с высокой соленостью. Подобная перестройка, по мнению ряда авторов, обусловлена изменениями нейро-гипофизарной функции, пусковым механизмом которой является смена сезонных природных явлений, в частности увеличение продолжительно-

сти фотопериода и повышение температуры воды [Баранникова, 1975; Ноаг, 1976]. И.А. Баранникова и другие специалисты [1983] рассматривают смолтификацию в качестве центрального этапа жизненного цикла лососей, по ряду черт сходного с метаморфозом.

Переход в покатное состояние и скат в разной мере присущи разным видам лососей. У горбуши молодь смолтифицируется уже в буграх [Зуева, 1965] и начинает скатываться сразу же после выхода из них. У таких видов, как кумжа *Salmo trutta* L., сима, и ряда других рыб молодь переходит в покатное состояние в разном возрасте и далеко не вся. Часть рыб достигает половой зрелости, не покидая пресных вод. Молоди кеты, так же как и горбуши, скат присущ облигатно, однако он более растянут во времени. Известны случаи, когда часть молоди задерживалась в реке до сентября и даже оставалась на зимовку [Воловик, Гриценко, 1968; Волобуев, 1983].

В настоящее время установлено, что особенности ската определяются рядом внутренних и внешних факторов. В их число входят достижение организмом определенного онтогенетического состояния, смена сезонных природных явлений, связанных с продолжительностью дня, паводки, вызывающие размыв грунта нерестилищ и вынос личинок, прозрачность и температура воды, погодные явления [Ноаг, 1976]. Естественно, что влияние этих факторов различно. Одни из них приводят к переходу молоди в покатное состояние и обуславливают скат как таковой, другие в той или иной мере определяют картину ската, ускоряя или замедляя его.

В пределах западного и восточного побережий Сахалина скат молоди горбуши в средних и малых реках происходит на юге в более ранние сроки, чем на севере. Самый ранний скат отмечается на юго-западном Сахалине (река Покосная), где наиболее теплый климат (табл. 16). На восточном побережье эта тенденция нарушается горбушей крупнейших рек острова — Тыми и Поронай. В Тыми тешюводность этой реки обуславливает сравнительно быстрое развитие эмбрионов и, как следствие этого, ранний скат [Гриценко и др., 1982]. В соседних реках Даги и Набиль молодь скатывается на 2-3 недели позже, чем в Тыми. В Поронае скат наиболее поздний, так как икра горбуши последних подходов развивается в ней в условиях более сильного охлаждения, существующего в центральных районах острова, чем в малых и средних реках, на которых осенью сказывается отепляющее воздействие Охотского моря. В пределах бассейна такой большой реки, как Поронай, скат в нижнем течении длится дольше, чем в среднем и верхнем. При этом разница возникает за счет растянутости ската последних 10 % молоди. Если сравнивать между собой особенности ската горбуши в реках Тымь и Поронай, то более поздний и растянутый скат в последней реке обусловлен не только ее термическими особенностями, но и сложной популяционной структурой горбуши, более длительным нерестовым ходом.

Суточная активность покатной молоди горбуши претерпевает ряд закономерных изменений от начала сезона ската к его концу и от верховьев нерестовых рек к низовьям. В районе нерестилищ молодь скатывается в темное время суток, укрываясь днем на дне.

Таблица 16. Сроки ската и его средняя продолжительность у молоди горбуши Сахалина

Водоем, пункт	Число лет наблюдений	Продолжительность ската различного процента молоди, исчисляемого от начала ската, сут.				Сроки ската различного процента молоди, исчисляемого от начала ската				
		50 %	75 %	90 %	100 %	начало	50 %	75 %	90 %	100 %
<i>Восточное побережье</i>										
р. Даги	5	27	35	42	55	16/V	10/VI	18/VI	25/VI	9/VII
р. Тымь, у с. Кировское	5	17	22	27	37	9/V	25/V	30/V	4/VI	14/VI
р. Набиль	4	19	23	37	39	24/V	11/V	15/VI	19/VI	1/VII
ключ Холодный (бассейн р. Поронай)	4	33	41	48	67	8/V	9/VI	17/VI	24/VI	13/VII
р. Поронай, у д. Абрамовка	8	28	34	41	65	6/V	3/VI	9/VI	16/VI	10/VII
р. Поронай, устье	7	33	39	45	76	8/V	10/VI	16/VI	22/VI	22/VII
р. Бахура	5	25	32	37	50	13/V	8/VI	13/VI	18/VI	1/VII
<i>Западное побережье</i>										
р. Большая Уанди	5	20	26	35	46	24/V	12/VI	18/VI	27/VI	8/VII
р. Первая Речка	4	24	28	31	39	17/V	9/VI	13/VI	16/VI	24/VI
р. Покосная	5	28	36	39	54	27/IV	24/V	1/VI	4/VI	19/VI

Миграция начинается при понижении освещенности дна до 0,2 лк и прекращается при повышении до 0,4 лк [Тагмазьян, 19726]. Продолжительность суточного периода ската сокращается от начала сезона к концу по мере сокращения темного времени суток (рис. 30,а). В среднем течении крупных рек молодь на протяжении почти всего сезона скатывается круглосуточно, но наиболее интенсивно в темное время суток. В конце сезона при высокой прозрачности воды дневной скат прекращается, но период суточной активности остается все же продолжительнее, чем он был в районе нерестилищ (рис. 30,б). В нижнем течении крупных рек, таких как Амур, молодь скатывается днем [Рослий, 1975]. В данной станции рыбы становятся пелагическими, держатся в поверхностном слое воды и активно питаются. Подобные различия послужили Э.Л. Бакштанскому [1970] основанием для выделения в скате горбуши двух этапов. Скат молоди горбуши имеет черты как пассивности, так и активности. Он активен, поскольку молодь в течение суток начинает и прекращает миграцию и в зависимости от изменения освещенности поднимается к поверхности или опускается на глубину. Д.С. Павлов [1979] вертикальное распределение молоди по горизонтам рассматривает как активный процесс. Скат пассивен, так как молодь для передвижения максимально использует течение, концентрируясь на стрежневых участках (рис. 31).

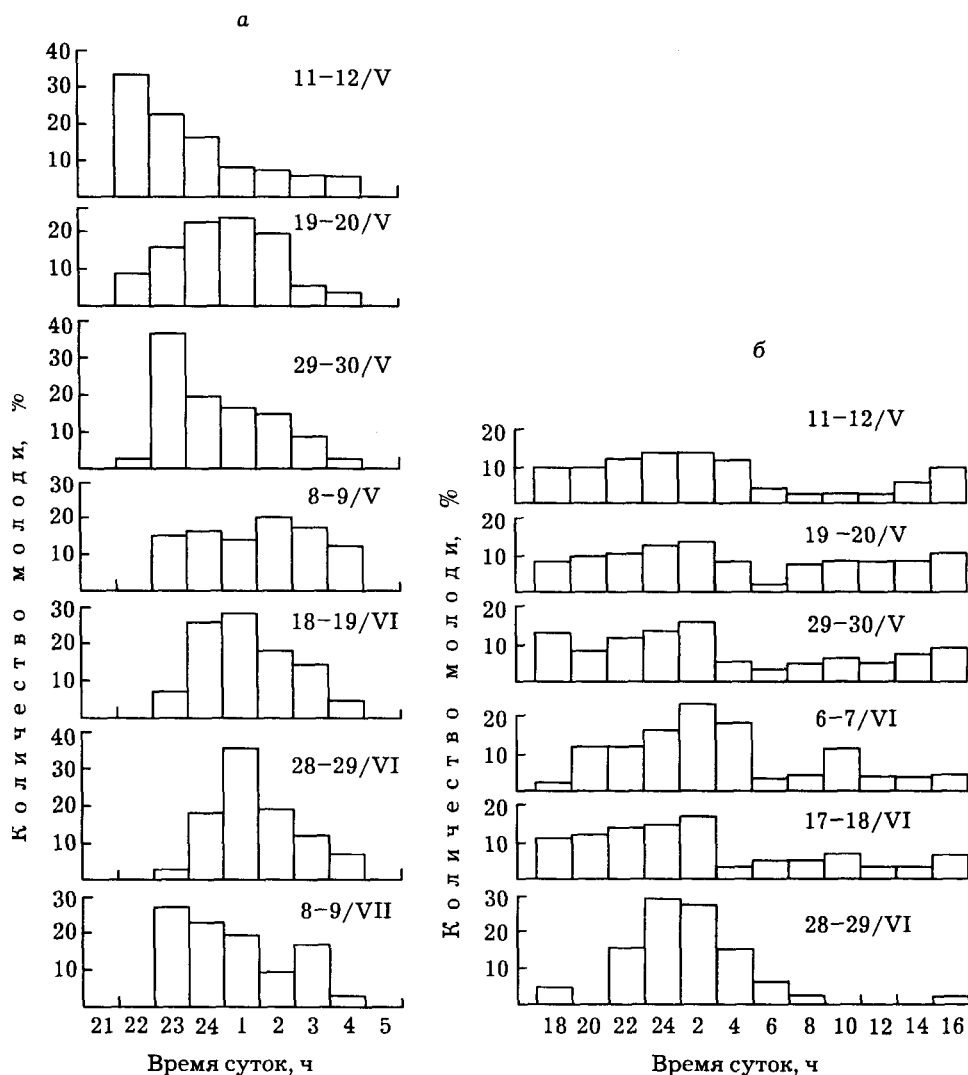


Рис. 30. Суточная динамика ската молоди горбуши:
а - в ключе Холодный в 1976 г.; б - в реке Поронай, у деревни Абрамовка, в 1970 г.

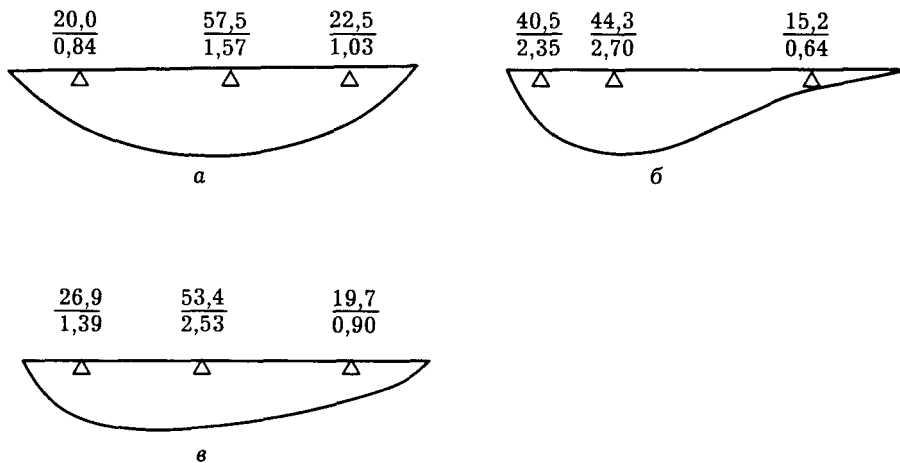


Рис 31. Количество молоди горбуши, скатившейся через участки поперечного сечения рек с различными скоростями течения во время массового ската:
a — верховья Тыми, у села Кировское; *б* — среднее течение Тыми у села Адо-Тымово;
в — среднее течение Пороная, у деревни Абрамовка. В числителе дано количество молоди (%),
 а в знаменателе — средняя скорость течения (м/с)

Исследованиями специалистов установлено, что скорость миграции молоди горбуши равна скорости течения [Тагмазян, 1972а; Рослый, 1975]. Таким образом, освещенность и прозрачность воды являются основными факторами, определяющими суточную динамику ската молоди горбуши и распределение ее в потоке. Как показывают И.И. Гирса [1962] и В.Д. Нестеров с соавторами [1985], подобная реакция молоди лососей на меняющиеся условия внешней среды в итоге обусловлена взаимоотношениями с хищниками и способствует повышению выживаемости молоди.

Естественно, что описанное поведение возможно лишь в крупных реках. Поскольку горбуша входит на нерест в водотоки самой разной протяженности и даже нерестится в прибрежной части моря на выходах пресных вод, покатной миграции молоди большинства популяций свойственна лишь часть этих типов миграционного поведения, и переход к нагулу в море происходит в разном отологическом состоянии. У потомства же горбуши, нерестящейся в море, покатная миграция отсутствует. Приспособленность различных популяций к определенным условиям ската, видимо, является одной из причин пониженной выживаемости молоди горбуши в водоемах вселения, которая неоднократно отмечалась при проведении пересадок горбуши в пределах ее ареала [Ricker, 1972].

Рассмотрим особенности сезонной динамики ската молоди горбуши, взяв для начала простейшую ситуацию. Таковой в нашем материале является скат в Первой Речке. В течение 4 лет наблюдений, проводимых на этом водоеме, картина ската была однородной и простой (рис. 32).

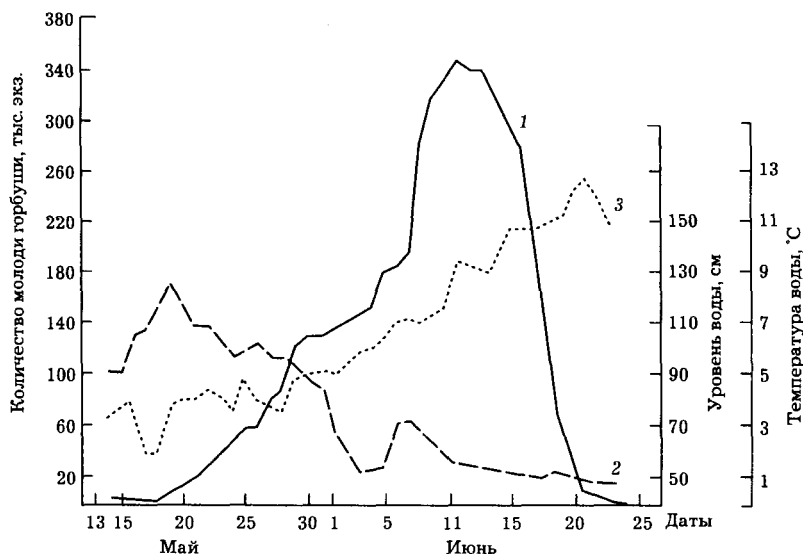


Рис. 32. Скаты молоди горбуши в Первой Речке в 1976 г.:
 1 — покатная молодь; 2 — уровень воды; 3 — температура воды

Скат начинается при температуре воды 1-2 °С. По мере повышения температуры до 7-9 °С происходит равномерное увеличение числа скатывающейся молоди. С дальнейшим повышением температуры интенсивность ската резко возрастает пик отмечается при 10-11°С, после чего наступает быстрое его завершение. Изменение уровня воды не сказывается на интенсивности ската.

В реках Покосная, Набиль, Даги, Тымь, где, как и в Первой Речке, размножается горбуша лишь одной популяции второго ранга (япономорской и охотоморской летней), картина ската несколько сложнее, что, видимо, связано с большей протяженностью и разветвленностью этих водотоков, большим разнообразием природных условий и большей гетерогенностью нерестовых стад горбуши. Кривые ската в этих реках бывают, как правило, многовершинны, первый пик обычно совпадает с пиком весеннего паводка. Последующие пики возникают при падении уровня воды и совпадают с изменениями температуры. Скат обычно начинается при температуре 1,5-3,0 °С (изредка при 0,5 °С), основная масса молоди мигрирует при 7-8°С, завершается скат при 8-15°С. Паводки усиливают интенсивность ската, о чем можно судить по увеличению доли особей, содержащих большой остаток желточного мешка (рис. 33-35).

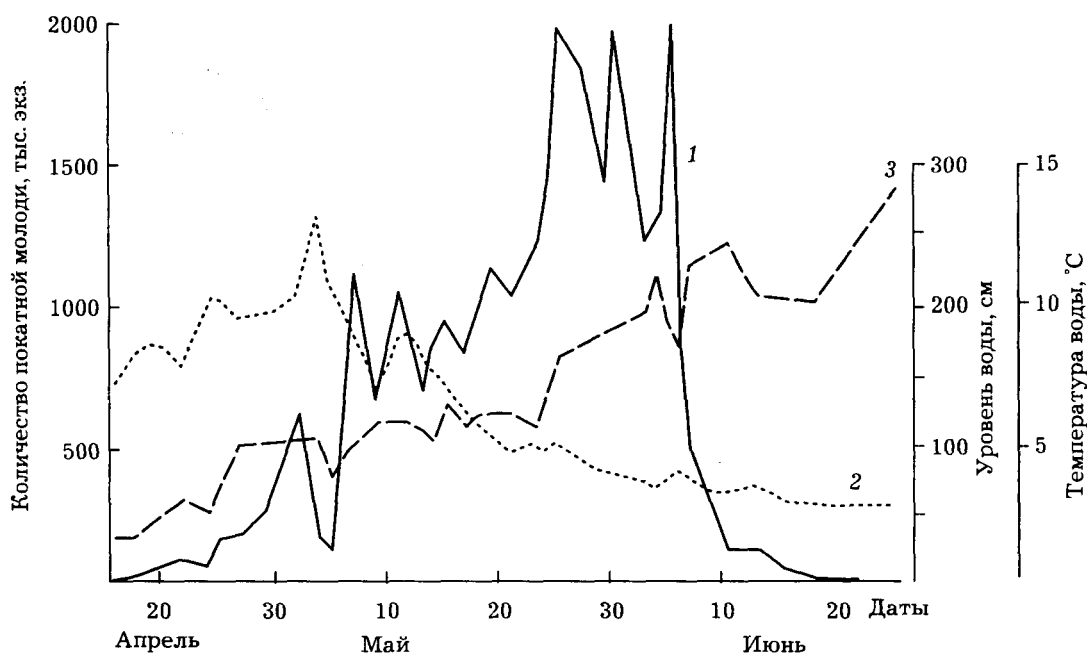


Рис 33. Скат молоди горбуши в реке Покосная в 1986 г. Обозначения, как на рис. 32

В Поронае, где горбуша обладает наиболее сложной популяционной структурой, мы встречаемся с наибольшим разнообразием кривых на графиках, отражающих особенности ската (рис. 36). Так, в ключе Холодный она бывает одновершинной, как в Первой Речке (см. рис. 36,а), и многовершинной; при этом в отдельные годы высокая интенсивность ската сохраняется вплоть до первой декады июля (см. рис. 36,б). Последнее обстоятельство, видимо, объясняется наличием среди покатников большого количества потомства охотоморской осенней горбуши. Ситуация, сложившаяся в ключе Холодный в 1976 г. (см. рис. 36,в), с большой наглядностью показывает связь интенсивности ската горбуши с температурой воды. И если в другие годы эта связь не столь очевидна, то у нас все же нет оснований отрицать ее существование, так как она может маскироваться влиянием каких-то иных факторов. Наиболее интенсивный скат происходит при температуре 5-9 °С (чаще 7-8 °С), за исключением начального периода, когда он определяется паводком.

В среднем течении Пороная во время паводков, отмеченных в начале мая, скат горбуши бывает слабым. Однако один из последних подъемов паводковых вод обычно сопровождался увеличением интенсивности ската (рис. 37). Четкой связи увеличения интенсивности ската с повышением температуры воды не обнаруживается, но в целом количество пиков на кривой ската согласуется с количеством их на кривой температуры.

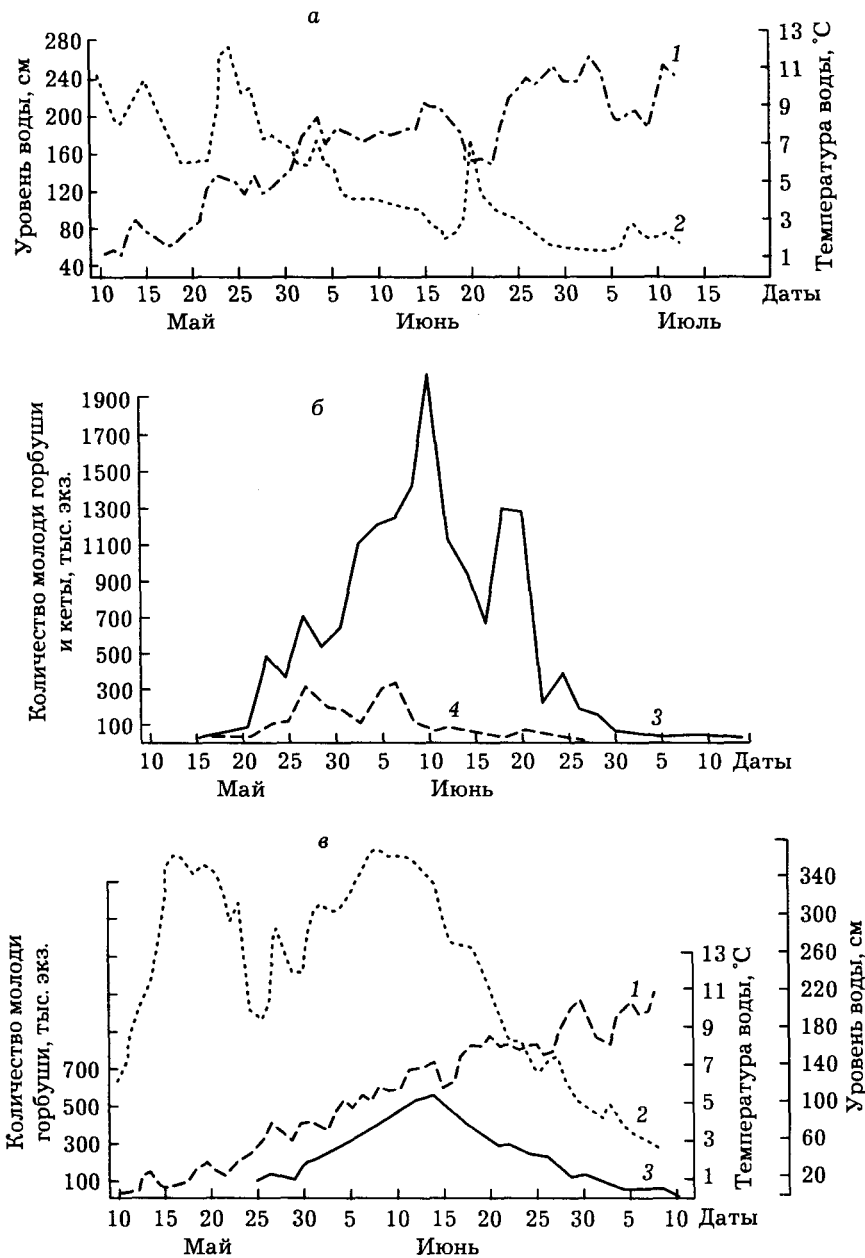


Рис 34. Характеристика ската молоди кеты и горбуши в реке Набиль:
а, б — 1972 г. (1 — температура воды; 2 — уровень воды; 3 — молодь горбуши; 4 — молодь кеты);
в — в 1974 г. (1 — температура воды; 2 — уровень воды; 3 — молодь горбуши)

В 1970 г. во время ската основного количества молоди на кривой температуры отмечалось три пика, соответственно кривая ската была с тремя вершинами. В отличие от этого в 1960 г. кривая температуры и кривая ската имели много вершин. Таким образом, многовершинность кривой ската тесно связана с характером изменения температуры воды. В Первой Речке, в реках Набиль и Даги и в ключе Холодный в те годы, когда отмечалось постоянное увеличение температуры, не сопровождающееся перепадами более чем на 1,0-1,5 °С, кривые ската имели одну вершину. В тех случаях, когда мы наблюдали значительную зубчатость кривой температуры воды и перепады порядка 2,5-5,0 °С, кривая ската была также зубчатой.

Механизм этого явления представляется следующим. Понижения температуры воды (или одновременно температуры и уровня) уменьшают интенсивность ската и задерживают часть покатной молоди. При последующем повышении температуры (или температуры и уровня одновременно), стимулирующем скат, скатываются как задержавшиеся особи, так и те, которые должны были скатиться в эти дни в силу естественного хода своего развития, что вызывает возникновение очередного пика на кривой ската. Сходные выводы были получены при изучении ската молоди чавычи [Irvine, 1986]. Основная масса молоди скатывается в интервале температуры от 4,5 до 11,0 °С (чаще от 7 до 9 °С).

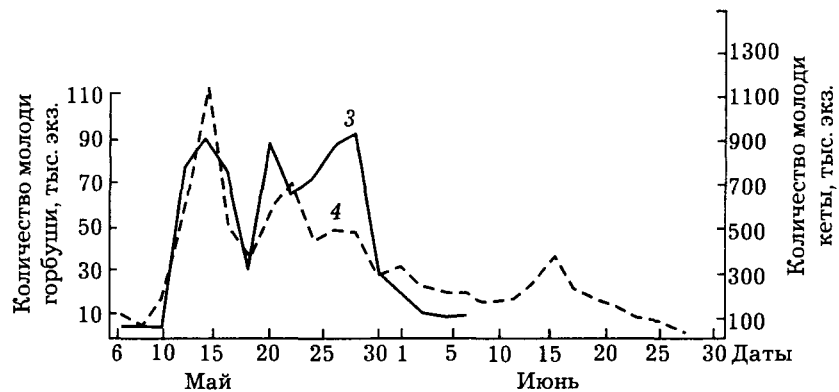
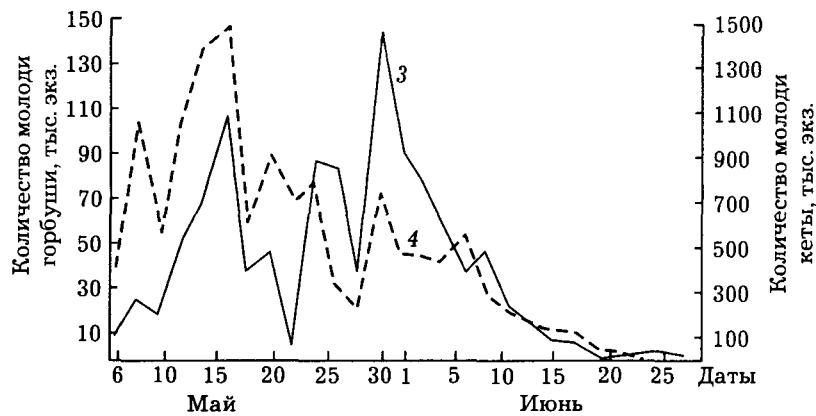
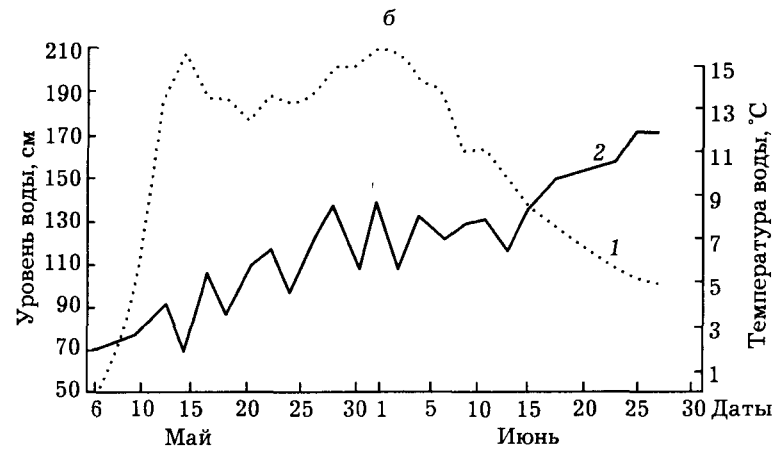
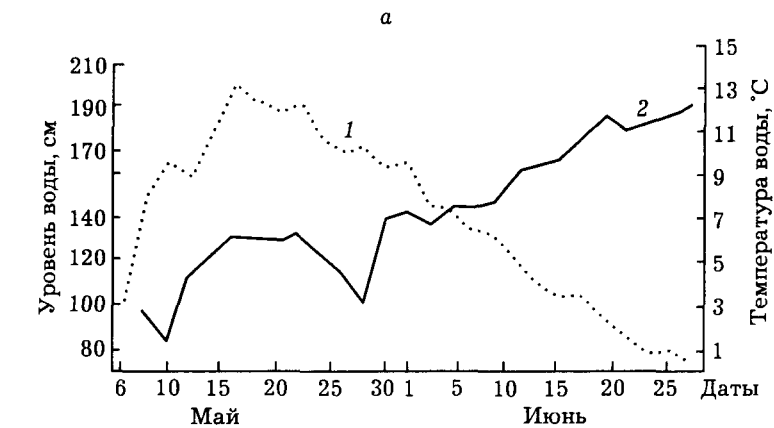


Рис. 35. Скот молоди горбуши и кеты в реке Тымь, у села Кировское в 1977 г. (а) и в 1978 г. (б):
 1 — уровень воды; 2 — температура воды; 3 — молодь горбуши; 4 — молодь кеты

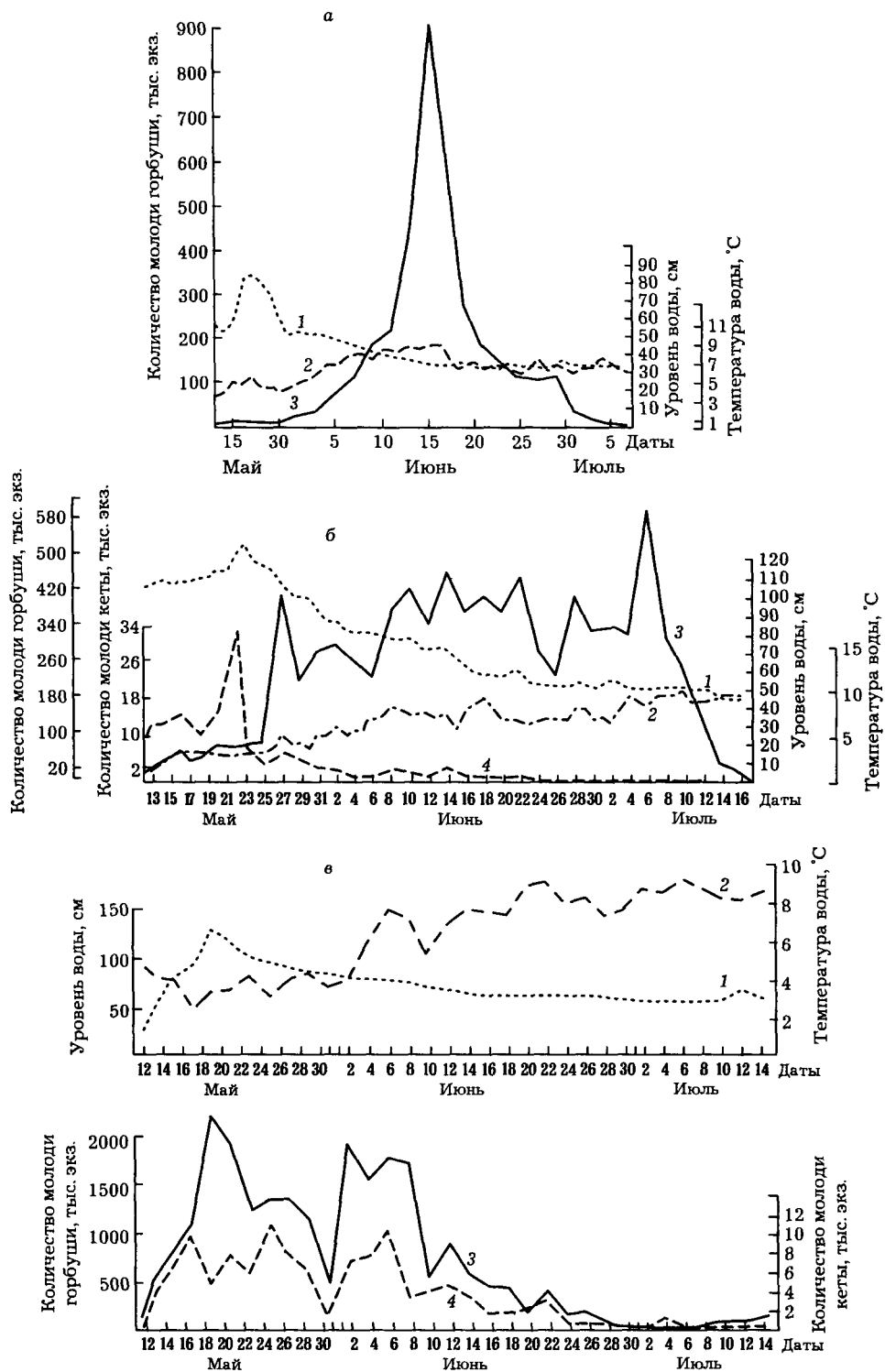


Рис 36. Скат молоди горбуши и кеты в ключе Холодный в 1973 г. (а), 1974 г. (б) и 1976 г. (в).
Обозначения, как на рис. 35

Рассмотрим теперь, как согласуются полученные нами результаты с данными других исследований. К выводам, сходным с нашими, пришли Н.Ф. Пушкарева [1967], изучавшая скат горбуши на реке Улика (северное Приморье), Р.И. Енютина [1972], проводившая исследования в притоках Амура. По их данным, основное количество молоди скатывается после прохождения весенней паводка, и сезонные колебания интенсивности ската определяются изменениями температуры воды. Ряд исследователей считают, что температура воды не влияет на интенсивность ската [Воловик, 1967; Костарев, 1970; Шершнев,

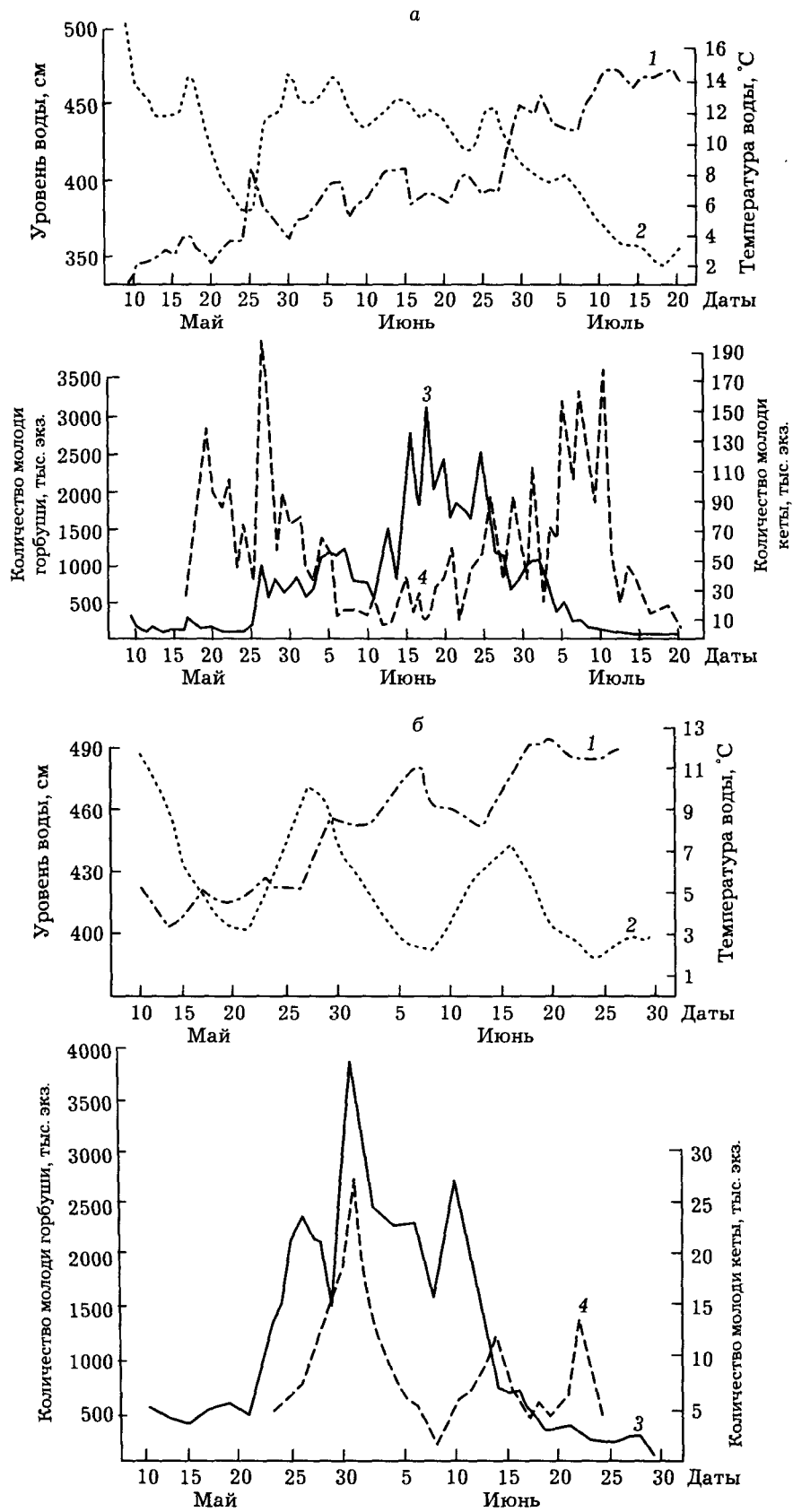


Рис. 37. Скот молоди горбуши и кеты в реке Поронай у деревни Абрамовка в 1960 г. (а) и 1970 г. (б).
Обозначения, как на рис. 35

Жулысов, 1979]. Однако данные, приведенные в их работах, подтверждают наши выводы. Дело в том, что влияние температуры подчас маскируется параллельным повышением уровня и температуры, а также обусловленностью первого пика ската весенним паводком. Разобраться в этом калейдоскопе ситуаций можно лишь, анализируя данные по многим рекам за достаточно протяженный ряд лет.

Особый интерес представляет выяснение характера влияния паводков на скат молоди горбуши. В этой связи сталкиваемся с двумя на первый взгляд противоречивыми явлениями: 1 — наличием среди покатной молоди особей с большим остатком желточного мешка, увеличивающимся при возрастании расходов воды, что говорит о ее вымывании из грунта; 2 — отсутствием ската (и вымывания) молоди в пик паводка. Видимо, паводок в разные свои фазы по-разному влияет на скат, и появление в потоке воды личинок с желточным мешком не есть следствие только размыва грунта и пассивного выноса.

Известно, что личинки в грунте способны совершать активные вертикальные перемещения. Весной, при вскрытии бугров, они находятся на меньшей глубине, чем в зимние месяцы. К сожалению, определить глубину нахождения личинок в грунте во время паводка не представляется возможным. Однако несомненно, что она выше, чем после прохождения его пика. Исследователи, изучавшие реакцию личинок лососей на свет и течение в период нахождения в грунте, не пришли к однозначным выводам [Heard, 1964; Dill, Northote, 1970; Nunan, Noakes, 1985a,b]. Нам кажется вероятным, что глубина нахождения личинок горбуши в грунте связана с изменением температуры воды, так как лишь с определенной величины последней в потоке начинают встречаться покатники горбуши, в том числе и особи, имеющие большой остаток желточного мешка. Видимо, повышение температуры воды изменяет реотаксис и геотаксис молоди горбуши.

Известно, что покатная молодь горбуши мельче, чем у других лососей рода *Oncorhynchus*. Максимальная длина ее не превышает 39 мм, масса — 380 мг. Закономерных изменений размеров молоди горбуши на протяжении ската не обнаружено. В одни годы от начала к концу ската происходит увеличение ее длины и массы, в другие — уменьшение, в третьи — они остаются практически одинаковыми. В качестве примера мы приводим данные по Первой Речке, хотя подобная ситуация существует и в других водоемах (табл. 17).

Таблица 17. Длина, масса и упитанность покатной молоди горбуши в Первой Речке

Год	Число/месяц	Длина, мм	Масса, мг	Коэффициент упитанности
1973	3/V	35	240	0,58
	14/VI	35	250	0,58
	24/VI	35	240	0,55
1974	29/V	33	230	0,62
	11/VI	35	220	0,51
	25/VI	32	220	0,64
1975	29/V	36	250	0,55
	10/VI	31	170	0,55
1976	21/V	37	230	0,47
	31/V	34	240	0,60
	9/VI	36	280	0,59
	14/VI	34	240	0,60
1977	27/V	34	230	0,57
	11/V	36	250	0,55
	22/VI	34	210	0,52

Длина покатной молоди горбуши изменяется незначительно как в пределах одной реки в разные годы, так и в разных реках. В большинстве рек средняя за время ската длина молоди колеблется от 30 до 34 мм (средняя длина 33 мм). Исключение составляет горбуша Первой Речки, у которой средняя длина молоди обычно равна 35 мм, что обусловлено крупными размерами производителей в этой реке.

В северо-западных районах Сахалина молодь японской горбуши скатывается практически без остатков желтка. В других районах Сахалина среди молоди горбуши особи, имеющие большой остаток желтка, встречаются лишь в начале ската, в период паводков, основное ее количество скатывается, имея незначительный остаток желтка или не имея его.

Попадание молоди горбуши из рек в море в значительной мере определяется ходом приливных явлений. В прилив молодь скапливается в устьях рек и скатывается во время отлива. Максимальный скат наблюдается в конце отлива — начале прилива, когда речная вода движется наиболее сильным потоком. После выхода в море молодь южнокурильской горбуши задерживается в прибрежных водах на 2-2,5 мес, несколько недель проводит в прибрежье молодь горбуши юго-западных районов Сахалина и северного Приморья [Пушкарева, 1967; Шершнева и др., 1982]. Наличие обширных мелководных заливов в северо-восточном районе Сахалина давало нам основание предполагать, что они являются местами нагула скатившейся молоди лососей. Исследования, однако, показали, что молодь в заливах не задерживается. Мощные приливо-отливные течения, существующие в заливах, выносят ее в море. Многочисленные обловы мальковым неводом, регулярно проводимые в Ныйском заливе, куда впадает Тымь, в 1972-1974 гг., в период с мая по август, давали лишь единичных особей молоди горбуши и кеты. Видимо, основная масса скатывающейся молоди при миграции через залив не выходит за пределы фарватеров.

То, что молодь горбуши не нагуливается в заливах северо-восточного района Сахалина, подтверждается данными обловов, проведенных в протоке, соединяющей залив Набильский с морем. Мальки, пойманные в протоке, по размеру и массе не отличались от пойманных в эти же дни в реке Набиль на учетном пункте, расположенном в 17 км выше устья. Длина и масса мальков, выходящих в море из залива, равнялась соответственно 32 мм и 204 мг ($n = 200$), длина и масса мальков, пойманных в реке, — 33 мм и 193 мг ($n = 51$). Молодь из залива скатывалась небольшими стайками у поверхности независимо от освещенности. Обловы молоди при выходе из залива, проведенные через 7 дней после окончания ската в реке, результатов не дали.

После ската из рек молодь горбуши северо-восточного Сахалина попадает в воды холодного Сахалинского течения. При этом перепад температуры составляет 4-10 °С. Известно, что при таких перепадах температуры молодь становится малоподвижной и легкодоступной для многочисленных хищных рыб, обитающих в прибрежной зоне. Подобного рода перепады температуры особенно сильно должны влиять на молодь, скатывающуюся из малых рек во время нагонных ветров, когда зона опреснения в местах их впадения сокращается и сток не может существенно влиять на термический режим предустьевых участков моря.

Анализ данных по срокам ската молоди горбуши из рек северо-восточного Сахалина дает нам возможность понять причину относительно небольшой численности стада горбуши в Тыми. Скатываясь на 10—15 сут. раньше, чем из соседних рек, молодь этой реки попадает в менее благоприятные океанологические условия, так как скат горбуши из рек северо-восточного Сахалина происходит вскоре после отхода льдов от побережья, в самом начале прогрева прибрежных вод, когда температура едва начинает достигать 4 °С — нижней границы диапазона, при котором этот вид обитает в море [Бирман, 1967]. Во время попадания горбуши в море из Тыми температура воды часто бывает на 1-3 °С ниже, чем при скате молоди из рек Набиль и Даги, что, несомненно, отрицательно сказывается на выживании молоди из Тыми.

Анализ результатов учета покатной молоди, проведенный в разных участках одной реки, показал, что они содержат систематическую ошибку, величина которой зависит от гидрологических особенностей места проведения учета и особенностей поведения молоди [Гриценко и др., 1987]. Учет, проведенный на небольшом водотоке, в непосредственной близости от нерестилищ, на участке с быстрым течением в створе работ, дает результат, близкий к реальному [Воловик, 1967; Чупахин, 1975]. В то же время учет, проведенный в нижнем течении большой реки (особенно в зоне подпора), там, где молоди свойственно стайное поведение, дает сильно заниженный результат относительно ее реального количества. Подобное занижение количества покатной молоди является в ряде случаев причиной больших значений коэффициентов возврата. Поэтому сравнение эффективности воспроизводства в разных реках по коэффициентам возврата требует известной осторожности. В принципе, по этому показателю мы с уверенностью можем судить об изменении воспроизводства в многолетнем плане лишь в пределах одной реки.

Интересно количественно оценить разницу учета молоди в больших и малых реках, поскольку ее необходимо принимать во внимание, оценивая скат молоди горбуши в каком-либо районе, где учет проводится как на больших, так и на малых реках. Такую возможность дает нам учет молоди горбуши, проводившийся в бассейне Пороная в 1960-1963 гг. В эти годы молодь учитывалась в трех пунктах: в низовье ключа Холодный, в основном русле Пороная у деревни Абрамовка, в 234 км от устья, и в устье Пороная (табл. 18). Среднее количество молоди, скатившейся со 100 м² нерестилищ, расположенных выше пункта учета, закономерно уменьшается по мере возрастания мощности водо-

тока. Наибольший скат со 100 м² нерестилищ отмечается в ключе Холодный; учет в русле Пороная у деревни Абрамовка, на границе верхнего и среднего течений этой реки, дает гораздо меньшее число покатной молоди со 100 м², а учет в устье Пороная, где она пополнена водами многочисленных притоков среднего и нижнего течения, дает еще меньшую величину.

Таблица 18. Результаты учета покатной молоди горбуши в разных участках бассейна реки Пороная

Место учета	Площадь нерестилищ выше пункта учета, тыс. м ²	Год учета	Всего, млн. экз.	Количество скатившейся молоди со 100 м ² нерестилищ, экз.	Кратность превышения ската со 100 м ² по сравнению с предыдущим пунктом
Устье	4078	1960	66,0	1618	—
		1961	13,4	329	—
		1962	57,3	1405	—
		1963	7,2	177	—
Русло, у д. Абрамовка	1592	1960	52,8	3317	2,05
		1961	8,6	540	1,64
		1962	64,2	4033	2,87
		1963	43,4	2726	15,40
Ключ Холодный	58	1960	4,8	8276	2,50
		1961	2,7	4655	8,62
		1962	3,4	5862	1,45
		1963	1,6	2759	1,01

Таким образом, если количество покатной молоди, полученное посредством выборочного учета в ключе Холодный, основываясь на опытах С.П. Воловика и В.М. Чупахина, можно считать равным ее реальному количеству, то данные подобного учета в русле Пороная — у деревни Абрамовка и в его устье могут рассматриваться лишь в качестве своеобразных индексов численности молоди. Они вполне пригодны для сравнения результатов в различные годы в пределах данного пункта, но при сравнении величины ската в разных реках, видимо, необходимо применять определенные коэффициенты, приближающие данные выборочного учета к реальному скату.

Выводы

1. Вид *Oncorhynchus gorbuscha* разделяется на девять популяций второго иерархического уровня, различающихся местами и сроками нереста. В период морского нагула популяции привязаны к определенным районам океана.
2. Нерестовые ареалы популяций второго ранга широко перекрываются. В районах перекрывания межпопуляционная скрещиваемость ограничена пространственно-временной изоляцией.
3. Популяции горбуши в местах перекрывания ареалов ведут себя по отношению друг к другу как сезонные расы.
4. Сахалинской горбуше свойственна четырехуровневая популяционная структура. На острове воспроизводятся субпопуляции трех популяций второго ранга (япономорской, охотоморской летней и охотоморской осенней), которые в свою очередь разделяются на популяции низшего уровня, занимающие в период нереста обширные участки побережья.
5. В малых сахалинских реках с площадью нерестилищ 10-50 тыс. м² более 50 % нерестующих производителей представлено иммигрантами из соседних рек.
6. Генетические особенности поколений четных и нечетных лет обусловлены как изначальными различиями основателей, так и действием отбора, наблюдаемым в настоящее время.
7. От начала к концу хода горбуши одной популяции происходит либо увеличение размеров производителей, либо размеры остаются постоянными. В реках со сложным популяционным составом горбуши изменения размеров производителей в процессе хода обусловлены последовательностью прохождения отдельных популяций.
8. На Сахалине доминирует горбуша поколений нечетных лет. Доминирование наиболее отчетливо проявляется в период депрессий и прекращается в периоды подъема численности, часто наступающего у обеих генеративных линий одновременно, что свидетельствует о существовании периодов, когда условия воспроизводства одинаково благоприятно действуют на обе генеративные линии.

9. Горбуше Сахалина свойственны значительные годовые колебания численности, при которых во время ее снижения промысел практически сходит на нет. Подъемы численности бывают резкими и достигают максимума в течение 1-3 циклов.

10. Численность горбуши и плотность заполнения производителями нерестилищ выше в тех районах Сахалина, где воспроизводится одновременно несколько ее популяций.

11. Средняя многолетняя величина выхода молоди горбуши от нереста одной самки сходна в различных реках Сахалина и равняется примерно 300 экз., что составляет 16-19 % от средней абсолютной плодовитости, или 70-80 % от количества отложенной икры.

12. Плотность заполнения нерестилищ производителями, обеспечивающая максимальное количество покатной молоди, существенно различается в разных реках острова. Наибольшей она является в реках юго-восточного Сахалина, где воспроизводится горбуша трех популяций второго ранга.

13. На молодь горбуши в прибрежье моря действуют факторы смертности, зависящие от плотности, что приводит к уменьшению коэффициентов возврата по мере увеличения количества покатной молоди. В реках восточного Сахалина рост количества покатной молоди сверх определенной величины приводит, кроме того, к уменьшению абсолютной величины возврата.

14. Выживание молоди горбуши восточного Сахалина и залива Анива зависит от термических условий в прибрежье моря в начале морского периода жизни. В годы с резкими отрицательными аномалиями температуры происходит снижение ее численности, в годы с положительными аномалиями — увеличение. Данная зависимость может использоваться в прогностических целях. У горбуши юго-восточного Сахалина связь коэффициентов возврата с термическими условиями нагула молоди в прибрежье отсутствует, что свидетельствует о различии механизмов формирования численности поколений горбуши в разных районах острова.

15. В течение последних 20 лет уменьшаются размеры сахалинской горбуши. При этом измельчание япономорской горбуши обусловлено селективным воздействием японского морского промысла, измельчание охотоморской — увеличением ее численности.

16. В процессе миграции покатной молоди по руслу рек происходит закономерное изменение ее суточной активности: в районе нерестилищ скат происходит в темное время суток, в равнинной русловой части — круглосуточно, в нижнем течении крупных рек — в светлое время суток. В зависимости от протяженности рек эти типы миграционного поведения бывают свойственны молоди горбуши полностью или частично. Выход в море в различном отологическом состоянии мы рассматриваем в качестве одной из популяционных характеристик горбуши.

17. Сезонная динамика ската молоди горбуши определяется ходом весеннего паводка и изменениями температуры воды в реках. Паводок интенсифицирует скат лишь в начальной его стадии, в дальнейшем интенсивность ската определяется главным образом изменениями температуры воды. В реках северо-западных районов Сахалина влияние паводков на скат горбуши минимально: скат начинается после прохождения пика паводков.

18. Выход молоди в море происходит во время отлива и в начале прилива, когда сток речных вод наиболее выражен.

19. Обширные мелководные заливы северо-восточных районов Сахалина не служат местом нагула молоди, поскольку молодь из них выносятся в море мощными отливными течениями.

20. Ранний скат молоди горбуши реки Тымь является причиной относительно невысокой численности стада этой реки, так как молодь попадает в менее благоприятные океанологические условия по сравнению с молодь, обитающей в других районах.

Глава VI

Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum)

Популяционная структура

Этот вид лососевых рыб представлен множеством локальных популяций, различающихся рядом биологических особенностей, в том числе экологией размножения. Локальные популяции кеты репродуктивно изолированы, что установлено на основании анализа ряда генетических признаков и, в первую очередь, частот аллелей локусов некоторых ферментных систем [Бирман, 1964, 1977; Воловик, Ландышевская, 1968; Иванков, 1970, 1972; Куликова, 1970; Алтухов, 1974, 1983; Клоков, 1975; Николаева, 1978; Волобуев, 1983а, 1986; Okazaki, 1982a,b; Beacham et al., 1985]. Морфометрические и остеологические различия между популяциями кеты незначительны и не дают оснований для таксономического разделения [Горшков, 1979; Черешнев, 1980].

Основоположником изучения популяционной структуры кеты является Л.С. Берг [1953], описавший в бассейне Амура летнюю и осеннюю расы, различающиеся сроками нерестового хода, сроками и местами нереста, размерами тела и плодовитостью. Дальнейшие исследования показали, что между летней и осенней кетой существует высокоэффективная репродуктивная изоляция. Развитие эмбрионов летней кеты происходит в подрусловом потоке, к которому примешаны грунтовые воды, развитие эмбрионов осенней кеты — в грунтовых водах [Леванидов, 1968]. Установлено, что летняя и осенняя расы кеты различаются числом хромосомных плеч [Куликова, 1971].

С момента описания Л.С. Бергом сезонных рас кеты, размножающейся в бассейне Амура, многие исследователи, изучающие кету, пытались отождествить выделение ими популяции с той или иной сезонной расой. А.И. Смирнов [1975] считает такой подход неверным. По его мнению, экологическое и морфологическое разнообразие кеты определяется не только различным сезоном размножения, но и привязанностью в период эмбриогенеза как к водам подруслового потока, так и к грунтовым водам. Эти воды значительно различаются температурным режимом, газовым и солевым составом. При этом в разных регионах — крупных речных системах, изолированных с древнейших времен, в один и тот же сезон размножаются экологически различные формы. Они, в свою очередь, разделяются на локальные стада или популяции, которые могут быть также дифференцированными. Подобный подход нам представляется обоснованным. Аналогичное мнение высказывают Р.М. Викторовский и соавторы [1986]: "сезонные формы развились, по-видимому, на разной генетической основе, имеют различные уровни обособленности, и попытки рассматривать их как особый универсальный уровень популяционной структуры не имеют под собой твердого основания".

По имеющимся в настоящее время данным, едва ли возможно представить родственные отношения между популяциями кеты и место каждой из них в популяционной иерархии вида. Отсутствие знаний достаточно большого количества ситуаций не позволяет представить картину в целом. Так, в работе Е.А. Салменковой и соавторов [1986], подводятся итоги многолетних исследований генетической структуры кеты тихоокеанского побережья России, количественная оценка генетической обособленности популяций отдельных районов (например, Сахалино-Курильского) дает убедительную картину, согласующуюся с представлениями, полученными негенетическими методами. В то же время, по исследованным авторами признакам генетически близкими оказываются географиче-

ски весьма удаленные и репродуктивно заведомо обособленные популяции (например, рек восточной Камчатки и материкового побережья Охотского моря). В этой связи следует с известной осторожностью интерпретировать данные о большой генетической близости амурской летней и осенней кеты, приведенные в упомянутой работе, поскольку они находятся в значительном противоречии с тем, что известно о биологии этих форм.

В качестве рабочей гипотезы мы принимаем, что вид *Oncorhynchus keta* разделен на ряд экологических форм, различающихся сроками размножения и использованием для нереста грунтовых вод и вод подруслового потока. Ареалы этих форм широко перекрываются. Форма, доминирующая в одном из регионов, может быть представлена в виде множества небольших популяций, мозаично распространенных в ареале другой формы. Предварительно можно считать, что таких форм существует четыре: летняя кета, откладывающая икру в воды подруслового потока (амурская летняя кета) [Берг, 1948; Леванидов, 1968]; летняя кета, откладывающая икру на выходах грунтовых вод (камчатская летняя кета [Смирнов, 1975]; осенняя кета, откладывающая икру в воду подруслового потока (камчатская осенняя кета "манок" [Абрамов, 1948]; осенняя кета, откладывающая икру на выходах грунтовых вод (амурская осенняя кета) [Берг, 1948; Леванидов, 1969]. Каждая из этих форм представлена множеством иерархически подразделенных популяций. Число уровней в той или иной популяции, видимо, не одинаково и зависит от размеров и гидрографической подразделенности населяемых водоемов.

Распространение осенней кеты, нерестящейся в местах выхода грунтовых вод, как показали недавние исследования, гораздо шире, чем считалось раньше. Она в небольших количествах обнаружена в реках материкового побережья Охотского моря [Волобуев, 1983а, 1986]. Осенняя кета, эмбрионы которой развиваются в подрусловом потоке, известна только на юге Камчатки.

На Сахалине кета представлена летней и осенней формами, аналогичными амурской летней и осенней кете. Это представляется нам вполне закономерным, так как реки Сахалина являются остатками системы Палеоамура [Линдберг, 1972]. Осенняя кета распространена по всему охотоморскому побережью острова. На северо-западном побережье она встречается во всех реках от северной оконечности острова до пролива Невельского. Наиболее крупные стада воспроизводятся в реках Большие Лангры, Чингай и Большая. По восточному побережью осенняя кета входит практически во все реки от мыса Елизаветы до мыса Терпения, в заливе Терпения — в Поронай, в южных районах Сахалина популяции кеты существуют в реках Найба и Лютога. Искусственно воспроизводимая популяция осенней кеты есть в реке Ударница (бассейн озера Тунайча). В районе побережья Японского моря осеннюю кету искусственно воспроизводят в бассейнах рек Калининка, Заветинка и Ясноморка. В другие реки этого района осенняя кета заходит единично, и эти заходы едва ли можно рассматривать как свидетельство существования природных популяций. Наиболее крупными являются стада осенней кеты рек Тымь, Поронай, Найба, Набилъ, Большая Лангры.

В.Н. Иванов [1972] по срокам хода, плодовитости, размерному и возрастному составу нерестовых стад, а также по степени выраженности брачного наряда при заходе в реки выделяет четыре группы популяций осенней кеты Сахалина: популяции бассейна Тыми и, видимо, более мелких рек северо-восточного побережья; популяции бассейна Пороная и прилежащих рек; популяции юго-восточного побережья; популяции юго-западного побережья. Сходные результаты были получены А.А. Ковтун [1983] на основании анализа структуры чешуи. По данным Ф.Нива и соавторов [Neave et al., 1976], кета северного и южного Сахалина различается районами морского нагула. Между стадами сахалинской кеты, воспроизводящейся в различных реках, обнаружены значительные генетические различия [Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1983; Салменкова и др., 1986].

Анализ популяционной структуры кеты Сахалина осложняется многочисленными перевозками икры из одних рек в другие при проведении рыбоводных работ. Наименее подвержены влиянию перевозок стада рек Тымь и Калининка. Картина перевозок получается довольно пестрой, однако в ней можно выделить два основных направления: из Тыми в Поронай и в небольшом количестве в реки южного Сахалина; из Калининки в реки южного Сахалина [Рухлов, 1983].

У осенней кеты в небольших сахалинских реках, таких, например, как р. Калининка, на основании различий в частотах аллелей локусов ряда ферментных систем у производителей разных сроков хода выделялись "простейшие популяционные единицы" [Алтухов, 1974]. В этой связи интересно рассмотреть, как изменяется у кеты соотношение полов среди мигрантов и нерестующих особей.

Известно, что у тихоокеанских лососей соотношение полов не остается постоянным на протяжении нерестового хода. Как правило, в начале хода преобладают самцы, в кон-

це — самки, в середине хода соотношение полов приблизительно 1:1 [Агапов, 1941; Foerster, Ricker, 1953 и др.]. Эта особенность лососей используется при прогнозировании интенсивности и продолжительности их подходов в зону действия ставных неводов [Ефанов и др., 1978].

Иным бывает соотношение полов на нерестилищах, там на протяжении нереста преобладают самцы, т.е. самцы дольше самок задерживаются на нерестилищах и способны неоднократно нереститься со вновь подходящими самками [Кузнецов, 1937; Чебанов, 1983]. В 1960-1962 гг. мы регулярно на протяжении нерестового хода определяли соотношение полов у мигрирующей и нерестующей кеты. При этом старались, чтобы разрыв между сроками определения соотношения полов у мигрантов и нерестящихся особей не превышал 2 сут. От начала к концу хода среди мигрантов закономерно уменьшается доля самцов (табл. 19). В конце ноября — декабре подходы на 80-90 % представлены самками. На нерестилищах же самцы доминируют на протяжении всего нереста, и лишь в конце его соотношение полов выравнивается. Наибольшим преобладание самцов на нерестилищах бывает в начале нереста (в конце августа — первой половине сентября) и в

Таблица 19. Соотношение полов у кеты р. Тымь на подходе к нерестилищам верховьев и на нерестилищах, %

Дата		Мигрирующие особи		Дата		Нерестующие особи	
месяц	число	самки	самцы	месяц	число	самки	самцы
<i>1960 г.</i>							
Сентябрь	6	37	63	Сентябрь	7	21	79
	16	32	68		15	24	76
	26	44	56		28	39	62
Октябрь	6	51	49	Октябрь	4	39	61
	16	53	47		18	37	63
	26	61	39		25	34	66
Ноябрь	6	65	35	Ноябрь	9	49	51
Декабрь	15	93	7	Декабрь	15	52	48
<i>1961 г.</i>							
Август	27	21	79	Август	27	30	70
Сентябрь	10	29	71	Сентябрь	9	34	66
Октябрь	10	48	52	Октябрь	11	31	69
	30	75	25		28	48	52
Ноябрь	11	85	15	Ноябрь	11	47	53
	25	-	-		26	49	51
<i>1962 г.</i>							
Август	29	24	76				
Сентябрь	10	37	63	Сентябрь	12	31	69
Октябрь	21	55	45	Октябрь	21	38	62
Декабрь	17	-	-	Декабрь	18	53	47

конце массового нереста (во второй половине октября). Большая длительность нереста у самцов, чем у самок, зашедших на нерестилища одновременно с ними, способность неоднократно нереститься со вновь подошедшими самками приводят к смешиванию производителей разных сроков хода. Это явление должно препятствовать возникновению внутри хода репродуктивных групп, изолированных во времени, что дает основание рассматривать всех производителей, идущих в тот или иной нерестовый приток или небольшую реку, в качестве препродуктивного единства. В связи с этим вызывает сомнение правомерность выделения нескольких простейших популяционных единиц кеты в небольших сахалинских реках на основании различий генетических признаков у производителей разных сроков хода. Тем более что, как уже говорилось выше, на примере нерки показано, что изменчивость по локусам лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы имеет селективную природу. При этом направление отбора меняется на протяжении жизни генерации. Какова бы ни была физическая природа факторов отбора, воздействие их не может быть одинаковым из года в год, не может быть одинаковым на все группы особей простейших популяционных единиц. Это обстоятельство наряду с различиями в сроках ската молоди, широким пространственным распределением в море в период нагула, разной продолжительностью жизни особей, изменением соотношения полов и возрастными групп в процессе нерестового хода, различным соотношением возрастных групп в преде-

лах полов может обусловить довольно пеструю картину изменчивости частот аллелей на протяжении нерестового хода производителей, которая не обязательно должна быть связана с популяционной подразделенностью.

Особенности популяций кеты

Поскольку информация о летней кете Сахалина крайне ограничена, мы изложим сначала все сведения, касающиеся ее, а затем более подробно остановимся на осенней кете.

Промысел летней кеты в зал. Терпения на участках, расположенных вблизи от устья р. Поронай, начинается во II декаде июня, а во II декаде июля, по средним многолетним данным, достигает максимума. Заканчивается он в I—III декаде августа, в то время, когда уже идет осенняя кета. Увеличение интенсивности хода во II декаде августа связано, видимо, с тем, что в это время в уловах бывают многочисленны одновременно и летняя и осенняя кета (рис. 38).

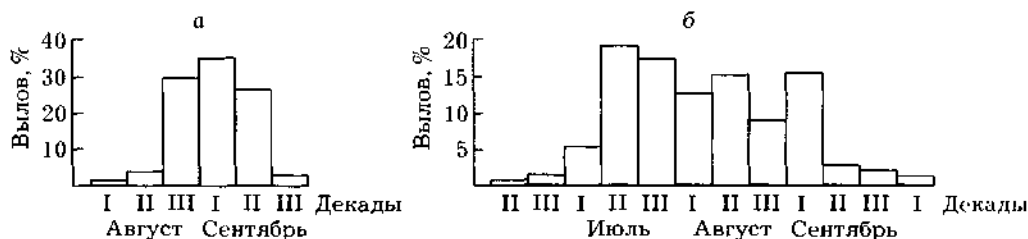


Рис. 38. Сроки промысла кеты в Ныйском заливе (а) и устье Поронай (б)

В районе деревни Абрамовка основная масса летней кеты проходит во второй половине июля. В целом сроки хода летней и осенней кеты в реке Поронай широко перекрываются, однако между сроками рунного хода существует временной разрыв в 2 мес. (табл. 20). Одновременно в реке пребывает лишь незначительное количество особей обеих форм. При этом особи летней кеты, завершающие ход, и особи осенней кеты, начинающие его, находятся в разной готовности к нересту, что сводит к минимуму возможность их гибридизации.

Таблица 20. Сроки нерестового хода кеты на Сахалине

Река	Форма кеты	Число лет наблюдений	Начало хода	Начало рунного хода	Конец рунного хода	Конец хода	Продолжительность хода, сут.
Тымь, у с. Кировское	Осенняя	19	$\frac{25/VII-29/VIII}{11/VIII}$	$\frac{6/VIII-20/X}{12/IX}$	$\frac{20/IX-25/X}{10/X}$	$\frac{30/X-18/XII}{23/XI}$	$\frac{79-125}{105}$
Поронай, у д. Абрамовка	Летняя	12	$\frac{15/VI-10/VII}{24/VI}$	$\frac{2/VII-25/VII}{17/VII}$	$\frac{20/VII-15/VIII}{31/VII}$	$\frac{2/VIII-30/IX}{26/VIII}$	$\frac{43-77}{64}$
	Осенняя	12	$\frac{5/VIII-15/IX}{28/VIII}$	$\frac{9/IX-1/X}{16/IX}$	$\frac{20/IX-20/X}{4/X}$	$\frac{26/IX-30/X}{12/X}$	$\frac{26-72}{46}$
Набиль	Осенняя	6	$\frac{2-7/VIII}{4/VIII}$	$\frac{8-16/IX}{13/IX}$	$\frac{20-25/IX}{23/IX}$	$\frac{5-10/X}{8/X}$	$\frac{61-69}{66}$

Примечание. В числителе даны пределы колебаний, в знаменателе — средние величины сроков.

В верхнем течении Пороная летняя и осенняя кета в августе и сентябре легко различаются по брачному наряду (у летней кеты он более выражен), поэтому данные о сроках хода представляются вполне объективными. Нерест летней кеты длится в среднем до 13 сентября, наиболее поздняя дата его окончания — 26 сентября. В верхней части бассейна Пороная наиболее численные заходы летней кеты отмечаются в реках Лонгари, Вальза, ключах Холодный и Березовый, обширные нерестилища имеются и в основном русле реки. Незначительные заходы наблюдаются практически во всех притоках верхнего течения Пороная.

Летняя кета в бассейне Пороная в последние 25 лет малочисленна. В первой половине 70-х годов отмечался подъем ее численности, при котором заходы в Лонгари достигали 42 тыс. особей. Летняя кета отличается от осенней меньшими длиной тела, массой и плодовитостью (табл. 21), однако средний многолетний возрастной состав летней и осенней кеты сходен (табл. 22).

Таблица 21. Длина, масса и плодовитость кеты из различных рек Сахалина

Река	Форма кеты	Длина, см		Масса, кг		Плодовитость, икринок
		самки	самцы	самки	самцы	
Поронай	Летняя	$\frac{59,6}{56,5-62,0}$	$\frac{62,9}{58,4-66,7}$	$\frac{2,84}{2,64-3,20}$	$\frac{3,34}{2,82-3,90}$	$\frac{2710}{2420-3340}$
	Осенняя	$\frac{64,1}{59,8-68,2}$	$\frac{67,0}{62,2-69,3}$	$\frac{3,02}{2,37-3,44}$	$\frac{3,74}{3,05-4,02}$	$\frac{3220}{2580-3980}$
Тынь	— “ —	$\frac{68,4 *}{65,3-71,0}$	$\frac{72,6}{69,5-75,5}$	$\frac{3,63}{3,15-4,30}$	$\frac{4,44}{3,91-5,06}$	$\frac{3040}{2650-3330}$
		$\frac{67,0 **}{65,3-68,0}$	$\frac{71,5}{69,5-73,5}$	$\frac{3,56}{3,30-3,91}$	$\frac{4,40}{4,14-4,92}$	$\frac{3080}{2840-3260}$
		$\frac{68,8 ***}{67,0-71,0}$	$\frac{73,1}{71,0-75,0}$	$\frac{3,88}{3,48-4,30}$	$\frac{4,66}{4,29-5,06}$	$\frac{3130}{2950-3290}$
		$\frac{67,6}{65,1-70,0}$	$\frac{71,1}{67,8-75,0}$	$\frac{3,75}{3,54-4,18}$	$\frac{4,53}{3,81-5,53}$	$\frac{2960}{2540-3500}$
Найба	— “ —	$\frac{66,9}{62,2-71,9}$	$\frac{67,1}{61,9-72,2}$	$\frac{3,40}{2,70-4,00}$	$\frac{3,50}{2,60-4,50}$	$\frac{3210}{2560-3890}$
Калининка Заветинка	— “ —	$\frac{68,9}{67,2-70,4}$	$\frac{71,1}{67,8-74,3}$	$\frac{3,50}{3,10-3,80}$	$\frac{4,00}{3,50-4,60}$	$\frac{2820}{2370-3180}$
Ясноморка Лютога		$\frac{66,9}{63,7-70,2}$	$\frac{70,5}{68,4-73,1}$	$\frac{3,75}{3,40-4,09}$	$\frac{4,51}{3,51-5,18}$	$\frac{3210}{2950-3560}$

* Все годы наблюдений;

** Наблюдения проводились в те же годы, что и в Поронае;

*** Наблюдения проводились в те же годы, что и в реке Набиль;

Примечание. В числителе дана средняя величина, в знаменателе — пределы колебаний показателей.

Данные по рекам Найба, Калининка, Заветинка, Ясноморка приведены по А.А. Ковтуну [1981].

Таблица 22. Возрастной состав кеты Сахалина, %

Река	Форма кеты	Число лет наблюдений	Возраст кеты					
			1+	2+	3+	4+	5+	6+
Поронай	Летняя	12	—	$\frac{8,5 *}{0-28,6}$	$\frac{80,0}{41,4-90,5}$	$\frac{17,0}{2,0-57,1}$	$\frac{0,1}{0-1,0}$	—
	Осенняя	4	—	$\frac{9,7}{3,7-12,1}$	$\frac{75,8}{63,0-86,8}$	$\frac{13,9}{1,1-25,0}$	$\frac{0,6}{0-1,3}$	—
Тынь	— “ —	22	—	$\frac{4,7}{0-19,2}$	$\frac{62,7}{28,6-82,4}$	$\frac{30,4}{14,0-69,3}$	$\frac{2,1}{0-12,0}$	$\frac{0,1}{0-1,5}$
Набиль	— “ —	5	—	$\frac{11,6}{5,9-16,3}$	$\frac{76,4}{55,0-94,1}$	$\frac{12,0}{0-30,0}$	—	—
Найба**	— “ —	27	$\frac{0,1}{0-2,7}$	$\frac{21,4}{0,9-66,0}$	$\frac{67,4}{7,0-93,8}$	$\frac{10,6}{0-51,4}$	$\frac{0,5}{0-3,6}$	—
Калининка** Заветинка Ясноморка	— “ —	26	$\frac{0,1}{0-0,7}$	$\frac{7,0}{0-86,0}$	$\frac{72,2}{12,5-96,0}$	$\frac{19,8}{1,5-50,8}$	$\frac{1,0}{0-2,1}$	—

* В числителе дана средняя величина, в знаменателе — пределы колебаний признака.

** [Ковтун, 1981].

Сроки нерестового хода и нереста осенней кеты

В Ныйском заливе единичные особи осенней кеты встречаются в уловах с конца июля, промысел как таковой начинается в I декаде августа. По среднееголетним данным, наибольшие уловы отмечаются в I декаде сентября, в отдельные годы они смещаются на III декаду сентября. Интенсивный промысел длится около месяца, с III декады августа по II декаду сентября. На этот период приходится примерно 90 % всего улова. Промысел прекращается в III декаде сентября, но незначительное количество производителей отмечается в заливе в течение всего октября (см. рис. 38).

К нерестилищам, расположенным выше села Кировское, кета начинает подходить в конце июля — начале августа, рунный ход, по среднемноголетним данным, отмечается с 12 сентября по 10 октября. Заканчивается ход в разные годы с 30 октября по 18 декабря (в среднем 23 ноября). Средняя продолжительность хода 105 дней при колебаниях от 79 до 125 дней (см. табл. 20). Известны единичные случаи поимки производителей осенней кеты в реке Тымь в марте при промысле гольца и налима [Воловик, Гриценко, 1968].

Начало хода и начало рунного хода кеты в реке Набиль отмечаются в сроки, близкие к таковым в Тыми. Однако заканчивается ход на полтора месяца раньше, чем в Тыми, и средняя продолжительность его составляет 66 дней.

В устье Пороная пик промысла осенней кеты, так же как и в Ныйском заливе, приходится на I декаду сентября. В отдельные годы (1953, 1969) промысел длится до I декады октября (см. рис. 38).

Ход осенней кеты в верховьях Пороная в районе деревни Абрамовка начинается в среднем на две недели позже, чем в верховьях Тыми. Рунный ход кеты в верховьях Пороная отмечается в тех же временных границах, что и в Тыми, и бывает в среднем на 10 дней короче. Общая продолжительность хода кеты в верховьях Пороная короче, чем в реках Набиль, Тымь и составляет в среднем 46 дней (при колебаниях от 26 до 72 дней). В среднем в нижнем течении Пороная ход кеты завершается позже, чем в верховьях; так, в Буюклинке в 1974-1977 гг. он длился до 31 октября-8 ноября.

Таким образом, на северо-восточном Сахалине наиболее интенсивные подходы осенней кеты к побережью отмечаются в I декаде сентября. В районе нерестилищ производители появляются в течение августа, начало рунного хода более четко фиксировано во времени и отмечается во II декаде сентября. Завершается рунный ход в период с последней декады сентября по I декаду октября. Различия между стадами отдельных рек наиболее значительны в общей продолжительности нерестового хода. Самый продолжительный ход наблюдается в Тыми, где воспроизводится самое крупное на Сахалине стадо осенней кеты.

Сроки нереста сдвинуты по сравнению со сроками хода примерно на две недели. Последних нерестующих производителей можно встретить в реке в течение всего декабря.

Интересная ситуация сложилась в реках юго-западного Сахалина. По данным Л.Д. Хоревина [1984], в 50-е годы в Калининку более 90 % производителей заходило в период с 15 сентября по 1 ноября. Вследствие селекции производителей на рыбоводном заводе сроки рунного хода сместились в пользу особей раннего хода. Он стал наблюдаться в период с 5 сентября по 10 октября. Заканчиваться ход стал на месяц раньше, чем в 50-е годы.

Длина, масса и плодовитость кеты

Сравнение длины, массы и плодовитости кеты различных стад затрудняется тем, что в разных реках сборы проводились в разные годы. Для того, чтобы частично устранить эту трудность, мы вычислили средние показатели по кете реки Тымь не только за весь период наблюдений, но также за те годы, когда велись наблюдения в реках Набиль и Пороная (см. табл. 21). Наиболее значительные различия существуют между летней и осенней кетой. Первая обладает меньшими размерами, массой и плодовитостью. Между кетой рек Набиль и Тымь различий не обнаружено. Между кетой Тыми и осенней кетой Пороная существуют различия по длине самцов и массе самок и самцов ($P < 0,05$).

Наибольшей плодовитостью обладает кета популяций юго-восточного Сахалина и залива Анива, наименьшей — кета юго-западного Сахалина. Наименьшими длиной и массой обладает кета Пороная.

Возрастной состав кеты

Основу нерестовых стад кеты Сахалина составляют три возрастных класса: 2+, 3+, 4+, на долю которых приходится более 95 % численности (см. табл. 22). Доминирующим классом повсеместно являются 4-хлетки.

В Тыми за 22 года наблюдений численность 4-хлеток лишь два раза была ниже численности 5-леток и один раз была равна ей. Возрастной состав летней и осенней кеты Пороная характеризуется большим сходством. Наиболее отличается от других стадо кеты Тымь: в среднем его рыбы старше. В стаде кеты Тыми мы встречаем меньше 3- и 4-леток и больше 5- и 6-леток. Стадо кеты Тыми единственное на Сахалине, где были нами обнаружены особи в возрасте 7 лет. Это было в 1963 г., когда еще не так сильно сказывалось влияние японского морского промысла, как в последующие годы.

Особенностью возрастного состава кеты реки Найба и рек юго-западного Сахалина является периодическое присутствие в нерестовых стадах особей в возрасте 1+. Кроме того, в Найбе отмечается больший, чем в других реках процент рыб, созревших в возрасте 2+.

Самцы в нерестовых стадах кеты представлены более старшими возрастными группами, чем самки (табл. 23).

Таблица 23. Средний многолетний возрастной состав самцов и самок кеты реки Тымь, %

Пол	Возраст				
	2+	3+	4+	5+	6+
Самки	4,9	74,7	19,9	0,5	—
Самцы	5,4	58,9	33,7	1,8	0,2

Долгопериодные изменения биологических показателей осенней кеты

Долгопериодные изменения биологических показателей кеты мы рассмотрим на примере стада Тыми, по которому собраны наиболее систематические данные за длительный ряд лет. С 1960 по 1981 г. средняя длина кеты Тыми колебалась от 67 до 74 см, средняя масса — от 3,53 до 4,70 кг. Четкой периодичности колебаний этих показателей в рассматриваемый отрезок времени не наблюдалось. Уменьшение или увеличение длины, как правило, сопровождаются соответствующими изменениями массы. Исключение составляют лишь 1962, 1963, 1971 и 1978 гг., когда направленность изменений длины и массы была противоположной (рис. 39,а,в). Начиная с 1969 г., намечается тенденция уменьшения длины кеты. По иному изменялась масса рыб: с 1960 по 1973 г. она увеличивалась. После 1973 г. масса начала уменьшаться. Эти изменения можно описать уравнением парабола

$$y = 3,660 + 0,08993 x - 0,00368 x^2.$$

В изменениях упитанности ($K_{\text{ф}}$) отмечалось два периода, включающих подъем и спад продолжительностью 7 и 8 лет (см. рис. 39,б). В изменениях плодовитости также, как в изменениях массы, отмечаются подъем и спад (см. рис. 39,г). Ход изменений плодовитости описывается уравнением $y = 2667 + 74,34 x - 2,814 x^2$.

Перегиб кривой приходится на 1972-1973 гг., т.е. практически совпадает с перегибом кривой изменений массы.

Средний возраст нерестового стада с 1960 до 1981 г. колебался от 2,9 до 3,8 лет (при вычислении среднего возраста мы использовали число целых лет, прирост года наблюдений не учитывался). На этом отрезке времени выделяются два периода: первый — с 1960 по 1973 г., когда межгодовые колебания были значительны, и второй — с 1974 по 1981 г., во время которого средний возраст был относительно постоянен и находился на низком уровне (см. рис. 39,д). Ход изменений среднего возраста кеты описывается уравнением

$$y = 3,466 - 0,004353 x.$$

У. Риккер [Ricker, 1980], анализирувавший многолетние изменения размеров и возраста кеты Аляски и Британской Колумбии в период с 1951 по 1975 г., отмечает уменьшение ее длины и массы при одновременном незначительном увеличении среднего возраста. По его мнению, это результат селективного изъятия дрефтерным промыслом наиболее быстрорастущих и раносозревающих особей. Постоянное изъятие их из генофонда должно сказываться на всех возрастных группах, так как между ними происходит скрещивание. Однако воздействие промысла на возрастную и размерную структуру кеты американских стад существенно отличается от воздействия на азиатские стада. Американский промысел изымает преимущественно половозрелую кету в морских прибрежьях, на подходе к нерестовым рекам. Азиатская кета облавливается японским флотом на обширных участках открытого океана, при этом неполовозрелые особи составляют значительную часть уловов. В этих условиях кета той или иной генерации неоднократно на протяжении жизни попадает под воздействие морского промысла. При этом у рыб, созревающих в старшем возрасте, такие контакты бывают чаще и продолжительнее. Естественно, что быстрорастущие и раносозревающие особи вылавливаются морским промыслом в первую очередь.

Таким образом, кета азиатских стад, в отличие от американской, подвержена двум противоположно направленным селективным воздействиям промысла. Давление отбора,

изымающего особей старших возрастов, видимо, преобладает, поскольку в целом для кеты Тыми характерно измельчание и омоложение. В то же время относительная стабилизация среднего возраста в течение последних 8 лет наблюдений говорит о действии и противоположно направленного отбора.

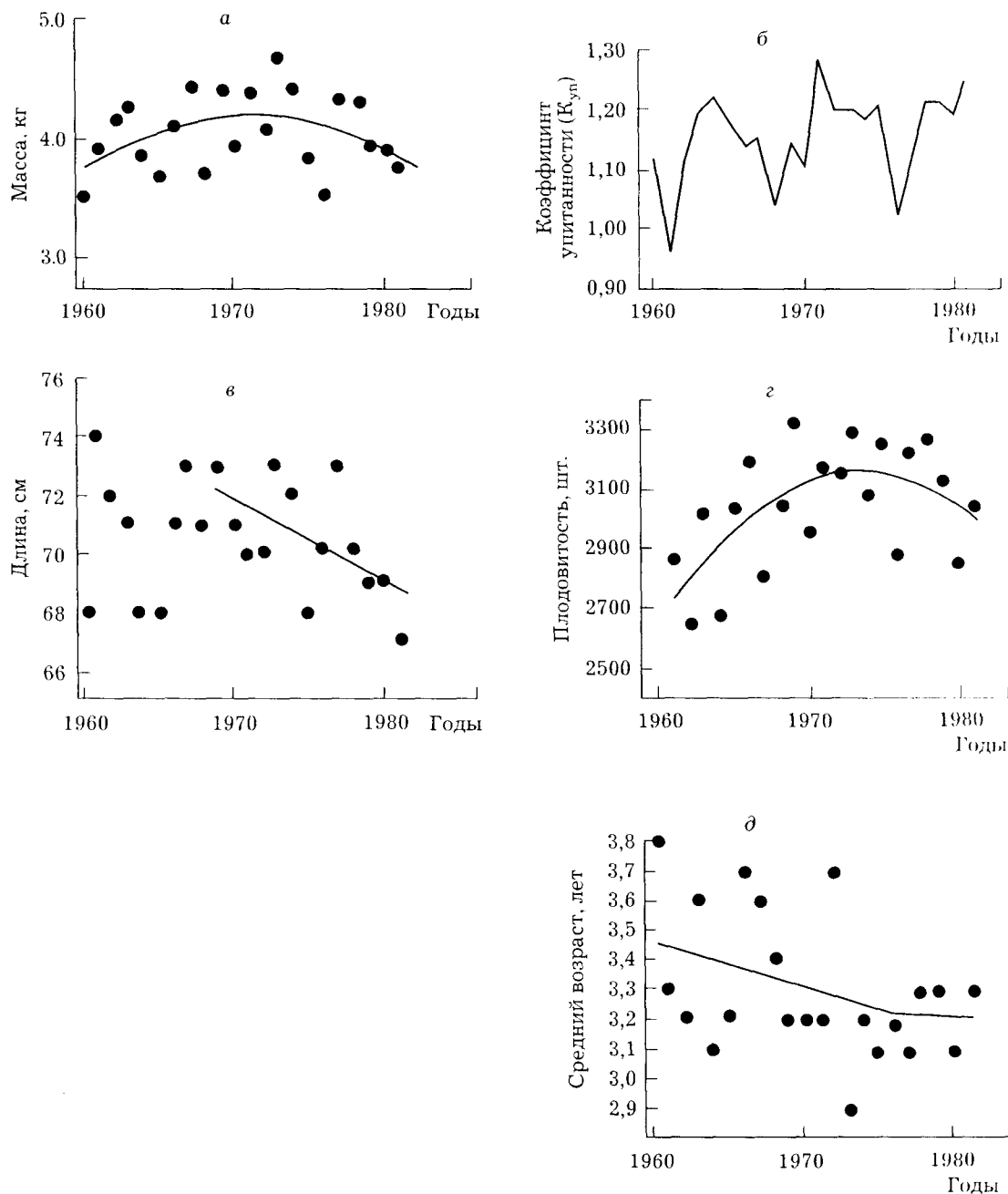


Рис. 39. Долгопериодные изменения массы (а), коэффициента упитанности (б), длины (в), плодовитости (г) и среднего возраста (д) кеты в реке Тымь

Однако селективное воздействие морского промысла при всей его важности не может являться единственным фактором, определяющим облик азиатских стад кеты. Естественный ход природных процессов, годовые особенности условий нагула также должны сказываться на параметрах популяций. Судить об их воздействии мы можем лишь по основанию косвенных показателей. С этой целью мы попытались проанализировать зависимость средних длины и массы нерестовых стад кеты от их среднего возраста. Оказалось, что эти характеристики связаны параболической зависимостью (рис. 40). Восходящая ветвь параболы, по нашему мнению, определяется благоприятными условиями нагула в

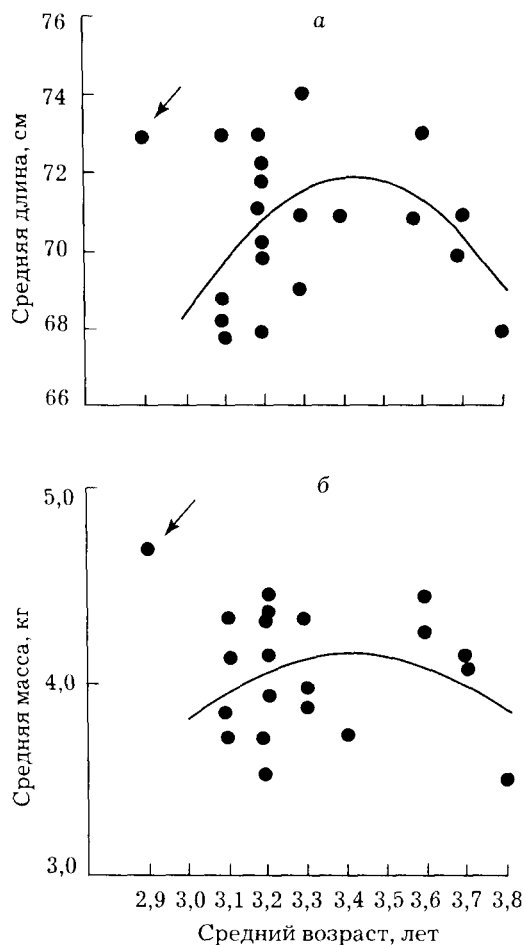


Рис. 40. Зависимость средней длины (а) и массы тела (б) производителей кеты от их среднего возраста в нерестовых стадах реки Тьма

воды в ключах и лимнокренах в конце нереста бывает выше: в ноябре 2-4°С, в декабре 1,2-2,5°С. Нерест кеты проходит в период осеннего повышения уровня воды, которое начинается обычно со второй половины сентября, после выпадения осенних дождей. В отдельные годы осенние паводки превышают паводки весенние. Так, в 1961 и 1965 гг. сентябрьские расходы воды достигали в верховьях реки соответственно 136 и 283 м³/с, в то время как расходы воды во время весенних паводков — лишь 126 и 144 м³/с. К началу паводков на нерестилища проходит 10-15 % производителей, а в целом влияние паводков, длящихся до середины октября, ощущают на себе 70-90 % нерестящихся рыб.

Нерестилища кеты внутренней дельты Тьмы и притоков верхнего течения обильно снабжаются теплыми грунтовыми водами, и обширные поверхности нерестовых водоемов не замерзают даже в самые суровые морозы. Лед образуется, как правило, лишь у берегов и на ямах. Температура воды на этих незамерзающих нерестилищах в декабре — январе колеблется от 0,5 до 1,5°С. В марте она повышается до 1,0-2,1°С, к середине апреля — до 3,5-5,0 °С.

Поскольку нерест основной массы кеты происходит при повышенном уровне воды, после его падения в зимнюю межень значительная часть нерестовых бугров оказывается выше уреза воды. Выходы грунтовых вод и высокий снежный покров надежно защищают эмбрионы в этих буграх. Промерзание бугров кеты в бассейне Тьмы невелико. Однако после сильных осенних паводков оно бывает выше, чем в годы с низкими уровнями воды. Так, зимой 1962/63 г., во время которой поддерживался нормальный уровень, промерзло 7-8 % нерестилищ, где погибла икра от 12 тыс. производителей, а зимой 1961 — 1962 г. после спада паводковых вод промерзло 12-14 % нерестилищ с икрой от нереста 75 тыс. рыб [Гриценко, 1967].

О глубинах, предпочитаемых кетой при нересте, можно судить с известной осторожностью, так как в течение нереста уровень воды сильно меняется. Оптимальными, види-

океане, когда увеличение в нерестовом стаде доли особей старших возрастов сопровождается увеличением средних размеров производителей. Нисходящая ветвь обусловлена годами с неблагоприятными условиями нагула, при которых рыба растет медленнее и созревает в более старшем возрасте. После нагула в неблагоприятных условиях на нерестилища приходят мелкие и относительно старые производители.

Особняком в наших данных стоит точка с абсциссой 2,9 (1973 г.), помеченная на рис. 40 стрелкой. Поскольку она находится вне основной группировки точек и не подчиняется общей закономерности их распределения, мы не использовали ее в расчетах. Однако положение этой точки не нарушает логики наших рассуждений. Видимо, раннее созревание и исключительно быстрый рост кеты происходят в редких случаях в годы с очень благоприятными условиями нагула, после которых на нерестилищах появляются крупные и относительно молодые производители.

Воспроизводство запасов

Нерест кеты в бассейне Тьмы начинается обычно в последней декаде августа. Примерно 80 % производителей нерестятся в период с последней декады сентября до конца октября. Последние пары производителей встречаются на нерестилищах в течение декабря.

От начала к концу нереста среднесуточная температура воды в основном русле Тьмы снижается с 12 до 0 °С. Температура

мо, являются глубины от 30 до 80 см. По мере снижения уровня воды часть бугров оказывается выше уреза воды. Из тех бугров, которые остались под водой, 90 % находятся на глубине 10-40 см, 50 % — на глубине 12-22 см. Скорость течения во время нереста 0,05-1,0 м/с. Минимальные скорости течения отмечаются в лимнокренах. Скорость течения на нерестилищах в феврале не превышает 0,7 м/с, составляя в среднем 0,3 м/с. В лимнокренах и ключах поверхностное течение часто отсутствует. Средняя высота бугров 14 см при колебаниях от 2 до 24 см. Бугры имеют разную форму, чаще всего это эллипсы, вытянутые по течению или поперек течения. Нередки бугры в форме серпа, обращенные выпуклой стороной вниз по течению. По данным Ф.Н. Рухлова [1972], средняя длина бугров кеты в Тыми 1,39 м при колебаниях от 0,9 до 2,6 м; средняя ширина 1,16 м при колебаниях от 0,8 до 1,8 м.

Верхняя граница расположения икры в буграх находится на глубине 6-63 см (в среднем 25 см), нижняя граница — на глубине 14-80 см (в среднем 38 см). Средняя толщина слоя икры в буграх 13 см при колебаниях от 3 до 65 см. Личинки накануне выхода из бугров обнаруживаются на меньшей глубине — верхняя граница их нахождения в 8-20 см от поверхности. Около 90 % вскрытых бугров содержали от 200 до 1400 икринок, 75 % — 300-900 икринок и 50 % — 400-800 икринок. Икра в буграх чаще всего располагается двумя хорошо выраженными гнездами. Несколько реже таких гнезд бывает три или одно. Примерно в 15-20 % бугров гнезда не выражены, а икра в них расположена дисперсно по всей площади.

В среднем в одном бугре выживает 333 личинки, что составляет 10,9 % от средней абсолютной плодовитости (табл. 24). Основные потери икры приходятся на период нереста, во время которого в бугры попадает лишь 23,3 % от средней абсолютной плодовитости, остальная же икра уносится течением и поедается хищниками. В период между осенним и весенним вскрытиями бугров, длящийся около 4 мес, примерно 30 % отложенной икры исчезает, полностью разлагаясь, или поедается беспозвоночными. Потери за весь период пребывания в грунте составляют в среднем около 50 % от отложенной икры.

Рассмотрим, как зависит эффективность нереста и выживания эмбрионов кеты от воздействия различных факторов. Количество икры, откладываемой в среднем в один бугор, не зависит от величины плодовитости самок ($\eta = 19$; $\gamma = 0,016$) (табл. 25). Увеличение расходов воды в сентябре приводит к уменьшению как абсолютного, так и относительного (процент от абсолютной плодовитости) количества икры в буграх за счет выноса икринок во время нереста (рис. 41). Связь между этими показателями, видимо, более тесная, чем удалось установить. Дело в том, что практически бывает трудно обнаружить бугры, устроенные при очень высоком уровне. При определении зависимости мы не включили в расчет два года с экстремально высокими паводками, так как в эти годы вскрывались бугры, устроенные лососями уже после прохождения паводковых вод. Расходы воды в октябре меньше влияют на количество икры, откладываемой в бугры. Связь между этими показателями отрицательная, но коэффициент корреляции ниже достоверного уровня.

Среднее количество икры в одном бугре связано с численностью производителей на нерестилищах параболической зависимостью (рис. 42,а). Такой вид зависимости оказался для нас несколько неожиданным. Напомним, что у горбуши ключа Холодный эти показатели связаны отрицательной линейной зависимостью. Характер связи численности производителей кеты с количеством икры, откладываемой в бугор, видимо, обусловлен фактором беспокойства, которое испытывает кета в таком густо населенном районе, как верховья Тыми. Беспокойство тем выше, чем ниже численность рыб, но, начиная с какого-то момента, уменьшение количества икры в буграх определяется у кеты численностью производителей. Количество выживших эмбрионов связано прямой линейной зависимостью с количеством икры, отложенной в бугор ($\gamma = 0,61$) (рис. 43). Вместе с тем, процент выживания молоди от количества отложенной икры не зависит. Увеличение расходов воды в сентябре приводит к уменьшению абсолютного количества выживших личинок, и это естественно, так как сентябрьские паводки обуславливают уменьшение количества икры, откладываемой в бугры, а последнее прямо связано с количеством выживших личинок. Однако сентябрьские паводки вызывают также уменьшение процента выживаемости эмбрионов ($\gamma = -0,408$) (см. рис. 41,б). Механизм этого явления нельзя объяснить однозначно: увеличение расходов воды во время нереста может быть причиной повышенного травмирования эмбрионов. Так, по данным У. Мак Нейла [McNeil, 1966], движение грунта в период высокой воды вызывает гибель 50-90 % эмбрионов кеты и горбуши, находящихся в буграх.

Величина показателя	Плодовитость, икринок	Количество эмбрионов в буграх в октябре — декабре, шт.	Количество живых эмбрионов в октябре — декабре, %	Потери икры в буграх в период между октябрем — декабрем и февралем — мартом, % от количества икры в октябре — декабре	Количество эмбрионов в буграх в феврале — марте, шт.	Количество живых эмбрионов в буграх в феврале — марте		Выживаемость, %	
						шт.	%	от отложенной икры	от средней абсолютной плодовитости
Средняя	3050	710	76,0	29,2	503	333	63,3	47,5	10,9
Минимальная	2650	380	48,4	2,9	295	85	24,6	13,3	2,6
Максимальная	3330	1205	99,6	58	1029	736	85,8	72,3	27,6

Таблица 25. Влияние различных факторов на результаты нереста кеты реки Тымь и выживаемость ее эмбрионов в грунте

Показатель	Функция	n	r	P	Зависимость
Средняя абсолютная плодовитость, икринок	Среднее число икринок в буграх, шт.	19	0,016	0,05	–
Средний расход воды, м ³ в сентябре	– “ –	17	–0,469	0,05	$y = 796,615 - 5,406 x$
	Среднее количество икры в бугре, % от средней абсолютной плодовитости	16	–0,472	0,05	$y = 27,416 - 0,204 x$
в октябре	Среднее число икринок в бугре, шт.	17	–0,275	0,05	–
	Среднее количество икры в бугре, % от средней абсолютной плодовитости	16	–0,216	0,05	–
Число производителей, тыс. экз.	Среднее число икринок в бугре, шт.	19	–	–	$y = 537,9 + 2,209 x - 0,003573 x^2$
	Среднее количество икры в бугре, % от средней абсолютной плодовитости	19	–	–	$y = 15,88 + 0,0910 x - 0,0001376 x^2$
Количество икры, отложенной в один бугор, шт.	Число выживших эмбрионов в одном бугре, шт.	19	0,612	0,05	$y = 29,678 + 0,432 x$
	Количество выживших эмбрионов, % от отложенной икры	19	–0,016	0,05	–
Средний расход воды, м ³ в сентябре	Число выживших личинок, шт.	19	–0,375	0,05	–
	Количество выживших личинок, % от отложенной икры	19	–0,408	0,05	$y = 57,921 - 0,408 x$
в октябре	Число выживших личинок в одном бугре, шт.	19	–0,224	0,05	–
	Количество выживших личинок в одном бугре, % от отложенной икры	19	0,357	0,05	–
Средний расход воды в январе, м ³	Число выживших личинок в одном бугре, шт.	19	–0,039	0,05	–
	Количество выживших личинок в одном бугре, % от отложенной икры	19	–0,272	0,05	–
Численность производителей, тыс. экз.	Число выживших личинок в одном бугре, шт.	18	–	–	$y = 249,9 + 1,190 x - 20,002033 x^2$
	Количество выживших личинок в одном бугре, % от отложенной икры	17	–	–	$y = 43,55 + 0,071 x - 0,0001317 x^2$
	Суммарное число отложенных икринок, млн. шт.	20	0,860	0,05	$y = 14,351 + 0,269 x$
	Суммарное число выживших личинок, млн. шт.	19	–	–	$y = -15,72 - 0,3930 x + 0,0004285 x^2$
	Количество покатной молоди, млн. экз.	20	–	–	$y = -5,667 + 0,2664 x + 0,000302 x^2$

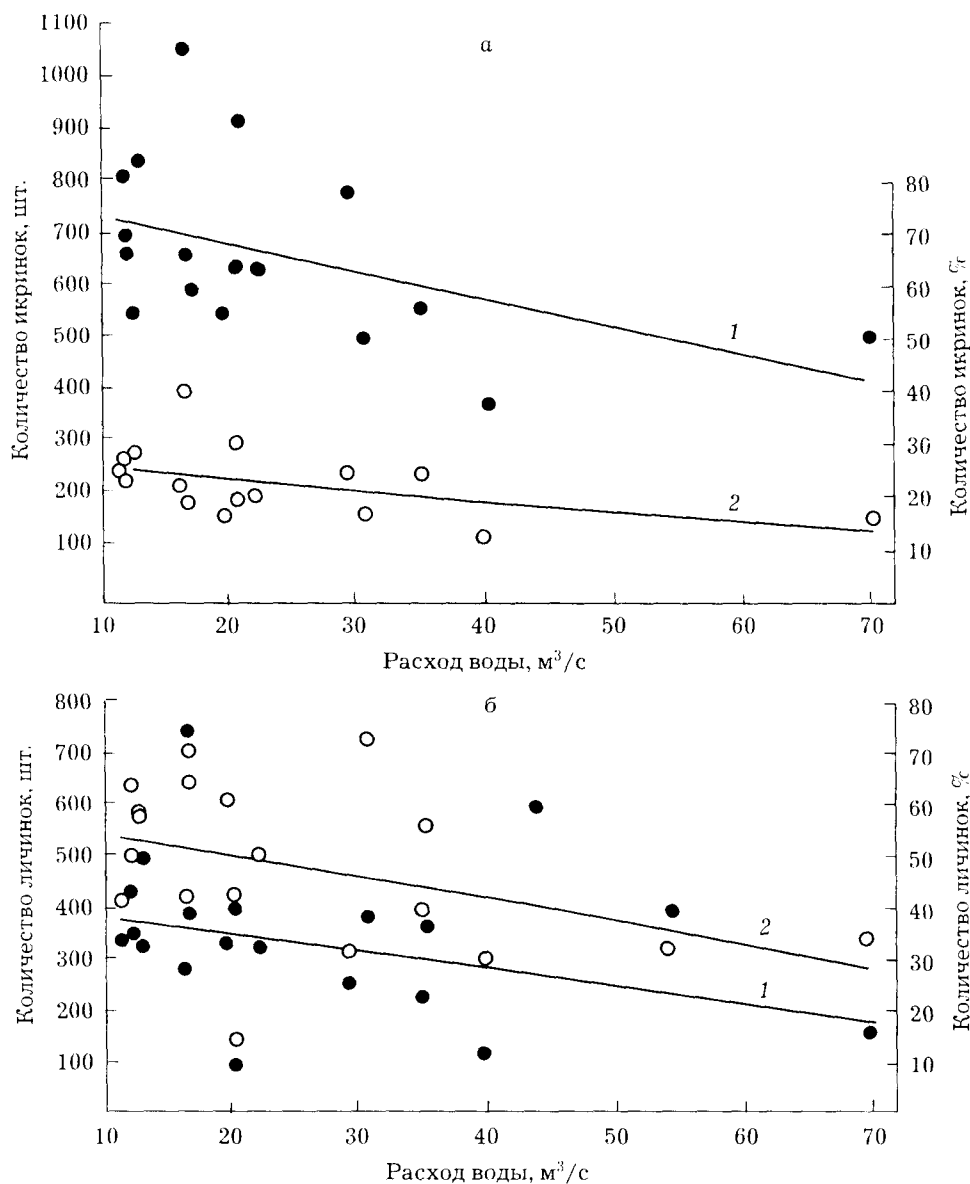


Рис. 41. Зависимость результативности нереста и инкубации икры кеты в верховьях Тьмы от средних расходов воды в сентябре:
а — количество икры, откладываемой в бугор
 (1 — в шт.; 2 — в % от средней абсолютной плодовитости); *б* — количество выживших личинок
 (1 — в шт. личинок; 2 — в % от количества икринок, отложенных в бугор)

Во время очень высоких паводков голец перестают выполнять на нерестилищах функции санитаров, поедающих потерянную при нересте икру [Гриценко, 1969в]. При высоких скоростях течения голец укрываются в тихих местах. Икра же, уносимая течением, будучи намытой в грунт нерестилищ и разлагаясь там, может вызвать повышенный отход в буграх.

Связь между величиной расхода воды в октябре, январе и выживаемостью личинок отсутствует. Благодаря обильному выходу грунтовых вод и высокому снеговому покрову эмбрионы кеты р. Тьмы благополучно выживают даже при низких зимних уровнях воды в реке. Ситуация, существующая в этой реке, отличается от таковой в реках Камчатки, где выживаемость кеты зависит от количества осадков, выпадающих в январе [Николаева, 1980]. При увеличении осадков усиливается интенсивность грунтового стока и уменьшается промерзаемость бугров.

Численность производителей на нерестилищах связана с выживаемостью личинок параболической зависимостью (см. рис. 42,6). При слабом заполнении нерестилищ пониженная выживаемость, видимо, обусловлена недостаточной очисткой нерестилищ от ила в процессе устройства бугров, недостаточным их рыхлением. Пониженная выживаемость

личинок при высокой численности производителей вызывается перекопкой ранее устроенных бугров, большими потерями икры при нересте, поскольку увеличивается попадание мертвой икры в гнезда, вследствие чего возрастает вероятность поражения живой икры сапролегнией.

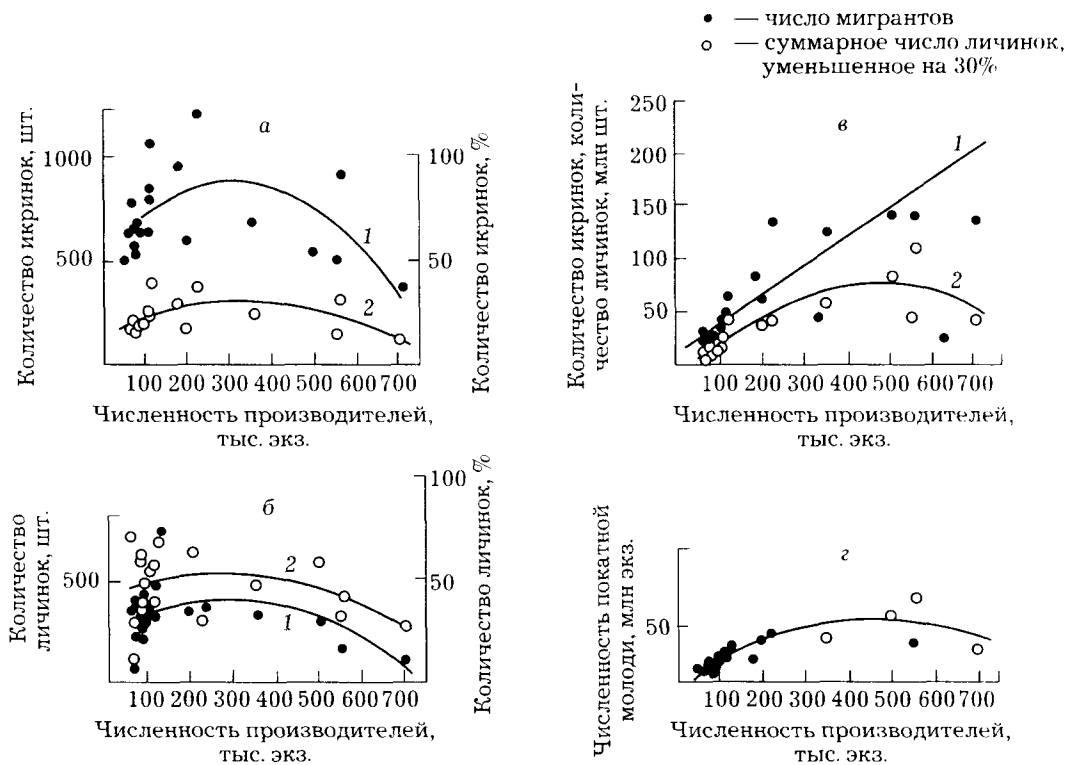


Рис. 42. Зависимость некоторых показателей воспроизводства кеты в верховьях Тымы от численности производителей на нерестилищах: а — среднего количества икры, отложенной в один бугор (1 — в шт.; 2 — в % от средней абсолютной плодовитости); б — количества личинок, выживших в одном бугре (1 — в шт.; 2 — в % от отложенной икры); в — суммарного количества отложенной икры (1) и суммарного количества выживших личинок (2); г — количества покатной молоди

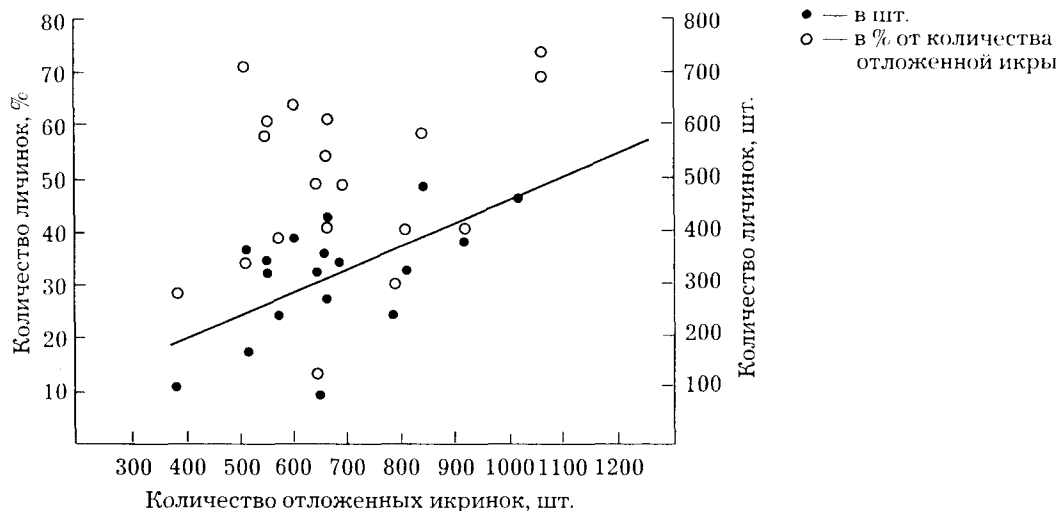


Рис. 43. Зависимость количества выживших личинок кеты в верховьях Тымы от количества икры, отложенной в бугор

Сказанное выше относится к результативности нереста одной пары производителей, а суммарное количество икры, откладываемой нерестовым стадом, линейно увеличивается с увеличением численности производителей. Суммарное выживание личинок в буграх, возрастая по мере увеличения численности производителей от 450-500 тыс. экз., начина-

ет снижаться после превышения этой величины. Аналогичная зависимость существует между численностью производителей и количеством покатной молоди: наибольшее число молоди обеспечивается нерестом 450-500 тыс. производителей (см. рис. 42,г). Рассмотренная зависимость обусловлена тем, что нерест части производителей кеты в годы высокой численности происходит на участках реки, не пригодных для размножения этого вида, и неизбежно приводит к снижению количества покатной молоди.

Несмотря на то, что молодь кеты скатывается в море при более крупных размерах, чем горбуша, а значительная ее часть начинает питаться еще в реке, связь между численностью скатившейся молоди и численностью вернувшихся поколений отсутствует. Нет даже такой слабой связи, какая наблюдалась нами у горбуши. Коэффициент корреляции между величиной ската с нерестилищ и численностью поколений — 0,086, между суммарным скатом молоди с нерестилищ и с рыбоводного завода и численностью поколений — 0,056 (рис. 44). Такая ситуация возможна в том случае, если численность поколений кеты формируется в прибрежных участках моря под влиянием факторов среды, действие которых имеет случайный характер. К подобным выводам пришел А.М. Каев [1983], исследовавший воспроизводство кеты острова Итуруп. Наши данные подтвердили его точку зрения. Сопоставление коэффициентов возврата кеты с термическими условиями

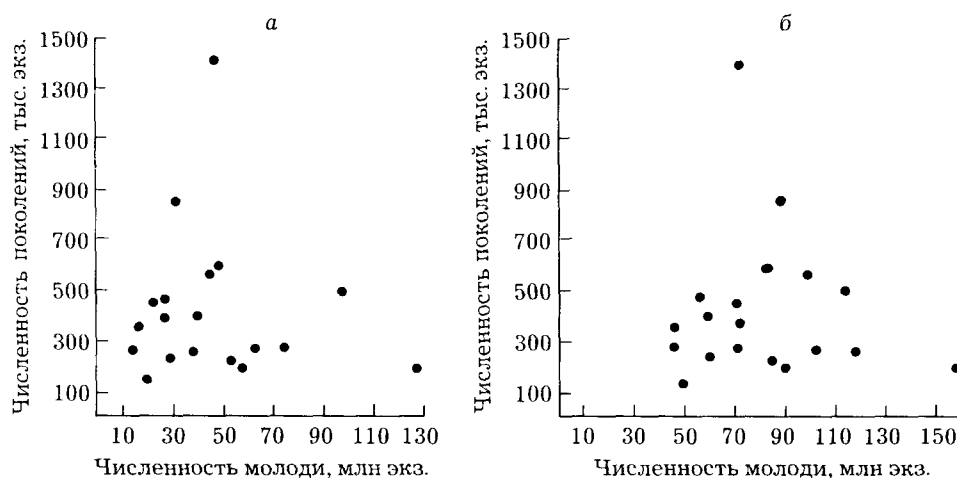


Рис. 44. Зависимость численности поколений кеты от численности молоди, скатившейся с нерестилищ (а); от суммарной численности молоди, скатившейся с нерестилищ и выпущенной Адо-Тымовским рыбоводным заводом (б)

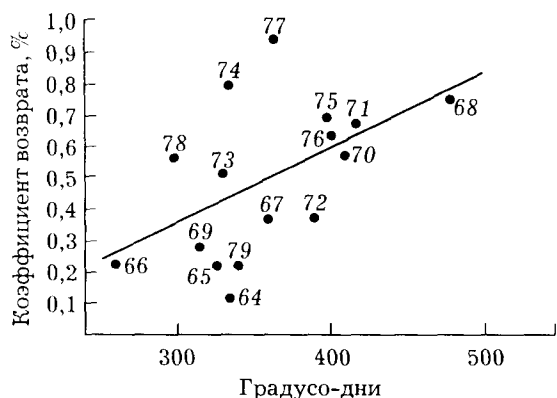


Рис. 45. Зависимость коэффициентов возврата кеты реки Тыми от суммы градусо-дней в поверхностном слое воды у северо-восточного Сахалина. Цифрами на графике обозначены годы с 1964 по 1979

нагула в прибрежье (в качестве их показателя мы используем сумму градусо-дней в июне — июле в поверхностном слое воды) показало четкую тенденцию увеличения коэффициентов возврата с увеличением суммы тепла (рис. 45). Связь описывается уравнением $y = -0,358 + 0,00238x$ ($r = 0,52$; $P = 0,05$).

Низкие температуры воды могут действовать на молодь непосредственно, вызывая у нее термический шок при попадании в море, могут, а также влиять опосредованно, через замедление развития кормового планктона и ухудшение условий роста. Кроме того, молодь тымской кеты подвержена в прибрежье моря действию факторов смертности, зависящих от плотности, так как величина K_0 уменьшается с увеличением количества покатников. Зависимость описывается уравнением $y = 0,971 - 0,0051L$; $\Gamma = 0,35$ (рис. 46).

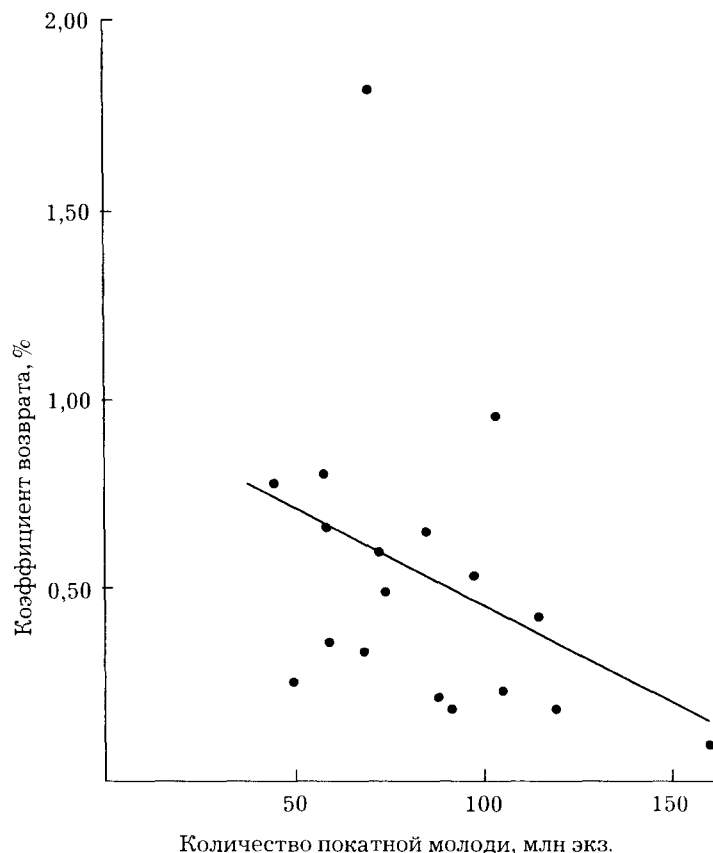


Рис. 46. Зависимость коэффициента возврата кеты р. Тымь от количества покатной молоди

Промысел

На Сахалине основным промысловым районом является Ныйский залив, где добывается кета реки Тымь. В отдельные годы кету ловят в устье Набили. До конца 50-х годов незначительный промысел существовал в устье рек Даги, Вал, Эвай. Экспедиционный лов лососей, в том числе и кеты, велся и на более южных реках: Богатой, Мелкой, Нерпичьей; он был прекращен к началу 60-х годов. Кеты в устье каждой реки добывалось не более нескольких десятков тонн. Поронайская кета облавливается в устье Пороная и на прилегающих к устью участках залива Терпения. При этом, разделить летнюю и осеннюю кету в уловах бывает не всегда возможно (см. рис. 38).

На юго-восточном Сахалине до середины 60-х годов существовал небольшой промысел кеты в устье Найбы, а в заливе Анива в устье Лютоги. Стадо Найбы обеспечивало ежегодный вылов не более 100 т, стадо Лютоги — несколько десятков тонн. Значительный по объему промысел кеты существовал на северо-западном Сахалине, где добывалось от 1,5 до 10,0 тыс. т. Основу улова в этом районе составляют нерестовые мигранты амурского стада, а доля сахалинской кеты, видимо, не превышает 10 % [Каев, Рослый, 1987].

Остановимся подробнее на промысле кеты в Ныйском заливе.

В 50-е годы и в начале 60-х годов велся промысел закидными неводами и ставными сетями. Ежегодно на промысле действовало 6-7 закидных неводов. С 1963 г. начали использовать ставные невода, количество которых уже в 1965 г. достигло 10 шт. Максимальное их количество 16 шт. было в 1974 г. Одновременно с этим шло сокращение числа закидных неводов: с 1977 г. было введено лимитирование промысла кеты, при котором ограничивались не только величина вылова, но и количество орудий лова; число ставных неводов было сокращено до 7 шт. в 1980 г.

Изменения в организации добычи сопровождались соответствующими изменениями интенсивности промыслового изъятия. До 1963 г. она было явно недостаточной: промыс-

ловое изъятие колебалось от 9,9 до 13,7 %. С 1964 по 1977 г. интенсивность изъятия была чрезмерной, достигая 48,5 %; с 1977 по 1984 г. она колебалась от 24 до 35 %.

В Поронае сезон промысла кеты длится около четырех месяцев, с июня по октябрь. Пик промысла летней кеты приходится обычно на II декаду июля, осенней кеты — так же, как и в Ныйском заливе, отмечается в I декаде сентября.

Река Поронай практически утратила промысловое значение по добыче кеты (рис. 47), однако до 1951 г. численность кеты в ней была значительной. По данным П.Ю. Шмидта [1905], в начале века кета в Поронае играла важную роль в промысле наряду с горбушей. Одной из наиболее вероятных причин снижения уловов следует назвать лесосплав, влияние которого сказывалось до конца 60-х годов. Отрицательное влияние лесосплава было усугублено влиянием японского морского промысла, начавшего интенсивно развиваться в 50-е годы. Воздействие этого промысла на кету Пороная было, видимо, более сильным, чем на кету Тыми. Согласно данным Ф. Нива и других специалистов [Neave et al., 1976], кета этих стад нагуливается в разных районах океана. При этом, кета южного Сахалина встречается в тех же районах, что и кета Камчатки, численность последней была приведена в депрессивное состояние морским промыслом. В течение последних полутора десятилетий нерестилища лососей в бассейне Поронае находятся в хорошем состоянии, влияние антропогенных факторов на воспроизводство лососей в этой реке относительно невелико, поэтому основным фактором, сдерживающим рост численности кеты, видимо, остается морской промысел. В Тыми, где лесосплав велся в очень ограниченном размере и не затрагивал нерестилища лососей, воспроизводство кеты не было подорвано.

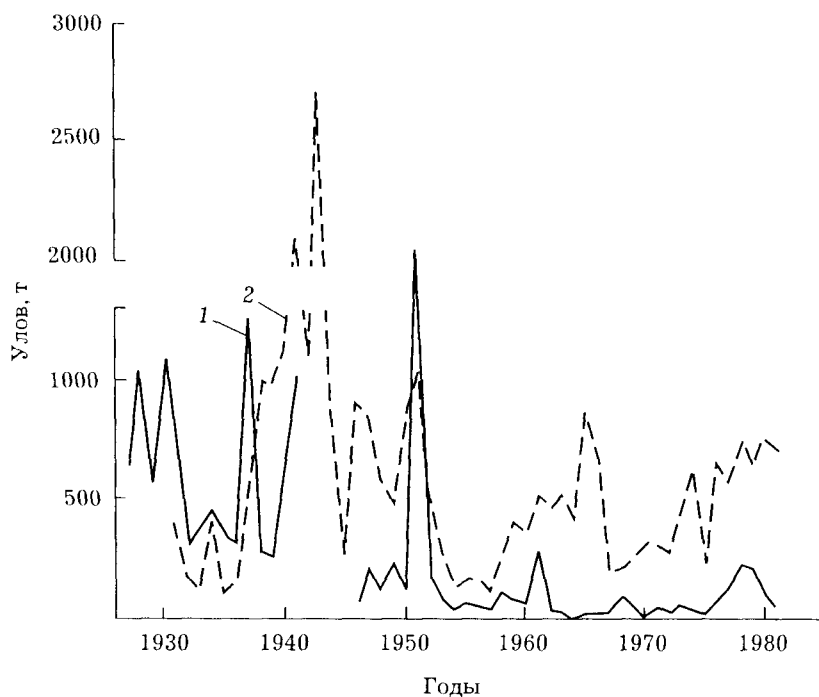


Рис. 47. Уловы кеты в заливе Терпения (1) и в Ныйском заливе (2)

Обращает на себя внимание практически повсеместное на азиатском побережье увеличение уловов кеты в 1978 и 1979 гг. Мы отмечали его в заливе Терпения и Ныйском заливе. Отмечено оно также на южном Сахалине [Ковтун, 1986]. Более того, произошло увеличение заходов кеты в реки южного Приморья (где в течение многих лет она представляла лишь зоологический интерес), на Камчатке и в Магаданской области. Подобное явление нельзя объяснить только влиянием природных факторов, так как они не могут действовать одновременно и к тому же в течение 2 лет подряд от Чукотки до залива Петра Великого. Наиболее вероятной причиной этого следует считать ограничение японского морского промысла в результате введения 200-мильных экономических зон. Это еще раз показывает, что именно морской промысел являлся в те годы основным фактором, лимитирующим численность азиатских стад кеты, если даже частичное его ограничение привело к значительному увеличению подходов в районах воспроизводства.

Экология молоди кеты в период ската

Первые мальки кеты в верховьях Тыми обычно выходят из бугров в последних числах марта — первых числах апреля. Появившиеся стайки мальков держатся в мелководных прогретых заливах, в ключах и лимнокренах. Обычно они находятся вблизи полуразложившихся трупов производителей кеты, около которых в изобилии держатся мелкие личинки веснянок, поденок и хирономид, служащие малькам пищей. К середине — концу апреля количество нагуливающихся мальков возрастает, они образуют скопления по несколько тысяч, и высокая плотность скоплений вынуждает их рассеяться по водоему. До начала мая ската как такового не наблюдается, перемещения молоди в пределах внутренней дельты Тыми легко отмечаются визуально. Поскольку значительная часть бугров кеты находится выше уреза воды, выход из них возможен лишь после подъема уровня.

Скат кеты в Тыми начинается обычно в первых числах мая, но иногда в конце I — начале II декады мая. В среднем скат в районе села Кировское длится 64 дня, в районе села Адо-Тымово — 86 сут., в реке Набиль — 48 сут. (табл. 26). Таким образом, намечается закономерность увеличения продолжительности ската кеты по мере увеличения размеров нерестового водоема и увеличения численности заходящих на нерест лососей. Продолжительность ската, по-видимому, связана также с продолжительностью нерестового хода. В Набили нерестовый ход намного короче, чем в Тыми. В верховьях Тыми 50 % покатной молоди успевает скатиться к 26 мая, в Набили — к 13 июня. Соответствующее запаздывание набильской молоди отмечается и в сроках ската 75 % молоди. Видимо, обильные выходы теплых грунтовых вод на нерестилищах кеты в Тыми способствуют более быстрому развитию ее молоди и более раннему скату. Ко времени ската 90 % молоди этот разрыв уменьшается, и полное завершение ската в верховье рек Тымь и Набиль наступает в одни и те же сроки. В среднем течении Тыми, у села Адо-Тымово, скат завершается почти на месяц позже — 5 августа. В продолжение последнего месяца скат бывает крайне малочисленным. Скатывающаяся в течение июля — начале августа молодь активно питается в реке. Экологически она соответствует серебристым пестрякам симы и кижуча.

В верховьях Тыми скат бывает наиболее интенсивным вначале и постепенно ослабевает к концу, в среднем ее течении — во время ската третьей четверти молоди. Последние 10 % молоди скатываются крайне медленно. В Набили наибольшая интенсивность ската наступает уже после того, как скатится 50 % молоди. И во всех трех пунктах мы наблюдаем ослабленную интенсивность ската последних 10 % молоди (табл. 27).

А.А. Чуриков [19756] описал аналогичную задержку небольшого количества молоди кеты в эстуарии реки Мелкая, где она нагуливалась в течение второй половины июля. Задержка небольшого количества молоди в верховьях Тыми до последних чисел августа — начала сентября отмечалась и нами [Воловик, Гриценко, 1968]. Можно предположить, что такая задержка свойственна потомству производителей наиболее поздних сроков нереста, единично встречающихся в реке вплоть до марта. В конце сентября молодь кеты перестает встречаться в Тыми, видимо, скатываясь во время осенних паводков.

Анализируя совмещенные графики суточного ската кеты и горбуши, нельзя не отметить их большого сходства. В качестве наглядных примеров можно привести скат в верховьях Тыми в 1977 г. (см. рис. 35) и в ключе Холодный в 1976 г. (см. рис. 36). Менее отчетливо такое сходство прослеживается и в другие годы. Это обстоятельство позволяет предположить, что ряд факторов оказывает сходное действие на покатную миграцию молоди горбуши и кеты. В частности, сходным образом изменяется скат обоих видов в связи с изменениями температуры воды. Частые и резкие изменения температуры и уровня воды обуславливают колебания интенсивности ската кеты подобно тому, как это происходит у горбуши. Такое сходство естественно и понятно, поскольку молодь этих видов мигрирует в море сеголетками приблизительно одной массы, имея подчас значительные остатки желточного мешка. Кроме того, в верховьях рек значительная часть молоди кеты скатывается, не питаясь, подобно горбуше.

Вместе с тем, нельзя не заметить, что скат молоди кеты в начальный период в большей мере, чем скат горбуши, определяется влиянием паводков. Большая продолжительность ската кеты в среднем течении Тыми, по сравнению с горбушей, объясняется тем, что первая задерживается в реке для нагула, что горбуше как виду не свойственно.

В Поронае завершение ската кеты так же растянуто во времени, как и в Тыми. Однако в Поронае и горбуше нередко свойственно такое завершение. Это, видимо, следует объяснить присутствием в скате потомства охотоморской осенней горбуши, которая отсутствует в Тыми.

Таблица 26. Продолжительность и сроки ската молоди осенней кеты

Река, пункт наблюдения	Число лет наблюдений	Продолжительность ската различного процента молоди, исчисляемого от начала ската, сут.				Сроки ската различного процента молоди, исчисляемого от начала ската			
		50 %	75 %	90 %	100 %	50 %	75 %	90 %	100 %
р. Тымь:									
у с. Кировское	12	$\frac{20}{13-19}$	$\frac{32}{24-40}$	$\frac{43}{36-56}$	$\frac{64}{49-85}$	$\frac{25/V}{18/V-8/VI}$	$\frac{7/VI}{30/V-23/VI}$	$\frac{18/VI}{4/VI-7/VII}$	$\frac{9/VII}{26/VI-28/VII}$
у с. Адо-Тымово	5	$\frac{24}{17-31}$	$\frac{34}{24-43}$	$\frac{49}{45-52}$	$\frac{86}{81-94}$	$\frac{4/VI}{29/V-10/VI}$	$\frac{14/VI}{5-22/VI}$	$\frac{29/VI}{24/VI-2/VII}$	$\frac{5/VIII}{1-12/VIII}$
р. Набиль	4	$\frac{23}{19-25}$	$\frac{27}{24-30}$	$\frac{31}{28-36}$	$\frac{48}{42-59}$	$\frac{13/VI}{8-19/VI}$	$\frac{17/VI}{13-21/VI}$	$\frac{21/VI}{19-23/VI}$	$\frac{8/VII}{25/VI-12/VII}$

Примечание. В числителе — средняя величина признака, в знаменателе — пределы его колебаний.

Таблица 27. Изменение интенсивности ската кеты, %/сут.

Водосм. пункт	Интенсивность ската			
	1-50	51-75	76-90	91-100
р. Тьма				
у с. Кировское	2,5	2,1	1,4	0,5
у с. Адо-Тымово	2,1	2,5	1,0	0,3
р. Набиль	2,2	12,5	3,8	0,6

Примечание. Под интенсивностью ската мы подразумеваем количество молоди (%), мигрировавшей за сутки по временные интервалы ската 1-50 %; 51-75 %; 76-90 %; 91-100 % особей, рассчитанное на основании данных табл. 26.

Изменения суточной активности молоди кеты от начала к концу ската и от верховьев к низовьям рек напоминают таковые у горбуши. В верховьях рек в районе нерестилищ кете присущ ночной скат, продолжительность которого уменьшается по мере сокращения темного времени суток и увеличения прозрачности воды. Так, в I декаде мая суточный период ската колеблется в разные годы от 540 до 600 мин, в I декаде июля — от 240 до 300 мин. В отдельные годы в пик паводка незначительная часть молоди кеты в верховьях Тьмы скатывается в светлое время суток. В среднем течении крупных рек в начальный период ската молодь мигрирует круглосуточно, а в конечный период ей свойственна четко выраженная ночная активность (рис. 48).

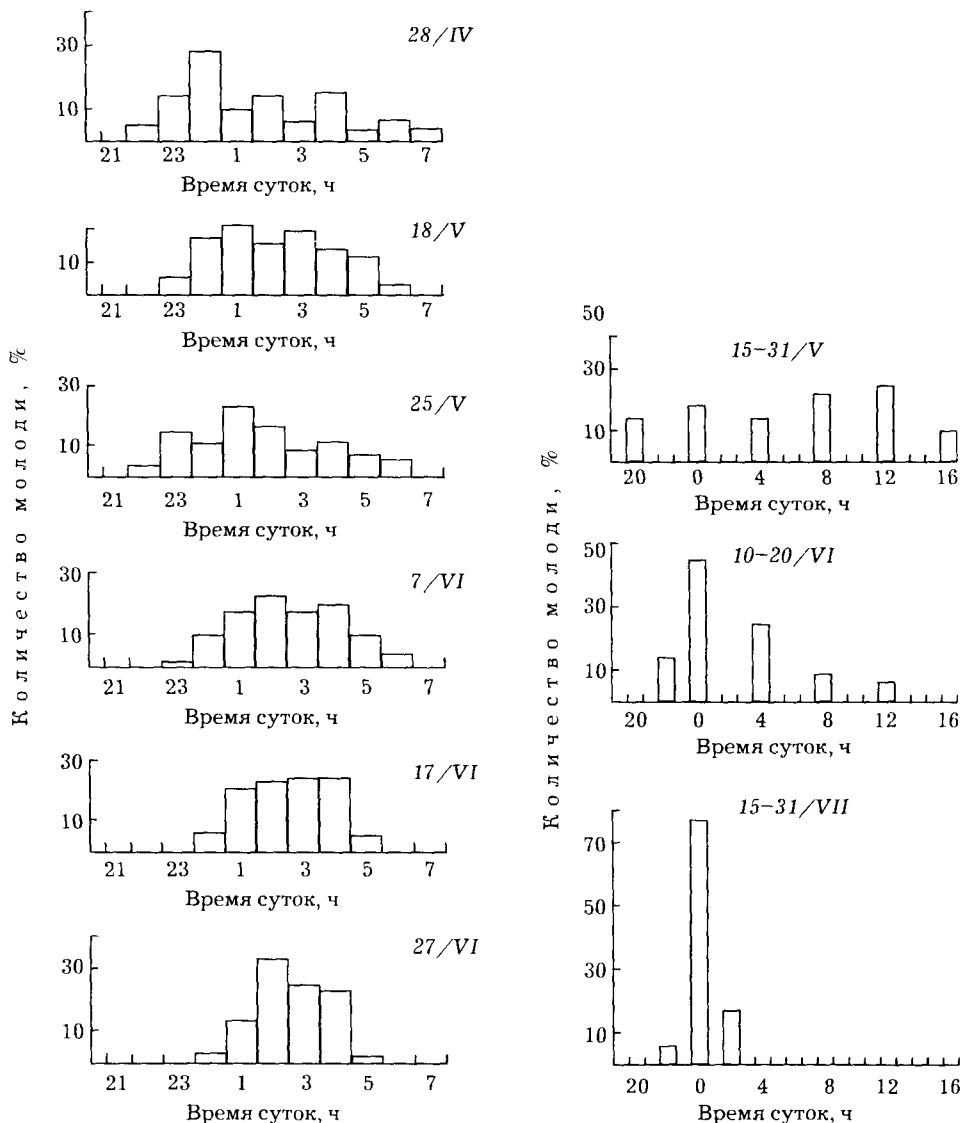


Рис. 48. Суточная динамика ската молоди кеты реки Тьмы: а — в верховьях; б — в среднем течении

Подобно горбуше молодь кеты Тыми не задерживается на нагул в Ныйском заливе, а выносится из него мощными приливо-отливными течениями. При миграции через залив молодь не распространяется за пределы фарватеров. Выход в море кеты происходит в отлив или в начале прилива.

Существенно отличается от этого начало морского нагула у кеты юго-западного Сахалина, которая в течение полутора месяцев обитает в прибрежных мелководьях, служащих для нее своеобразным питомником. Хорошая прогреваемость, обильный корм и пониженная соленость этих участков облегчает молодежи адаптацию к морским условиям [Шершневу, 1971]. Если на северо-восточном Сахалине выживаемость молодежи кеты лимитируется низкими температурами воды в море, то на юго-западном лимитирующим фактором становятся высокие температуры. Соответственно, на северо-востоке между $K_{\text{в}}$ и термикой моря существует, как мы писали выше, положительная корреляция, на юго-западе — отрицательная [Шершневу, 1974].

Ю.С. Рослый [1975а], изучая посредством витального окрашивания рыб скорость миграции молодежи кеты в низовьях Амура, установил, что она колеблется от 69,4 до 127,2 км/сут. Такие различия дали ему основание предположить, что одна часть молодежи активно движется в потоке, а другая скатывается, медленно откочевывая к берегам для нагула. Его предположение подтверждается нашими наблюдениями. В среднем течении Тыми во второй половине июня — в июле, в светлое время суток, эти две группы визуально различаются очень хорошо. Одна из них мигрирует небольшими стайками в зоне высоких скоростей течения, другая также небольшими стайками по 5-50 экз. держится вблизи берегов, кормится и медленно сплывает вниз по течению, задерживаясь в очередном участке с замедленным течением. Состав стаяк непостоянен: время от времени 1-2 рыбки отрываются от стайки и, проплыв несколько метров вниз по течению, присоединяются к другой. В принципе, состав стайки, состоящей из 50 особей, может полностью смениться за 4-5 ч. Скорость перемещения нагуливающих стаяк кеты в дневное время колеблется от 30 до 100 м/ч. С наступлением сумерек эта молодь отходит от берега и скатывается в участках русла с быстрым течением.

Ю.С. Рослый наблюдал подобное перемещение молодежи кеты к берегам для нагула в нижнем течении Амура. В низовьях Амура молодь задерживается на нагул ночью и скатывается днем. Он связывает эту миграцию с суточным ходом изменения температуры воды. Отличия его наблюдений от наших, видимо, обусловлены различиями стаций. В низовьях крупных рек скат молодежи приобретает новые черты по сравнению со скатом в верхнем и среднем течении.

У некоторой части скатывающейся молодежи кеты имеются остатки желточного мешка, составляющие до 37 % от массы тела. Мы заметили, что количество молодежи, скатывающейся с нерассосавшимся желточным мешком, различно как по годам, так и по периодам ската.

На протяжении сезона ската число мальков с большим содержанием желтка у молодежи кеты увеличивается с подъемом и уменьшается с понижением уровня реки. В 1966 г. весенний паводок был слабее предыдущего, но количество молодежи с большим содержанием желтка оказалось выше (рис. 49). В отдельные сутки оно составляло 40 %, в то время как в 1965 г. не превышало 23,3 %. При пересчете на всю скатывающуюся молодежь разница оказалась еще значительнее. За период с 18 мая по 26 июня 1965 г. скатилось 9485 тыс. мальков и личинок кеты (или 47 % всего ската), причем личинок было 576 тыс. (6,1 %). С 19 мая по 29 июня 1966 г. скатилось 24231 тыс. экз. (76,9 % всего ската) и из них в стадии личинок — 4726 тыс. экз. (19,5 %). Эти различия объясняются условиями нереста родительского стада. В 1964 г. нерест прошел при условиях, близких к оптимальным. Эмбрионы успели закончить развитие к началу весеннего паводка. Размывание гнезд нанесло ущерб только немногочисленному потомству позднего нереста. В 1965 г. значительная часть гнезд раннего и массового нереста была уничтожена осенним паводком, поэтому в скате 1966 г. было больше молодежи от позднего нереста, не успевшей достаточно развиться. Таким образом, осенние паводки, вызываемые тайфунами, приводят не только к уменьшению количества покатной молодежи, но и к снижению ее жизнестойкости.

Покатники, имеющие большой остаток желтка, едва ли могут считаться жизнестойкими. Они чаще, чем мальки, становятся добычей хищных рыб, составляя в частности существенную часть рациона мальмы. Для установления критерия жизнестойкости личинок мы провели два наблюдения. В первом из них определялась величина остатка желтка у молодежи, активно вышедшей из грунта и нагуливающейся в районе нерестилищ. Среднее содержание желтка составляло у рыб 2,5 % массы тела, максимальное — 6,6 %. По нашим наблюдениям, особи с остатком желточного мешка в 6-8 % обладают такой же подвижностью и маневренностью, как и молодежь, у которой желток полностью рассосался.

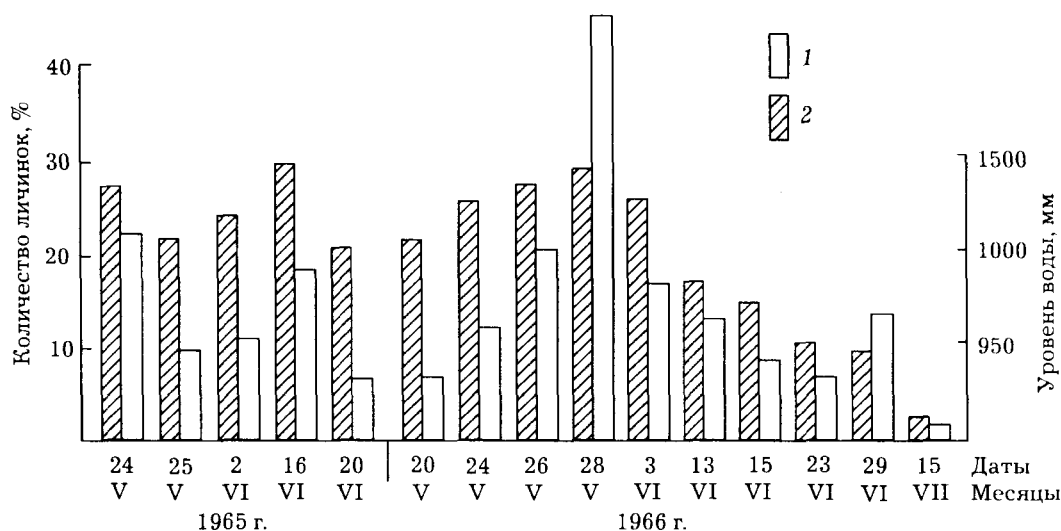


Рис. 49. Соотношение между количеством личинок (1) в пробах покатной молоди кеты и уровнем воды (2) в реке Тыма

Во втором случае мы руководствовались тем обстоятельством, что молодь кеты в верховьях Тымы скатывается ночью, днем же она заходит в мелководные заливы, где есть обильный корм и куда нет доступа хищным рыбам. Молодь, заходящую днем в такие места, мы относим к активно скатывающейся и содержание желтка у нее принимаем за нормальное. У молоди, выловленной ночью на стрежне реки, среднее содержание желтка составило 6,5 %, максимальное — 15,9 %, у молоди, пойманной в 11-12 ч у берега, среднее содержание желтка было 4,3 %, максимальное — 11,2 %. В связи с этим мы условно приняли за критическое содержание желтка, равное 10 % массы тела. Относительное количество рыб, имевших больше желтка, принимается за показатель, в какой-то мере характеризующий степень размыва нерестовых гнезд кеты весенним паводком.

Размеры и масса покатной молоди кеты закономерно изменяются от начала к концу ската (табл. 28). В первые дни ската, при еще низком уровне воды идет молодь, распределение длины которой характеризуется четко выраженной правой асимметрией и относительно большой вариабельностью (рис. 50). В дальнейшем, по мере подъема уровня, идет молодь меньших размеров. Распределение ее по длине в отдельных пробах отличается левой асимметрией за счет вымывания из грунта особей с желточным мешком. Вариабельность длины уменьшается. В процессе паводка происходит незначительное увеличение длины и массы мигрантов, однако размерный ряд остается узким. Размеры молоди, скатывающейся после прохождения паводка в период летнего падения уровня, резко увеличиваются. Распределение молоди по длине вновь характеризуется правой асимметрией, ряд становится более широким. В самом конце ската размеры молоди

Таблица 28. Изменение массы тела покатной молоди кеты в реке Тыма на протяжении процесса ската, мг

Время ската	Средняя масса	Пределы колебаний массы
1977 г.		
6 мая	515	395–1100
18 мая	358	150–415
28 мая	364	250–665
7 июня	441	200–610
15 июня	528	150–1450
23 июня	640	300–1150
1978 г.		
9 мая	330	200–430
22 мая	280	150–350
4 июня	394	250–750
12 июня	573	200–1025
24 июня	500	250–1000

вновь несколько уменьшаются, хотя в целом характеристика размерного ряда остается прежней. Подобное уменьшение наблюдалось не каждый год, но приблизительно в трети лет в период с 1960 по 1981 г.

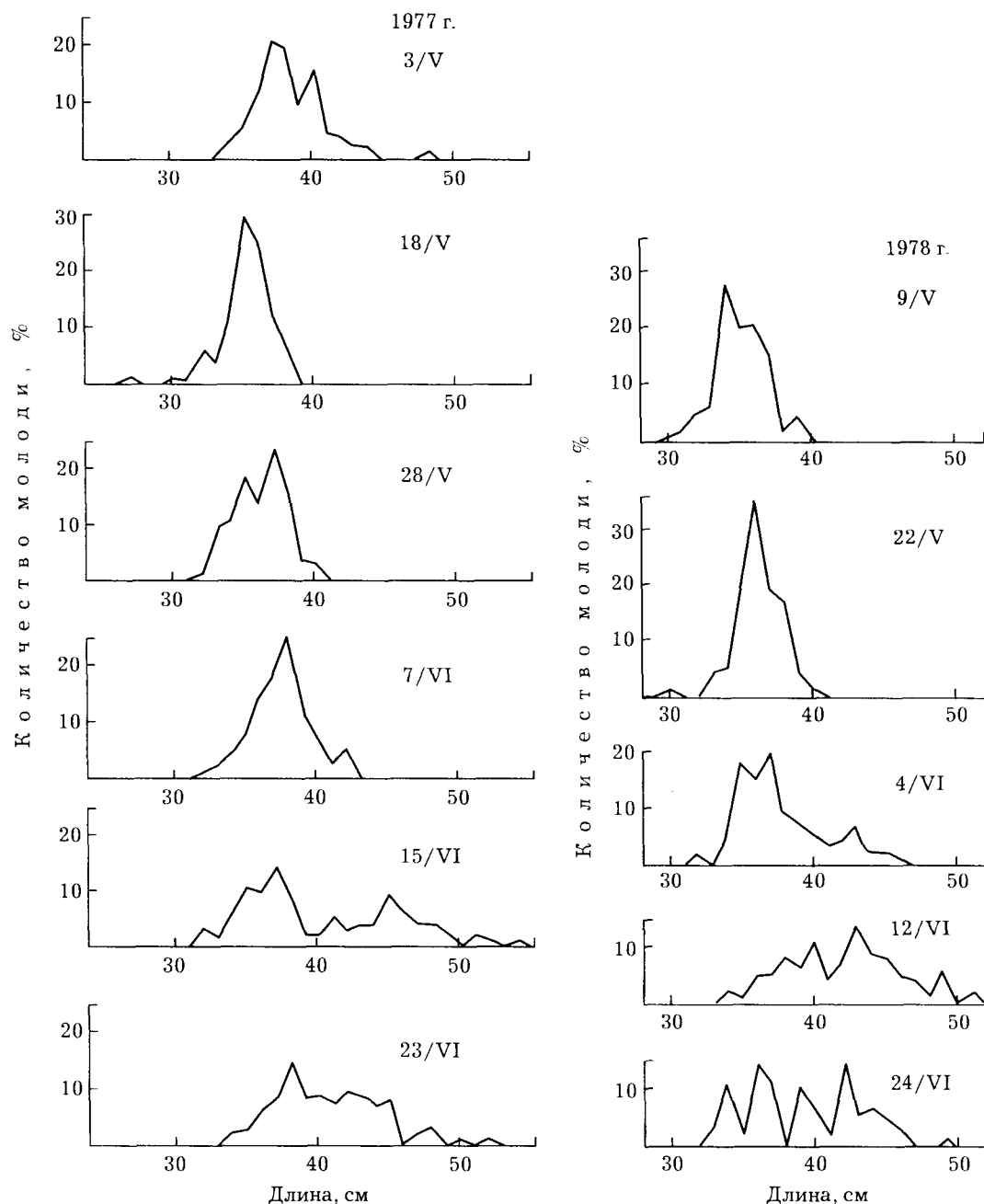


Рис. 50. Изменения размерного состава покатной молоди кеты в реке Тьма в процессе ската

Аналогичная ситуация наблюдалась Ю.С. Рослым [1967] в бассейне Амура. Этот автор также выделяет среди покатной молоди кеты две группы: молодь с прогонистым чело-м пятнистой окраски и с неполностью рассосавшимся желточным мешком; высокотелую молодь серебристой окраски, упитанную и с рассосавшимся желточным мешком. Мальки второй группы задерживаются в реке для нагула и откармливания в прогреваемых заливах. Их количество среди мигрантов увеличивается к концу ската.

Приведенные выше данные по размерному составу покатной молоди и срокам ската, в частности, растянутость во времени ската последних 10 % мигрантов, дают основание говорить об определенной разнокачественности покатной молоди кеты, о существовании двух групп мигрантов и двух компонентов ската. Первый компонент включает особей длиной от 27 до 40 мм, скатывающихся преимущественно в период паводка, мало связанных с нагулом в реке, торопящихся покинуть ее, подобно молоди горбуши, для нагула в

море. Второй компонент включает особей длиной от 40 до 54 мм. Эта молодь активно питается и растет в реке, увеличивая первоначальную массу в 2-3 раза. Период нагула ее в пресных водах составляет 1-2 мес. Скат этой крупной молоди наблюдается до или после прохождения паводка. В паводок она держится на участках с замедленным течением, в ключах, лимнокренах и на разливах, где активно питается. Одной из вероятных причин, обуславливающих скат этой молоди, можно считать плотность скоплений в местах нагула. В начальный период ската она увеличивается за счет выхода из грунта все большего количества молоди, в конечный период — за счет падения уровня и сокращения нагульных площадей. Эта категория мигрантов имеет много сходства с покатной молодью кижуча, симы, нерки и чавычи. Первый компонент ската кеты можно условно назвать горбушеподобным, второй — кижучеподобным.

В онтогенетическом плане причину возникновения двух компонентов, видимо, следует искать в физиологической разнокачественности молоди кеты, в разной готовности ее к обитанию в морской воде, в разной скорости протекания процессов смолтификации. В плане эволюционном смысл этой разнокачественности в большей защищенности вида во времени за счет растянутости сроков ската и разнообразия размеров покатников. Как считает Э.Л. Бакштанский [1968], введший понятия "защищенность во времени" и "защищенность в пространстве", одним из основных элементов жизненной стратегии относительно малочисленных видов лососей, имеющих незначительные по площади нерестилища, является растянутость во времени основных жизненных стадий, например, сроков ската и возраста смолтификации, сроков созревания производителей, гарантирующая попадание хотя бы части особей популяции в благоприятные условия обитания.

Выводы

1. Кета подразделяется на ряд экологических форм, различающихся сроками размножения и привязанностью в период нереста и эмбриогенеза к водам подруслового потока или к грунтовым водам. Ареалы этих форм широко перекрываются. Каждая из них, в свою очередь, иерархически подразделена на множество локальных популяций.

2. На Сахалине обитают летняя и осенняя формы кеты, аналогичные амурским, при этом пространственно и численно преобладает последняя. На основании особенностей ряда биологических признаков на Сахалине выделяется несколько групп популяций осенней кеты, воспроизводящихся в различных районах острова.

3. На протяжении нерестового хода отмечается закономерное уменьшение количества самцов среди мигрантов, в то же время на нерестилищах самцы доминируют на протяжении всего нереста, повторно нерестясь с самками более поздних подходов. Это явление рассматривается нами как механизм, препятствующий образованию в пределах популяций кеты репродуктивных группировок, изолированных во времени.

4. Современный облик популяций сахалинской кеты определяется как естественными условиями нагула в море, так и селективным влиянием морского промысла. В годы с благоприятными условиями нагула происходят уменьшение среднего возраста нерестовых стад и увеличение размеров производителей, в годы с неблагоприятными условиями отмечаются увеличение среднего возраста и уменьшение размеров. Воздействие морского промысла привело к омоложению и измельчанию основного стада сахалинской кеты.

5. В среднем в бугры кеты в Тыми откладывается 710 икринок, или 23,3 % от средней и абсолютной плодовитости; средний выход молоди из гнезда составляет 333 экз., или 47,5 % от отложенной икры и 10,9 % от средней абсолютной плодовитости.

Количество икры, откладываемой в бугры, не зависит от средней абсолютной плодовитости и связано отрицательной линейной зависимостью с расходами воды в сентябре и параболической зависимостью с численностью производителей.

Среднее выживание эмбрионов в буграх не зависит ни от количества икры, заложенной в бугор, ни от расходов воды в январе, но связано параболической зависимостью с численностью производителей. Между выживанием эмбрионов и расходами воды в сентябре и октябре существует отрицательная корреляция.

6. Суммарное количество икры, откладываемой нерестовым стадом, связано положительной линейной зависимостью с численностью производителей, а суммарное количество выживших личинок связано с численностью производителей параболической зависимостью. Аналогичная зависимость существует между численностью покатной молоди и численностью производителей. Это обстоятельство доказывает наличие определенной плотности заполнения нерестилищ, превышение которой снижает выживаемость икры вследствие перекопок ранее построенных бугров и попадания мертвой икры в гнезда к живой.

7. У тымской кеты коэффициенты возврата поколений уменьшаются по мере увеличения количества покатников, что свидетельствует о действии в прибрежных участках моря факторов компенсационной смертности.

8. Урожайность поколений сахалинской кеты в значительной степени определяется термическими условиями в начале морского нагула, имеющими региональные особенности. На северо-восточном Сахалине возврат увеличивается при положительных температурных аномалиях, на юго-западном Сахалине — при отрицательных.

9. Выход молоди кеты из грунта происходит как активно, по мере расходования ресурсов эндогенного питания, так и пассивно — путем вымывания паводками.

Значительная часть молоди при скате имеет большой остаток желточного мешка. Такая молодь характеризуется пониженной жизнестойкостью. В качестве критерия жизнестойкости мы принимаем способность молоди прекращать скат в дневное время и уходить на нагул к берегам. При содержании желтка у молоди более 10 % от массы тела возможность реализации такого поведения резко понижается.

10. От верховьев к низовьям рек в скате кеты происходят закономерные изменения. В районе нерестилищ молодь скатывается ночью, в среднем течении рек в продолжение значительной части периода ската молодь мигрирует круглосуточно.

11. Средние размеры молоди значительно колеблются по периодам ската. Во время паводков скатывается мелкая молодь, до начала и после прохождения паводков мигрирует крупная молодь. Изменения размеров молоди, наблюдаемые в различные сроки покатной миграции, и растянутость во времени миграции последних 10 % молоди дают основание выделить в скате кеты два различающихся экологически структурных компонента: первый, — условно названный "горбушевым", представленный молодью мелких размеров, мигрирующей во время паводков, мало связанный нагулом с пресными водами; и второй, — условно названный "кижучевым", представленный крупной молодью, скатывающейся до и после прохождения паводков и нагуливающейся в пресной воде в течение 1 - 2 мес.

Глава VII

Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum)

Кижуч распространен по азиатскому побережью от Чукотки до северной части острова Хоккайдо, по американскому побережью — от Аляски до Калифорнии [Берг, 1948; Линдберг, Легеза, 1965; Godfrey, 1965; Atkinson et al., 1967]. Сахалинские популяции обитают на периферии видového ареала. Распространение кижуча на Сахалине сходно с таковым осенней кеты: он встречается в реках восточного побережья и впадающих в залив Анива. Наиболее численные популяции обитают на северо-востоке острова в реках Тымь, Набиль и ряде других, а также в бассейне реки Пороная. В годы депрессии численность стад отдельных рек составляет несколько сотен особей, в годы подъема — несколько тысяч, а в крупной реке Тымь — несколько десятков тысяч. На юго-востоке и в заливе Анива кижуч заходит в реки единично и не каждый год. В бассейне Пороная кижуч воспроизводится преимущественно в притоках среднего и нижнего течения. В 1965-1966 гг. в притоках верхнего течения молодь его нам обнаружить не удалось. В конце 70-х — начале 80-х годов отдельные особи кижуча стали повсеместно отмечаться в реках южного Сахалина, там, где их не встречали в течение 10-15 лет. Нам известны случаи захода их в реку Ударница (бассейн озера Тунайча). В значительном количестве молодь кижуча стала встречаться в верхней части бассейна Пороная. Таким образом, наблюдалась своеобразная небольшая "волна жизни".

На большей части ареала кижуч представлен летней и осенней формами [Смирнов, 1960, 1975; Зорбиди, 1975], наряду с доминирующей проходной у него имеются жилые формы [Двинин, 1949; Куренков и др., 1982]. У сахалинского кижуча А.И. Смирнов [1960, 1975] также выделяет осеннюю и зимнюю сезонные формы. Нам, однако, их существование на Сахалине не представляется очевидным. По срокам хода сахалинского кижуча следует отнести к осенней форме, — около 80 % производителей заходят на нерестилища с конца сентября до конца октября. В Тыми начало хода отмечается в конце августа — начале сентября, в сроки, характерные для осеннего кижуча.

Начало хода	Массовый ход	Конец хода	Продолжительность хода, дни
<u>9/IX</u>	<u>25/IX-26/X</u>	<u>8/XII</u>	<u>91</u>
25/VIII-18/IX	18/IX-30/X	27/XI-11/XII	74-108

(В числителе — средние сроки, в знаменателе — пределы колебаний)

В сходные сроки кижуч заходит в реки Нерпичья [Жульков, 1976] и Набиль. Жилые формы кижуча на Сахалине не обнаружены.

Возрастная структура нерестовых стад кижуча определяется соотношением количества лет, проведенных особями в пресных водах и в море. При предельном абсолютном возрасте 4+ число возможных возрастных групп кижуча достигает по всему ареалу 10 [Коновалов, Щербинин, 1973]. Повсеместно основу численности составляют две возрастные группы: 2.+ и 3.+ [Грибанов, 1948; Коновалов, Щербинин, 1973; Зорбиди, 1975; Godfrey, 1965; Godfrey et al., 1975]. Эта же особенность свойственна сахалинскому кижучу (табл. 29). Однако от популяций из других районов сахалинского кижуча отличает упрощенность возрастной структуры: отсутствие редких возрастных групп, а также наличие в крупнейшем нерестовом стаде (тымском) в течение нескольких лет лишь одной возрастной группы. Каюрки — особи, прошедшие в море несколько месяцев и созревшие в год ската,

встречаются на Сахалине исключительно редко. В целом, созревание сахалинского кижуча происходит в более позднем возрасте, чем в большинстве районов ареала [Зорбиди, 1975; Волобуев, Рогатных, 1982; Godfrey, 1965].

Таблица 29. Возрастной состав нерестовых стад кижуча, %

Река	Год	Пол	Возрастные группы	
			21+	32+
Тынь	1961	Самки	–	100
		Самцы	–	100
		Оба пола	–	100
	1962	Самки	–	100
		Самцы	–	100
		Оба пола	–	100
	1963	Самки	–	100
		Самцы	–	100
		Оба пола	–	100
	1966	Самки	–	100
		Самцы	–	100
		Оба пола	–	100
	1975*	Самки	26,7	73,3
		Самцы	45,0	55,0
		Оба пола	34,0	66,0
Нерпичья	1972*	Самки	16,7	83,3
		Самцы	6,2	93,8
		Оба пола	10,7	89,3
	1974*	Самки	16,7	83,3
		Самцы	13,8	86,2
		Оба пола	15,1	84,9
Богатая	1975*	Самки	14,3	85,7
		Самцы	9,7	90,3
		Оба пола	11,0	89,0

*[Жульков, 1976].

Длина и масса кижуча из разных районов обитания существенно различаются, а в пределах районов отмечаются значительные годовые различия. Камчатские популяции отличаются сравнительно небольшими размерами от популяций сахалинских и материкового побережья Охотского моря [Зорбиди, 1975; Волобуев, Рогатных, 1982a]. В пределах Сахалина наиболее крупный кижуч обитает в Тыни, наиболее мелкий — в Найбе (табл. 30). Самцы обычно бывают крупнее самок, при этом длина и масса первых варьирует в более широких пределах. Так, в Тыни за все годы наблюдения длина самцов колебалась от 59 до 83 см, масса тела — от 2 до 7 кг. У самок эти показатели равнялись соответственно 61–78 см и 2,15–6,00 кг.

Индивидуальная абсолютная плодовитость кижуча колеблется в широких пределах: от 1760 до 9010 икринок, среднегодовая плодовитость отдельных стад — от 4320 до 5370 икринок. Она мало отличается от плодовитости кижуча материкового побережья Охотского моря [Волобуев, Рогатных, 1982b] и Камчатки [Грибанов, 1948; Зорбиди, 1970b]. В то же время, плодовитость азиатских популяций на 1/3 превышает плодовитость американских [Foerster, Pritchard, 1936; Wickett, 1951]. Последнее обстоятельство говорит о том, что американские стада находятся под меньшим давлением отбора, воспроизводятся в более благоприятных условиях, что находит выражение в большей численности кижуча в Америке, чем в Азии.

Соотношение полов в нерестовых стадах сахалинского кижуча приблизительно 1:1 при некотором преобладании самок [Гриценко, 1973; Жульков, 1976].

Сахалинскому кижучу свойственен наиболее ранний нерест по сравнению с кижучем Камчатки и Северной Америки. Около 80–90 % особей в Тыни нерестятся в период со второй половины октября до конца второй декады ноября. Ко второй половине декабря

Таблица 30. Длина, масса тела и абсолютная плодовитость кижуча из различных рек острова Сахалин

Река	Год	Длина, см		Масса, кг		Плодовитость, икринок
		самки	самцы	самки	самцы	
Найба	1953*	60,5–71,0	51,0–68,0	3,10–4,60	1,40–4,90	2380–5810
		64,0	63,1	3,59	2,99	4320
Тынь	1961	61,0–78,0	61,0–82,0	2,15–5,90	2,45–6,40	2840–7530
		71,0	70,1	4,33	4,42	5370
	1962	62,0–78,0	65,0–83,0	3,60–6,00	3,00–5,85	1760–9010
		75,3	73,0	4,80	4,75	4970
	1963	71,0–77,0	59,0–79,0	3,50–6,00	2,00–7,00	3330–6240
	74,0	73,0	4,87	4,73	5240	
1966	62,0–78,0	65,0–83,0	3,60–6,00	3,00–6,85	2960–7930	
	73,0	75,3	4,80	4,85	4460	
1975**	61,0–76,5	61,0–77,0	2,60–4,80	2,10–5,20	3820–6870	
	68,2	69,3	3,64	3,65	5040	
Набиль	1973	52,0–73,0	62,0–72,0	2,15–4,65	2,60–4,70	3546–5190
		65,8	67,3	3,69	3,63	4440
1974	57,0–79,0	49,0–82,0	2,20–5,60	1,70–7,00	2840–6780	
	73,0	71,0	4,71	4,95	4910	
Богатая	1975**	60,0–75,0	58,5–77,5	3,10–6,40	2,30–5,80	3790–6660
		68,3	69,1	4,17	4,05	4880
Нерпичья	1972**	61,0–71,0	54,0–81,0	2,60–4,30	1,90–6,20	5180–6840
		66,4	66,4	3,33	3,30	5990
1974**	60,5–75,5	62,0–84,0	3,05–4,95	3,16–6,80	3940–6740	
	69,5	71,5	4,27	4,51	5190	

* [Смирнов, 1975].

** [Жульков, 1976].

Примечание. В числителе — колебания показателей, в знаменателе — средние.

нерест практически заканчивается. Производители в начале хода поднимаются в верхние горные притоки, основная же масса нерестится во внутренней дельте Тыми и на участке основного русла выше поселка Красная Тынь. Нерест кижуча протекает преимущественно после спада осеннего паводка. Среднесуточная температура воды от начала к концу нереста понижается от 9 до 1 °С. Производители устраивают бугры на выходах грунтовых вод, разрывая иногда при этом ранее устроенные бугры кеты [Гриценко, 1973]. Возможность конкурентных отношений из-за нерестилищ между кижучем и другими лососями предполагал еще И.И. Кузнецов [1928]. В настоящее время из-за низкой численности кижуча на Сахалине подобная конкуренция невелика. Нами было вскрыто 11 бугров кижуча в р. Тынь. Количество эмбрионов, обнаруженное в них, колебалось от 5 до 1441 шт., составляя в среднем 642 шт., или 12,8 % от средней за годы наблюдений плодовитости, что гораздо ниже соответствующего показателя у горбуши и кеты. Длина вышедших из грунта (или вымытых паводком) особей колеблется от 27 до 38 мм (составляя в среднем 31 мм), масса — от 150 до 550 мг (в среднем 260), у 57 % рыбок имелся остаток желточного мешка, масса которого составляла от 1,3 до 20,9 % (в среднем 9,4%) массы тела.

В первые дни и недели после выхода из грунта мальки кижуча расселяются по водоему. Часть из них разносится течением, часть расселяется в результате агрессивного территориального поведения, при котором крупные особи вытесняют мелких [Сарпан, 1962]. К июлю мальки осваивают основные стации, обитание в которых свойственно кижучу: мелководные участки в районе нерестилищ, приглубые участки, имеющие древесные завалы, старицы и отшнуровавшиеся лужи на прибрежных косах. Часть мальков мигрирует вверх по течению, что неоднократно отмечалось при экспериментальных исследованиях американских популяций [Griff, McCart, 1983]. В отличие от других лососей молодь кижуча часто нагуливается в местах с полным отсутствием течения и относительно высокой температурой воды (18–20 °С). В ручьи сеголетки кижуча заходят в относительно небольшом количестве, молодь проникает в них преимущественно на втором году жизни. Часть 2-леток-пестряток кижуча нагуливается на значительном удалении от нерестилищ на плесах среднего течения Тыми, где она становится равнинной рекой. В этой стации из лососевых рыб обитает, кроме молоди кижуча, только молодь сахалинского тайменя. Особенности распределения молоди кижуча по разным стациям наряду с

иерархическими агрессивными внутривидовыми отношениями определяются также конкурентными отношениями с молодью других видов лососей [Hartman, 1965]. О характере распределения молоди кижуча в бассейне Тыми дает представление табл. 31.

Таблица 31. Соотношение полов по возрастам (%) и возрастной состав (%) молоди кижуча в различных участках верхнего течения реки Тымь

Возраст	Протока Первая		Ключ Кирпичный		Протока Крутиловская		Старица			
	2. XII. 1962		4. IV. 1963		18. IX. 1969		19. IX. 1969		20. IX. 1969	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
0+; 1	<u>50,3</u> 49,7	69,2	<u>51,7</u> 48,3	58,1	<u>52,3</u> 47,7	44,0	<u>50,5</u> 49,5	71,3	<u>51,0</u> 49,0	87,2
1+; 2	<u>58,3</u> 41,7	30,8	<u>51,0</u> 49,0	42,9	<u>51,6</u> 48,4	66,0	<u>59,0</u> 41,0	28,7	<u>53,0</u> 47,0	12,8

Примечания: 1 — соотношение полов: числитель — самцы, знаменатель — самки; 2 — возрастной состав. В ключе Кирпичный, где отсутствуют нерестилища кижуча, отмечается минимальное количество сеголеток. Молодь в него проникает преимущественно на втором году, в старицу же мальки заносятся весенним паводком.

Серебрянки кижуча начинают встречаться в верховьях рек в большом количестве с конца мая, однако скат происходит гораздо позже. В 1963 и 1965 гг. в среднем течении Тыми покатная миграция отмечалась со II декады июля по I декаду августа. В лимане рек Богатая и Нерпичья покатная молодь кижуча появлялась в конце июня, массовый скат отмечался во второй половине июля, заканчивался он в начале августа (рис. 51). Отдельные особи в лимане реки Нерпичья наблюдались до конца сентября [Чуриков, 19756; Жульков, 1976]. В реках Калифорнии скат происходит в более ранние сроки: с конца марта по начало июня с пиком, приходящимся на май [Sharovalov, Taft, 1954]. Однако как на северном Сахалине, так и в Калифорнии он начинается на спаде волны весеннего паводка, основная же масса молоди скатывается при уровне, близком к меженному. Среднесуточная температура воды в период ската колебалась в реке Богатая от 7,5 до 14,9 °С, во время массового ската — от 9 до 12 °С. В лимане реки она была на 0,5-1,0 °С выше. Температура в море в это время была равна в среднем 4,5 °С и колебалась от 1,6 до 7,5 °С. Перепад температуры воды при выходе из реки, следовательно, составлял от 7,5 до 10,5 °С.

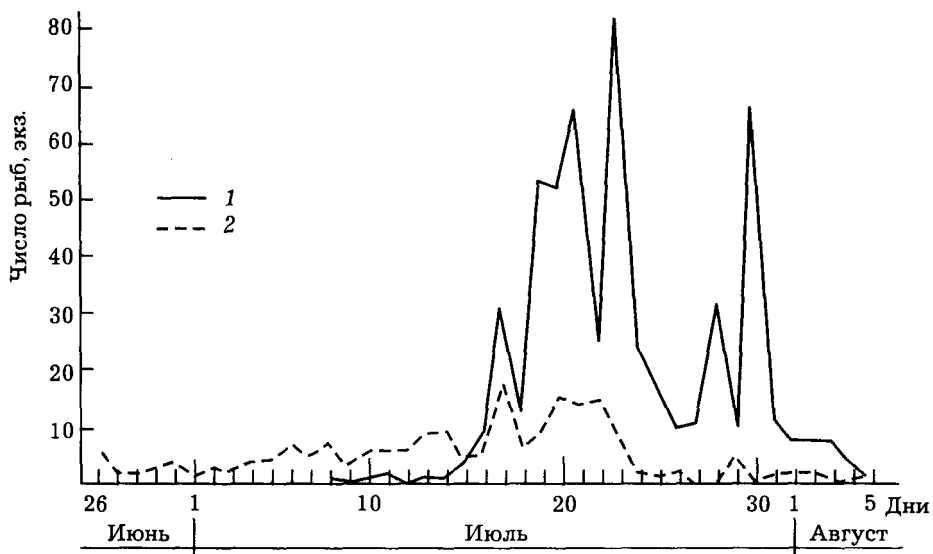


Рис 51. Динамика ската молоди симы (1) и кижуча (2) в лимане реки Богатая

В качестве одного из факторов, определяющих выживаемость молоди кижуча при попадании ее в море, можно рассматривать резкий перепад температур речной и морской воды. При этом, очевидно, значение имеет не только величина перепада, но также и абсолютная величина температуры морской воды. Так, наблюдавшийся 16 июля перепад температуры от 11,0 °С в реке до 1,6 °С в море мог сказаться отрицательно на состоянии молоди симы и кижуча. Подобного рода перепады температуры должны особенно силь-

но влиять на молодь, скатывающуюся из небольших рек, сток которых не может существенно влиять на термический режим предустьевых участков моря.

Покатники кижуча в лимане Богатой были представлены двумя возрастными группами (1+ и 2+), из которых последняя резко преобладала (88,3 % самцов и самок). Среди самцов 3-леток было больше, чем среди самок (91,7 % против 85,6 %). На протяжении ската возрастной состав кижуча существенно не изменялся (табл. 32).

Также постоянны были и размеры кижуча. Самцы и самки по размерам почти не отличались (табл. 33).

Таблица 32. Возрастной состав покатной молоди кижуча реки Богатая, % [Чуриков, 1975]

Дата сбора материалов	Пол	Возраст, лет		n
		1+	2+	
27 июня — 7 июля	Самки	15,0	85,0	20
	Самцы	4,3	85,7	21
	Оба пола	14,6	85,4	41
8 — 17 июля	Самки	20,5	79,5	39
	Самцы	12,9	87,1	31
	Оба пола	17,1	82,9	70
18 — 27 июля	Самки	8,9	91,1	45
	Самцы	—	100,0	32
	Оба пола	5,2	94,8	77
За весь период ската	Самки	14,4	85,6	104
	Самцы	8,3	91,7	84
	Оба пола	11,7	88,3	188

Таблица 33. Длина покатников кижуча в реке Богатая, см [Чуриков, 1975]

Дата сбора материалов	Самки		Самцы	
	1+	2+	1+	2+
27 июня — 7 июля	<u>9,5–12,0</u>	<u>12,5–15,0</u>	<u>10,5–12,5</u>	<u>11,5–14,0</u>
	11,0	13,2	11,0	12,7
8 — 17 июля	<u>11,5–13,0</u>	<u>11,5–16,0</u>	<u>11,5–12,5</u>	<u>11,5–16,0</u>
	11,7	13,0	11,7	12,9
18 — 27 июля	<u>10,5–12,0</u>	<u>11,0–15,0</u>	—	<u>10,5–15,0</u>
	11,7	13,0		12,9

Примечание. В числителе — колебания длины, в знаменателе — средняя.

Одна самка кижуча была длиной 19 см в возрасте 2+.

Масса покатников кижуча колебалась от 15 до 34 г (в среднем 25,1 г). Самцы и самки по массе не различались. Количество самок увеличивалось от начала ската к концу. С 27 июня по 7 июля самки составляли среди покатников 48,8 %, с 8 по 17 июля — 55,7 %, с 18 по 27 июля — 58,4 %. В целом за период ската соотношение самцов и самок было приблизительно 1 : 1 при некотором преобладании самок (55,3 %).

Аналогичная картина наблюдалась А.И. Жульковым в лимане реки Нерпичья, впадающей в Охотское море в нескольких десятках километров южнее Богатой. В реке Нерпичья также основное количество молоди кижуча (75,5 %) скатывалось в возрасте 2+. Размеры покатников были такими же, как в Богатой.

Сравнительно поздний скат молоди и ранний заход производителей кижуча на Сахалине, видимо, являются ведущими причинами практического отсутствия в нерестовом стаде каюрок (рыб в возрасте 2+), обычных в популяциях Северной Америки. В Калифорнии разрыв между временем массового ската молоди и захода производителей составляет около полугода, а на Сахалине — около 2 мес. Естественно, что за столь короткое время рыба не успевает вырасти и созреть.

В реках материкового побережья Охотского моря каюрки составляют 0,3–0,5 % нерестовых стад кижуча. Встречаются они в середине или конце хода [Волобуев, Рогатных, 19826].

Рост молоди кижуча в течение пресноводного периода неодинаков в разные сезоны. У сеголеток он бывает наибольшим в период с мая по сентябрь, в дальнейшем — с сен-

тября по апрель - май — отмечается его резкое замедление или прекращение, с апреля по сентябрь вновь отмечается ускорение роста. У 2-леток кижуча в Тыми зимой 1962-1963 гг. рост замедлялся, но не прекращался. А.И. Жульков [1976] в аналогичной ситуации отмечал прекращение роста молоди кижуча в Нерпичьей. В предпокатный период, с мая по июнь, у 3-леток наблюдается очередное значительное увеличение длины (рис. 52). Зимнее замедление роста у особей американских популяций кижуча, обитающих в южной части ареала, не столь продолжительно, как у азиатских, и длится 1,5-2,5 мес, с ноября по начало февраля [Charman, 1962].

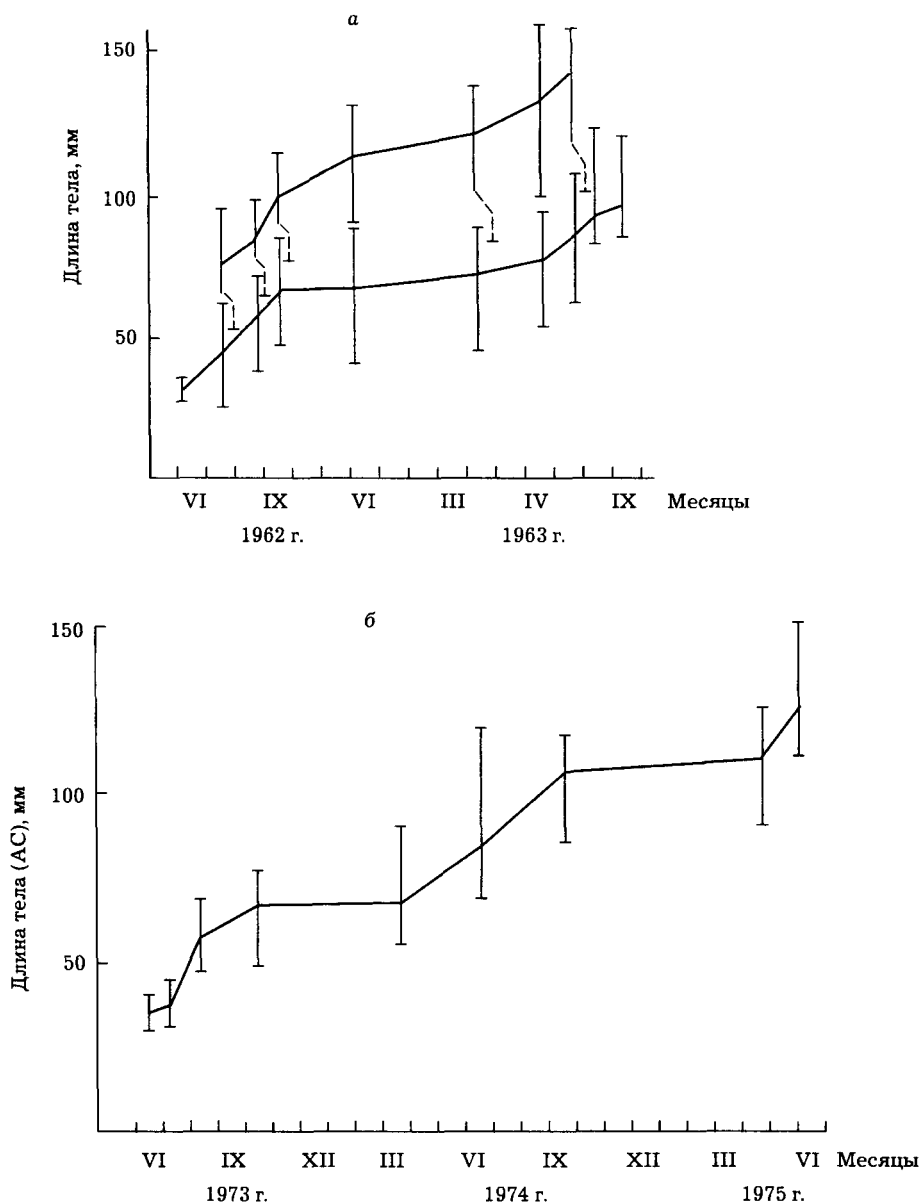


Рис. 52. Линейный рост молоди кижуча (наблюденные данные) в верхнем течении реки Тымь (а) и в реке Нерпичья: (б): 1 — поколение 1961 г.; 2 — поколение 1962 г. [Жульков, 1976]

Исследуя питание молоди кижуча в пресных водах, мы рассматривали его сезонные, биотопические и суточные особенности. В Тыми наибольшие индексы наполнения желудков отмечаются у молоди всех возрастов летом и в начале осени, зимой происходит их снижение в 2-3 раза (рис. 53). Так же невелики они у покатной молоди в июле. С июня по сентябрь в пище всех возрастных групп доминируют воздушные и наземные насекомые, составляя по массе 40-50 % пищевого комка. Среди них преобладают имаго двукрылых, поденок, муравьев, среди донных организмов — личинки поденок, веснянок, ручейников, бабочек, водяных жуков, хирономид. Значение личинок веснянок и поденок ос-

тается относительно постоянным на всем протяжении пресноводного периода. Важным пищевым компонентом является икра тихоокеанских лососей, которую молодь начинает потреблять уже на первом году жизни. С осени до весны корм этот доминирует в желудках кижуча. Таким образом, годовые особенности питания молодки кижуча на Сахалине определяются ходом сезонных явлений в населенных ею водоемах: преобладанием тех или иных стадий насекомых и нерестом лососей. Наши результаты совпадают с полученными ранее на Камчатке [Зорбиди, 1970а]. Однако в отличие от камчатского кижуча, молодь которого потребляет преимущественно хирономид, в пище сахалинского кижуча хирономиды играют второстепенную роль.

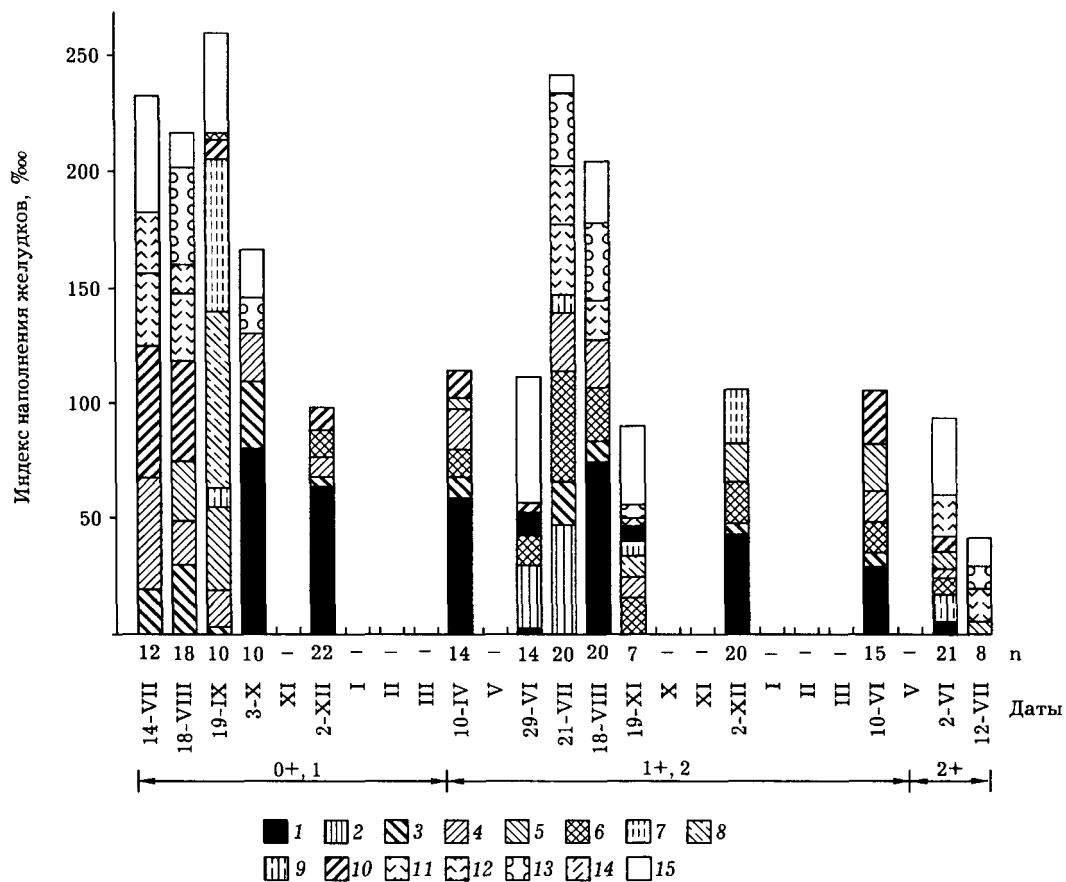


Рис. 53. Сезонные особенности питания молодки кижуча в верхнем течении Тыми: 1 — икра лососей; 2 — молодь лососей; 3 — личинки хирономид; 4 — личинки поденок; 5 — личинки веснянок; 6 — личинки ручейников; 7 — личинки жуков; 8 — личинки бабочек; 9 — водяные жуки; 10 — прочие водные организмы; 11 — комары; 12 — поденки; 13 — муравьи; 14 — мухи; 15 — прочие воздушные и наземные насекомые

Биотипические особенности питания молодки кижуча исследовались в различных станциях верхнего течения Тыми в августе (ручей, ключ, старица), а также в бассейне Богатой в июле (среднее и нижнее течение ключа Серебряный, лиман) (рис. 54). Почти во всех случаях в рационе кижуча доминировали воздушные беспозвоночные, видовой состав которых, однако, различался в различных станциях. Среди донных беспозвоночных, потребленных кижучем в проточных водах, преобладали личинки веснянок, поденок и ручейников, в стоячих и слабопроточных водах (старица, ключ) — личинки бабочек и жуков, а также имаго жуков. В лимане Богатой в пище молодки кижуча появляются ракообразные (преимущественно бокоплавы), которые в рационе серебрянок резко доминируют. Обращает на себя внимание крайне редкая встречаемость в пище молодки кижуча рыб.

В суточной активности питания молодки кижуча в верховьях Тыми (в реке Красная) в начале июня отмечается два подъема: с 5 до 9 и с 11 до 17 ч. С 17 до 19 ч наполненность желудков остается высокой, с 19 до 5 ч она постепенно снижается до минимума [Гриценко,

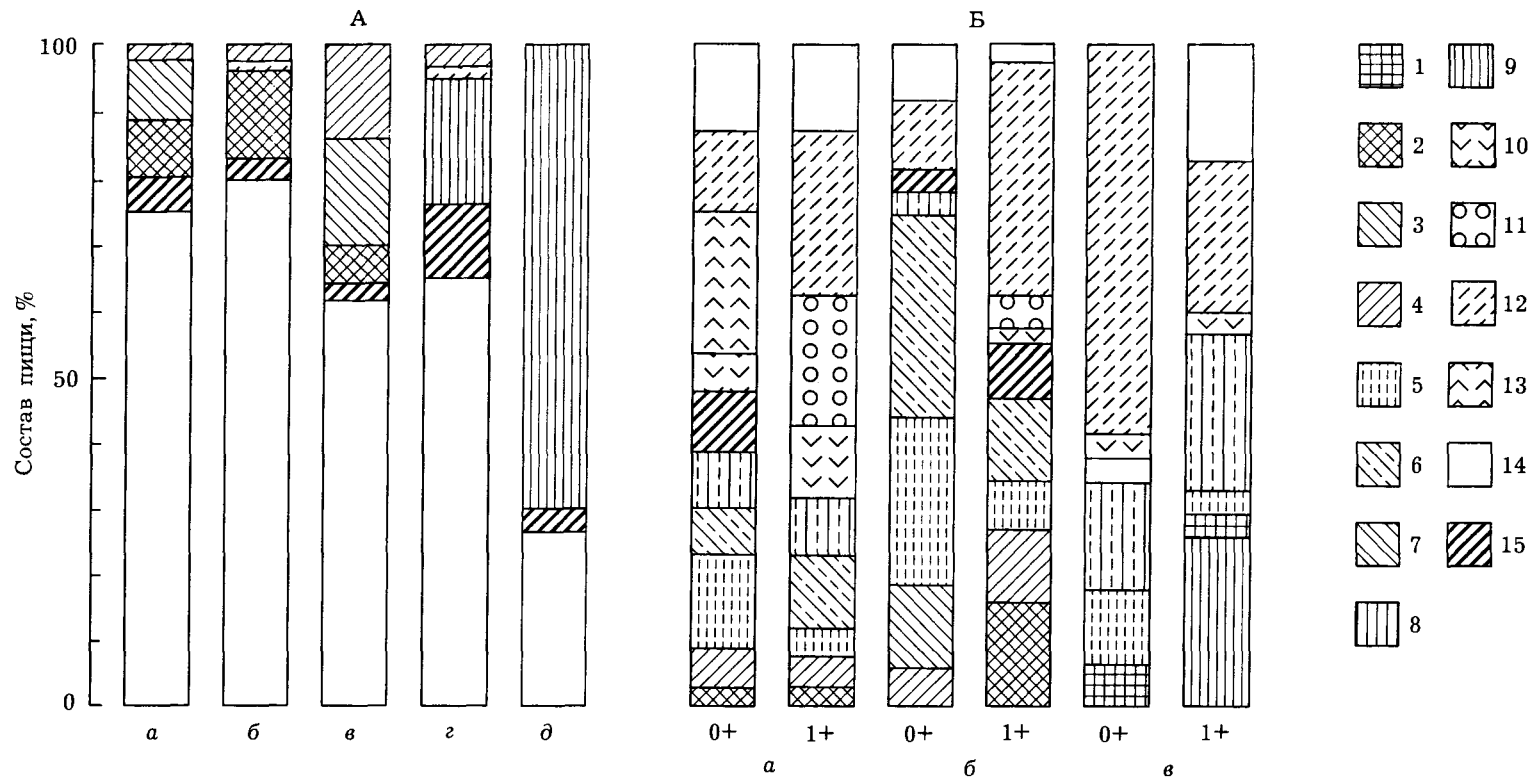


Рис. 54. Биотопические особенности питания молоди кижуча: А — бассейн реки Богатая: а — основное русло ключа Серебряный (пестрятки); б — протока в среднем течении ключа Серебряный (пестрятки); в — нижнее течение ключа Серебряный (пестрятки); г — лиман Богатой (пестрятки); д — лиман Богатой (серебрянки); Б — бассейн р. Тымь (пестрятки): а — ручей; б — ключ; в — старица (1 — личинки хирономид; 2 — личинки ручейников; 3 — личинки поденок; 4 — личинки веснянок; 5 — личинки жуков; 6 — личинки бабочек; 7 — жуки; 8 — ракообразные; 9 — рыбы; 10 — комары; 11 — муравьи; 12 — мухи; 13 — поденки; 14 — прочие воздушные насекомые; 15 — прочие водные организмы)

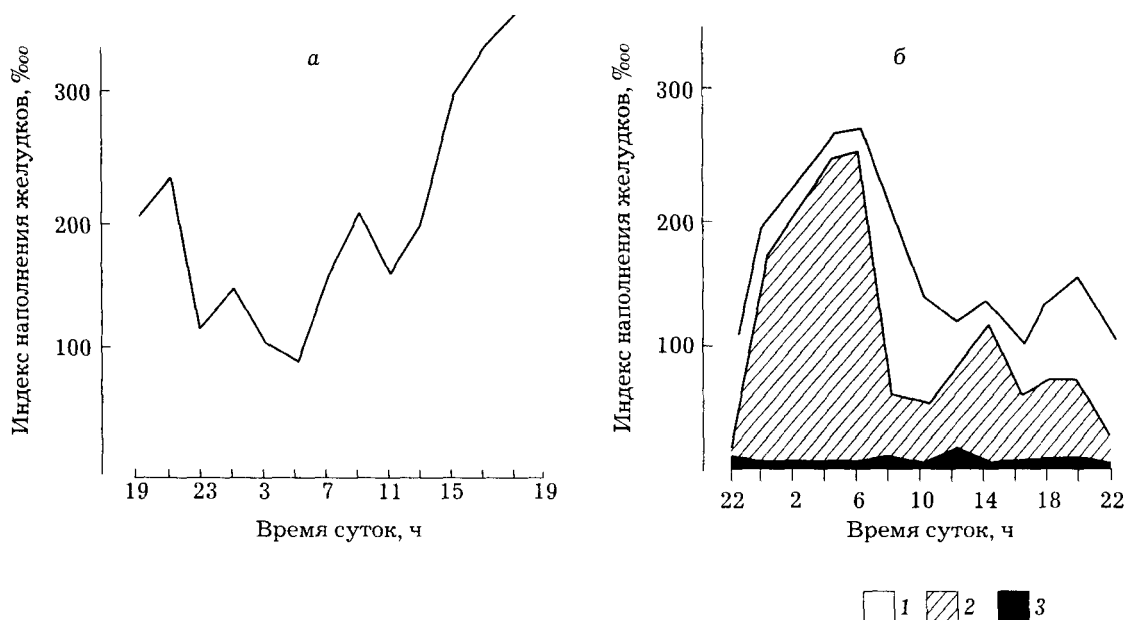


Рис 55. Суточный ритм питания молоди кижуча: а — бассейн Тымы, река Красная 10-11 июня (пестрятки и серебрянки); б — лиман Богатой 23-24 июня (серебрянки) (7 — воздушные беспозвоночные; 2 — ракообразные; 3 — прочие)

Ардавичус, 1967] (рис. 55). В лимане Богатой в суточной пищевой активности серебрянок отмечаются три подъема. Наибольшая активность свойственна молоди в ночные часы, в это время в пище доминируют ракообразные, поднимающиеся в толщу воды, с рассветом увеличивается доля воздушных насекомых. Незначительное повышение активности отмечается в 12-14 ч. В вечерние часы наступает новое повышение активности, при котором молодь активно охотится за летающими над водой насекомыми.

Суточные особенности питания животных определяются чередованием преобладания пищевого и оборонительного рефлексов [Гирса, 1962; Мантейфель, 1980]. Поскольку в реках молодь кижуча крайне редко встречалась в желудках хищных рыб, что свидетельствует о практическом отсутствии у нее врагов, суточные особенности ее питания определяются в основном наличием и доступностью корма, но не оборонительной активностью. Сезонные и суточные особенности питания молоди кижуча во многом определяются характером дрейфа беспозвоночных [Nugt, 1975; Чебанова, 1983]. Особое место принадлежит при этом поверхностному дрейфу. Естественно, что в стоячих водоемах, а также в зимнее время, когда кижуч концентрируется на участках с замедленным течением, он в большей степени становится бентофагом, чем в проточных водах и в летние месяцы.

Таким образом, основные особенности питания молоди кижуча остаются довольно постоянными на всем разнообразии населенных им стаций. Даже резкая физиологическая перестройка, связанная со смолтификацией, и выход в предустьевые участки, отличающиеся по гидрологическим особенностям от условий обитания в реках, не вызывали заметных изменений в характере питания: по-прежнему основным кормом оставались воздушные насекомые.

Численность производителей кижуча в верхнем течении Тымы колебалась с 1961 по 1986 г. от 1 до 40 тыс. экз., обычно не превышая 10 тыс. экз. Отмечалось два подъема его численности: в 1961 и в 1983-1986 гг. В других реках северо-восточного Сахалина численность кижуча измеряется сотнями, изредка — тысячами особей. В промысле сахалинский кижуч существенной роли не играет. Основным фактором, сдерживающим его численность, является вылов в реках. Производители добываются в большом количестве браконьерами, а молодь — многочисленными рыбаками-любителями, вылавливающими ее на удочку. При существующей обстановке едва ли приходится ожидать увеличения численности кижуча только за счет усиления охраны. Реальным может быть создание промысловых стад кижуча за счет искусственного разведения при условии, что молодь будет выпускаться на стадии смолта, и на реках, где будут расположены заводы, будет установлен заповедный режим.

Выводы

1. Сахалинский кижуч воспроизводится на периферии видového ареала и обладает признаками, свойственными периферийным популяциям: упрощенным популяционным составом и возрастной структурой нерестовых стад.

2. В пресных водах молодь кижуча проводит полтора-два с половиной года. Питается она в течение круглого года, однако рост отмечается преимущественно в летние месяцы.

3. Скот кижуча происходит с июня по август (преимущественно в июле).

4. Молодь кижуча в пресноводный период наименее реофильна по сравнению с молодь других лососей. Она предпочитает участки рек с замедленным течением, в большом количестве обитает в сильно прогреваемых старицах.

5. Основу пищевого рациона кижуча в летнее время составляют воздушные насекомые и водные личинки амфибиотических насекомых. В осенне-зимние месяцы молодь потребляет преимущественно икру дальневосточных лососей и бентические организмы.

6. Численность кижуча ограничивается преимущественно антропогенными факторами: браконьерским выловом производителей и любительским ловом молоди.

Глава VIII

Сима *Oncorhynchus masu* (Brevoort)

Сима обитает в северо-западной части Тихого океана, от Камчатки до южной оконечности Корейского полуострова [Берг, 1948; Machidori, Kato, 1984]. Наиболее численна она в бассейне Японского моря и сопредельных частях Охотского моря [залив Анива, юго-восточный Сахалин, южные Курилы]. В пределах ареала этот вид представлен двумя сезонными формами: весенне-летней и летне-осенней, различающимися сроками нерестовой миграции, сроками и местами нереста [Иванков, Свирский, 1976; Семенченко и др., 1981а,б; Семенченко, 1984; Иванков и др., 1984а]. Согласно А.Ю.Семенченко [1985], каждая форма представлена комплексами локальных стад, которые характеризуются рядом особенностей биологии и населяют обширные регионы. Весенне-летняя форма населяет северную часть ареала, летне-осенняя — южную часть. Обе формы обитают совместно в ряде рек Приморья, например, в реке Киевка. Между сезонными расами были обнаружены различия по ряду морфометрических признаков [Семенченко, 1981а]. Однако дальнейшие исследования показали, что подобные различия по тем же признакам, существующие между локальными популяциями в пределах форм, часто превышают различия между формами [Иванков и др., 1984б].

Высокая численность, симпатрическое обитание сезонных форм, большое разнообразие возрастных групп в нерестовом стаде, а также наличие самок, созревающих в пресной воде в Киевке, дают В.Н. Иванкову и соавторам [1984а] основание рассматривать эту реку в качестве центра внутривидовой дифференциации симы, а бассейн Японского моря — как зону экологического оптимума этого вида лососей. По нашему мнению, подобное предположение находит подтверждение в сводке С. Мачидори и Ф. Като [Machidori, Kato, 1984], где на рис. 5 наибольшее разнообразие в сроках нерестового хода наблюдается у симы, размножающейся в районе от 41 до 44° с.ш.

В Японии сима представлена проходной и жилой формами [Okada, 1960 и др.]. В реках России самки симы, созревающие в пресных водах, встречаются крайне редко и нерегулярно [Калмыкова, 1957; Крыхтин, 1962; Иванков и др., 1981], что, как мы считаем, свидетельствует об отсутствии репродуктивно обособленной жилой формы.

На Сахалине сима распространена повсеместно. По срокам нерестового хода и нереста ее следует отнести к весенне-летней форме. Нерестовый ход у нее начинается в период с конца апреля до начала июля, заканчивается с конца июля до конца августа (табл. 34). Однако в пределах весенне-летней формы мы выделяем у сахалинской симы две группы популяций, нерестящихся в сходные календарные сроки, но различающихся по времени захода в реки, степени зрелости половых продуктов в момент захода и, как следствие этого, по длительности периода созревания в пресных водах. У производителей симы первой группы коэффициент зрелости у самцов обычно равен 0,7, у самок — 2,0; у производителей второй группы популяций — соответственно 2,0 и 4,5. Нерест обеих групп происходит с конца июля до начала сентября. Следовательно, созревание в реках у симы популяций первой группы длится около 3 мес. Следует отметить, что столь продолжительное пребывание производителей в реках до нереста уникально среди лососей рода *Oncorhynchus* и сходно с таковым у лососей рода *Salmo*. Эти группы популяций различаются также отношением к паводку в период нерестовой миграции. Первая заходит в реки в основном в период весеннего паводка, вторая — по его завершении. Первая обитает в реках западного Сахалина, залива Анива и юго-восточного Сахалина, от мыса Анива до

мыса Терпения, вторая — в реках восточного Сахалина, впадающих в Охотское море к северу от мыса Терпения.

Таблица 34. Сроки и продолжительность нерестового хода симы в реках Сахалина

Река	Начало хода	Конец хода	Продолжительность хода, дни
Покосная (низовье)	$\frac{15-25}{18}$ / V	$\frac{5-10}{8}$ / VII	$\frac{42-57}{52}$
Лютога (низовье)	$\frac{24}{27}$ / IV–5/V	$\frac{5}{24}$ / VII–15/VIII	$\frac{70-104}{89}$
Найба (низовье)	$\frac{25}{8}$ / IV–18/V	$\frac{20-30}{27}$ / VII	$\frac{67-94}{81}$
Поронай (среднее течение)	$\frac{31}{11}$ / V–20/VI	$\frac{15}{28}$ / VII–10/VIII	$\frac{36-52}{48}$
Богатая (устье)	14/VI	26/VII	43
Набиль (низовье)	$\frac{10-19}{15}$ / VI	$\frac{31}{6}$ / VII–10/VIII	$\frac{44-62}{53}$
Тынь			
устье	$\frac{11-20}{14}$ / VI	$\frac{25}{31}$ / VII–3/VIII	$\frac{35-59}{48}$
среднее течение	$\frac{1-20}{9}$ / VII	$\frac{30}{15}$ / VII–25/VIII	$\frac{29-51}{38}$

Примечание. В числителе даны предельные сроки, в знаменателе — средние.

Основные нерестилища симы расположены по течению выше нерестилищ других тихоокеанских лососей. Большая часть производителей распределяется по капиллярам гидрографической сети острова, хотя имеются и нерестилища, расположенные в основном русле рек, где нерестовые площади симы перемежаются с нерестилищами горбуши [Канидьев, 1964; Смирнов, 1975]. Возможно, что ранний заход производителей в реки, приуроченный к весеннему паводку, является приспособлением, позволяющим сима попадать на те нерестилища, доступ к которым затруднен в условиях межени, особенно в маловодные годы.

Возрастная структура нерестовых стад симы, как и у кижуча, определяется соотношением особей, прошедших в реке и в море разное количество лет. Однако у симы в нерестовом стаде присутствует еще один компонент — карликовые самцы, созревающие в пресных водах. В пределах ареала наиболее раннее созревание симы отмечается в возрасте 2j+, наиболее позднее — в возрасте 6j+. В реке молодь симы нагуливается до 3 лет, в море — до 4 лет [Крыхтин, 1962; Бирман, 1972; Иванков и др., 1984а; Семенченко, 1984]. Наибольшее разнообразие возрастных групп существует у симы южного Приморья. Подавляющее большинство особей симы повсеместно скатывается из рек на втором или третьем году жизни и нагуливается в море, подобно горбуше, около года. При этом в северных районах ареала наблюдается увеличение доли рыб старших возрастов, прошедших в реках большее количество лет. Существующие представления о возрасте симы ставятся под сомнение В.В. Цыгиром [1970, 1988], который считает, что мнение о длительности морского нагула этого вида лососей объясняется неправильным прочтением регистрирующих структур. Имеющиеся наблюдения за ростом меченой симы в море и данные о возрасте меченых рыб, изложенные в ряде работ [Tanaka, 1965, 1970; Fukataki, 1970; Machidori, Kato, 1984; Maуama et al., 1985 и др.], дают основание считать, что сима проводит в море только одну зиму.

Отмеченное противоречие в определении возраста симы в малой мере касается сахалинских популяций. На Сахалине мигрирующие из моря производители симы представлены, как правило, особями в возрасте 2j+n 3₂+. Гораздо реже встречаются рыбы в возрасте 3₊, обнаруженные нами в реке Поронай, и 4₂+, обнаруженные Ф.Н. Рухловым и соавторами [1976] в реке Набиль (табл. 35). Отмеченная выше тенденция увеличения доли рыб старших возрастов в северных популяциях проявляется и в пределах Сахалина. Это увеличение происходит за счет того, что в районах с более холодным климатом и сравнительно коротким периодом вегетации скат молоди происходит в более старшем возрасте.

Карликовые самцы симы на Сахалине обычно созревают в возрасте 1+ и 2+, изредка встречаются особи в возрасте 3+. Среди них доля рыб младшего возраста, как и среди проходных самцов, выше в южной части острова и на япономорском побережье, чем в

Таблица 35. Возрастной состав нерестовых мигрантов симы в различных реках Сахалина, %

Река, год наблюдений	Самки				Самцы				Оба пола			
	2 ₁₊	3 ₁₊	3 ₂₊	4 ₂₊	2 ₁₊	3 ₁₊	3 ₂₊	4 ₂₊	2 ₁₊	3 ₁₊	3 ₂₊	4 ₂₊
Болотная, 1953*	–	–	–	–	–	–	–	–	60,0	–	40,0	–
Новоселовка, 1954*	–	–	–	–	–	–	–	–	97,0	–	3,0	–
Лютога, 1978**	70,0	–	30,0	–	70,6	–	29,4	–	70,3	–	29,7	–
Очепуха, 1973***	85,0	–	15,0	–	83	–	17	–	84	–	16	–
1975***	75,0	–	15,0	–	48	–	52	–	52	–	48	–
Хвостовка, 1975***	44,0	–	56,0	–	19	–	81	–	32	–	68	–
					<i>Тынь</i>							
1962	18,8	–	81,2	–	8,5	–	91,5	–	13,8	–	86,2	–
1963	11,8	–	88,2	–	–	–	100	–	6,8	–	93,2	–
1964	23,1	–	76,9	–	19,0	–	81,0	–	22,3	–	77,7	–
1965	26,5	–	73,5	–	12,5	–	87,5	–	22,0	–	78,0	–
1966	16,9	–	83,1	–	16,7	–	83,3	–	16,9	–	83,1	–
					<i>Поронай</i>							
1965	21,1	7,4	70,5	–	28,2	–	71,8	–	24,0	5,0	71,0	–
1966	16,7	4,7	78,6	–	10,7	3,6	85,7	–	14,3	4,3	81,4	–
1968	14,3	7,1	78,6	–	4,3	8,7	87,0	–	9,8	7,8	82,4	–
Набиль, 1975***	43,0	–	48,0	9,0	17,0	–	66,0	17,0	39,0	–	54,0	7,0

* [Крыхтин, 1962];

** [Беньковская и др., 1981];

*** [Рухлов и др., 1976].

северной части и на охотоморском побережье (табл. 36). Созревания в возрасте 0+, обычного в Японии [Machidori, Kato, 1984], на Сахалине не отмечается. У симы карликовые самцы не погибают сразу же после нереста подобно другим тихоокеанским лососям. В течение сентября — октября они питаются, а гонады у них переходят во II стадию зрелости [Крыхтин, 1962; Воловик, 1963; Иванков и др., 1977; наши данные]. В.Н. Иванков с соавторами [1977] высказывают предположение, что карликовые самцы могут нерестовать неоднократно.

Таблица 36. Возрастной состав карликовых самцов симы, %

Река, год наблюдений	1+	2+	3+	n
Первая речка, 1974	66,6	33,4	—	24
Болотная, Новоселовка, Теремок, 1954*	82,8	17,2	—	29
Ударница, Айруп, 1977	10,0	—	—	11
Тынь, 1965	48,0	48,0	4,0	25

*[Крыхтин, 1962].

Среди нерестовых мигрантов симы повсеместно преобладают самки. Согласно С. Мачидори и Ф. Като [1984], проходная часть некоторых популяций острова Хонсю практически на 100 % представлена самками. По данным этих авторов, в Японии доля проходных самцов минимальна в районах с теплым климатом. Так, на острове Хоккайдо доля проходных самцов значительно уменьшается в районах, обогреваемых теплым Цусимским течением (табл. 37).

Таблица 37. Соотношение полов у нерестовых мигрантов симы, %

Река	Самки	Самцы
Болотная*	<u>46–56</u> 51	<u>44–54</u> 49
Теремок*	<u>57–73</u> 65	<u>27–43</u> 35
Новоселовка*	73	27
Таранай*	72	28
Хвостовка**	54,1	45,9
Лютюга***	<u>67,2–73,9</u> 70,7	<u>26,1–32,8</u> 29,3
Очепуха**	63,3	36,7
Поронай	<u>54,9–68,4</u> 62,5	<u>31,6–45,1</u> 37,5
Тынь	<u>50,8–81,2</u> 66,8	<u>18,8–49,2</u> 33,3
Набиль	75,7	24,3

*[Крыхтин, 1962]

**[Рухлов и др., 1976]

***[Беньковская и др., 1981]

Примечание. В числителе — пределы колебаний соотношения полов, в знаменателе — среднее.

В сахалинских популяциях симы среди производителей-мигрантов также преобладают самки, хотя в отдельные годы соотношение полов бывает равным 1:1. Тенденция увеличения доли самок в южных районах острова прослеживается, если сравнивать данные только по тем рекам, где собран наиболее представительный материал (Таранай, Лютюга, Поронай, Тынь). У молоди, нагуливающейся в реках, за редким исключением, соотношение самцов и самок примерно 1:1 (табл. 38).

Среди покатной молоди, как и среди мигрантов производителей, преобладают самки. В Тыни в 1965 г. их доля составила 63 %, в Богатой в 1971 г. — 55 %. На нерестилищах симы численно преобладают карликовые самцы. Обычно около самки находятся один проходной самец и несколько (как правило, не больше 7-9) карликовых. На нерестилищах в верховьях ручьев в нересте часто участвуют только карликовые самцы.

Размеры и плодовитость мигрирующих производителей симы в одной реке значительно колеблются по годам (табл. 39). Однако эти колебания находятся в пределах, характерных для отдельных районов. Мы выделяем три таких района. Так, сопоставляя наши

Таблица 38. Соотношение полов у молоди симы в реках, %

Река	Самки	Самцы
Танги	52,8	47,2
Первая Речка	37,2	62,8
Ударница	51,7	48,3
Тынь (различные притоки)	43,3–50,7	49,3–53,0

Таблица 39. Длина, масса тела и абсолютная плодовитость симы из разных рек Сахалина

Река	Год	Длина, см		Масса, кг		Плодовитость, шт.
		самки	самцы	самки	самцы	
Новоселовка, Айнская 1	1953–1954	<u>37–57</u> *	–	<u>0,50–2,90</u> *	–	<u>860–3060</u>
		47,2		1,94		1620
		<u>47–60</u> **	–	<u>1,30–3,00</u> **	–	–
		53,4		2,06		
Лютога 2	1975	<u>39–59</u>	<u>35–55</u>	<u>0,70–1,90</u>	<u>0,50–2,50</u>	<u>500–2500</u>
		43,7	43	1,13	1,04	1090
	1976	<u>41–59</u>	<u>37–60</u>	<u>0,47–2,09</u>	<u>0,74–2,00</u>	<u>470–2080</u>
		48,8	48,8	1,43	1,25	1340
	1978	<u>41–52</u>	<u>38–50</u>	<u>0,77–1,82</u>	<u>0,54–1,40</u>	<u>540–1820</u>
	44,8	41,9	1,12	0,82	975	
1979	<u>38–51</u>	<u>34–49</u>	<u>0,90–2,20</u>	<u>0,70–1,80</u>	<u>700–2200</u>	
	43,5	43,2	1,35	1,28	1450	
1980	<u>38–49</u>	<u>38–48</u>	<u>0,88–2,04</u>	<u>0,95–1,79</u>	<u>880–2040</u>	
	42,1	43,3	1,22	1,29	1220	
Хвостовка 3	1975	<u>38–49,5</u>	<u>33–48,5</u>	<u>0,74–2,00</u>	<u>0,45–1,46</u>	<u>730–2200</u>
		43,1	41,1	1,18	0,97	1300
Очепуха 3	1975	<u>42–49</u>	<u>39–54</u>	<u>0,58–1,50</u>	<u>0,53–1,66</u>	–
		46,1	44,4	1,08	0,85	
Поронай	1965	<u>47,2–58,3</u>	<u>42,5–61,4</u>	<u>1,24–2,87</u>	<u>1,12–3,25</u>	<u>1190–3490</u>
		53,7	52,3	1,95	1,99	2430
	1966	<u>45,6–59,4</u>	<u>41,0–64,2</u>	<u>1,20–2,75</u>	<u>0,98–3,15</u>	<u>1230–3590</u>
		52,4	53,3	2,05	2,11	2910
	1968	<u>46,5–62,5</u>	<u>43,0–60,5</u>	<u>1,30–2,55</u>	<u>0,96–3,00</u>	<u>2020–3680</u>
	51,3	51,6	1,86	1,81	2830	
1983	<u>46–61</u>	<u>50–67</u>	<u>1,38–4,0</u>	<u>1,60–4,60</u>	<u>1940–3550</u>	
	55	57	2,71	2,80	2940	
1984	<u>42–57</u>	<u>40–68</u>	<u>1,12–3,15</u>	<u>0,75–5,72</u>	<u>1560–3020</u>	
	50,4	51,5	2,06	2,14	2350	
Тынь	1962	<u>48,0–59,0</u>	<u>40,0–67,0</u>	<u>1,20–2,90</u>	<u>0,75–3,75</u>	<u>1690–4080</u>
		53,0	51,8	1,99	1,95	2870
	1963	<u>48,0–58,0</u>	<u>45,5–64,5</u>	<u>1,25–2,50</u>	<u>1,05–3,75</u>	<u>1890–2970</u>
		52,6	55,8	1,86	2,42	2330
	1964	<u>47,0–64,0</u>	<u>44,0–71,0</u>	<u>1,27–3,55</u>	<u>1,19–3,86</u>	<u>1170–4950</u>
	55,7	55,0	2,05	2,12	3025	
1965	<u>45,0–59,0</u>	<u>42,5–69,0</u>	<u>1,19–3,10</u>	<u>0,89–3,62</u>	<u>1800–3170</u>	
	52,6	53,8	2,15	2,24	2470	
1966	<u>47,0–62,0</u>	<u>43,5–67,5</u>	<u>1,23–2,85</u>	<u>0,93–3,87</u>	<u>1860–4270</u>	
	55,3	54,2	2,07	2,15	2920	
Набиль	1973	<u>52–54</u>	<u>45–62</u>	<u>1,95–2,40</u>	<u>1,00–3,60</u>	<u>2050–3690</u>
		53	54,9	2,17	2,33	2890
1975	<u>50–60</u>	<u>43–60</u>	<u>1,78–3,27</u>	<u>0,98–3,40</u>	<u>1780–3530</u>	
		55,5	53,7	2,42	2,36	2740

Примечания: 1 — [Крыхтин, 1962]; 2 — [Беньковская и др., 1981]; 3 — [Рухлов и др., 1976]. По рекам Новоселовка и Айнская данные приведены для обоих полов.

М.Л. Крыхтин указывает, что самки и самцы по длине и массе тела не различались.

* — особи в возрасте 21+; ** — особи в возрасте 32+.

данные с данными, приводимыми в сводке С. Мачидори и Ф. Като [Machidori, Kato, 1984], можно отметить большое сходство в размерах тела между японской симой, симой залива Анива и юго-восточного побережья Сахалина. В этих районах средняя длина производителей симы обычно не превышает 50 см, масса — 1,5 кг, плодовитость — 1500 икринок. Другую однородную группировку составляет сима Пороная и рек северо-восточного Сахалина, у которой средняя длина бывает не менее 50 см, а масса — не менее 1,8 кг (чаще всего — 52-54 см и 2,0-2,2 кг соответственно), средняя плодовитость составляет 2300-2900 икринок. Сима западного Сахалина (реки Айнская, Новоселовка) занимает по этим показателям промежуточное положение между двумя упомянутыми выше группировками, по средней длине и массе тела она ближе к симе северо-восточного Сахалина, по плодовитости — к симе залива Анива и юго-восточного Сахалина. С симой из двух последних районов западносахалинскую симу сближает также наличие мелких особей длиной до 40 см, массой менее 700 г, плодовитостью менее 1 тыс. икринок, которые отсутствуют на северо-востоке острова. Как известно, наиболее крупная плодовая сима обитает в Приморье, где, в свою очередь, доминирует по размерам и плодовитости осенняя форма [Воробьев, 1926; Семенченко, 1984; Иванков и др., 1984а]. Сима северо-восточного Сахалина приближается по размерам и плодовитости к весенне-летней форме приморской симы и сходна с амурской симой [Двинин, 1956].

Молодь симы выходит из грунта в марте — апреле. В отличие от кижуча расселение ее в первый год жизни идет только вниз по течению. Расселение это довольно ограничено. Так, в ключе Холодный (бассейн Пороная) вблизи нерестилищ симы расселяющиеся сеголетки в большом количестве попадают в ловушку при учете молоди горбуши и кеты. В верхнем течении Тыми сеголетки попадают в ловушки единично, а в среднем течении не попадают вообще.

Сезонные миграции молоди симы происходят по следующей схеме. Мальки с апреля по июнь держатся на мелководьях у берегов, осередков и в закосьях. В июле они переходят на более глубокие места, заселяя перекалы и плесы. В октябре молодь мигрирует вниз по течению, где концентрируется на зимовальных ямах в низовье нерестовых притоков или в основном русле, а также заходит в лимно- и реокрены придаточной системы, не замерзающие в течение зимы. В малых реках (Первая Речка, Ударница, Айруп) молодь мигрирует на зимовку на плесы и омуты нижнего течения. Перезимовавшая молодь частично до весеннего паводка, частично после него поднимается вверх по течению в район нерестилищ, откуда либо скатывается в море в возрасте 1+, либо повторяет сезонный цикл миграций, скатываясь после второй зимовки. Предпокатная молодь после зимовки не поднимается по течению так далеко, как пестрятки.

Наиболее крупные особи как во время летнего нагула, так и во время зимовки населяют наиболее крупные водотоки в пределах бассейна реки, а в пределах самих водотоков — наиболее глубокие и обширные перекалы. Это хорошо видно из материалов М.Л. Беньковской и соавторов [1981], в бассейне Лютоги собравших в один из дней сентября пробы молоди из трех различных по размерам водотоков. Длина и масса молоди симы в этих водотоках, расположенных в порядке убывания их размеров, были соответственно 8,40 см и 7,14 г; 7,90 см и 6,21 г; 6,80 см и 3,82 г. По данным А.Ю. Семенченко [1981б], у молоди симы в пределах возрастных классов образуются размерные группы, в основе которых лежат наследственные особенности роста, а также доминантно-иерархические отношения в местах нагула.

В бассейне Тыми, где имеются обширные незамерзающие участки, рост молоди симы происходит круглогодично. Однако наиболее интенсивным он бывает с июня по сентябрь. С конца сентября рост замедляется. Очередное его ускорение у 2-леток начинается в июне, а у 3-леток, готовившихся к скату, — на полтора месяца раньше — в апреле (рис. 56).

Скат симы подробно изучен в Японии. Нами в 1971 г. было проведено первое в отечественных водах специальное изучение ската молоди этого вида в р. Богатая, которое до сегодняшнего дня остается одним из немногих. Для японской симы экспериментально установлено, что длина тела 6-7 см является пороговой для начала смолтификации. Однако большинство смолтов-сеголеток вновь превращаются в пестряток и скатываются лишь на следующий год [Kurokawa et al., 1985]. Возраст смолтификации во многом определяется условиями нагула молоди. Так, при высокой ее плотности в реках увеличивается количество мигрантов в возрасте 2+ [Sugiwaka, Kajima, 1979]. Новолуние и выпадение дождей в определенные сезоны года являются важнейшими сигнальными факторами среды, вызывающими покатное поведение у молоди симы [Izumi et al., 1984]. Это хорошо согласуется с тем, что концентрация тирোসина — гормона, участвующего в осуществлении осморегуляции, — бывает наибольшей в мае, в периоды новолуния [Yamauchi et al., 1984].

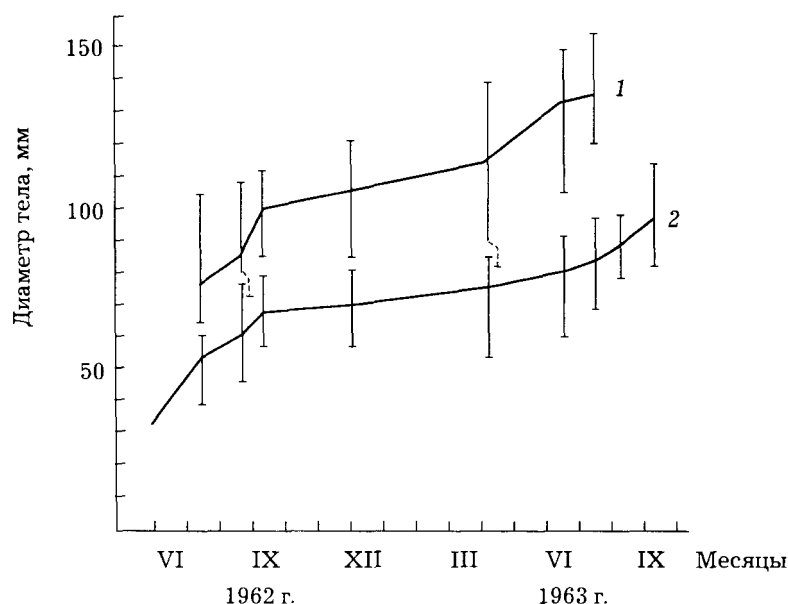


Рис 56. Линейный рост молоди сима в верхнем течении Тымы:
1 — поколение 1961 г.; 2 — поколение 1962 г.

Скат сима в Японии происходит с конца апреля по начало июня. В южных районах он начинается раньше, чем в северных [Sano, Abe, 1967; Sugiwaka, Kajima, 1979; Kubo, 1980; Machidori, Kato, 1984]. В бассейне Японского моря наряду с весенне-летним отмечается незначительный по численности осенний скат сима [Крыхтин, 1962; Иванков и др., 1984а].

На Сахалине экология ската сима имеет ряд региональных особенностей. В южных районах острова молодь скатывается с конца мая до I декады июня, в северных районах — с I декады июля по I декаду августа (табл. 40, см. рис. 51). Соответственно в южных районах скат начинается в период прохождения пика весеннего паводка, а основная масса молоди скатывается на спаде паводковой волны (реки Лютога, Очепуха). В реках северо-востока (Тымь, Богатая) сима скатывается после весеннего паводка при расходах воды, приближающихся к меженным. Соответственно в первых двух реках скат сима совпадает по времени со скатом молоди горбуши, во вторых двух — происходит после его окончания.

Подобное смещение сроков ската обеспечивает для молоди сима разных рек попадание в сравнительно сходные температурные условия в море. Так, если поверхность воды в заливах Анива и Мордвинова прогревается в июне до 7-10 °С (обычно до 8-9 °С), то у северо-восточного Сахалина такой прогрев наступает лишь в июле. В пределах острова сима скатывается в сходных температурных условиях в реках. Скат начинается при прогреве воды до 7-10 °С, основная масса скатывается при 10-12 °С. Однако в среднем и нижнем течении крупных рек (Тымь, Лютога) температура вода во время ската достигает 18-20 °С.

Более 90 % особей сима на Сахалине скатывается в возрасте 1+ и 2+, при этом доля старших рыб увеличивается на севере острова. Сеголетки составляют незначительную часть мигрантов. Они были обнаружены лишь в Найбе [Воловик, 1963] (табл. 41).

Размеры покатной молоди сима обычно имеют незначительные различия. В большинстве рек средняя длина покатников колеблется от 11 до 14 см. Особенности размерного состава проявляются в том, что особи старших возрастов значительно крупнее младших. Так, в реках Лютога и Найба масса 3-леток в 1,5 и 2 раза превышала массу 2-леток (см. табл. 41).

Таблица 40. Сроки ската молоди сима в реках Сахалина

Река	Сроки ската
Покосная 1	Конец мая — середина июня
Айнская, 2	весна — первая половина лета,
Новоселовка	конец августа
Лютога 1, 3	I декада мая — I декада июня
Очепуха	май — июнь
Тымь	начало июля — конец июля
Богатая	I декада июля — I декада августа

Примечание. 1 — данные Сахалинрыбвода; 2 — [Крыхтин, 1962]; 3 — [Беньковская и др., 1981].

Таблица 41. Биологические показатели покатной молоди симы из различных рек острова Сахалин

Река	Возрастной состав, %			Длина тела, см			Масса тела, г			Соотношение полов, %	
	0+	1+	2+	0+	1+	2+	0+	1+	2+	самки	самцы
Айнская, 1 Новоселовка	–	100	–	–	$\frac{8-15}{10-12}$	–	–	$\frac{8-44}{14-20}$	–	54,4	45,6
Лютога 2	–	80	20	–	$\frac{11,0-15,0}{12,6}$	$\frac{12,3-16,5}{14,1}$	–	$\frac{15,8-38,8}{18,9}$	$\frac{21,7-49,0}{30,7}$	57	43
Найба 3	47	61,7	31,2	$\frac{6,7-7,4}{7,1}$	$\frac{9,2-11,4}{10,6}$	$\frac{11,6-16,0}{12,6}$	$\frac{3,4-5,5}{4,7}$	$\frac{8,9-16,4}{13,4}$	$\frac{18,3-42,3}{25,9}$	–	–
Богатая	–	–	100	–	–	$\frac{12,5-16,0}{13,7}$	–	–	$\frac{20,0-41,0}{30,1}$	55	45
Тынь	–	24,4	75,6	–	$\frac{9,0-12,5}{11,2}$	$\frac{11,5-15,8}{12,9}$	–	–	–	–	–

Примечания: 1 — [Крыхтин, 1962]; 2 — [Беньковская др., 1981]; 3 — [Воловик, 1963].

В числителе — пределы колебаний показателей, в знаменателе — средняя величина.

Покатники симы в лимане Богатой и в устье Тымы практически не встречались в желудках потенциальных хищников (сахалинского тайменя, кунджи, гольца). Слабое воздействие хищников на покатную молодь симы отмечалось также в северном Приморье [Горяинов, 1985].

Заключая рассмотрение ската молоди симы, следует отметить, что по особенностям ее экологии в пределах Сахалина выделяются те же две группы популяций, что и по особенностям нерестовой миграции: 1 — популяции западного побережья, залива Анива и юго-восточного побережья; 2 — популяции северо-восточного побережья.

Предыдущими исследованиями было установлено, что молодь симы обладает весьма широким спектром питания. Так, С.П. Воловик [1964] обнаружил в ее желудках более 150 различных пищевых компонентов; при этом определение большинства из них проводилось до рода или более крупных таксономических единиц (до семейств или класса). Сезонные особенности питания симы исследовались нами в бассейне Тымы. Наибольшие индексы наполнения желудков у всех возрастных групп отмечаются с июня по сентябрь. Основу рациона составляют в это время две группы пищевых организмов: бентические личинки насекомых (хирономид, веснянок, подений, ручейников) и имаго воздушных насекомых, упавшие в воду. Воздушные насекомые встречаются в желудках молоди симы до начала октября, после чего вплоть до июня молодь питается бентосом. Существенным компонентом рациона является икра кеты и горбуши, которую наиболее крупные сеголетки начинают потреблять в августе. Этот корм потребляется молодь с осени до начала лета (рис. 57). Перечисленные группы личинок насекомых потребляются молодь симы на протяжении всего пребывания в реках, однако по мере роста молодь поедает все более крупные формы. Эта особенность питания симы отмечалась М.Л. Крытиным [1962]. В рационе 2-леток, по сравнению с таковым сеголеток, возрастает доля личинок бабочек и жуков. Покатная молодь кеты и горбуши единично встречается в желудках симы в течение июня и июля. Среднее количество экземпляров в одном желудке по разным пробам не превышает 0,2.

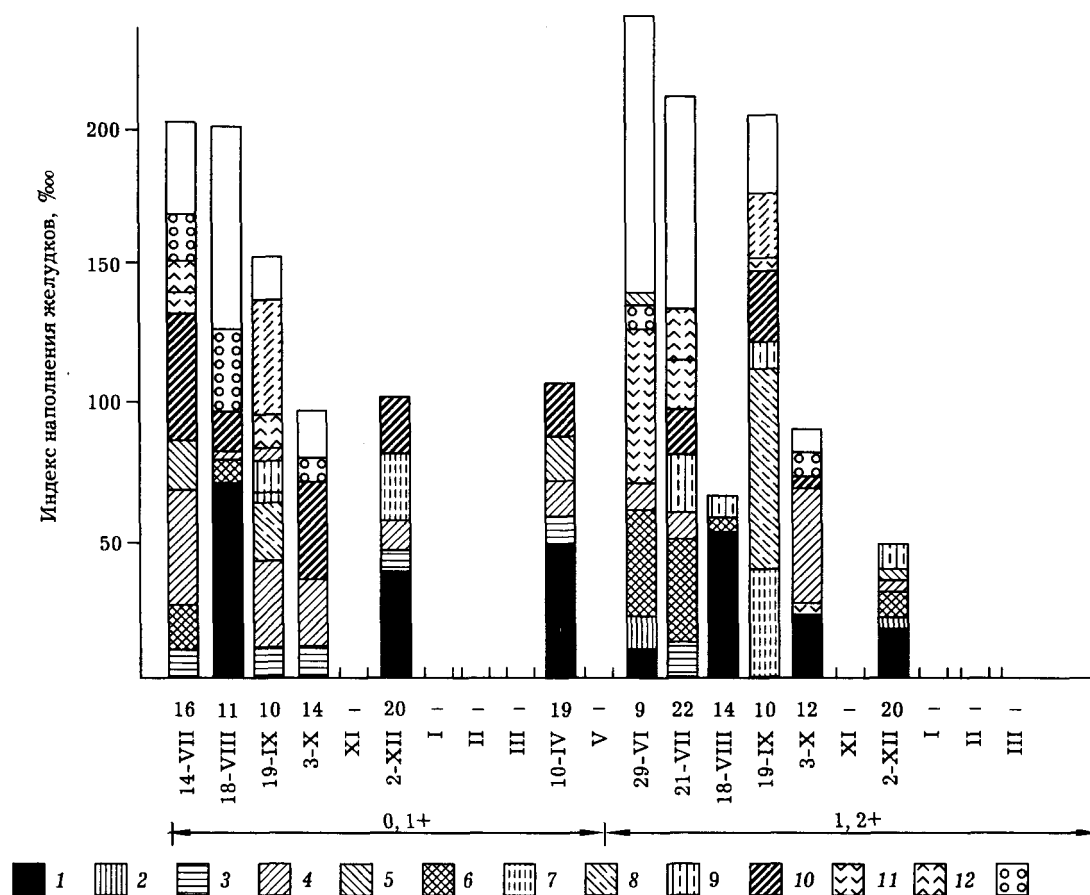


Рис 57. Сезонные особенности питания молоди симы в верховьях Тымы: / — икра лососей; 2 — молодь лососей; 3 — личинки хирономид; 4 — личинки подений; 5 — личинки веснянок; 6 — личинки ручейников; 7 — личинки жуков; 8 — личинки бабочек; 9 — водяные жуки; 10 — прочие водные организмы; 11 — комары, взрослые стадии; 12 — поденки, взрослые стадии; 13 — муравьи; 14 — мухи; 15 — прочие воздушные насекомые

Для изучения биотопических особенностей питания симы использовались пробы, собранные в июле — начале августа. Повсеместно симе свойственно сочетание бентофагии и потребления воздушных насекомых. Однако ведущие компоненты бентоса существенно различаются как в различных реках, так и в стациях в пределах одной реки (рис. 58). Так, в Первой Речке молодь потребляет значительное количество личинок хирономид и стрекоз, что в малой степени свойственно ей в реках восточного Сахалина. В маленьких реках юго-восточного Сахалина Айруп и Ударнице ведущими компонентами рациона являются ракообразные (бокоплавы и ветвистоусые). В бассейне Богатой среди потребляемых организмов преобладают личинки веснянок, поденок и ручейников, а в лимане этой реки начинают доминировать ракообразные, 95 % массы которых составляют бокоплавы и 5 % — кумовые раки. В бассейне Тыми наряду с личинками веснянок, поденок и ручейников важную роль в питании молоди симы играют личинки бабочек и жуков. В старице Тыми, где нам удалось добыть несколько экземпляров двухлеток симы, они питались преимущественно водяными жуками. Таким образом, биотопические особенности питания молоди симы определяются особенностями фауны беспозвоночных в населяемых ею водотоках.

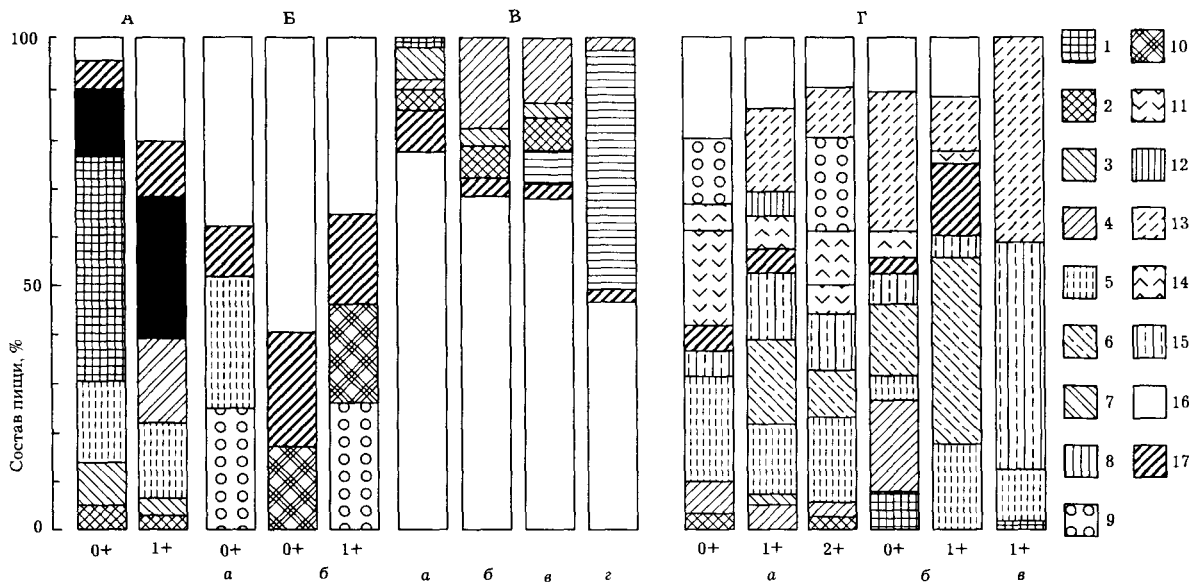


Рис. 58. Биотопические особенности питания молоди симы: А — Первая Речка (верховья); Б — реки Айруп и Ударница; (а — верховья Айрупа; б — низовья Ударницы); В — бассейн реки Богатая (а — верховья ключа Серебряный; б — среднее течение ключа Серебряный; в — нижнее течение ключа Серебряный; г — лиман Богатой); Г — бассейн реки Тыми (а — ручей; б — ключ; в — старица); 1 — личинки хирономид; 2 — личинки ручейников; 3 — личинки поденок; 4 — личинки веснянок; 5 — личинки жуков; 6 — личинки бабочек; 7 — личинки стрекоз; 8 — личинки ракообразных; 9 — гаммариды; 10 — ветвистоусые раки; 11 — комары; 12 — муравьи; 13 — мухи; 14 — поденки; 15 — жуки; 16 — прочие воздушные насекомые; 17 — прочие водяные организмы

Суточная ритмика пищевой активности молоди симы изменяется по мере роста рыб. Мальки, обитающие после выхода из грунта на мелководьях, потребляют корм круглосуточно, имеют постоянно высокую наполненность желудков, на фоне которой отмечают три подъема: с утренних часов до полудня; послеполуденный подъем с 14 до 18 ч и подъем в вечерних сумерках, с 20 до 22 ч. Минимальное наполнение желудков приходится на ночные часы (рис. 59) [Воловик, 1961]. У сегелеток-пестряток наполнение желудков ниже, чем у мальков, а перепады наполнения в пределах суток выражены сильнее. Отмечаются два периода повышенной пищевой активности в утренние (6 до 10) и вечерние (с 18 до 00) часы (см. рис. 59,6) [Воловик, 1961]. У пестряток 2-леток и серебрянок 2- и 3-леток мы наблюдали дальнейшее уменьшение среднего за сутки наполнения желудков и увеличение амплитуды содержания пищи в период подъема и спада активности питания. Как и в предыдущем случае, достаточно хорошо выражены два подъема пищевой активности: первый — в утренние часы (с 5 до 9), второй — в дневные и вечерние (с 11 до 23). Период замедления потребления пищи в данном случае короче (см. рис. 59,6). В лимане реки Богатая накануне выхода в море пищевая активность пократников бывает наибольшей в вечерние и ночные часы за счет потребления ракообразных, поднимающихся в толщу воды. Утренний подъем пищевой активности, отмечаемый в предыдущих случаях, отсутствует, однако наблюдается незначительный подъем в дневное время с

максимумом в 14 ч, за счет потребления воздушных насекомых, поедаемых молодью с поверхности воды (см. рис. 59,г).

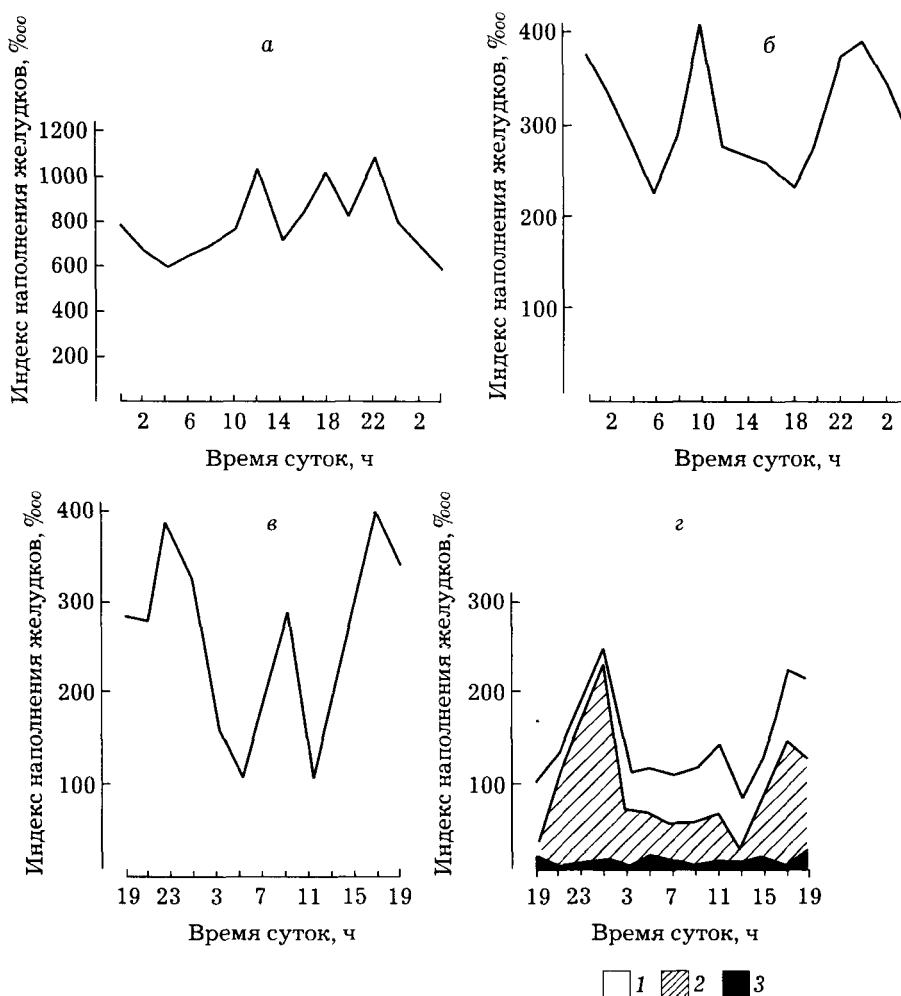


Рис 59. Суточная ритмика питания молоди сима: а — ручей в бассейне реки Найба 28-29 июня (мальки, обитающие на мелководьях); б — река Белая в бассейне Найбы, август (сеголетки-пестрятки); в — река Красная в бассейне реки Тымь 10-11 июня (пестрятки и серебрянки); г — лиман Богатой 23-24 июля (серебрянки); 1 — воздушные беспозвоночные; 2 — ракообразные; 3 — прочие; о и б, по данным Воловик [1961]

Таким образом, на протяжении пребывания молоди сима в пресных водах отмечается уменьшение среднего за сутки наполнения желудков и увеличение его колебаний в течение суток. В значительной мере суточная активность сима определяется наличием и доступностью корма. В целом же ей наиболее свойственно питаться в часы утренних и вечерних сумерек.

Сопоставляя особенности питания молоди сима и кижуча, нельзя не заметить их большого сходства в местах совместного обитания. Однако ряд особенностей биологии этих видов ослабляет их взаимодействие на почве потребления сходного корма. С.П. Воловик [1964] обнаружил, что сеголетки сима и кижуча в разное время обитают на мелководьях. Наши исследования показали, что 2- и 3-летки этих видов имеют специфическое распределение по различным станциям.

Сима по дальневосточным меркам считается второстепенным объектом промысла. Добыча ее была наиболее развита в северном Приморье, где в низовьях Амура, на юго-западном Сахалине и в заливе Анива в конце 30-х годов вылавливалось от 0,6 до 1,2 тыс. т. На юго-западном Сахалине вылов сима в отдельные годы составлял около 40 % от общей с горбушей добычи [Двинин, 1952]. В последние 20 лет отечественный вылов сима не превышает 1 тыс. т, при этом в большинстве случаев рыбаки сдают ее совместно с горбушей, не выделяя в статистике вылова. Основная масса сима добывается Японией. Так, в 70-е годы ее вылов колебался от 3,0 до 4,2 тыс. т. Из этого объема лишь 1,5-2,5 %

приходилось на береговой промысел, основное же ее количество добывалось в море во время зимовки [Machidori, Kato, 1984]. Поскольку в Японском море и прилежащих к Японии водах Тихого океана зимуют практически все популяции симы [Двинин, 1957; Бирман, 1972; Никифоров, 1985; Tanaka, 1965; Machidori, Kato, 1984], естественно, что столь высокие уловы обеспечиваются в первую очередь воспроизводством этого вида лососей в водах России, где находятся основные нерестилища. Рассчитывать в этих условиях на увеличение российского вылова едва ли возможно. Факторами, ограничивающими воспроизводство симы в отечественных водах, являются браконьерский вылов производителей и любительский лов молодежи. Численность симы в нерестовых реках трудно поддается определению. На основании нерегулярно проводимых визуальных учетов можно считать, что в крупные реки Сахалина (Тынь, Поронай) заходит не более 20 тыс. особей, в средние — порядка 1-2 тыс. Наиболее высокой была численность в Лютоге, где А.Н. Канидьевым [1968] было учтено в 1963 г. 180 тыс. производителей. Нам представляется, что увеличение численности симы возможно лишь при организации интенсивного искусственного разведения, которое должно сочетаться с введением заповедного режима на ряде рек и установлением ограничений на японский морской промысел. Учитывая малую численность и большую дисперсность стад симы, можно рекомендовать в качестве оптимального способа ее использования лицензионный спортивный лов.

Выводы

1. На Сахалине обитает весенне-летняя раса симы. В пределах этой расы выделяются две локальные формы, различающиеся по срокам нерестовой и покатной миграций и отношению к паводку во время миграций. Первая форма, обитающая в реках юго-западного побережья, заливе Анива и юго-восточного побережья, заходит на нерест и скатывается с мая по июнь в период весеннего паводка и на спаде паковой волны; вторая, обитающая в реках северо-восточного побережья, заходит на нерест и скатывается в июле — августе при расходах, близких к межнным.

2. Размерный и возрастной состав, плодовитость и соотношение полов у производителей-мигрантов в пределах острова имеют ряд локальных особенностей: в северных и охотоморских районах обитает более крупная, чем в южных и япономорских, плодовитая и поздно созревающая сима, среди мигрантов которой относительно велик процент самцов.

3. Молодь симы наиболее быстро растет с апреля — июня по сентябрь. В реках, где зимовка проходит в условиях обогрева теплыми грунтовыми водами, рост молодежи в осенне-зимние месяцы замедляется, но не прекращается. Основное количество молодежи сахалинской симы скатывается в возрасте 1+ и 2+, а созревание производителей происходит в возрасте 2j+ и 3j+.

4. Молодь симы свойственна широкая пластичность питания, выражающаяся как в большом разнообразии потребляемых организмов, так и в способах их добычи: она может добывать корм со дна водоемов, в толще воды и на ее поверхности. Многообразный потребляемый симой корм можно разделить на две основные категории: I — водные беспозвоночные и икра тихоокеанских лососей, II — воздушные и наземные насекомые.

Суточная ритмика пищевой активности молодежи определяется преимущественно наличием и доступностью корма. На протяжении пресноводного периода молодежь питается в основном в часы утренних и вечерних сумерек.

5. Продукция симы, воспроизводящейся в отечественных водах, используется преимущественно японским промыслом в период зимовки рыбы в море. Ограничение и регулирование этого промысла — необходимые меры для увеличения численности симы. Наиболее целесообразным способом использования ее запасов представляется лицензионный спортивный лов в реках.

Глава IX

Голец *Salvelinus alpinus* complex (Linnaeus)

Систематика

Род *Salvelinus* (Richardson, 1836) подразделяется рядом исследователей на три подрода: *Salvelinus* (типовой вид *S. alpinus*, типовое местообитание Шведская Лапландия); *Cristivomer* (соответственно *S. namaycush*, бассейн Гудзонова залива); *Baione* (*S. fontinalis*, Лонг Айленд, Нью-Йорк) [Behnke, 1980 и др.].

Гольцы рода *Salvelinus* являются классическим образцом "трудного объекта" систематики. Большое разнообразие форм гольцов, населяющих водоемы разного типа, происхождения и геологического возраста, среди которых множество лабильных образований, находившихся в последние тысячелетия и десятки тысячелетий под воздействием оледенений и колебаний уровня моря, дает основание для разных, подчас противоречивых суждений.

Если в начальном периоде изучения гольцов эти противоречия в значительной мере порождались отсутствием информации, то в настоящее время их питают как отсутствие, так и наличие большого объема полевых наблюдений, экспериментов, а также применение новых методов исследований. В этой связи показательным замечание одного из наиболее компетентных специалистов, Р. Бенке [Behnke, 1980], который в конце своего обзора систематики рода *Salvelinus* написал, что "будет не шокирован, а скорее слегка удивлен, если в дальнейшем окажется, что большинство сделанных им таксономических построений не будет иметь тесного сходства с эволюционной реальностью".

Существует два подхода к таксономической оценке многообразия форм гольцов. При одном из них каждая форма в случае обнаружения морфологических различий с соседними формами или установления ее репродуктивной обособленности выделяется в качестве самостоятельного таксона [Викторовский, Глубоковский, 1977; Глубоковский, 1977а, б, в; Викторовский, 1978б; Черешнев, 1978, 1979; Викторовский и др., 1981; Глубоковский, Черешнев, 1981].

Представители второго направления, которое наиболее полно разработано К.А. Савваитовой, ее учениками и коллегами, считают, что многообразие форм гольцов Европы, Арктики и бассейна Тихого океана, относимых к видам *S. alpinus* (L.), *S. maltna* (Walbaum), *S. lepechini* (Gmelin), *S. drjagini* Logaschov, *S. tolmachoffi* Berg, *S. jacuticus* Borisov, *S. czerskii* Drjagin, *S. toranetzi* Kaganovsky, *S. kronocius* Victorovsky, *S. albus* Glubokovsky, *S. neiva* Taranetz, *S. boganidae* Berg, *S. taimyricus* Michin, *S. andriaschevi* Berg, следует рассматривать в рамках комплексного вида *S. alpinus* complex [Барсуков, 1960; Савваитова, 1961а, б, 1979; Медведева, 1977а, б; Савваитова, Волобуев, 1978; Волобуев, 1978; Медведева-Васильева, 1978; Васильева, 1978, 1980; Михайлова, 1981; Savvaitova, 1980; Mednikov et al., 1980; Medvedeva, Savvaitova, 1980]. На основании анализа средних значений числа пилорических придатков и жаберных тычинок — признаков, широко используемых в систематике гольцов, К.А. Савваитовой и В.В. Волобуевым [1978] в пределах *S. alpinus* complex выделено три морфотипа: альпиноидный, мальмоидный и высокоарктический. Эти морфотипы распространены повсеместно, но преобладают соответственно в Европе, Арктике и бассейне Тихого океана. В пределах морфотипов существу-

ют формы, различающиеся по характеру питания, степени оседлости, местам и срокам размножения, степени репродуктивной обособленности. Сахалинская мальма, в частности, рассматривается в качестве элемента мальмоидного морфотипа. Возникновение в разных участках ареала сходных по ряду признаков, но не тождественных фенотипов гольцов объясняется этими авторами как проявление гомологической параллельной изменчивости [Вавилов, 1967], а большинство симпатрических группировок рассматриваются в качестве многообразных форм адаптивного полиморфизма, которые не всегда следует принимать за начало симпатрического видообразования.

По определению М.В. Мины [1986], *S. alpinus* complex относится к категории полно-комплексных видов, т.е. включающих в себя как географически разобщенные, так и симпатрические группировки.

Ихтиологи Канады и США занимают позицию, среднюю между описанными выше, что, возможно, объясняется большей изученностью гольцов Северной Америки. Ими также выделяется в пределах рода *Salvelinus* небольшое число видов, но признается видовая самостоятельность *S. malma*, которая подразделяется на два подвида (северный и южный), различающихся числом позвонков [McPhail, 1961; Behnke, 1980; Cavender, 1980; Moggow, 1980; Johnson, 1980]. Р.Бенке рассматривает *S. malma* в качестве вида в пределах *S. alpinus* complex.

Включение множества форм гольцов в *S. alpinus* complex нам представляется оправданным. Во-первых, это целесообразно на данном этапе познания с точки зрения практической систематики, т.к. в аналогичных ситуациях необходим определенный период накопления и осмысления материала. В противном случае система перестает быть системой, ибо гольцы дают возможность выделять новые таксоны чуть ли не в каждом озере. Во-вторых, в настоящее время экспериментально доказана обратимость изоляции у некоторых форм гольцов, возможность перехода одних форм в другие на протяжении жизни одного поколения, возможность быстрого проявления отклонений в значении ряда меристических признаков при вселении гольцов в новые водоемы [Frost, 1965; Roberts, 1971; Skreslet, 1973; Nordeng, Andersen, 1985; Nordeng, Hindar, 1985; Nordeng, Skurdal, 1985].

Теоретические аспекты возникновения различных жизненных форм в пределах одного вида в различных экологических условиях рассматриваются Б.М. Медниковым [1987]. Согласно его концепции, способность к существованию в качестве различных форм (дискретных адаптивных норм) наследуется при видообразовании от предковых видов и реализуется путем изменения экспрессии соответствующих генов, для которого факторы среды служат пусковым сигналом.

Говоря о гольце Сахалина, мы будем употреблять названия «мальма» и «голец» как синонимы. На Сахалине обитают проходная, ручьевая и речная формы гольца. Проходная форма распространена по отохоморскому побережью острова, от пролива Невельского на западном побережье до реки Очепуха на восточном; южнее устья Очепухи, в бассейнах озер Айруп, Тунайча, в реках залива Анива и юго-восточного Сахалина она отсутствует. Ручьевая форма распространена повсеместно в ручьях и верховьях рек, там, где они имеют характер ручьев. Речная форма встречена нами только в бассейне Тыми. Обитающую на Сахалине мальму А.Я. Таранец [1936] относил к южному подвиду *S. malma krascheninnikovi*, который от номинативного камчатского отличается более крупной чешуей, меньшим числом позвонков и чешуи в боковой линии. Ареал этого подвида простирается от устья Амура до залива Петра Великого, включает Сахалин, Южные Курилы и Хоккайдо. Нашими исследованиями [Гриценко, 1975] подтверждается видовое единство сахалинской мальмы и проходного гольца Камчатки, а также отношение их друг к другу в качестве подвидов. По используемому в анализе признакам различия между сахалинскими и камчатскими популяциями незначительно превышают различия между сахалинскими популяциями [Гриценко, 19706]. Исключение составляют различия в числе пилорических придатков, позвонков и чешуи в боковой линии. Поскольку последние два признака коррелированы, мы ограничимся рассмотрением числа позвонков и пилорических придатков. Как видно из рис. 60, число пилорических придатков подвержено нечетко выраженной клинальной изменчивости. У северных популяций оно выше, однако не всегда северные популяции отличаются от южных при попарном сравнении. Так, отсутствуют различия между чукотской мальмой и мальмой сахалинской реки Поронай. Хотя следует заметить, что географически более близкие камчатские и сахалинские популяции различаются на уровне, превышающем подвидовой ($CD = 1,28$). Подобное различие существует по числу позвонков. В этом случае любое парное сравнение дает величину CD , превышающую подвидовой уровень (рис. 61). Оба признака образуют уступы в клине, которым соответствует постоянство их значений на огромных участках ареала.

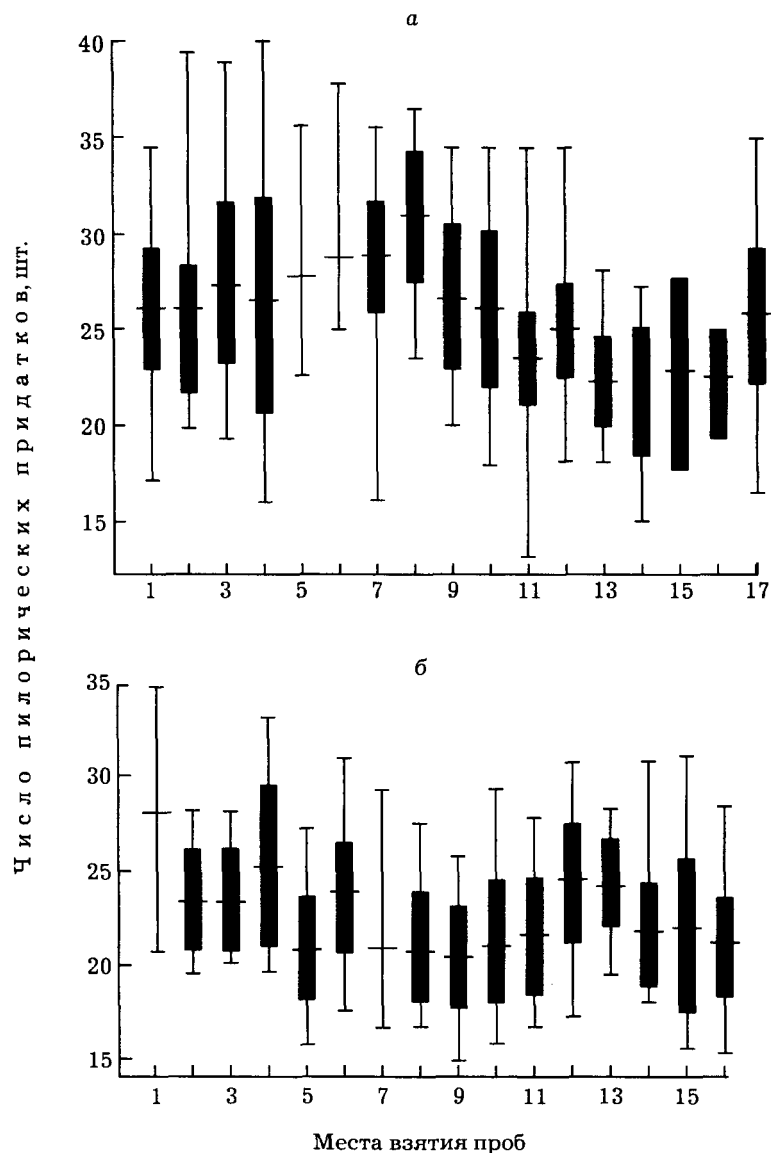


Рис. 60. Число пилорических придатков у проходного и ручьевого голецов: *a* — проходной голец Чукотки [Черешнев, 1978], Камчатки [Савваитова, 1982], материкового побережья Охотского моря [Волобуев, 1973], рек лимана Амура [Савваитова, 1982], Сахалина [наши данные; Жульков, Шершнев, 1981]: 1 — Чукотка; 2-8 — Камчатка (2 — Утхолок, 3 — Утка, 4 — Быстрая в бассейне реки Большой, 5 — Николка, 6 — Радуга, 7 — Камчатка, 8 — Паратунка), 9-10 — суммарно реки Ола и Яма материкового побережья Охотского моря соответственно самки и самцы; 11-12 — лиман Амура (соответственно реки Мы и Иски); 13-17 — Сахалин (13 — Тымь, 14 — Богатая, 15 — Мелкая, 16 — Нерпичья, 17 — Поронай); *b* — ручьевого голец Камчатки [Савваитова, 1982], материкового побережья Охотского моря [Волобуев, 1978], Сахалина [наши данные], Южных Курил [Сваитова, Мовчан, 1973]: 1 — бассейн озера Азабачье (Камчатка); 2-4 — материковое побережье Охотского моря, соответственно ручьи Холодный, Безымянный и р. Ола; 5-14 — Сахалин (5 — ключ Кирпичный в бассейне Тыми, 6 — Лонгари в бассейне Поронай, 7 — ручей, впадающий в озеро Глубокое, 8 — Айруп, 1977 г., 9 — то же 1975 г., 10 — Ударница, 1975 г., 11 — то же 1977 г., 12 — Танги, 13 — Первая Речка, 14 — Ясноморка); 15 — о. Кунашир; 16 — о. Шикотан

В качестве аргумента против использования числа позвонков как таксономического признака выдвигалась его изменчивость под воздействием различных температур в период раннего онтогенеза [Савваитова, Мовчан, 1973]. Однако едва ли можно назвать таксономический признак, который не изменялся бы под воздействием тех или иных факторов среды. В то же время, имеются многочисленные данные о высокой наследуемости числа позвонков [Кирпичников, 1979; Tanaka, 1969; McGregor, MacCrimmon, 1977; Leary et al., 1985; Veacham, Murray, 1986]. Кроме того, экспериментально установлено, что изменение числа позвонков на 1-2 происходит при различиях температуры воды в период инкубации

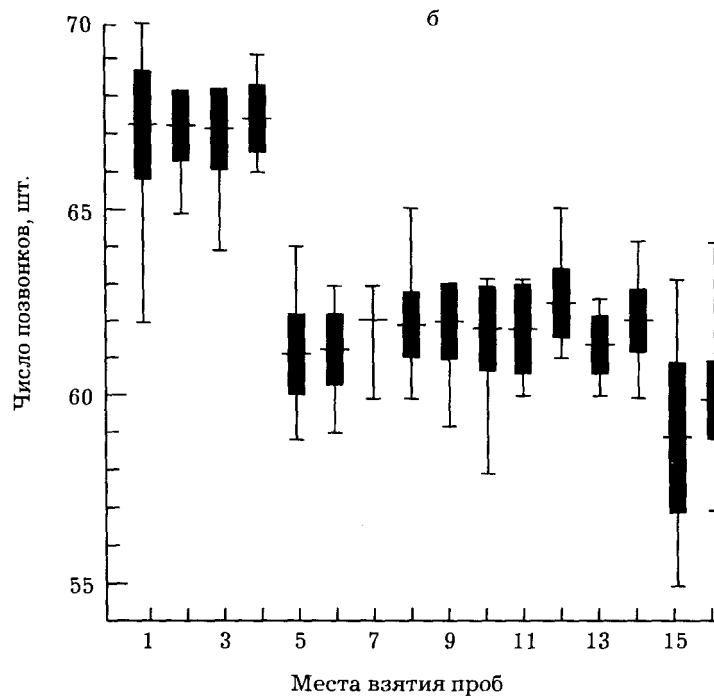
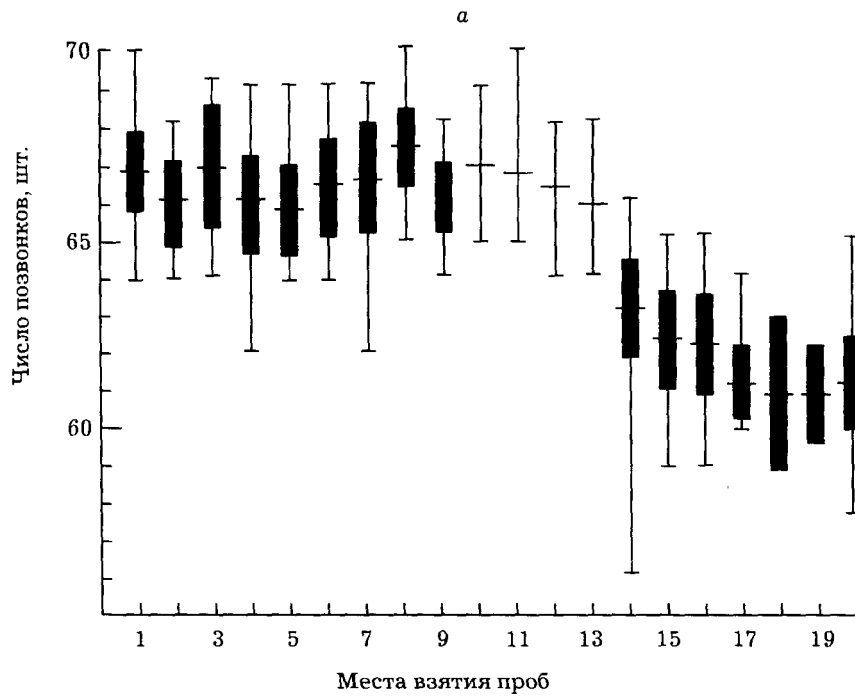


Рис. 61. Число позвонков у проходного и речного голецов: *а* — проходной голец Чукотки [Черешнев, 1978], Камчатки [Савваитова, 1982], материкового побережья Охотского моря [Волбуев, 1973], рек лимана Амура [Савваитова, 1982], Сахалина [наши данные; Жульков, Шершнева, 1981]; 7 — Чукотка; 2 — Квачина; 3 — Утхолок; 4 — Утка; 5 — Большая; *б* — Быстрая (бассейн реки Большая); 7 — Камчатка; 8 — Камчатка (тысячники); 9 — Паратунка (2-9 — Камчатка); 10 — Вилига; 11 — Яма; 12 — Тауй; 13 — Охота (11-13 — материковое побережье Охотского моря); 14 — р. Мы; 15 — Иски (14-15 лиман Амура); 16 — Тымь; 17 — Богатая; 18 — Мелкая; 19 — Нерпичья; 20 — Поронай (76-20 — Сахалин); *б* — ручевой голец Камчатки [Савваитова, 1982], материкового побережья Охотского моря [Волбуев, 1978], Сахалина [наши данные], Южных Курил [Савваитова, Мовчан, 1973]: 1 — Камчатка, бассейн озера Азабачье; 2-4 — материковое побережье Охотского моря, соответственно ручьи Холодный, Безымянный и р. Ола; 5-14 — Сахалин: 5 — ключ Кирпичный (бассейн р. Тымь); 6 — Лонгари (бассейн Поронай); 7 — ручей, впадающий в оз. Глубокое; 8 — Айруп, 1977; 9 — Айруп, 1975; 10 — Ударница, 1975; 11 — Ударница, 1977; 12 — Танги; 13 — Первая Речка; 14 — Ясноморка; 15 — о. Кунашир; 16 — о. Шикотан

в 5-7 ° [Garside, 1966; Komoda, 1977]. В связи с этим становится ясно, что для получения различий в числе позвонков, подобных существующим между камчатскими и сахалинскими гольцами, нужны такие различия в температуре воды в период инкубации, какие не наблюдаются в природе. Однако даже если предположить, что различия в числе позвонков вызваны воздействием температуры воды, то следует говорить скорее о разных температурных предпочтениях камчатских и сахалинских гольцов, т.е. об экологических различиях. По мнению Р.М. Викторовского [1975, 19786], реальность существования южного подвида мальмы подтверждается ее кариотипическими отличиями от гольцов Камчатки. Его данные, безусловно, не противоречат подвидовому подразделению, хотя их нельзя признать достаточными. Исходя из всего сказанного, мы считаем, что сахалинскую мальму следует рассматривать в отношении камчатской в качестве подвида, так, как это было предложено в свое время А.Я. Таранцом [1936], и назвать *S. alpinus krascheninnikovi* (Taranetz).

Ручьевым гольцом мы называем форму, описанную как *S. malma curilus* А.Я Таранцом [1936], который, учитывая значительную морфологическую обособленность, считал ее наследственно закрепленной. Размеры ручьевого гольца невелики. Минимальная длина половозрелой самки 10,8 см, максимальная — 25 см. От проходной формы ручьевая отличается относительно более длинной и высокой головой, более длинными челюстями, крупными глазами и длинными плавниками [Гриценко, 1975]. По числу жаберных тычинок, пилорических придатков и позвонков различий между проходной и ручьевого мальмами в целом по Сахалину не обнаружено. Однако в пределах бассейнов Тыми и Пороная у ручьевого гольца достоверно меньше жаберных тычинок, а в Тыми у него также меньше число позвонков (см. рис. 61, рис. 62). При сравнении сахалинских ручьевых гольцов с камчатскими проходными и ручьевыми гольцами, а также с гольцами из рек материкового побережья Охотского моря мы видим, что сахалинские ручьевые гольцы характеризуются, как и проходные, меньшим числом пилорических придатков и позвонков. При этом различия в числе позвонков более значительны, чем у проходных гольцов, что служит дополнительным основанием для выделения южного подвида мальмы.

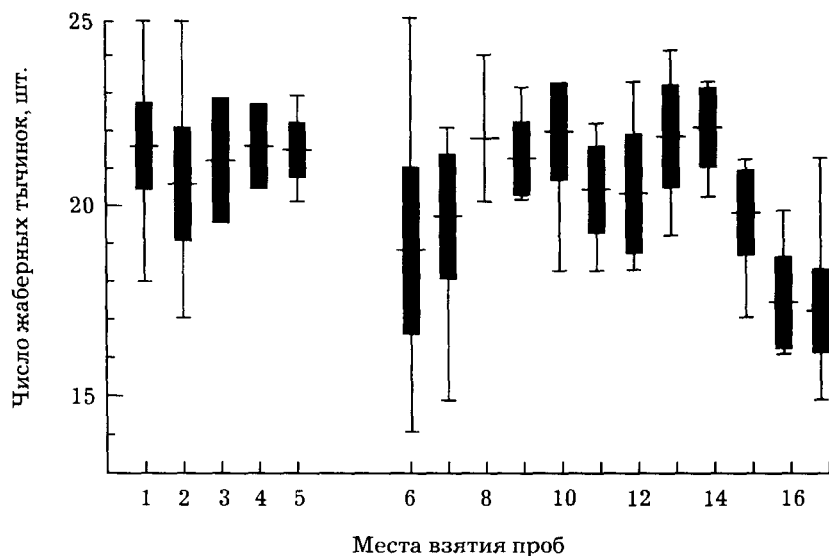


Рис. 62. Число жаберных тычинок у проходного и ручьевого гольцов Сахалина и Южных Курил: 7-5 — проходной голец Сахалина (1 — Тымь, 2 — Богатая, 3 — Мелкая, 4 — Нерпичья, 5 — Пороная); 6-15 — ручьевого голец Сахалина (ключ Кирпичный в бассейне реки Тымь, 7 — река Лонгари в бассейне реки Пороная, 8 — ручей, впадающий в озеро Глубокое, 9 — река Айруп, 1977 г., 10 — то же, 1975 г., 11 — река Ударница, 1975 г., 12 — то же, 1977 г., 13 — река Танги, 14 — Первая Речка, 15 — река Ясноморка; 16 — о. Кунашир; 17 — о. Шикотан [данные по Южным Курилам из работы Савваитовой, Мовчан [1973]

Южнокурильский ручьевого голец характеризуется наименьшим числом жаберных тычинок и позвонков, тем не менее он составляет по этим показателям единство с гольцами Сахалина, т.к. признаки эти гораздо меньше различны с таковыми у камчатских гольцов и гольцов материкового побережья Охотского моря. Если, следуя В.Л. Андрееву и др. [1978], выделять южнокурильского гольца в отдельный таксон, то он может рассматриваться лишь как *patio* по отношению к сахалинскому гольцу.

На Сахалине проходной и ручьевого гольца репродуктивно обособлены. У них различаются сроки размножения, а в Тыми, кроме того, они населяют разные станции и крайне редко встречаются вместе [Гриценко, 1975].

Речной голец населяет верхнее и среднее течение Тыми и наиболее крупные притоки. По размерам он существенно превосходит ручьевого, достигая длины 42 см, массы 1,125 кг, внешне не отличается от проходного и в течение большей части года обитает совместно с проходным. Разделение половозрелых особей происходит лишь с конца июня до середины августа, когда проходной голец нагуливается в море. Учитывая это обстоятельство, мы для морфометрической характеристики речного гольца собирали только половозрелых особей в период с 15 до 30 июля, когда пребывание проходной формы в реке наименее вероятно. По морфологическим признакам речной голец несущественно отличается от проходного [Гриценко, 1975]. Форма эта выделяется нами провизорно. Весьма вероятно, что она является частью стада проходного гольца, не совершающей миграций в море.

Как следует из сказанного, голец на Сахалине характеризуется относительно простой популяционной структурой, что находится в соответствии с простотой гидрографической сети острова. Малые размеры рек и отсутствие озер, пригодных для обитания гольца, являются факторами, ограничивающими формирование. Южнее, в Японии, там, где имеются горные озера, обитает и озерно-речная форма гольца [Kubo, 1967].

Миграции

Личинки гольца после выхода из грунта в апреле — мае, держатся у берегов, на мелководье, до начала июля. В июле мальки с мелководий расселяются по основному руслу нерестовых водотоков, придерживаясь неглубоких плесов (20-40 см). Значительная часть мальков и 2-леток укрывается под подмытыми берегами. К концу июля — началу августа молодь начинает встречаться на расстоянии 5-10 км от нерестилищ и к осени широко расселяется по руслу рек, избегая участков, имеющих равнинный характер. В октябре — ноябре молодь начинает образовывать зимовальные скопления. Первую зиму в Тыми она проводит в малых ключах, обогреваемых выходами грунтовых вод, образуя единые скопления с молодь кижуча и симы. Весной до начала паводка молодь уходит из ключей, в период паводка укрывается в местах с тихим течением. В последующие годы пребывания в реке молодь осваивает более обширные и глубокие участки русла, шире распространяется по бассейну и зимует во все более глубоких плесах и омутах до тех пор, пока не достигнет покатного состояния. Скот в море начинается в середине мая и длится до конца июня — начала июля. Возврат рыб из моря начинается в конце июля и заканчивается в сентябре. Около 90 % особей заходят в реки в августе. Таким образом, основная масса гольца нагуливается в море 40-60 сут. Солонатоводные заливы северо-восточного Сахалина гольцом для нагула не используются [Гриценко, Чуриков, 1976; Шершнева и др., 1986]. Во время морского нагула голец не уходит далеко от берегов (наибольшее удаление 250 миль) [Revert, 1962; Narver, Dahlberg, 1965; Mishima, 1975; Moore, 1975; Morton, 1982; Dempson, Green, 1985].

Известно, что в северных районах ареала голец до первого созревания неоднократно на летние месяцы скатывается в море [Волобуев, 1973; Grainger, 1953; Armstrong, 1974; Johnson, 1980 и др.]. Наличие среди нерестовых мигрантов незрелых особей истолковывалось иногда как существование двух рас: озимой и яровой [Михин, 1955; Пробатов, 1971]. Сахалинский голец более чем на 90 % созревает в течение первого ската в море [Гриценко, Чуриков, 1976; Шершнева и др., 1986]. Нерестовые мигранты поднимаются в верховья рек на нерестилища. Нерест гольца происходит в сентябре — начале октября, после чего отнерестовавшие производители спускаются со своих нерестилищ в районы нерестилищ осенней кеты и кижуча, где в течение сентября — ноября держатся рассредоточенно, питаясь икрой последних. В ноябре производители и наиболее крупные половозрелые особи концентрируются в местах зимовки в наиболее обширных и глубоких плесах и омутах, откуда в течение зимы и начале весны совершают в ночные часы короткие (до несколько сотен метров) кормовые миграции. В малых реках производители зимуют в глубоких приустьевых омутах, а при отсутствии их, видимо, заходят в бассейны более крупных рек подобно тому, как это описано для американского гольца [Armstrong, 1974]. Перезимовавшие после нереста производители и смолты скатываются одновременно при численном преобладании первых в начале ската [Гриценко, Чуриков, 1976].

Миграции ручьевого гольца сходны с миграциями молоди проходного: те же расселение по руслу с весны по осень и концентрация на зимовальных ямах с ноября по апрель.

В малых водотоках все возрастные группы могут обитать на ограниченных площадях (порядка 10 м²), в больших водотоках (притоки и основное русло Пороная) они обитают раздельно.

Возрастной состав, рост, плодовитость, соотношение полов

Молодь проходного гольца проводит в пресных водах до 5-7 лет. В Тыми в течение нескольких лет наблюдений в уловах мелкочейным неводом доминировали 3-летки (сеголетки и 2-летки облавливались другими орудиями лова, что не дает возможности определить возрастной состав в целом). Уменьшение численности старших возрастных групп объясняется в первую очередь ее скатом в море (рис. 63). Соответственно, в низовьях покатная молодь представлена 3-7-годовиками с преобладанием 4-5-годовиков. Нерестовые стада проходного сахалинского гольца состоят из 4-7 возрастных групп, среди которых преобладают 5-7-летки [Гриценко, 1971; Гриценко, Чуриков, 1976; Шершнева и др., 1986] (см. рис. 63). Неполовозрелые особи, заходящие из моря в реки, представлены преимущественно 4—5-летками. Сопоставляя возрастной состав вальчаков, покатной молоди и нерестовых мигрантов, идущих из моря, мы видим, что среди последних крайне незначительна доля 7-8-годовалых рыб, многочисленных среди вальчаков. Это дает основание считать, что массовая смертность отнерестовавшего гольца происходит через 8-9 мес. после нереста, во время летнего пребывания в море. Подобная точка зрения находит подтверждение в исследованиях физиологического состояния посленерестовых особей рыб разных таксонов [Шатуновский, 1971; Кривобок, Токарева, 1972; Борисов, Шатуновский, 1973].

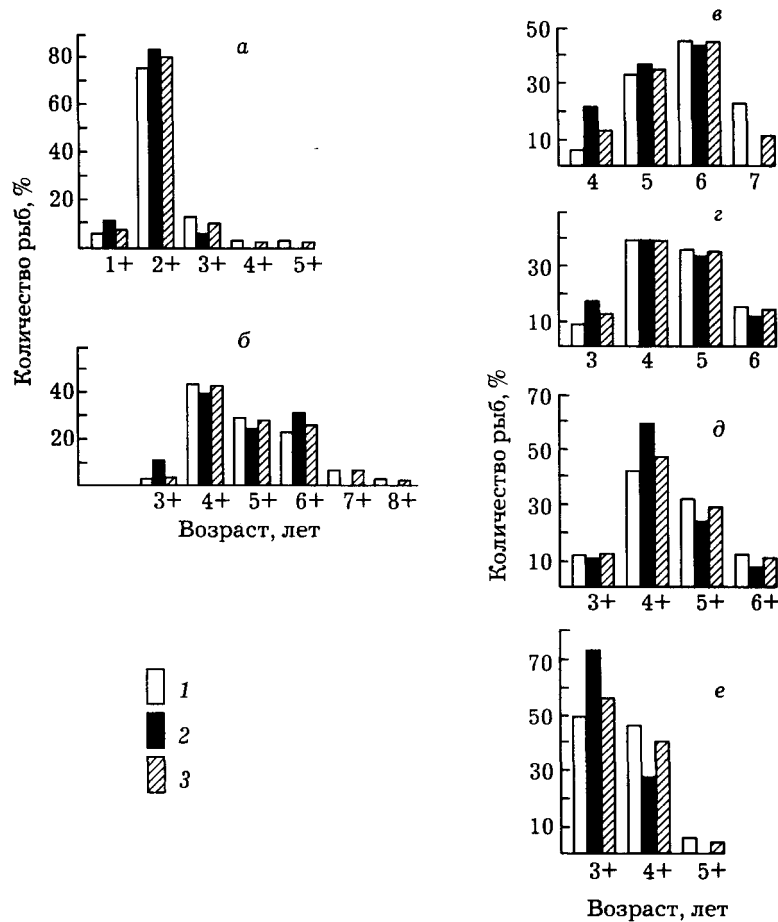


Рис 63. Возрастной состав проходного гольца реки Тымь: а — молодь в верховьях реки 1962-1963 гг.; б — нерестовые мигранты в среднем течении, 1962-1963 гг.; в — вальчаки залива Ныйский, 1972 г.; з — смолты зал Ныйский, 1972 г.; д - нерестовое стадо залива Ныйский, 1974 г.; е — неполовозрелые особи, идущие в реки залива Ныйский из моря, 1974 г.: 1 — самцы, 2 — самки, 3 — оба пола

Возрастной состав нерестовых стад ручьевого и проходного голецов значительно сходен по числу возрастных классов, возрасту наступления половой зрелости и массового созревания. Однако у ручьевого гольца эти показатели сдвинуты, как правило, на год в сторону младших возрастов (см. рис. 63, 64, 65).

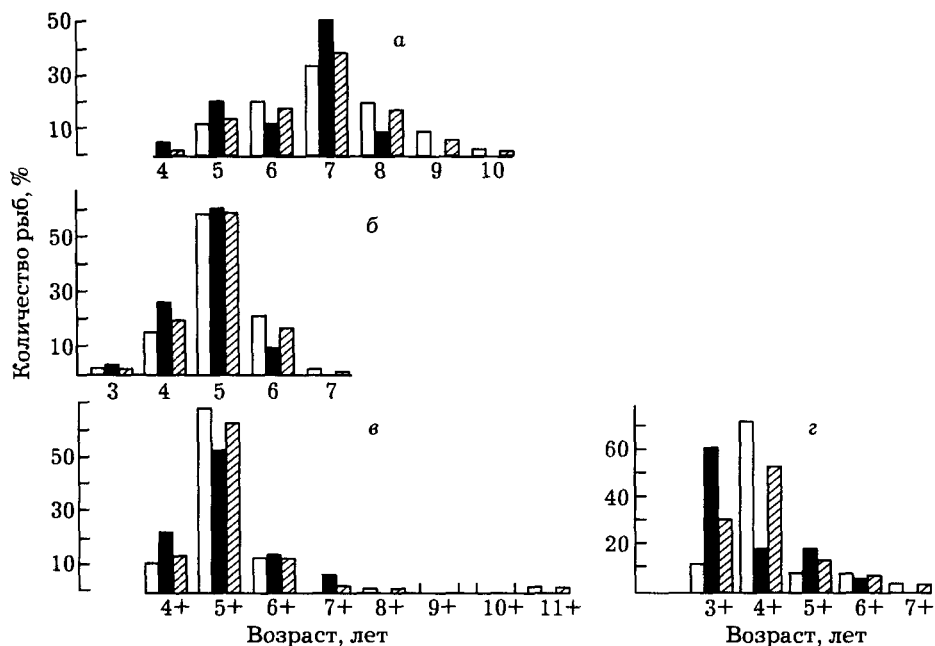


Рис. 64. Возрастной состав проходного гольца реки Богатая: *а* — вальчаки, 1971 г.; *б* — смолты, 1971 г.; *в* — нерестовые мигранты, 1971 г.; *г* — нерестовые мигранты, 1966 г. Условные обозначения, как на рис. 63

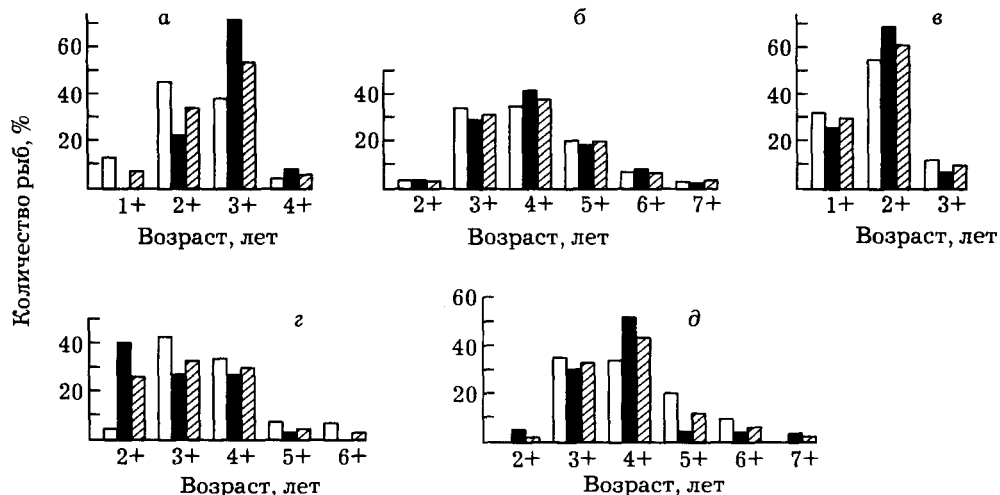


Рис. 65. Возрастной состав жилых форм гольца: *а* — неполовозрелые; *б* — половозрелые особи ручьевого гольца из ключа Кирпичный (1963-1966 гг.); *в* — неполовозрелые; *г* — половозрелые особи ручьевого гольца из реки Лонгари (1965 г.); *д* — половозрелые особи речного гольца из р. Тымь (1965 - 1966 гг.)

На Сахалине наиболее крупный и быстрорастущий голец обитает в реке Тымь, где он достигает длины 65 см, массы 3,8 кг (в возрасте 9+), голец р. Богатая и Поронай растет медленнее (рис. 66). Существенные колебания роста отмечаются среди популяций жилого гольца. Так, наиболее тугорослым является голец ключа Кирпичный в бассейне Тыми, длина которого не превышает 19,5 см, масса — 68 г. Ручьевого гольца рек Красная (бассейн Тыми) и Лонгари (бассейн Пороная) характеризуется более быстрым ростом (в Лонгари отдельные особи вырастают до 25 см). Наиболее быстрорастущим и крупным среди жилых голецов на Сахалине является речной голец Тыми. По размерам он несколько усту-

пает проходному гольцу этой реки, но превосходит проходного гольца из Пороная. По характеру роста сахалинский проходной голец р. Поронай сходен с камчатским гольцом и гольцом материкового побережья Охотского моря и значительно превосходит гольцов Арктики [Савваитова, 1963; Волобуев, 1973; Sprules, 1952; Grainger, 1953; Andrews, Lear, 1956; Johnson, 1980]. В пресных водах наиболее интенсивный линейный рост молоди гольца наблюдается в августе — сентябре. В зимние месяцы длина молоди остается без изменений (рис. 67). У проходного гольца за время нагула в море длина тела увеличивается незначительно, тогда как приросты массы бывают весьма велики. Например, в реке

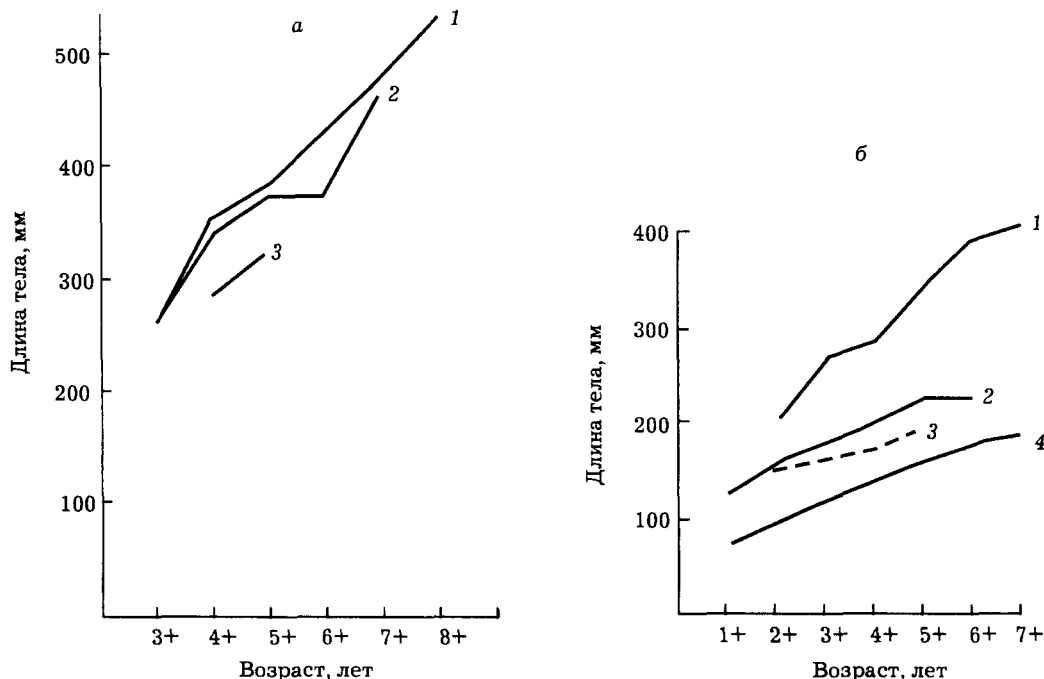


Рис. 66. Линейный рост гольца в различных реках Сахалина (наблюденные данные): а — проходной голец (2 — Тымь, 2 — Богатой, 3 — Поронай); б — жилые формы гольца (1 — речной голец реки Тымь, 2 — ручьевого гольца реки Лонгари (бассейн реки Поронай), 3 — ручьевого гольца реки Красная (бассейн реки Тымь), 4 — ручьевого гольца ключа Кирпичного

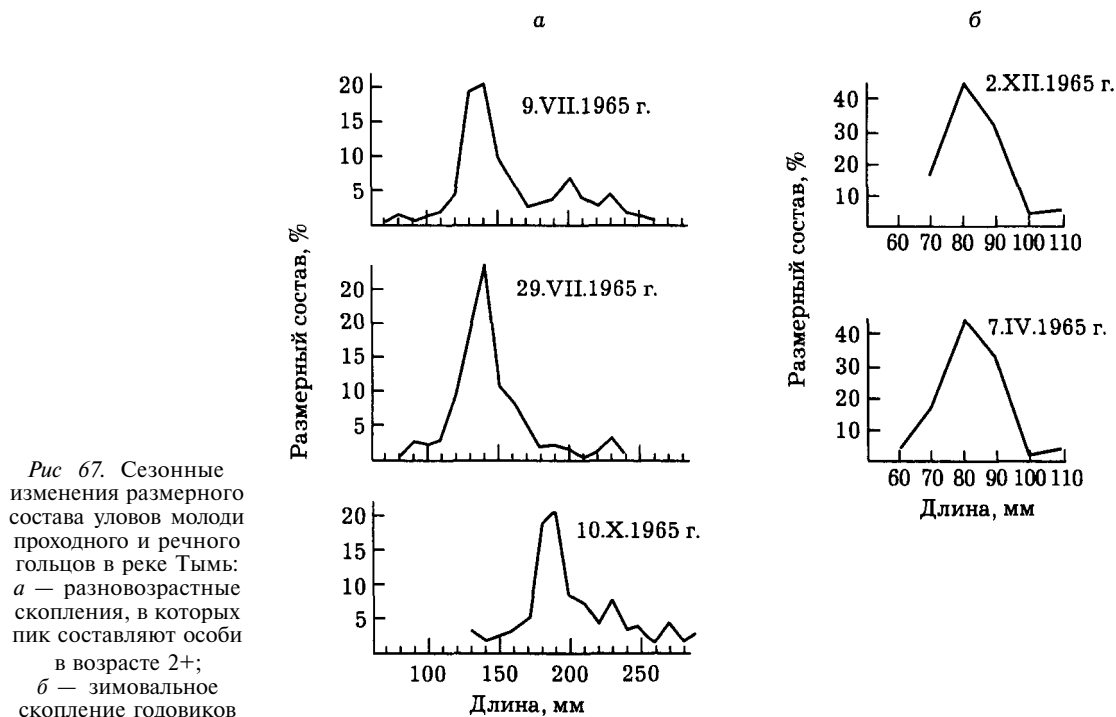


Рис. 67. Сезонные изменения размерного состава уловов молоди проходного и речного гольцов в реке Тымь: а — разновозрастные скопления, в которых пик составляют особи в возрасте 2+; б — зимовальное скопление годовиков

Богатая за полтора месяца прироста у 5-годовиков составили 40 % первоначальной массы, у 6-годовиков — 42 % [Гриценко, Чуриков, 1976], что согласуется с данными по южной мальме американского побережья [Heiser, 1966; Armstrong, Mogrow, 1980].

Размеры покатои молоди гольца колеблются от 15 до 35 см, при этом покатои значительно превосходят по длине и массе одновозрастных пестряток.

Среди покатои молоди, вальчаков и нерестовых мигрантов, идущих из моря, у гольца преобладают самки (табл. 42). Следовательно, в нересте должны принимать участие карликовые самцы, обнаруженные у гольца К.А. Савваитовой [1960]. У жилых форм соотношение полов примерно 1:1.

Таблица 42. Доля самок у гольцов реки Богатая и Ныйского залива в различные годы, %

Водоем и год наблюдений	Тип мигранта	Доля самок, %
р. Богатая, 1971	Вальчаки	71,2
– “ –	Смолты	67,4
– “ –	Производители, идущие на нерест из моря	72,7
	Ныйский залив	
1972	Вальчаки и смолты	56,8
1973	– “ –	61,0
1974	Производители, идущие на нерест из моря	72,6
1974	Неполовозрелые особи, идущие в реки из моря	71,2

Плодовитость гольца в пределах популяций значительно колеблется у особей разного размера. Межпопуляционные различия менее значительны (табл.43). Наиболее плодовит проходной голец. Плодовитость речного гольца в Тыми меньше, чем у проходного гольца в реках Богатая и Мелкая. Наименьшей плодовитостью обладают ручьевые гольцы. Интересно, что ручьевой голец, обитающий даже в таких же обширных водотоках, как и речной (река Лонгари напоминает притоки верховьев Тыми), не достигает размеров и плодовитости последнего.

Таблица 43. Плодовитость сахалинского гольца

Река	Форма	Плодовитость, икринок
Тынь	Проходная	$\frac{800-3650}{1970}$
Богатая	– “ –	$\frac{420-2630}{1530}$
Поронай	– “ –	$\frac{1040-1920}{1370}$
Мелкая*	– “ –	$\frac{260-2580}{1350}$
Тынь	Речная	$\frac{490-2150}{1590}$
Тынь (ключ Кирпичный)	ручьевая	$\frac{56-246}{127}$
Поронай (р. Лонгари)	– “ –	$\frac{165-763}{404}$
Ясноморка	– “ –	$\frac{172-297}{238}$

*[Шершнеv и др., 1986].

В числителе — пределы колебаний плодовитости, в знаменателе — средняя величина.

Нерест гольца, по литературным данным, приходится на осень и зиму [Правдин, 1928; Есипов, 1935; Семко, 1954; Needham, Vaughan, 1952; Kubo, 1967; Blackett, 1986]. Южная мальма как по американскому, так и по отечественному побережью нерестует с сентября по ноябрь. Наши данные по изменению коэффициента зрелости проходного гольца свидетельствуют о том, что его нерест на Сахалине происходит в сентябре — начале октября (рис.68).

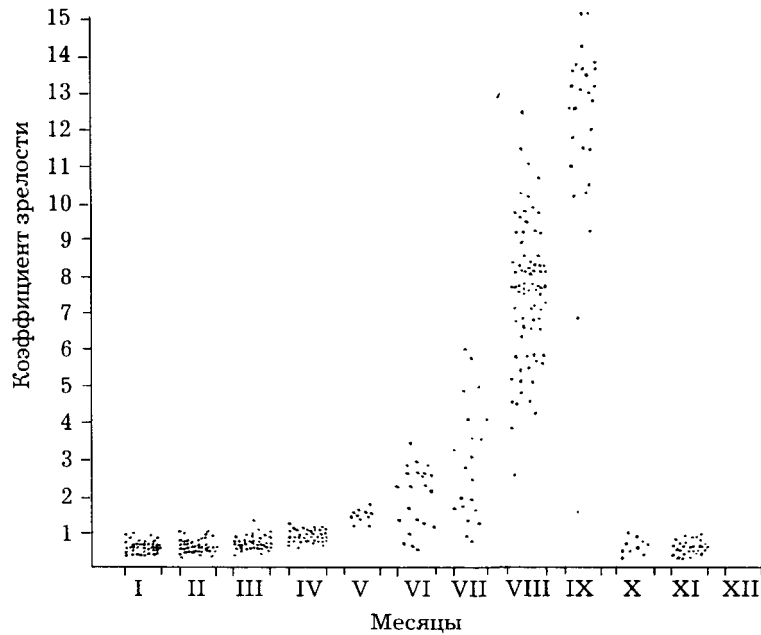


Рис. 68. Сезонные изменения коэффициента зрелости половозрелых самок проходного и речного гольцов в реке Тыма

Анализ возрастного состава смолтов, вальчаков и нерестовых мигрантов свидетельствует о том, что большинство особей сахалинского гольца нерестует один раз в жизни. Подобным образом у южной мальмы американского побережья 73 % особей нерестуют один раз в жизни, 26 % — два раза, 1 % — три раза [Armstrong, 1974].

Питание

Исследованиями ряда авторов установлено, что гольцы в пресных водах являются эврифагами [Савваитова, Решетников, 1961; Савваитова, Кохменко, 1971; Савваитова, 1973; Волобуев, 1973; Nilsson, 1963, 1965; Armstrong, Morrow, 1980; Johnson, 1980]. В отношении сахалинских гольцов это было установлено нами [Гриценко, 1969в]. Согласно данным Р.Х. Армстронга и С.Т. Эллиота [1972], [цит. по Armstrong, Morrow, 1980], голец потребляет тех или иных бентических насекомых пропорционально их наличию в водоеме. Быстрое возникновение форм гольцов, узко специализированных на потреблении определенного корма в водоемах со специфическими особенностями кормовой базы, является примером, скорее подтверждающим эврифагию, чем опровергающим ее.

В пресных водах Сахалина как проходные, так и жилые гольцы являются преимущественно бентофагами — потребителями личинок насекомых (хирономид, веснянок, подеенок, ручейков). В летние месяцы существенную часть рациона гольца составляют воздушные насекомые, но эта часть гораздо меньше, чем у молоди кижуча и симы. Одной из наиболее характерных особенностей питания гольцов является переключение в период нереста тихоокеанских лососей на потребление икры, уносимой течением при нересте и вырываемой производителями при перекопке ранее устроенных гнезд. В Тыме голец продолжает питаться икрой и по окончании нереста кеты и кижуча вплоть до июня следующего года. Он собирает ее со дна водоемов, извлекает из сненки, а весной поедает икру из размывших паводком гнезд. Наибольшие индексы наполнения желудков (до 600-700 %) отмечаются именно в период нереста лососей. В течение зимних месяцев среднее наполнение желудков гольца довольно высокое, а количество пустых желудков не превышает 10-13 % (рис. 69-71). Иная ситуация складывается в горбушевых реках (например, в Поронае), где нерест основной массы лососей заканчивается рано, а потерянная икра при относительно высокой температуре воды быстро разлагается и уже к октябрю — ноябрю выпадает из рациона гольцов. В зимние месяцы голец в Поронае питается слабо, доля пустых желудков в пробах обычно превышает 50 % (рис. 72; табл. 44). Как следствие этого, весной, после зимней бескормицы, поронайский голец начинает поедать покатную молодь горбуши. В Тыме же потребление покатников гольцом незначительно, тем более что вымываемая из гнезд мертвая икра служит своеобразным кормом-буфером, защищающим молодь от выедания. Считаю нужным отметить, что речного гольца в Тыме следует рассматривать как специализированного потребителя икры тихоокеанских лососей.

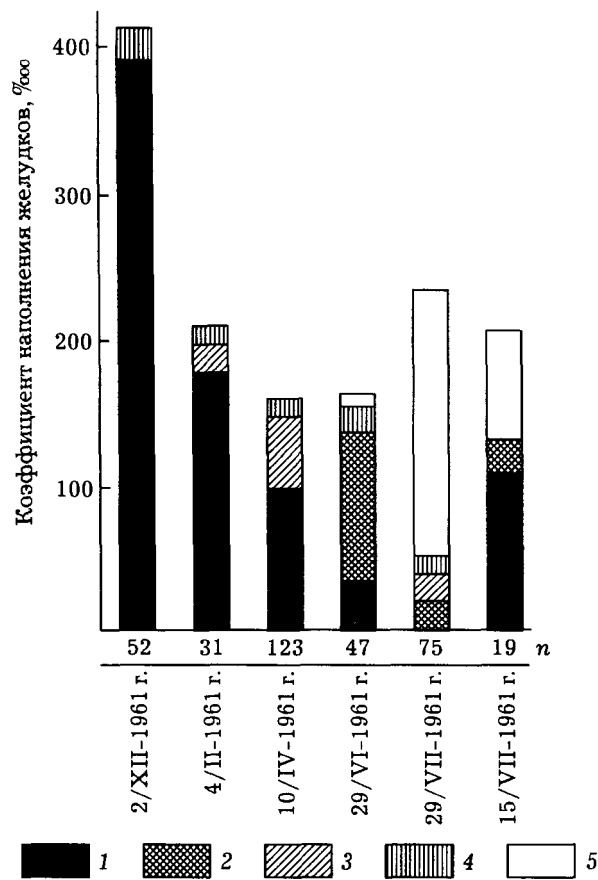


Рис. 69. Сезонные изменения в составе пищи молоди проходного и речного голецов длиной до 16 см в реке Тымь: 1 — икра лососей; 2 — личинки ручейников; 3 — личинки мотыля; 4 — прочие беспозвоночные; 5 — галка, песок

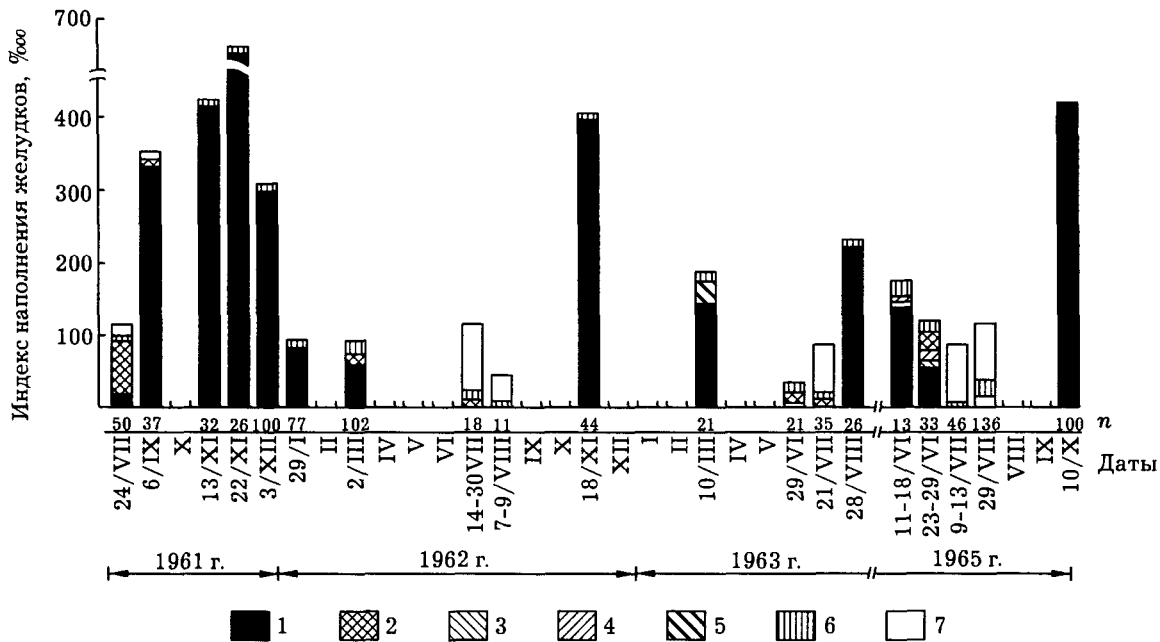


Рис. 70. Сезонные изменения в составе пищи неполовозрелых особей проходного и речного голецов длиной свыше 16 см в реке Тымь: 1 — икра лососей; 2 — личинки ручейников; 3 — молодь лососей; 4 — снелка; 5 — личинки мотыля; 6 — прочие беспозвоночные; 7 — галка, песок

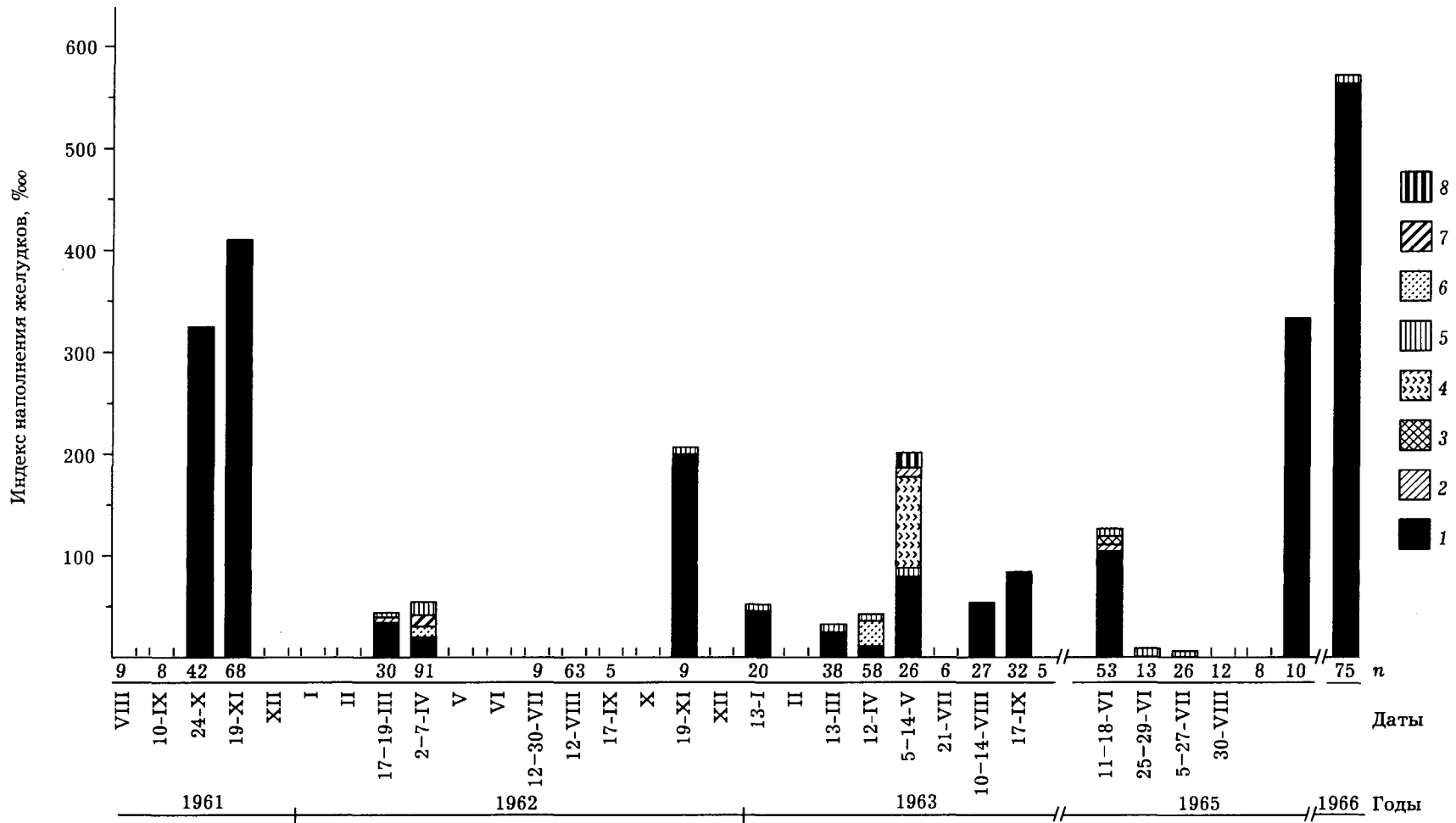


Рис. 71. Сезонные изменения в составе пищи половозрелых особей проходного и речного голец в реке Тымь: 1 — икра лососей; 2 — личинки ручейников; 3 — снетка; 4 — личинки лососей; 5 — мальки лососей; 6 — личинки мотыля; 7 — личинки веснянок; 8 — прочие беспозвоночные

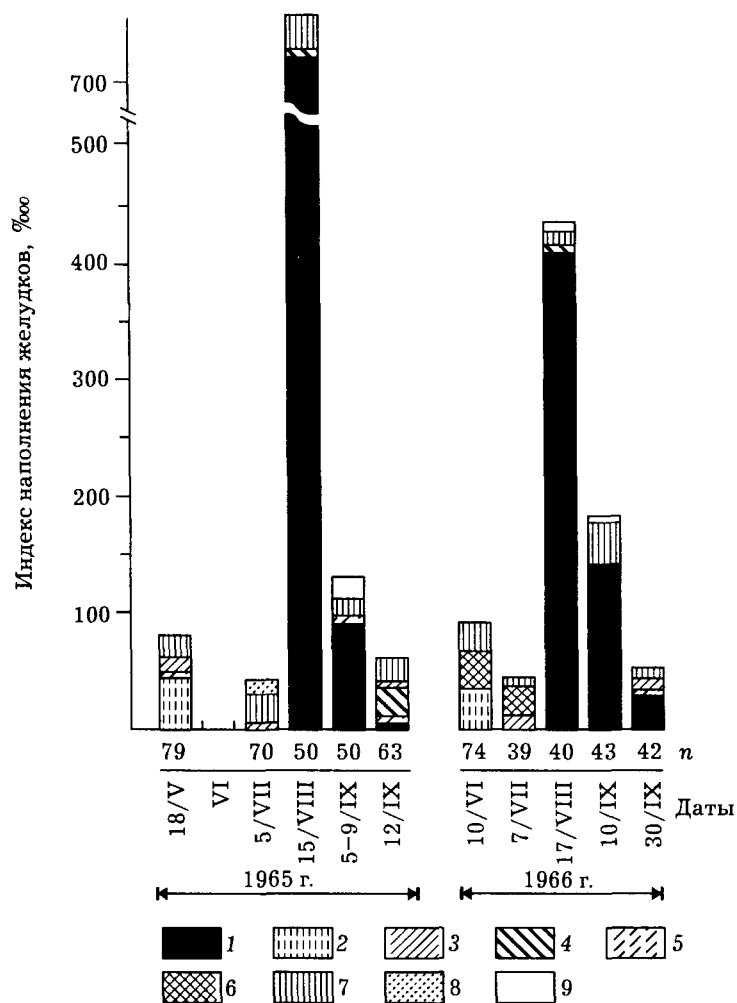


Рис. 72. Сезонные изменения в составе пищи ручьевого гольца в бассейне реки Поронай: 1 — икра лососей; 2 — молодь лососей; 3 — снетка; 4 — личинки веснянок и поденок; 5 — голец; 6 — личинки ручейников; 7 — прочие донные беспозвоночные; 8 — воздушные насекомые; 9 — галька и песок

Таблица 44. Показатели питания гольца в бассейне р. Поронай в осенне-зимние месяцы, по данным Сахалинрыбвода

Дата	Место взятия пробы	Длина рыб*, см	Количество рыб в пробе, экз.	% питающихся рыб	% желудков, содержащих		
					икру лососей	донных беспозвоночных	рыбу
16-18/XI, 1983 г.	р. Вальза	14,0-21,5 18,0	250	59,6	12,1**	87,9	-
21/I, 1973 г.	Верховья основного русла	16,0-23,0 19,4	30	33,3	-	-	100
22/I, 1976 г.	р. Вальза	13,0-24,0 18,5	30	36,7	-	100	-
12-19/II, 1976 г.	- " -	13,0-24,0 19,0	120	32,5	Не обнаружена	-	-

*В числителе даны пределы колебаний длины, в знаменателе — средняя.

**Живая икра горбуши на стадии подвижного эмбриона.

Ручевой голец вне сезона нереста тихоокеанских лососей потребляет преимущественно беспозвоночных. Их соотношение в желудках гольцов определяется особенностями фауны беспозвоночных различных водотоков (рис.73, 74).

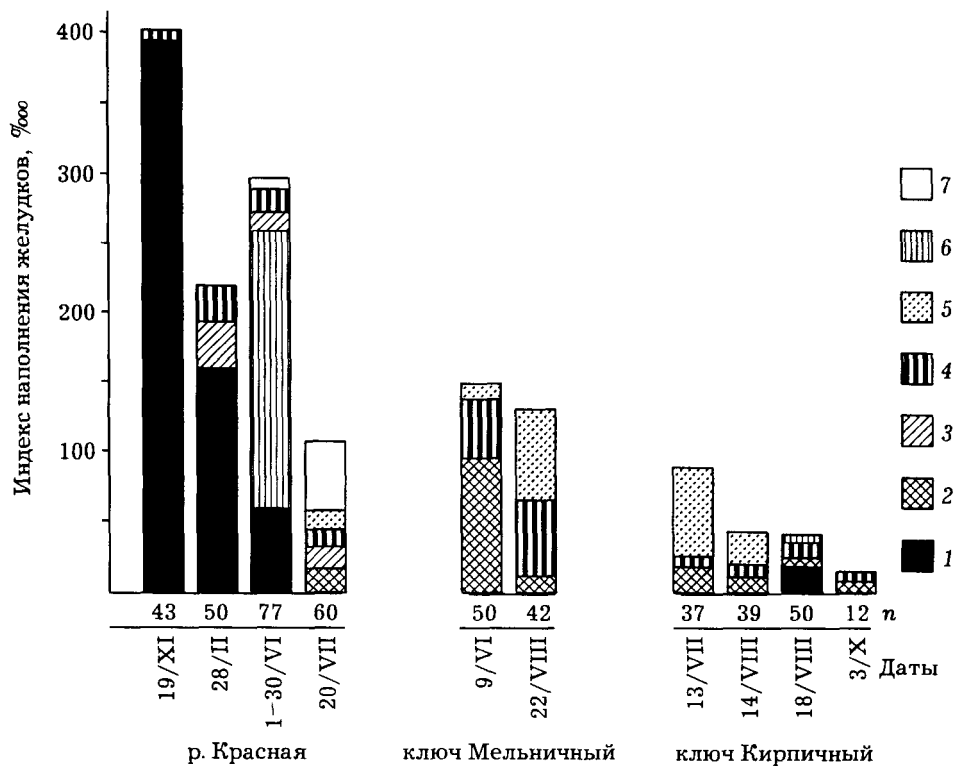


Рис. 73. Сезонные изменения в составе пищи ручьевого гольца в бассейне реки Тымь: 1 — икра лососей; 2 — личинки ручейников; 3 — сненка; 4 — прочие беспозвоночные; 5 — воздушные насекомые; 6 — мальки лососей; 7 — галька, песок

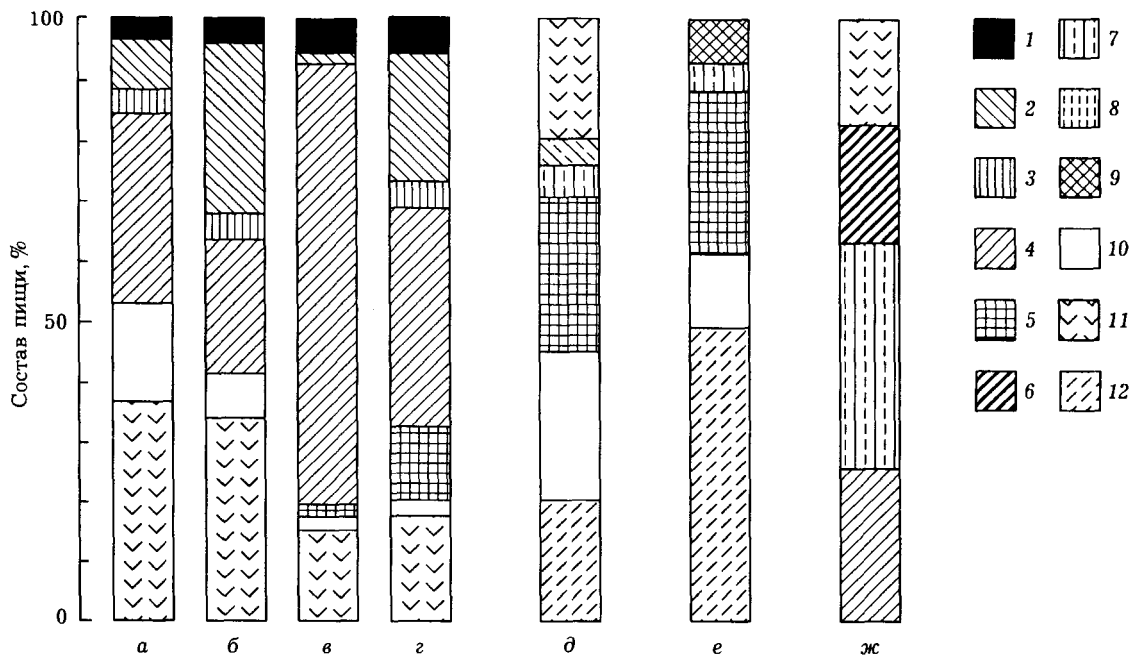


Рис. 74. Состав пищи ручьевого гольца в июле — августе (%): а — ключ Серебряный (бассейн реки Богатая) верховья, трехлетки; б — ключ Серебряный (бассейн реки Богатая) верховья, двухлетки; в — среднее течение ключа Серебряного; г — нижнее течение ключа Серебряный; д — р. Айруп; е — р. Ударница; ж — р. Танги (1 — личинки хирономид; 2 — личинки поденок; 3 — личинки веснянок; 4 — личинки ручейников; 5 — гаммарусы; 6 — личинки жуков; 7 — личинки мух; 9 — рыба; 10 — прочие водные организмы; 11 — воздушные насекомые; 12 — неопределенная пища)

Основной пищей гольца в период морского нагула являются ракообразные (мизиды, амфиподы, эвфаузиевые) и рыбы (преимущественно молодь мойвы, песчанки и сельди) [Roos, 1959; Lager, Wright, 1962; Armstrong, 1965; Moore, Moore, 1974]. Молодь лососей гольцом потребляется незначительно [Morton, 1982]. Нами обнаружено, что голец при переходе из пресной воды в морскую и из морской в пресную на несколько дней перестает питаться. Видимо, это голодание является нормой и связано с перестройкой обменных (в частности осморегуляторных) процессов. В данном случае у гольца обнаружено в зачаточной форме свойство, которое лососям родов *Salmo* и *Oncorhynchus* присуще в крайне высокой степени. В Ныйском заливе пищевой комок немногих питавшихся рыб на 60-65 % состоял из ракообразных (бокоплавов, мизид, равноногих) и на 35-40 % — из рыб (тихоокеанской корюшки и девятиглай колюшки) [Гриценко, Чуриков, 1977a].

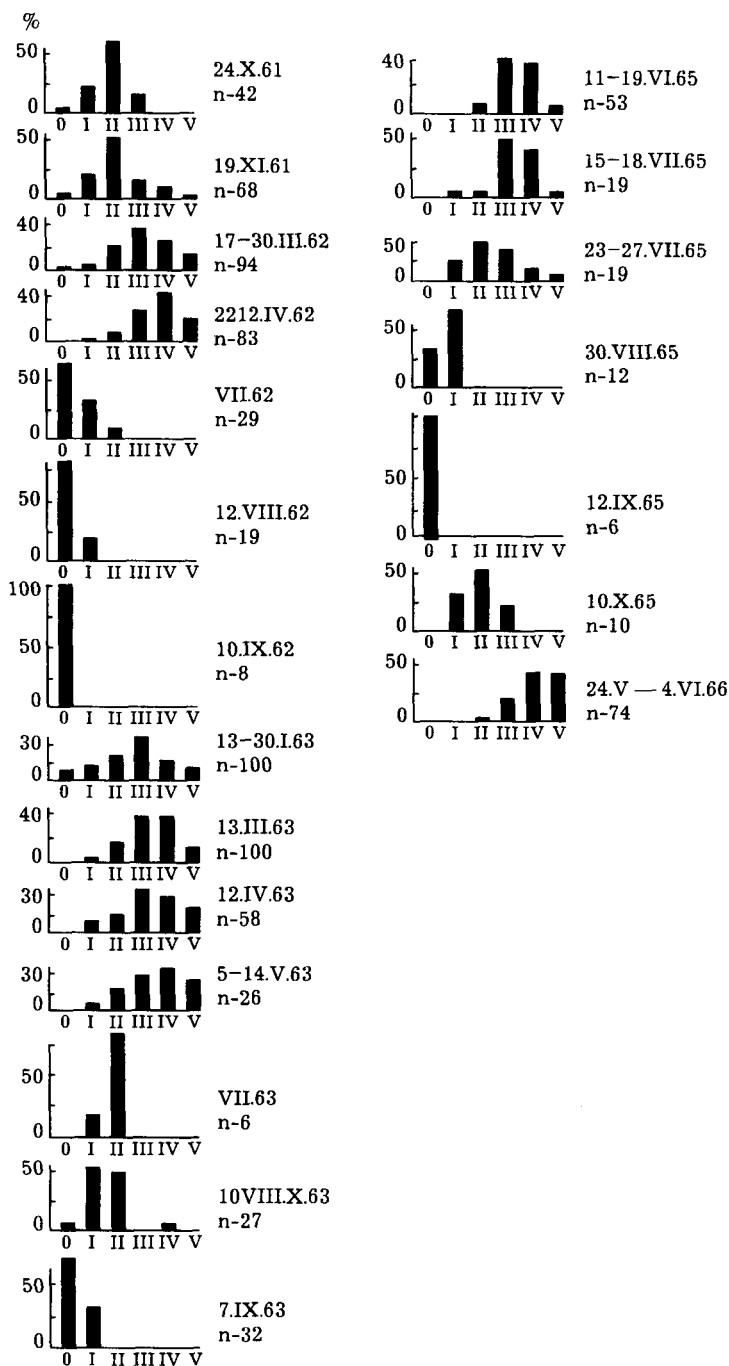


Рис 75. Жирность внутренностей [по Прозоровской, 1952] неполовозрелых особей проходного и речного гольцов из реки Тьмы. В левой колонке — особи длиной до 16 см, в правой — свыше 16 см; по оси абсцисс — баллы

если сравнить данные о росте, плодовитости и сезонных особенностях жиронакопления у гольца из разных водотоков Сахалина, то нельзя не заметить, что наиболее крупные и быстрорастущие гольцы обитают в Тьме, — там, где они лучше обеспечены икрой лососей как кормом (см. рис. 66, табл. 43). В Тьме, где голец активно питается икрой в течение всей зимы, его жирность к весне становится максимальной. В Поронае, наоборот, после зимней бескормицы голец к весне бывает крайне истощен (рис. 75, 76) [Гриценко, 1970б]. Аналогичным образом в горбушевой реке Богатая голец бывает наименее жирным весной и наиболее жирным в августе, при возврате из моря [Гриценко, Чуриков, 1976].

Роль гольцов в лососевых водоемах оценивалась по разному. Ряд авторов считали, что гольцы существенно ограничивают воспроизводство тихоокеанских лососей, поедая их икру и молодь [Семко, 1948, 1956; Pritchard, 1936, 1948; Cameron, 1941, цит. по Neave, 1953; и др.]. В результате своих исследований мы пришли к иным выводам. Как уже говорилось, при нересте лососей теряется огромное количество икры. По нашим подсчетам, в верхнем течении Тьмы в разные годы эти потери составляют от 27 до 213 т. Такого количества икры достаточно для того, чтобы покрыть ровным слоем все нерестилища, чего, однако, не наблюдается. Икра, оказавшаяся на поверхности грунта, неминуемо обречена на гибель независимо от поедания ее гольцами или другими животными. В течение зимы эта икра поражается сапролегнией и служит ис-

точником заражения для живой икры в грунте. Гольцы же, поедая икру, потерянную при нересте, выполняют функцию своеобразных мелиораторов нерестилищ и способствуют тем самым выживанию эмбрионов лососей в буграх.

Промысел

Проходной голец добывается на Сахалине рыболовецкими колхозами как прилов к горбуше. Зимовальные скопления в реках облавливаются второстепенными заготовителями (т.е. кроме судов государственного промысла и рыбколхозов). Повсеместно голец является объектом спортивного любительского рыболовства. Сколь-нибудь удовлетворительной статистики его вылова на Сахалине никогда не существовало. В последние 15-20 лет основная масса добытого гольца не сдается рыбаками и вследствие этого не попадает в статистику. По разным оценкам, вылов гольца в Тыми достигал в отдельные годы 100 т. В настоящее время промышленная добыча возможна лишь в реках северо-восточного побережья острова, находящихся вдали от населенных пунктов.

Оценка запасов гольца не проводится. Единственный раз в 1980 г. в реке Мелкая — типичной для северо-восточного побережья, проведен учет мигрантов, возвращающихся из моря. Было насчитано 30 тыс. особей. Допустимый вылов определен в размере 7,5 тыс. экз., или 3,5 т [Шершнева и др., 1986]. Ежегодный вылов по всему побережью может достигать 60-150 т.

Голец весьма чувствителен к антропогенному воздействию. Будучи рыбой рео- и оксифильной, он требователен к качеству воды. Обладая меньшей воспроизводительной способностью по сравнению с лососями рода *Oncorhynchus*, он весьма уязвим для промысла, которому подвержен круглый год, начиная с 2-летнего возраста. Там, где появляются населенные пункты, голец быстро перестает быть промысловой рыбой. В связи с этим предлагается Regier [1980] использовать гольцов как своеобразный индикатор состояния северных озерных и речных экосистем. Представляется целесообразным использовать гольцов преимущественно как объект спортивного рыболовства.

Выводы

1. Сахалинский голец составляет видовое единство с камчатским проходным гольцом и относится к нему как подвид. Называть сахалинского гольца следует *S. alpinus krascheninnikov* (Tarantetz).
2. Голец в реках Сахалина образует три внутривидовые формы (проходную, речную и ручьевую), различающиеся морфоэкологически.
3. Относительная простота популяционной структуры сахалинского гольца обусловлена простотой гидрологической сети.
4. По характеру питания голец является эврифагом, поедающим преимущественно бентос и икру тихоокеанских лососей.
5. Потребляя мертвую икру лососей, голец выступает как своеобразный мелиоратор их нерестилищ.
6. Сроки и интенсивность нагула гольца в реках зависят от сроков и интенсивности нереста тихоокеанских лососей. В реках с летним нерестом лососей основной нагул гольца происходит летом, в реках с осенним нерестом — осенью, зимой и весной.
7. Голец впервые скатывается в море в возрасте 3-7 лет при длине тела 15-35 см. Скат происходит в мае — июне. Продолжительность морского нагула 40-60 дней.
8. Более 90 % особей гольца созревают во время первого ската в море.
9. Более 50 % особей гольца нерестуют один раз в жизни.
10. При скате из рек и заходе в реки из моря голец прекращает питаться. Подобное прекращение питания является гомологом голодания в пресных водах производителей лососей *Salmo* и *Oncorhynchus*.
11. В период пребывания гольца в море наблюдается массовая смертность старших возрастных групп, участвовавших в нересте предыдущего года.

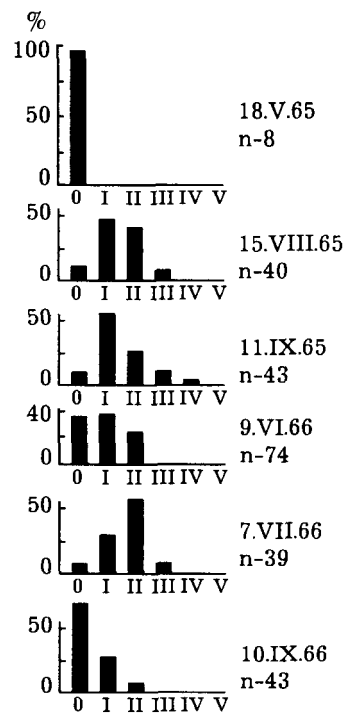


Рис. 76. Жирность внутренностей [по Прозоровской, 1952] половозрелых особей ручьевого гольца в бассейне реки Поронай (река Лонгари). По оси абсцисс — баллы

Глава X

Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas)

Систематика

Кунджа является эндемиком бассейна северо-западной части Тихого океана. Она распространена по материковому побережью от Карагинского залива до залива Петра Великого, обитает на Курильских островах, Сахалине, Хоккайдо и Хонсю [Линдберг, Легеза, 1965]. На Сахалине встречается практически во всех реках. Как о факте, заслуживающем упоминания, следует сказать об исчезновении кунджи в бассейне Тыми в период с конца 50-х до конца 70-х годов, произошедшем без каких-либо видимых причин. До этого времени она была в Тыми многочисленной. С конца 70-х годов численность ее вновь постепенно увеличивается. Ситуация с оценкой таксономического статуса кунджи противоположна описанной выше оценке статуса гольца. Если формы гольца многие ихтиологи склонны рассматривать как некое таксономическое единство, а многочисленным различиям не придавать таксономического значения, то видовая самостоятельность кунджи не вызывает сомнений, хотя морфометрические и краниологические признаки, используемые в систематике, у кунджи и обитающего совместно с ней гольца широко перекрываются [Гриценко, 1975; Васильева, 1978]. Единственным видовым различием, на основании которого проводится практическое распознавание кунджи, является окраска (наличие на боках тела больших белых или светло-желтых пятен). Р. Дж. Бенке [Behnke, 1980] пишет, что встречающихся в реках Японии аберрантных особей, лишенных окраски, трудно на основании меристических признаков отнести к кундже или к мальме. Вместе с тем, особенность кунджи подтверждается данными кариологии и молекулярной гибридизации ДНК [Черненко, Викторовский, 1971; Викторовский, 1975, 1978а,б; Медников, Максимов, 1979; Куокаранта и др., 1982], а изредка встречающиеся гибриды легко идентифицировать [Гриценко, 1970а].

Кунджа на большей части своего ареала отличается значительным морфоэкологическим однообразием. Это преимущественно проходной вид, у которого в южных районах обитания популяционная организация несколько сложнее, чем в северных. Так, на Сахалине и Южных Курилах у кунджи встречаются карликовые самцы [Гриценко, 1969б; Иванков, Броневский, 1975, 1978], а на Хоккайдо и Хонсю, кроме того, встречаются самки, созревающие в пресной воде [Okada, 1960; Oshima, 1961; Kawanabe et al., 1985]. Жилая кунджа недавно обнаружена и на севере ареала [Волобуев и др., 1985], но там это явление, видимо, более редкое. У южнокурильской кунджи выделяются группы, различающиеся по сезонам размножения [Броневский и др., 1974]. Морфометрическим признакам кунджи свойственна незначительная клинальная изменчивость (табл. 45).

Следует заметить, что представление о кундже как о морфоэкологически малоизменчивом монотипическом виде ставится под сомнение существованием в Японии двух близкородственных ей пресноводных видов *S. pluvius* (Hilgendorf) и *S. imbricus* Jordan et McGregor. Первый отличается от нее наличием на боках красноватых пятен, второй — наличием пятен на верхней части головы (отсутствующих у кунджи). Как пишут в связи с этим Х. Каванабе и соавторы [Kawanabe et al., 1985], большинство японских ихтиологов после длительного периода разногласий (а по сути дела — анализа) пришли к мнению, что на Японском архипелаге обитают два хорошо различимых вида (или две группы ви-

дов) гольцов: *S. malma* и *S. leucomaenis*. В последний они включают виды *S. pluvius* и *S. imbricus*. При этом отмечается как курьез, что подобное мнение отражено не в научных публикациях, а в научно-популярной литературе. Таким образом, согласно этой точке зрения, кунджа, как и голец, должна считаться комплексным видом. Иного мнения придерживаются американские ученые, либо относя *S. pluvius* к группе *S. malma curilus*, входящей в *S. alpinus* complex [Behnke, 1980], либо считая его самостоятельным видом, близкородственным кундже [Cavender, 1980]. Поскольку по характеру окраски каждая особь *S. leucomaenis*, *S. pluvius* и *S. imbricus* может быть идентифицирована, есть формальное основание считать их таксономическими видами. Однако независимо от решения этого вопроса (комплексный вид или комплекс видов) можно сделать вывод, что на юге ареала формообразовательные процессы у кунджи шли интенсивнее, чем на севере, и это привело к созданию группы форм или видов, более близких к ней, чем к другим представителям рода гольцов. Хотелось бы в связи со сказанным отметить одну особенность формообразования у лососевых на Японском архипелаге. Мелкие красные пятна на боках тела, не свойственные кундже на большей части ареала, появляются у нее (или у близкородственного ей вида) в Японии — там же, где подобный признак появляется у вида *Oncorhynchus rhodurus*, близкородственного симае. Нигде более у представителей рода *Oncorhynchus* красных пятен не отмечено. Подобный факт, видимо, объясняется гомологической параллельной изменчивостью окраски, проявляющейся у разных видов в сходных условиях. В отношении гольцов мы отсылаем к работе К.А. Савvaitовой [1969].

Таблица 45. Географическая изменчивость некоторых меристических признаков кунджи

Район, водоем	Жаберные тычинки	Пилорические придатки	Позвонки
Камчатка ¹	$\frac{15-20}{18,5\pm 0,33}$	$\frac{16-23}{20,0}$	$\frac{62-64}{62,6\pm 0,18}$
зал. Мотыклейский ²	$\frac{17-22}{19,2\pm 0,22}$	$\frac{16-23}{19,9\pm 0,31}$	$\frac{60-64}{62,2\pm 0,16}$
р. Кава (бассейн оз. Чукча) ³	$\frac{17-21}{18,7\pm 0,14}$	$\frac{13-22}{18,3\pm 0,35}$	$\frac{60-64}{61,6\pm 0,12}$
р. Поронай	$\frac{17-21}{19,1\pm 0,17}$	$\frac{16-27}{21,5\pm 0,35}$	$\frac{60-65}{61,9\pm 0,19}$
р. Богатая	$\frac{17-22}{18,9\pm 0,39}$	$\frac{16-24}{21,0\pm 0,21}$	$\frac{59-63}{61,5\pm 0,17}$
р. Очепуха	$\frac{15-22}{19,3\pm 0,25}$	$\frac{16-25}{21,3\pm 0,27}$	$\frac{60-63}{61,0\pm 0,20}$
о. Итуруп ⁴	16,8±0,20	—	—
о. Кунашир ⁵ (оз. Лагунное, Песчаное, Серебряное)	$\frac{15-20}{17,9\pm 0,21}$	$\frac{15-33}{21,3\pm 0,36}$	—

Примечание. 1 — [Савvaitова, 1964]; 2 — [Волобуев, Никулин, 1975]; 3 — [Волобуев и др., 1985]; 4 — [Андреев, Дулепов, 1971]; 5 — [Савvaitова, 1966].

В числителе — пределы колебаний показателей, в знаменателе — средние данные.

Если видовая самостоятельность кунджи не вызывает сомнений (за исключением ее спорных отношений с двумя упомянутыми японскими видами), то ее филогенетические отношения в пределах рода *Salvelinus* менее очевидны. Ввиду большого сходства с гольцом по морфометрическим признакам и образу жизни кунджа провизорно включается в подрод *Salvelinus* [Behnke, 1980], в то же время, на основании сходства окраски и кариотипов предполагается возможность более близкого родства с *S. namaykush*, входящим в подрод *Cristivomer* [Behnke, 1980; Savvaitova, 1980]. Р.Х. Бенке и К.А. Савvaitова считают виды *S. leucomaenis*, *S. fontinalis* и *S. namaycush* более древними, хорошо дивергировавшими по сравнению с *S. alpinus* complex.

Миграции

Миграции кунджи во многом напоминают описанные миграции гольца. Личинки после выхода из грунта в апреле — июне держатся на мелководьях. В течение летних месяцев сеголетки расселяются по руслу реки, при этом часть из них мигрируют на участки, расположенные выше нерестилищ, а часть опускаются на нижележащие. Сеголетки длиной до 10 см обитают на мелких плесах и перекатах, в местах с относительно слабым течени-

ем и песчанно-галечным дном. В это время им свойственно ярко выраженное территориальное поведение. В ноябре молодь собирается на зимовку в глубоких местах, обычно расположенных по течению ниже мест летнего нагула. В апреле молодь покидает места зимовки и вновь расселяется по руслу. По мере роста молодь занимает более глубокие и обширные участки русла, заселяя в массе своей все более нижние участки рек. Из табл. 46 следует, что в пределах каждого возрастного класса более крупная молодь обитает ниже по течению, чем мелкая. В крупных реках молодь держится выше участков с равнинным течением.

Таблица 46. Возрастной состав (%) и средняя длина молоди кунджи различных годовых классов в реках Айруп и Ударница в августе — сентябре 1977 г.

Река, участок русла	0+	1+	2+	3+	4+
Айруп					
верховье	<u>55,3</u>	<u>39,6</u>	<u>5,1</u>	—	—
	4,9	8,2	11,8		
среднее течение	<u>31,5</u>	<u>26,5</u>	<u>42,0</u>	—	—
	5,2	9,1	13,3		
низовье	<u>11,2</u>	<u>41,8</u>	<u>45,0</u>	<u>2,0</u>	—
	5,8	10,0	14,3	24,6	
Ударница					
верховье	<u>42,5</u>	<u>43,2</u>	<u>14,3</u>	—	—
	5,0	7,9	11,7		
среднее течение	<u>38,0</u>	<u>60,5</u>	<u>1,5</u>	—	—
	5,5	10,0	18,0		
низовье	—	<u>24,7</u>	<u>72,3</u>	<u>3,0</u>	—
		12,2	15,7	21,5	
эстуарий	—	<u>26,9</u>	<u>52,2</u>	<u>-16,7</u>	<u>4,2</u>
		12,5	17,0	23,7	28,0

Примечание. В числителе — возрастной состав, в знаменателе — длина молоди.

Скат молоди в море происходит в возрасте 2–4 лет. На севере Сахалина среди покатников преобладают 3–4-годовики, на юге — 2–3-годовики. Начинается скат в мае в реке Богатая, в 1971 г. он длился до середины августа. В море молодь нагуливается до сентября — октября, после чего заходит на зимовку в низовья рек или в солонатоводные озера, где обитает при солености не более 6 ‰. До первого нереста кунджа скатывается в море в течение 2–4 лет. Во время морского нагула она избегает длительного пребывания в воде с высокой соленостью, не уходит далеко от берега и неоднократно в течение лета заходит на несколько дней в пресную или слабосоленую воду. Повторный скат кунджи в море происходит в более сжатые и ранние сроки (мае — начале июня) [Гриценко, Чуриков, 1976]. Нерестовая миграция половозрелой кунджи происходит с конца июля до начала сентября. Следовательно, морской нагул половозрелых особей длится 1,5–2,0 мес. Производители поднимаются в верховья рек, где нерестуют с последних чисел августа до первой декады октября, после чего скатываются на зимовку в низовья рек, солонатоводные лагуны, а в крупных реках, таких как Поронай, — в омуты равнинной части русла. Нерест у кунджи неоднократный, в связи с чем половозрелые особи могут два-три раза скатываться в море. Однако, судя по возрастному составу (см. ниже), большинство особей кунджи, подобно гольцу, нерестуют один раз в жизни. Дополнительным свидетельством различий мест морского нагула гольца и кунджи является их разная травмированность миногой. У гольцов она гораздо выше [Гриценко, Чуриков, 1976].

Возраст, размеры, созревание, плодовитость

В реках возрастной состав молоди лососей (в том числе и кунджи) определяется как урожайностью поколений, так и долей покатников в каждом возрастном классе. Стадо молоди, начиная со второй половины лета, т.е. после ухода из реки покатников, включает четыре возрастные группы (0+–3+). Наибольшая длина молоди в реках 23 см. Стадо покатников состоит из трех возрастных групп, среди которых преобладают 3–4-годовики (рис. 77). Кунджа скатывается в море при меньших по сравнению с гольцом размерах (табл. 47). Длина преобладающего числа покатников 15–20 см. Нерестовое стадо кунджи включает как производителей-мигрантов, так и карликовых самцов [Гриценко, 1969а; Иванков, Броневский, 1975]. Карликовые самцы представлены 2- и 3-летками. Длина их

колеблется от 99 до 200 мм. Нерестовые мигранты представлены возрастными группами 3+-8+. Возрастной и размерный состав нерестовых мигрантов кунджи больших рек, а также малых рек, впадающих в море, существенно отличается от такового у кунджи из рек, впадающих в солоноватоводные озера. Созревание у первых начинается в возрасте 5-6 лет, большинство особей созревают на 6-8-м году, у незначительной части особей первое созревание наступает в возрасте 8+ (рис. 78). Длина производителей в Поронае колебалась от 59 до 78 см (рис. 79), масса — от 1,9 до 5,7 кг. Несколько превосходит ее по возрасту и размерам кунджа Мотыклейского залива [Волобуев, Никулин, 1975]. В Ударнице, впадающей в озеро Тунайча, кунджа гораздо мельче. Созревание проходной части стада наступает при меньших размерах и в более молодом возрасте. Длина производителей-мигрантов колебалась от 33 до 66 см, масса — от 0,2 до 2,4 кг. Между карликовыми самцами и самками-мигрантами разрыв в размерах тела незначителен, скорее уместно говорить о плавном переходе. В стаде кунджи река Ударница присутствуют мелкие проходные самцы и самки, которые по размерам напоминают каюрок. Исследование отолитов не позволяет, однако, однозначно установить продолжительность морского нагула этих особей до первого созревания. В пределах Ударницы производители, идущие в мелководный приток, гораздо мельче производителей, идущих в основное русло (см. рис. 79, 80).

Таблица 47. Длина и масса покатников кунджи разного возраста в лимане Богатой и Ныйском заливе

Водоем, год наблюдений	Возраст, лет	Длина тела, см	Масса, г
Лиман Богатой, 1971 г.	2	15,1	33
	3	17,8	49
	4	20,6	102
<i>Ныйский залив</i>			
1972 г.	3	18,6	57
	4	21,8	100
1973 г.	3	20,0	84
	4	22,4	100

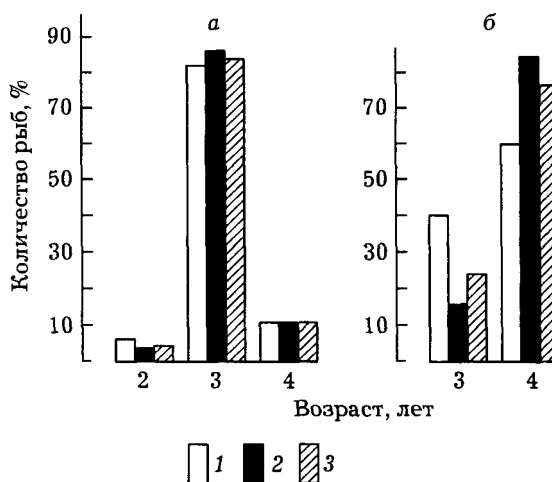


Рис 77. Возрастной состав покатной молоди кунджи в реке Богатая, 1971 г. (а) и заливе Ныйский, 1973 (б): 1 — самки, 2 — самцы, 3 — оба пола

В Поронае соотношение полов среди нерестовых мигрантов приблизительно 1:1, в Ударнице на долю самок приходится 2/3 численности. Малое количество проходных самцов компенсируется карликовыми, состоящими на 59 % из 2-леток и на 41 % из 3-леток.

Плодовитость кунджи имеет популяционные особенности. На южном Сахалине у кунджи из рек, впадающих в озера, плодовитость невелика: 400-1910 икринок. В Поронае плодовитость колеблется от 2060 до 5810 икринок. При этом плодовитость одноразмерных особей кунджи из Ударницы ниже, чем у поронайской кунджи или кунджи северной части материкового побережья Охотского моря (рис. 81).

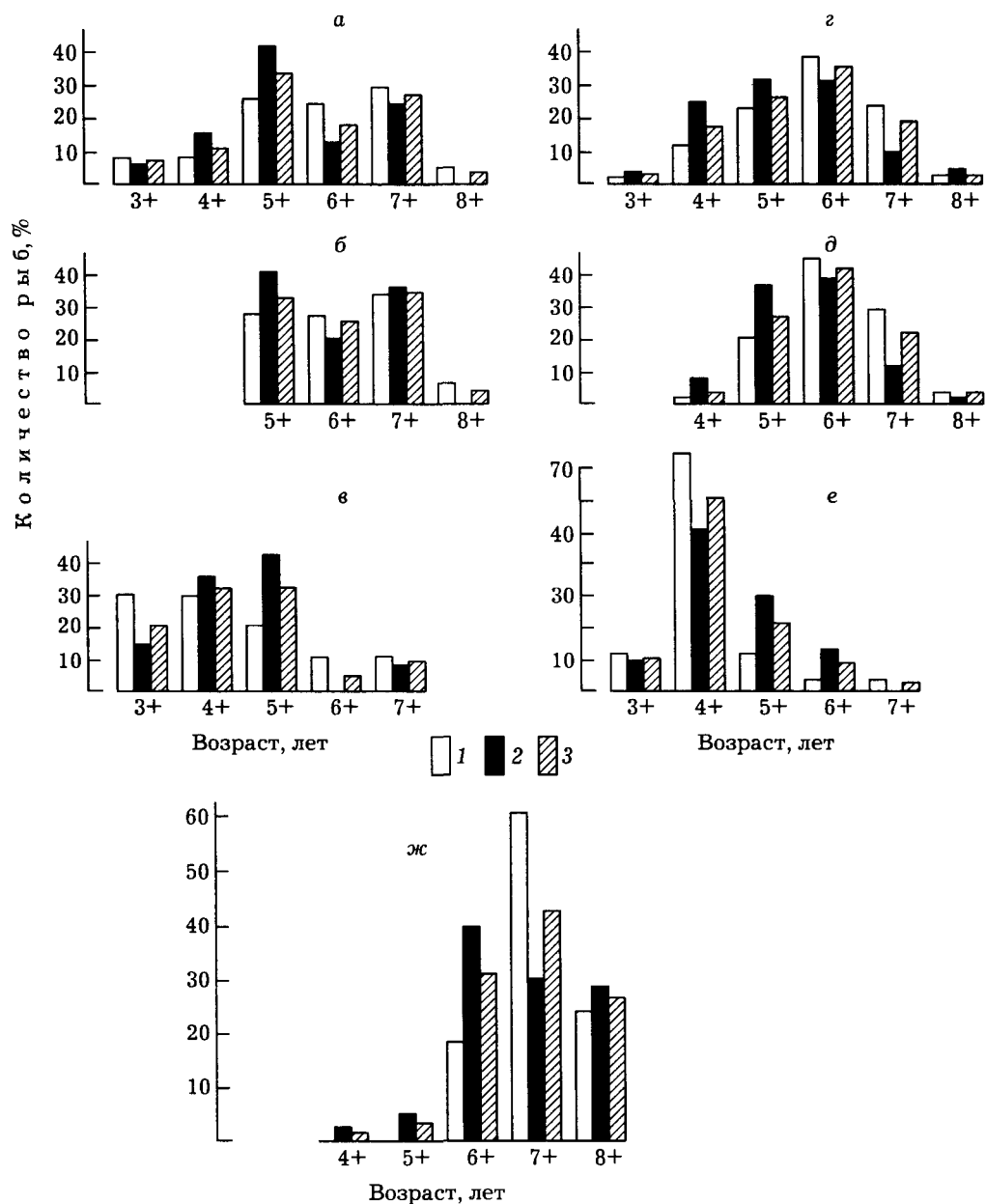


Рис. 78. Возрастной состав кунджи в Ныйском заливе (а-е) и в реке Поронай (ж): а — нагульное стадо, 1972 г.; б — нерестовое стадо, 1972 г.; в — незрелая часть нагульного стада, 1972 г.; г — нагульное стадо, 1973 г.; д — нерестовое стадо, 1973 г.; е — незрелая часть нагульного стада, 1973 г.; ж — нерестовое стадо реки Поронай, 1965, 1966 гг. (1 — самки, 2 — самцы, 3 — оба пола)

Сопоставление наших данных с данными других исследователей [Савваитова, 1964, 1966; Волобуев и др., 1985] позволяет сделать вывод о том, что повсеместно в ареале кунджа, обитающая в бассейнах как солоноватоводных, так и пресных озер, обладает признаками карликовости. Это, видимо, связано с тем, что значительная часть особей после ската из рек надолго задерживается в озерах, а возможно, и вообще не уходит в море.

Длина и масса особей в нагульно-нерестовых стадах кунджи значительно различаются в зависимости от количества лет, прожитых в реке до ската. Наиболее существенно это различие в младших возрастных группах. Так, 4-годовалые рыбы, скатившиеся из рек в 2-годовалом возрасте, превосходят своих одногодков, скатившихся в 3-годовалом возрасте, по длине в 1,5 и по массе — более чем в 2 раза. Однако, 6-7-годовики, скатившиеся в возрасте 2 лет, несколько превосходя по длине рыб, скатившихся в возрасте 3 лет, уступают им по массе вследствие того, что среди них имеется значительный процент особей, истощенных нерестом (табл. 48).

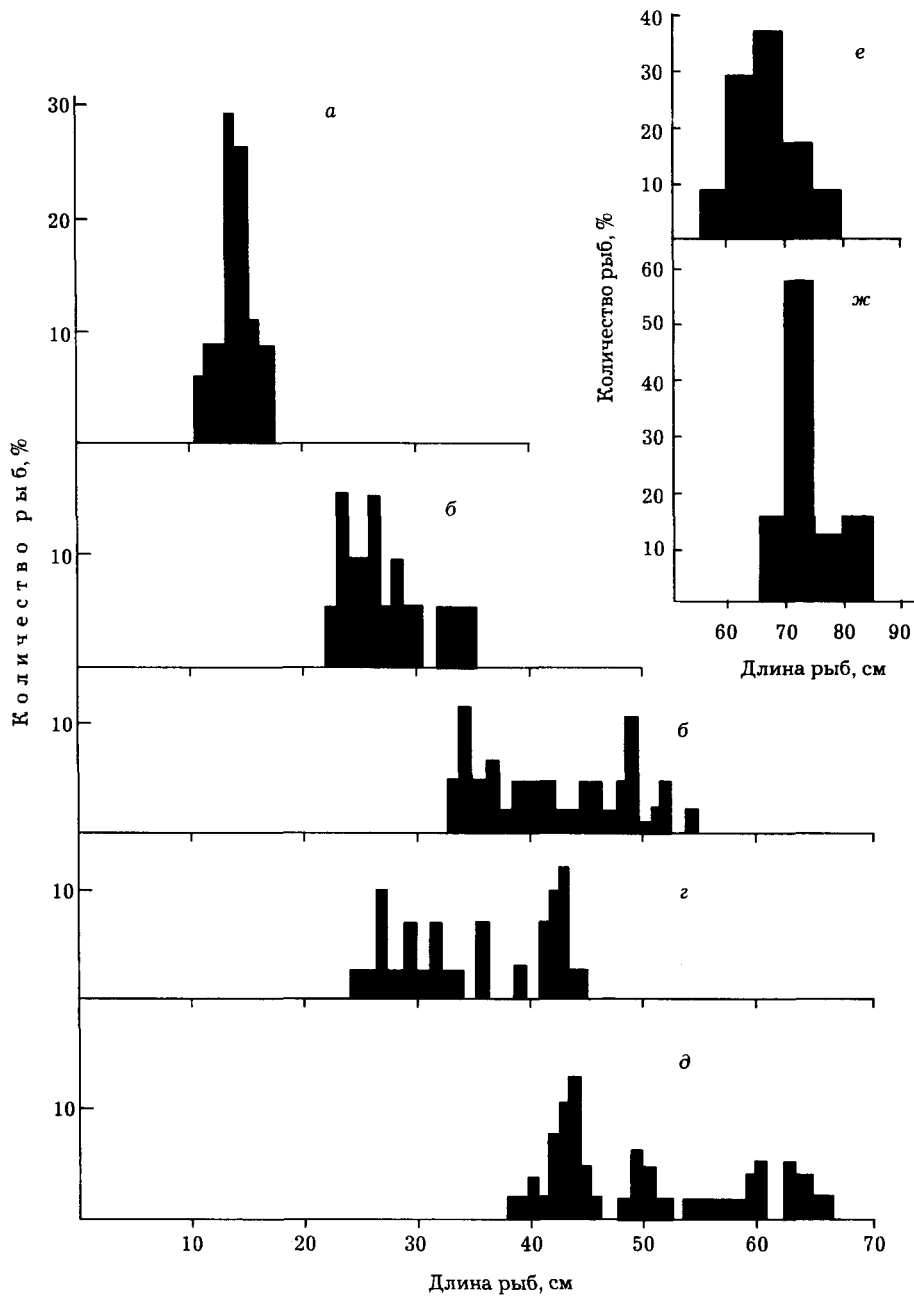


Рис 79. Размерный состав половозрелой кунджи (%). Левая колонка в реке Ударница, правая колонка — в реке Поронай: а — карликовые самцы, б — самцы (приток), в — самцы (основное русло), г — самцы (основное русло), д — самки (основное русло); е — все самцы, ж — все самки

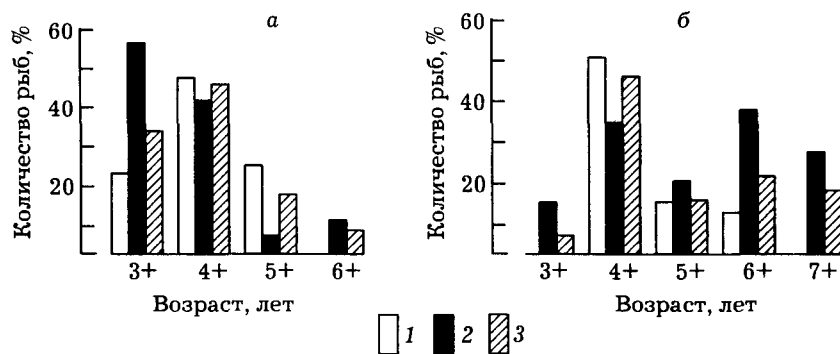


Рис 80. Возрастной состав половозрелой кунджи в реке Ударница в 1977 г.: а — приток; б — основное русло (1 — самки, 2 — самцы, 3 — оба пола)

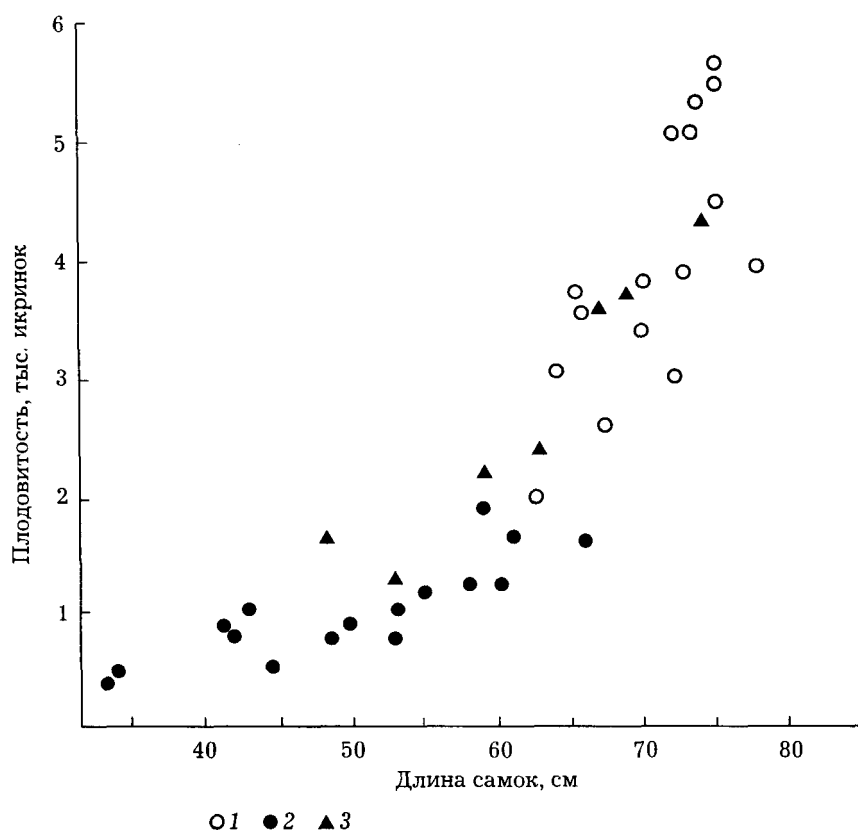


Рис 81. Плодовитость кунджи разных размеров: 1 — р. Ударница; 2 — р. Поронай; 3 — Мотыклейский залив (средняя плодовитость размерных групп дана по Волобуеву [1978])

Таблица 48. Соотношение особей, скатившихся из рек в возрасте 2–4 лет, в различных поколениях кунджи, их длина и масса (Ныйский залив, 1973 г.)

Возраст, лет	Соотношение особей, %	Длина тела, см	Масса, г
4 ₄	51,2	22,4	110
4 ₃	44,2	30,9	295
4 ₂	4,6	40,5	638
5 ₄	16,3	37,9	489
5 ₃	69,4	41,8	711
5 ₂	14,3	42,4	708
6 ₄	19,0	44,5	778
6 ₃	75,0	46,3	901
6 ₂	6,0	47,6	880
7 ₄	42,6	49,9	1170
7 ₃	55,3	53,3	1388
7 ₂	2,1	50,5	1110

Нерест

Икра кунджи желтого или светло-оранжевого цвета. Диаметр икринок, вышедших из фолликул, колеблется от 4,0 до 6,1 мм. Нерест кунджи происходит с конца августа до второй декады октября. При этом около 80 % особей нерестуют в сентябре. Нерестилища расположены в верхнем течении рек, преимущественно выше основных нерестилищ горбуши и ниже нерестилищ сими. До наших наблюдений описаний нереста и нерестилищ кунджи в литературе не имелось. В работе С. Кимуры [Kimura, 1977] описывается нерест *S. imbricus*. Мы изучали нерест в реках Ударница и Айруп в 1977 г. Производители кунд-

жи устраивают гнезда преимущественно в местах перехода плесов в перекаты там, где усиливается проникновение в грунт поверхностного стока. Однако некоторая часть гнезд расположена на пологих склонах глубоких плесов в местах с замедленным течением. Площадь нерестовых бугров колебалась в зависимости от размеров самок от 0,12 до 1,3 м². Глубина расположения бугров на стрежне реки 20-40 см, на плесах — 50-60 см. Нами было вскрыто вскоре после нереста 10 бугров кунджи, в которых находилось от 53 до 1270 икринок (в среднем 430). Глубина закладки икры в грунт 10-25 см. Часть бугров, находящихся на стрежне, устроена на месте бугров горбуши. Около нерестящихся самок находится, как правило, один крупный проходной самец и до 5 экз. карликовых. Мелкие самки нередко нерестуют только с карликовыми самцами.

Питание

Подобно гольцу, кунджа является эврифагом, с большой легкостью переходящим в отдельные периоды жизни на хищничество [Савваитова, 1964; Гриценко, 1969в; Рухлов, 1969; Андреев, Дулепов, 1971; Гриценко, Чуриков, 1977а; Волобуев и др., 1985]. Молодь в реках потребляет донных беспозвоночных и воздушных насекомых (в летние месяцы). В период нереста тихоокеанских лососей она переходит на питание их икрой, а в период ската молоди кеты и горбуши в ряде случаев поедает ее в значительных количествах [Рухлов, 1969; Андреев, Дулепов, 1971; Хоревин и др., 1981; Гриценко и др., 1987] (рис. 82).

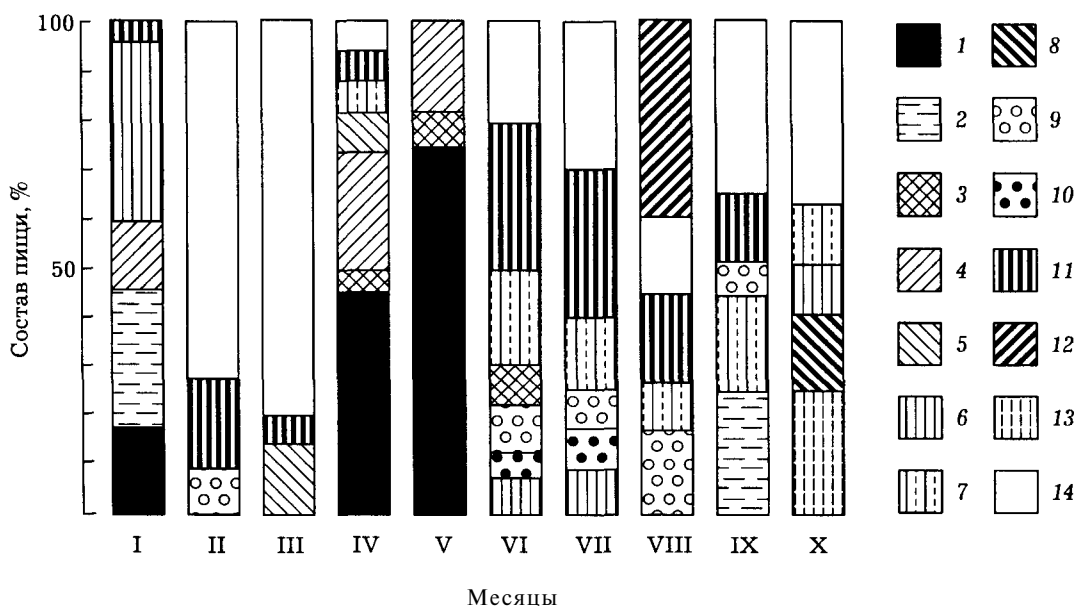


Рис. 82. Состав пищи молоди кунджи в различных реках Сахалина: I — Очепуха (май); II — Очспуха (август); III — Ясноморка (август); IV — Поронай (сентябрь, 1965 г.); V — Поронай (сентябрь, 1966 г.); VI — Айруп (июль, особи длиной менее 10 см); VII — Айруп (особи длиной более 10 см); VIII — Ударница (июль, особи длиной менее 10 см); IX — Ударница (июль, особи длиной более 10 см); X — Танги (август): 1 — икра лососей; 2 — молодь лососей; 3 — сненка; 4 — личинки настоящих мух; 5 — личинки поденок; 6 — личинки ручейников; 7 — личинки жуков; 8 — личинки стрекоз; 9 — ракообразные; 10 — моллюски; 11 — прочие донные беспозвоночные; 12 — неопределенные остатки пищи; 13 — мелкие камни; 14 — воздушные насекомые

В эстуарии реки Богатая смолты и вальчаки, мигрирующие в море, поедают преимущественно ракообразных (в основном гаммарид), в питании смолтов, кроме того, присутствуют донные личинки насекомых и рыба (табл. 49). В Ныйском заливе основу питания покатной молоди и нагульных особей составляют мизиды и рыба (тихоокеанская сельдь, дальневосточная навага, малоротая и тихоокеанская корюшки, бельдюга, девятиглая колюшка, песчанка). Наибольшие индексы наполнения желудков наблюдаются в июне, — в начале морского нагула, после зимовки, когда рыба потребляет преимущественно мизид; в июле — августе в желудках доминирует рыба (рис. 83). По мере роста кунджи в ее питании уменьшается доля ракообразных и увеличивается доля рыб (рис. 84).

Таблица 49. Состав пищи кунджи в период ската в море (лиман реки Богатая), % по массе

Компонент пищи	Покатная молодь		Вальчаки
	25 июня — 5 июля	21 июля — 1 августа	31 мая — 1 июля
Боклопавы	63,8	68,4	99,5
Мизиды	2,4	6,5	—
Кумовые	2,1	7,1	—
Воздушные насекомые	6,5	11,5	—
Личинки			
поденок	5,0	2,6	—
ручейников	2,5	1,6	—
веснянок	5,4	0,1	—
Мотыль	—	—	—
Неопределенная рыба	11,8	—	0,5
Прочая пища	0,5	—	—
Количество исследованных рыб, экз.	24	21	12
Количество питавшихся рыб, %	95,8	100,0	41,7
Средний индекс наполнения желудка, ‰	98,4	62,2	19,8

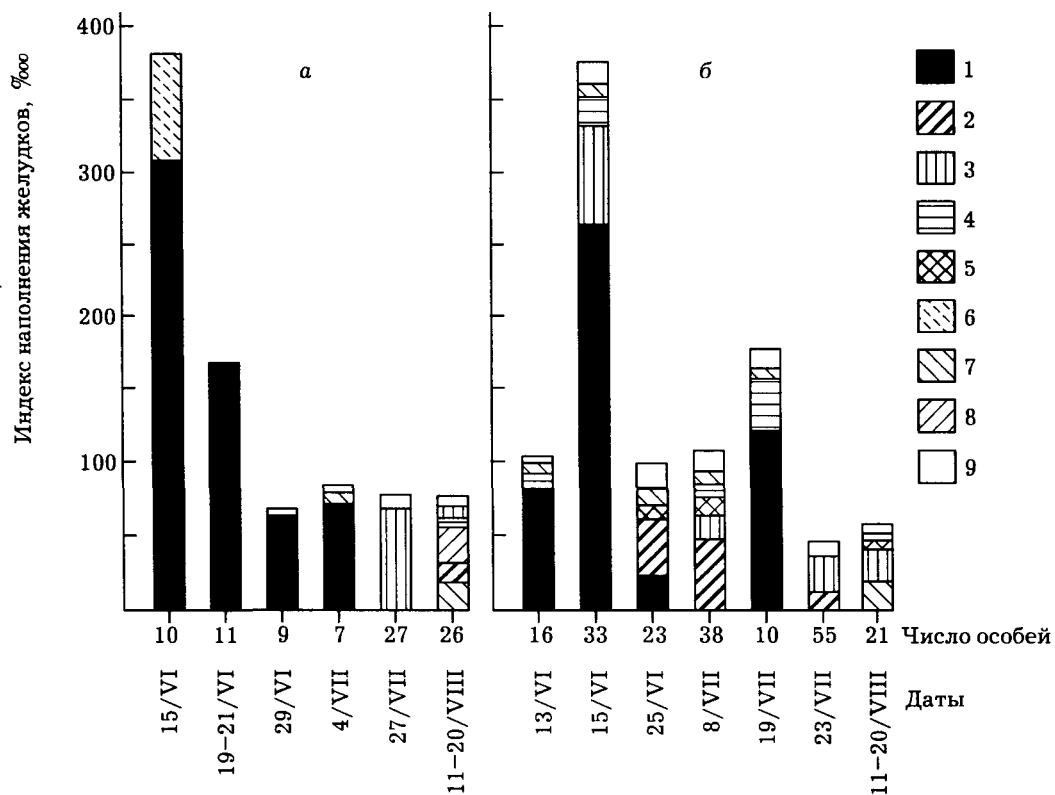


Рис 83. Состав пищи покатной молоди (а) и особей нагульного стада (б) кунджи в Ныйском заливе в июне — августе 1973 г.: 1 — мизиды; 2 — тихоокеанская сельдь; 3 — дальневосточная навага; 4 — малоротая корюшка; 5 — тихоокеанская корюшка; 6 — бельдюга; 7 — девятиглая колюшка; 8 — песчанка; 9 — прочие

Избирательность потребления кунджей рыб определенных размеров хорошо иллюстрирует рис. 85, на котором изображен размерный состав рыб, извлеченных из желудков кунджи длиной 41-50 см. Кривая размерного состава имеет две вершины: первую составляет девятииглая колюшка, вторую — сельдь, навага, корюшка, бельдюга и др. Такое соотношение размеров потребленных рыб хорошо согласуется с общим характером питания кунджи, являющейся как хищником, так и макропланктофагом. Потребляя мелких рыб, таких как молодь горбуши, кеты или колюшки, кунджа выступает, по сути дела, в качестве макропланктофага, так как размеры этих рыб не отличаются существенно от размеров мизид (25-30 мм). Видимо, кунджа потребляет мелких рыб, встречая их большие скопления, сопоставимые со скоплениями мизид, когда потребление становится энергетически выгодным. Кунджу, поедающую более крупных рыб, следует рассматривать в качестве типичного хищника. Аналогичный характер питания наблюдается у кунджи, нагуливающейся в озерах южного Сахалина [Савваитова, 1964].

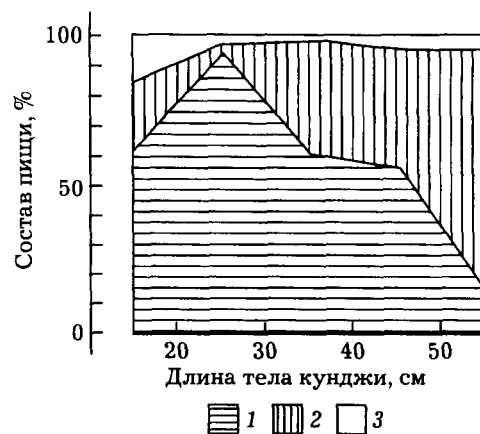


Рис. 84. Изменение состава пищи кунджи по мере ее роста:
1 — ракообразные; 2 — рыба;
3 — прочая пища

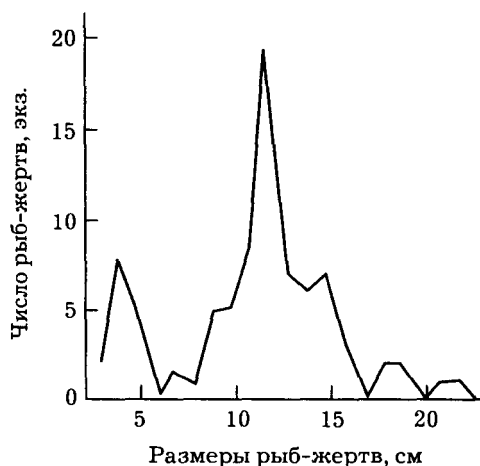


Рис. 85. Размерный состав рыб — жертв кунджи

Промысел

Кунджа добывается как прилов при промысле горбуши; кроме того, в период морского нагула ведется ее специализированный промысел второстепенными заготовителями. Значительная часть кунджи (половозрелой и молоди) вылавливается рыбаками-любителями в реках и озерах. Уловы кунджи в конце 40-х — начале 50-х годов достигали 1 тыс. т. В последние 10-15 лет ежегодный вылов колеблется от 200 до 300 т. Далеко не весь улов кунджи учитывается статистикой. Видимо, он на 30-40 % выше официального. Существующий подход к использованию запасов кунджи представляется близким к оптимальному. В дополнение к нему, однако, следует организовать отлов кунджи с целью биологической мелиорации в местах выпуска молоди с рыбоводных заводов, так как кунджей потребляется в ряде случаев значительная часть их продукции [Воловик, 1966].

Выводы

1. Кунджа является морфоэкологически относительно стабильным видом, у которого микроэволюционными преобразованиями затронуты только популяции, обитающие на крайнем юге ареала.

2. Практически идентификация кунджи проводится на основании особенностей окраски, хотя таксономическая обособленность ее подтверждается данными кариологии и гибридизации ДНК.

3. Молодь кунджи проводит в пресной воде до ската 2-4 года, после чего начинает на летние месяцы скатываться в море или в солонатоводные озера. До созревания особи совершают два-четыре подобных ската.

4. В период морского нагула кунджа не совершает протяженных миграций, придерживается опресненных участков моря и на зимовку возвращается в реки.

5. Созревание кунджи происходит в возрасте 4-9 лет. Большинство особей нерестятся один раз в жизни.

6. Основная масса кунджи нерестится в сентябре. По характеру нереста кунджа является облигатным литофилом, закапывающим икру в грунт, так же как и лососи рода *Salmo* и *Oncorhynchus*. Наряду с проходными самцами в нересте принимают участие карликовые самцы.

7. Кунджа из рек, впадающих в пресные или солонатоводные озера, отличается меньшими размерами, плодовитостью и более ранним созреванием от кунджи из рек, впадающих в море или в большие заливы.

8. По характеру питания кунджа является эврифагом, легко переходящим к хищничеству. В пресных водах молодь потребляет преимущественно бентических личинок насекомых, а также имаго воздушных насекомых. Во время морского нагула кундже свойственны макропланктофагия и хищничество. По мере роста кунджи, скатывающейся из рек, в ее рационе уменьшается доля ракообразных и увеличивается доля рыб. В отдельных случаях кунджа поедает значительное количество покатной молоди кеты и горбуши.

Глава XI

Род таймени *Hucho* Günther

До недавнего времени считалось, что род *Hucho* представлен пятью видами: *H. hucho* (L.) — дунайский лосось (бассейн Дуная), *H. taimen* (Pallas) — сибирский таймень (реки Сибири, а также бассейны рек Печора и Кама), *H. perryi* (Brevoort) — сахалинский таймень (реки Приморья, Сахалина, Хоккайдо и северной части Хонсю), *H. ishikawai* Mori (река Ялу, Корейский п-ов), *H. bleekeri* Kimura (верховья Янцзы) [Берг, 1948; Nakamura, 1963]. Исследованиями последних двух десятилетий было показано, что различия, существующие между *H. hucho* и *H. taimen*, незначительны и соответствуют скорее подвидовому уровню. Практически различить их можно только по характеру брачной окраски [Шапошникова, 1968; Гриценко, Чуриков, 1980; Holcik, 1982]. Номенклатурное объединение этих двух видов было проведено Ю. Холчиком с сотрудниками [Holcik, et al., 1984]. По приоритету дунайский лосось рассматривается в качестве номинативного подвида *H. hucho hucho*, за сибирским тайменем закреплено название *H. hucho taimen*. К подвиду *H. hucho hucho* Ю. Холчик с сотрудниками относят только дунайского лосося.

Биология видов *H. ishikawai* и *H. bleekeri* практически не изучена, описаны они по единичным экземплярам, в связи с чем, нам кажется, их следует рассматривать как выделенные провизорно. Первый из них, по мнению Ю. Холчика и соавторов [Holcik, et al., 1984], возможно, является синонимом *H. hucho taimen*, так как у обоих число прободенных чешуи в боковой линии меньше числа поперечных рядов чешуи. У сахалинского тайменя значения этих признаков практически одинаковы. В пользу реальности *H. bleekeri* свидетельствует малое число пилорических придатков (табл. 50). К сожалению, в описании данного тайменя С. Кимура [Kimura, 1934] не приводит точного значения этого признака, указывая, что придатков более 60.

Таблица 50. Меристические признаки тайменей

Признак	<i>H. hucho hucho</i> ¹	<i>H. hucho taimen</i> ²	<i>H. perryi</i> ³	<i>H. ishikawai</i> ⁴	<i>H. bleekeri</i> ⁵
<i>squ</i>	180–240	60–242	100–121 *	150	150
<i>ll</i>	130–160	1107–194	97–122	126	–
<i>sb</i>	13–19	11–18	10–22	13	14
<i>rb</i>	10–11	11–13	9–13	–	12
<i>p. app</i>	200	160–260	184–254	–	60
<i>vert</i>	–	64–72	55–61	–	61

* Максимальное число, видимо, несколько больше 121, т. к. максимальное число прободенных чешуй — 122. К сожалению, у экземпляра с количеством *ll* = 122 не было подсчитано *squ*.

Примечания: 1 — [Holcik et al., 1984; Шапошникова, 1968].

2 — [Варпаховский, 1899; Исаченко, 1912; Березовский, 1924; Борисов, 1928; Сыч-Аверинцев, 1932; Никольский, 1956; Подлесный, 1958; Карантонис и др., 1958; Кириллов, 1962, 1972, 1976; Лукьянчиков, 1967; Мишарин, Шугило, 1971; Калашников, 1978].

3 — [Бушуев, 1983; Kimura, 1966; наши данные].

4 — [Mori, 1928].

5 — [Kimura, 1934; Holcik et al., 1984].

Существенной ревизии подвергся родовой статус тайменей. В. Владыков [Vladykov, 1963] на основании особенностей географического распространения и образа жизни и Г.Х. Шапошникова [1968] на основании остеологических различий между сахалинским тайменем и тайменями дунайским и сибирским выделяют первый вид в монотипический подрод *Parahucho* Vladykov. Этот подрод характеризуется проходным образом жизни, наличием костной пластины на *basibranchialia*, наличием мелких зубов посередине *linguale*, выступом внешнего края *frontale* над *sphenoticum*. Обоснованность подобного разделения принимается Ю. Холчиком [НоШк, 1982]. В.П. Васильев на основании различий кариотипов допускает вероятность принадлежности *Я. perryi* и *Я. hucho* к разным родам: у *Я. hucho hucho* $2n = 82$; $NF = 106$; у *Я. h. taimen* $2n = 84$; $NF = 102$; у *Я. perryi* $2n = 62$; $NF = 100$ [Васильев, 1985].

Подобное разделение рода тайменей не представляется обоснованным. Чисто субъективно перечисленные различия нам кажутся недостаточными для выхода за рамки известной осторожности, требуемой при выделении монотипических таксонов крупнее вида, ибо род тайменей практически воспринимается как целостное природное явление, сопоставимое с такими явлениями (и качественно отличное от них), как роды голецов или тихоокеанских лососей. Более того, если *Я. hucho* и *Я. taimen* являются единым видом (как это считают Г.Х. Шапошникова и Ю. Холчик), то, сравнивая его с *Я. perryi*, следует говорить не об отдаленности последнего от "компактной группы видов", а лишь о дистанции между двумя видами, что существенно уменьшает основания для таксономического подразделения рода.

В вопросе о двух подвидах вида *Я. hucho* мы считаем необходимым сделать следующее уточнение. Поскольку основой для идентификации подвидов служит тип брачной окраски, таймень бассейна Камы должен быть отнесен по этому признаку к подвиду *Я. hucho hucho*, а не к *Я. hucho taimen* (рис. 86), в связи с чем следует говорить о европейском и сибирском подвидах *Я. hucho*, граница между которыми проходит по Уралу.

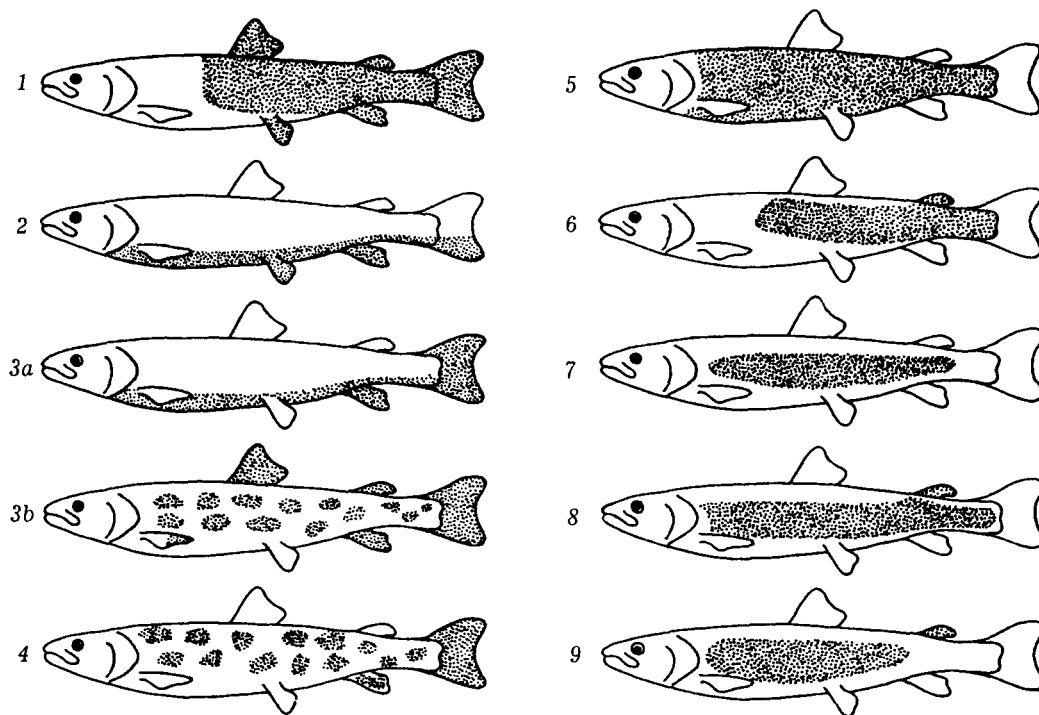


Рис 86. Расположение красных пигментных пятен на теле тайменей рода *Hucho hucho perry* (1 — Сахалин, наши данные); *H. h. taimen* (2 — Амур [Никольский, 1956]; 3a — Лена [Кириллов, 1972]; 3b — Лена [Борисов, 1928]; 4 — Байкал, Ангара [Мишарин, Шутило, 1971]; *H. h. hucho* (5 — европейские водоемы Урала [Цеханович, 1936]; Дунай [Правоченский, Колдер, 1968]; 6-9 — реки бассейна Дуная [Холчик и др., 1984]. Рисунок заимствован из книги Холчика и др., 1984. Различия в расположении красного пигмента на рис. 5 и 6-9 объясняются тем, что в работах Ю.В. Цехановича, Правоченского и Колдера дается слишком общее описание окраски, тогда как Холчиком и соавторами описания делались специально. Генерализованное описание расположения красного пигмента на рис. 6-9 даст такую же картину, как на рис. 5

Попытка систематизировать имеющиеся в литературе сведения по нерестовой окраске тайменей показала, что в Сибири встречаются два типа окраски, не связанные с половым диморфизмом (см. рис. 86). Это позволяет предположить существование двух репродуктивно обособленных форм тайменя. Подобные различия в окраске могут быть использованы в качестве ориентира в дальнейших исследованиях систематики тайменей.

В пределах ареала сахалинский таймень предстает морфоэкологическим однородным видом. Межпопуляционные различия меристических признаков у него незначительны. Закономерные изменения отмечаются только по числу позвонков, которое на Сахалине и Хоккайдо выше у северных популяций и у материковых популяций выше, чем у островных, расположенных на той же широте (табл. 51).

Миграции тайменя сходны с миграциями кунджи. Молодь, вышедшая из бугров, в июне — начале июля расселяется по прогреваемым мелководьям у песчаных и галечных кос после того, как с них произошла откочевка молоди других лососей. Начиная с годовалого возраста, молодь населяет в реках специфические станции: большие омуты или относительно глубокие и обширные плесы с медленным течением, с заиленным песчаным или галечным дном, с нависающими или упавшими в реку деревьями у подмытого берега. Молодь избегает участков с частым чередованием плесов и перекатов, поэтому ее нет в верховьях малых рек. В таких реках, как Танги и Первая Речка, для нагула молоди тайменя пригодны площади лишь в нижнем течении. В целом в малых реках площадь, используемая молодью тайменя для нагула, меньше нагульной площади молоди гольца, кунджи, сима или кижуча. По мере роста молодь тайменя расселяется по руслу реки, используя в Тыми и Поронае для нагула не только верхнее течение, но и равнинную часть основного русла. В период зимовок таймень скапливается на ямах отдельно от других видов рыб. В крупных реках (Тынь) молодь тайменя нагуливается до 5-7 лет, достигая длины 40-50 см, в малых реках (Танги, Первая Речка) молодь задерживается до 2-4 лет, вырастая до 10-25 см [Крыхтин и др., 1964; Гриценко и др., 1974; Гриценко, Чуриков, 1977]. О скате молоди тайменя из малых рек в сравнительно молодом возрасте свидетельствует также нахождение в озерах южного Сахалина нагульных особей в возрасте 1+ и 2+ [Завгородняя и др., 1964].

Скат молоди начинается предположительно после прохождения пика весеннего паводка и заканчивается во время летней межени. Протяженных морских миграций таймень не совершает, о чем свидетельствуют его неоднократные заходы в пресную воду в течение летнего нагула. В конце сентября — начале ноября таймень возвращается на зимовку в низовья рек или озера. В низовьях малых рек зимуют только мелкие особи (длиной до 25 см). Более крупные рыбы, видимо, заходят в низовья соседних крупных рек или в озёра. Так, например, известны места зимовки тайменя в озере Тунайча. До первого созревания таймень совершает зимовально-нагульные миграции река — море в течение 3-5 лет.

Нерест тайменя происходит весной и в начале лета в пик паводка и на спаде паводковой волны, в Японии в марте — апреле [Kimura, 1966], на Сахалине в мае — июне. Перед началом нерестовой миграции таймень, видимо, еще подо льдом на некоторое время скатывается в море. В крупных реках нерестилища расположены в верховьях, в малых реках — в нижнем и среднем течении. Нерест тайменя практически не изучен. Известно, что, подобно другим лососям, он закапывает икру в грунт, устраивая нерестовые бугры [Kimura, 1966]. Однако у впервые созревающих самок чешуя перед нерестом не погружается достаточно глубоко в кожу, что делает сомнительным устройство устройства ими гнезд в грунте. У повторно нерестующих особей преднерестовые изменения кожных покровов выражены сильно и вполне защищают рыбу от травм при копании грунта. После нереста таймень, как правило, сразу же скатывается из рек. Нерест у него не ежегодный.

Возраст тайменя определялся по чешуе. У рыб длиной более 110 см годовые приросты чешуи крайне незначительны и плохо различимы, в связи с чем возраст наиболее крупных рыб, по нашим определениям, видимо, существенно занижен. В Ныйском заливе встречались нагуливающиеся особи в возрасте 5-16 лет при численном преобладании 6-10-годовиков (рис. 87). Нерестовое стадо р. Богатая представлено 8-16-годовиками с преобладанием 10-11-годовиков, в р. Набиль — 8-19-годовиками. Самцы тайменя начинают созревать на год раньше самок.

Рост тайменя в реке существенно отличается от роста в море (рис. 88). Начиная с 5 лет, у особей, нагуливающих в Тыми, длина тела заметно меньше, чем у рыб, скатившихся в Ныйский залив. Отставание это увеличивается к 7 годам. Наиболее крупный из увиденных нами тайменей был добыт в Ныйском заливе: длина его 134 см, масса 37 кг, возраст более 16 лет.

Таблица 51. Меристические признаки сахалинского тайменя

Признаки	р. Фурен ¹		р. Ударница		р. Богатая (n = 49)		р. Тымь (n = 23)		р. Киевка ²	
	lim.	M±m	lim.	M±m	lim.	M±m	lim.	M±m	lim.	M±m
D	10–12	10,87±0,208	11–13	12,15±0,13	11–13	12,00±0,080	11–14	12,17±0,182	10–14	12,16±0,08
A	9–13	10,47±0,186	10–12	11,00±0,109	9–11	10,12± 0,075	10–12	11,05±0,142	–	–
rb	10–13	11,86±0,171	11–13	11,78±0,094	9–13	11,40±0,071	10–13	11,81±0,172	–	–
sb	15–19	16,36±0,394	14–22	18,74±0,342	15–21	18,20±0,120	13–22	18,26±0,356	10–20	16,20±0,09
ll	–	–	106–120	115,20±0,612	111–119	114,67±0,299	107–122	114,08±0,243	–	–
vert. ³	56–57	56,20	57–58	57,37±0,036	57–59	58,20±0,061	57–60	58,67±0,222	56–62	59,35±0,30

Примечания: 1 — [Kimura, 1966]. Лучи в D и A подсчитаны у 15 особей, жаберные лучи — у 14, жаберные тычинки — у 11, позвонки — у 5.

2 — [Бушуев, 1983].

3 — Кроме приведенных в таблице, у нас имеются данные по числу позвонков у тайменя из Танги и Первой Речки. Значения этих признаков приводятся соответственно n = 24; lim. 5–59; M±m 58,08 ±0,104; n = 13; lim. 57–58; M±m 57,54±0,136.

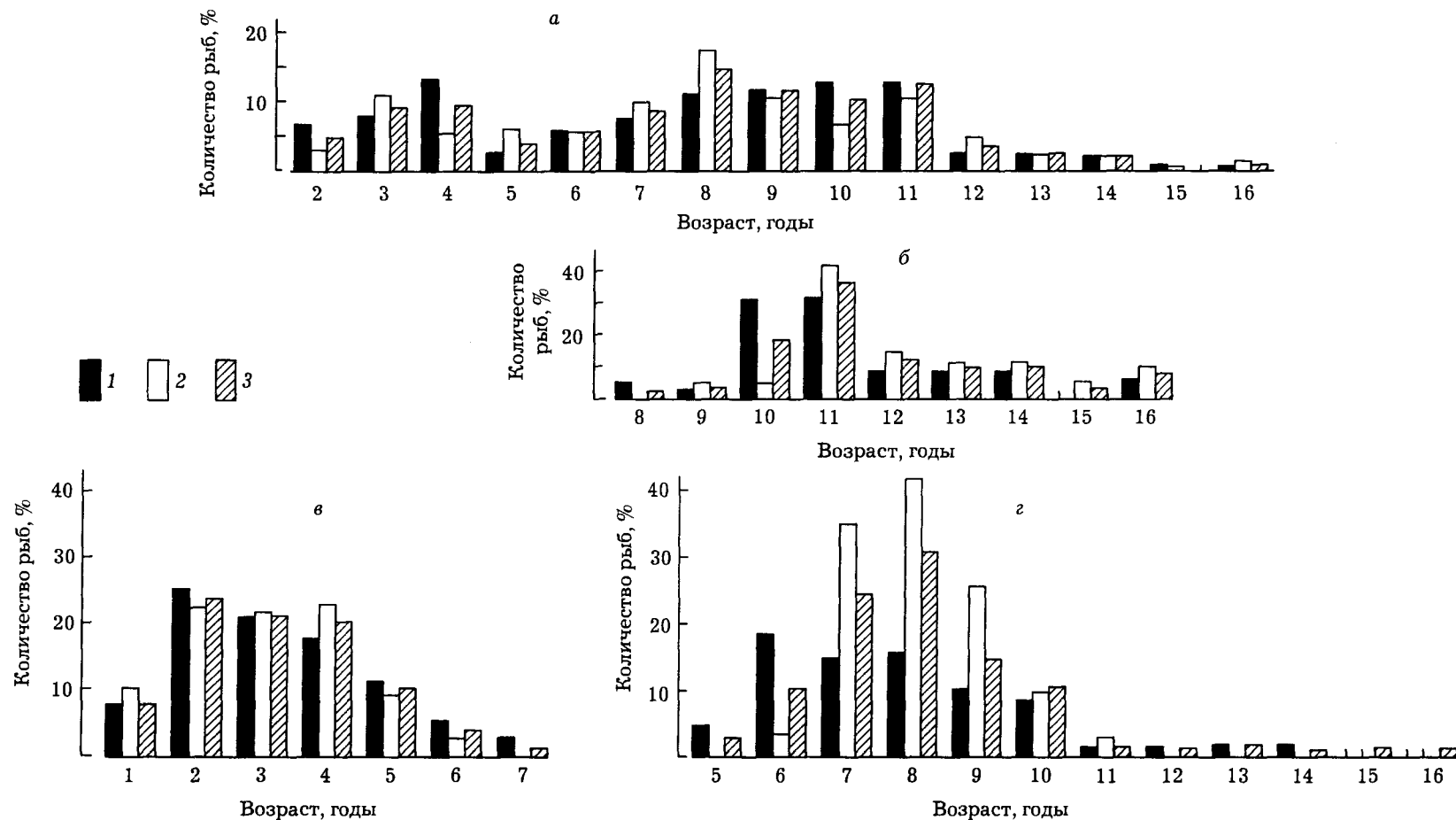


Рис. 87. Возрастной состав сахалинского тайменя: а — в низовье реки Богатая (1971 г.); б — нерестовая часть стада р. Богатой, 1971 г.; в — молодь в реке Тымь (1961-1966 гг.); г — нагульное стадо в Ныйском заливе (1972-1974 гг.) (1 — самцы; 2 — самки; 3 — оба пола). В пробе тайменя из Ныйского залива пол определен не у всех особей, поэтому число рыб в столбцах "оба пола" в ряде возрастных групп превышает сумму самцов и самок. Этим, например, объясняется, что у десятигодовиков высота столбца "оба пола" не занимает промежуточного положения между высотами столбцов "самцов" и "самок"

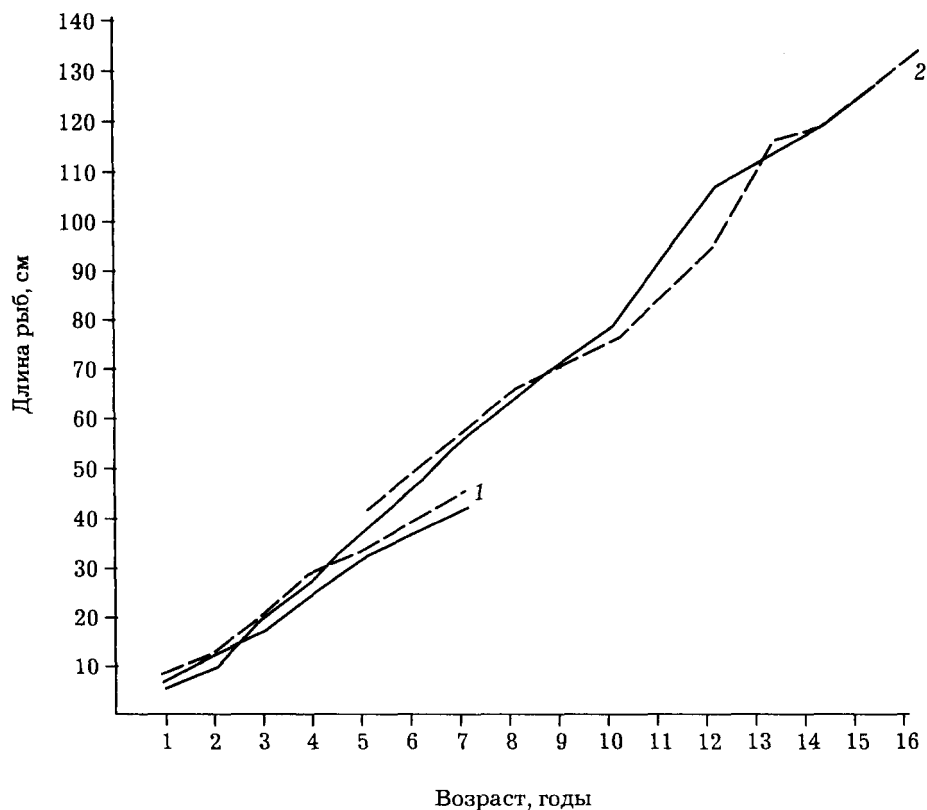


Рис 88. Линейный рост тайменя в реке Тыка. (1) и Ныйском заливе (2).
Пунктирная линия — наблюдаемые данные, сплошная — рассчитанные

Рост таймений, нагуливающих в озерах и в море, существенно различается. Популяции, привязанные в период нагула к озерам, представлены более мелкими и тугорослыми особями, чем популяции, нагул которых происходит в море (река Богатая) и в больших заливах (например, в Ныйском) (табл. 52).

Таблица 52. Наблюдаемые длины сахалинского тайменя, см

Возраст	Озера ¹			р. Богатая ²	зал. Ныйский ²
	Чибисанские	Вавайские	Айнское		
1+	10,2	—	—	—	—
2+	—	20,6	—	15,9	—
3+	—	27,6	21,6	18,8	—
4+	27,5	28,7	27,2	26,9	—
5+	29,4	35,3	35,8	38,0	43,2
6+	38,7	—	37,4	44,3	51,1
7+	42,9	40,3	39,5	50,2	58,8
8+	45,2	48,9	47,3	58,7	66,5
9+	49,3	55,6	50,9	63,6	71,2
10+	53,3	71,3	58,7	74,5	76,5
11+	—	—	62,4	84,8	89,2
12+	—	—	63,8	95,9	95,3
13+	65,8	—	—	100,6	116,0
14+	—	—	—	102,1	120,0
15+	—	—	—	93,0	125,0
16+	—	—	—	123,5	134,0

Примечания: 1 — [Завгородняя и др., 1964]; 2 — наши данные.

В Японии таймень созревает в более молодом возрасте и при меньших размерах, чем на Сахалине [Yamashiro, 1965; Kimura, 1966; Kawamura et al., 1983]. В настоящее время трудно сказать, что это — результат влияния природных условий или антропогенной селекции в пользу рано созревающих рыб.

До наших работ сведений о плодовитости сахалинского тайменя в литературе не имелось. Мы определили плодовитость у 5 самок из реки Богатая, кроме того, в нашем распоряжении было 15 определений из реки Набилъ. В первом случае она колебалась от 4670 до 16970 икринок, во втором случае — от 3380 до 17680 икринок, составляя в среднем 8300. Между длиной тела тайменя и плодовитостью существует положительная линейная зависимость (рис. 89). Диаметр икринок колеблется от 5,0 до 6,4 мм, средняя масса икринок различных особей — от 120 до 164 мг.

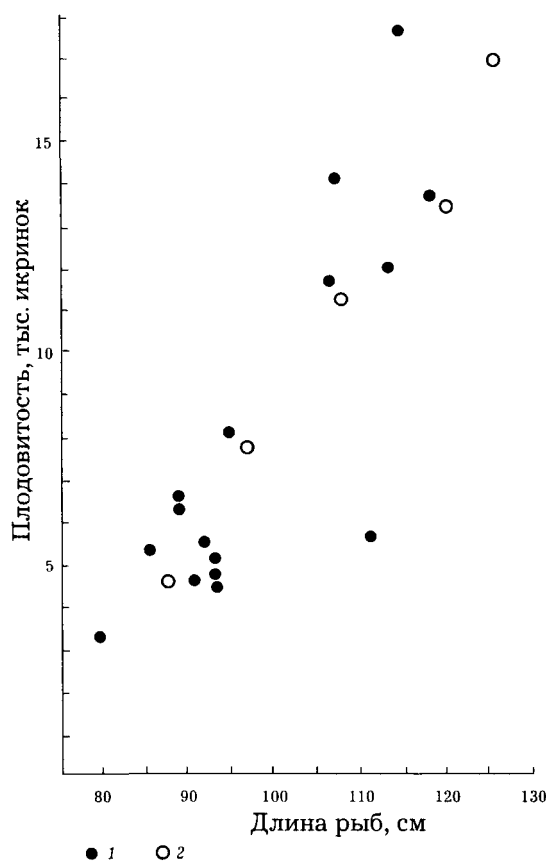


Рис. 89. Зависимость плодовитости сахалинского тайменя (тыс. икринок) от длины тела рыб в реках: 1 — Богатая, 2 — Тымь

Представители рода тайменей по характеру питания являются хищниками. Однако, если сибирский таймень переходит на преимущественное потребление рыбной пищи с годовалового возраста, то сахалинский таймень питается преимущественно бентическими организмами [Крыхтин и др., 1964; Завгородняя и др., 1964; Ключарева, Световидова, 1968; Гриценко и др., 1974; Гриценко, Чуриков, 1977]. Эта закономерность не распространяется на сахалинского тайменя из рек Приморья, который, подобно сибирскому тайменю, начинает потреблять рыбу с первого года жизни по достижении длины тела 8-14 см [Бушуев, 1983]. Сеголетки сахалинского тайменя в период обитания на мелководьях питаются преимущественно бентосом. В рационе преобладают личинки хирономид и водяных клопов (табл. 53).

В Тыми молодь тайменя длиной 9-20 см потребляет личинок ручейников, веснянок, жуков, хирономид. Воздушных насекомых таймень, в отличие от других лососей, потребляет незначительно. Существенную часть рациона составляют мелкие пескоройки (длиной преимущественно до 10 см), икра тихоокеанских лососей и в отдельных случаях — молодь кеты и горбуши. Сезонные изменения наполненности желудков выражены слабо (рис. 90). Таймень длиной 21-45 см становится типичным хищником, потребляющим в течение круглого года преимущественно гольцов рода *Salvelinus* и сибирского гольца *Nemachilus barbatulus toni*. Наибольшие индексы наполнения желудка отмечаются в ию-

не, когда таймень переходит на питание нерестующей ручьевой миногой. Из тихоокеанских лососей в желудках тайменей этой размерной группы встречается преимущественно молодь кижуча. Она потребляется тайменями в мае в старицах, где оба вида укрываются от паводка, и в основном русле среднего течения, где таймень потребляет нагульных пестряток, а также мигрирующих покотников (см. рис. 90).

Таблица 53. Питание сеголеток сахалинского тайменя в июле — августе в реках Богатая и Первая Речка (среднее количество организмов в одном желудке)

Пищевой компонент	Богатая (n = 20)	Первая Речка (n = 15)
Личинки		
водяных клопов	8,1	0,2
хируномид	1,3	11,9
ручейников	0,1	—
веснянок	0,2	—
поденок	0,2	—
прочих насекомых	—	0,4
Воздушные насекомые:		
взрослые стадии (в том числе хируномиды)	1,2	0,3
мошки	0,5	—
мошки	0,7	—
Бокоплавы	2,8	0,04
Циклопы	—	2,0

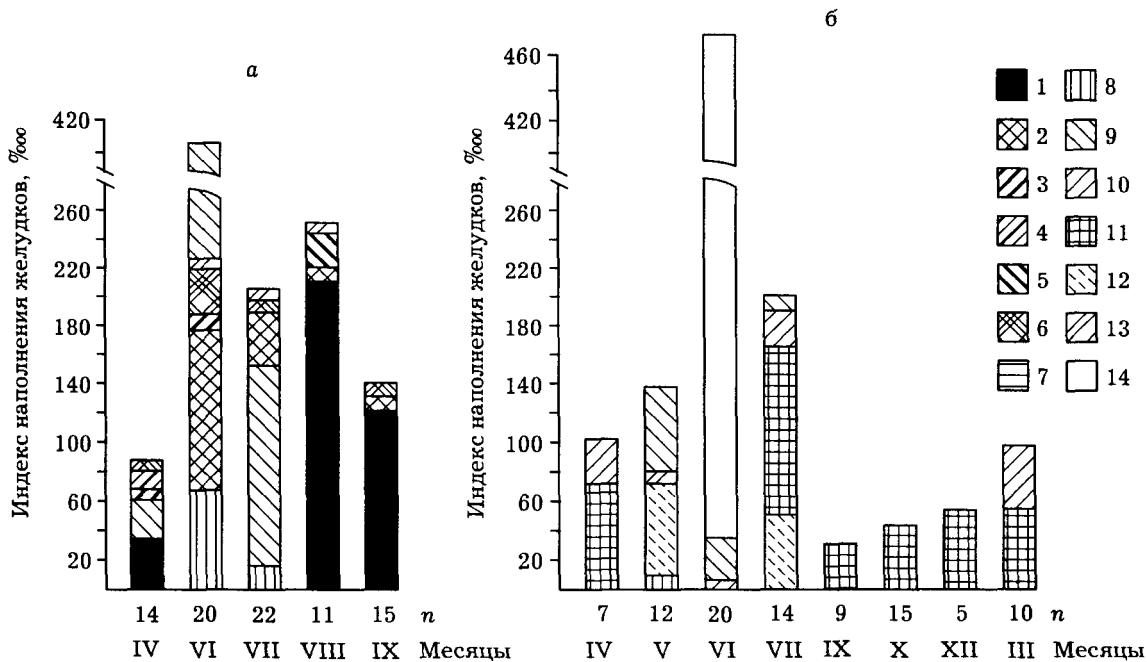


Рис 90. Изменение состава пищи молоди сахалинского тайменя по мере роста в реке Тымь: а — особи длиной 9-20 см; б — особи длиной 21-45 см (1 — икра тихоокеанских лососей; 2 — личинки ручейников; 3 — личинки веснянок; 4 — личинки хируномид; 5 — личинки жуков; 6 — прочие водные беспозвоночные; 7 — воздушные насекомые; 8 — молодь кеты; 9 — пескоройки; 10 — сибирский голец; 11 — голец *Salvelinus*; 12 — молодь кижуча; 13 — колюшка девятиглая; 14 — ручьевая минога)

В низовьях реки Богатая молодь тайменя длиной до 50 см питается преимущественно рыбой (девятиглай колюшкой, голецом, молодь тихоокеанских лососей) и ракообразными, среди которых преобладают бокоплавы. Существенную часть рациона составляют мышевидные грызуны (табл. 54).

Таблица 54. Весовой состав (%) содержимого желудков различных размерных групп сахалинского тайменя в реке Богатая в мае — августе 1971 г.

Пищевой компонент	Размерные группы, см		
	15-30 (n = 44)	3-50 (n = 36)	более 50 (n = 116)
Рыба (всего)	42,4	40,3	74,8
В том числе:			
колюшка			
трехиглая	—	—	1,2
девятииглая	13,7	5,4	0,9
голец	10,7	22,8	9,1
молодь тихоокеанских лососей	14,4	7,7	0,7
песчанка	—	—	12,6
мойва	—	—	27,8
навага	—	—	12,2
корюшка зубастая	—	—	5,0
дальневосточная красноперка	—	—	2,6
сельдь	—	—	0,5
неопределенная рыба	3,6	4,4	2,2
Круглоротые			
личинки миног	3,0	8,4	0,5
Ракообразные (всего)	53,5	37,9	5,9
В том числе:			
бокоплавцы	50,8	37,9	5,9
мизиды	2,7	—	—
Личинки воздушных насекомых	0,4	0,6	0,3
Воздушные насекомые	0,5	—	—
Земноводные (лягушки)	—	—	0,3
Мышевидные грызуны	—	12,4	14,6

В период морского нагула таймень потребляет преимущественно рыбу в основном из толщи воды, однако в его рацион входят и придонные рыбы. Пищевой спектр при этом значительно расширяется (см. табл. 54, 55). Так, в Ныйском заливе в желудках тайменя

Таблица 55. Весовой состав (%) содержимого желудков различных размерных групп сахалинского тайменя в Ныйском заливе в июне — августе

Пищевой компонент	Размерные группы, см		
	38-50 (n = 17)	51-70 (n = 66)	71-119 (n = 34)
Сельдь	24,9	50,6	73,9
Корюшка			
малоротая	28,5	4,9	0,4
зубастая корюшка	31,5	14,5	11,1
Навага	—	14,6	7,8
Мойва	—	—	4,6
Колюшка			
девятииглая	—	0,1	—
трехиглая	—	2,2	0,1
Дальневосточная красноперка	—	4,9	—
Терпуг бурый	—	4,6	—
Бельдюга	5,6	0,2	—
Маслюк	7,6	1,4	0,9
Рыба неопределенная	1,9	1,2	0,8
Тихоокеанская минога	—	0,4	—
Шримс	—	0,4	0,4

встречается 12 видов рыб, в море, у реки Богатая, — 10 видов. В Ныйском заливе основу рациона составляют сельдь, малоротая и зубастая корюшки, а также навага. При этом по мере роста тайменя уменьшается доля потребления им корюшки и увеличивается — сельди. В период подходов к берегам нерестовой мойвы таймень переключается на питание ею. В море около устья Богатой таймень потребляет преимущественно мойву, песчанку, навагу, гольца и зубастую корюшку. Таким образом, основу рациона тайменя в период морского нагула составляют массовые пелагические и придонно-пелагические рыбы.

Сходный характер питания наблюдается у тайменя в озерах южного Сахалина и острова Кунашир [Завгородняя и др., 1964; Ключарева, Световидова, 1968]. У тайменя из озер острова Хоккайдо описано питание массовыми донными рыбами [Kawamura et al., 1983].

Промысел

Промысел тайменя ведется преимущественно на северо-восточном Сахалине, где в послевоенный период добывалось в год от 30 до 350 т (обычно около 100 т). Вылов тайменя лишь частично фиксируется статистикой, большая его часть остается неучтенной. Добывается таймень как прилов к кете и горбуше, а кроме того, существует небольшой по объему специализированный промысел в заливах во время нагула и в реках во время зимовальной миграции. Значительная часть взрослого тайменя и молоди вылавливается рыбаками-любителями. Численность тайменя с каждым годом уменьшается, чему способствует хозяйственное освоение острова и, в частности, прокладка лесовозных дорог в ранее малодоступные районы, а также развитие вертолетной авиации. В Японии в результате антропогенного воздействия исчезли популяции тайменя на острове Хонсю [Kawamura, 1977]. Для сохранения тайменя представляется целесообразным создать на нескольких реках северо-восточного Сахалина тайменей заповедник. Использовать тайменя следует в основном как объект рекреационного рыболовства.

Выводы

1. Выделение сахалинского тайменя в отдельный подвид *Parahucho* представляется необоснованным и нецелесообразным.
2. Таймень Камы на основании особенностей брачной окраски должен быть отнесен к подвиду *H. hucho hucho*.
3. Сахалинский таймень является фенотипически однородным монотипическим видом.
4. Молодь сахалинского тайменя после рождения проводит в реках от 2 до 7 лет, скатываясь из малых рек в возрасте 2-4 лет при длине тела 10-25 см, из больших рек — в возрасте 5-7 лет при длине 40-50 см.
5. Протяженных морских миграций таймень не совершает, в течение летнего нагула в море неоднократно заходит в пресную воду, а на зимовку поднимается в нижнее течение рек или заходит в озера.
6. Половозрелым таймень становится в возрасте 8-9 лет, массовое созревание происходит в возрасте 10-11 лет при длине 60-90 см.
7. В течение пресноводного периода жизни молодь тайменя по мере роста переходит от бентофагии к хищничеству. Таймень потребляет из беспозвоночных личинок воздушных насекомых и ракообразных (в основном бокоплавов), из рыб и круглоротых — преимущественно дальневосточную ручьевую миногу, а также гольцов рода *Salvelinus* и сибирского гольца. Весной и летом значительную роль в питании тайменя играет молодь тихоокеанских лососей.
8. В период морского нагула таймень является типичным хищником. Основу его рациона составляют сельдь, малоротая и тихоокеанская корюшки, а также дальневосточная навага.

Глава XII

Тихоокеанская корюшка *Osmerus mordax dentex* Steindachner

Тихоокеанская (зубастая) корюшка, обитающая в бассейне Тихого океана и арктических морей, рассматривается, согласно последней ревизии [Клюканов, 1969], в качестве подвида *Osmerus mordax* (Mitchill), которому дано латинское название *Osmerus mordax dentex* Steindachner. Мы разделяем точку зрения В.А. Клюканова относительно таксономического статуса зубастой корюшки Дальнего Востока.

На Сахалине этот вид заходит для нереста в реки по всему побережью за исключением участка от мыса Терпения до Луньского залива, где береговая линия сильно спрямлена и сказывается влияние холодного Сахалинского течения. Отсутствует зубастая корюшка также в бассейне озера Тунайча.

Подробное морфометрическое описание корюшки было сделано нами для ряда популяций острова Сахалин и для корюшки реки Камчатка. В данной работе мы приводим меристические признаки всех исследованных популяций, а пластические — только для рыб рек Тымь и Орловка. Последнее делается с целью сравнения пропорций тела у особей из большой и малой рек, относящихся к тому же к бассейнам различных морей. Как следует из табл. 56-58, зубастая корюшка в пределах Сахалина характеризуется значительным фенотипическим однообразием. Подобное однообразие, видимо, свойственно ей на большей части дальневосточного региона, так как сахалинские популяции фенотипически весьма сходны с камчатской. Парное сравнение признаков, приведенных в табл. 57, показывает, что каждая популяция достоверно отличается от остальных как минимум по одному признаку, а чаще — по нескольким. Величина этих различий далеко не достигает подвидового уровня (*CD* 1,28). Исключение составляет число жаберных лучей у корюшки из реки Гастеловка (при сравнении с другими популяциями *CD* оказывается больше 1,28). Величина различий между камчатской корюшкой и сахалинской не больше различий, существующих в пределах Сахалина. Различия по пластическим признакам также незначительны. Корюшка из Тыми отличается от корюшки из Орловки несколько меньшей головой, более низкими хвостовым стеблем, спинным плавником, расположенным ближе к голове, меньшей высотой тела (однако последнее, возможно, объясняется различной зрелостью гонад в период взятия проб).

По характеру нереста зубастая корюшка в реках Сахалина является типичным литофилом, в отличие от обской, откладывающей икру на погруженную в воду или свободно плавающую травянистую и древесную растительность [Амстиславский, 1959; Венглинский и др., 1967]. Нерестится она на каменисто-галечных перекатах со скоростью течения 0,6-0,9 м/с. Глубина в местах нереста 0,2-0,5 м. Во время паводков глубина и скорость течения увеличиваются. В различных реках острова места, пригодные для нереста корюшки, находятся на разном удалении от устьев, что во многом определяет особенности нерестовой миграции и нереста [Гриценко и др., 19846].

У сахалинской корюшки выделяются три группы популяций (три экотипа), различающихся по комплексу признаков, связанных с размножением. Популяции первой группы воспроизводятся в малых реках, где нерестилища расположены непосредственно выше устья и зоны подпора; протяженность их обычно не более нескольких сотен метров. Производители заходят в реку только на ночные часы и по совершении акта нереста скатываются под утро в море. Нерестовый период длится около 1,0-1,5 мес, начинается после

Таблица 56. Пределы колебаний меристических признаков зубастой корюшки в различных реках

Признаки	Урюм	Лютога	Фирсовка	Гастеловка	Орловка	Тынь	Камчатка
<i>ll</i>	18–24	17–28	14–25	15–24	15–24	14–23	18–24
<i>squ</i>	70–72	69–73	70–72	69–72	69–72	70–72	67–76
<i>D_{НВ}</i>	2–3	2–3	–	2–3	2–3	2–3	1–2
<i>D_В</i>	8–10	8–10	8–9	8–9	8–10	8–11	10–11
<i>D_ξ</i>	10–12	10–12	10–11	10–12	10–13	10–13	–
<i>АНВ</i>	–	–	–	–	–	–	1–3
<i>АВ</i>	13–15	12–14	12–15	12–14	13–15	12–15	9–16
<i>A_ξ</i>	16–18	15–18	15–18	14–17	16–18	15–18	–
<i>sb</i>	28–33	28–34	28–34	29–34	28–32	29–35	27–32
<i>rb</i>	–	7–8	–	7–8	7–8	7–8	6–8
<i>p. app.</i>	4–8	–	5–8	5–8	5–9	5–8	5–7
<i>vert.</i>	65–67	64–67	64–67	–	64–67	64–66	65–68

Таблица 57. Среднее значение меристических признаков зубастой корюшки в различных реках

Признаки	Урюм	Лютога	Фирсовка	Гастеловка	Орловка	Тынь	Камчатка
<i>ll</i>	21,18±0,26	22,32±0,29	20,00±0,29	20,07±0,29	20,72±0,34	19,93±0,29	20,80±0,44
<i>squ</i>	71,47±0,09	70,84±0,14	71,08±0,11	70,6±0,10	71,71±0,13	70,52±0,08	71,3±0,65
<i>D_{НВ}</i>	9,00±0,05	8,90±0,07	8,81±0,05	8,72±0,06	8,94±0,06	8,94±0,08	9,00±0,24
<i>D_В</i>	2,09±0,03	2,14±0,05	–	2,06±0,03	2,02±0,02	2,06±0,03	1,60±0,12
<i>D_ξ</i>	11,08±0,06	11,04±0,06	10,81±0,05	10,78±0,07	10,96±0,07	11,00±0,07	–
<i>A_b</i>	13,66±0,08	13,38±0,09	13,44±0,10	13,51±0,09	13,94±0,07	13,70±0,09	13,50±0,48
<i>A_ξ</i>	16,66±0,08	16,38±0,09	16,46±0,09	16, 51±0,09	16,92±0,24	16,70±0,09	–
<i>sb</i>	30,89±0,15	30,72±0,17	31,12±0,18	30,97±0,18	30,55±0,17	31,21±0,19	29,60±0,33
<i>rb</i>	–	7,69±0,07	7,44±0,07	6,04±0,02	7,31±0,07	7,10±0,04	7,06±0,19
<i>p. app.</i>	6,20±0,59	–	6,60±0,12	6,52±0,12	6,33±0,14	6,33±0,09	6,00±0,16
<i>vert.</i>	66,00±0,08	65,81±0,11	65,33±0,08	65,42±0,13	65,54±0,11	65,39±0,11	66,30±0,23

Таблица 58. Пластические признаки корюшки зубастой

Признаки	р. Орловка		р. Тынь	
	самцы, <i>n</i> = 23	самки, <i>n</i> = 26	самцы, <i>n</i> = 16	самки, <i>n</i> = 35
<i>l_c</i>	22,64±0,10	22,27±0,08	22,18±0,11	22,03±0,08
<i>l_r</i>	8,03±0,11	7,70±0,11	7,51±0,06	7,41±0,05
<i>i_o</i>	5,90±0,05	5,82±0,04	5,59±0,07	5,48±0,04
<i>H_c</i>	11,40±0,09	11,23±0,08	11,04±0,11	10,82±0,05
<i>H</i>	16,12±0,11	16,8±0,18	15,45±0,20	14,43±0,15
<i>h</i>	5,56±0,04	5,42±0,03	5,42±0,05	5,23 0,03
<i>aD</i>	47,32±0,25	47,65±0,23	46,24±0,31	46,51±0,09
<i>PD</i>	38,90±0,17	38,32±0,45	38,94±0,26	38,85±0,13
<i>aA</i>	69,82±0,18	70,07±0,25	69,58±0,25	69,86±0,16
<i>pl</i>	12,08±0,09	12,03±0,10	11,94±0,18	11,93±0,09
<i>ID</i>	9,21±0,20	8,47±0,09	8,43±0,12	8,31±0,06
<i>hD</i>	13,53±0,14	12,94±0,13	13,36±0,15	13,37±0,08
<i>lA</i>	13,16±0,10	12,13±0,09	12,70±0,15	12,15±0,11
<i>hA</i>	7,51±0,07	7,74±0,07	7,79±0,09	7,95±0,08
<i>lp</i>	15,27±0,10	14,83±0,12	15,06±0,09	14,84±0,07
<i>IV</i>	12,64±0,07	12,33±0,10	12,71±0,09	12,52±0,06

прохождения весеннего паводка и заканчивается в период летней межени. Температура воды во время нереста обычно колеблется от 10 до 14°C. Подобная ситуация наблюдается в реках Очепуха, Вишера, Первая Речка.

Популяции второй группы воспроизводятся в малых и средних реках. Нерестилища в них начинаются на расстоянии от 1-2 км от устья и занимают участок русла длиной от 1 до 5 км. Производители на нерестилищах находятся круглосуточно, постепенно заменяясь особями новых подходов. Нерест длится 1,0-1,5 мес. Начинается он после прохождения пика весеннего паводка, а заканчивается в период летней межени. Подобная картина наблюдается на реках Хоэ, Урюм, Фирсовка.

Популяции третьей группы воспроизводятся в наиболее крупных реках — Тыми и Поронае, где нерестилища удалены от устья на несколько десятков километров. В Тымь корюшка начинает заходить во П-Ш декаду мая, через 2-3 дня после окончания ледохода, при температуре воды 2-3 °С. Нерестовая миграция приходится на время весеннего паводка. Нерестовый ход и нерест сравнительно короткие. Вся масса производителей заходит в реку в течение нескольких дней и непрерывным потоком движется к нерестилищам, расположенным в 55-70 км от устья, где находятся первые галечные перекаты с небольшими глубинами (рис. 91). Путь до нерестилищ занимает около 4 сут. По мере подъема производителей по реке вода в ней прогревается до 6-7 °С и вскоре после нереста повышается до 9-17 °С. Нерест длится 6-9 дней и приходится на высокий уровень паводка, после чего производители скатываются из рек (рис. 92).

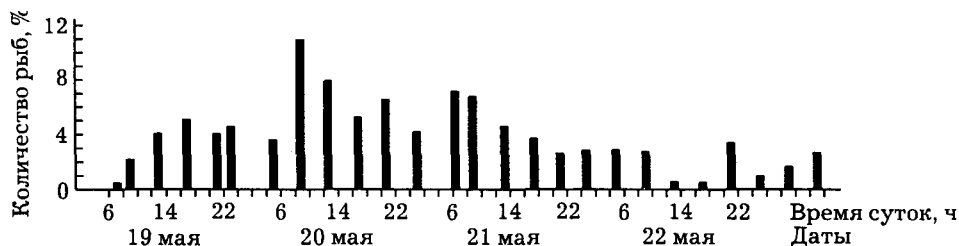


Рис. 91. Сроки нерестового хода зубастой корюшки в реке Тымь в 1976 г.

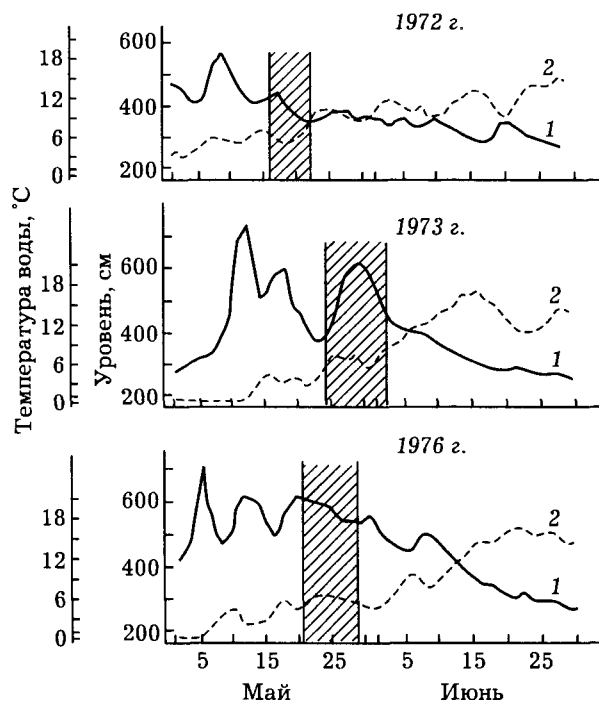


Рис. 92. Сроки нереста зубастой корюшки (заштрихованный участок), уровень (1) и температура воды (2) в Тыми у поселка Ныш в мае — июне 1972, 1973 и 1976 гг.

Таким образом, в реках, различающихся по протяженности и широтному расположению, нерест и эмбриогенез зубастой корюшки происходят практически при одной и той же температуре воды (10-14°C). Различия сроков захода производителей в реки, так же как и различия гидрологических условий в начале нерестовой миграции, связаны с необходимостью достичь нерестилищ к моменту прогрева воды до температуры, при которой происходит нерест.

В период нерестовой миграции и нереста корюшка в реках Сахалина не питается. Прекращение питания в этот период отмечено для корюшки Амура и Оби [Никольский, 1956 б; Амстиславский, Бруснына, 1963]. В Енисее, где нерестилища расположены на расстоянии свыше 100 км от устья, корюшка продолжает питаться во время нерестовой миграции [Тюрин, 1924].

Продолжительность инкубационного периода определялась нами экспериментально. Икра, оплодотворенная сухим способом, инкубировалась в чашках Петри при температуре 4,6-17,8 °С. Вылупление началось в возрасте 18 сут при 172 градусо-днях, массовое вылупление наблюдалось в возрасте 24 сут при 272 градусо-днях, закончилось вылупление на 25-е сутки при 284 градусо-днях. Длина предличинок в момент вылупления 7-8 мм. Наши данные о числе градусо-дней сходны с результатами Янагавы [Yanagawa, 1978].

Фрагментарные наблюдения за скатом личинок корюшки проведены на реке Урюм 10 и 11 июня, — через 27 дней после начала массового нереста, конической ловушкой из мельничного газа, выставляемой ниже нерестилищ; собраны пробы сносимых течением икринок и личинок. В уловах были вылупившиеся предличинки и живые икринки корюшки; кроме того, было отмечено большое количество мертвой икры и пустых оболочек. Предличинки составляли 29 % от общего числа живых предличинок и икринок; икринки с зародышами, имеющими пигментированные глаза, — 42%, непигментированные глаза — 29 %. Длина предличинок 5,2-7,8 мм.

Поскольку в большинстве сахалинских рек температура воды в период инкубации икры корюшки колеблется от 9 до 18 °С, развитие ее должно продолжаться 20-30 дней. Следовательно, основная масса личинок попадает в море в течение июня и первой декады июля. Заканчиваться скат должен в последних числах июля. Естественно, часть икринок, оторвавшихся от субстрата, в коротких реках выносятся в море ранее этих сроков, что возможно, вызывает их гибель.

Скат корюшки на Сахалине значительно отличается от ее ската на Амуре. Ю.Н. Подушко [1970а], изучавшая скат в устье Амура в районе города Николаевска, не встречала сносимых течением икринок, в уловах были только предличинки, имевшие относительно большой желточный мешок.

В нерестовых стадах корюшки заметно преобладают самцы. Эта особенность объясняется ранним созреванием самцов и, соответственно, меньшей элиминацией, чем у самок, к моменту нереста, а также более длительным пребыванием самцов на нерестилищах. В отдельных случаях доля самцов на нерестилищах достигает 80-90 % [Гриценко и др., 1984б].

Размеры производителей зубастой корюшки колеблются от 15 до 34 см. Особи длиной 21-24 см составляют примерно 80 %. Самцы несколько мельче самок. Как показано на рис. 93, в реках Сахалина нерестовые стада корюшки мало различаются по размерному составу. В нашем материале особняком стоит корюшка из реки Урюм, выделяющаяся малыми размерами. Доля крупных рыб (более 25 см) в Тыми больше, чем в малых реках.

Нерестовые стада корюшки состоят из особей в возрасте от 2 до 9 лет, однако 90 % рыб приходится на 3-5-годовиков при резком преобладании 4-годовиков (табл. 59). Эта возрастная группа доминировала как в Тыми в течение всех 3 лет наблюдений, так и в малых реках (Очепуха, Вишера, Первая Речка). Корюшка из реки Урюм выделяется более ранним созреванием (в основном 3 года). Доля рыб старших возрастов в реке Тымь выше, чем в других реках. Нерест у корюшки неоднократный, однако большинство особей до второго нереста не доживают. Сахалинская корюшка крупнее, чем амурская, и созревает в массе на год позже амурской [Подушко, 1970б; Гриценко и др., 1984а]. Корюшка из реки Урюм по размерному и возрастному составу весьма напоминает амурскую.

В водах Сахалина индивидуальная абсолютная плодовитость корюшки колеблется от 16,9 до 207,9 тыс. икринок. Сравнение корюшки из рек Урюм и Тымь обнаруживает существенные популяционные различия: в Урюме плодовитость одновозрастных рыб выше, чем в Тыми (табл. 60); выше в Урюме и плодовитость одноразмерных особей (рис. 94).

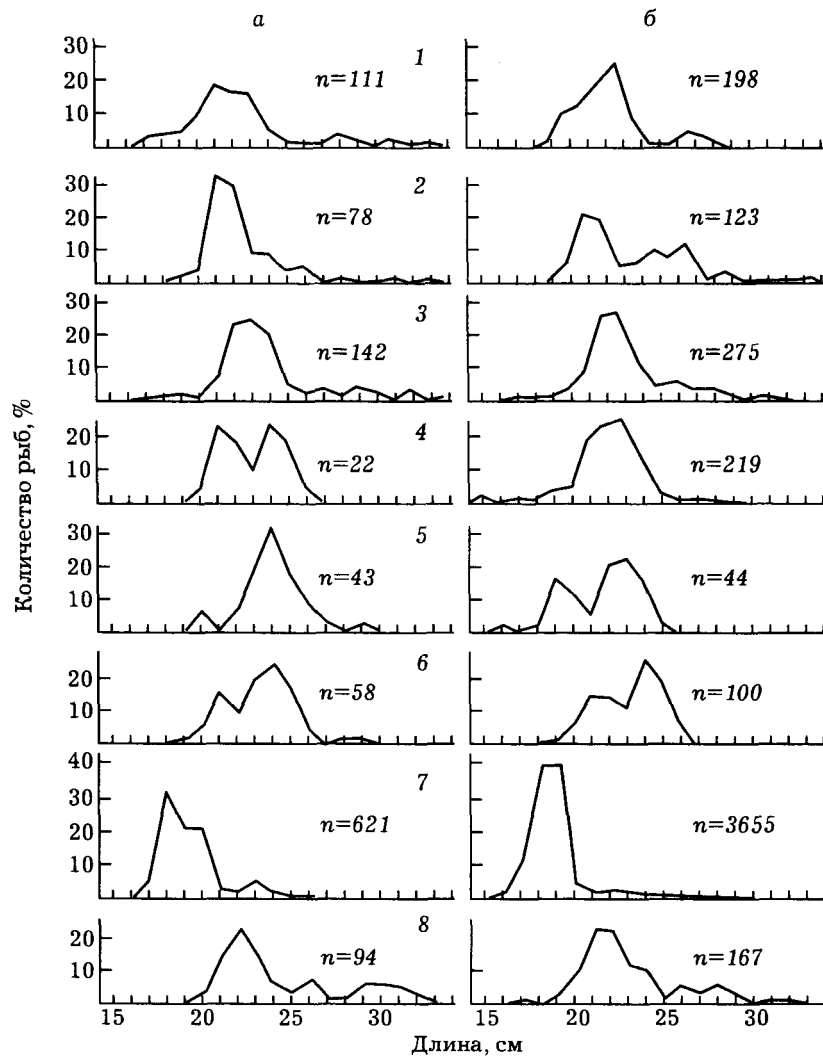


Рис 93. Размерный состав нерестовых стад зубастой корюшки (а — самки, б — самцы) в реках: 1 — Тымь, 1972 г.; 2 — Тымь, 1973 г.; 3 — Тымь, 1976 г.; 4 — Первая Речка, 1975; 5 — Хоэ, 1976 г.; 6 — Вишера, 1979 г.; 7 — Урюм, 1972 г.; 8 — Очепуха, 1980 г.)

Большая по сравнению с тымской плодовитость корюшки из реки Урюм наряду с различиями длины рыб свидетельствует о различном соотношении пластического и генеративного обмена у этих двух стад и, естественно, о различиях отношений со средой. Видимо, в малых реках смертность корюшки на ранних стадиях развития выше, чем в больших, из-за раннего выноса в море личинок и развивающихся икринок, что и выражено как адаптивный ответ в виде большей плодовитости корюшки в малых реках. Наше предположение подтверждается тем, что плодовитость амурской корюшки [Подушко, 1971] гораздо ниже, чем корюшки из Урюма, и близка к плодовитости корюшки из Тымы.

Отнерестовавшие производители корюшки появляются в Ныйском заливе с конца мая и в течение лета и осени постоянно обитают в нем. Зимовка происходит как в типично морских условиях, так и в солоноватоводных заливах.

В нагульный период корюшка отлавливалась нами мелкочейным неводом и жаберными сетями. Неводные уловы предельно характеризовали возрастной состав относительно молодых особей (Он—6+ (табл. 61), сетные уловы — относительно старых (4+—9+), составляющих нисходящую часть кривых размерного и возрастного состава.

В Ныйском заливе в уловах встречались особи длиной от 4, 5 до 35,5 см (табл. 62) и массой от 0,4 до 357 г. В неводных уловах в 1973-1974 гг. преобладали 3- и 4-летки — в 1972 г. (см. табл. 61). Сеголетки отмечены в небольшом количестве лишь в 1974 г. Скорее всего, сеголетки и 2-летки нагуливаются вне залива, иначе при малых глубинах залива их доля в уловах должна была бы быть значительной.

Таблица 59. Возрастной состав нерестовых стад зубастой корюшки острова Сахалин, %

Река, год	Возраст, лет								n
	2	3	4	5	6	7	8	9	
Тынь									
1972	—	<u>4,8</u> 8,8	<u>63,9</u> 60,8	<u>9,6</u> 21,6	<u>13,3</u> 7,0	<u>4,8</u> 0,6	<u>2,4</u> 0,6	<u>1,2</u> 0,6	83 171
1973	—	—	<u>74,0</u> 51,5	<u>22,1</u> 36,2	<u>1,3</u> 6,9	<u>1,3</u> 3,1	— 1,5	<u>1,3</u> 0,8	77 130
1976	<u>2,1</u> 0,7	<u>7,0</u> 10,1	<u>68,4</u> 70,0	<u>11,3</u> 13,7	<u>7,0</u> 5,1	<u>3,5</u> 0,4	<u>0,7</u> —	—	<u>142</u> 276
Первая Речка									
1975	—	— 3,6	<u>61,5</u> 42,3	<u>38,5</u> 50,4	— 1,5	— 1,5	— 0,7	—	<u>13</u> 137
Хоэ									
1976	—	— 4,8	<u>21,7</u> 57,1	<u>50,0</u> 33,3	<u>26,1</u> 4,8	<u>2,2</u> —	—	—	<u>46</u> 42
Вишера									
1979	—	<u>28,1</u> 34,2	<u>63,2</u> 57,6	<u>5,3</u> 8,2	<u>1,7</u> —	<u>1,7</u> —	—	—	<u>57</u> 73
Урюм									
1972	—	<u>73,6</u> 93,6	<u>21,6</u> 5,6	<u>4,3</u> 0,6	<u>0,2</u> 0,1	<u>0,3</u> 0,1	—	—	<u>621</u> 3655
Очепуха									
1980	—	<u>4,3</u> 9,0	<u>57,5</u> 60,9	<u>14,9</u> 12,7	<u>10,6</u> 11,4	<u>5,3</u> 6,0	<u>7,4</u> —	—	<u>94</u> 166

Примечание. Над чертой указано количество самок, под чертой — самцов.

Таблица 60. Абсолютная (тыс. икринок) и относительная (икринок/г) плодовитость зубастой корюшки в реках острова Сахалин

Возраст лет	Плодовитость корюшки					
	из р. Урюм, 1972 г.			из р. Тынь, 1973 г.		
	абсолютная	относительная	n	абсолютная	относительная	n
3	<u>31,1</u> 16,9–44,9	<u>739</u> 604–1036	16	—	—	—
4	<u>86,3</u> 61,0–184,7	<u>878</u> 642–1063	17	<u>34,7</u> 26,5–58,6	<u>643</u> 49–994	28
5	<u>115,3</u> 81,9–168,4	<u>936</u> 819–1036	7	<u>66,2</u> 43,2–92,7	<u>683</u> 481–820	15
6	156,2	1084	1	<u>84,8</u> 70,3–95,5	<u>671</u> 572–809	3
7	184,7	1004	1	<u>131,5</u> 125,2–143,0	<u>853</u> 737–979	3
8	—	—	—	<u>173,4</u> 124,0–207,9	<u>767</u> 674–866	3
9	—	—	—	193,8	946	1

Примечание. Над чертой — средние показатели, под чертой — их колебания.

Анализируя сетные уловы, мы видим, что к июню из них исчезают неоднократно нерестовавшие старшие рыбы (7+-9+) (рис. 95). Их элиминация, видимо, объясняется посленерестовой гибелью. Из рис. 96 видно, что эти рыбы начинают питаться гораздо позже мелких особей. Средний улов корюшки на одну постановку сети снижается со 161 экз. в конце мая до 121 экз. в июне и 80 экз. во второй половине июля. Не исключая возможности миграции части рыб за пределы залива, мы склонны ведущую роль подобного уменьшения отвести смертности, поскольку в нерестовом стаде корюшки из Тьмы доминируют 4-годовики, а доля 5-годовиков резко снижается. Основными факторами смертности, наиболее вероятно, являющиеся изменения физиологического состояния производителей после нереста и выедание хищными рыбами, в частности, сахалинским тайменем [Гриценко, Чуриков, 19776]. 5-годовики длиной 22 см, составляющие модальную размерную группу в неводных уловах, являются также модальной группой корюшки, извлеченной из желудков тайменя.

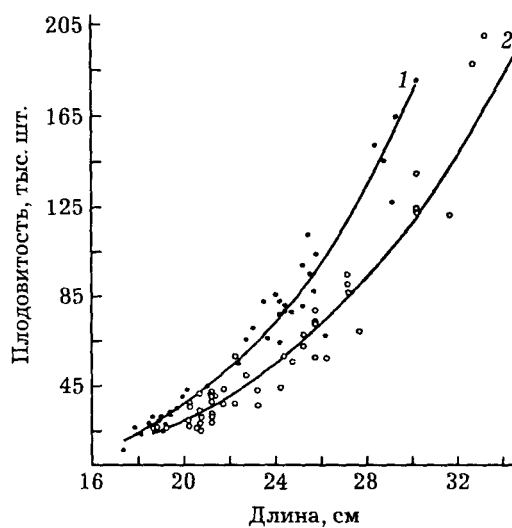


Рис. 94. Зависимость абсолютной плодовитости зубастой корюшки от длины тела (1, 2 — реки Урюм и Тьма соответственно):
 $Y_1 = 0,34 X_1^{3,8}$ ($r = +0,97$)
 $Y_2 = 0,1 X_2^{3,4}$ ($r = +0,96$)

Таблица 61. Возрастной состав тихоокеанской корюшки из неводных уловов в Ныйском заливе, %

Год	Возраст, лет							n
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
1972	—	23,6	22,0	45,6	25,1	4,7	0,7	227
1973	—	0,2	66,5	17,5	12,1	1,6	1,6	353
1974	0,6	13,8	76,2	6,9	2,3	0,1	0,2	1963

Таблица 62. Размерный состав тихоокеанской корюшки из неводных уловов в Ныйском заливе, %

Год	Длина тела рыб, см															n
	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	
1972	—	1,8	7,6	5,4	3,9	10,1	8,0	9,0	10,2	13,3	9,4	10,4	5,1	3,6	2,2	277
1973	—	—	0,3	0,3	12,0	50,7	14,0	5,3	8,7	3,7	2,5	1,4	1,1	—	—	353
1974	0,7	2,9	9,4	7,6	45,2	23,5	4,8	2,3	1,4	1,7	0,2	0,2	0,1	—	—	1963

В линейном росте корюшки выделяется два периода: ускоренный (0+-3+) и относительно замедленный (4+ -9+), наблюдаемый у рыб, достигших половозрелости. Рост массы ускоряется на 3-м году и до конца жизни остается относительно постоянным (см. рис. 96).

Основу рациона неполовозрелой корюшки длиной 10-17 см составляют ракообразные, среди которых преобладают мизиды. На долю рыбной пищи неполовозрелой корюшки приходится около 4 % (рис. 97). Состав пищи остается относительно постоянным в разные годы. Наибольшие индексы наполнения желудков отмечаются в мае — июне, в начале нагульного периода [Чуриков, Гриценко, 1983].

Пищевой рацион половозрелой корюшки в Ныйском заливе состоит из нектобентических ракообразных и рыбы (рис. 98). Среди ракообразных преобладают мизиды, составляющие 30-50 % массы пищи. Рыбную часть пищи составляют 14 видов, относящихся к 8-ми семействам. Кроме того, корюшка потребляет молодь тихоокеанской проходной миноги. Основу рыбной пищи составляют 4 вида: сельдь, малоротная корюшка *H. olidus*, мойва и навага, на долю которых приходится от 50 до 80 % всей съеденной рыбы. Видовой состав пищевых компонентов постоянен из года в год, соотношение же их значитель-

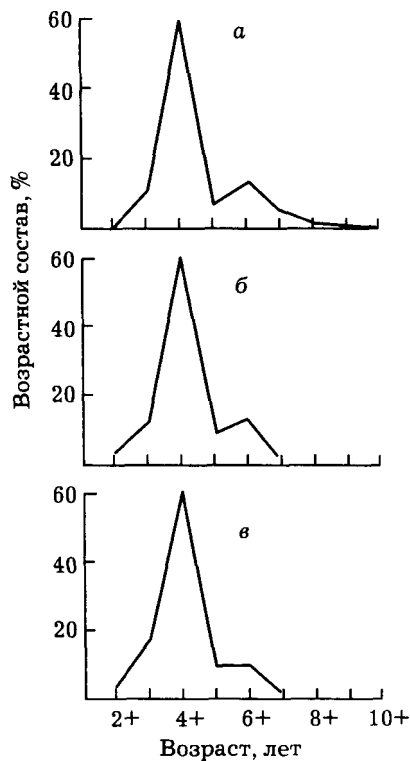


Рис. 95. Возрастной состав сетных уловов тихоокеанской корюшки в Ныйском заливе: *а* — 24–27 мая; *б* — 7–25 июня; *в* — 16–29 мая

но меняется. В течение летнего нагула наиболее низкое наполнение желудков у половозрелой корюшки наблюдается в первые дни после ската с нерестилищ. При этом у более крупных рыб наполнение ниже, чем у мелких. Спустя некоторое время после ската в залив, индексы наполнения возрастают. В отдельные периоды посленерестового нагула наблюдается резкая смена пищевых компонентов, обусловленная появлением в большом количестве тех или иных кормовых объектов (например, нерестовой мойвы или молоди сельди).

Подобно кундже, корюшка, потребляя рыб, выступает как макропланктофаг и как типичный хищник. В первом случае она кормится на массовых скоплениях мелких рыб длиной 2,5–5,0 см (колюшка девятиглая, песчанка, молодь кеты и горбуши, бельдюга), во втором случае она потребляет нерестовую мойву, малоротую корюшку, молодь сельди. Подобный характер питания наглядно демонстрируется размерным составом рыб-жертв, извлеченных из желудков корюшки (рис. 99).

Тихоокеанская корюшка является основным потребителем молоди тихоокеанских лососей в Ныйском заливе. Выедание ею покатной молоди кеты и горбуши происходит в период наиболее интенсивного ската и может рассматриваться как один из факторов, влияющих на формирование численности этих видов лососей [Чуриков, 1975а].

Суточный ритм питания корюшки имеет четко выраженный моноциклический характер (рис. 100).

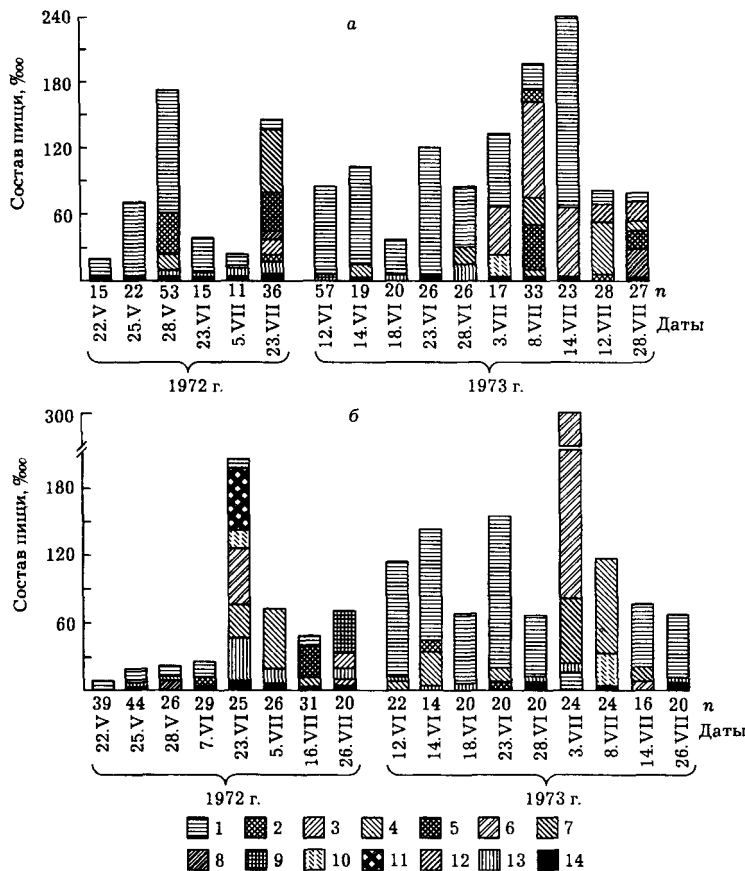


Рис. 96. Изменения состава пищи половозрелой тихоокеанской корюшки по мере роста в Ныйском заливе: *а* — особи длиной 18–22 см; *б* — особи длиной свыше 22 см (1 — мизиды; 2 — гаммариды; 3 — корюшка девятиглая; 4 — сельдь; 5 — корюшка малоротая; 6 — мойва; 7 — молодь тихоокеанских лососей; 8 — песчанка; 9 — бельдюга; 10 — навага; 11 — голец; 12 — равноногие раки; 13 — прочая рыба; 14 — прочие ракообразные)

Интенсивность питания повышается в вечерние часы в начальную фазу прилива, достигает максимума ночью, а утром с отливом снижается. На ее характер, несомненно, оказывает влияние освещенность. Так, 13-16 июня, в дни, близкие к летнему солнцестоянию, максимальная наполненность желудков отмечалась в 2ч; 17-18 июля и 15-16 августа, с увеличением продолжительности ночи, она стала наблюдаться в 6 ч. Состав пищи в течение суточного цикла практически не меняется: 15-16 июня и 15-16 августа потреблялись преимущественно мизиды, 17-18 июля — сельдь.

Исходя из общих закономерностей трансформации энергии по пищевым цепям от продуцентов к консументам через ряд трофических уровней [Одум, 1975] и проведенного анализа питания корюшки, можно заключить, что ее биомасса создается по детритному и пастбищному каналам (пищевым цепям) при значительном преобладании первого. Действительно, основу питания тихоокеанской корюшки составляют ракообразные-детритофаги и рыбы-нектобентофаги, поедающие этих ракообразных, за счет этих двух компонентов создается основная часть ее биомассы. Пастбищный канал корюшка использует, потребляя сельдь и мойву, продукция которых создается вне залива за счет потребления зоопланктона открытого моря.

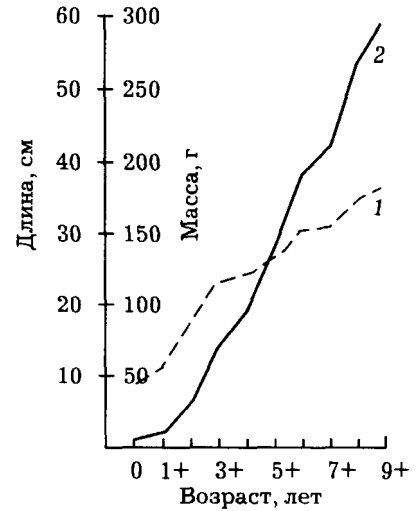


Рис. 97. Линейный рост (1) и увеличение массы (2) тихоокеанской корюшки в Ныйском заливе

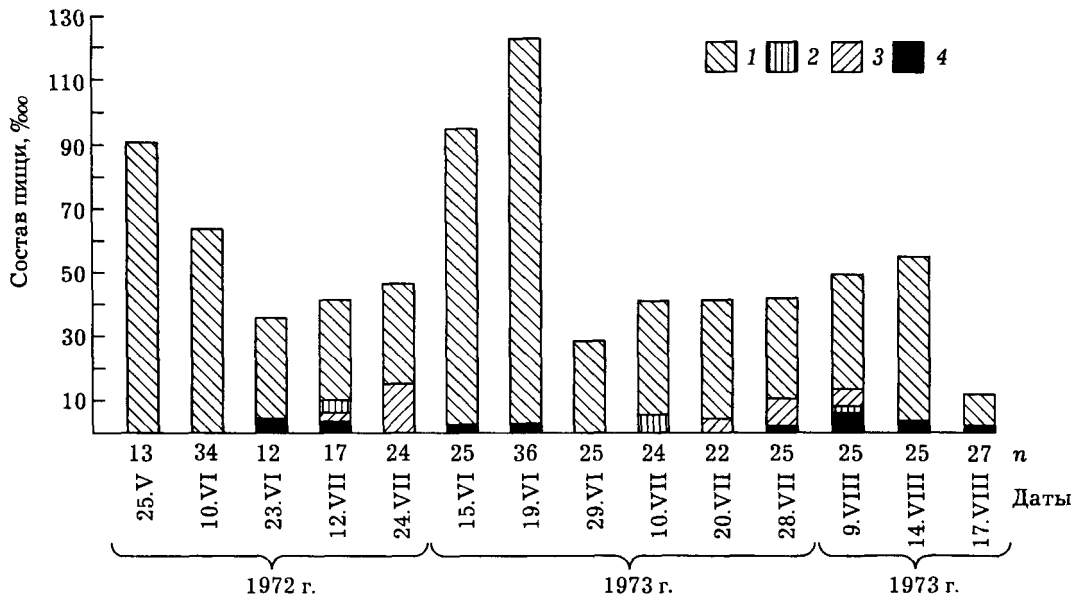


Рис. 98. Состав пищи неполовозрелой тихоокеанской корюшки длиной 10-17 см в Ныйском заливе: 1 — мизиды; 2 — гаммариды; 3 — равноногие раки; 4 — прочая пища



Рис. 99. Размерный состав рыб — жертв тихоокеанской корюшки длиной 17-35 см

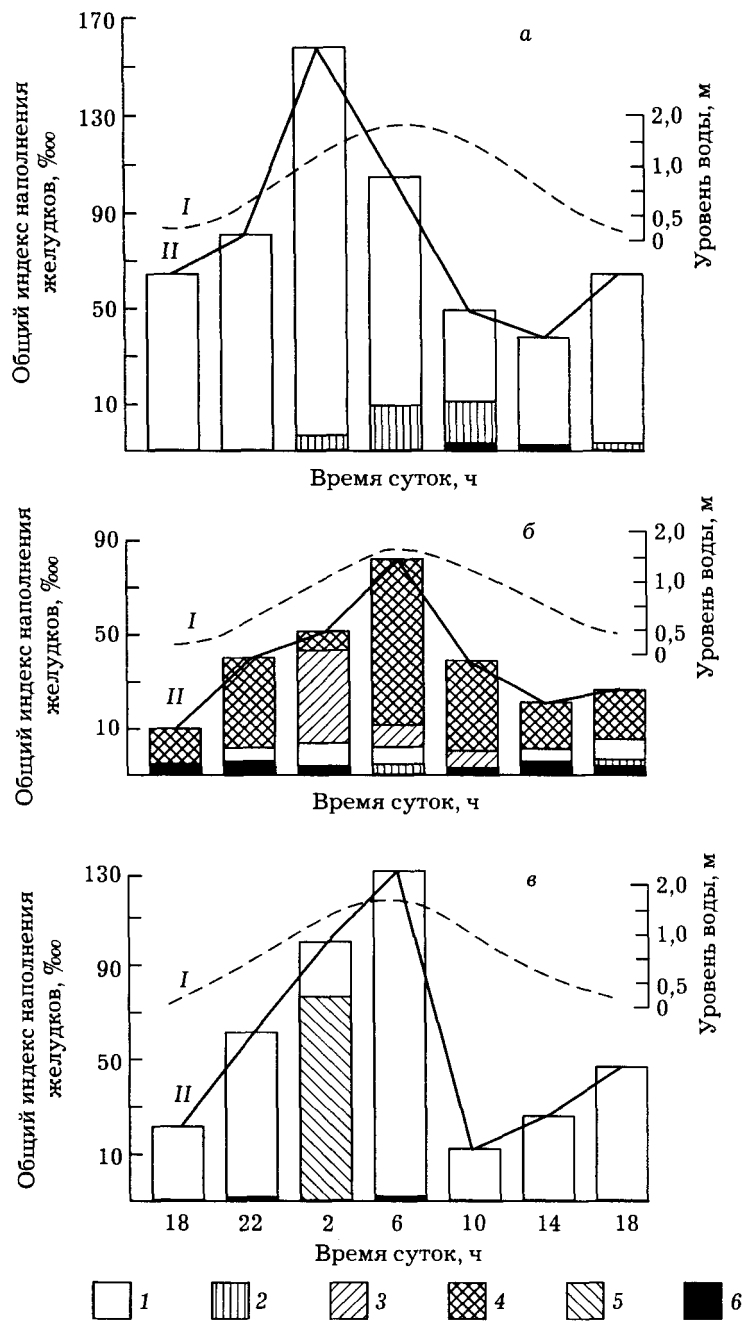


Рис. 100. Суточный ритм питания тихоокеанской корюшки 15-16 июня 1972 г. (а), 17-18 июля 1972 г. (б), 15-16 августа 1974 г. (в):

I — уровень воды в Ныйском заливе; II — общий индекс наполнения желудков;
 1 — мизиды; 2 — гаммариды; 3 — равноногие раки; 4 — сельдь; 5 — песчанка; 6 — прочая пища

Выводы

1. Зубастая корюшка в пределах Сахалина, а, возможно, и повсеместно на Дальнем Востоке характеризуется фенотипическим однообразием.
2. В пределах Сахалина у корюшки можно выделить три группы популяций (экотипов), различающихся по комплексу признаков, связанных с размножением (удаленность нерестилищ от моря, отношение производителей к паводку в период захода в реки, продолжительность пребывания производителей в реках, общая продолжительность нерестового периода).
3. По характеру нереста корюшка в реках острова является облигатным литофилом.

Нерест ее происходит в ночное время на каменисто-галечных перекатах глубиной 0,2-0,5 м со скоростью течения от 0,2 до 1 м/с при температуре 7,0-14 °С.

4. Нерестовые стада зубастой корюшки состоят из рыб в возрасте от 2 до 9 лет, длиной 16-34 см. Свыше 50 % нерестового стада составляет одна возрастная группа (обычно 4-годовики). Индивидуальная абсолютная плодовитость корюшки колеблется от 16,9 до 207,9 тыс. икринок, плодовитость доминирующих возрастных групп достигает 30-35 тыс. икринок. На нерестилищах самцы по численности значительно преобладают над самками.

5. При инкубации икры корюшки в диапазоне температур от 5 до 18 °С вылупление начинается на 18-е и заканчивается на 25-е сутки соответственно при 172 и 284 градусо-днях. В малых сахалинских реках наряду со скатом вылупившихся предличинок происходит вынос в море развивающихся икринок, оторвавшихся от субстрата.

6. Нагульное стадо зубастой корюшки в Ныйском заливе включает десять возрастных групп (0+-9+) с преобладанием особей в возрасте 2+ или 3+ длиной 12-18 см, которые в массе станут половозрелыми через год или на следующий год.

7. В период летнего нагула в заливе отмечается массовая элиминация особей корюшки старших возрастов за счет посленерестовой смертности и выедания хищниками.

8. Суточный ритм питания корюшки имеет моноциклический характер с четко выраженным пиком активности, приходящимся на ночное время и совпадающим с наиболее высоким уровнем прилива.

9. Характерной экологической особенностью корюшки является сочетание хищничества с макропланктофагией. Потребление корюшкой покатной молодежи кеты и горбуши, размеры которой существенно не отличаются от размеров массовых форм макропланктонных ракообразных, происходит в период массового ската.

10. Продукция тихоокеанской корюшки создается по детритному (в основном) и пастбищному каналам, в первом случае — за счет потребления ракообразных-детритофагов и рыб-нектобентофагов, во втором — за счет потребления планктоноядных рыб — сельди и мойвы, заходящих в залив из моря.

Глава XIII

Малоротые корюшки рода *Hypomesus* Gill

Систематика

Малоротая корюшка была описана Палласом в 1811 г. из водоемов Камчатки как *Salmo olidus*. В самостоятельный род *Hypomesus* малоротые корюшки выделены Жилем [Gill, 1863; приводится по Бергу, 1948]. Более чем полтора вековая история изучения этой группы рыб освещена в работе Мак-Аллистера [McAllister, 1963]. Значительный вклад в исследование систематики рода *Hypomesus* внесен в 60-е годы, когда, кроме упомянутой работы Мак-Аллистера, появились ревизии Хамады [Hamada, 1961] и В.А. Ключанова [1970], каждая из которых существенно меняла сложившиеся представления о систематике малоротых корюшек. Эти исследователи, решая вопросы систематики, наряду с анализом данных по морфологии использовали сведения по экологии представителей рода *Hypomesus*. К началу наших исследований было описано пять видов малоротых корюшек [Ключанов, 1970], основные отличия которых в качестве своеобразного итога предыдущих исследований удобно представить в виде определительной таблицы:

- | | |
|---|---|
| 1 (4) Позвонков 60 и более..... | 2 |
| 2 (3) Нет рукоятки сошника, есть глубокий медиальный вырез в задней части mesethmoideum..... | <i>H. pretiosus</i> (Girard); морской прибрежный вид |
| 3 (2) Есть рукоятка сошника, нет глубокого медиального выреза в задней части mesethmoideum..... | <i>H. japonicus</i> (Brevoort); морской прибрежный вид |
| 4 (1) Позвонков менее 60 (50-59)..... | 5 |
| 5 (6) Ductus pneumaticus соединяется с нижней стороной плавательного пузыря, несколько отступая от его переднего конца..... | <i>H. olidus</i> (Pallas); пресноводный вид |
| 6 (5) Ductus pneumaticus отходит от переднего конца плавательного пузыря..... | 7 |
| 7 (8) Есть hypethmoideum и exethmoideum, нет рукоятки сошника..... | <i>H. transpacificus</i> (McAllister); предположительно проходной вид |
| 8 (7) Нет hypethmoideum и exethmoideum, есть рукоятка сошника..... | <i>H. nipponensis</i> (McAllister); вид представлен проходной и жилой пресноводной формами..... |

Наблюдаемое в природе многообразие форм малоротых корюшек и часто меняющиеся представления об их систематике побудили нас предпринять изучение рода *Hypomesus*. Вопросы систематики малоротых корюшек явились составной частью исследования их биологии, которое касалось также миграций, размножения, питания, роста и взаимоотношений с другими видами рыб, поэтому наши суждения о систематике малоротых корюшек в значительной мере основываются на экологических данных. Мы поставили целью выяснить таксономическое положение малоротых корюшек, обитающих на Дальнем Востоке, дать их подробное сравнительное морфометрическое описание, получить представление о географической и биотопической изменчивости.

Малоротые корюшки, обитающие на Дальнем Востоке, в наших материалах представлены тремя видами: *Я. japonicus*, *Н. nipponensis* и *Я. olidus*. Ниже приводится их описание [Гриценко, Чуриков, 1983].

Н. japonicus. Наиболее крупная малоротая корюшка. Длина особей в нерестовых стадах 14-22 см. Распространена от Анадырского залива до Желтого моря (Чжифу), встречается на Сахалине, у южных Курильских островов и на Хоккайдо [Линдберг, Легеца, 1965]. Обитает в морской воде. Нерестится в апреле — мае на опресненных участках морских побережий с песчаным грунтом, при солёности до 25 ‰ [Hamada, 1961], в ряде случаев заходит на нерест в лагуны с солёностью 4-6 ‰. В I—II декадах мая отмечается её массовый заход в озеро Тунайча, а в конце мая — в лагуну Буссе (Сахалин).

В пределах ареала *Я. japonicus* значения большинства меристических признаков (//; *P*; *A*; *D*; *p*. *app*) не обнаруживают закономерных изменений, связанных с широтным положением мест взятия проб или обитанием в бассейнах Японского и Охотского морей (табл. 63), однако в ряде случаев по некоторым признакам имеются достоверные различия между пробами, взятыми из близко расположенных мест. Например, корюшки из устья Лютоги и озера Тунайча различаются по числу пилорических придатков ($t_d = 3,9$; $P = 0,99$). Различия подобного рода, видимо, связаны с существованием у *Я. japonicus* локальных популяций. В числе позвонков прослеживается слабо выраженная клинальная изменчивость. Значение этого признака у корюшки на севере ареала (Авачинский залив) выше, чем на юге (Амурский залив). Число жаберных лучей у корюшки восточного побережья Сахалина меньше, чем у корюшки западного побережья острова ($t_d = 2,2$; $P = 0,95$). Число жаберных тычинок у корюшки из Японского моря меньше, чем у корюшки Охотского моря ($t_d = 2,6$; $P = 0,99$).

Сравнивая пластические признаки малоротых корюшек, мы видим, что *Я. japonicus* отличается от двух других видов более короткой и низкой головой, короткими челюстями, малым диаметром глаза и короткими плавниками, что характерно для морского пелагического вида. Расстояние *PD*; *AV*; *AA*; *PV* и *VA* у него короче, чем у других видов корюшек (табл. 64). У самцов *IA* и *IV* больше, чем у самок, *hA* — меньше.

Н. nipponensis. Наиболее мелкая среди малоротых корюшек. Нерестовые стада её состоят из особей длиной 8-13 см, однако рыбы длиннее 11 см встречаются исключительно редко. У этого вида нет специфичного огуречного запаха, столь характерного для двух других видов малоротых корюшек. Ареал *Н. nipponensis* простирается от Амура до Воньсана (Корея), эта корюшка встречается на южном Сахалине, острове Кунашир. В бассейне Амура встречена в Мергене, впадающем в озеро Чля, и в реке Джатта. В Японии известна на островах Хоккайдо и Хонсю, вселена в водоёмы острова Кюсю [Клюканов, 1970; McAllister, 1963]. По сравнению с ареалами других видов малоротых корюшек ареал *Я. nipponensis* наиболее южный. Вид представлен проходными и жилыми (озерными и озерно-речными) формами.

По данным Хамады [Hamada, 1961] и нашим наблюдениям, *Я. nipponensis* — облигатный литофил, нерестится в ручьях и реках на перекатах и мелких плесах с галечно-песчаным грунтом. Озерные нерестилища расположены на мелководьях у берегов. Проходная форма обитает в Приморье, Японии и на южном Сахалине. В 1972 г. наблюдали особей, идущих из моря на нерест в реку Урюм (залив Анива). Малоротая корюшка, размножающаяся в реке Ударница, нагуливается в солоноватом озере Тунайча, хотя не исключено, что часть особей выходит в море. Эту форму корюшки в равной мере можно рассматривать как проходную и как озерно-речную. В Большом Чибисанском озере (южный Сахалин), соединённом с морем системой проток, обитает пресноводная форма *Я. nipponensis*.

Примером типичной популяции из изолированных озёр в наших сборах является корюшка озера Русское (южный Сахалин). Это пресноводное озеро — одно из группы озёр, образовавшихся на месте морской лагуны, отделённое от моря мощной песчано-галечной косой. В озере имеются обширные галечные участки прибрежных мелководий глубиной 0,5-1,0 м, на которых нерестится *Н. nipponensis*. Интересно, что в соседних озёрах такого же происхождения (Морж, Охотничье) из-за сильного зарастания нет подобной ситуации, и, как следствие, отсутствует *Я. nipponensis*. У особей данного вида отмечаются закономерные изменения ряда меристических признаков, связанные с широтным положением местообитания или типом водоёмов (табл. 65). Так, у корюшки Японских островов больше пилорических придатков, чем у сахалинской (в среднем $4,85 \pm 0,04$ и $3,49 \pm 0,09$; $P = 0,999$; $t_d = 13,9$). При ранжировании выборочных средних значений этого признака в порядке возрастания обнаруживается, что оценки средних по выборкам Сахалина меньше, чем по выборкам из Японии, причем между наибольшим значением его на Сахалине (река Ударница) и наименьшим в Японии (озеро Икеда) различия достоверны ($t_d = 2,3$; $P = 0,95$).

Таблица 63. Меристические признаки *Hypomesus japonicus* ($M \pm m$)*

Признаки	Амурский зал. у Владивостока, <i>n</i> = 31	Западный Сахалин, море			Сахалинский залив Счасья, район р.Иски <i>n</i> = 39	о. Хоккайдо, море у Хакодате. [Hamada, 1961] <i>n</i> = 81	Южный Сахалин		Восточный Сахалин, Ныйский зал. <i>n</i> = 35	Камчатка. Авачинский зал. <i>n</i> = 10	Пределы колебаний во всех исследованных районах <i>n</i> = 383
		район р.Ясноморка <i>n</i> = 30	район р.Орловка <i>n</i> = 31	у города Александровска. <i>n</i> = 35			зал. Анива, район р.Лютога <i>n</i> = 50	оз. Тунайча <i>n</i> = 41			
<i>squ</i>	66,35±0,19	69,60±0,38	69,89±0,18	68,83±0,21	68,05±0,18	–	66,48±0,20	68,2±0,22	69,71±0,31	69,13±0,33	64–73
<i>ll</i>	13,32±0,37	11,89±0,41	14,43±0,72	–	13,24±0,23	–	–	11,65±0,13	12,67±0,61	12,60±0,54	9–15
<i>P</i>	13,55±0,14	13,53±0,13	13,61±0,10	14,23±0,10	13,82±0,11	13,27±0,08	13,84±0,09	14,07±0,10	13,91±0,09	14,20±0,24	11–16
<i>V</i>	8,23±0,08	8,07±0,05	–	–	–	–	–	–	–	–	8–9
<i>A</i>	15,48±0,11	15,43±0,15	15,58±0,11	15,80±0,17	15,43±0,11	15,80±0,10	15,68±0,11	15,41±0,12	15,34±0,12	16,00±0,28	12–18
<i>D</i>	10,39±0,09	10,27±0,06	10,26±0,09	10,17±0,08	10,62±0,10	11,20±0,07	10,20±0,06	10,02±0,09	10,29±0,10	10,17±0,17	9–13
<i>rb</i>	7,10±0,05	7,33±0,12	7,37±0,10	7,50±0,09	7,36±0,08	–	7,12±0,08	7,10±0,06	7,14±0,08	–	6–9
<i>sb</i>	35,27±0,29	35,57±0,35	36,00±0,18	36,03±0,24	35,92±0,19	–	36,69±0,21	36,88±0,19	36,61±0,27	36,10±0,46	32–41
<i>p. app</i>	5,27±0,08	5,50±0,13	5,48±0,12	5,59±0,12	5,77±0,11	5,63±0,07	5,84±0,11	5,21±0,12	5,42±0,11	5,00±0,22	4–8
<i>vert.</i>	62,03±0,11	63,73±0,15	63,58±0,16	63,26±0,12	63,04±0,13	63,12±0,06	63,51±0,13	63,29±0,16	63,25±0,15	64,20±0,28	60–67

* Здесь и далее в табл. 64–66 *M* — средняя, *m* — ошибка средней.

Таблица 64. Пластические признаки *Hypomesus japonicus*, *H. olidus*, *H. nipponensis*

Признаки	Зал. Анива, устье Лютоги, 17. II. 1972		Сахалин, р. Тымь, VI. 1972		Сахалин, р. Ударница, 25. VII. 1975	
	самки, n = 31	самцы, n = 19	самки, n = 31	самцы, n = 26	самки, n = 33	самцы, n = 16
l_{sm}	18,21±0,23	16,80±0,26	13,96±0,18	12,40±0,18	8,92±0,07	9,22±0,12
l	17,15±0,22	15,79±0,24	12,96±0,17	11,43±0,16	8,28±0,07	8,64±0,12
l_t	76,55±0,18	76,35±0,30	72,17±0,25	71,89±0,27	72,15±0,27	71,91±0,27
l_c	18,29±0,10	18,61±0,15	19,47±0,29	19,95±0,39	20,76±0,11	20,46±0,15
l_r	4,99±0,05	5,13±0,06	4,59±0,08	4,42±0,07	6,27±0,05	6,08±0,06
d_o	3,73±0,03	3,85±0,05	4,83±0,10	4,71±0,06	5,32±0,07	5,13±0,07
i_o	4,69±0,07	4,73±0,10	5,40±0,07	5,39±0,07	5,08±0,07	4,86±0,07
l_{op}	10,06±0,08	9,96±0,14	10,57±0,16	10,24±0,15	9,68±0,11	9,71±0,15
l_{max}	5,35±0,06	5,44±0,06	6,67±0,06	6,82±0,06	8,79±0,11	8,54±0,13
md	1,78±0,03	1,90±0,04	1,96±0,04	1,94±0,02	2,17±0,03	2,18±0,08
l_{md}	7,72±0,06	7,98±0,07	8,68±0,06	8,98±0,08	10,02±0,08	9,98±0,09
h_c	8,05±0,05	—	9,35±0,07	9,61±0,07	9,47±0,09	9,37±0,06
H_c	10,42±0,07	10,61±0,16	12,40±0,10	12,75±0,13	11,77±0,10	11,61±0,13
H	16,89±0,16	16,36±0,35	16,69±0,18	16,72±0,17	15,38±0,24	13,68±0,37
h	5,94±0,04	6,11±0,05	7,04±0,06	7,26±0,05	6,03±0,06	5,95±0,09
aD	45,43±0,20	44,95±0,18	44,07±0,17	43,21±0,24	45,61±0,19	44,42±0,19
DD	22,97±0,22	23,11±0,29	20,8±0,80	—	21,39±0,15	21,34±0,33
PD	40,00±0,25	40,14±0,17	39,58±0,22	39,55±0,25	38,38±0,28	39,04±0,26
pl	12,17±0,15	12,42±0,16	13,24±0,12	13,62±0,16	11,78±0,17	11,23±0,27
aV	46,92±0,22	46,16±0,21	44,01±0,39	43,80±0,27	44,59±0,15	44,21±0,44
aA	70,77±0,17	69,58±0,38	66,31±0,24	64,80±0,27	66,69±0,20	65,40±0,34
PV	29,98±0,23	28,48±0,38	25,20±0,27	24,33±0,20	25,20±0,27	24,56±0,24
VA	24,23±0,20	23,62±0,28	22,12±0,23	21,57±0,29	22,92±0,22	22,13±0,25
ID	8,06±0,08	8,21±0,11	8,77±0,10	8,88±0,12	7,85±0,11	7,81±0,13
hD	11,55±0,14	11,97±0,20	16,89±0,31	18,96±0,24	13,98±0,17	14,41±0,24
IA	11,56±0,14	12,68±0,14	12,97±0,12	13,96±0,21	13,69±0,18	15,03±0,25
hA	6,63±0,16	6,17±0,17	10,45±0,20	11,19±0,21	8,60±0,25	8,88±0,24
IV	11,83±0,08	12,85±0,12	14,78±0,15	15,93±0,16	13,33±0,10	13,76±0,12
IP	13,30±0,08	13,74±0,11	16,88±0,18	18,20±0,22	14,97±0,13	15,85±0,14

У малоротой корюшки из небольших озер (Икеда, Большое Чибисанское, Русское) число жаберных тычинок меньше, чем у проходной (река Исикари) или из крупных озер (Тунайча, Абасири) (в среднем $32,21 \pm 0,15$ и $33,89 \pm 0,06$; $t_d = 9,8$; $P = 0,999$). Между наибольшим значением этого признака в первой группе рыб (Икеда) и наименьшим во второй (Исикари) имеется достоверное различие ($t_d = 3,0$; $P = 0,999$). Обращает на себя внимание отсутствие различий в числе позвонков и пилорических придатков у корюшки из водоемов Тонино-Анивского полуострова (Сахалин).

По пластическим признакам *Я. nipponensis* отличается от двух других видов наибольшей длиной основания A , наибольшей длиной головы и челюстей, наиболее крупными глазами. Хвостовой стебель, PD , основание D наиболее короткие, высота хвостового стебля наименьшая. У самцов IA и IP больше, чем у самок ($P = 0,99$) (см. табл. 64).

H. olidus. Согласно В.А. Клюканову [1970], этот вид распространен по азиатскому побережью, от реки Алазея (Восточно-Сибирское море) до Татарского пролива. На материковом побережье Японского моря *Я. olidus* отсутствует, а ранее сделанные указания ошибочны, так как за *Я. olidus* принимался, *nipponensis*. Е.И. Ивановой [1952] *Я. olidus* найден в районе Карской губы (озеро Круглое). По данным В.А. Клюканова [1970], Хамады [Hamada, 1961] и Мак-Аллистера [McAllister, 1963], это пресноводный вид. Однако Мак-Аллистер допускает возможность его выхода в солоноватую воду.

По нашим данным, *Я. olidus* представлен как жилыми (озерными и озерно-речными), так и проходной формами. Последняя весьма многочисленна в реках восточного Сахалина (Найба, Поронай, Набиль, Тымь, Даги, Фирсовка). В течение летних месяцев ее нагульные скопления в большом количестве отмечены нами в заливах Ныйский, Терпения;

Таблица 65. Меристические признаки *Hypomesus nipponensis*

Признаки	Западный Хоккайдо, р. Иойчи [Н. Такака, 1970]	О. Кюсю, оз. Икеда [Hamada, 1961], n = 53	Западный Хоккайдо, р. Исикари [Hamada, 1961]*	Северный Хоккайдо, оз. Абасири [Hamada, 1961]**	Восточный Сахалин		Залив Анива оз. Малое Чибисанское, n = 30	Пределы колебаний во всех исследованных районах, n = 169
					р. Ударница, n = 54	оз. Русское, n = 32		
<i>squ</i>	–	–	–	–	61,23±0,19	60,15±0,25	60,93±0,25	56–64
<i>ll</i>	–	–	–	–	9,4±0,33	–	–	7–13
<i>P</i>	12,6	13,19±0,09	12,87±0,03	12,42±0,04	12,54±0,08	12,23±0,09	12,23±0,16	10–14
<i>A</i>	15,2	17,42±0,10	17,04±0,47	15,64±0,05	16,43±0,10	17,00±0,11	15,80±0,18	14–18
<i>D</i>	9,1	10,19±0,08	10,52±0,03	9,72±0,04	9,83±0,07	9,34±0,08	9,60±0,12	8–11
<i>rb</i>	–	–	–	–	6,96±0,03	–	7,13±0,08	6–8
<i>sb</i>	–	32,91±0,17	33,45±0,05	33,92±0,08	34,59±0,14	32,00±0,16	31,60±0,44	28–37
<i>p. app.</i>	5,3	3,98±0,09	4,96±0,05	5,00±0,09	3,50±0,19	3,50±0,15	3,48±0,11	1–6
<i>vert.</i>	56,9	55,74±0,13	56,46±0,04	55,72±0,04	55,79±0,08	55,69±0,14	55,73±0,16	53–59

*Число экземпляров: *A*, *P* — 311; *D* — 303; *p. app.*, *sb* — 98; *vert.* — 260.

** Число экземпляров: *P*, *A*, *D*, *p. app.*, *sb* — 224; *vert.* — 314.

в солонатоводном озере Невское, в море у поселка Стародубска, в Татарском проливе у города Александровска-Сахалинского и поселка Широкая Падь. Последнее обстоятельство дает основание включить северную часть Японского моря в ареал этого вида, тем более, что озеро Исикари-Фурукава и река Иойчи (остров Хоккайдо), где отмечен *H. olidus* [Hamada, 1961; H. Tanaka, 1970], также находятся в бассейне Японского моря.

H. olidus из Ударницы, подобно *H. nipponensis* из этого же водоема, может быть отнесен как к проходной, так и к озерно-речной форме. Типичная озерно-речная форма *H. olidus* обитает в бассейне Амура, причем ряд популяций — на расстоянии 800-900 км от устья (озеро Болонь). К озерно-речной форме относится, судя по данным Белоусовой [1975], *H. olidus* из озера Азабачье (Камчатка). *H. olidus* обнаружена нами во многих изолированных пресноводных озерах Сахалина. В некоторых из них, относительно больших (Русское, Хвалисекое), этот вид обитает совместно с *H. nipponensis*. В небольших озерах (Охотничье, Морж) обитает только *H. olidus*. Принадлежность малоротых корюшек из этих озер к пресноводной форме едва ли определяется наследственно, так как, по сути дела, это части проходных стад, отрезанные от моря физическими преградами. Время изоляции относительно коротко, так как озера Хвалисекое, Русское и Охотничье — водоемы молодые. О недавнем возникновении этих озер свидетельствует уже тот факт, что геологически молодым является их ложе — намытая морем песчаная коса. Связь с морем на протяжении истории подобных водоемов может возникать неоднократно как в периоды повышенной водности, так и при незначительных колебаниях уровня океана. На восточном берегу озера Русское мы обнаружили заросшее русло протоки, посредством которой через озера Донецкое и Айруп оно соединялось с морем, видимо, 100-200 лет назад.

Время изоляции в тундровых озерах, имеющих в низовьях реки Тымь, из которых А.Я. Таранец [1937] описал подвид *H. o. bergi*, в принципе не может превышать нескольких столетий. Эти озера — давние старицы Тымь. Ложе их расположено в пойменном аллювии, на дне лежат остатки больших деревьев, обычно растущих по берегам сахалинских рек. Многолетний опыт работ в бассейне Тымь позволяет считать, что попадание паводковых вод в эти озера при экстремально высоком половодье вполне вероятно. Озера могут объединяться с рекой по меньшей мере раз в несколько десятилетий.

По нашим данным, *H. olidus* в водоемах Сахалина, как и в водоемах Хоккайдо [Hamada, 1961], является фитофилом.

Анализ меристических признаков *H. olidus* не обнаруживает закономерных изменений в связи с географическим положением населяемых водоемов или с принадлежностью к той или иной внутривидовой форме. Исключение составляет лишь число позвонков: у особей на южной границе ареала (Хоккайдо) их меньше, чем в других районах. По некоторым признакам в ряде случаев между корюшками из соседних водоемов существуют достоверные различия, вероятно, связанные с популяционной подразделенностью вида. Например, *H. olidus* рек Фирсовка и Поронай достоверно различаются по *squ*; //; *rb* \ *p. app* (табл. 66).

Поскольку условия обитания проходной и живущей в пресных водоемах малоротых корюшек существенно различаются и, в первую очередь, это касается особенностей питания, было интересно провести сравнение по числу жаберных тычинок и пилорических придатков. С такой целью были вычислены средние величины этих признаков для двух суммарных групп. В первую вошли особи из озер Исикари-Фурукава, Кизи, Русское, Охотничье и Тундровое, во вторую — проходные особи, в том числе корюшки из солонатоводных лагунных озер Невское и Долгое, служащих местом нагула проходной формы. Достоверных различий по этим признакам не обнаружено (среднее число жаберных тычинок равнялось соответственно $31,50 \pm 0,12$ и $31,28 \pm 0,13$; $t_d = 1,27$; пилорических придатков — $2,75 \pm 0,03$ и $2,78 \pm 0,03$; $t_d = 0,75$, что свидетельствует об их значительной стабильности. В связи с этим упразднение Мак-Аллистером [McAllister, 1963] подвида *H. o. bergi* представляется вполне обоснованным.

По пластическим признакам проходная форма *H. olidus* отличается от других видов наиболее широкой и высокой головой, массивным хвостовым стеблем, большими длиной и высотой спинного плавника и высотой анального, более длинными грудными и брюшными плавниками (см. табл. 64). Подобные особенности строения объясняются спецификой условий существования. Проходная корюшка совершает относительно длительную нерестовую миграцию, поднимаясь против течения на несколько десятков километров, что обуславливает необходимость мощного движителя. Откладывая икру на растительность, *H. olidus* в большей мере, чем два других вида, совершает вертикальные перемещения в толще воды, в связи с чем необходимы более крупные плавники. Самцы и самки достоверно различаются длиной плавников: у самцов *hD*; *IA*; *IP*; *IV* и *hA* больше, чем у самок ($P = 0,95$).

Таблица 66. Меристические признаки *Hypomesus±olidus*

Признаки	Западный Хоккайдо		Восточный Сахалин				
	р.Иойчи [Н.Такака, 1970]	Западный Хоккайдо, оз.Исикари-Фурукава [Hamada, 1961]*	р.Ударница, I.X.1977, n = 32	оз.Долгое, около устья р.Найба, VII. 1977, n = 26	р.Фирсовка, 27.VI.1972, n = 21	р.Поронай, 30.VI.1972, n = 30	оз.Невское, 4.VII.1972, n = 30
<i>squ</i>	—	—	59,65±0,27	58,11±0,25	58,90±0,22	56,33±0,27	58,74±0,23
<i>ll</i>	—	—	11,56±0,27	13,26±0,39	12,90±0,53	11,46±0,30	11,07±0,25
<i>P</i>	11,5	11,59±0,04	11,87±0,07	11,19±0,07	11,66±0,10	11,60±0,14	11,77±0,10
<i>V</i>	8,0	—	—	—	—	—	—
<i>A</i>	12,7	15,68±0,05	14,90±0,10	15,11±0,12	14,95±0,14	14,43±0,20	15,47±0,11
<i>D</i>	8,5	10,20±0,04	9,21±0,07	9,53±0,09	9,57±0,13	9,53±0,21	9,60±0,09
<i>rb</i>	—	—	6,56±0,08	6,73±0,08	6,71±0,09	6,03±0,14	6,93±0,05
<i>sb</i>	—	31,07±0,14	32,51±0,22	31,88±0,23	31,28±0,27	31,53±0,24	32,34±0,34
<i>p. app.</i>	3,5	2,70±0,03	2,90±0,07	3,00±0,00	2,95±0,04	2,46±0,11	3,03±0,03
<i>vert.</i>	23,0	53,47±0,05	55,28±0,12	54,69±0,12	55,23±0,22	54,46±0,17	54,48±0,12

* Число экземпляров из озера Исикари-Фурукава: *P*; *D* — 289; *A* — 290; *sb* — 84; *p. app.* — 266; *V* — 362.

Признаки	Восточный Сахалин, р. Тымь, VI. 1972, n = 8	Западный Сахалин, море у г. Александровска, VIII. 1974, n = 15	Бассейн р. Амур, оз. Большое Кизи, 29. IV. 1977, n = 30	р. Камчатка, нижнее течение, 10. VIII. 1977, n = 24	Восточный Сахалин			Пределы колебаний во всех исследованных районах
					оз. Русское, 17. VI. 1975, n = 14	оз. Охотничье, 26. V. 1973, n = 26	бассейн Тыми, оз. Тундровое, 26. VII. 1972, n = 22	
<i>squ</i>	56,34±0,30	58,73±0,46	58,06±0,24	60,00±0,26	60,56±0,50	58,67±0,20	57,36±0,24	53–63
<i>ll</i>	11,95±0,21	13,00±0,52	10,86±0,24	–	–	10,22±0,47	–	6–18
<i>P</i>	11,29±0,60	11,20±0,17	12,10±0,09	11,25±0,10	12,07±0,07	11,65±0,09	11,40±0,10	9–13
<i>V</i>	–	8,07±0,06	–	–	–	–	–	8–9
<i>A</i>	14,95±0,13	14,93±0,20	15,80±0,12	15,37±0,11	15,92±0,28	15,08± 0,11	13,28±0,15	12–19
<i>D</i>	9,42±0,08	9,47±0,13	9,63±0,08	9,12±0,08	9,36±0,13	9,19±0,09	9,54±0,10	9–12
<i>rb</i>	6,11±0,08	6,47±0,13	6,83±0,06	6,95±0,04	–	6,9±0,09	6,90±0,06	5–7
<i>sb</i>	30,03±0,26	27,80±0,33	32,48±0,15	31,50±0,22	31,25±0,38	33,38±0,29	29,72±0,28	24–37
<i>p.app.</i>	2,74±0,07	2,93±0,11	3,30±0,09	2,37±0,09	3,23±0,16	2,23±0,14	2,90±0,06	0–4
<i>vert.</i>	54,56±0,11	54,40±0,25	54,32±0,14	54,01±0,18	55,50±0,22	55,04±0,16	54,40±0,15	50–58

Таким образом, проведенные исследования подтверждают результаты ревизии рода *Hypomesus*, проведенной В.А. Клюкановым [1970], и дают основания считать, что принятая в настоящее время система этого рода соответствует ситуации, реально существующей в природе.

Экология *Hypomesus olidus*

Размножение. Нерестилища этой малоротой корюшки в бассейне реки Тымь находятся в пойменных озерах (старицах) нижнего течения, площадь которых колеблется от полгектара до нескольких десятков гектаров. Ряд озер соединяются с рекой непосредственно, другие образуют сложные системы, связанные протоками. По Тыми корюшка поднимается на 70 км до поселка Ныш. Нерестовый ход производителей начинается еще подо льдом.

В другой крупнейшей реке Сахалина — Поронай — производители, идущие на нерест, обычно поднимаются до впадения реки Буюклинка или изредка до устья Ельной, преодолевая расстояние 50-60 км. Нерест, так же как и в Тыми, происходит в пойменных озерах. По относительно коротким рекам Даги и Набиль корюшка поднимается на 10-15 км. В Тыми, в районе нерестилищ, корюшка появляется в конце апреля — начале мая. По мере подхода рыба проникает в озера и остается в них до наступления нерестовой температуры. Нерест начинается в конце мая по достижении температуры 7 °С и длится не более недели при постепенном повышении температуры воды до 10 °С. Массовый скат отнерестовавших производителей из озер в реку происходит в первых числах июня.

По характеру нереста *H. olidus* — типичный фитофил. Икра откладывается на водную растительность, подмытые корни и затопленные ветви прибрежных деревьев и кустарников. Основные нерестилища находятся в прибрежных участках озер с глубинами меньше 1 м, но корюшка нерестится также и в протоках между озерами, подчас имеющих характер ручьев со скоростью течения до 0,7-0,8 м/с. Нерестовое стадо состоит из рыб длиной от 11 до 18 см, массой от 11 до 50 г, в возрасте от 3 до 6 лет. В 1972 и 1973 гг. доминировали особи длиной 12 см, на долю которых приходилось более 70 % численности. Основной возрастной группой были 3-годовики (табл. 67, 68). Самцы несколько мельче и моложе самок. На нерестилищах *H. olidus* преобладают самцы, в 1973 г. в разные дни нереста их доля составляла от 46 до 90 %, возрастая от начала к концу нереста:

Дата	29. V	30. V	31. V	1. VI	2. VI
Количество самцов, %	60	46	70	77	90

Таблица 67. Возрастной состав нерестового стада *Hypomesus olidus* в реке Тымь, %

Год	Пол	Возраст, лет				n
		3	4	5	6	
1972	Самки	75,4	21,3	3,3	—	60
	Самцы	83,3	16,7	—	—	60
1973	Самки	56,0	37,5	5,9	0,6	511
	Самцы	71,1	28,1	0,8	—	949

Таблица 68. Размерный состав нерестового стада *Hypomesus olidus* в реке Тымь, %

Год	Пол	Длина, см									n
		10	11	12	13	14	15	16	17	18	
1972	Самки	—	15,0	56,6	11,7	10,0	6,7	—	—	—	60
	Самцы	3,3	20,0	46,7	26,7	3,3	—	—	—	—	60
1973	Самки	—	1,3	30,4	30,0	23,9	10,4	3,4	0,4	0,2	511
	Самцы	0,1	10,9	65,2	26,7	6,8	0,3	—	—	—	949

Нерест у *H. olidus* единовременный. Индивидуальная абсолютная плодовитость колеблется от 4,82 до 33,01 тыс. икринок. Между длиной самок (x , см) и плодовитостью (y , тыс. икринок) существует линейная зависимость: $y = -38,00 + 4,09x$ ($r = 0,83$). Увеличение индивидуальной плодовитости у более крупных (старших) особей приводит к тому, что до-

ля суммарной плодовитости нерестового стада, полученная за их счет, гораздо выше, чем соответствующий процент численности (табл. 69). Так, вклад 4-годовиков в создание суммарной плодовитости практически равен вкладу 3-годовиков, хотя численность последних в 1,5 раза выше.

Таблица 69. Плодовитость самок различных возрастных классов *Hypomesus olidus* в 1973 г. в реке Тьма, %

Показатель	Возраст, лет			
	3	4	5	6
Плодовитость, тыс. шт.	11,13	15,35	22,54	32,21
Возрастной состав, %	56,0	37,6	5,9	0,6
Доля суммарной плодовитости, %	46,1	42,7	9,8	1,4

Для определения сроков развития эмбрионов корюшки 27 мая 1973 г. проведен опыт по инкубации ее икры. Икра, полученная от трех самок, была оплодотворена молоками пяти самцов сухим способом и инкубировалась в чашках Петри при температуре от 5 до 19 °С. Диаметр набухшей икринки после сползания с нее наружной оболочки — в среднем 0,93 мм, перивителлиновое пространство — 0,11 мм (табл. 70; рис. 101). Вылупление началось на 14-е и закончилось на 16-е сутки. К началу выклева эмбрионы набрали 155, к окончанию — 193 градусо-дня. В опыте С.Г. Соина [1947] вылупление из икры у жилой малоротой корюшки бассейна реки Амур, инкубированной при 11-15 °С, произошло на 10-е сутки.

Таблица 70. Эмбриональное развитие *Hypomesus olidus*

Дата	Время суток, ч	Возраст эмбрионов, ч	Градусо-дни	Стадия развития эмбрионов (в скобках позиция на рис. 101)
27. V	7	—	—	Оплодотворение
27. V	17	10	—	Оплодотворенная набухшая икринка со сползшей наружной оболочкой (см. рис.101, 1)
27. V	18	11	—	Образовался зародышевый бугорок (см. рис.101, 2)
27. V	19	12	—	Мелкоклеточная морула (см. рис.101, 3)
28. V	6	23	6,5	Гастрюла (см. рис.101, 4)
1. VI	6	119	40,1	Начало образования тела зародыша (см. рис.101, 5)
2. VI	6	143	49,5	Начало образования хорды (см. рис.101, 6)
3. VI	6	167	64,5	Зародыши имеют глазные пузыри без хрусталика, тело зародыша на 9/10 огибают желток (см. рис.101, 7)
4. VI	6	191	79,7	В глазных пузырях образовались хрусталики и появился черный пигмент, образовались слуховые капсулы, число сегментов превысило 40, тело зародыша более чем 1 раз огибают желток (см. рис.101, 8)
7. VI	6	263	107,5	Число миомеров превысило 50, хорошо заметны доли мозга (см. рис.101, 9)
10. VI	8	337	155,3	Начало вылупления; вылупившиеся личинки имеют неподвижный рот, вертикально расположенные плавники, на желточном мешке и в центральной части тела имеются меланофоры (см. рис.101, 10)
13. VI	14	415	193,3	Вылупление закончилось

Молодь корюшки остается нагуливаться в пойменных озерах и скатывается из них лишь в июле следующего года в возрасте 13 мес. [Гриценко и др., 1984а]. Скат происходит круглосуточно, однако ночью интенсивность его выше (80 % покатников поймано в ночное время).

Покатная молодь хорошо заметна в дневное время в прозрачной воде проток. По выходе в Тьму она на протяжении нескольких десятков метров скатывается вдоль берега лентой шириной 2 м. Внешне скат молоди *H. olidus* из озер напоминает картину ската молоди кеты и горбуши, выпущенной с рыбоводных заводов в каналы, соединяющие заводы

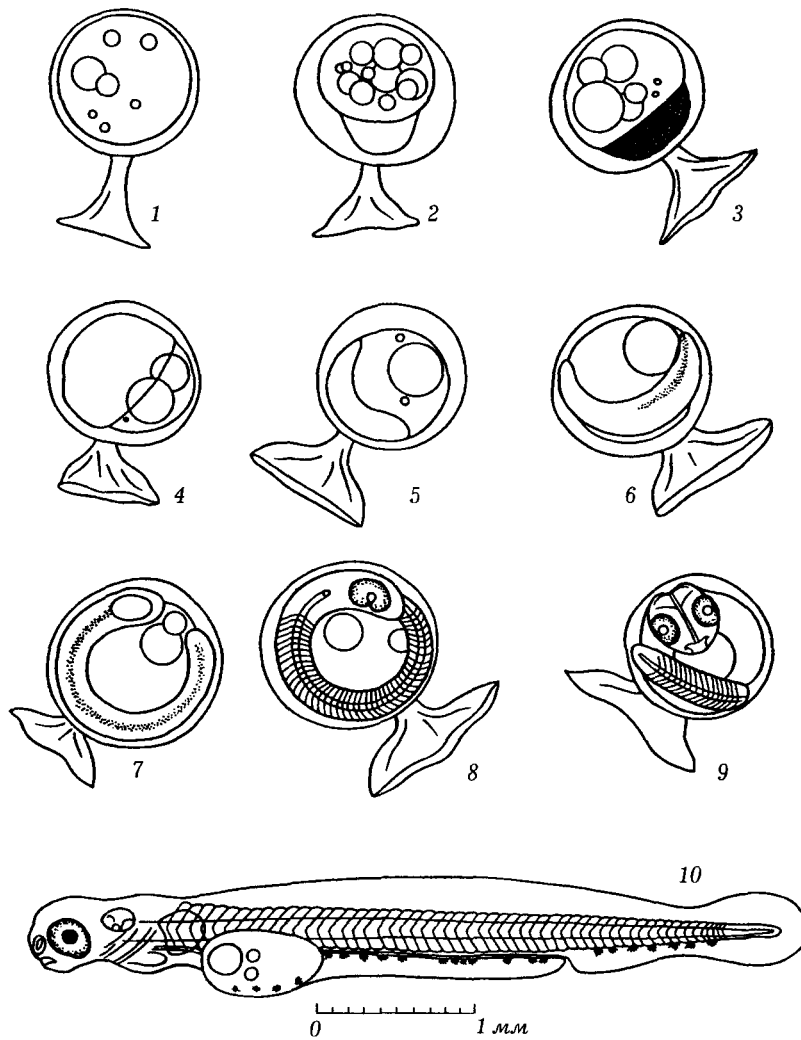


Рис. 101. Эмбриональное развитие *H. olidus*. Пояснения в табл. 70

с рекой. Покатники корюшки размерами, пропорциями и окраской тела похожи на покатную молодь кеты. Длина их колеблется от 3,0 до 5,5 см (в среднем 3,7), масса — от 200 до 900 мг (в среднем 390). На чешуе покатников имеется 2-10 (в среднем 4,3) склеритов. Годовое кольцо отсутствует. Сеголетки в возрасте 1,5 мес. достигают длины 16-19 мм и массы 12-22 мг. Они имеют вполне сформировавшиеся плавники. Начало жирового и анального плавников расположено на одной вертикали. Впоследствии, по мере роста рыб, жировой плавник смещается назад. Хвостовой плавник глубоко вырезан, плавательный пузырь наполнен газом. На лбу, жаберных крышках и брюшной части тела имеются меланофоры (рис. 102).

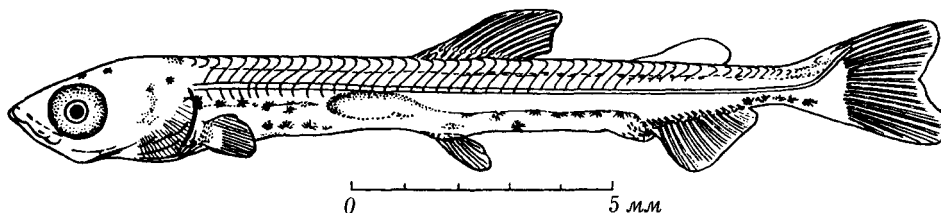


Рис 102. Сеголеток *H. olidus* в возрасте 1,5 мес

Биология в период нагула. После ската с нерестилищ малоротая корюшка нагуливается в море и солоноватых заливах. В Ныйском заливе в летние месяцы преобладают особи длиной 9-11 см в возрасте 2+, которые составляют на следующий год основу нерестового стада. Рыбы в возрасте 5+ и 6+ в уловах отсутствуют, так как в массе

своей, видимо, погибают к этому времени (табл. 71 и 72). В августе в заливе появляются покатники корюшки, составляющие левую часть размерного ряда (3-6 см). Очевидно, они должны быть наиболее многочисленной группой, но к сожалению, недостаточно улавливались нашим неводом.

Таблица 71. Возрастной состав нагульного стада *Hypomesus olidus* в Ныйском заливе, %

Год, месяц	Возраст, лет				n
	4+	2+	3+	1+	
1973, июль	–	70,4	27,3	2,3	351
1974, август	2,8	60,0	35,2	2,0	1291

Таблица 72. Размерный состав нагульного стада *Hypomesus olidus* в Ныйском заливе, %

Год, месяц	Длина, см															n
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
1973, июль	–	–	–	–	0,9	5,7	24,6	22,0	20,6	15,1	7,7	2,0	1,1	0,3	351	
1974, август	0,5	1,9	0,2	0,1	0,9	13,5	26,7	28,2	16,9	8,2	1,7	1,2	–	–	1311	

Линейный рост и рост массы корюшки в период морского нагула показан на рис. 103. Наибольший прирост длины приходится на второй год, после чего рост замедляется. Годовые приросты массы относительно равномерны. Замедления ее прироста у рыб старших возрастов не отмечено.

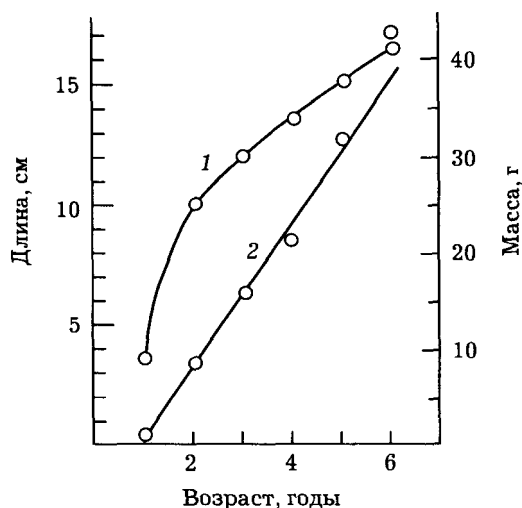


Рис 103. Линейный рост (1) и рост массы тела (2) малоротой корюшки в Ныйском заливе

В течение летних месяцев малоротая корюшка потребляется кунджей, зубастой корюшкой, сахалинским тайменем, причем для первых двух видов она является одним из основных пищевых компонентов [Гриценко и др., 1984а].

Малоротая корюшка, связанная размножением и нагулом с рекой Тымь и Ныйским заливом, зимует в заливе. Зимовке предшествует заход в низовье реки. Корюшка в конце сентября входит в пресную воду и остается там до ноября. Подобную миграцию нам неоднократно доводилось наблюдать также в реке Ударница. Рыба появляется в низовьях этой реки в последних числах сентября и поднимается на 2-3 км. На отдельных участках русла плотность достигает нескольких тысяч особей на 1 м². К середине декабря корюшка постепенно покидает реку, и лишь небольшое число ее особей остаются в омутах в устье. Во время пребывания в реке корюшка не питается. Длина мигрантов в Ударнице колеблется от 6 до 12 см, возраст — от 1+ до 3+ (1+—13 %; 2+—84 %; 3+—3 %). Самки несколько крупнее самцов (табл. 73). Самки и самцы имеют половые продукты на III—IV стадии зрелости и должны нереститься весной следующего года. По сравнению с особями стада Тыми, *H. olidus* в Ударнице мельче.

Таблица 73. Размерный состав *Hydromesoloides* в реке Ударница в ноябре - декабре 1978 г., %

Пол	Длина, см							n
	6	7	8	9	10	11	12	
Самки	-	-	20,3	37,2	30,6	10,0	1,9	261
Самцы	4,7	12,1	14,0	33,7	30,8	4,5	0,2	422

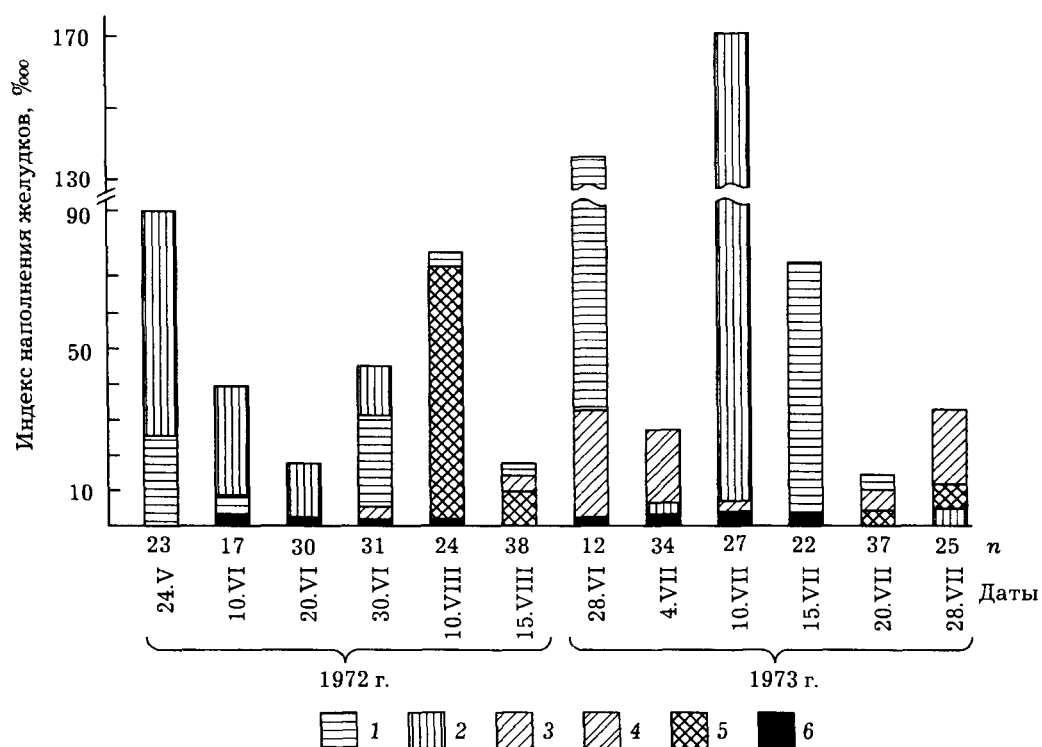


Рис 104. Состав пищи малоротой корюшки в Ныйском заливе: 1 — мизиды; 2 — гаммариды; 3 — равноногие раки; 4 — икра сельди; 5 — веслоногие рачки; 6 — прочая пища

По мере роста корюшки происходит постепенная смена компонентов питания (рис. 105). У особей длиной до 10 см основу пищи составляют планктонные ракообразные (веслоногие рачки). В дальнейшем их доля уменьшается, и у особей длиной выше 10 см основой питания служат нектобентические ракообразные: гаммариды, мизиды и равноногие.

В течение летнего нагула интенсивность питания корюшки сильно варьирует. Индексы наполнения желудка колеблются в широких пределах от 15 до 170 ‰ (см. рис. 104). В мае — июне корюшка потребляет в основном мизид и гаммарид, в июле и августе в рационе появляются веслоногие, в период нереста сельди — ее икра.

Таким образом, из анализа питания корюшки следует, что основная часть ее биомассы формируется по детритной пищевой цепи за счет детритофагов: мизид, гаммарид и равноногих раков. Потребляя веслоногих раков, вносимых в залив из моря с водами приливов, корюшка использует и пастбищную пищевую цепь, однако в меньшей степени, чем детритную.

Малоротой корюшке в Ныйском заливе свойственна четко выраженная суточная ритмика пищевой активности (рис. 106). Рыба начинает питаться в утренние часы, в период наиболее высокого уровня прилива, с которым в залив вносятся веслоногие раки. Спад

интенсивности питания наступает после 14 ч, в период отлива. В это время в желудках появляются ракообразные, обитающие в солоноватых водах: мизиды и молодь равноногих. Наполнение желудков продолжает снижаться в вечерние и ночные часы и достигает минимума к утру. Несомненно, что суточная активность малоротой корюшки определяется также активностью зубастой корюшки, кормом которой является малоротая корюшка.

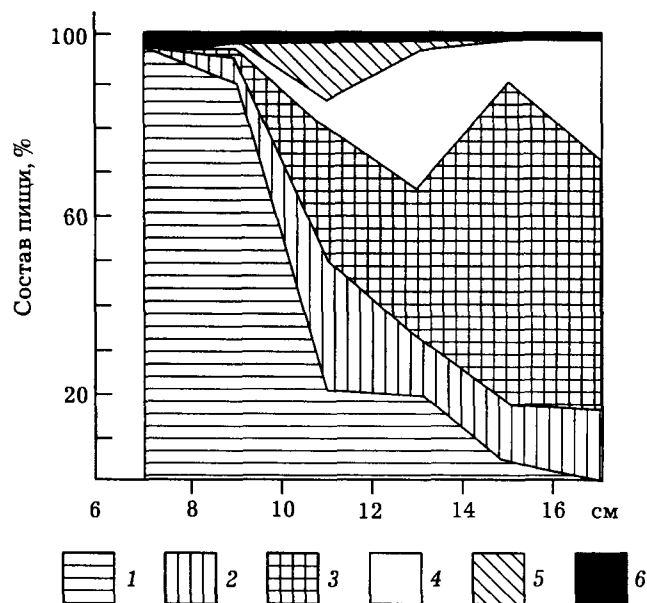


Рис. 105. Изменение состава пищи малоротой корюшки в онтогенезе: 1 — веслоногие рачки; 2 — мизиды; 3 — гаммариды; 4 — равноногие раки; 5 — икра сельди; 6 — прочая пища

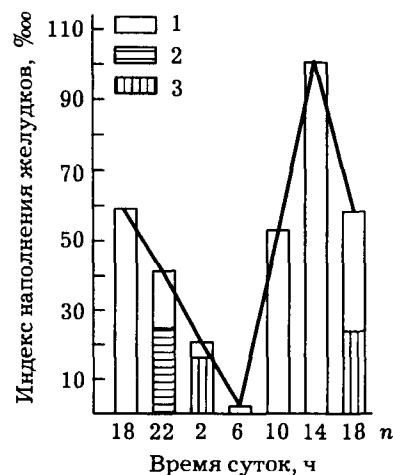


Рис. 106. Суточный ритм питания малоротой корюшки в Нийском заливе: 1 — веслоногие рачки; 2 — равноногие раки; 3 — мизиды

Экология размножения *Hypomesus nipponensis*

Размножение *H. nipponensis* исследовалось только в водоемах Японии [Shirashi, Takunaga, 1958; Furuta, 1960; Namada, 1961; Yamada, 1963]; относительно воспроизводства популяций, обитающих в отечественных водах, имеются лишь фрагментарные сведения [Таранец, 1936]. Нами исследование проводилось на ключе Рыбоводный, притоке Ударницы (бассейн озера Тунайча) в 1972 и 1975 гг. [Гриценко, Чуриков, 1984]. Ключ Рыбоводный является реокреном, собирающим воду из ряда лимнокренов, расположенных по его течению. Протяженность ключа около 1,5 км, ширина 5-8 м, глубина на плесах и перекатах 0,2-0,4 м, на немногочисленных ямах до 1 м. Дно покрыто мелкой галькой, размеры которой не превышают 5 см. Сезонные колебания уровня и скорости течения в ключе незначительны, поскольку питание его происходит в основном за счет грунтовых вод.

Тщательное обследование Ударницы показало, что нерестилище *H. nipponensis* в ключе Рыбоводный является единственным в ее бассейне. Ключ Рыбоводный впадает в Ударницу на 1 км выше ее устья. Нерестилище корюшки начинается в 400 м выше устья ключа, протяженность его около 100 м. Таким образом, производители корюшки, зашедшие в реку, преодолевают до нерестилища расстояние в 1,5 км.

По характеру нереста *H. nipponensis* является облигатным литофилом и реофилом. По данным Хамады [Namada, 1961], продолжительность нерестового периода у этого вида имеет существенные популяционные различия. На севере Японии нерест длится около 7 дней (озеро Онума), на юге — более 3 мес. (озеро Кизаки). В ключе Рыбоводный в 1975 г. нерест корюшки начался 25 мая и длился до первых чисел августа. Он был массовым до 5 июля, после чего пошел на спад.

Первые производители появились на нерестилищах по достижении среднесуточной температуры воды в ключе Рыбоводный 10 °С. Максимальная температура воды в период массового нереста достигала 17,4 °С. Более 90 % производителей отнерестились при колебаниях среднесуточной температуры воды от 10 до 16 °С. С 29 и 30 июня вследствие

общего похолодания температура воды снижалась до 8,6-8,8 °С, и заходы корюшки в ручей прекращались.

Корюшка нерестится в вечерние и ночные часы. На дневные часы производители, за исключением немногочисленных особей, покидают ключ. Заходы корюшки в ключ начинаются в 18-19 ч. Производители остаются в ключе до 4-5 ч утра. Скот первых отнерестовавших особей отмечается примерно через час после начала захода. До 1-2 ч ночи преобладает ход рыбы в ключ, после этого времени — из ключа. Часть особей, покидающих ключ в светлое время суток, скатывается в озеро Тунайча, часть остается в ямах в русле Ударницы.

В период наиболее интенсивного нереста рыба занимает в ручье участок площадью 350-450 м². На 1 м² нерестилища находится одновременно не менее 500 особей, а на отдельных участках численность их достигает 3 тыс. на 1 м². При этом рыбы стоят в 2-3 слоя. К концу нереста производители держатся несколькими плотными скоплениями на небольших по площади участках (3-5 м²).

Икра у корюшки клейкая, цвет ее варьирует от бледно-желтого до оранжевого. Развивается она, будучи прикрепленной к гальке своеобразной ножкой, в которую превращается сползшая клейкая наружная оболочка [Соин, 1947]. Несмотря на большое количество производителей "засев" нерестилищ икрой был слабым. На гальке размером от 1 до 4 см редко находилось более 10 икринок. На 1 дм² площади нерестилищ обычно находится менее 1 тыс. икринок (чаще всего от 400 до 700 шт.). От 30 до 60 % икринок — мертвые.

Отложенная икра интенсивно поедается девятииглой колюшкой, которая в дневное время в больших количествах держится на нерестилище. На 1 м² приходится от 100 до 700 особей колюшки, в желудках которой находится обычно от 10 до 30 икринок корюшки.

В течение всего нерестового периода на нерестилищах резко преобладали самцы (постоянно более 90 %). Численность самок колебалась от 2,0 до 6,2 %, возрастая от начала к концу нереста (табл. 74). Иным было соотношение полов в подходах рыб из озера. В устье Ударницы в период массового нереста самки составляли 4,5-10,7 % численности подходов, а в конце нереста, когда подходы резко сократились, — 48,8-82,1 %. Из этого следует, что в наиболее активный период нереста в реке вблизи нерестилищ остается на дневное время около половины всех зашедших из озера самцов, а также то, что пребывание самцов на нерестилищах гораздо продолжительнее, чем самок.

Таблица 74. Соотношение полов у *Hypomesus nipponensis* в устье реки Ударница и на нерестилищах в ключе Рыбоводный, %

Дата	Устье реки		Нерестилище	
	самки	самцы	самки	самцы
11/VI	4,5	95,5	2,6	94,7
21/VI	10,7	89,3	2,0	98,0
12/VII	48,8	51,2	4,4	95,6
22/VII	82,1	17,9	6,2	93,8

Длина производителей корюшки колебалась от 8 до 11 см, масса — от 4,0 до 8,5 г. В начале нереста рыба несколько крупнее. С конца июня до конца июля средняя длина оставалась постоянной. Коэффициент вариации длины производителей, постепенно возрастающая, увеличился от начала к концу нереста почти вдвое (табл. 75).

Таблица 75. Длина производителей *Hypomesus nipponensis* в различные периоды нереста

Дата	n	M±m	σ	CV
9/VI	89	9,7±0,03	0,30	3,1
10/VI	103	9,5±0,04	0,42	4,4
28/VI	107	9,1±0,05	0,49	5,4
10/VII	100	9,1±0,05	0,53	5,8
21/VII	138	9,1±0,05	0,63	6,9

Индивидуальная абсолютная плодовитость корюшки, определенная у 17 особей, колебалась от 2880 до 5780 икринок, составляя в среднем 4570 ± 173 икринок.

Нерестовое стадо в 1972 и 1975 гг. было представлено только 2-годовиками. В водоемах Японии *H. nipponensis* нерестится в возрасте от 1 до 4 лет [Hamada, 1961]. Нересто-

вая часть некоторых популяций бывает представлена единственной возрастной группой, подобно тому, что мы наблюдали в Ударнице. В этой связи следует отметить большое сходство в возрастном составе между *H. nipponensis* и горбушей. У корюшки, как и у горбуши, существуют две не перемежающиеся (или слабо перемежающиеся) генеративные линии. Однако в отличие от горбуши такой возрастной состав свойственен далеко не всем популяциям корюшки.

Как следует из данных возрастного состава, корюшка Ударницы нерестится один раз в жизни, погибая к следующему нерестовому сезону. Некоторая часть производителей умирает уже в районе нерестилищ.

Для определения сроков эмбрионального развития корюшки был проведен опыт по искусственной инкубации икры. С этой целью 9 июня икра от одной самки была оплодотворена молоками трех самцов и помещена для инкубации в чашки Петри. Опыт длился до окончания вылупления. Температура воды в период инкубации колебалась от 14,0 до 19,5 °С, составляя в среднем 16,5 °С.

Диаметр набухшей икринки после сползания с нее наружной оболочки равен в среднем 0,84 мм, толщина перивителлинового пространства — 0,11 мм. Описание развития приводится в табл. 76 и иллюстрируется на рис. 107. Вылупление началось на 9-е сутки, когда эмбрионы набрали 146 градусо-дней, и закончилось на 27-е сутки при 307 градусо-днях. Сходные результаты были получены в водоемах Японии [Hamada, 1961; Yamada, 1963].

Таблица 76. Эмбриональное развитие *Hypomesus nipponensis*

Дата	Время суток	Возраст эмбрионов, час	Градусо-дни	Стадия развития (в скобках позиция на рис. 107)
3/VI	9 ⁰⁰	0	—	Оплодотворение
	11 ⁰⁰	2	—	Образовался зародышевый бугорок (см. рис.107, 1)
	13 ⁰⁰	4	—	Начало дробления, 4 бластомера (см. рис.107, 2)
	22 ⁰⁰	13	—	Морула крупных клеток (см. рис.107, 3)
10/VI	9 ⁰⁰	24	17	Мелкоклеточная морула (см. рис.107, 4)
	15 ⁰⁰	30	21	Гастроула
	23 ⁰⁰	38	27	Начало образования тела зародыша (см. рис.107, 5)
11/VI	22 ⁰⁰	61	43	Зародыш имеет глазные пузыри с хрусталиком, начало сегментации, тело зародыша на 5/6 охватывает желток (см. рис.107, 6)
12/VI	21 ⁰⁰	84	59	В глазах появился черный пигмент, хвост начал обособливаться от желтка, число сегментов превысило 30, тело зародыша более чем один раз огибает желток (см. рис.107, 7)
13/VI	21 ⁰⁰	108	74	Зародыш стал подвижным
14/VI	22 ⁰⁰	133	91	В слуховых капсулах образовались отолиты (см. рис.107, 8)
15/VI	22 ⁰⁰	157	106	Начало пульсации сердца, на желточном мешке и нижней стороне хвостового стебля появились меланофоры, в глазах образовался желтый пигмент
16/VI	23 ⁰⁰	182	130	Пигментация эмбрионов усилилась, появились зачатки грудных плавников, сердце увеличилось в размерах и стало более дифференцированным (см. рис.107, 9 — эмбрион, извлеченный из оболочки)
17/VI	21 ⁰⁰	204	146	Начало вылупления (см. рис.107, 10 — эмбрион сразу после вылупления)
18/VI	21 ⁰⁰	228	163	Массовое вылупление
27/VI	21 ⁰⁰	444	307	Вылупление закончилось

Личинки корюшки в момент вылупления имеют неподвижный рот, хорошо обособленные, вертикально расположенные грудные плавники и желточный мешок с жировой каплей. Длина их колеблется от 4,6 до 5,5 мм. Через 3 дня после вылупления желточный мешок полностью рассасывается, а потреблять внешний корм они начинают уже на 2-й день.

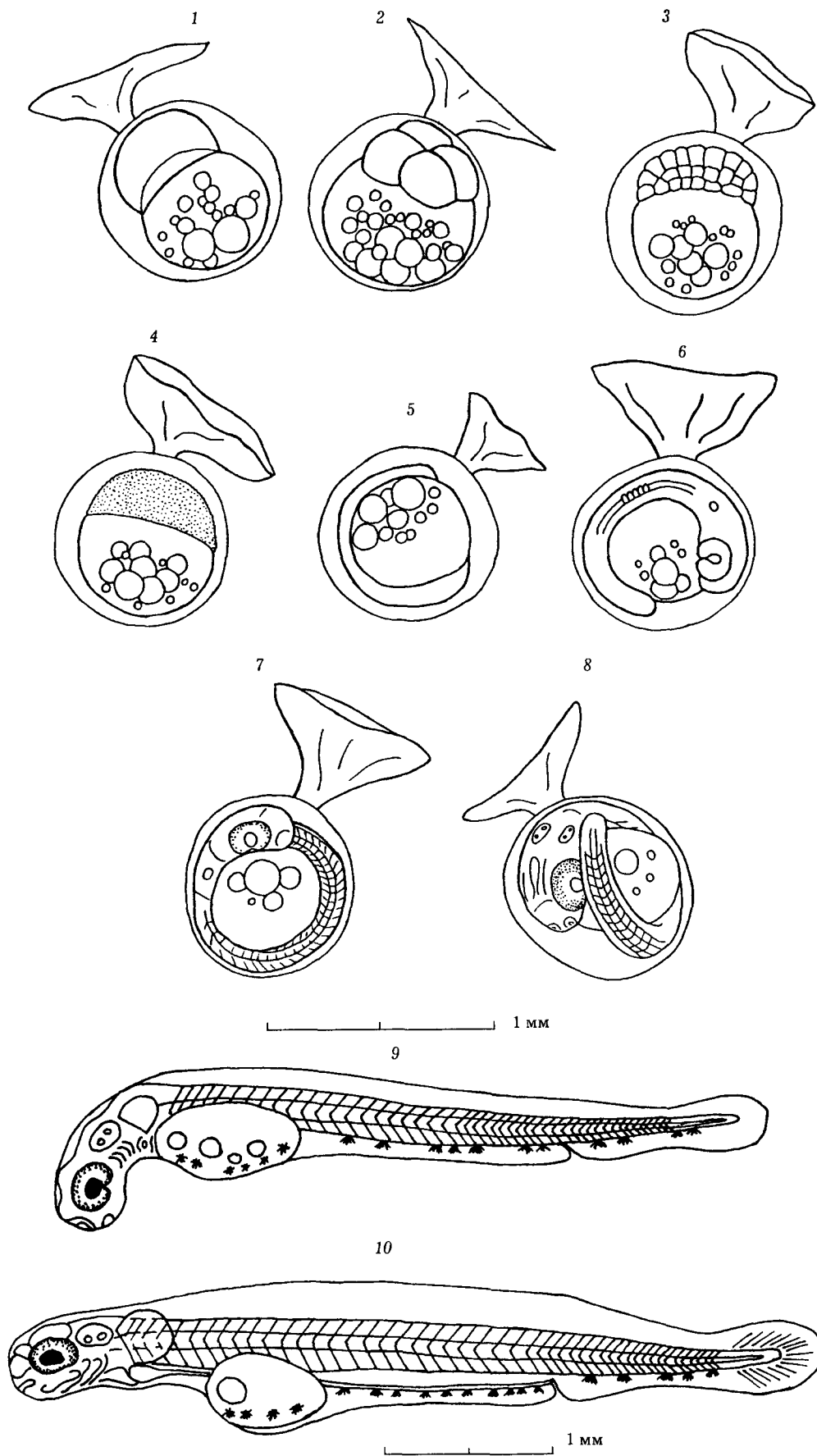


Рис. 107. Эмбриональное развитие *H. nipponensis*. Пояснения в табл. 76.

Личинки корюшки в районе нерестилищ не задерживаются и сразу же после вылупления скатываются в озеро Тунайча. Исходя из сроков нереста и продолжительности развития эмбрионов, можно заключить, что основное количество личинок (90 %) попадает в озеро Тунайча с I декады июня по III декаду июля.

Корюшки повсеместно используются как объекты промысла. Кроме того, *H. nipponensis* как кормовой объект хищных рыб вселена во многие озера Японии и акклиматизирована в озерах и водохранилищах Калифорнии [Hamada, 1961; Wales, 1962; McAllister, 1963].

Японские рыбаки в период оккупации южного Сахалина для повышения эффективности воспроизводства *H. olidus* в бассейне реки Поронай посредством каналов соединяли пойменные озера с рекой. Это позволяло производителям использовать большую площадь нерестилищ и облегчало молоди скат из озер в период летнего падения уровня.

На Сахалине ежегодно добывается от 100 до 300 т корюшек. Улов по видам не дифференцируется. Основу его составляют зубастая и морская малоротая корюшки. *H. nipponensis* промыслом практически не используется. В период зимовки в море зубастая и морская малоротая корюшки в большом количестве вылавливаются рыбаками-любителями. Запасы зубастой корюшки освоены промыслом достаточно полно. Об этом свидетельствует прогрессирующее снижение численности производителей на нерестилищах в большинстве районов. В отличие от нее морская малоротая корюшка промыслом освоена слабо. При этом, в последние полтора десятилетия промысловые усилия сокращаются. Недоиспользуются запасы *H. olidus* в бассейнах рек Тымь и Поронай. Нами с А.А. Чуриковым в 1973 г. было предложено промысел *H. olidus* строить на отнерестовавших особях, скатывающихся из озер в реку. При таком подходе можно брать рыбу с меньшими усилиями, перекрывая вентерями устья проток. Кроме того, производители будут максимально использоваться в воспроизводстве. Представляется целесообразным интенсифицировать добычу морской малоротой корюшки. Кроме того, с целями биологической мелиорации следует организовать отлов зубастой корюшки в местах выпуска молоди лососей с рыбоводных заводов.

Выводы

1. Принятая в настоящее время система рода *Hypomesus* соответствует ситуации, реально существующей в природе. В водоемах азиатского побережья и прибрежных водах северной части Тихого океана обитают три вида рода *Hypomesus*: *Я. japonicus*, *H. olidus*, и *Я. nipponensis*, из которых первый является прибрежным морским видом, два других — представлены проходными и пресноводными формами.

2. Между подвидом *Я. o. bergi* и номинативным подвидом того же вида таксономически значимых различий не обнаружено. Принадлежность к пресноводным формам *Я. olidus* и *Я. nipponensis* из изолированных озер Сахалина нельзя считать наследственно обусловленной, популяции этих озер представляют собой части проходных стад, отрезанные от моря географическими преградами. Очевидно, верна точка зрения, в соответствии с которой выделение подвида *H. olidus* неправомерно [McAllister, 1963; Клюканов, 1970].

3. *Я. japonicus* и *H. nipponensis*, по-видимому, представлены формами, населяющими обширные регионы. Формы *Я. japonicus*, обитающие у охотоморского и японского побережий Сахалина, различаются числом жаберных лучей и тычинок на первой жаберной дужке. Формы *Я. nipponensis* из вод Хоккайдо и Сахалина различаются числом пилорических придатков.

4. На Сахалине малоротая корюшка *Я. olidus* по характеру нереста является облигатным фитофилом. Подъем на нерестилища происходит в апреле — мае, часто еще подо льдом. Нерестится она в пойменных озерах нижнего течения рек в конце мая — начале июня при температуре воды от 7 до 10 °С.

5. Эмбриональное развитие в опыте при колебаниях температуры воды от 5 до 19 °С длилось от 14 до 16 сут. Молодь нагуливается в нерестовых озерах немногим более года, после чего в июле скатывается в море или солоноватые заливы.

6. Нерестовое стадо *Я. olidus* состоит из рыб в возрасте от 3 до 6 лет при преобладании трехгодовиков. На протяжении жизни малоротая корюшка нерестится неоднократно.

7. Посленерестовая гибель производителей происходит в июне — июле, после ската их с нерестилищ.

8. В период морского нагула *Я. olidus* питается в основном планктонными и нектобентическими ракообразными: веслоногими, бокоплавами, мизидами и равноногими.

9. Зимовка *Я. olidus* происходит в солоноватоводных заливах и озерах лагунного типа. Зимовке предшествует заход рыбы в низовья рек на период с конца сентября до ноября — декабря.

10. *Я. nipponensis* по характеру нереста является типичным литофилом и реофилом. Нерест этого вида на южном Сахалине происходит в весенне-летние месяцы после того, как температура воды достигнет 10 °С. Нерестилища расположены в низовьях рек, что обеспечивает личинкам, обладающим малым запасом энергетических ресурсов, быстрее попадание в места, богатые планктоном.

11. *Я. nipponensis* - короткоциклический вид, его нерестовые стада представлены единственной или немногими возрастными группами; нерест однократный.

Глава XIV

Дальневосточные красноперки рода *Tribolodon*

Систематика

Дальневосточные красноперки (сем. Cyprinidae) привлекают внимание исследователей в первую очередь тем, что являются единственной группой среди карповых рыб, способной длительное время обитать в воде с океанической соленостью. Впервые дальневосточная красноперка *Telestes brandti* была описана Б. Дыбовским в 1872 г. [Дыбовский, 1877]. В дальнейшем за период с 1873 по 1937 г. было описано 18 видов красноперок [Шмидт, 1904; Берг, 1949; Okada, 1960].

К началу 60-х годов сформировалось два точки зрения на систематику красноперок. Согласно первой из них, дальневосточные красноперки представлены одним видом *Leuciscus brandti* (Dybowski) [Линдберг, Легеза, 1965; Световидова, 1973]. Согласно второй точке зрения, существует несколько видов дальневосточных красноперок, которые выделяются в самостоятельный род *Tribolodon* Sauvage [Okada, 1960; Nakamura, 1963]. Анализ традиционных морфометрических признаков не давал японским ихтиологам возможности однозначно установить число видов красноперок. Прогресс был достигнут М. Накамуры [1963], который в основу систематики положил строение сейсмочувствительной системы головы. В результате он пришел к выводу, что в Японии обитают три вида красноперок: *T. taczanowskii* (преоперкуло-мандибулярный канал переходит в подглазничный), *T. hakonensis* (преоперкуло-мандибулярный канал в подглазничный не переходит, в надвисочном канале имеется пять пор), *T. ezoe* (преоперкуло-мандибулярный канал в подглазничный не переходит, в надвисочном канале семь пор). Кроме того, по мнению Накамуры, может быть выделена в самостоятельный вид красноперка из реки Тадами (о. Хонсю), отличающаяся от других тем, что конец нижней челюсти у нее выступает вперед относительно конца верхней челюсти.

Нами исследовались фенотипические признаки красноперок Сахалина и Приморья [Гриценко, 1972, 1974]. Наряду с традиционно используемыми пластическими и меристическими признаками мы исследовали нерестовую окраску, поскольку различия во внешности в период размножения могут рассматриваться в качестве фактора, ограничивающего спаривание особей близкородственных симпатрических видов. В результате было установлено, что у красноперок существует три типа нерестовой окраски (рис. 108). Тип I. Три красных полосы на боках тела: первая — выше боковой линии, вторая — по боковой линии, третья — ниже боковой линии. Первые две полосы начинаются за жаберной крышкой, третья — на голове под глазом. Тип II. Одна красная полоса ниже боковой линии и красное пятно в начале //, частично заходящее на жаберную крышку. Тип III. Одна красная полоса ниже боковой линии, в начале //, черное пятно, частично заходящее на жаберную крышку. Рыбы с различным типом окраски различаются по ряду морфометрических признаков (табл. 77-79). Они соответствуют описанию трех видов красноперок, приводимому Накамуры [Nakamura, 1963], в связи с чем мы рассматриваем красноперок с тремя типами нерестовой окраски в качестве самостоятельных видов. I тип — *T. hakonensis*; II тип — *T. brandti*; III тип — *T. ezoe*, *T. brandti* соответствует *T. taczanowskii* Накамуры. Однако видовое название *T. taczanowskii* дано с нарушением процедуры [Гриценко, 1974] и по приоритету должно быть заменено на *T. brandti* [Дыбовский, 1877].

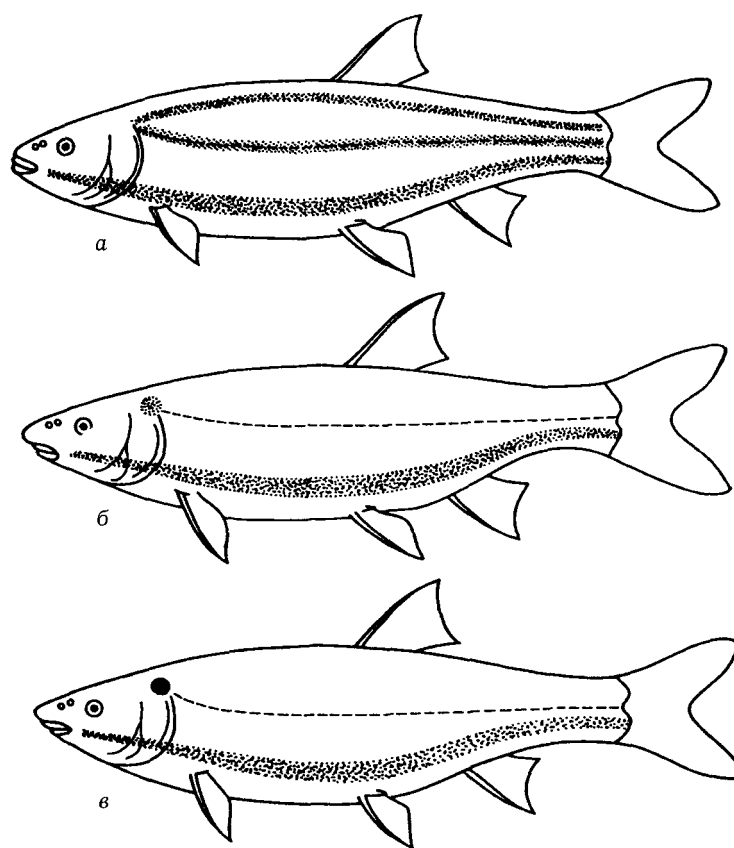


Рис 108. Схематическое изображение типов нерестовой окраски дальневосточных красноперок: а — трехполосая; б — однополосая с красным пятном; в — однополосая с черным пятном

Таблица 77. Число чешуй в боковой линии у разных видов дальневосточных красноперок

Вид, водоем	Число чешуй		σ	CV	n
	пределы колебаний	$M \pm m$			
<i>Tribolodon hakonensis</i>					
р. Тымь	69–78	73,30±0,29	2,05	2,8	49
р. Богатая	71–80	76,14±0,20	1,41	1,8	49
зал. Анива	73–76	74,43±0,17	0,44	0,5	7
<i>T. ezoe</i>					
р. Тымь	73–80	76,50±0,32	1,83	2,4	34
р. Богатая	72–84	78,00±0,50	2,74	3,5	35
оз. Русское	74–83	77,13±0,42	2,01	2,6	21
<i>T. brandti</i>					
оз. Тунайча	79–91	85,20±0,63	2,79	3,3	20
зал. Анива	80–92	85,91±0,59	1,96	2,3	11
р. Суйфун	79–87	83,56±0,34	1,71	2,0	27

Наличие группы близкородственных видов красноперок, обладающих рядом общих внешних признаков, отличающих их от видов рода *Leuciscus*, а также занимающих экологическую нишу, отличную от ниши, занимаемой видами рода *Leuciscus*, делает оправданным выделение их в самостоятельный род. По приоритету этому роду должно быть присвоено название *Tribolodon*. Подобное выделение проведено в соответствии с трактовкой сущности рода с точки зрения эволюциониста [Майр и др., 1956].

Таблица 78. Число тычинок на первой жаберной дуге у видов дальневосточных красноперок

Вид, водоем	Число чешуй		σ	CV	n
	колебаний	$M \pm m$			
<i>Tribolodon hakonensis</i>					
р. Тымь	14–17	14,70±0,13	0,70	4,8	49
р. Богатая	12–16	14,17±0,13	0,90	6,3	49
зал. Анива	14–17	15,40±0,39	0,87	5,8	7
<i>T. ezoe</i>					
р. Тымь	11–16	12,60±0,21	1,20	9,5	34
р. Богатая	10–14	12,33±0,13	0,72	5,9	35
оз. Русское	12–14	13,13±0,11	0,52	3,9	21
<i>T. brandti</i>					
оз. Тунайча	12–16	14,40±0,11	0,49	3,4	20
зал. Анива	13–16	14,64±0,09	0,31	2,0	11
р. Суйфун	9–15	13,29±0,09	0,50	3,8	27

Таблица 79. Пластические признаки разных видов дальневосточных красноперок (род *Tribolodon*)

Признак	<i>T. hakonensis</i> (р. Богатая)		<i>T. ezoe</i> (р. Богатая)		<i>T. brandti</i> (оз. Тунайча)	
	самки (n = 24)	самцы (n = 25)	самки (n = 26)	самцы (n = 9)	самки (n = 13)	самцы (n = 7)
c	22,5±0,10	21,2±0,09	24,2±0,11	23,3±0,17	24,5±0,14	24,4±0,14
r	7,8±0,03	7,6±0,06	9,3±0,07	8,4±0,12	9,10±0,06	8,7±0,08
l_{mc}	11,4±0,05	10,8±0,08	11,6±0,08	11,2±0,06	12,0±0,06	12,0±0,13
o	3,3±0,05	3,3±0,04	3,2±0,03	3,3±0,09	3,2±0,03	3,4±0,05
io	7,4±0,04	6,9±0,07	7,5±0,09	7,18±0,11	7,6±0,04	7,4±0,03
H_{co}	15,7±0,09	15,5±0,13	14,5±0,09	14,0±0,18	15,3±0,22	14,7±0,13
h_{co}	10,5±0,11	10,6±0,08	9,7±0,07	9,4±0,09	10,6±0,20	10,6±0,14
H	24,5±0,19	22,9±0,21	22,7±0,22	21,1±0,39	25,2±0,14	22,3±0,33
h	9,6±0,08	9,9±0,04	10,2±0,09	10,5±0,16	9,7±0,08	9,9±0,17
aD	49,2±0,13	48,1±0,17	50,8±0,17	49,4±0,11	50,4±0,14	49,6±0,28
pD	40,9±0,15	41,3±0,17	39,2±0,24	40,0±0,08	39,8±0,18	40,8±0,36
aV	46,1±0,78	48,4±0,19	51,6±0,33	50,1±0,54	50,7±0,21	49,1±0,22
aA	68,2±0,26	66,6±0,29	67,0±0,43	65,8±0,29	68,9±0,18	67,0±0,25
pl	21,9±0,15	22,6±0,14	22,5±0,13	24,2±0,26	21,8±0,18	22,8±0,13
pV	27,7±0,15	27,4±0,16	28,4±0,17	27,6±0,17	26,9±0,21	25,3±0,22
VA	20,9±0,16	21,6±0,10	17,4±0,16	17,2±0,23	20,6±0,06	19,7±0,25
ID	9,6±0,06	8,4±0,08	9,4±0,09	9,3±0,14	9,4±0,06	9,5±0,17
hD	18,4±0,17	19,3±0,15	17,1±0,11	17,8±0,23	16,8±0,15	16,7±0,28
IA	9,3±0,09	9,5±0,11	9,4±0,06	9,2±0,06	8,7±0,09	8,2±0,07
hA	13,0±0,12	14,6±0,16	12,3±0,13	13,4±0,20	13,0±0,13	13,6±0,19
IP	16,2±0,11	16,7±0,12	15,2±0,09	15,6±0,17	15,4±0,13	16,3±0,18
IV	13,8±0,07	14,7±0,08	13,6±0,12	13,9±0,17	12,6±0,11	13,4±0,09

Наши результаты были подтверждены дальнейшими исследованиями и в настоящее время разделяются отечественными ихтиологами. Так, в Приморье обнаружены виды *T. hakonensis* и *T. brandti* [Гавренков, Иванков, 1979]. Исследование этих видов методами биохимической генетики выявило видоспецифические признаки [Бушуев и др., 1980; Омельченко и др., 1986].

В результате можно считать, что предложенная система дальневосточных красноперок адекватно отражает ситуацию, существующую в природе. И если, в принципе, не исключено (хотя и маловероятно), что в дальнейшем будут обнаружены новые виды красноперок, то есть уверенность, что общее число видов не будет меньше трех, признаваемых на сегодняшний день.

Поскольку тип брачной окраски, строение сейсмоденситометрической системы и биохимичес-

кие признаки не всегда пригодны для практического распознавания видов, представляет интерес уточнение диагноза красноперок, сделанное А.А.Чуриковым и Э.Х.Сабитовым [1982]. По их данным, *T. ezoe* (занимающий промежуточное положение по величине //) имеет плавательный пузырь с закругленным задним концом, тогда как у *T. hakonensis* и *T. brandti* он заостренный. Возможность диагностировать *T. ezoe* по форме плавательного пузыря позволяет в 96 % случаев различать *T. hakonensis* и *T. brandti* по числу чешуи в боковой линии.

Результаты исследований систематики дальневосточных красноперок удобно представить в виде определительной таблицы.

1 (2). На боках тела в нерестовый период имеются одна красная полоса и черное пятно в начале боковой линии; задний конец плавательного пузыря закругленный.....*T. ezoe* Okada et Ikeda.

В боковой линии 72-84 чешуйки, среднее для проб из разных районов их число — 76,5-78,0; жаберных тычинок 10-16, в среднем — 12-13,1. Рот нижний, у неполовозрелых иногда полунижний. Жемчужная сыпь в виде слабо различимых белых точек у самцов на голове и спине, у самок встречается изредка только на голове

2 (1). Окраска в нерестовый период иная; задний конец плавательного пузыря заостренный.....3

3 (4). В нерестовый период на боках тела имеются три красные полосы; в боковой линии 62-84 чешуи, в среднем обычно 73-76.....*T. hakonensis* (Gunther).

Жаберных тычинок 12 -17, в среднем — 14,17-15,40. Рот конечный или полунижний. Жемчужная сыпь крупная, у самцов покрывает голову и спину, имеется на *P* и *V*, у самок сыпь на голове отсутствует.

4 (3). В нерестовый период на боках тела имеются одна красная полоса и красное пятно в начале боковой линии; в боковой линии 79-95 чешуи, в среднем обычно 83-86.....*T. brandti* (Dybowski).

Жаберных тычинок 9-16, в среднем — 13,3-14,6. Рот нижний, у неполовозрелых особей иногда полунижний. Жемчужная сыпь в виде слабо различимых белых точек у самцов на голове и спине, у самок встречается изредка только на голове.

На Сахалине красноперки распространены повсеместно. Они заходят на нерест практически во все реки. Кроме того, существуют озерные популяции *T. hakonensis* и *T. ezoe* в изолированных озерах Русское и Хвалисекое. Нагульные особи красноперки встречаются в прибрежье моря вокруг всего острова, а также в низовьях рек, в заливах и озерах, соединяющихся с морем. Не в каждой реке все три вида красноперок обитают совместно, хотя такие случаи нередки (Тынь, Поронай, Ударница). Однако в каждом из естественно выделяемых географических районов острова (залив Анива, юго-восточное побережье, залив Терпения и т. д.) воспроизводятся все три вида.

Биологи дальневосточных красноперок посвящен ряд обстоятельных работ отечественных ихтиологов [Крыхтин, 1960; Никитинская, 1962; Ключарева и др., 1964; Казанский и др., 1968]. Однако, поскольку до недавнего времени красноперки рассматривались отечественными ихтиологами как единый вид, трудно сказать, к какому из обитающих в наших водах трех видов относятся их данные. Более информативны работы японских ихтиологов [Okada, 1960; Tabeta, Tsukahara, 1964; Nakamura, 1969; Ito, 1975].

Миграции

Дальневосточные красноперки заходят в реки на нерест весной и в первой половине лета. В пределах каждого вида существуют экологические формы, различающиеся по отношению к паводку в период нерестового хода. Так, в реке Тынь все три вида красноперок заходят во время паводка, отстаиваясь в пик его в пойменных озерах. В реках южного Сахалина заход отмечается после прохождения пика паводка (река Очепуха). При этом обычно наблюдается следующая последовательность захода: *T. hakonensis*, *T. brandti*, *T. ezoe*; в дальнейшем она проявляется более четко в последовательности сроков нереста этих видов. После нереста производители скатываются на нагул в море, при этом часть производителей *T. ezoe* задерживается в реках почти до осени. Во время морского нагула красноперки далеких миграций не совершают, в течение лета, подобно кундже и таймению, неоднократно заходят на несколько дней в пресную или слабосоленую воду. Осенью — в октябре-ноябре — красноперки входят на зимовку в низовья крупных рек или в солоноватоводные озера. Весной производители, предположительно, скатываются на короткое время в море, так как нерестовый ход наблюдается не с мест зимовки, а из моря.

Личинки красноперок после выхода из грунта скатываются из рек. Часть из них во

время ската задерживается на непродолжительное время на прогреваемых мелководьях у кос, где активно питается. До наступления половой зрелости красноперки в летние месяцы нагуливаются в прибрежных участках моря, заходя неоднократно в пресную или слабосоленую воду и зимую в пресной или слабосоленой воде.

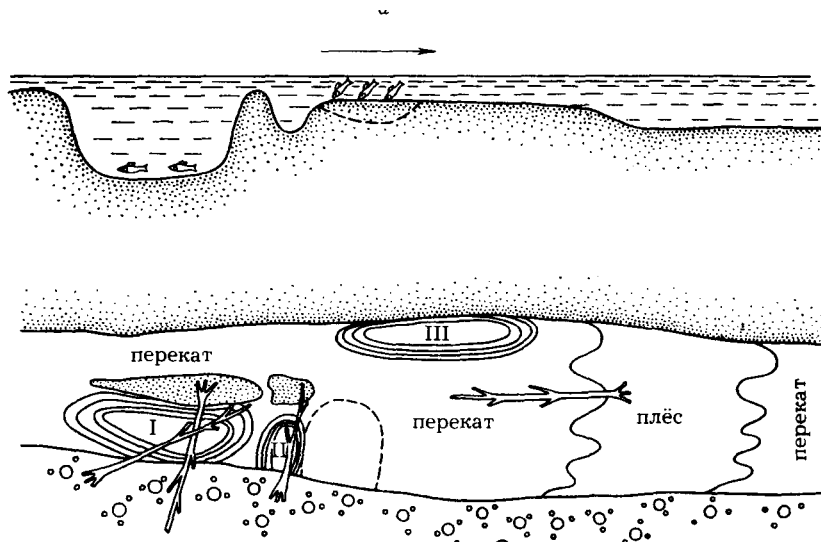
Размножение

По характеру размножения красноперки являются облигатными литофилами. Нерест всех трех видов обладает рядом общих черт [Гриценко, 1982]. Нерестилища расположены на участках рек с быстрым течением. Это или граница переката и плеса или короткий неглубокий плес с быстрым течением, или участок переката с относительно медленным течением. Обязательным элементом нерестилища является соседство глубокой ямы, часто покрытой древесным завалом и простирающейся под подмытый берег. Такие ямы используются производителями для созревания перед нерестом, отстоя между актами нереста и укрытия от опасности. По сути дела, нерестилище красноперок представляет собой систему яма — перекат. Рыба нерестует на участках галечного дна площадью от 1 до 15 м², где галька отмыта от ила и песка и лежит рыхло, в то время как на соседних участках сцементирована илом и песком. Красноперки закапывают икру в грунт на глубину до 20 см. Для этого производители рыхлят и перекапывают гальку, подобно лососям. Однако, в отличие от лососей, они не образуют пар и не устраивают отдельных гнезд. Нерест красноперок коллективный, и каждое нерестилище может рассматриваться как своеобразное большое гнездо. Во время нереста у красноперок сильно ослизняется тело в районе грудных плавников и передней части брюха. Создается впечатление, что и в целом покровы красноперок в нерестовой период утолщаются. У самцов это утолщение заметнее, чем у самок, у *T. hakonensis* заметней, чем у других видов. Утолщению покровов способствует развитие жемчужной сыпи, особенно заметное у *T. hakonensis*. Аналогичные изменения покровов красноперок описаны Накамура [Nakamura, 1969]. Во время перекапывания нерестилищ рыбы действуют главным образом плечевым поясом. Эффективность рыхления грунта повышается благодаря тому, что в активное состояние одновременно приходит вся масса рыб.

На нерестилищах обычно находятся от нескольких десятков до нескольких сотен производителей. Основное количество икры инкубируется на глубине 6–20 см. Икра из верхних слоев грунта поедается хищниками — молодью кунджи, гольца, симы. На одном нерестилище обычно инкубируется по несколько сотен тысяч икринок. Описанные нерестилища схематически изображены на рис. 109. Кроме подобных нерестилищ, нам в ключе Рыбоводный, впадающем в Ударницу, довелось видеть иначе устроенное нерестилище *T. brandti*. Производители не расчищали одну площадку, а выкапывали поперек русла борозды, слегка выгнутые вниз по течению, и между бороздами насыпали гряды из мелких фракций грунта (рис. 110). Расстояние между гребнями гряд 70–90 см, высота гряд 10–15 см, глубина воды над грядами 10–20 см. Основная масса икры находилась в грядах на глубине от 6 до 18 см среди хорошо отмытого от ила мелкого песка и гравия. Нерест красноперок происходит в широком диапазоне температур (от 5 до 25 °С). *T. hakonensis* нерестует при наиболее низкой температуре, *T. ezoë* — при наиболее высокой. Продолжительность нерестового периода каждого вида 20–40 сут. Основная масса производителей *T. hakonensis* нерестует с конца мая до середины июня, *T. brandti* — со второй декады июня по первую декаду июля, *T. ezoë* — с конца июня до первых чисел августа.

У *T. brandti* в Ударнице в 1975 г. наблюдалось три дискретных нерестовых подхода производителей: 12–17 июня; 5–7 июля; 27–30 июля. Аналогичные подходы М. Накамура [Nakamura, 1969] отмечает у *T. hakonensis*. Следует отметить, несколько забегая вперед, что промежутки между пиками нереста разных видов, а также между отдельными подходами *T. brandti* равны продолжительности периода пребывания их эмбрионов и личинок в грунте или несколько превышают его.

Представляет особый интерес нерест *T. hakonensis* и *T. ezoë* в изолированных озерах Русское и Хвалисекое. Оба вида последовательно использовали для нереста протоку, существовавшую между озерами до 1977 г., где имелось течение скоростью 0,2–0,4 м/с. Однако основные нерестилища расположены в самих озерах, неподалеку от берегов, на глубине до 2,5 м. Водообмен на этих нерестилищах осуществляют ветровые течения, обеспечивающие аэрацию икры. При устройстве нерестилищ производителям приходится расчищать дно от ила, толщина которого достигает 10 см. На рис. 111 приведено изображение одного из нерестилищ в озере Хвалисекое. Положение нерестилища в разные дни наблюдений менялось (рис. 112), что говорит о том, что площадь, используемая производителями для нереста в течение нерестового сезона, в ряде случаев может быть больше



б

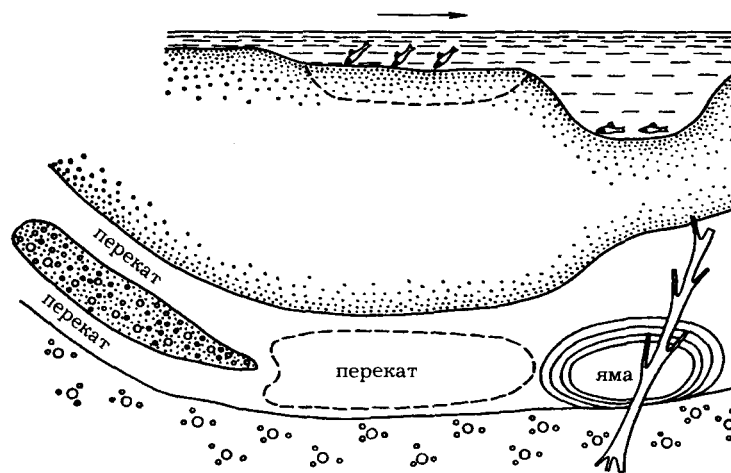


Рис 109. Схематическое изображение нерестилища *T. hakonensis* в реке Очепуха (а) и *T. ezoe* в реке Айруп (б). Нерестовая площадка ограничена пунктирной линией. I — основная отстойная яма; II — яма, не используемая производителями для отстоя; III — дополнительная отстойная яма. Схематическое изображение дерева обозначает древесный завал

площади гнезда, наблюдаемого в тот или иной момент времени. Подобного "блуждания" речных нерестилищ нами не замечено.

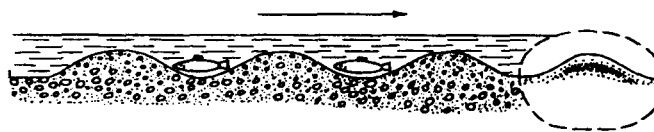
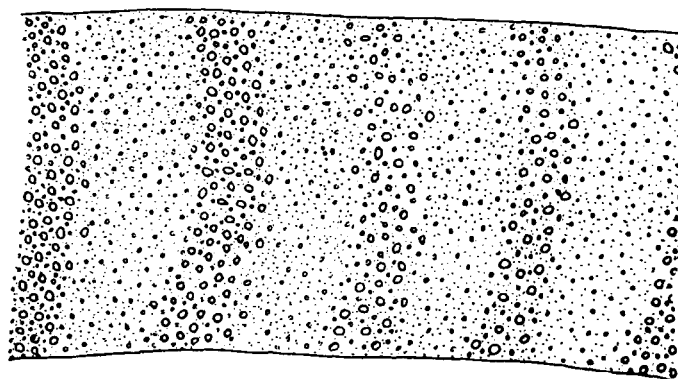


Рис. 110. Схематическое изображение нерестилища *T. brandti* в ключе Рыбоводный (бассейн реки Ударница). На продольном разрезе нерестилища справа показано расположение икры в грунте



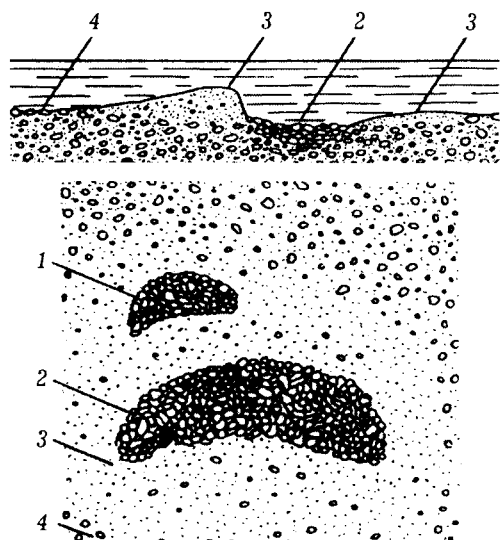


Рис. 111. Схематическое изображение нерестилища *T. ezoe* в озере Хвалисейское:
1 — дополнительная нерестовая площадка;
2 — основная нерестовая площадка; 3 — мелкие фракции грунта, выброшенные производителями с нерестовой площадки;

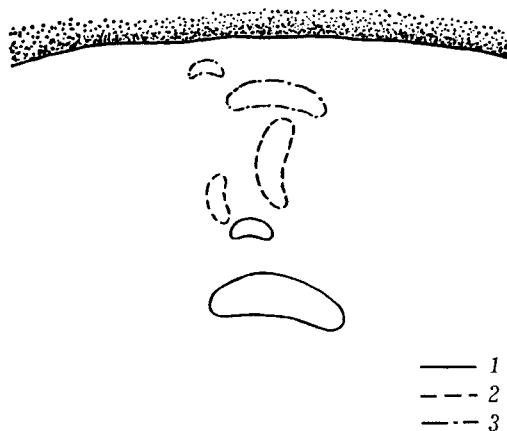


Рис. 112. Изменение расположения нерестилища *T. ezoe* относительно береговой линии в озере Хвалисейское в разные сроки нереста:
1—9. VII; 2 — 16. VII; 3 — 27. VII

Эмбриональное развитие

Эмбриональное развитие красноперок изучалось нами в эксперименте и на естественных нерестилищах. Искусственно оплодотворенная (сухим способом) икра инкубировалась в чашках Петри, помещенных в кристаллизаторы. Инкубация проводилась также в садках из мельничного газа, на дно которых насыпалась галька, имитирующая нерестилище. Икра закапывалась в эту гальку, и садки помещались в ручей на течении. Параллельно практически ежедневно брались пробы эмбрионов на нерестилищах. Производители *T. brandti* для опытов вылавливались в Ударнице, *T. hakonensis* и *T. ezoe* — в озер* Русское. Рисунки, иллюстрирующие процесс развития, выполнены на живом материале.

До попадания в воду зрелые ооциты имеют довольно прочные прозрачные оболочку толщиной 34–45 мкм, тесно прилегающие к плазматической мембране. В воде наружный слой яйцевой оболочки, хорион, становится клейким, благодаря чему икринки способны прикрепляться к субстрату. По данным наших наблюдений, яйца всех трех видов красноперок имеют клейкий хорион. Однако по данным М. Накамуры [Nakamura, 1969] и Ю.И. Гавренкова [1982], у отдельных популяций *T. hakonensis* встречается неклеякая икра. Икра у всех видов красноперок окрашена в разные оттенки желто-оранжевого цвета.

Диаметр обводненных яиц разных видов красноперок различен, что может служить дополнительным таксономическим признаком (табл. 80). Использование этого признака может быть полезным при идентификации нерестилищ красноперок.

Таблица 80. Размеры яиц дальневосточных красноперок (*Tribolodon*), мм

Признак	<i>T. ezoe</i>		<i>T. hakonensis</i>		<i>T. brandti</i>	
	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
Диаметр						
оболочки	2,26±0,02	0,11	2,97±0,06	0,30	2,76±0,02	0,10
желтка	1,68±0,02	0,11	2,03±0,05	0,25	2,10±0,01	0,06
Толщина перивителлинового пространства	0,29±0,01	0,05	0,47±0,01	0,05	0,33±0,01	0,04

Все три вида красноперок имеют близкую продолжительность инкубационного периода (22–30 сут). Органогенез у этих видов в основном носит сходный характер (рис. 113–121, табл. 81–83). Различия между видами проявляются преимущественно в гетерохронности закладки тех или иных органов. Так, у *T. hakonensis* несколько раньше, чем у

T. ezoë, происходит образование хвостовой почки и грудных плавников, черный пигмент на спине появляется на 4 сут раньше, чем у *T. ezoë*. От двух других видов эмбрионы *T. hakonensis* отличаются большим объемом желточного мешка в момент вылупления, более широкой хвостовой частью первично-плавниковой складки и большим диаметром глаза к моменту перехода в личиночный период развития. У *T. brandti* раньше, чем у других видов, развивается перикардальная полость, голова у вылупившихся эмбрионов загнута вниз в меньшей степени, чем у *T. hakonensis* и *T. ezoë*. Эмбрионы красноперок находятся в грунте нерестилищ практически до полной резорбции желтка.

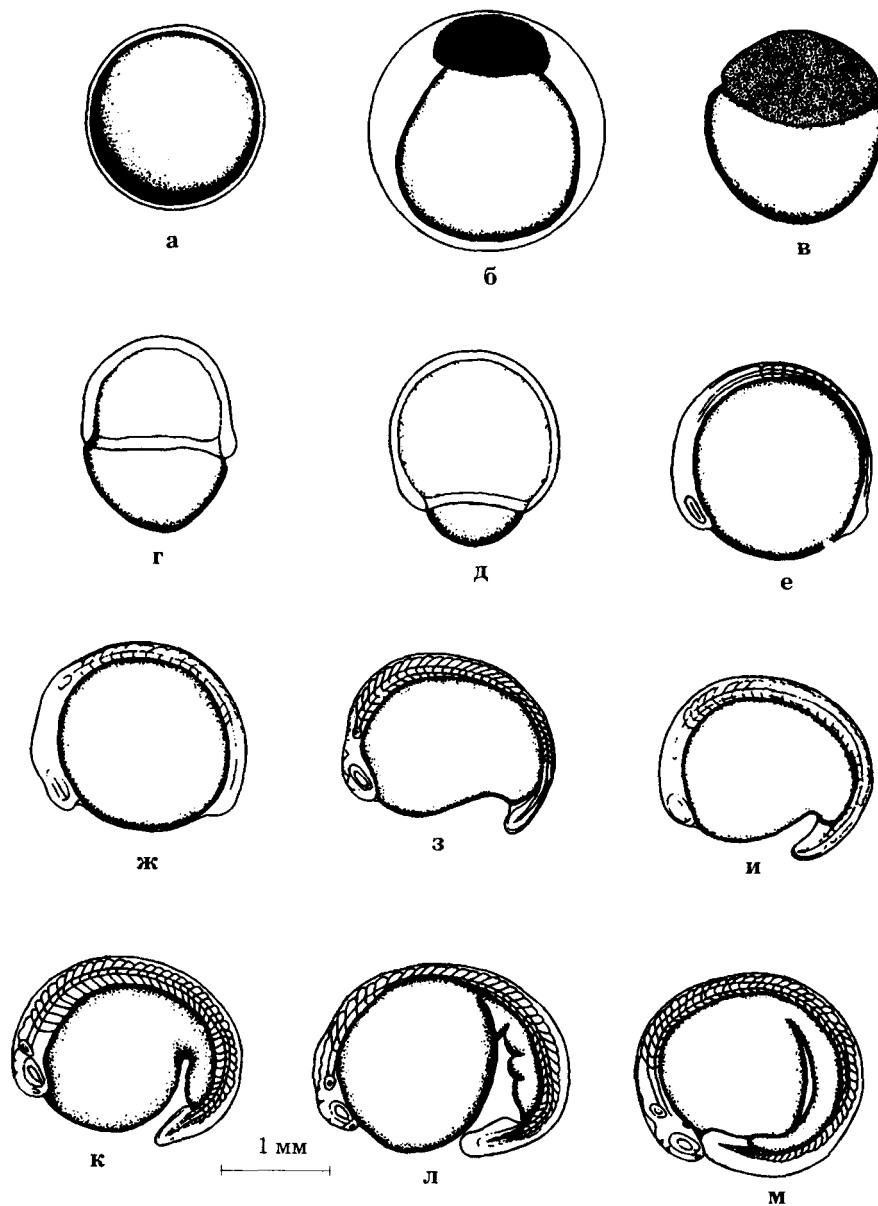


Рис. 113. Эмбриональное развитие *T. ezoë*. Пояснения в табл. 81.

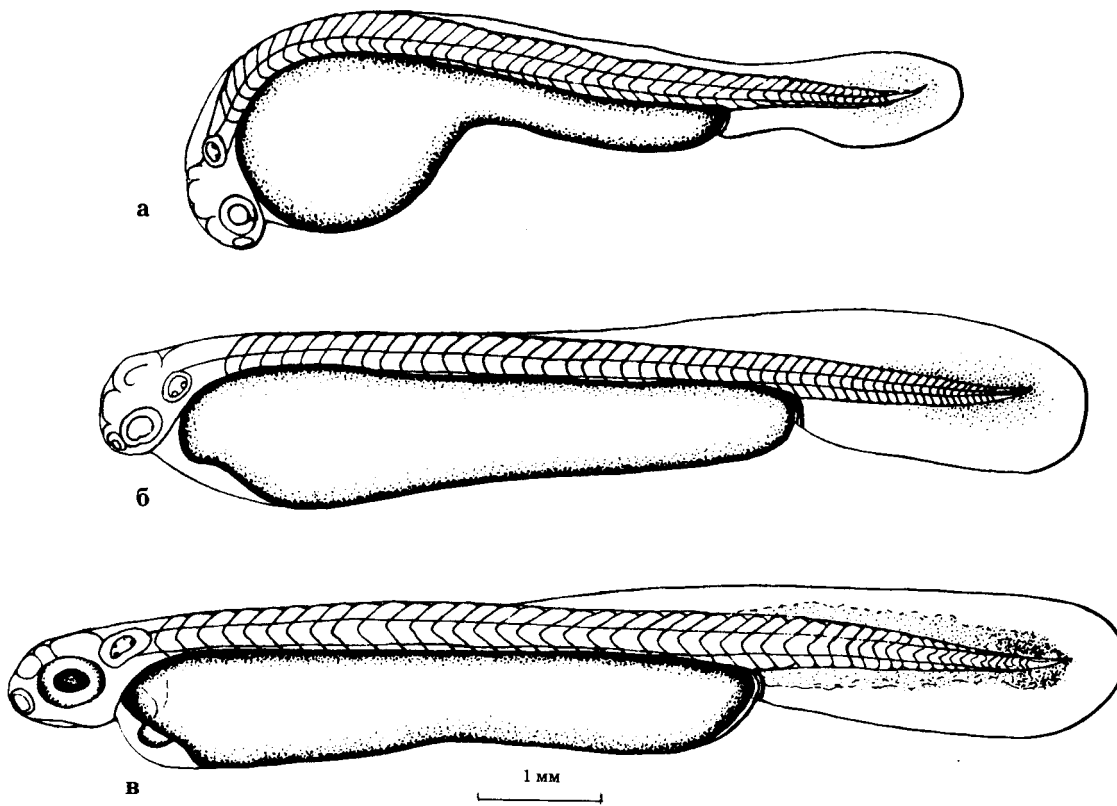


Рис. 114. Вылупившиеся эмбрионы *T. ezoensis*. Пояснения в табл. 81.

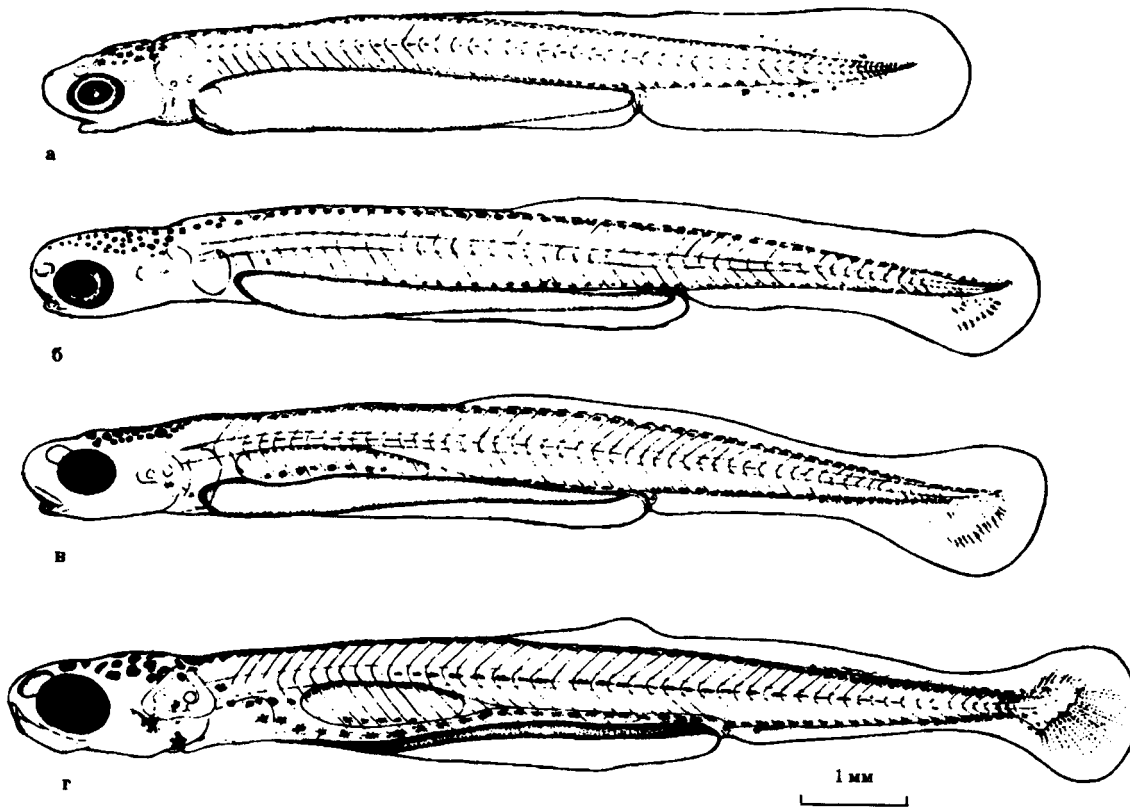


Рис. 115. Вылупившиеся эмбрионы и личинки *T. ezoensis*. Пояснения в табл. 81

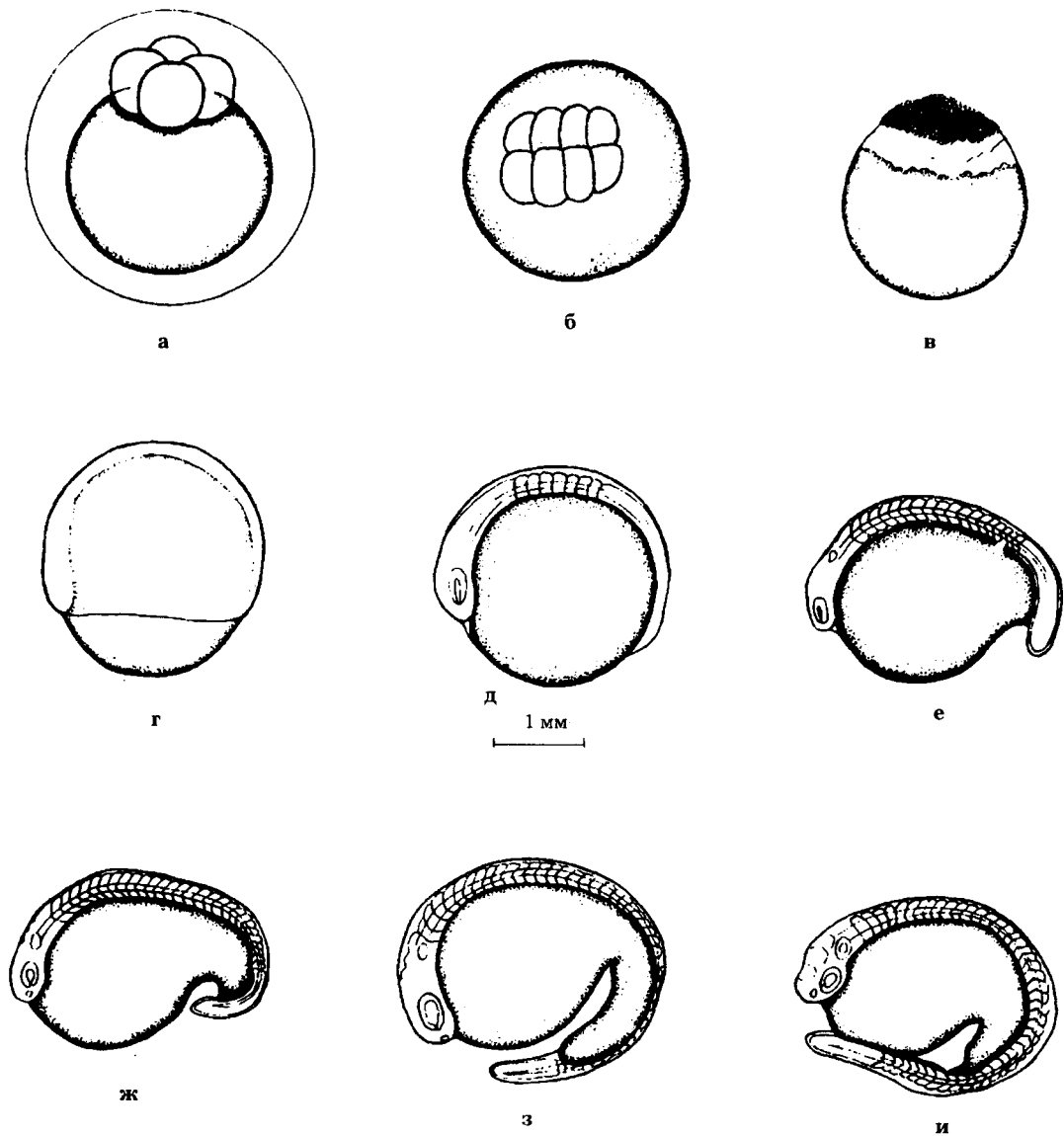


Рис. 116. Эмбриональное развитие *T. hakonensis*. Пояснения в табл. 82

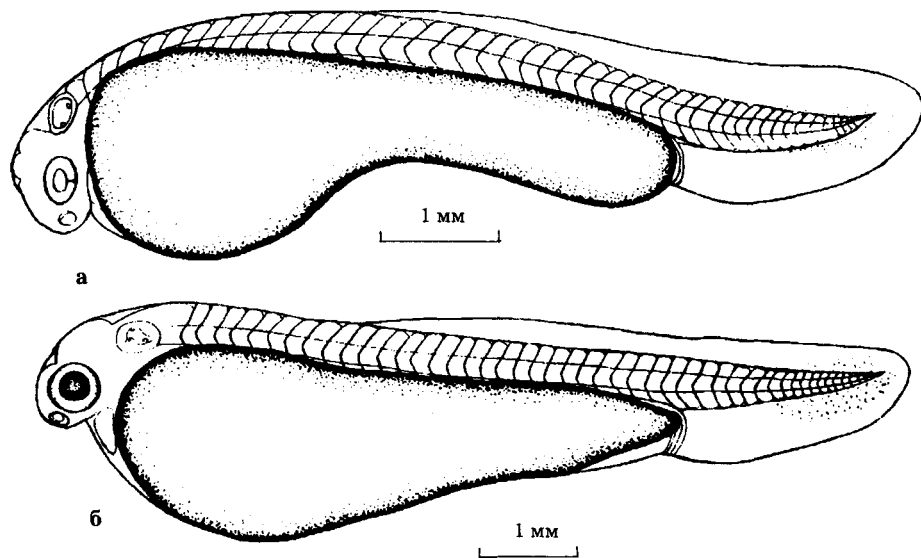


Рис. 117. Вылупившиеся эмбрионы *T. hakonensis*. Пояснения в табл. 82

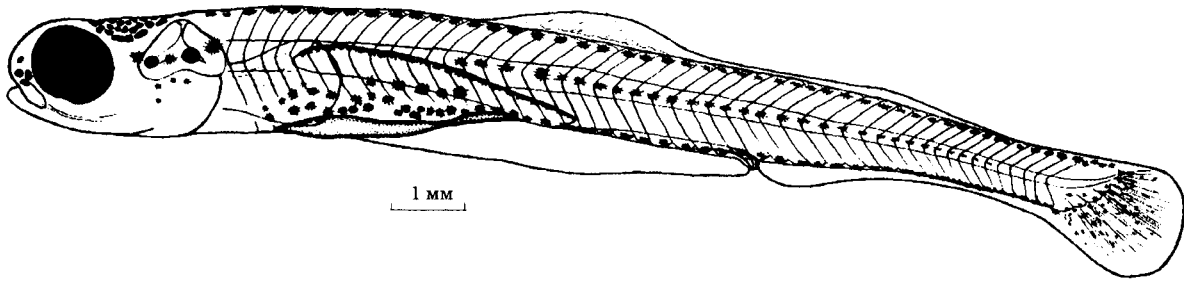


Рис. 118. Личинка *T. hakonensis*. Пояснения в табл. 82

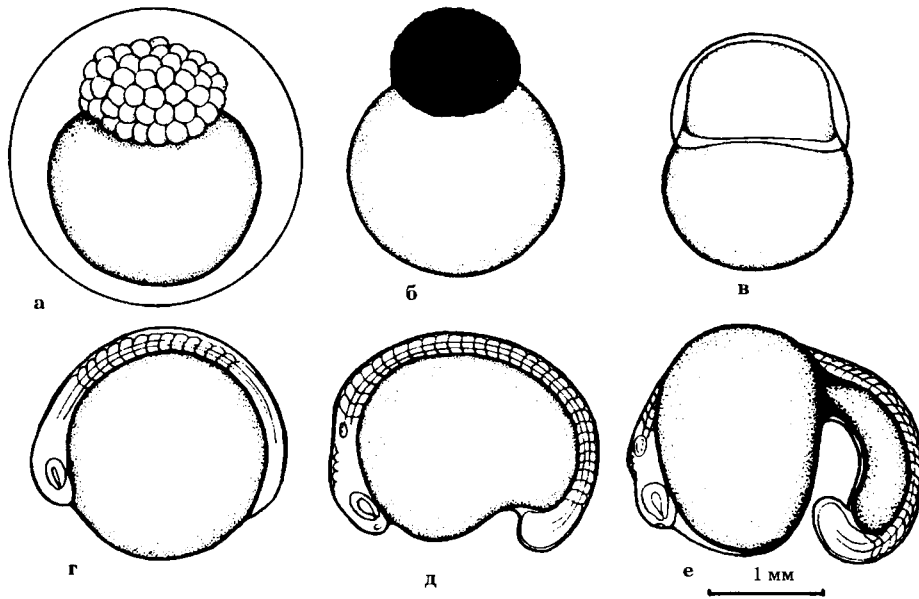


Рис. 119. Эмбриогенез *T. brandii*. Пояснения в табл. 83

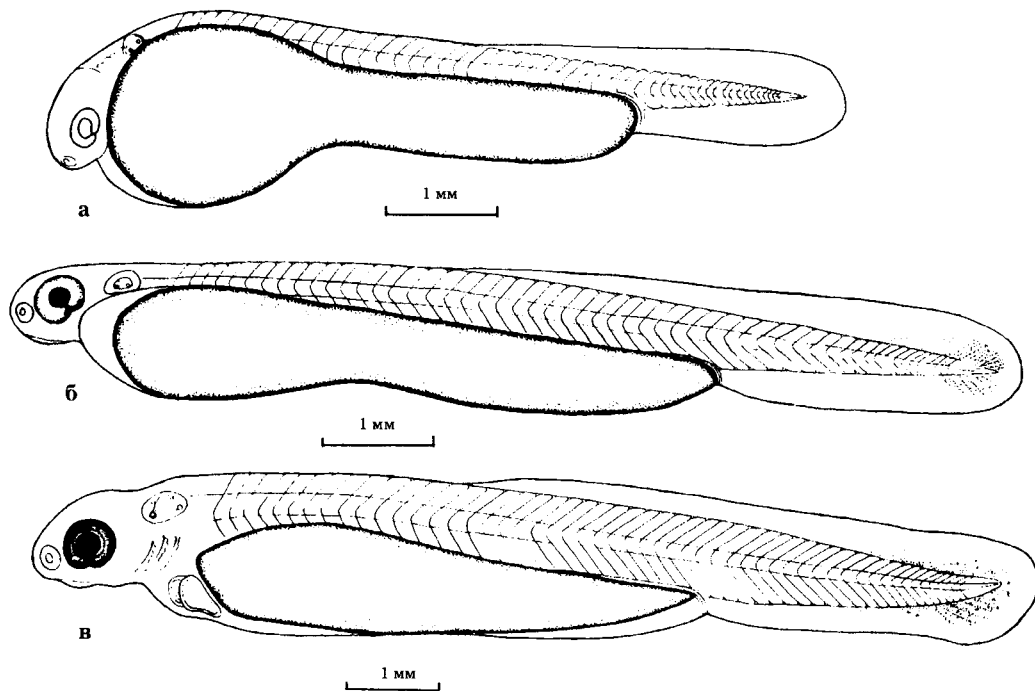


Рис. 120. Вылупившиеся эмбрионы *T. brandii*. Пояснения в табл. 83

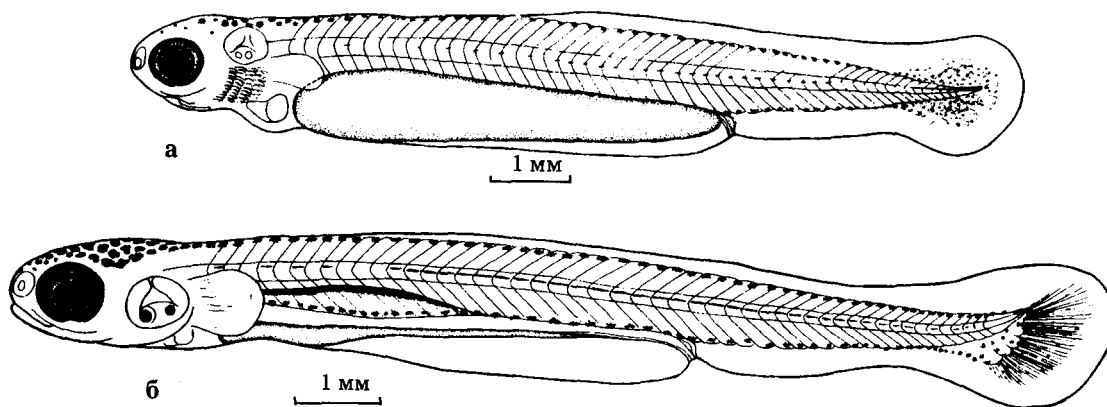


Рис 121. Вылупившийся эмбрион и личинка *T. brandti*. Пояснения в табл. 83

Одновременно с опытом по изучению нормального развития красноперок были поставлены опыты по реципрокному скрещиванию *T. ezoe* и *T. hakonensis*. Опыт с нормальным развитием *T. ezoe*, описанный в табл. 81 и на рис. 113-115, использовался в качестве контрольного. В первом скрещивании икра одной самки *T. ezoe* была оплодотворена молоками четырех самцов *T. hakonensis*. Во втором скрещивании икра одной самки *T. hakonensis* была оплодотворена молоками четырех самцов *T. ezoe*. В последнем опыте не произошло набухания яиц и не наблюдалось их развития. Мы допускаем, что одной из причин этого было несовершенство проведения эксперимента. В первом опыте набухание произошло у всех яиц, однако объем перивителлинового пространства сильно варьировал. Дальнейшее развитие наблюдалось только у яиц с большим набуханием. До завершения гастрюляции из 500 яиц дошло только 31. На 2-е сутки отчетливо сформировалось тело зародыша, началась сегментация туловишной мезодермы (4 сегмента). У многих зародышей не заложилась глазные пузыри. Далее темп развития некоторых зародышей резко снизился. В возрасте 3 сут большинство из них имели недоразвитие головного отдела, у многих отсутствовали зачатки глаз (рис. 122, а, б, в). У отдельных яиц развитие задержалось на стадии мелкоклеточной морулы, но они не погибали в течение нескольких суток. На 5-е сутки оставшиеся в живых эмбрионы перешли в подвижное состояние. В возрасте 7,5 сут вылупились два эмбриона (см. рис. 122, г, д). На этом процесс вылупления завершился. Одна из этих двух предличинок имела нормальное строение, длина ее равнялась 5,5 мм; другая предличинка имела сильно искривленную хорду и тело. У большинства зародышей желточный мешок был аномальной формы. Начало пигментации глаз наблюдалось на 10-е сутки как у вылупившихся эмбрионов, так и у живых эмбрионов, не сумевших покинуть оболочку (см. рис. 122, е, ж). На этом эксперимент был прерван. Таким образом, гибридное потомство оказалось нежизнеспособным.

Аналогичные результаты были получены В.Н. Иванковым с соавторами (1987) при гибридизации *T. brandti* и *T. hakonensis*.

В литературе имеются сведения, что молодь красноперок задерживается в реках до 2 лет [Крыхтин, 1960; Казанский и др., 1968]. Специальные исследования, проведенные в ряде сахалинских рек (Богатая, Очепуха, Ударница, Первая Речка, Айруп), дают основание утверждать, что личинки всех трех видов красноперок скатываются из рек сразу же после выхода из грунта. Потомство раннерестующего вида *T. hakonensis*, видимо, выносятся остатками весеннего паводка. Личинки *T. ezoe* в небольших количествах задерживаются на нагул в реках на несколько дней, но основная их масса после выхода из грунта транзитом проходит реку и попадает на нагул в море или в озера. Так, в течение августа мы наблюдали стайки личинок красноперок в низовье реки Богатая. Длина их колебалась от 9,5 до 14,7 мм, увеличения средней длины личинок в течение месяца не произошло. Личинки *T. brandti* из реки Ударница сразу же после выхода из грунта попадают в озеро Тунайча.

Основанием для утверждения того, что молодь красноперки задерживается в реках до 2 лет, видимо, послужили случаи поимок в низовьях рек 2-леток, зашедших туда из моря. Нами подобные особи ловились в низовьях Танги и Первой Речки, однако численность их была крайне низка, значительно ниже обычно существующей в подобных реках численности производителей. Вместе с тем, мы наблюдали летний заход молоди красноперок из моря в низовье Богатой, где она до того времени отсутствовала. Мы допускаем, однако, возможность задержки молоди на год в крупных реках, таких как Тымь и Поронай.

Таблица 81. Эмбриональное развитие *Tribolodon ezo*

Возраст эмбрионов, ч	Стадия развития (в скобках — позиции на рисунках)
0	Оплодотворение (см. рис.113,а)
1	Набухание закончилось, на анимальном полюсе сформировался плазменный бугорок
2	2-4 бластомера
4	16-32 бластомера, начало крупноклеточной морулы
10	Мелкоклеточная морула, бластомеры сгруппированы в форме шапки, контур ее компактнее, чем у других видов (см. рис.113,б)
16	Начало гастрюляции и эпиболии, бластодерма занимает около 30 % поверхности желтка, одновременно край бластодиска утолщается, образуется зародышевое кольцо (см. рис.113,в)
28	Слой бластодермы охватывает более 50 % площади желтка, яйцо слегка вытянуто в анимально-вегетативном направлении (см. рис.113, г)
30	После полного замыкания "желточной пробки" в результате конвергентных миграций глубоких клеток дифференцируется зародышевый щиток (см. рис. 113, д)
36	В теле зародыша выделилось 7-8 пар сомитов, дифференцирован зачаток хорды, дифференцировались зачатки глазных пузырей (см. рис.113,е)
51	В теле зародыша выделилось 15-17 пар сомитов, заложились слуховые плакоды, тело зародыша охватывает 2/3 желтка (см. рис.113,ж)
60	Начала обособляться хвостовая почка, начало подвижного состояния зародыша, желточный мешок приобретает грушевидную форму с сужением в каудальном направлении, число пар сомитов возросло до 32-35 (см. рис.113,з,и)
72	У зародыша в теле насчитывается до 37 миомеров, становятся заметны обонятельные плакоды, желток приобретает форму запятой, слуховые плакоды преобразовались в слуховые пузырьки (см. рис.113,к)
90	В теле эмбрионов выделяется 39-40 мускульных сегментов, спинная часть непарной плавниковой складки доходит до 19-20-го туловищного сегмента, хорошо дифференцирована ее хвостовая часть, в глазных бокалах дифференцировались хрусталики (см. рис.113,л)
108	Начало пульсировать сердце, оно представляет собой изогнутую трубку, окруженную перикардальной полостью (см. рис.113,м)
154	Началось вылупление эмбрионов из яйцевых оболочек, длина эмбрионов 5,6-6,5 мм, в туловищном отделе 33-34 сегмента, в хвостовом 14-16, зачатки глаз не пигментированы, длина хвостового отдела составляет 25 % длины тела, спинной отдел непарной плавниковой складки начинается на уровне 12-го туловищного сегмента, в головном мозге четко дифференцированы три первичные отдела: передний, средний и задний; в слуховых пузырьках началось формирование отолитов, расстояние между ними и глазом равно ширине 2-3 туловищных сегментов (см. рис.114,а)
252	На третьи сутки после вылупления сегментация тела полностью завершается, в туловищном отделе имеется до 75, а в хвостовом до 17 сегментов, заметно увеличение перикардальной полости в передней части желточного мешка, эритроциты в массе имеют розовый цвет, в хвосте происходит концентрация мезенхимы, длина эмбрионов 6,3-8,0 мм (см. рис. 114,б)
288	Начало пигментации сетчатки глаз, формируется преанальная часть плавниковой складки, рот нижний, челюстной аппарат неподвижный, слуховые капсулы максимально приближены к глазам, эмбрионы обладают отрицательным фототаксисом, их длина 6,5-8,4 мм (см. рис. 114,в)
324	Появляются зачатки грудных плавников, пигментация тела отсутствует
432	У свободных эмбрионов на голове, вдоль средней линии тела, на дорсальной стороне желточного мешка, появляются меланофоры, хорошо заметны лучи в хвостовой части непарной плавниковой складки, длина эмбрионов 7,3-9,0 мм
456	Грудные плавники хорошо развиты, рот из нижнего превращается в полунижний, появляется пигмент в хвостовом отделе и на нижних окончаниях миомеров (нижне-боковой пигментный ряд), (см. рис. 115,а)
576	Длина эмбрионов 9,9-11,3 мм, желточный мешок сильно резорбирован, заметно увеличилась ширина преанальной части непарной плавниковой складки, ротовой аппарат стал подвижным (см. рис. 115,б)
600	На дорсальной стороне тела эмбрионов появился желтый пигмент, имеется зачаток плавательного пузыря, дорсальная часть которого покрыта меланофорами (см. рис. 115,в)
720	Длина эмбрионов 9,7-11,5 мм, плавательный пузырь наполнен воздухом, но еще не разделен на отделы, желточный мешок представляет собой узкий тяж, лежащий выше обособившейся преанальной части непарной плавниковой складки, сформированы жаберные крышки, на которых заметны крупные звездчатые меланофоры, в плавниковой складке появились расширения — будущие спинной и анальный плавники, в хвостовом плавнике появились гипураллии, образовавшиеся из задних хвостовых сегментов, глаза окрашены в черный цвет, их диаметр равен ширине четырех туловищных сегментов; эмбрионы положительно реагируют на свет, всплывают на поверхность, в потоке ориентированы против течения, переходят на внешнее питание, вступают в личиночный период развития (см. рис.115,г)

Таблица 82. Эмбриональное развитие *Tribolodon hakonensis*

Возраст эмбрионов, ч	Стадия развития (в скобках — позиции на рисунках)
0	Оплодотворение
3	Стадия четырех бластомеров (см. рис. 116,а)
4	Стадия 8-16 бластомеров (см. рис. 116,б)
14	Мелкоклеточная морула, вокруг основания которой имеется белесое кольцо, опоясывающее бластодиск (перибласт) (см. рис. 116,в)
28	Начало гастрюляции
36	Бластодерма охватывает около 70 % поверхности желтка, происходит образование зародышевого щитка на дорсальной стороне желтка (см. рис. 116,г)
48	Дифференцировался зачаток хорды, в теле зародыша выделилось 7 пар сомитов, сформировались глазные пузыри (см. рис. 116,д)
60	В теле зародыша выделилось 18 пар сомитов, дифференцировались слуховые плакоды, начала обособляться хвостовая почка, желток приобретает грушевидную форму, начинается преобразование глазных пузырей в глазные бокалы (см. рис. 116,е)
72	В теле зародыша выделяется 28 пар сомитов, появились обонятельные плакоды, дифференцировались три первичных отдела головного мозга (см. рис. 116,ж)
96	Начало подвижного состояния зародыша, количество сегментов в теле зародыша увеличилось до 44 (см. рис. 116,з)
120	Эмбрионы готовы к вылуплению, высокоактивны, сердце пульсирует, в теле насчитывается 45 сегментов, слуховые пузырьки преобразовались в слуховые капсулы, хорошо развит хвост (см. рис. 116,и)
180	Началось вылупление, эмбрионы имеют массивный желточный мешок слабо выраженной грушевидной формы, хвостовая часть непарной плавниковой складки более широкая, чем у <i>T. ezoe</i> , хвостовой отдел относительно короткий, в слуховых капсулах образовались отолиты, в туловищном отделе 32, в хвостовом до 16 сегментов, длина эмбрионов 5,9-6,7 мм (см. рис. 117,а)
252	У свободного эмбриона имеется хорошо выраженная перикардальная полость, в сердце различимы желудочки и предсердие, кровь бесцветна, глаза пигментированы (см. рис. 117,б)
312	Дифференцировались грудные плавники
336	На дорсальной стороне тела появились меланофоры
480	Длина свободных эмбрионов 12,4 мм
518	В хвостовой части непарной плавниковой складки хорошо заметны лучи
600	Плавательный пузырь наполнился воздухом
720	Длина эмбрионов 13,4 мм, на дорсальной стороне тела имеется желтый пигмент, образовались гипуралии, расстояние между глазом и слуховой капсулой равно ширине 1,0-1,5 туловищных сегментов, наибольший диаметр глаза равен ширине 4-5 туловищных сегментов, глаза окрашены в черный цвет; эмбрионы переходят к личиночному периоду жизни, не прячутся от света, всплывают к поверхности воды, переходят на внешнее питание (см. рис. 118)

Таблица 83. Эмбриональное развитие *Tribolodon brandti*

Возраст эмбрионов, ч	Стадия развития (в скобках —позиции на рисунках)
0	Оплодотворение
3,5	Стадия 2-4 бластомеров
8	Крупноклеточная морула (см. рис. 119,а)
18	Мелкоклеточная морула (см. рис. 119,б)
30	Эпиболия. Под бластодермой скрыто около 45 % поверхности желтка (см. рис. 119,и)
48	Начало гастрюляции
72	Формируется зародыш
84	Головной отдел расширен, хорошо видны глазные пузыри, хорда хорошо обособлена, в теле зародыша выделилось 10-13 пар сомитов (см. рис.119,г)
108	Начало подвижного состояния эмбриона, начала обособляться хвостовая почка, дифференцировались слуховые и обонятельные плакоды, намечается разделение головного мозга на первичные отделы, желток приобретает грушевидную форму, количество мускульных сегментов достигает 30 (см. рис. 119,д)
134	Число мускульных сегментов увеличилось до 45-47, все зародыши имеют желточный мешок в виде запятой, перед желточным мешком под головным отделом образовалась перикардиальная полость, глазные пузыри преобразовались в глазные бокалы, в которых дифференцировались хрусталики, расстояние между слуховыми пузырями и глазом равно ширине трех туловищных сегментов (см. рис. 119,е)
156	Начало вылупления; длина вылупившихся эмбрионов 6,6-7,2 мм, сердце пульсирует, функционирующих кровеносных сосудов обнаружить не удастся, перикардиальная полость увеличилась, хвостовая часть непарной плавниковой складки хорошо развита, ее ширина равна ширине 7 туловищных сегментов, спинная часть ее берет начало от задней границы 20-го туловищного сегмента и, постепенно возвышаясь, окаймляет хвостовой отдел, заканчиваясь у анального отверстия, голова эмбриона загнута вниз, в слуховых пузырях происходит закладка отолитов (см. рис. 120,а)
216	Через двое суток после вылупления в ретине глаз эмбрионов появляется черный пигмент, в хвостовом отделе концентрируется мезенхима, клетки крови в массе окрашены в розовый цвет, продолжает увеличиваться объем перикардиальной полости, длина эмбриона 9-10 мм (см. рис. 120,б)
300	Формируется преанальная часть непарной плавниковой складки, глаза сильно пигментированы, расстояние между глазом и слуховым пузырем сократилось до ширины 1,5-2,0 туловищных сегментов, пигментация тела еще не началась (см. рис. 120,в)
336	Появились меланофоры на голове и на дорсальной стороне тела, появились зачатки грудных плавников
360	Появились меланофоры вдоль средней линии тела, в нижнебоковом и подхвостовом рядах, длина эмбрионов 10,5-11,8 мм, расстояние между глазом и слуховым пузырем сократилось до ширины 1,0-1,5 туловищных сегментов, в слуховых пузырьках образовались полукруглые каналы, за глазом видны четыре жаберных дуги со сформировавшимися на них жаберными лепестками, дуги не прикрыты жаберными крышками, преанальная часть плавниковой складки и рот хорошо дифференцированы, плавательный пузырь не наполнен воздухом, в хвостовой части протоптериальной складки начали формироваться плавниковые лучи (см. рис. 121,а)
480	Плавательный пузырь содержит воздух, слегка намечаются зачатки спинного и анального плавников, жабры прикрыты крышками, в хвостовом и грудных плавниках образовались лучи, появились гипуралии, длина эмбрионов 12,5-12,7 мм
528	Длина личинки 12,6-12,8 мм, объем воздуха, содержащегося в плавательном пузыре увеличился, ротовой аппарат приобрел подвижность, принял конечное положение, желток рассосался почти полностью, грудные плавники большие, расположенные вертикально, диаметр глаза равен ширине четырех туловищных сегментов, хорошо развита пигментация на голове и спине, плавательный пузырь сверху густо покрыт меланофорами, личинки активно плавают, переходят на внешнее питание (см. рис. 121,б)
768	В возрасте 32 суток плавательный пузырь у личинки разделен, рот типично передний, происходит обособление спинного плавника, в котором заметно 5 лучей, в хвостовом плавнике намечилась выемка, обособливается анальный плавник, личинки плавают и питаются

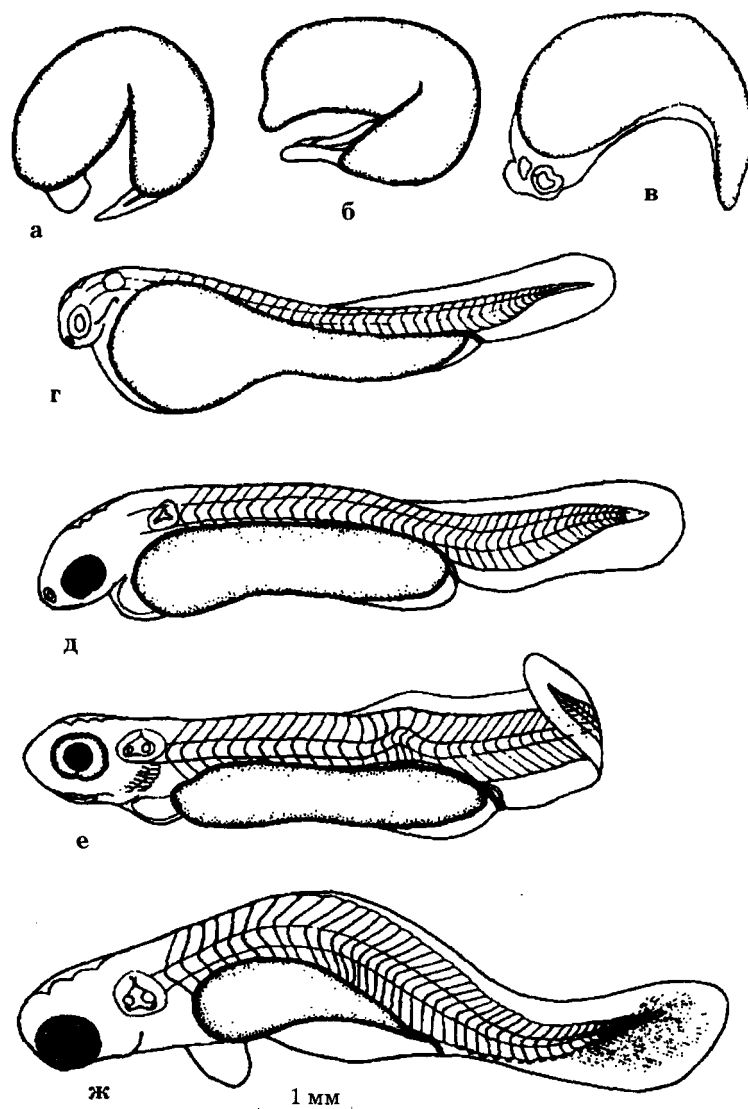


Рис 122. Эмбриональное развитие гибрида *T. ezoë* x *T. hakonensis*. Пояснения в тексте

Размеры производителей

Размеры производителей красноперок существенно различаются в зависимости от видовой и популяционной принадлежности. Существуют также различия между самцами и самками. Самцы мельче самок у всех видов красноперок, однако у *T. ezoë* это различие выражено сильнее (рис. 123).

Нерестовые стада *T. hakonensis* представлены особями длиной 21-40 см. Модальными являются размеры 25-35 см. В реках самки и самцы различаются по длине незначительно. В олиготрофном же озере Русское самцы созревают при гораздо меньших размерах (21-27 см). В несколько меньшей степени измельчение свойственно в этом озере и самкам. Видимо, в данном случае мы наблюдаем возникновение карликовости, весьма характерной для ряда карповых рыб при ухудшении кормовых условий.

T. ezoë свойственна наибольшая среди красноперок амплитуда изменчивости длины тела производителей — 12-43 см. У этого вида отмечается ряд интересных популяционных особенностей, связанных с размерами тела. На севере Сахалина в крупных и средних реках (Тынь, Богатая) мы встречаем крупных производителей. В малых водоемах северной части острова (ручей к северу от реки Богатая) самцы созревают при меньших размерах. И, наконец, в малых реках южного Сахалина наблюдается уменьшение размеров как самцов, так и самок (река Айруп). В озере Хвалисекое у *T. ezoë*, как и у *T. hakonensis* из соседнего озера Русское, численно преобладают мелкие самцы.

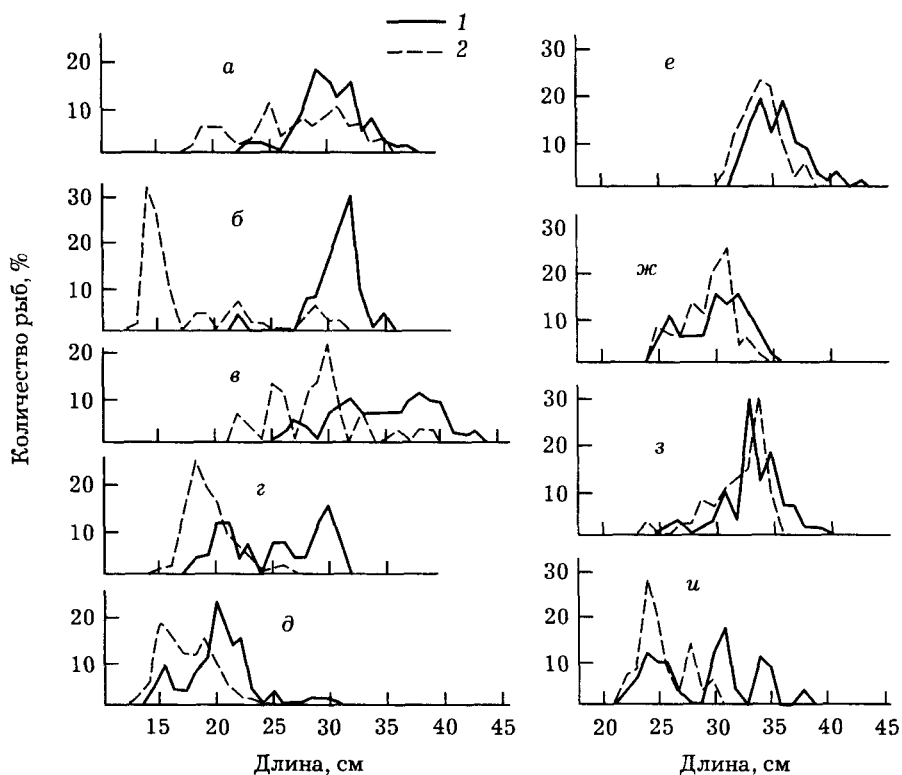


Рис. 123. Размерный состав производителей красноперок из разных водоемов (1 — самки, 2 — самцы): а-д — *T. ezoë* из реки Тымь (а); из ручья, расположенного в 4 км к северу от реки Богатая (б); реки Богатая (в); озера Хвалисекое (г); реки Айруп (д); е — *T. brandtii* из реки Ударница; ж-и — *T. hakonensis* из реки Тымь (ж); реки Богатая (з); озера Русское (и)

Таким образом, *T. ezoë* свойственно проявление карликовости преимущественно в южных популяциях. Естественно, что карликовые формы не совершают протяженных миграций, и, следовательно, южным популяциям *T. ezoë* проходной образ жизни присущ в меньшей степени, чем северным. На крайнем юге ареала, в Японии, *T. ezoë* вообще известен как чисто пресноводный вид. Производители *T. brandtii* крупнее, чем у других видов красноперок (31-43 см).

Соотношение полов

У мигрирующих на нерест красноперок от начала к концу хода наблюдается постепенное увеличение доли самок, подобно тому, как это имеет место у тихоокеанских лососей. В реке Богатая в нерестовых подходах *T. hakonensis* с 1 по 12 июня самки составляли 38 %, с 13 по 22 июня — 65 %. В эти же сроки в подходах *T. ezoë* доля самок была соответственно 49 и 100 %.

На нерестилищах красноперок самцы численно преобладают на протяжении всего нереста. Так, в реке Айруп в 1979 г. у *T. ezoë* они составляли 17 июля 84 %, 22 июля — 86 %. У *T. hakonensis* в реке Очепуха в 1980 г. доля самцов превышала 70 %. Значительно преобладали самцы на нерестилище *T. ezoë* в озере Хвалисекое (табл. 84). Объясняется это тем, что самки, выметав икру, покидают нерестилище, самцы же задерживаются на нем, многократно нерестуя со вновь подходящими самками. Однако численное преобладание самцов объясняется также и тем, что они созревают при меньших размерах и, следовательно, в более молодом по сравнению с самками возрасте, в меньшей степени подвергаются воздействию элиминирующих факторов и ко времени наступления половой зрелости их абсолютная численность выше.

Иным было соотношение полов у *T. brandtii* в ключе Рыбоводный. Во время первого подхода самцы составляли 59 %, во время второго — 57 и во время третьего — 59 %. Это, видимо, следует объяснить краткостью нереста рыб отдельных подходов (3-6 дней) и связанной с этим одновременностью созревания всей массы производителей обоих полов.

Однако такая картина наблюдается не везде. В 1970 г. на нерестилище *T. brandtii* в реке Раздольная (Приморье) в конце июня самцы составляли около 80 %, т. е. ситуация была аналогична той, что существует на нерестилищах двух других видов красноперок.

Таблица 84. Численность производителей и соотношение полов у *Tribolodon ezoë* на нерестилище в озере Хвалисекое

Дата	Число производителей		
	всего, экз.	самки, %	самцы, %
08. VII	145	11,7	88,3
09. VII	39	23,1	76,9
16. VII	103	13,6	86,4
17. VII	64	23,4	76,6
27. VII	150	21,3	78,7
28. VII	29	41,4	58,6

Возраст

Возрастной состав красноперок имеет ряд общих черт. В нерестовых стадах насчитывается 5-7 возрастных классов при численном преобладании 4-7-годоваликов. Предельный возраст всех трех видов, по нашим данным, 9+. Как межвидовые, так и популяционные различия в пределах вида касаются в первую очередь возраста наступления половой зрелости. У *T. brandii* оно наиболее позднее (5+), у *T. ezoë* — наиболее раннее (2+). *T. hakonensis* занимает промежуточное положение (3+-5+) (рис. 124; 125). Красноперки, воспроизводящиеся в небольших ручьях, в том числе в ручьях, впадающих в озера, а также чисто озерные популяции обычно созревают в более молодом возрасте. Это относится к *T. hakonensis* из озера Русское, к *T. ezoë* из озера Хвалисекое, реки Айруп и ручья, расположенного к северу от устья Богатой. В последнем наблюдается интересный феномен: дискретность возраста массового созревания самцов и самок. Первые созревают в массе в возрасте 2+ и 3+, вторые — в возрасте 6+ и 7+. Аналогичные, но менее четкие различия наблюдаются у *T. ezoë* из реки Айруп (см. рис. 125). В этой реке, а также в озере Хвалисекое встречаются самки *T. ezoë*, созревающие в возрасте 2+ при длине тела меньшей, чем это наблюдается в таких реках, как Тымь и Богатая.

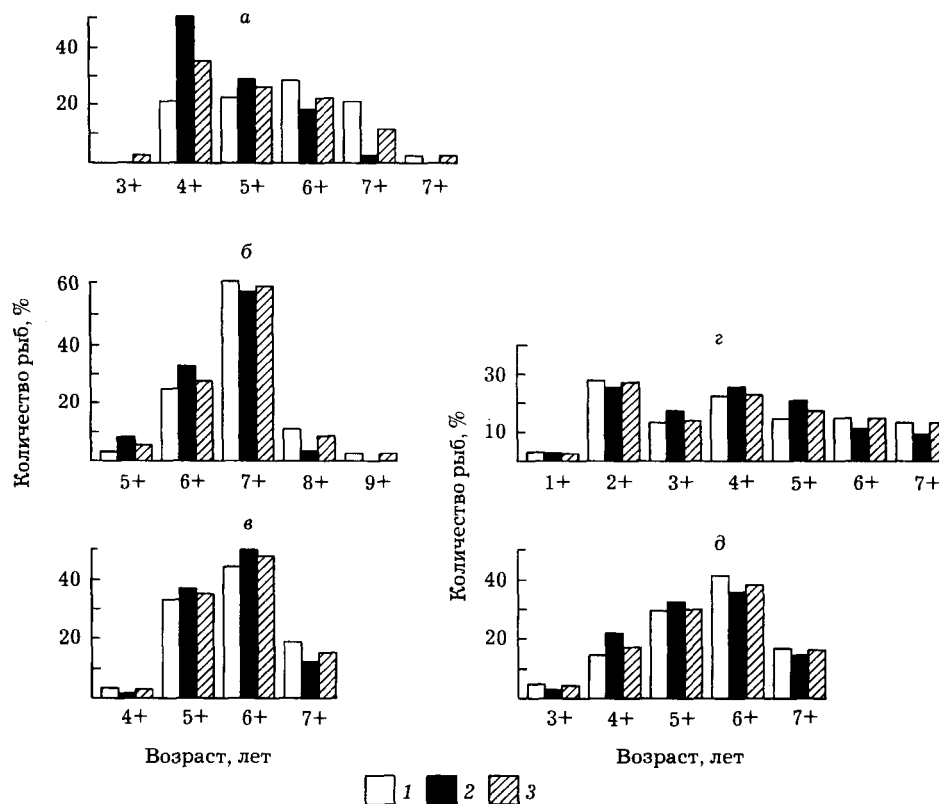


Рис 124. Возрастной состав *T. hakonensis*. Нерестовые стада: а — озеро Русское, 1975 г.; б — река Богатая, 1971 г.; река Тымь, 1973 г.; нагульные стада: в — лиман Богатаой, 1971 г.; д — залив Ныйский, 1973 г. (1 — самки, 2 — самцы, 3 — оба пола)

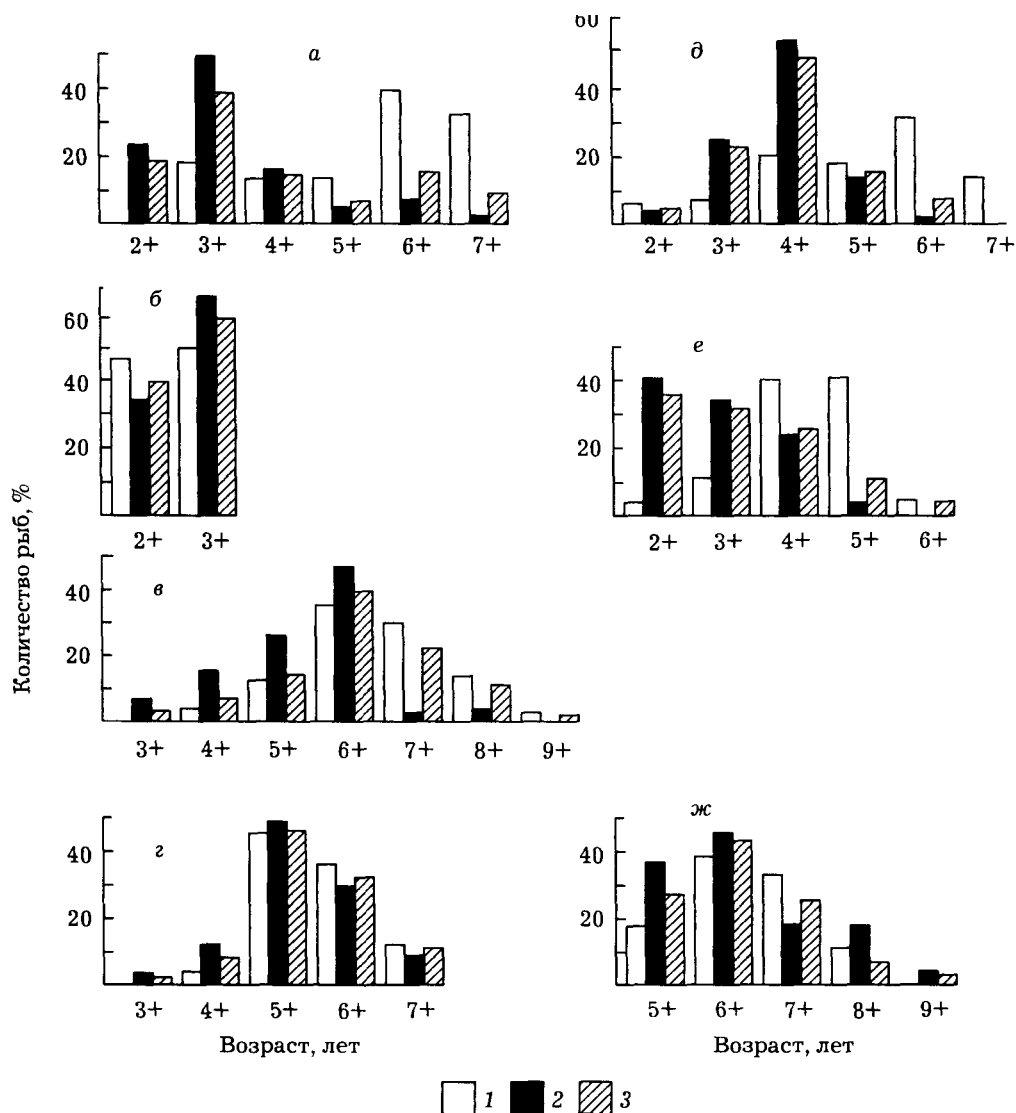


Рис. 125. Возрастной состав *T. egori* (a-e) и *T. brandti* (ж): а — ручей к северу от устья реки Богатой, нерестовое стадо, 1971 г.; б — там же неполовозрелые особи; в — река Богатая, нерестовое стадо, 1971 г.; г — река Тымь, нерестовое стадо, 1973 г.; д — озеро Хвалисекое, нерестовое стадо, 1975 г.; е — река Айруп, нерестовое стадо, 1979 г.; ж — река Ударница, нерестовое стадо, 1975 г. (1 — самки, 2 — самцы, 3 — оба пола)

В Тыми нам изредка встречались половозрелые самцы *T. egori* длиной 15-20 см, чей возраст был 2+. В 1973 г. мы обнаружили две подобные особи в нижнем течении реки, в 20 км ниже поселка Ныш, в 1965 г. около 10 рыб было поймано в верховьях реки у села Кировское, на несколько десятков километров выше нерестилищ красноперок. Эти особи были получены вне средней пробы, и поэтому их поимка не обозначена на рис. 125. Учитывая малые размеры указанных половозрелых самцов и большое расстояние мест поимки от моря, мы не уверены в том, что они являются нерестовыми мигрантами, идущими из моря. Формально можно было бы описать у *T. egori* карликовых самцов. Мы, однако, воздержимся от этого, так как мелкие самцы не представляют собой дискретной размерно-возрастной группы и, кроме того, они, в отличие от карликовых самцов лососей, скатываются в море, если не везде, то в большинстве рек.

В пробах нагульной красноперки по сравнению с нерестовой присутствует значительная доля неполовозрелых особей (см. рис. 124, г, д).

ПЛОДОВИТОСТЬ

Индивидуальная абсолютная плодовитость красноперок колеблется в широких пределах: от 2 до 42 тыс. икринок. С длиной тела плодовитость связана положительной линейной зависимостью. В силу этого обстоятельства популяции, в пределах вида представленные более мелкими особями, обладают меньшей плодовитостью (например, *T. ezoe* из реки Айруп) (рис. 126). Сравнение плодовитости одноразмерных особей разных видов показывает, что наименее плодовитым является *T. hakonensis*, имеющий наиболее крупную икру, а наиболее плодовитым — *T. brandti*. Эти различия усиливаются за счет того,

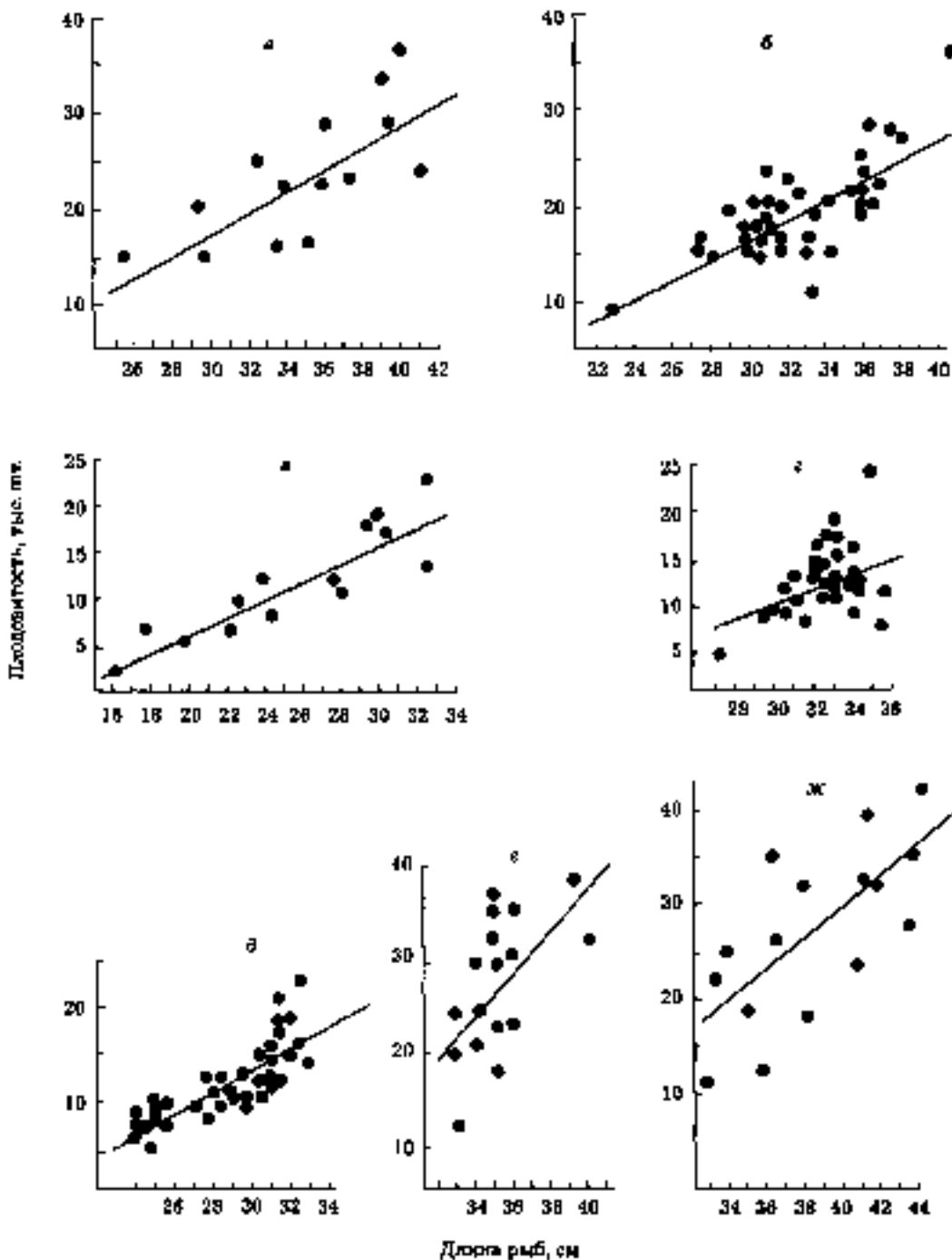


Рис 126. Зависимость плодовитости дальневосточных красноперок от длины тела у *T. ezoe* в реках:

а — Тымь $Y = -16918 + 1159 X$; $R = 0,74$; б — Богатая, $Y = -14215 + 1038 X$; $R = 0,75$;

в — Айруп, $Y = -13327 + 977 X$; $R = 0,89$;

у *T. hakonensis*: г — Богатая, $Y = -16397 + 910 X$; $R = 0,44$; д — Тымь, $Y = -20424 + 1095 X$; $R = 0,82$;

у *T. brandti*: е — Ударница, $Y = -56083 + 2365 X$; $R = 0,61$; ж — Тымь, $Y = -38107 + 1713 X$; $R = 0,71$

что половозрелая часть популяций *T. brandti* представлена более крупными по сравнению с другими видами особями. Обычно связь между длиной тела красноперок и плодовитостью довольно тесная ($R = 0,61-0,82$). Особняком в наших материалах стоит *T. hakonensis* из реки Богатая, где связь между этими показателями низка ($R = 0,44$). Последнее обстоятельство может иметь двоякое объяснение. Уменьшение тесноты связи могло произойти за счет уменьшения плодовитости особей старших возрастов, у которых проявляются признаки старения (следует иметь в виду, что популяции красноперок реки Богатая до середины 70-х годов были необлавливаемыми). Другими причинами могут быть экологическая неоднородность популяции *T. hakonensis* и связанные с этим различия условий нагула, проявляющиеся в различной плодовитости одноразмерных особей.

Экологический параллелизм между дальневосточными красноперками и тихоокеанскими лососями

Обращает на себя внимание сходство экологии размножения дальневосточных красноперок и тихоокеанских лососей. Производители обеих групп обладают прекопуляционными изолирующими механизмами, из которых в первую очередь следует отметить нерестовую окраску, особую у каждого вида. Обе группы видов на период эмбрионального развития закапывают икру в грунт. При этом рыбы проделывают большую механическую работу по его перекапыванию и рыхлению. В связи с необходимостью устройства нерестовых гнезд покровы производителей красноперок и лососей претерпевают сходные, функционально обусловленные изменения: ослизнение и утолщение кожи, погружение чешуи в кожу. Если абсолютная глубина закапывания икры у красноперок и лососей различается, то относительная глубина с учетом разницы в размерах рыб оказывается довольно сходной. Как у лососей, так и у красноперок личинки пребывают в грунте нерестилищ до практически полного рассасывания желточного мешка.

Интересные аналогии обнаруживаются также при сравнении дальневосточных красноперок с семейством Salmonidae в целом. В каждой из групп мы обнаруживаем виды, сходным образом различающиеся по степени экологической специализации. Так, можно сказать, что *T. ezoe* среди красноперок наименее специализированный вид, напоминающий по своей экологии и, в частности, по структуре популяций, кумжу *Salmo trutta* (L.). Подобно кумже, *T. ezoe* может вести как проходной, так и пресноводный образ жизни. Подобно кумже, на юге ареала этот вид представлен только жилой формой, мелкой по размерам и напоминающей тем самым форель. Оказавшись в изолированных озерах, *T. ezoe* не только успешно воспроизводится в них, но к тому же имеет хорошую упитанность. В отличие от него, *T. hakonensis*, оказавшись совместно с *T. ezoe* в изолированных озерах, успешно воспроизводится, но, видимо, не имея благоприятных условий для нагула, бывает крайне истощенным. Нами подобное различие в упитанности этих двух видов наблюдалось в озерах Русское и Хвалисекое. М. Накамура [Nakamura, 1969] описал аналогичное явление в водохранилище Миясито, где совместно обитают *T. hakonensis* и *T. ezoe*, причем, особи первого вида «предельно истощены», а особи второго — «прекрасно нагуливают вес». Это, по мнению Накамуры, указывает на различные особенности питания данных видов. Как и у кумжи, созревание *T. ezoe* происходит в большом диапазоне возрастов и размеров рыб, причем самцы, подобно самцам форелей, часто созревают при малых размерах. *T. brandti* является наиболее узко специализированным видом. Он представлен только проходной формой. В изолированных озерах этот вид не смог выжить. Созревание его происходит в узком диапазоне размеров, образование карликовых популяций этому виду не свойственно.

Промысел

Ежегодно добывается от 300 до 500 т дальневосточных красноперок. Промысел ведут рыболовецкие колхозы и второстепенные заготовители. Красноперки вылавливаются преимущественно во время нерестового хода, а также во время нагула в прибрежье моря и во время зимовальных миграций. В несколько раз больше красноперок добывают рыболовы-любители. Эмпирически сложившееся на сегодняшний день соотношение промыслового и любительского лова представляется оптимальным. Запасы красноперок в большинстве районов острова используются довольно полно. Однако в реках северо-восточного побережья, находящихся вдали от населенных пунктов, желательна интенсификация промысла красноперок, которые могут добываться как прилов к лососям.

В Японии осуществляют меры по искусственному разведению красноперок. Первые опыты в этом направлении были сделаны и в нашей стране [Пильщиков, Левченко, 1979; Лукьянов, Мостовая, 1983].

Выводы

1. Дальневосточные красноперки представлены тремя видами, которые различаются по типу нерестовой окраски. Существование нескольких видов красноперок, отличающихся от других родственных видов рода *Leuciscus* появлением в период нереста специфической окраски, занимающих особую экологическую нишу, делает целесообразным выделение их в самостоятельный род. Согласно правилам зоологической номенклатуры, дальневосточных красноперок следует относить к роду *Tribolodon* Sauvage, 1883.

2. Нерест трех видов красноперок обладает рядом общих черт. Все виды красноперок — лито- и реофилы. Они во многом сходным образом расчищают нерестилища и закапывают икру в грунт. У всех видов красноперок самцы мельче и многочисленнее самок. На протяжении ареала каждый вид красноперок способен размножаться в широком температурном диапазоне.

3. Видовые особенности размножения сводятся к различиям в сроках нереста, в его температурных условиях, привязанности нереста к определенному уровню воды в реках. В этой связи существует следующая последовательность: *T. hakonensis*, *T. brandti*, *T. ezoe*; первый вид нерестует ранее других, при более высоком уровне воды, быстром течении и низкой температуре. В пределах вида популяционные особенности размножения проявляются в различиях размеров производителей, в заходе в реки на нерест в разные фазы весеннего паводка, в разной готовности к нересту в момент захода в реки, в неодинаковом соотношении полов на нерестилищах и различном характере кладок икры.

4. Сравнивая нерест красноперок в типичных и аномальных условиях (т.е. в реках и озерах), мы видим, что особенности нереста весьма консервативны. Так, в озерах у красноперок сохраняются сроки нереста, соотношение полов на нерестилищах, способ расчистки нерестовых площадок и закапывания икры в грунт. С другой стороны, мы встречаемся со случаями значительных межпопуляционных различий особенностей нереста, как это видно на примере *T. brandti* из рек Ударница и Раздольная.

5. Эмбриогенез всех видов красноперок завершается в сходные сроки. Различия между видами проявляются в размерах яиц и сроках формирования отдельных органоидов. Межвидовые гибриды красноперок нежизнестойки. Большинство гибридных эмбрионов вследствие аномалий и уродств погибают на ранних стадиях развития. Эмбрионы красноперок находятся в грунте нерестилищ до практически полного рассасывания желточного мешка. Скат личинок из рек происходит непосредственно после выхода из грунта.

6. Между дальневосточными красноперками и представителями семейства Salmonidae отмечается значительный экологический параллелизм в способах размножения и в существовании видов с различной степенью экологической специализации.

Глава XV

Амурский сиг *Coregonus ussuriensis* и калуга *Huso dauricus*

В литературе имеются лишь краткие упоминания о поимке во внутренних водоемах Сахалина и его морских прибрежьях амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg [Таранец, 1937; Никольский, 1956; Никаноров, 1960; Казарновский, 1961; Ключарева, 1964; Miyady, Ishii, 1939, цит. по Бергу, 1948]. Сведения о его распространении, численности, образе жизни и отношении к амурским видам отсутствуют. Еще меньше известно об осетровых рыбах из водоемов Сахалина. Отдельные упоминания о них содержатся в работах А.М. Никольского [1889], П.Ю. Шмидта [1905], А.Я. Таранца [1937]. В то же время довольно часто приходится слышать о поимке осетровых в низовьях реки Тымь и в Ныйском заливе. Некоторые рыбаки, промысляющие в низовьях Тыми с 30-х годов, убеждены в существовании в этой реке стада "сахалинского осетра", случаи поимки которого, по их словам, были особенно часты в 40-е годы.

Мы поставили целью систематизировать имеющиеся в литературе сведения об этих рыбах в сахалинских водах, а также по возможности провести полевые наблюдения с тем, чтобы уточнить видовую принадлежность сига и осетровых рыб, встречающихся на Сахалине, а также особенности их распространения и получить какие-либо представления об образе жизни. Опросы местных жителей проводились с 1960 по 1980 г. Материал собирали в 1967 и 1974 г. на северо-западном побережье Сахалина и в 1971-1974 гг. — на северо-восточном. На северо-западе в сентябре 1967 г. проанализировано 29 экз. сига, на северо-востоке в июне - августе 1973 г. — 22.

Морфометрический анализ обнаруживает большое сходство между сигами, добытыми на восточном и западном побережьях острова, а также тождественность их обоим сигу *C. ussuriensis* бассейна Амура. У сига, особи которого добыты на Сахалине, как и у амурского сига, рот конечный; верхнечелюстная кость заметно заходит за передний край глаза, черных пятен на верхней части головы и спине, характерных для сига-хадары *C. chadary* Dybowski, обитающего в Амуре, у наших экземпляров не было. Меристические признаки их представлены в табл. 85. Как следует из таблицы, экземпляры сига западного и восточного побережий Сахалина не различаются по числу жаберных лучей и тычинок, по числу ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках. С вероятностью 0,98 различаются они по числу прободенных чешуи в боковой линии. Однако, как известно, подобного рода различия этого признака у сиговых рыб существуют довольно часто между соседними популяциями «хороших» видов и не являются свидетельством таксономической обособленности.

Амурский сиг распространен по западному побережью Сахалина, от северной оконечности острова до озера Айнское. Наибольшей численности он достигает в районе поселка Рыбновск, где в Татарском проливе и Сахалинском заливе его добывают до 1 ц за один замет невода. Довольно обычной рыбой сиг является в заливе Тык; у города Александровск он встречается уже единично. По восточному побережью сиг встречается от п-ова Шмидт до залива Набиль. Наибольшей численности он достигает в заливе Пильтун, где за один замет невода добывают до нескольких десятков особей. В заливах Даги, Ныйский и Набиль сиг ловится единично. В Тыми, впадающей в Ныйский залив, он встречается на

протяжении нижних 70 км основного русла и в близлежащих пойменных озерах. Случаи поймки отмечены во все сезоны года. В 1973 г. бригадой рыбаков, промышлявшей в нижнем течении Тыми и в Ныйском заливе, одним закидным и двумя ставными неводами было поймано с июня по август около 40 экз. сига. Южнее, в лимане Богатой, впадающей в Охотское море на 50° с.ш., сиг не был обнаружен, несмотря на то, что в 1971 г. с мая по август там постоянно выставляли большое количество сетей. Таким образом, сиг на Сахалине встречается преимущественно в солонатоводных заливах и низовьях рек северной части острова, численность его возрастает к северу по мере приближения к лиману Амура.

Таблица 85. Меристические признаки амурского сига из Ныйского залива и Татарского пролива

Признак	Ныйский залив, $n = 22$				Татарский пролив, $n = 29$			
	пределы колебаний	$M \pm m$	σ	CV	пределы колебаний	$M \pm m$	σ	CV
И.	80–92	84,93±0,74	2,77	3,3	75–88	82,60±0,62	3,32	4,0
Жаберные тычинки	28–30	28,79±0,16	0,70	2,4	27–31	28,76±0,21	1,10	3,8
Ветвистые лучи в D	9–11	9,90±0,13	0,55	5,6	9–12	10,24±0,17	0,93	9,1
Жаберные лучи	9–11	9,61±0,18	0,76	8,3	9–12	10,00±0,12	0,59	5,9
Ветвистые лучи в А	13–15	14,05±0,14	0,60	4,3	12–16	13,89±0,20	1,05	7,5

Примечание. Для сига из Амура указываются следующие значения этих признаков:

И. 82–92, в среднем 86,2; жаберных тычинок 24–30, в среднем 27,8; ветвистых лучей в D 10–12, в среднем 10,8; ветвистых лучей в А 13–15, в среднем 14,3 [Никольский, 1956].

Экземпляры сига, добытые в низовьях Тыми и Ныйском заливе, имели длину от 23,5 до 50,5 см и массу от 150 до 2100 г. Их возраст колебался от 3+ до 7+ (табл. 86). Упитанность сига была высокой (коэффициент упитанности по Кларк равнялся в среднем 1,19). Жирность внутренностей по Прозоровской оценивалась преимущественно в 4 балла. Масса жира на внутренностях составляла в среднем 3 % от массы рыб при колебаниях от 1,1 до 4,5. Гонады как самок, так и самцов были на II стадии зрелости. Коэффициент зрелости самок равнялся в среднем 0,41 % при колебаниях от 0,14 до 0,67 %. Сиг интенсивно питался. Основу пищевого комка составляли мизиды и рыбы, среди которых преобладали малоротая корюшка *H. olidus* и бельдюга *Zoarces viviparus elongatus* Kner. Интересно отметить, что в Ныйском заливе и реке Тымь в уловах сига не встречались рыбы моложе 3+, а также не было зрелых особей. Вероятно, они вообще отсутствовали там, поскольку при весьма интенсивном промысле не могли не оказаться в уловах. К тому же особи младших возрастов должны быть более многочисленными, чем рыбы тех возрастов, которых нам удалось добыть. Однако ни рыбаки, ни работники рыбоохраны не встречали в реках и заливах северо-восточного Сахалина особей сига длиной менее 20 см или рыб, готовых к нересту. Аналогичная картина наблюдалась на западном побережье у Рыбновска, где длина сига в уловах колебалась от 23,5 до 49,0 см, масса — от 160 до 1430 г.

Таблица 86. Возрастной состав, длина и масса амурского сига, добытого в Ныйском заливе в июне — августе 1973 г.

Показатель	Возраст				
	3+	4+	5+	6+	7+
Соотношение рыб в уловах, %	27,3	13,6	9,1	36,4	13,6
Длина, см	29,5	31,0	44,3	47,2	49,5
Масса, г	344	384	1120	1473	1708
Число рыб, экз.	6	3	2	8	3

Таким образом, размерно-возрастной состав сига, добываемого на Сахалине, свидетельствует о том, что в водах острова он не нерестится, а характер его распространения позволяет предположить, что на Сахалине мы встречаем нагульного сига, воспроизводящегося в бассейне Амура. Зона опреснения, существующая у берегов острова, должна облегчить сигу расселение по солонатоводным заливам северо-восточного Сахалина.

П.Ю. Шмидт [1905], весьма тщательно исследовавший в 1900–1901 гг. рыбные про-

мысли южного Сахалина, обнаружил осетров только в заливе Анива. Он отнес сахалинского осетра к виду *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, который, по современным представлениям, является синонимом *A. medirostris mikadoi* Hilgendorf [Линдберг, Легеза, 1965]. По его данным, уловы немногочисленных рыбаков, промышлявших осетра жаберными сетями, составляли до 70-100 экз. в год на рыбака. П.Ю. Шмидт [1905] с удивлением замечал, что никому не удавалось видеть осетров в реках, впадающих в залив Анива. Последнее обстоятельство, по его словам, дало рыбакам основание считать, что осетр нерестится в море. В заливе Терпения и низовьях реки Поронай, по сообщению П.Ю. Шмидта [1905], существовал развитый рыбный промысел, однако осетровые в этом районе отмечены не были. А.М. Никольский [1889] сообщал, что осетры на Сахалине добываются в устьевых участках рек северной части острова: в Тыми — на восточном побережье и в Виаху — на западном. Он предполагал, что это амурский осетр *A. schrencki* Brandt. Подобное предположение в какой-то мере подтверждается случаем поимки амурского осетра у западного берега Сахалина в более позднее время [Никольский, 1956].

Таким образом, в конце XIX-XX столетии осетровые рыбы ловились в море близ южной оконечности острова и в устьях рек его северной части. Примерно так же обстоит дело и в настоящее время. В мае 1957 г. 1 экз. сахалинского осетра был пойман в устье реки Таранай, впадающей в залив Анива. Вдоль северо-западного побережья, от северной оконечности острова до залива Тык, весьма обычным объектом лова является калуга *Huso dauricus* (Geordi), численность которой за последние годы заметно возросла. Иногда неполовозрелые особи калуги заходят в устья рек, и в частности в Виахту. Единично калуга спускается к югу до города Александровск. Известны случаи ее поимки у берегов Хоккайдо [Kunio, Kazuhiro, 1975].

Многолетние работы в бассейнах рек Поронай и Тымь, а также опросы старожилов не дали нам оснований предполагать, что осетровые рыбы в последние 70-90 лет встречались в Поронае, а также в верхнем и среднем течении Тыми. В то же время, рыбаки поселка Ноглики сообщали о неоднократных поимках "осетров" в Ныйском заливе и в низовьях Тыми на расстоянии до 25 км от устья. Те из них, которым доводилось работать на Амуре и видеть там калугу, определенно утверждают, что в Тыми и Ныйском заливе ловится калуга. Обычно масса добываемых рыб колеблется от 10 до 100 кг. Особей массой менее 1-2 кг никогда в этом районе не встречали. Нам не довелось видеть осетровых в Тыми, однако один из жителей поселка Ноглики передал нам довольно отчетливую фотографию осетровой рыбы, пойманной в устье Тыми в сентябре 1959 г., которую он называл калугой. Длина ее около 50 см, спинных жучек насчитывается 14, боковых — 39. По этим признакам данный экземпляр мог быть отнесен как к калуге, так и к амурскому осетру. Сахалинским осетром он не мог быть, так как число спинных жучек у последнего колеблется от 7 до 10, боковых — от 27 до 36 [Линдберг, Легеза, 1965; Okada, 1960]. Общий же облик рыбы давал основание считать, что это калуга.

Таким образом, распространение калуги в сахалинских водах сходно с распространением амурского сига. Возрастание численности по мере приближения к лиману Амура, привязанность к приустьевым участкам рек, отсутствие в уловах особей длиной менее 50 см и половозрелых рыб, а также редкость поимок говорят о том, что калуга, как и амурский сиг, представлена на Сахалине нагульными мигрантами из Амура. Интересно отметить, что сахалинский осетр *A. medirostris mikadoi* никогда никем во внутренних водоемах Сахалина обнаружен не был.

Рассмотренные материалы говорят о том, что амурский сиг и калуга в период нагула придерживаются преимущественно опресненных участков моря. Их особи, обитающие в условиях морской солености, встречаются довольно редко. В силу этого амурского сига и калугу в число проходных видов мы включаем провизорно.

Глава XVI

Теоретические и прикладные следствия

Проведенное нами исследование систематики, экологии и воспроизводства отдельных видов рыб может служить основой для рассмотрения ряда общих вопросов биологии рыб, а также для решения ряда прикладных задач. Кроме того, результаты наших исследований позволяют сформулировать гипотезы, объясняющие некоторые черты биологии отдельных видов, что поможет определить направления дальнейших исследований. Ниже мы изложим основные результаты.

Генезис фауны проходных рыб Японского моря и сопредельных частей Охотского моря

Фауна проходных рыб Японского моря и сопредельных частей Охотского моря включает ряд зоогеографических групп: I — виды, повсеместно распространенные в Северной Пацифике (кета, горбуша, зубастая корюшка, малоротая корюшка *H. olidus*, арктический голец *Salvelinus alpinus* complex); II — амфиокеанские виды, или пары близкородственных видов, отсутствующие в арктических и субарктических широтах и обитающие в бореальных широтах Азии и Америки (*Acipenser mediwsths* и *Hypomesus nipponensis*, последнему на американском побережье соответствует вид *H. transpaciflcus*); эндемичные виды (дальневосточные красноперки: *T. brandty*, *T. hakonensis*, *T. ezoe*, сахалинский таймень, сима). К группе эндемиков мы с некоторыми допущениями относим также кунджу и лагунную форму сельди, которые встречаются не только в Японском и Охотском морях, но доходят по побережью восточной Камчатки до Берингова моря. Тем не менее, большинство их стад обитает в бассейнах Японского и Охотского морей, где они достигают наибольших численности и экологического многообразия.

Эндемичные проходные виды (исключая симу) обладают рядом сходных черт биологии, делающих их обособленной экологической группой. Они способны нагуливаться в воде морской солености, но при этом не могут переносить ее длительное время. Так, зимовка их происходит в пресной или слабосоленой воде, а в течение летнего морского нагула они периодически заходят на несколько дней в пресную или слабосоленую воду. Большинство эндемиков отличается от близкородственных видов (а также различается между собой) типом нерестовой окраски. При этом различия по морфометрическим признакам могут быть незначительными. В качестве примера приведем гольца и кунджу, которые в повседневной практике легко различаются по окраске, особей же обесцвеченных трудно идентифицировать. Дальневосточные красноперки и сахалинский таймень также обладают яркой нерестовой окраской, отличающей их от родственных видов. Другой существенной особенностью эндемичных проходных видов является то, что они — дериваты как проходных, так и типично пресноводных и морских таксонов. Так, кунджа — представитель рода *Salvelinus*, которому проходной образ жизни присущ широко; дальневосточные красноперки — дериваты типично пресноводного рода *Leuciscus*, а сахалинский таймень — представитель пресноводного рода *Hucho*. Лагунная сельдь является проходной формой типично морского вида.

Характер миграций эндемичных видов между пресной и морской водой дает основание предположить, что система осморегуляции у них относительно несовершенная. Видимо, несовершенством осморегуляции следует объяснить периодические заходы эндемичных видов в пресную воду в период морского нагула. Переход в пресную или слабосоленую

воду в зимний период у рыб, не способных вырабатывать антифризы, описан Смитом и Паулсоном [Smith, Paulson, 1977]. В нашем же случае мы сталкиваемся с крайне примитивным вариантом проходного образа жизни, когда особи не могут оторваться надолго от пресных вод и осмотическое равновесие поддерживают не столько путем физиологических механизмов, сколько путем периодических возвратов в пресную воду. Экологически эндемики являются в связи с этим пресноводно-прибрежной группой видов, не совершающей миграций в открытые части моря.

Сходство в распространении и образе жизни эндемичных проходных видов, происходящих от экологически различающихся таксонов, позволяет предположить, что они возникли в сходных условиях в одном и том же месте и в одно и то же время. Наиболее вероятным местом их возникновения мог быть обширный, изолированный, мелкий, солоноватоводный водоем, существовавший на месте современного Японского моря в конце плиоцена — начале плейстоцена [Линдберг, 1955; Neave, 1958]. В дальнейшем, после исчезновения этого водоема, большинство эндемичных проходных видов не распространилось далеко за пределы его бывшей акватории, населяя участки, где сохранились условия обитания, напоминающие условия в водоемах происхождения. Предположение о возникновении лагунной сельди в изолированных солоноватоводных водоемах, существовавших в историческом прошлом, высказывалось А.Н. Пробатовым и А.Н. Фроловым еще в 1951 г. Мы считаем, что в принципе эта форма сельди могла возникать как политопно от морской формы, так и расширять свой ареал путем миграций из единого центра происхождения. В бассейне Японского и Охотского морей она, скорее всего, является автохтоном.

Мы не берем на себя смелость судить более или менее детально о времени возникновения эндемичных проходных видов, для этого мало чисто научных оснований. Тем не менее, мы склонны их считать относительно молодыми таксонами, грубо приближенно возникшими одновременно с симой, — представителем наиболее молодого среди лососевых рода *Oncorhynchus*.

Функциональный смысл предзимовальных миграций рыб

Много общего с описанным выше характером миграций проходных рыб — эндемиков Японского моря и сопредельных частей Охотского моря имеется у корюшек рода *Hypomesus*. Как мы отмечали выше, корюшки в период летнего нагула часто заходят в солоноватые воды для откорма, осенью на несколько недель появляются в низовьях рек в пресной воде. При осенних заходах в реки огромные массы корюшек собираются на небольших участках русла. Рыба в скоплениях не питается и бывает малоподвижной. Однако связывать эти заходы с несовершенством осморегуляции, как это делалось в отношении рыб-эндемиков, едва ли было бы правомочным, т.к. зимовка корюшек происходит в море в условиях высокой солености. Предзимовальная миграция, сходная с описанной у корюшек, отмечена у анивской и декастринской сельдей [Пробатов, Козлов, 1954; Дружинин, 1957]. Как мы уже упоминали, сельдь этих стад перед зимовкой на 15-40 сут подходит к берегам в воды с пониженной соленостью. Авторы, описывающие предзимовальные миграции корюшек и сельди, не видят их функционального смысла и обычно выражают удивление по поводу этого яркого явления.

Поскольку популяция может рассматриваться как информационно-структурная система, в которой сложные формы поведения являются специфическим механизмом адаптации [Шилов, 1977], нам представляется, что объяснение функционального смысла предзимовальных миграций следует искать в области этологии. Так, В. Винни-Эдвардсом [Wynne-Edwards, 1962] описываются у различных видов животных вспышки информационного поведения, приуроченные к осеннему времени, происходящие после периода размножения. В данном случае возникает информация, как бы подводящая на уровне популяции итог успешности размножения. В частности, описывая коллективные послегнездовые ночевки птиц и предшествующие им ритуальные демонстрационные полеты, этот автор предполагает, что информация, полученная на таких ночевках, реализуется впоследствии через интенсивность миграций. По В. Винни-Эдвардсу, подобные информационные контакты служат начальным моментом в функционировании системы обратных связей, регулирующих численность популяции. Любопытно, что в работе В. Винни-Эдвардса содержится упоминание о корюшке, в отношении которой предполагается, что ее специфический огуречный запах, вполне возможно, является индикатором плотности популяции в период нереста. Нам после наших исследований размножения корюшек такое предположение кажется вполне обоснованным.

В свете работ В. Винни-Эдвардса [Wynne-Edwards, 1962; 1964], а также ряда других авторов [Шилов, 1977; Мантейфель, 1980] представляется логичным предположить, что

осенние заходы корюшек в реки и подходы сельди к берегам имеют информационный характер, являясь специфической формой сигнализации, источником информации о численности популяции. Одним из возможных результатов этих информационных контактов может быть распределение рыб в районах зимовки.

О соотношении понятий "хоминг" и "популяционная структура"

Хоминг — реализуемая способность особей возвращаться для размножения к месту своего рождения. Мы хотим обратить внимание на одну, чисто логически выявляемую его особенность — на связь с популяционной подразделенностью видов и, в частности, на связь с величиной и устойчивостью популяций низшего иерархического уровня. По сути дела, одно явление является отражением другого. Впервые, насколько нам известно, связь хоминга, популяционной подразделенности видов, устойчивости и дискретности биотопов была достаточно подробно рассмотрена в работе А.Г. Поддубного [1971]. Известную сложность в исследование хоминга лососей рода *Oncorhynchus* вносит недостаточная определенность таких понятий, как "родной водоем" или "место рождения". Практически в качестве таковых в различных работах, посвященных хомингу, рассматриваются участки морских побережий в местах впадения нерестовых рек, речные бассейны различной величины, различные водотоки в пределах речных бассейнов и, наконец, отдельные нерестилища.

В свете сказанного представляется целесообразным при изучении хоминга различать (и применять) два подхода: от популяции и от особи. При первом подходе мы оперируем в качестве единиц анализа популяциями низшего иерархического уровня, в которых скрещивание максимально приближено к случайному. В принципе весь нерестовый ареал каждой из таких популяций (предполагается, что границы его известны) можно рассматривать как "дом" и возвращение особи в любую его точку следует считать проявлением хоминга. Количественное измерение хоминга в этом случае, конечно, оно возможным, дало бы представление о величине межпопуляционных миграций. При этом весьма вероятно, что хоминг у двух видов рыб, чьи популяции низшего иерархического уровня существенно различаются численностью и размерами нерестовых ареалов, может оказаться одинаковым. К примеру, хоминг может оказаться одинаковым у популяции нерки из небольшого ручья и у популяции сельди, нерестилища которой занимают несколько сотен километров морских побережий. Абсолютная величина стрейнга (захода особей для размножения за пределы водоема происхождения) в первом случае будет составлять несколько экземпляров, а во втором случае — несколько миллионов особей.

При подходе к оценке хоминга "от особи" идеальным было бы определение доли особей, вернувшихся на место нерестового гнезда, и разброса особей на различные расстояния от этого места, выраженного в единицах длины или, для большей сравнимости, в средних длинах тела. Подобный гипотетический эксперимент дал бы нам возможность выявить популяционные единицы различных иерархических уровней, определить такие их характеристики, как численность, размеры нерестовых ареалов, величину межпопуляционного обмена. В этом случае больший хоминг, т.е. больший процент особей, вернувшихся к месту нерестового гнезда, будет свидетельствовать о большей подразделенности на популяции низшего иерархического уровня, о меньшей численности подобных популяций и меньших размерах их нерестовых ареалов. Естественно, что меньший хоминг будет свидетельствовать об обратном.

Практически провести подобного рода эксперимент едва ли возможно. Крайне трудно провести мечение, которое позволило бы достаточно четко определить границы популяционных ареалов горбуши. Также едва ли это возможно сделать, используя те или иные природные маркеры. Получение удовлетворительных результатов, как нам кажется, возможно при использовании различных подходов и, что не менее важно, при глубоком понимании тихоокеанских лососей как природного явления, включающем в числе прочего знание особенностей их воспроизводства.

В нашей попытке оценить популяционную структуру горбуши (глава V) сочетаются оба подхода. Мы использовали подход "от особи" (опираясь при этом на косвенные данные), поскольку нам не известны границы популяционных ареалов. С другой стороны, мы использовали подход "от популяции", ибо для употребления понятий хоминга и стрейнга необходимо хотя бы условно (в качестве нулевой гипотезы) допустить, что каждая река является "домом".

Некоторые свойства популяций низшего иерархического уровня у проходных рыб

В главах, посвященных кете, корюшкам и дальневосточным красноперкам, мы показали, что разновременность нерестовых заходов самцов и самок, накопление самцов на нерестилищах и способность их неоднократно нерестовать с самками разных сроков подхода препятствуют возникновению в пределах нерестового хода репродуктивных группировок, изолированных во времени. Изучая нерест рыб в небольших водотоках, мы имеем дело с популяциями уровней иерархии. Естественно допустить, что нижнюю ступень популяционной иерархии занимают неподразделенные популяции. Неподразделенная популяция — это самовоспроизводящееся множество особей, репродуктивно относительно изолированное от подобных множеств и не содержащее в себе других самовоспроизводящихся множеств особей, репродуктивно обособленных друг от друга. Существование неподразделенных популяций следует из самого определения популяции как самовоспроизводящегося множества. Если популяционная иерархия — это иерархия самовоспроизводящихся множеств, то на нижней ступени должно быть множество, которое при дальнейшем подразделении либо перестает быть самовоспроизводящимся, либо перестает быть множеством.

В связи с этим следует отметить одну специфическую трудность, сопутствующую изучению неподразделенных популяций. Являясь одним из обычных явлений природы, подобные популяции тем не менее недоступны для наблюдения, так как не бывает уверенности, что применение новых методов и проведение дополнительных исследований не обнаружат их подразделенности [Мина, 1978]. Поэтому практически неподразделенные популяции предстают нам в виде абстракции.

Ранее высказывались мнения о свойствах популяций низшего иерархического уровня. Так, Т. Добжанский [Dobzhansky, 1955, 1970] считал их панмиктическими единицами. Из работ Ю.П. Алтухова [1974] следует, что они должны характеризоваться большим сходством биологических и генетических показателей входящих в них особей. Так, изменение соотношения полов в процессе нерестового хода кеты реки Калининка этот автор считает, наряду с изменениями генных частот, свидетельством ее популяционной подразделенности.

В ряде случаев такой подход правомочен, что мы показали на примере изменения длины горбуши реки Поронай [Гриценко и др., 1987]. Однако далеко не всякие изменения биологических показателей на протяжении хода лососей могут рассматриваться как свидетельства популяционной подразделенности (см. рис. 15 и табл. 19). Что же касается панмиксности [панмиксия (случайное спаривание) — это исключительно свободное скрещивание особей в пределах популяции, причем все комбинации спаривания имеют равную вероятность [Ригер, Михоэлис, 1967], то мы не будем здесь повторять возражения, выдвинутые против использования ее в качестве критерия, отослав интересующихся к работе М.В. Миной [1980]. Вместо панмиксности, этим автором предлагается другой критерий: способность генов отдельных особей объединяться в чреде поколений в геноме одной особи. Естественно, что возможность такого рода объединения будет повышаться на нижних уровнях популяционной иерархии и должна быть максимальной у неподразделенных популяций. Однако принятие этого критерия не требует в качестве признака неподразделенных популяций схождения биологических показателей между любыми произвольно взятыми из них выборками особей, например, между выборками производителей кеты, взятыми из разных частей нерестового хода.

Как всякое природное явление, неподразделенные популяции имеют протяженность во времени и пространстве, и в разные моменты времени на различных участках популяционного ареала группировки особей, составляющих неподразделенную популяцию, могут различаться по ряду признаков. Было бы ошибкой рассматривать эти различия как свидетельство наличия репродуктивно обособленных групп. Известное у многих видов раздельное обитание самцов и самок вне периода размножения, раздельное обитание различных размерных и возрастных групп, асортативное скрещивание служат подтверждением этого высказывания. То же касается ряда генетических показателей. Так, на примере нерки установлено, что направление отбора в пользу гомозигот или гетерозигот меняется при переходе из пресных вод в море (Кирпичников, Иванова, 1977; Кирпичников, Муске, 1981; Кирпичников и др., 1986). Как следствие, различия в показателях биохимической генетики в нерестовом стаде могут возникать в зависимости от изменений сроков пребывания особей в пресных водах и в море, не будучи связанными при этом с репродуктивной подразделенностью. Таким образом, различия в возрастном, размерно-массовом составе, соотношении полов и ряде показателей биохимической генетики, наблюдаемые

в стаде лососей при подходе к нерестилищам, далеко не всегда должны рассматриваться как свидетельство популяционной подразделенности. Более того, описанное нами выше у корюшек, красноперок и тихоокеанских лососей накопление самцов на нерестилищах и способность их нереститься с несколькими самками предполагают как необходимость изменение биологических показателей у той или иной неподразделенной популяции на протяжении заходов в реку, поскольку самцы и самки различаются размерами и возрастом созревания. Кроме накопления самцов на нерестилищах, репродуктивному обособлению группировок особей различных сроков хода препятствуют также разновременность созревания потомства одной самки, накопление производителей разных сроков хода перед устьями рек в силу тех или иных гидрологических или метеорологических особенностей данного сезона, перемешивание производителей на нерестилищах экстремально высокими паводками, или наоборот, вынужденное скопление их на ограниченных участках нерестилищ в маловодные годы.

Подразделенность и целостность популяций мы рассматриваем в качестве диалектического единства. Однако, если об адаптивном значении подразделенности, делающей стабильным существование видов, говорилось много [Шварц, 1967; Алтухов, 1974, 1983; Коновалов, 1980], то адаптивный смысл репродуктивного единства популяций оставался за пределами анализа исследователей (по крайней мере, исследователей изучавших тихоокеанских лососей).

Рассмотрим стадо лосося, например, кеты, населяющее водоток с нерестилищами протяженностью 10-20 км. Нерест в нем длится около 3 мес, эмбрионы находятся в грунте 6-7 мес, скат происходит в течение 2 мес. В процессе воспроизводства на протяжении каждого из перечисленных этапов онтогенеза мы периодически отмечаем длительные отрезки времени или встречаем обширные участки нерестилищ, на которых погибают или могут погибнуть практически все особи. Так, в процессе нереста или нерестового хода производители, зашедшие на нерестилища в какие-то определенные сроки, могут погибнуть от резкого повышения температуры воды, от дефицита кислорода в условиях маловодья, могут быть уничтожены экстремально высокими паводками: выброшены назад в море, разметаны по пойме, где они погибли после падения уровня. Если этого не случится, то прекращение нереста, вызванное паводком у рыб, икра которых овулировала или была близка к овуляции, приводит к потере жизнеспособности половых продуктов (явление, хорошо известное рыбводам) и в итоге — к исключению этих рыб из процесса воспроизводства. В период пребывания в грунте эмбрионы на определенных (подчас весьма протяженных) участках нерестилищ могут погибнуть от промерзания грунта, болезни, асфиксии. Покатная молодь определенных сроков ската может полностью погибнуть, попав в неблагоприятные гидрологические условия в море, может быть практически полностью уничтожена массовыми хищниками. Протяженность жизненных процессов неподразделенной популяции в пространстве и времени защищает ее от таких воздействий. В русле реки найдутся участки нерестилищ, где эмбрионы выживут даже в самую суровую зиму. При растянутости нерестового хода часть производителей зайдет на нерест после улучшения гидрологических условий (паводков или маловодья). Длительность периода ската позволит части молоди скатиться до (или после) наступления неблагоприятных условий в прибрежье. Однако дать преимущество для популяции в целом выживание какой-то ее части может лишь в том случае, если эта часть несет в себе зачатки целого. Так, если в прибрежье моря выжила молодь поздних сроков ската, то при созревании она должна заходить в реку на протяжении всего срока, характерного для данной популяции в данной реке. Если это не реализуется в жизни одной генерации, то должно реализоваться в жизни, по крайней мере, ближайших генераций. Изучение тихоокеанских лососей дает примеры гибели целых "блоков" той или иной популяции по перечисленным выше причинам, тем не менее популяции сохраняют свой облик и параметры воспроизводства.

Ихтиолог, занятый практическими вопросами лососевого хозяйства, бывает вынужден определять для себя при решении той или иной задачи, что же он принимает в качестве неподразделенной популяции, несмотря на все сложности, связанные с их выделением, поскольку такие популяции логически мыслятся единицами хозяйственного воздействия. При этом желательно, чтобы та совокупность, которую он рассматривает в данный момент с чисто практической точки зрения как неподразделенную популяцию, возможно полно приближалась к реальной неподразделенной популяции, существующей на временном интервале. Популяция тихоокеанских лососей, рассматриваемая в практических целях как неподразделенная, должна быть экологически однородной группой особей. Например, неподразделенная популяция кеты должна быть представлена только особями летней или осенней формы, но не смесью их. Она должна воспроизводиться в относительно небольшом водоеме с постоянными условиями воспроизводства на всей его про-

тяженности. Водоем этот должен быть минимально подразделен на притоки и быть, в свою очередь, своеобразной простейшей (или близкой к таковой) единицей гидрографической сети того или иного района воспроизводства лососей. В качестве нерестового ареала неподразделенной популяции можно рассматривать также компактную группу небольших лимнокренов, расположенную обособленно от других таких групп.

В пределах подобных водоемов в годы с высокой численностью производители широко расселяются по всей протяженности, чему способствует агрессивное территориальное поведение. В годы с низким уровнем воды происходит их концентрация в нижних участках на ограниченных площадях, пригодных для нереста. В паводки при затоплении нижних участков рыбы, наоборот, осваивают верхние участки русла. При таком подходе скорее одна подразделенная популяция будет принята за две или несколько, чем несколько за одну.

Опыт наблюдения за кетой, воспроизводящейся в разных водоемах в течение ряда лет, различающихся по численности производителей и условиям нереста, позволяет рассматривать в качестве неподразделенных популяции таких небольших рек, как Калининка, Заветинка или Ясноморка, а в пределах бассейнов крупных рек, подобных Тыми, — популяции притоков первого порядка, таких, как Пиленга, Красная, Восьи. Вместе с тем в качестве неподразделенных популяций следует рассматривать особей, воспроизводящихся в небольших реокренах, подобных ключу Рыбоводный, Второй Речке или в отдельных протоках и ключах внутренней дельты Тыми, в районе поселков Кировское и Зональное. Неподразделенные популяции будут, таким образом, значительно различаться по численности и размерам репродуктивного ареала. Но независимо от размера у них будут наблюдаться на протяжении нереста отмеченные выше закономерные изменения биологических показателей производителей, а продолжительность нереста будет измеряться месяцами.

Следует остановиться еще на одном вопросе, связанном с существованием неподразделенных популяций: на их устойчивости, скорости возникновения и заменимости. Наблюдения за воспроизводством кеты во внутренней дельте Тыми в течение четверти века дают некоторые основания для суждений. За это время нам приходилось наблюдать, как кета в течение 3-5 лет осваивала прокопанные мелиорационные каналы, протяженность которых составляет несколько километров, или новые протоки, которые превращались в нерестилища с устойчивым воспроизводством. Одновременно мы были свидетелями сокращения объема воспроизводства в зарастающих нерестовых ключах и старицах. Это позволяет предположить, что у кеты существует стрейнг, достаточный для того, чтобы многочисленные стада могли обеспечить поселенцами новые или заброшенные пустующие нерестилища.

Можно ли рассматривать освоение кетой мелиорационных каналов как создание новых популяций? Нам представляется, что можно. По сути дела, воспроизводящиеся в них группировки особей не отличаются ничем, кроме возраста возникновения, от популяций лососей обычных нерестовых притоков, таких, например, как ручьи, впадающие в озеро Азабачье, или популяций кеты западного Сахалина, а по численности производителей и наличию нерестовых площадей даже превосходят многие из них.

Возможность быстрого возникновения одних подразделенных популяций должна быть связана с болезненным для вида исчезновением других. Это норма существования вида, позволяющая ему реализовывать свой биотический потенциал в условиях лабильной среды. Следует вспомнить, что сложнейшие популяционные системы ондатры *Ondatra zibethica* и ротана-головешки *Perccottus glehni* образовались в удивительно короткие сроки от выпуска нескольких особей, чему мы были свидетелями в течение последних десятилетий.

В настоящее время много говорится о необходимости сохранения популяционной структуры видов при их хозяйственном использовании [Коновалов, 1980; Алтухов, 1983]. В этой связи утверждения о безболезненности потери одних неподразделенных популяций и легкости возникновения других могут быть расценены как рекомендации противоположного направления.

Мы считаем правильным следующее. Возникновение и исчезновение популяций низшего иерархического уровня нам представляются единым процессом, который, однако, у разных видов занимает различные сроки (от нескольких лет до, возможно, нескольких тысячелетий). Поэтому исчезновение части неподразделенных популяций безболезненно для вида лишь тогда, когда есть условия для возникновения новых популяций. Поскольку их возникновение связано с эмиграцией особей, размеры которой тем выше, чем выше численность донорских популяций, или попросту численность вида, высокая численность последнего всегда представляется желательной.

Предварительный опыт классификации стратегий нереста рыб на основе популяционного подхода

Изучая нерест ряда видов рыб, мы имели возможность убедиться в том, что многие его существенные особенности находятся в тесной взаимосвязи. Это говорит о существовании определенной стратегии нереста, являющейся в свою очередь частью общей жизненной стратегии вида. Взаимосвязи особенностей нереста оказались разнообразными, а в пределах разнообразия выделялись группы видов, характеризующиеся значительным сходством. Последнее обстоятельство делает целесообразной классификацию стратегий нереста (или, другими словами, классификацию нерестов), ибо адекватно построенная система будет не только естественным результатом исследования явления, позволяющим представить его в компактной форме, но так же и средством прогнозирования еще неизвестных форм и состояний.

Существовавшие до настоящего времени классификации нереста (или, точнее, видов рыб по особенностям нереста) были построены, как правило, по одному какому-либо признаку (характеру нерестового субстрата, сезонности нереста, порционности или одновременности икротетания и т.д.). Не отрицая полезности этих классификаций, мы хотим отметить, что они не отражают достигнутой в настоящее время изученности явления.

Поскольку различные особенности нереста взаимообусловлены, в принципе многие из них могут быть использованы в качестве классификационного признака. При выборе его мы руководствовались тем, что развитие популяционной биологии, связанное системой обратных связей с вопросами сохранения, эксплуатации и управления популяциями, заставляет смотреть на стратегию нереста с популяционной точки зрения. При популяционном подходе мы в качестве классификационного признака (критерия) выбираем свободу скрещивания. Выбор этот обосновывается тем, что свобода скрещиваний во многом определяет формирование и поддержание социальной структуры популяции, способы поддержания в популяции сбалансированного полиморфизма (в условиях случайного скрещивания и посредством системы сексуального доминирования). Свобода скрещивания связана с различными формами нерестового поведения. В свою очередь, как нетрудно заметить, чем сложнее поведение, тем значительнее средообразующая деятельность производителей и, следовательно, тем выше защищенность потомства от внешних воздействий, а также тем ниже индивидуальная и популяционная плодовитость. У видов с разной степенью скрещивания по-разному выражены преднерестовые изменения морфологии тела: искривление челюстей, образование горба, утолщение и ослизнение кожи, погружение в нее чешуи. Существенной особенностью популяций, которым свойственны сложные формы нерестового поведения, является наличие аутсайдеров — особей, которым не достались нерестовые участки. В отдельных случаях аутсайдеры могут составлять в нерестовом стаде большинство (тихоокеанские лососи в годы экстремально высокой численности).

При построении системы нерестовых стратегий мы в качестве единиц классификации, характеризующих свободу скрещивания, используем минимальные нерестовые группировки. Поскольку это понятие новое, определим его. Минимальная нерестовая группировка — множество особей обоих полов, образующееся во время нереста, занимающее дискретный нерестовый участок, на котором одновременно с ней не нерестятся другие нерестовые группировки данного вида. В пределах минимальной нерестовой группировки наблюдается максимальное для популяции, к которой группировка принадлежит, приближение к панмиксии. Минимальные нерестовые группировки у разных видов образуют по своей социальной организации ряд переходных состояний, на одном конце которого должна находиться пара производителей, на другом — все пришедшие на нерест особи популяции низшего иерархического уровня. Ниже приводим классификацию нерестовых стратегий (нерестов) исследованных нами видов. Естественно, что она далеко не полна, и мы рассматриваем ее лишь в качестве основы будущей, более полной, классификации.

1. *Минимальная нерестовая группировка, представленная самкой и несколькими самцами различного сексуального ранга.* В предельном случае — это пара производителей. Ассортативность скрещивания широко распространена. У производителей в период нереста наблюдается значительное изменение строения тела (искривление челюстей, вырастание зубов, появление горба, утолщение и ослизнение кожи, погружение в нее чешуи), функционально необходимое при устройстве нерестовых гнезд. Нерестовая площадка представляет собой участок дна, расчищенный самкой, или яму, в которую откладывается икра, засыпаемая в дальнейшем грунтом. По размерам нерестовая площадка обычно не превышает площади круга с радиусом, равным длине тела самки. Нерестовая площадка в годы с низкой численностью рыб используется в течение нереста один раз, в годы с высокой численностью она может быть использована неоднократно производителем.

лями разных сроков подхода, но это использование не имеет "прицельного" характера. Плодовитость низкая. Икра крупная, с большим содержанием жира и белка. Будучи выметанной, она хорошо защищена от ряда внешних воздействий. Представители родов *Salmo*, *Salvelinus*, *Hucho*.

2. *Минимальная нерестовая группировка, представленная несколькими самками и несколькими самцами.* Каждая самка спаривается с одним или поочередно с несколькими самцами. Как предельный случай группировка может быть представлена одной самкой с одним или несколькими самцами. Ассортативность скрещивания вероятна, также вероятно существование сексуальной иерархии как среди самцов, так и среди самок. Количество производителей, одновременно находящихся на нерестовой площадке, может насчитывать несколько десятков особей. У производителей в период нереста кожный покров ослизняется и утолщается. Размеры нерестовой площадки обычно не превышают площади круга с радиусом, равным длине наиболее крупной в группе самки. Нерестовая площадка готовится самками. Икра откладывается в выкопанную самками ямку и засыпается грунтом. Отложенная на нерестилище икра защищена от ряда внешних воздействий. На протяжении нерестового сезона нерестовая площадка используется неоднократно производителями разных сроков подхода. При этом уничтожается часть отложенной ранее икры. В отличие от предыдущего случая повторное использование площадки имеет "прицельный" характер и наблюдается даже при низкой численности производителей. Плодовитость средняя. Представители сем. *Petromysonidae*.

3. *Минимальная нерестовая группировка, представленная множеством самок и самцов, не образующих пар.* Скрещивание в ней происходит случайно. Нерестующие производители держатся компактной группой, отделенной от других групп пространством, на котором нерест не происходит. Численность производителей, одновременно находящихся на нерестовой площадке, колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен, а возможно, и тысяч особей. Присоединение производителей к той или иной нерестовой группе происходит произвольно. В период нереста у производителей отмечаются значительные морфологические изменения (утолщение и ослизнение кожных покровов в области плечевого пояса и на брюхе, появление жемчужной сыпи и брачной окраски). Нерестовая площадка представляет собой участок дна, очищенный производителями от ила и мелких фракций грунта. Расчищенный участок не превышает по размерам площади круга с радиусом, примерно равным десяти длинам средней по длине самки. Плодовитость средняя, икра средних размеров. Производители зарывают выметанную икру в грунт, где она защищена от внешних воздействий, однако в меньшей степени, чем в первых двух случаях (т.к. более доступна для хищников). На протяжении нерестового сезона нерестовая площадка постоянно "прицельно" используется производителями разных сроков подхода. При этом уничтожается часть ранее отложенной икры. Дальневосточные красноперки рода *Tribolodon*.

4. *Нерестовой группой является вся популяция или множество особей, которое в принципе может оказаться популяцией (все производители, зашедшие в водоем).* Скрещивание происходит случайно. Морфологические изменения тела производителей наблюдаются не у всех видов, входящих в эту группу. Нерестующие особи не готовят нерестовых площадок (т.е. средообразующая деятельность им не свойственна), а используют участки с подходящими природными условиями. Выметанная икра не защищена от внешних воздействий. Плодовитость наиболее высокая, икра мелкая. Размеры нерестовой площадки как предельный случай равны площади всего нерестилища конкретного водоема и не определяются размерами тела производителей. На протяжении нерестового сезона нерестовая площадка постоянно или с перерывами используется производителями разных сроков подхода. Сельдь, корюшки родов *Osmerus*, *Hypomesus*, мойва.

Система управления популяцией кеты реки Тымь

Данный раздел написан в соавторстве с сотрудницей СахНИРО А.А. Ковтун.

Система состоит из трех компонентов:

I. Мониторинг популяции. II. Прогнозирование численности. III. Определение возможного вылова.

Мониторинг популяции включает в себя определение численности производителей, их возрастного состава и количества покатной молодежи. Численность подхода определяется как сумма вылова кеты (в экземплярах) в заливе Ныйский, количества рыб, зашедших на нерестилища, и количества рыб, зашедших в ключ Рыбоводный — базовый водоем Адо-Тымовского рыбоводного завода. При этом, в свою очередь, количество рыб на нерестилищах определяется посредством экстраполяции результатов визуального учета в верхней части бассейна Тыми (60 % нерестового фонда) на всю нерестовую площадь бассей-

на. Количество покатной молоди вычисляется как сумма количества молоди, скатившейся с естественных нерестилищ, и молоди, выпущенной рыбоводным заводом. Как и в случае с производителями, количество молоди, скатившейся с нерестилищ, определяется посредством экстраполяции результатов учета в верховьях бассейна на весь бассейн.

Возрастной состав определяется на основании средних проб из уловов, берущихся на протяжении путины каждую пятидневку. Знание численности подходов, их возрастного состава и количества покатной молоди позволяет определять численность отдельных поколений, коэффициенты возврата и скорость созревания поколений.

Основой методов прогнозирования численности стад тихоокеанских лососей являются эмпирически установленные зависимости их численности от факторов внешней среды, определяющих урожайность поколений, от биологических показателей производителей, а также зависимости численности половозрелых рыб от численности молоди. Для выявления таких закономерностей и количественного их выражения нужны достаточно протяженные ряды наблюдений. Поскольку такие ряды существуют по ограниченному числу параметров, из которых далеко не все пригодны для составления прогноза, мы вынуждены довольствоваться тем, что имеется. Прогноз численности делается в двух вариантах с двухгодичной и годичной заблаговременностью. В основу прогнозов с двухгодичной заблаговременностью положена зависимость K_b от суммы градусо-дней в июне — июле в поверхностном слое воды у северо-восточного побережья Сахалина (см. рис. 45). $y = -0,358 + 0,00238 x$; ($R = 0,52$; $P < 0,05$). На основании этой зависимости определяется численность поколений, которые в разном возрасте будут участвовать в возврате в тот год, на который дается прогноз. По данным о средней скорости созревания поколений определяется доля каждого поколения, созревающая в интересующий нас год. Сумма долей всех поколений, участвующих в нересте, дает ожидаемую численность захода.

В основу прогноза с годичной заблаговременностью положен подход, разработанный Ф. Бердом [Bird, 1982]. Сущность метода Ф. Берда заключается в следующем. Урожайность поколения кеты проявляется во всех его возрастных группах. Так, если поколение какого-то года оказалось урожайным, то повышенная урожайность проявится уже в численности самой младшей возрастной группы и сохранится вплоть до последней группы. Из этого следует, что в многолетнем плане между коэффициентами возврата двух смежных возрастных групп должна существовать положительная связь. У кеты залива Коцебу Ф. Бердом обнаружена линейная зависимость с высокой теснотой связи ($R = 0,853-0,969$). Коэффициент возврата он рассчитывал, исходя из количества икры, отложенной нерестовым стадом. Схема построения прогноза, применяемая им, такова: численность младшей группы (2+) определяется по среднемноголетнему значению K_b , численность рыб в возрасте 3+ — по K_{b2+} в год, предшествующий тому, на который дается прогноз; затем по формуле, описывающей зависимость K_{b3+} от K_{b2+} , определяется ожидаемый K_{b3+} . На основании этого коэффициента и количества икры, отложенной родительским стадом, рассчитывается ожидаемая численность рыб в возрасте 3+. Аналогично определяется численность последующих возрастных групп: K_{b4+} по зависимости этого показателя от K_{b3+} и K_{b5+} по зависимости от K_{b4+} .

Мы модифицировали подход Ф. Берда. K нами определялся от численности покатной молоди на основе данных о величине ската. При этом пришлось сделать четыре варианта расчета, используя разные показатели численности покатников: молоди, учтенной в верховьях Тыми, скатившейся со всех нерестилищ бассейна, выпущенной Адо-Тымовским рыбоводным заводом, а также скатившейся со всех нерестилищ и выпущенной заводом. Наиболее тесной оказалась связь, полученная в четвертом варианте расчета. Зависимость K_{b3+} от K_{b2} описывается уравнением $y = 0,24 + 6,41 x$; $r = 0,60$; $P > 0,01$ (рис. 127,а) зависимость K_{b4+} от K_{b3+} — уравнением $y = 0,018 + 0,359 x$; $r = 0,82$; $P < 0,01$ (рис. 127,б). Зависимость K_{b5+} от K_{b4+} обнаружить не удалось.

Поскольку связь K_b 3- и 4-леток недостаточно тесная, что должно отрицательно сказаться на точности прогнозов, нами была предпринята попытка корректировки соответствующей зависимости. При этом мы руководствовались следующими соображениями. Так как сроки ската молоди кеты и горбуши близки, можно предположить, что условия морского нагула в первые недели после ската примерно одинаково сказываются на выживаемости поколений обоих видов и урожайность их должна быть сходной. Если это допущение верно, то урожайность поколений горбуши — вида, созревающего на 2 года раньше, чем наступает массовое созревание кеты, может быть использована как индикатор урожайности соответствующих поколений кеты. В связи с тем, что между молодью горбуши и кеты наряду со сходством в экологии существуют и значительные различия, едва ли следует ожидать точного соответствия урожайности поколений этих видов во все годы наблюдений. Однако в годы с экстремальными условиями (благоприятными или неблагоприятными) можно ожидать, что урожайность поколений горбуши и кеты будет формироваться сходным образом. В действительности численность поколений тымской

горбуши рождения 1962 г. была очень высокой в 1963 г. Поколение кеты 1962 г. рождения также характеризовалось повышенной численностью. В 1964 г. для многочисленной молодежи горбуши, скатившейся от нереста 1963 г., условия нагула в море были, видимо, неблагоприятными, и возврат в 1965 г. уменьшился по сравнению с возвратом циклического года в 20 раз [Гриценко и др., 1982]. Численность поколения кеты, скатившейся в 1964 г., также была значительно ниже численности поколения 1962 г.

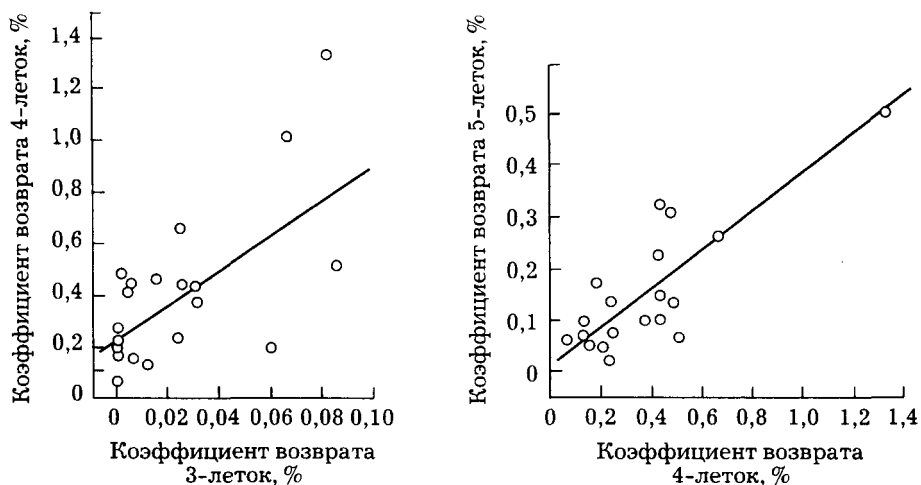


Рис. 127. Зависимость коэффициентов возврата четырехлеток кеты реки Тыма от коэффициентов возврата трехлеток (а) и для четырех- и пятилеток (б)

Поскольку численность горбуши в Тыме невелика, заметить снижение урожайности ее поколений не всегда удается, особенно в четные годы. Поэтому мы считаем, что экстремальные изменения численности горбуши юго-восточного Сахалина, происходящие одновременно с изменениями численности горбуши северо-восточного Сахалина, также можно использовать как индикатор. При этом сразу делаем оговорку, что для корректировки прогнозов численности кеты мы используем не просто урожайность горбуши, но в первую очередь ее перепады и те случаи, которые можно назвать экстремальными. Так, резкое снижение численности горбуши 1981 г. рождения мы рассматриваем как индикатор соответствующего снижения численности кеты, поскольку довольно массовый скат горбуши вследствие низкого выживания привел к невысокому возврату. Дальнейшее снижение численности горбуши линии четных лет в 1984 г. свидетельствует о том, что условия для выживания молодежи в 1983 г. были хуже, чем в 1981 г. В данном случае снижение численности горбуши также рассматривается как индикатор снижения численности кеты.

Приход на нерест в 1985 г. урожайного поколения горбуши от урожайного поколения 1983 г., обеспечившего массовый скат в 1984 г., мы рассматриваем как индикатор появления урожайного поколения кеты рождения 1984 г. При этом руководствуемся следующими соображениями. Исключительно высокая численность производителей горбуши в 1983 г. и высокая численность покатииков в 1984 г. давали основание ожидать включения в действие механизмов компенсаторной смертности. Поскольку этого не произошло, мы предполагаем, что условия для выживания молодежи горбуши в 1984 г. были экстремально благоприятными, что позволяет ожидать повышенного возврата кеты от молодежи, скатившейся в 1984 г.

При составлении прогнозов для поколений кеты, которые на основании изменений численности горбуши следует считать урожайными, $K_{в3+}$ (основной возрастной группы) предлагаем увеличить в 2 раза в примерном соответствии с разбросом точек на рис. 127, а или, наоборот, снизить в 2 раза, если численность горбуши дает основание ожидать появление поколения кеты пониженной урожайности.

Предложенная методика прогнозирования проверялась нами с 1983 по 1985 г., а с 1986 г. она внедряется в рыболовецком колхозе "Восток". Ошибка прогноза с двухгодичной задержкой колебалась от +48,7 до -60,9 % (табл. 87). Так нам удалось предсказать резкий подъем численности в 1987 г. и ее падение в 1989 г. При этом, если в 1989 г. имеется значительное расхождение прогнозируемой и фактической численности, то за все время использования прогноза ошибок в знаке изменений численности или в качественной оценке возможностей предстоящей путины не было.

Таблица 87. Прогноз и фактическая численность кеты реки Тымь в разные годы

Показатель	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
Прогноз, тыс. шт.							
с двухгодичный заблаговременностью	500	386	304	314	640	548	483
с годичной – “–	614	431	406	260	765	791	497
Фактическая численность, тыс. экз.	433	439	307	304	952	901	189
Ошибка прогноза, %							
с двухгодичной заблаговременностью	-13,4	+ 13,7	+ 1,0	- 3,3	+ 48,7	+ 39,2	-60,9
с годичной – “ –	-31,0	+ 1,8	-24,4	+ 14,4	+ 24,4	+ 13,9	-61,7

В настоящее время для определения режима эксплуатации стада лососей используют модель У. Риккера. Мы отказались от этого ввиду отсутствия у тымской кеты связи между численностью покатной молоди и величиной возврата. Зависимость, определенная по модели, была бы артефактом, поскольку урожайность поколений этого стада определяется условиями выживания молоди в начальный период морского нагула, действие которых носит случайный характер. Подобный механизм был обнаружен ранее у кеты Южных Курил А.М. Каевым [1983]. Эти обстоятельства показывают, что возможности применения моделей, в основе которых лежит связь численности родителей и потомства, видимо, более ограничена, чем это принято считать. Исходя из многолетней практики промыслового использования тымской кеты, мы предлагаем для лет с минимальной численностью (200 тыс. экз.) 25 % изъятия, для лет с максимальной численностью (1500 тыс. экз.) — 50 % изъятия. Интенсивность промысла при промежуточных значениях численности должна находиться в пределах от 25 до 50 %. Рассчитывать ее предлагаем по формуле: $y = 21,15 + 0,01925x$, полученной для линии регрессии, проведенной через две точки с координатами (200; 25) и (1500; 50). В этой формуле x — прогнозируемая численность кеты. Установив процент промыслового изъятия, мы определяем затем квоту вылова в экземплярах, а умножив ее на среднемноголетнюю навеску кеты, равную 4 кг, получаем рекомендуемый вылов в тоннах.

Наблюдения, длящиеся более четверти века, показали, что снижение численности нерестового стада тымской кеты до 140 тыс. экз. не может рассматриваться как катастрофа, т.к. обеспечивает при появлении благоприятных природных условий быстрое увеличение численности. Поскольку корреляция между величиной ската молоди и возвратом у тымской кеты отсутствует, а величина и знак ошибки прогноза имеют случайный характер, нет оснований опасаться, что предлагаемый подход приведет к систематическому перелову или недолову, способствующему подрыву запасов или снижению экономических показателей промысла.

Заканчивая этот раздел, следует заметить, что в ближайшие годы должен появиться четвертый компонент системы управления популяцией: обратная связь, предусматривающая корректировку зависимостей и анализ опыта использования системы.

Резервы увеличения вылова горбуши на острове Сахалин

Как было показано в главе V, посвященной горбуше, в малых реках восточного побережья Сахалина, площадь которых не превышает 25 тыс. м², производители представлены преимущественно иммигрантами из соседних более крупных рек. В малых реках часто отмечается переполнение нерестилищ, особенно сильное в урожайные годы, когда плотность заполнения превышает 100 экз. на 100 м². Поскольку при такой плотности заполнения большинство производителей не могут отнерестовать, мы рассматриваем малые реки восточного Сахалина как подобие стерильных зон выселения, как своеобразные ловушки, в которых гибнет большое количество производителей. В этой связи изъятие излишков производителей промыслом представляется желательным.

Если исходить из оптимальной плотности заполнения нерестилищ равной 200 экз. на 100 м², то изъятие доли подхода, превышающей эту величину только в пяти малых реках юго-восточного Сахалина (Дудинка, Кирпичная, Анна, Сима, Вознесенская), позволило бы в 1983 и 1985 гг. выловить дополнительно соответственно 400 и 370 т горбуши, а в 1987 г. — около 200 т. На северо-восточном Сахалине в реках Пильги, Пурш-Пурш, Вентери, Большая Хузи, Малая Хузи, Хой, Герань, Березовка в 1985 г. можно было бы выловить 2,7 тыс. т (табл. 88 и 89).

Таблица 88. Расчет возможного вылова горбуши в малых реках юго-восточного Сахалина в разные годы

Река	Нерестовая площадь, тыс. м ²	Оптимальное заполнение, тыс. экз.	1976			1978			1983		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3
Анна	7	14	167,3	2390	153,3	53	757	39	82,7	1181	68,7
Сима	15	30	177	1180	147	63	420	33	Нет данных	Нет данных	Нет данных
Жуковка	28	56	90	321	34	97	346	41	134,4	480	78,4
Вознесенская	21	42	75	357	33	99,5	474	57,5	184,2	877	142,2
Всего					367,3			170,5			289,3

Продолжение

Река	1984			1985			1987			1988		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Анна	17	243	3	41,6	594	27,6	119	1590	105	21	280	7
Сима	31,5	210	1,5	57	380	27	158	1018	128	85,4	551	50,4
Жуковка	111,4	398	55,4	78,4	280	22,4	Нет данных	Нет данных	Нет данных	165,2	972	109,2
Вознесенская	86,2	410	44,2	49,6	236	2,2	Нет данных	Нет данных	Нет данных	69,3	554	27,3
Всего			104,1			79,2			233			193,9

Примечание: 1 — заход производителей, тыс. экз.; 2 — заполнение нерестилиц, экз. на 100 м²; 3 — возможный вылов, т (средняя навеска рыбы принята равной 1 кг).

Таблица 89. Расчет возможного вылова горбуши в малых реках северо-восточного Сахалина в 1985 г.

Река	Нерестовая площадь, тыс. м ²	Оптимальное заполнение, тыс. экз.	Зашло производителей, тыс. экз.	Заполнение нерестилищ, экз. на 100 м ²	Возможный вылов, т
Пильги	15	30	809	5393	779
Пурш-Пурш	25	50	473	1892	423
Венгери	20	40	630	3150	590
Большая Хузи	5	10	160	3200	150
Малая Хузи	15	30	420	2800	390
Герань	14,5	29	200	1379	171
Березовка	25	50	250	992	200
Всего					2703

Переполнение нерестилищ в малых реках наблюдается даже в годы с относительно низкой численностью. Так, в 1988 г., при запрете на промысел горбуши юго-восточного Сахалина, в Жуковке на 100 м² нерестилищ находилось 972 особи горбуши, в реках Вознесенская и Сима — более 560 особей, что делало целесообразным отлов части производителей (см. табл. 88).

В годы высокочисленных подходов горбуши необходимо организовывать отлов ее в устьях или низовьях малых сахалинских рек, таких как Анна, Сима, Жуковка, Вознесенская, Пильги, Пурш-Пурш, Венгери, Большая Хузи, Малая Хузи, Хой, Герань, Березовка. Рыбу следует добывать при помощи перекрытий или закидными неводами, обловы начинать после достижения плотности заполнения 100 экз. на 100 м² и постепенно, чередуя дни облова и пропуска, доводить плотность до 200-250 экз. на 100 м².

Целесообразность организации промысла в том или ином году должна определяться на основании годовых прогнозов вылова. Уточненный годовой прогноз должен использоваться для определения возможной результативности промысла в устьях малых рек в конкретном году. Однако лимит на вылов устанавливать не следует, так как основным показателем, определяющим размер промысла, должно быть заполнение нерестилищ.

Предлагаемая нами организация промысла будет базироваться (по крайней мере, в первые годы своего существования) на численности горбуши, практически не учитываемой рыбной промышленностью при современной системе ведения хозяйства, т.е. на резервах, и, таким образом, не сократит промысел традиционно существующий (ведущийся, например, рыболовецкими колхозами).

Заключение и выводы

Нами дано детальное промыслово-биологическое описание сахалинских проходных рыб. При этом ряд видов (корюшки, дальневосточные красноперки) описаны подробно не только впервые на Сахалине, но и вообще на Дальнем Востоке. Впервые проведено исследование биологии сахалинского гольца, впервые детально на популяционном уровне исследованы проходные рыбы северного Сахалина. Для кеты и горбуши промыслово-биологическое описание переросло в создание системы мониторинга, который в ряде случаев ведется более четверти века. Результаты мониторинга популяций (в который входит определение таких популяционных характеристик, как численность на разных этапах онтогенеза, размеры, возрастной состав производителей, факторы смертности) совместно с многолетними данными гидрометеонаблюдений послужили основой анализа закономерностей динамики численности. На основании этих закономерностей была разработана система управления популяцией кеты реки Тымь, успешно применяемая на практике. Принципиально новым элементом системы управления популяцией кеты является использование изменений численности горбуши — короткоциклового вида со сходной биологией — в качестве индикатора будущих изменений численности кеты.

Приводимое в книге описание закономерностей формирования численности сахалинской горбуши может послужить основой для ее промысловых прогнозов.

Основные результаты наших исследований, касающиеся вопросов фаунистики, систематики, популяционной структуры видов, трофологии, экологии молоди в период ската, изменений популяционных показателей под воздействием природных и антропогенных факторов, в соответствующей последовательности изложены в приводимых ниже выводах.

1. Проходные рыбы Сахалина в зависимости от использования тех или иных классификационных признаков делятся на несколько групп видов. Так, они представлены автохтонами, воспроизводящимися в водоемах острова (лососи р. *Oncorhynchus*, голец р. *Salvelinus*, корюшки, дальневосточные красноперки, лагунная сельдь, минога), и мигрантами из Амура (амурский сиг, калуга), приходящими во внутренние водоемы Сахалина на нагул. Автохтоны доминируют как по количеству видов, так и по численности особей. Проходные рыбы Сахалина представлены эндемиками Японского моря и сопредельных частей Охотского моря (сима, дальневосточные красноперки, кунджа, сахалинский таймень), а также видами, распространенными повсеместно в Северной Пацифике (минога, кета, горбуша, кижуч, корюшки, голец).

2. Для ряда видов Сахалин является зоной экологического оптимума (сима, дальневосточные красноперки, корюшки родов *Osmerus* и *Hypomesus*, сахалинский таймень, голец, кунджа, лагунная сельдь). Эти виды образуют большую биомассу и численность. В условиях экологического оптимума находится также горбуша, воспроизводящаяся на юго-восточном побережье острова и в заливе Анива, а также кета бассейнов рек Тымь, Поронай, Большая Лангры. Зоной пессимума Сахалин является для нагульных мигрантов (уссурийского сига и калуги), а также для ряда автохтонов: японской проходной миноги, кижуча. Кроме того, зоной пессимума является для горбуши северо-восточное и западное побережья острова, а для кеты — юго-восточное побережье, залив Анива, западное побережье к югу от пролива Невельского.

3. Пессимальные условия определяются, видимо, особенностями климата, сдерживающими воспроизводство горбуши и кеты в ряде районов острова, а также относительной простотой гидрографической сети, ограничивающей воспроизводство кижуча, миноги и кеты. С простотой гидрографической сети связано ограниченное формообразование у гольца.

4. Наши исследования систематики корюшковых подтвердили адекватность системы В.А. Клюканова ситуации, существующей в природе. В свою очередь, система дальнево-

сточных красноперок, предложенная нами, получила подтверждение в последующих работах других исследователей, как ихтиологов, так и генетиков, что также говорит об ее адекватности реально существующему положению. Исследования систематики гольцов рода *Salvelinus* подтвердили обоснованность выделения А.Я. Таранцом южного подвида *S. alpinus krascheninnikovi* (*S. malma krascheninnikovi*), который рассматривается в рамках комплексного вида *S. alpinus complex*. Накопление дальнейших знаний о гольцах, весьма вероятно, может привести к выделению мальмы в самостоятельный вид, как это делается рядом ихтиологов США и Канады. Фенетические и репродуктивные отношения проходной *Lethenteron japonicum* и ручьевой *L. kessleri* миног свидетельствуют об их видовой самостоятельности. Выделение сахалинского тайменя *H. perryi* в подрод (или род) *Parahucho* необоснованно и нецелесообразно. Тайменя Камы следует отнести к номинальному подвиду *H. hucho hucho*.

5. У ряда проходных видов существуют группы популяций, различающихся по отношению к паводку в период захода на нерест. У дальневосточных красноперок, зубастой корюшки и симы обнаружены популяции, заходящие в реки в пик весеннего паводка, а также популяции, заходящие на спаде паводковой волны и в межень. При этом различий в условиях нереста между двумя группами популяций не обнаружено.

6. Одним из механизмов, препятствующих возникновению в пределах нерестового хода репродуктивных группировок, изолированных во времени, является накопление на нерестилищах самцов и способность их нерестовать со вновь подошедшими самками.

7. Нижнюю ступень популяционной иерархии занимают неподразделенные популяции. Для них является закономерным изменение ряда биологических свойств производителей разных сроков хода, тогда как ранее рядом исследователей утверждалось постоянство значений признаков популяций низшего иерархического уровня в любой момент времени и в любом месте наблюдения.

8. Горбуше свойственна четырехуровневая популяционная иерархия: I — вид в целом; II — популяции крупных регионов (например, Охотского или Японского моря); III — популяции обширных побережий в пределах регионов (например, западной Камчатки, восточного Сахалина и Южных Курил в пределах Охотского моря); IV — популяции отдельных крупных рек или групп малых рек в пределах побережий. На примере восточного Сахалина установлено, что в нерестовых стадах горбуши доля иммигрантов тем выше, чем меньше площадь нерестилищ реки. В реках с нерестовой площадью до 25 тыс. м² отмечается значительное переполнение нерестилищ производителями-иммигрантами, при котором подавляющее большинство рыб не может оставить потомства. В этой связи такие реки рассматриваются в качестве подобия стерильных зон выселения, а избытие излишков производителей рекомендуется как резерв увеличения вылова.

9. Условия питания многих видов рыб в пресных водах определяются численностью тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, осуществляющих посредством нерестовой миграции крупномасштабный перенос органического вещества из океана в воды суши. Основной нагул рыб в реках и побережье моря происходит при появлении массового корма (воздушных насекомых, выметанной икры рыб, скоплений бентических и планктонных ракообразных, а также нерестующих мелких рыб). В это время наблюдается большое сходство в объектах питания у обитающих совместно видов рыб, не свидетельствующее, однако, о пищевой конкуренции. В периоды отсутствия массового корма отмечаются значительное разделение видов рыб по стадиям, расширение спектров питания и различие пищевых компонентов.

10. В реках отношения хищник-жертва, как правило, не оказывают существенного влияния на численность рыб-жертв, тогда как в заливах северо-восточного Сахалина выедание хищниками является существенным фактором смертности для ряда видов. Молодь тихоокеанских лососей (кеты и горбуши) потребляется хищными рыбами преимущественно при образовании ею больших скоплений, когда она становится, по сути, массовой формой макропланктона.

11. В заливах северо-восточного Сахалина продукция рыб образуется по детритной и пастбищной цепям при доминировании первой. Продукция детритной цепи создается преимущественно на акватории заливов, продукция пастбищной цепи — преимущественно в море и реализуется через поедание хищниками рыб-планктофагов, заходящих в заливы, или через потребление планктона, заносимого с приливами.

12. По отношению к факторам ската проходные рыбы делятся на две группы: у одной из них ведущими факторами являются сезонные изменения температуры и фотопериода (кета, горбуша, минога), у другой к числу ведущих факторов следует отнести социальные отношения, в частности, увеличение плотности скопления молоди в местах нагула, наступающее после понижения уровня воды (кунджа, сахалинский таймень). Представители

первой группы скатываются в период весеннего паводка, представители второй группы — после прохождения паводка.

13. В период ската молоди горбуши и кеты наблюдается закономерное изменение ее поведения и, в первую очередь, суточной активности по мере движения от верховьев к устью. В районе нерестилищ скат происходит в темное время суток, в равнинной части — круглосуточно, в нижнем течении крупных рек — в светлое время суток. В зависимости от протяженности рек эти типы миграционного поведения бывают свойственны молоди в полной мере или частично. Выход в море в различном этологическом состоянии следует рассматривать в качестве одной из популяционных характеристик кеты и горбуши, свидетельствующей о различной приспособленности популяций к переходу к морскому обитанию. Горбуше свойственны значительные популяционные различия в реакции молоди, находящейся в грунте нерестилищ, на увеличение расходов воды. Так, горбуша северо-западного Сахалина практически не подвержена вымыванию из гнезд, тогда как вымывание молоди на восточном Сахалине и острове Итуруп весьма значительно.

Интенсивность ската молоди кеты и горбуши в начальный период положительно связана с величиной расходов и температурой воды. В дальнейшем интенсивность ската зависит преимущественно от изменений температуры воды.

14. Долгопериодные изменения биологических показателей сахалинской горбуши, нагуливающейся в океане, определяются главным образом действием природных факторов. Так, измельчение производителей, сопровождающее увеличение численности совместно нагуливающих стад, дает основание предположить ограниченность кормовой базы в местах нагула, а также действие социального фактора, влияющего на рост через изменение деятельности эндокринной системы при разной плотности нагульных скоплений. Измельчение японской горбуши, интенсивно облавливаемой Японией, объясняется селективным действием промысла.

15. Долгопериодные изменения биологических показателей кеты определяются как влиянием природных факторов в море, так и селективным воздействием промысла.

Литература

- Абакумов В. А.** 1960. О систематике и экологии дальневосточной ручьевой миноги из бассейна Амура // *Вопр. ихтиологии.* – Вып. 15. – С. 43–54.
- Абрамов В. В.** 1948. Осенняя форма кеты на Камчатке // *ДАН СССР.* – Т. 63. – № 1. – С. 89–91.
- Агапов И. Д.** 1941. Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана // *Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и пром. хоз-ва.* – 1941. – Серия “Пром. хоз-во”. – Вып. 16. – С. 73–113.
- Алтухов Ю. П.** 1974. Популяционная генетика рыб. – М.: Пищевая промышленность. – 246 с.
- Алтухов Ю. П.** 1983. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука. – 279 с.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Ефанов В. Н.** 1983. Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши сахалино-курильского региона // *Биология моря.* – № 2. – С. 44–51.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Афанасьев К. И.** 1986. Популяционно-генетические изменения на ранних стадиях онтогенеза горбуши // *Тез. докладов III Всесоюзного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб.* – М. – С. 7–8.
- Амброз А. И.** 1931а. Восточно-Сахалинская сельдь района Ныйск-Чайво // *Соц. реконструкция рыбного хозяйства Дальнего Востока.* – № 5–7. – С. – 18–32.
- Амброз А. И.** 1931б. Сельдь залива Петра Великого // *Изв. ТИНРО.* – Т. 6, 313 с.
- Амстиславский А. З.** 1959. К биологии размножения азиатской корюшки в южной части Обской губы // *Материалы по фауне Приобского Севера и ее использование.* – Т. 1. – С. 58–73.
- Амстиславский А. З., Брусынина И. Н.** 1963. Материалы по питанию азиатской корюшки в Обской губе // *Тр. Салехард. ст. Урал. фил. АН СССР.* – Вып. 3. – С. 123–128.
- Андреев В. Л.** 1963. Эффективность нереста сельди в водах Сахалина в 1963 г. // *Рукопись.* – СахТИНРО. – Инв. № 1324. – 32 с.
- Андреев В. Л.** 1968. Результаты мечения сельди в заливе Ныйво (Северо-Восточный Сахалин) в 1963 году // *Изв. ТИНРО.* – Т. 65. – С. 257–258.
- Андреев В. Л., Дуленов В. И.** 1971. Кунджа Южных Курильских островов // *Гидробиол. журнал.* – Т. VII. – № 6. – С. 72–79.
- Андреев В. Л., Иванов В. Н., Броневский А. М.** 1978. Экология и морфологические особенности мальмы Южных Курильских островов // *Экология.* – № 1. – С. 55–60.
- Аникин В. П.** 1905. Описание новых азиатских пород рыб // *Изв. Томского ун-та.* – Томск. – 17 с.
- Атлас Сахалинской области.* – М.: ГУГК, 1967. – 135 с.
- Аюшин Б. Н.** 1947. Весенняя сельдь северо-западной части Охотского моря // *Изв. ТИНРО.* – Т. 25. – С. 3–31.
- Бахитанский Э. Л.** 1968. Особенности популяции горбуши в связи с ее акклиматизацией в Северной Атлантике // *Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР.* – М.: Наука. – С. 46–50.
- Бахитанский Э. Л.** 1970. Скот молоди горбуши и кеты и причина его задержки в реках Кольского полуострова // *Тр. ВНИРО.* – Т. IXXIV/ – С. 129–143.
- Баранникова И. А.** 1975. Функциональные основы миграции рыб. – Л.: Наука. 210 с.
- Баранникова И. А., Баюнова Н. Н., Мурза И. Г. и др.** 1983. Анализ процесса смолтификации у различных форм рода *Salmo* в связи с задачами лососевого хозяйства // *Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР.* – М.: Наука. – С. 32–55.
- Барсуков В. В.** 1960. К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus* // *Вопр. ихтиологии.* – Вып. 14. – С. 3–17.
- Белоусова С. П.** 1975. Питание и пищевые взаимоотношения малоротой корюшки *Nurpomesus olidus* (Pallas) в озере Азабачьем // *Изв. ТИНРО.* – Т. 98. – С. 148–155.
- Беньковская М. Л., Жульков А. И., Никифоров С. Н.** 1981. Рыбоводно-биологическая характеристика симы и элементы ее искусственного разведения // *Рукопись СахТИНРО.* – 55 с.
- Берг Л. С.** 1932. Экологические параллели между миногами и лососевыми // *Докл. АН СССР.* – Т. 3 (8). – № 2. – С. 91–94.
- Берг Л. С.** 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I. – Л.: Изд-во АН СССР. – 466 с.
- Берг Л. С.** 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – С. 469–925.
- Берг Л. С.** 1953. Яровые и озимые расы у проходных рыб // *Очерки по общим вопросам ихтиологии.* – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – С. 242–260.
- Берг Л. С.** 1961. Избранные труды. Ихтиология. – М.: Изд-во АН СССР. – 746 с.
- Берг Л. С.** 1964. Обзор миног Северного полушария // *Избранные труды.* – Т. 4. – С. 59–91.
- Березовский А. И.** 1924. Ихтиофауна озер Минусинского и Ачинского округов Енисейской губернии // *Тр. Сибирск. ихтиолог. лаб.* – Т. II. – Вып. I. – С. 13–75.
- Бирман И. Б.** 1950. О паразитизме тихоокеанской миноги на лососях рода *Oncorhynchus* // *Изв. ТИНРО.* – Т. 32. – С. 158–160.
- Бирман И. Б.** 1964. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава

- камчатской кеты // *Вопр. географии Камчатки*. – Петропавловск-Камчатский. – Вып. 2. – С. 82–87.
- Бирман И. Б.** 1967. Лососи в морском периоде жизни // *Биология Тихого океана. Рыбы открытых вод*. – М.: Наука. – С. 67–87.
- Бирман И. Б.** 1972. Некоторые вопросы биологии симы (*Oncorhynchus masu Brevoort*) // *Изв. ТИНРО*. – Т. 82. – С. 235–248.
- Бирман И. Б.** 1977. О внутривидовых группировках амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb) // *Вопр. ихтиологии*. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 879–889.
- Бирман И. Б.** 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. – М.: Агропромиздат. – 208 с.
- Борисов П. Г.** 1928. Рыбы реки Лены // *Тр. Якутской комиссии*. – Т. 29. – С. 1–181.
- Борисов В. М., Шатуновский М. И.** 1973. О возможности применения показателей оводнения тканей для оценки смертности баренцево-морской трески // *Тр. ВНИРО*. – Т. 93. – С. 311–321.
- Бровко П. Ф.** 1975. Типы лагунных проливов острова Сахалин // *Вопр. географии Тихого океана и притихоокеанских районов*. – Владивосток. – С. 46–53.
- Бровко П. Ф.** 1979. Формирование лагунных берегов Северного Сахалина // *Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук*. – М.: ВНИРО, – 23 с.
- Броневский А. М., Долгова А. В., Иванков В. Н., Шапиро А. П.** 1974. О сезонных группах кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // *Управление и информация*. – Вып. 10. – С. 257–264.
- Бушуев В. П.** 1983. Биология тайменя *Nucho perryi* (Brevoort) из реки Киевка (Южное Приморье) // *Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока*. – Владивосток. – С. 61–72.
- Бушуев В. П., Шитикова О. Ю., Богданов Л. В.** 1980. Биохимическая дифференциация дальневосточных красноперок рода *Tribolodon Sauvage* (Cyprinidae) реки Киевка // *Вопр. ихтиологии*. – Т. 20. – Вып. 2. – С. 445–451.
- Вавилов Н. И.** 1967. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. – Л.: Наука. – 92 с.
- Варнаховский Н. А.** 1899. Данные по ихтиофауне бассейна реки Оби // *Ежегодник зоол. музея Акад. Наук. Сиб.* – Т. IV. – С. 325–374.
- Васильев В. П.** 1985. Эволюционная кариология. – М.: Наука. – 300 с.
- Васильева Е. Д.** 1978. Остеология нейвы (р. *Salvelinus*, *Salmoniformes*, *Salmonidae*) озера Корраль, бассейн реки Охоты // *Вестник МГУ. Серия биологии*. – № 4. – С. 3–10.
- Васильева Е. Д.** 1980. Опыт использования остеологических признаков в систематике гольцов рода *Salvelinus* (*Salmoniformes*, *Salmonidae*) // *Зоол. журнал*. – Т. 59. – Вып. 11. – С. 1671–1682.
- Веденский А. П.** 1950. Некоторые данные о сельди Восточного Сахалина // *Изв. ТИНРО*. – Т. 32. – С. 55–63.
- Венглинский Д. Л., Добринская Л. А., Амтиславский А. З.** 1967. Особенности биологии некоторых промысловых рыб Обского Севера // *Проблемы Севера. Промысловая фауна Крайнего Севера и ее использование*. – М.: Наука. – Вып. 11. – С. 194–209.
- Викторовский Р. М.** 1975. Хромосомные наборы кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) и мальмы (*S. malma*) (*Salmoniformes*, *Salmonidae*) // *Зоол. журнал*. – Т. IV. – Вып. 5. – С. 787–789.
- Викторовский Р. М.** 1978а. Кариотипы восточно-азиатских гольцов // *Биол. исследования дальневосточных морей*. – Владивосток. – С. 21–23.
- Викторовский Р. М.** 1978б. Механизмы видообразования у гольцов. – М.: Наука. – 100 с.
- Викторовский Р. М., Глубоковский М. К.** 1977. Механизмы и темпы видообразования гольцов рода *Salvelinus* (*Salmonidae*, *Pisces*) // *Докл. АН СССР*. – Т. 235. – № 4. – С. 946–949.
- Викторовский Р. М., Глубоковский М. К., Ермоленко Л. Н., Скопец М. Б.** 1981. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгытхын (Центральная Чукотка) // *Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока*. – Владивосток. – С. 67–79.
- Викторовский Р. М., Бачевская П. Т., Ермоленко Л. Н., Рудминайтис Э. А., Рябова Г. Д., Макоедов А. Н., Шевченко Н. Г., Гутин Л. И.** 1986. Генетическая структура популяций кеты северо-востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // *Биология моря*. – № 2. – С. 51–59.
- Волобуев В. В.** 1973. К биологии проходного гольца р. *Salvelinus* некоторых рек северной части побережья Охотского моря // *Изв. ТИНРО*. – т. 86. – С. 119–129.
- Волобуев В. В.** 1978. Структура популяций, экология и систематика рода *Salvelinus* материкового побережья Охотского моря. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. – М. – 215 с.
- Волобуев В. В.** 1983а. О внутривидовой дифференциации кеты р. Тауй (Североохотоморское побережье) // *Тез. докладов X Всесоюз. симпозиума по биол. проблемам Севера*. – Ч. II. – Магадан. – С. 155–156.
- Волобуев В. В.** 1983б. О зимовке молоди кеты в родном нерестовом водоеме // *Тезисы докладов X Всесоюзного симпозиума по биологическим проблемам Севера*. – Ч. II. – Магадан. – С. 157.
- Волобуев В. В.** 1986. О внутривидовой неоднородности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря (ихтиология, гистобиология, гидрохимия, энтомология и паразитология) // *Тез. докладов II Всесоюзного симпозиума по биол. проблемам Севера*. – Вып. 4. – С. 22–23.
- Волобуев В. В., Никулин О. А.** 1975. О биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) Мотыклейского залива // *Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР*. – Владивосток. – С. 354–375.

- Волбуев В. В., Рогатных А. Ю.** 1982а. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 22. – Вып. 6. – С. 974–981.
- Волбуев В. В., Рогатных А. Ю.** 1982б. Некоторые данные о структуре популяции кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // *Биология пресноводных животных Дальнего Востока.* – Владивосток. – С. 64–68.
- Волбуев В. В., Максимов В. А., Рогатных А. Ю.** 1985. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) (Salmonidae) озерно-речной системы Чукча (материковое побережье Охотского моря) // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 25. – № 4. – С. 546–552.
- Воловик С. П.** 1961. Материалы по биологии молоди симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) некоторых рек о. Сахалин. Дипломная работа. – МГУ, кафедра ихтиологии. – 88 с.
- Воловик С. П.** 1963. Материалы по биологии молоди симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) некоторых рек Сахалина // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 3. – Вып. 3. – С. 506–512.
- Воловик С. П.** 1964. Пищевые отношения молоди симы с молодьё других лососевых в реках Сахалина // *Изв. ТИНРО.* – Т. V. – С. 83–96.
- Воловик С. П.** 1966. О выпуске молоди горбуши и кеты с рыбоводных заводов // *Рыбное хозяйство.* № 6. – С. 13–14.
- Воловик С. П.** 1967а. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на Южном Сахалине. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук // Калининград, – 25 с.
- Воловик С. П.** 1967б. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // *Изв. ТИНРО.* – Т. 61. – С. 104–117.
- Воловик С. П., Гриценко О. Ф.** 1968. Об одной особенности биологии осенней кеты из бассейна р. Тымь (Северо-Восточный Сахалин) // *Изв. ТИНРО.* – Т. 65. – С. 266–267.
- Воловик С. П., Ландышевская А. Е.** 1968. Некоторые вопросы биологии осенней кеты Сахалина // *Изв. ТИНРО.* – Т. 65. – С. 108–118.
- Воробьев А. В.** 1926. Промысел симы и его развитие // *Бюлл. рыбного хозяйства.* – № 2. – С. 28–29.
- Гавренков Ю. И.** 1982. Экология мелкочешуйной *Tribolodon brandti* (Dybowski) и крупночешуйной *Tribolodon hakonensis* (Gunther) дальневосточных красноперок в период размножения // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 22. – Вып. 1. – С. 49–53.
- Гавренков Ю. И., Иванков В. Н.** 1979. Таксономический статус и биология дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Южного Приморья // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 19. – Вып. 6. – С. 1014–1024.
- Гагальчий Н. Г.** 1985. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) Сообщ. I. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации нечетного года // *Генетика.* – Т. 21. – № 5. – С. 854–860.
- Гагальчий Н. Г.** 1986. Исследование генетической структуры некоторых популяций камчатской горбуши // *Тез. докладов III Всесоюзного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб.* – М. – С. 42–44.
- Галкина Л. А.** 1959. О размножении сельди Гижигинской губы // *Изв. ТИНРО.* – Т. 47. – С. 86–99.
- Галкина Л. А.** 1960. Размножение и развитие охотской сельди // *Изв. ТИНРО.* – Т. 46. – С. 3–40.
- Гемп К. П.** 1962. Сырьевые запасы морских водорослей и трав и перспективы дальнейшего развития их промысла в Белом море // *Тр. Всесоюзного совещания работников водорослевой промышленности СССР.* – Т. 1. – С. 15–31.
- Генецианский А. Г.** 1964. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. – М.: Изд. АН СССР. – 371 с.
- Гирса И. И.** 1962. Влияние изменяющейся освещенности на доступность кормовых организмов для хищных рыб разных экологических групп // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 2. – Вып. 1 (22). – С. 183–191.
- Глубоковский М. К.** 1977а. Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson // *Основы классификации и филогении лососевидных рыб.* Л.: ЗИН АН СССР. – 1977, а. – С. 38–44.
- Глубоковский М. К.** 1977б. Таксономические отношения гольцов рода *Salvelinus* в бассейне реки Камчатки // *Биология моря.* – № 3. – С. 24–35.
- Глубоковский М. К.** 1977в. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна реки Камчатки // *Биология моря.* – № 4. – С. 48–56.
- Глубоковский М. К., Животовский Л. А.** 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // *Биология моря.* – № 2. – С. 39–44.
- Глубоковский М. К., Черешнев И. А.** 1981. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. I. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 21. – Вып. 5. – С. 771–786.
- Горшков С. А.** 1979. Сравнительно-морфологическое описание кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) различных локальных стад // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 18. – Вып. 2. – С. 209–222.
- Горшков С. А.** 1983. Сравнительно-морфологическая характеристика горбуши смежных поколений в р. Утке (западное побережье Камчатки) // *Морфология, структура популяций и проблема рационального использования лососевидных рыб.* – Л.: Наука. – С. 41.

Горшков С. А., Куренков С. И., Вронский Б. Б., Горшкова Г. В., Вецлер И. И. 1985. Симпатрические внутривидовые формы камчатских лососей // Журн. общей биологии. – Т. XVI. – № 5. – С. 645–653.

Горшкова Г. В., Горшков С. А. 1983. Хромосомный полиморфизм горбуши четных и нечетных лет // Двокл. АН СССР. – Т. 273. – № 4. – С. 1023–1024.

Горяинов А. А. 1985. Некоторые особенности поведения молоди симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) накануне и в период ската (Северное Приморье) // Биологические исследования лососевых. – Владивосток. – С. 44–55.

Грибанов В. И. 1948. Кижуч // Изв. ТИНРО. – Т. 28. – С. 43–101.

Григорьев В. И. 1964. Гидрологический очерк некоторых озер Южного Сахалина // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. – М.: Изд-во МГУ. – С. 8–46.

Гриценко О. Ф. 1967. Влияние паводков на воспроизводство дальневосточных лососей // Рыбное хоз-во. – № 9. – С. 24–26.

Гриценко О. Ф. 1968. К вопросу об экологическом параллелизме между миногами и лососями // Изв. ТИНРО. – Т. 65. – С. 157–168.

Гриценко О. Ф. 1969а. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) из рек Сахалина // Тр. молодых ученых ВНИРО. – Вып. 1. – С. 113–123.

Гриценко О. Ф. 1969б. О карликовых самцах кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. – Т. 9. – Вып. 6. – С. 1132.

Гриценко О. Ф. 1969в. Питание гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в реках острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – Т. 9. – Вып. 3. – С. 516–525.

Гриценко О. Ф. 1970а. О гибриде гольца с кунджей *Salvelinus alpinus* (L.) x *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Зоол. журнал. – Т. 49. – № 8. – С. 1252–1253.

Гриценко О. Ф. 1970б. Экологические взаимоотношения гольцов р. *Salvelinus* и лососей р. *Oncorhynchus* в реках Сахалина // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. – Калининград обл. – 172 с.

Гриценко О. Ф. 1970в. Жирность и упитанность гольца *Salvelinus alpinus* (L.) из водоемов Северного Сахалина // Вопр. ихтиологии. – Т. 10. – Вып. 1. – С. 117–124.

Гриценко О. Ф. 1971. Рост, созревание и плодовитость гольца *Salvelinus alpinus* (L.) рек острова Сахалина // Вопр. ихтиологии. – Т. 11. – Вып. 4 (69). С. 664–677.

Гриценко О. Ф. 1972. О двух разновидностях дальневосточной красноперки рода *Leuciscus* в реках Сахалина // Зоол. журнал. – Т. 51. – Вып. 3. – С. 951–956.

Гриценко О. Ф. 1973. Биология симы и кижуча Северного Сахалина. – М.: ВНИРО. – 40 с.

Гриценко О. Ф. 1974. Систематика дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Sauvage, 1883 (*Leuciscus brandti* (Dybowski) (Cyprinidae)) // Вопр. ихтиологии. – Т. 14. – Вып. 5. – С. 782–795.

Гриценко О. Ф. 1975. Систематика и происхождение сахалинских гольцов рода *Salvelinus* // Тр. ВНИРО. – Т. 106. – С. 141–160.

Гриценко О. Ф. 1982. Экология размножения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. – Т. 22. – Вып. 6. – С. 1015–1028.

Гриценко О. Ф., Ардавичус А. И. 1967. О суточной ритмике пищевой активности некоторых хищных рыб в связи с выеданием дальневосточных лососей // Сб. ОНТИ. ВНИРО. – Вып. 7. – С. 27–31.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А. 1976. Биология гольцов рода *Salvelinus* и место их в ихтиоценозах заливов Северо-Восточного Сахалина. I. Миграции, возраст, рост и созревание // Вопр. ихтиологии. – Т. 16. – Вып. 6 (101). – С. 1012–1022.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А. 1977а. Биология гольцов рода *Salvelinus* и место их в ихтиоценозах заливов Северо-Восточного Сахалина. II. Питание // Вопр. ихтиологии. – Т. 17. – Вып. 4 (195). – С. 668–676.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А. 1977б. Исследования экологии тайменя *Hucho perryi* (Brevoort) Северного Сахалина // М.: Изд. ОНТИ. ВНИРО. – 26 с.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А. 1980. Географическая и размерная изменчивость сахалинского тайменя *Hucho perryi* (Brevoort) // Лососевидные рыбы. – Л. – С. 92–100.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А. 1983. Систематика малоротых корюшек рода *Nipomesus* (Salmoniformes, Osmeridae) азиатского побережья Тихого океана // Зоол. журнал. – Т. XII. – Вып. 4. – С. 553–562.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А. 1984. Экология размножения малоротой корюшки *Nipomesus nipponensis* McAllister (Salmoniformes, Osmeridae) на Южном Сахалине // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток. – С. 74–78.

Гриценко О. Ф., Малкин Е. М., Чуриков А. А. 1974. Сахалинский таймень *Hucho perryi* (Brevoort) реки Богатой (восточное побережье Сахалина) // Изв. ТИНРО. – Т. 93. – С. 91–101.

Гриценко О. Ф., Ковтун А. А., Косткин В. К. 1982. Особенности формирования численности поколений горбуши р. Тымь // Рыбное хоз-во. – № 4. – С. 33–35.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А., Родионова С. С. 1984а. Экология малоротой корюшки *Nipomesus olidus* (Pallas) (Osmeridae) в водоемах острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – Т. 24. Вып. 4. – С. 571–579.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А., Родионова С. С. 1984б. Экология размножения зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner (Osmeridae) в реках острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – Т. 24. – Вып. 3. – С. 407–416.

- Гриценко О. Ф., Ковтун А. А., Косткин В. К.** 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. – М.: Агропромиздат. – 166 с.
- Гриценко О. Ф., Гришин А. Ф., Захаров А. В., Шелепаха Г. Н.** 1989. Воспроизводство горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о-ва Сахалин // Вопр. ихтиологии. – Т. 29. – Вып. 3. – С. 377–386.
- Двишин П. А.** 1949. Озерный кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) *morpha relictus nova* // ДАН СССР. – Т. 69. – № 5. – С. 695–698.
- Двишин П. А.** 1952. Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. – Т. 37. – С. 69–108.
- Двишин П. А.** 1956. Отличительные черты биологии симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) Сахалина // Вопр. ихтиологии. – Вып. 7. – С. 33–35.
- Двишин П. А.** 1957. Место зимовок симы в районе Сахалина // Рыбное хоз-во. – № 11. – С. 79–81.
- Дружинин А. Д.** 1957. Материалы по биологии анивской сельди // Изв. ТИНРО. – Т. 44. – С. 13–38.
- Дыбовский Б. Н.** 1877. Рыбы системы вод Амура // Изв. Сиб. отд. Русск. геогр. об-ва. – Т. 8. – № 1–2. – 128 с.
- Дягилев С. Е., Маркевич Н. Б.** 1979. Разновременность созревания горбуши четных и нечетных лет как основной фактор, определяющий различные результаты ее акклиматизации на севере европейской части СССР // Вопр. ихтиологии. – Т. 19. – № 2. – С. 230–245.
- Енютина Р. И.** 1972. Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. – Т. 77. – С. 3–126.
- Ермоленко Л. Н., Рудминайтис Э. А., Рябова Г. Д.** и др. 1983. География тихоокеанских лососей Северо-Востока СССР / Биологические проблемы Севера. Ч. 2. – Магадан. – С. 173–174.
- Есинов В. К.** 1935. Материалы по биологии и промыслу новоземельского гольца // Тр. Арктического ин-та. – Т. 17. – С. 5–72.
- Ефанов В. Н., Чупахин В. М.** 1982. Динамика некоторых показателей популяции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) острова Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. – Т. 22. – Вып. 1. – С. 54–61.
- Ефанов В. Н., Хоревин Л. Д., Чупахин В. М.** 1978. Методика краткосрочного прогнозирования интенсивности подходов горбуши к побережью // Тезисы докл. Международного четырехстороннего совещания (СССР, США, Канада, Япония). – Южно-Сахалинск. – С. 65–67.
- Ефремов В. В., Картавцев Ю. Ф.** 1983. Генетико-биохимическое и морфологическое исследование некоторых популяций горбуши Дальнего Востока // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. – Л.: Наука. – С. 67–68.
- Ефремов В. В., Картавцев Ю. Ф.** 1986. Популяционно-генетическая структура горбуши // Тезисы докл. III Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридной селекции рыб. М. – С. 67–68.
- Животовский Л. А., Афанасьев К. И., Рубцова Г. А., Малинина Т. В.** 1986. Популяционно-генетическое изучение горбуши острова Итуруп // Тезисы докл. III Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридной селекции рыб. М. – С. 72–74.
- Жульков А. И.** 1976. Материалы о рыболовно-биологической характеристике кижуча острова Сахалин // Рукопись СахТИНРО. – Южно-Сахалинск. – 61 с.
- Жульков А. И., Шершнев А. П.** 1981. К морфологической характеристике проходного гольца (род *Salvelinus*) восточного побережья острова Сахалин // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – С. 102–104.
- Завадский К. М.** 1968. Вид и видообразование. – М.: Наука. – 404 с.
- Завгородняя Н. Г., Ключарева О. А., Световидова А. А.** 1964. Рост и питание сахалинского тайменя *Nucho regui* (Brevoort) в озерах Южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. – Т. 4. – Вып. 3. – С. 524–533.
- Зорбиди Ж. Х.** 1970а. Сезонные и возрастные изменения питания молоди кижуча в р. Плотниковой и Аваче // Изв. ТИНРО. – Т. 78. – С. 129–150.
- Зорбиди Ж. Х.** 1970б. О динамике стада кижуча // Изв. ТИНРО. – Т. 78. – С. 61–72.
- Зорбиди Ж. Х.** 1975. Биологические показатели и численность камчатского кижуча // Тр. ВНИРО. – Т. 106. – С. 34–42.
- Зуева К. Д.** 1965. Наличие процесса смолтификации у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) при отсутствии стадии “paq” // Вопр. ихтиологии. – Т. 5. – Вып. 2 (35). – С. 324–330.
- Иванков В. Н.** 1967. О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. – Т. 61. – С. 147–151.
- Иванков В. Н.** 1970. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты // Гидробиол. журнал. – Т. VI. – № 2. – С. 106–112.
- Иванков В. Н.** 1971. Сезонные расы горбуши Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. – Т. 15. – Вып. 3. – С. 34–43.
- Иванков В. Н.** 1972. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина // Уч. зап. ДВГУ. – Т. 60. – С. 27–35.
- Иванков В. Н.** 1986. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биология моря. – № 2. – С. 44–51.
- Иванков В. Н., Андреев В. Л.** 1972. Экология и моделирование популяций горбуши Южных Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. – Т. 60. – С. 3–26.
- Иванков В. Н., Броневский А. М.** 1975. Неотения у кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Гидробиол. журнал. – Т. 11. – № 6. – С. 90–92.
- Иванков В. Н., Броневский А. М.** 1978. Постларвальная неотения у рыб // Зоол. журнал. – Т. 57. – № 1. – С. 87–93.

- Иванков В. Н., Лукьянов П.Е., Мостовая Н.В.** 1987. Гибридизация двух близких видов дальневосточных краснопёрок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Гидробиол. журнал. – Т. XXIII. – № 3. – С.35–39.
- Иванков В. Н., Свирский В. Г.** 1976. Сезонные расы у сима *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Лососевидные рыбы. – Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. – С. 40–41.
- Иванков В. Н., Падецкий С. Н., Чикина В. С.** 1977. О посленерестовых неогенических самцах сима *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Вопр. ихтиологии. – Т. 17. – Вып. 4. – С. 753–756.
- Иванков В. Н., Падецкий С. Н., Карпенко С. Н., Лукьянов П. Е.** 1984а. Биология проходных рыб Южного Приморья // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток. – С. 10–36.
- Иванков В. Н., Падецкий С. Н., Рухлов Ф. Н.** 1984б. Морфологическая изменчивость сима и биологические особенности ее популяций в различных частях ареала // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток. – С. 95–107.
- Иванков В. Н., Падецкий С. Н., Флорьяк В. С., Чурикова Н. И., Гавренков Ю. И.** 1981. Неогенические самки сима *Oncorhynchus masu* (Brevoort) из реки Кривая (Южное Приморье) // Вопр. ихтиологии. – Т. 21. – Вып. 21. – С. 938–942.
- Иванкова З. Г., Козлов Б. М.** 1968. Сельдь восточного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. – Т. 65. – С. 12–19.
- Иванова Е. И.** 1952. О нахождении малоротой корюшки на европейском Севере // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. – Вып. 4. – С. 252–259.
- Исаачев В. Л.** 1912. Рыбы Туруханского края, встречающиеся в реке Енисее и Енисейском заливе // Мат-лы по исслед. р. Енисея в рыбопром. отношении. – Вып. VI. – С. 1–111.
- Кагановский А. Г.** 1938. К вопросу о состоянии сельдевых стад Приморья // Изв. ТИНРО. – Т. 14. – С. 19–36.
- Кагановский А. Г.** 1949. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. – Т. 31. – С. 3–57.
- Кагановский А. Г., Полупов И. А.** 1950. Сельдь Пенжинского залива // Изв. ТИНРО. – Владивосток. – Т. 32. – С. 37–53.
- Каев А. М.** 1983. Экология и формирование численности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) в ранний морской период жизни // Вопр. ихтиологии. – Т. 23. – Вып. 5. – С. 724–734.
- Каев А. М., Рослый Ю. С.** 1987. Мечение осенней кеты в лимане реки Амур // Рыбн. хоз-во. – № 2. – С. 21–23.
- Казанский Б. Н., Королева В. П., Жиленко Т. П.** 1968. Некоторые черты биологии угая (дальневосточной краснопёрки — *Leuciscus brandti* (Dybowski) и пиленгаса — *Liza* (Mugil) *so-iu* (Basilewsky) // Уч. зап. ДВГУ. – Т. 15. – Вып. 2. – С. 3–46.
- Казарновский М. Я.** 1961. Озеро Сладкое (Сахалин) — ценный водоем // Рыбная пром-сть Дальнего Востока. – № 9. – С. 1.
- Калашиников Ю. Е.** 1978. Рыбы бассейна реки Витим. – Новосибирск: Новосибирское книжное изд-во. – 190 с.
- Калмыкова М. С.** 1957. Питание и некоторые особенности биологии сима // Рыбное хоз-во. – № 8. – С. 59–60.
- Канидьев А. Н.** 1964. Условия нереста и развития икры сима *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Вопр. ихтиологии. – Т. 4. – Вып. 2. – С. 289–292.
- Канидьев А. Н.** 1967. К эффективности нереста сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. – Т. 61. – С. 118–122.
- Канидьев А. Н.** 1968. О восстановлении нерестилищ тихоокеанских лососей на бывших сплавных реках Сахалина // Изв. ТИНРО. – Т. 65. – С. 133–144.
- Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н., Мухамедияров Ф. Б.** 1956. Рыбы среднего течения р. Лены // Тр. института биологии Якутского филиала АН СССР. – Вып. 2. – С. 3–144.
- Картавцев Ю. Ф., Ефремов В. В., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т.** 1981. Генетическая и морфологическая изменчивость популяций горбуши Приморья // Генетика, селекция, гибридизация рыб. – Ростов-на-Дону. – С. 126–127.
- Качина Т. Ф.** 1981. Сельдь западной части Берингова моря. – М.: Легкая и пищевая пром-сть. – 120 с.
- Кириллов Ф. Н.** 1962. Ихтиофауна бассейна р. Вилюя // Тр. Института биологии Якутского филиала сибирского отделения АН СССР. – Вып. 8. – С. 5–71.
- Кириллов Ф. Н.** 1972. Рыбы Якутии. – М. – 359 с.
- Кириллов А. Ф.** 1976. Морфо-экологическая характеристика тайменя *Hucho taimen* (Pall.) реки Анабар // Вопр. ихтиологии. – Т. 16. – Вып. 1. – С. 165–167.
- Кирпичников В. С.** 1977. Селективный характер биохимического полиморфизма у камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Основы классификации и филогении лососевых рыб. – Л.: ЗИН АН СССР. – С. 53–60.
- Кирпичников В. С.** 1979. Генетические основы селекции рыб. – Л.: Наука. – 391 с.
- Кирпичников В. С.** 1983. Значение температуры в возникновении и длительном хранении биохимического полиморфизма в популяции рыб и других животных // Тезисы докладов. X Всесоюзного симпозиума по биологическим проблемам Севера. Ч. II. – 1983. – С. 184–185.
- Кирпичников В. С., Иванова И. М.** 1977. Изменчивость частот аллелей локусов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в локальных популяциях, различных возрастных группах и последовательных поколениях нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. – Т. XIII. – № 7. – С. 1183–1193.

- Кирпичников В. С., Муске Г. А.** 1981. Популяционная генетика камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика и размножение морских животных. Материалы XIV Тихоокеанского научного конгресса, секция "Морская биология". – Владивосток. – С. 59–71.
- Кирпичников В. С., Муске Г. А., Схоль-Энбертс А. Д.** 1986. Популяционная генетика камчатских лососей р. *Oncorhynchus* динамика частот локусов ЛДГ и ФГМ у нерки *Oncorhynchus nerka* Дальнего озера // Тез. докладов. III Всесоюзного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб. – М. – С. 107–108.
- Клоков В. К.** 1975. Популяционная структура и динамика численности кеты северного побережья Охотского моря // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. – Владивосток. – 27 с.
- Клюканов В. А.** 1969. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* (*Osmeridae*) // Зоол. журнал. – Т. XVIII. – Вып. 1. – С. 99–109.
- Клюканов В. А.** 1970. Морфологические основы систематики малоротых корюшек рода *Hypomesus* (*Osmeridae*) // Зоол. журнал. – Т. 49. – Вып. 10. – С. 1534–1542.
- Ключарева О. А.** 1964. Материалы по ихтиофауне и рыбному хозяйству озер Южного Сахалина // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. – М.: Изд-во МГУ. – С. 223–266.
- Ключарева О. А., Световидова А. А.** 1968. Зависимость роста рыб от особенностей кормовой базы в озерах юга Сахалинской области // Вопр. ихтиологии. – Т. 8. – Вып. 6. – С. 1022–1033.
- Ключарева О. А., Никитинская И. В., Световидова А. А.** 1964. Дальневосточная краснопёрка — *Leuciscus brandti* (Dybowski) озер Южного Сахалина // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. – М.: Изд-во МГУ. – С. 169–189.
- Ковтун А. А.** 1981. Возраст и линейный рост осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Сахалина // Вопр. ихтиологии. – Т. 21 – Вып. 6. – С. 1030–1038.
- Ковтун А. А.** 1983. Структура чешуи осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (*Salmonidae*) из рек Сахалина // Вопр. ихтиологии. – Т. 23 – Вып. 6. – С. 927–932.
- Ковтун А. А.** 1986. Воспроизводство осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на Южном Сахалине // Вопр. ихтиологии. – Т. 25 – Вып. 5. – С. 1015–1020.
- Козлов Б. М.** 1968. Биология и промысел сельди в северной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. – Т. 65. – С. 3–11.
- Коновалов С. М.** 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. – Л.: Наука. – 237 с.
- Коновалов С. М., Щербинин Г. Я.** 1973. Возрастная структура тихоокеанских лососей // Журн. общая биология. – Т. 34. – № 6. – С. 837–854.
- Костарев В. Л.** 1964а. О связи урожайности молоди кеты с высотой снежного покрова и температурой воздуха в зимний период // Рыбное хоз-во. – № 9. – С. 28–30.
- Костарев В. Л.** 1964б. Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. – М.: Наука. – С. 77–83.
- Костарев В. Л.** 1970. Влияние некоторых климатических факторов на эффективность воспроизводства охотской кеты // Изв. ТИНРО. – Т. 71. – С. 109–121.
- Костарев В. Л.** 1971. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Изв. ТИНРО. – Т. 71. – С. 145–158.
- Кривобок М. Н., Токарева Г. И.** 1972. Динамика изменений веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых желез // Тр. ВНИРО. – Т. 85. – С. 46–55.
- Крыхтин М. Л.** 1960. Развитие дальневосточной краснопёрки – угая *Leuciscus brandti* (Dyb.) // Вопр. ихтиологии. – Вып. – 16. – С. 144–153.
- Крыхтин М. Л.** 1962. Материалы о речном периоде жизни симы // Изв. ТИНРО. – Т. XVII. – С. 84–132.
- Крыхтин М. Л., Марцинкевичене М. Л., Спановская В. Д.** 1964. Новые данные о сахалинском таймене *Nucho taimen* (Pall.) // Вестник МГУ. Серия VI, биология, почвоведение. – № 6. – С. 19–24.
- Кузнецов И. И.** 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. Тихоокеан. научно-промысл. станции. – Т. 2. – Вып. 3, 196 с.
- Кузнецов И. И.** 1937. Кета и ее воспроизводство. – Хабаровск: Дальгиз. – 175 с.
- Кузнецов И. И.** 1971. О половом развитии и продолжительности жизни у миног *Lampetra fluviatilis* (L.) и *Lampetra planeri* (Bloch) // Тр. Калининградского техн. ин-та рыбной пром-сти. – Вып. 30. – С. 61–103.
- Куликова Н. И.** 1970. О структуре вида *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Исследования по биологии рыб. – Вып. 4. – С. 29–46.
- Куликова Н. И.** 1971. Внутривидовая изменчивость кариотипов кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. – Т. 11. – Вып. 6. – С. 1107–1111.
- Куокаранта М., Медников Б. М., Максимов В. А., Свайтова К. А.** 1982. Генетическая дивергенция гольца рода *Salvelinus* (*Salmonidae*, *Salmoniformes*) (по данным молекулярной гибридизации ДНКХ ДНК) // Зоол. журнал. – Т. 61. – Вып. 9. – С. 1372–1380.
- Куренков С. И., Горшков С. А., Толстяк Т. И.** 1982. Распространение и биология пресноводного кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (*Salmonidae*) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. – Т. 22. – Вып. 6. – С. 966–873.
- Ландышевская А. Е.** 1962. Мечение горбуши у Юго-Западного побережья Сахалина // Рыбная пром-сть Дальнего Востока. – № 4. – С. 21–22.
- Леванидов В. Я.** 1968. О гидрологическом режиме нерестилиц кеты и горбуши // Изв. ТИНРО. – Т. 64. – С. 101–125.

- Леванидов В. Я.** 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. – Т. 67. – 242 с.
- Линдберг Г. У.** 1955. Четвертичный период в свете биографических данных. – М.-Л.: АН СССР. – 451 с.
- Линдберг Г. У.** 1956. К четвертичной истории дальневосточных морей // Докл. АН СССР. – Т. III. – № 2. – С. 422–424.
- Линдберг Г. У.** 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы. – Л.: Наука. – 548 с.
- Линдберг Г. У., Лезга М. И.** 1965. Рыбы Японского моря. Ч. 2. – М.: Наука. – 391 с.
- Лукьянов Н. Е., Мостовая Н. В.** 1983. Результаты выращивания дальневосточных краснопёрок в искусственных условиях // Тез. докладов 4 Всесоюзного совещания по научно-техническим проблемам марикультуры. – Владивосток. – С. 62–63.
- Лукьянчиков Ф. В.** 1967. Рыбы системы реки Хатанги // Тр. Красноярского отд. Сиб. НИИ рыбного хоз-ва. – Т. 9. – С. 11–93.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р.** 1956. Методы и принципы зоологической систематики. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 352 с.
- Мантейфель Б. П.** 1980. Экология поведения животных. – М.: Наука. – 220 с.
- Медведева Е. Д.** 1977а. Внутрипопуляционная изменчивость хондрокrania и некоторых остеологических признаков у гольца (род *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) острова Беринга (Командорские острова) // Зоол. журнал. – Т. 56. – № 4. С. 563–575.
- Медведева Е. Д.** 1977б. Внутрипопуляционная изменчивость некоторых покровных костей черепа гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae, Salmoniformes) острова Беринга (Командорские острова) // Зоол. журнал. – Т. 56. – № 5. С. 725–735.
- Медведева-Васильева Е. Д.** 1978. Внутрипопуляционная изменчивость челюстных и некоторых других костей черепа у гольца *Salvelinus alpinus* (L.) острова Беринга (Командорские острова) // Вопр. ихтиологии. – Т. 18. – Вып. 3 (110). – С. 399–414.
- Медников Б. М.** 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общей биол. – Т. XVIII. – № 1. – С. 15–26.
- Медников Б. М., Максимов В. А.** 1979. Генетическая дивергенция гольцов *Salvelinus* Чукотского полуострова и проблемы видообразования в этой группе // Биохимическая и популяционная генетика рыб. – Л. – С. 45–48.
- Миловидова-Дубровская А. В.** 1937. Материалы к биологии и промыслу приморской горбуши // Изв. ТИНРО. – Т. 12. – С. 101–114.
- Мина М. В.** 1978. О популяционной структуре вида у рыб. К оценке некоторых гипотез // Общ. биол. – Т. XXXIX. – № 3. – С. 453–460.
- Мина М. В.** 1980. Популяции и виды в теории и в природе // Уровни организации биологических систем. – М.: Наука. – С. 20–40.
- Мина М. В.** 1986. Микроэволюция рыб. – М.: Наука. – 207 с.
- Михайлова С. Ш.** 1981. Опыт применения многомерных методов анализа морфологических признаков в систематике лососевидных рыб // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. – 26 с.
- Михин В. С.** 1955. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ГосНИОРХ. – Т. 35. – С. 5–43.
- Мишарин К. И., Шутило Н. В.** 1971. Таймень, его морфология, биология и промысел // Изв. биолого-геогр. НИИ при Иркутском гос. университете. – Т. 24. – С. 58–105.
- Морозова Т. А.** 1956. Материалы по биологии и систематике тихоокеанской миноги // Вопр. ихтиологии. – Вып. 7. – С. 149–157.
- Наумов Н. П.** 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. – Т. 34. – С. 808–817.
- Нестеров В. Д., Лепская В. А., Бакитанский Э. Л.** 1985. Влияние абиотических факторов среды на динамику покатной миграции молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. – Л.: Наука. – С. 145–152.
- Никаноров В. Е.** 1960. Внутренние водоемы и любительское рыболовство на Сахалине. – Южно-Сахалинск: Сахалин. обл. кн. изд-во. – 115 с.
- Никитинская И. В.** 1962. Некоторые данные об образе жизни краснопёрки *Leuciscus brandti* (Dyb.) // Вопр. ихтиологии. – Т. 2. – Вып. 4. – С. 609–614.
- Никифоров С. Н.** 1985. Некоторые черты экологии симы в морской период жизни // Рыбное хоз-во. – № 11. – С. 30–32.
- Николаева Е. Т.** 1978. К вопросу о дифференциации стад дальневосточной кеты // Биология лососевых. – Владивосток. – С. 58–59.
- Николаева Е. Т.** 1980. О динамике численности крупных стад кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. – Т. 20. – Вып. 3. – С. 452–463.
- Никольский А. М.** 1889. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных // Записки Акад. наук. – № 5, приложение к Т. 60. – 331 с.
- Никольский Г. В.** 1956а. Некоторые данные о морском периоде жизни тихоокеанской миноги // Зоол. журнал. – Т. 35. – С. 588–591.
- Никольский Г. В.** 1956б. Рыбы бассейна Амура. – М. – 551 с.
- Одум Ю.** 1975. Основы экологии. – М.: Мысль. – 740 с.

- Омельченко В. Т.** 1985. Популяционно-генетические исследования тихоокеанских лососей северо-западной части Тихого океана // Биология моря. – № 5. – С. 3–13.
- Омельченко В. Т., Полякова Н. Е., Иванков В. Н., Лукьянов П. Е.** 1986. Генетико-биохимическая и морфологическая характеристики дальневосточных красноперок *Tribolodon brandti* (Dybowski) и *Tribolodon hakonensis* (Gunther) (Cyprinidae) и их гибридного потомства // Вопр. ихтиологии. – Т. 26. – Вып. 2. – С. 246–252.
- Павлов Д.С.** 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке. – М.: Наука. – 319 с.
- Панин К. И.** 1946. О связи подходов сельди для размножения с приливами // Зоол. журнал. – Т. 25. – Вып. 5. – С. 469–472.
- Панин К. И.** 1950. Материалы по биологии сельди Северо-Восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. – Т. 32. – С. 3–36.
- Пильщиков В. В., Левченко М. Ф.** 1979. Опыт искусственного воспроизводства угая // Рыбное хоз-во. – № 5. – С. 13.
- Пискунов И. А.** 1947а. Некоторые данные о состоянии стада сельди зал. Де-Кастри // Изв. ТИНРО. – Т. 25. – С. 230–236.
- Пискунов И. А.** 1952а. Весенняя сельдь западного побережья Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. – Т. 37. – С. 4–67.
- Пискунов И. А.** 1952б. О плодовитости сельди *Clupea harengus* Pallas V., размножающейся у западного берега острова Сахалин // Зоол. журнал. – Т. XXXI. – Вып. 1. – С. 115–121.
- Пискунов И. А.** 1954. Материалы по биологии сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. – Т. 39. – С. 59–72.
- Поддубный А. Г.** 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. – Л.: Наука. – С. 1–310.
- Подлесный А. В.** 1958. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Изв. ВНИОРХ. – Т. 44. – С. 97–178.
- Подлесный А. В.** 1968. Принципиальное отличие проходных костистых рыб от непроходных // Вопр. ихтиологии. – Т. 8. – Вып. 2. – С. 212–215.
- Подушко Ю. Н.** 1970а. Некоторые данные по скату личинок корюшек *Osmerus eperlanus dentex* Sterindachner и *Hypomesus olidus* (Pallas) из Амура // Исследования по биологии рыб. – Владивосток. – С. 121–130.
- Подушко Ю. Н.** 1970б. Связь биологических показателей и динамики численности корюшки *Osmerus eperlanus dentex* Sterindachner, размножающейся в р. Амур // Вопр. ихтиологии. – Т. 10. – Вып. 5. – С. 797–806.
- Подушко Ю. Н.** 1971. Динамика плодовитости амурской корюшки *Osmerus eperlanus dentex* и определяющие ее факторы // Изв. ТИНРО. – Т. 79. – С. 72–83.
- Полторыхина А. Н.** 1973а. О размножении сибирской речной миноги в бассейне Верхнего Иртыша // Проблемы экологии. – Т. 3. – С. 167–173.
- Полторыхина А. Н.** 1973б. О размножении сибирской речной миноги в бассейне верхнего Иртыша // Проблемы экологии. – Томск. – С. 167–174.
- Полторыхина А. Н.** 1974. Морфологические особенности и изменчивость сибирской миноги *Lampetra japonica kessleri* (Anikin) водоемов верхнего Иртыша // Вопр. ихтиологии. – Т. 14. – Вып. 2. – С. 218–230.
- Полторыхина А. Н.** 1979. К вопросу о систематическом положении, распространении и происхождении сибирской речной миноги *Lampetra kessleri* (Anikin) // Изв. Сиб отд. АН СССР. Сер. биол. наук. – Вып. 1. – С. 68–71.
- Посадова В. П.** 1985. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. – Владивосток. – С. 22–29.
- Правдин И. Ф.** 1928. Очерк западнокамчатского рыболовства в связи с общими вопросами дальневосточной промышленности // Изв. Тихоокеан. научно-промысл. станции. – Вып. 1. – С. 169–259.
- Правдин И. Ф.** 1932. Амурская горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) *natio amurensis nova* // Изв. Всесоюзного ин-та озерного и речного рыбн. хоз-ва. – Т. 14. – С. 53–98.
- Правдин И. Ф.** 1966. Руководство по изучению рыб. – М.: Пищевая пром-сть. – 270 с.
- Пробатов А. Н.** 1954. Распределение и численность нерестовой сельди у восточных берегов Японского моря // Изв. ТИНРО. – Т. 39. – С. 21–58.
- Пробатов А. Н.** 1971. Данные по биологии гольца *Salvelinus alpinus* (L.) // Уч. зап. Калининградского ун-та. – Вып. 6. – С. 24–30.
- Пробатов А. Н., Козлов Б. М.** 1954. Осенние подходы декастринской сельди к берегам северной части Татарского пролива // Вопр. ихтиологии. – Вып. 2. – С. 21–24.
- Пробатов А. Н., Фролов А. И.** 1951. Сельдь озера Тоннай // Изв. ТИНРО. – Т. 35. – С. 97–104.
- Пробатов А. Н., Фролов А. И.** 1958. К вопросу о происхождении сельди оз. Тунайча // Уч. зап. Ростовского-на-Дону гос. ун-та. – Т. 51. – Вып. 6. С. 33–35.
- Прозоровская М.А.** 1952. К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике // Докл. ВНИРО. – С. 75–78.
- Пушкарева Н. Ф.** 1967. Наблюдение за скатом мальков приморской горбуши в р. Улика // Изв. ТИНРО. – Т. 67. – С. 125–131.

- Пушкарева Н. Ф.** 1975. Состояние запасов приморской горбуши и пути увеличения ее численности // Тр. ВНИРО. – Т. 106. – С. 106–114.
- Ресурсы** поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. – 1964. – Т. 18. – Вып. 3. – 129 с.
- Ригер Р., Михоэлс А.** 1967. Генетический и цитогенетический словарь. – М.: Колос. – 607 с.
- Рослый Ю. С.** 1967. О структуре биологических группировок у амурской кеты // Изв. ТИНРО. – Т. 61. – С. 162–172.
- Рослый Ю. С.** 1975а. Биология и учет молоди тихоокеанских лососей в период миграции в русле Амура // Изв. ТИНРО. – Т. 98. – С. 113–128.
- Рослый Ю. С.** 1975б. Влияние условий обитания в пресноводный период жизни на численность и структуру популяций молоди амурской кеты // Автореф. дисс. на соис. уч. ст. канд. биол. наук. – Владивосток. – 21 с.
- Румянцев А. И., Фролов А. И., Козлов Б. М., Соколов В. А., Дружинин А. Д.** 1958. Миграция и распределение сельдей в водах Сахалина. – М.: ВНИРО. – 29 с.
- Рухлов Ф. Н.** 1969. К характеристике естественного воспроизводства кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) на Сахалине // Вопр. ихтиологии. – Т. 9. – Вып. 2. – С. 285–291.
- Рухлов Ф. Н.** 1972. О параметрах нерестовых бугров горбуши и осенней кеты // Рыбное хозяйство. – № 8. – С. 24–25.
- Рухлов Ф. Н.** 1983. Особенности сбора икры тихоокеанских лососей на сахалинских рыбодоводных заводах // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. – М.: Наука. – С. 72–83.
- Рухлов Ф. Н., Любаева О. С.** 1980. Результаты мечения молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) на рыбодоводных заводах Сахалинской области в 1976 году // Вопр. ихтиологии. – Т. 20. – Вып. 1. – С. 134–143.
- Рухлов Ф. Н., Жульков А. И., Беньковская М. Л.** 1976. Биологическая характеристика симы Южного Сахалина: Рукопись. Южно-Сахалинск: СахТИНРО. Архивный № 3448. – 57 с.
- Рыбникова И. Г.** 1985. Популяционно-генетическая характеристика по биохимическим полиморфным признакам основных стад морских и озерных сельдей Японского, Охотского и Берингова морей. Рукопись. – Владивосток. ТИНРО. № 01829005236. – 29 с.
- Савваитова К. А.** 1960. О карликовых самцах рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Докл. АН СССР. – Т. 135. – № 1. – С. 217–220.
- Савваитова К. А.** 1961а. О систематическом положении камчатских гольцов рода *Salvelinus* // Зоол. журнал. – Т. 40. – № 11. – С. 1696–1703.
- Савваитова К. А.** 1961б. О внутривидовых биологических формах *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки // Вопр. ихтиологии. – Т. 1. – Вып. 4 (21). – С. 695–706.
- Савваитова К. А.** 1963. О росте внутривидовых биологических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки // Вестник МГУ. – № 1. – С. 17–23.
- Савваитова К. А.** 1964. Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) озер Южного Сахалина // Озера Южного Сахалина. – М.: МГУ. – С. 154–167.
- Савваитова К. А.** 1966. Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) некоторых озер острова Кунашир из группы Курильских островов // Вестник МГУ. – № 4. – С. 35–42.
- Савваитова К. А.** 1969. Гомологическая изменчивость видов гольцов родов *Salvelinus* (Nilson) Richardson и *Cristivomer* Gill and Jordan // Вопр. ихтиологии. – Т. 9. – Вып. 1 (54). – С. 26–45.
- Савваитова К. А.** 1973. Экология и систематика пресноводных гольцов рода *Salvelinus* (Nilson) Richardson некоторых водоемов Камчатки // Вопр. ихтиологии. – Т. 13. – Вып. 1. – С. 67–78.
- Савваитова К. А.** 1979. О структуре видов в родах *Salmo* *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. ВИНТИ. – Т. 10. – С. 31–61.
- Савваитова К. А.** 1982. Формообразование и структура популяционных систем у лососевых рыб (на примере гольцов и камчатских благородных лососей) // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. д-ра. биол. наук. – М. – 402 с.
- Савваитова К. А., Кохменко Л. В.** 1971. Некоторые особенности биологии симпатрических гольцов (*Salvelinus alpinus*) из бассейна оз. Азабачье // Вестник МГУ. Серия VI. Биология, почвоведение. – 1971. – № 3. – С. 37–41.
- Савваитова К. А., Мовчан Ю. В.** 1973. К вопросу о таксономическом положении южнокурильских гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Clupeiformes) // Гидробиол. журн. – № 4. – С. 94–98.
- Савваитова К. А., Решетников Ю. С.** 1961. Питание различных биологических форм гольца *S. malma* (Walbaum) в некоторых водоемах Камчатки // Вопр. ихтиологии. – Т. 1. – Вып. 1 (18). – С. 127–135.
- Савваитова К. А., Волобуев В. В.** 1978. К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae, Salmoniformes) // Зоол. журнал. – Т. 58. – Вып. 10. – С. 1534–1543.
- Савваитова К. А., Максимов В. А.** 1978. О нересте тихоокеанских миног рода *Lampetra* в связи с проблемой таксономического статуса мелких форм // Вопр. ихтиологии. – Т. 18. – Вып. 4. – С. 636–641.
- Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Малина Т. В.** и др. 1981. Популяционно-генетические отличия между смежными поколениями горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. Владивосток. – С. 95–104.

- Салменкова Е. А., Алтухов Ю. П., Викторовский Р. М.** и др. 1986. Генетическая структура популяции кеты, размножающейся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общей биол. – Т. XVII. – № 4. – С. 529–548.
- Световидова А. А.** 1973. Систематика дальневосточной красноперки *Leuciscus brandti* (Dyb.) Pisces сем. Cyprinidae // Вопр. ихтиологии. – Т. 13. – Вып. 2. – С. 1017–1032.
- Семенченко А. Ю.** 1981а. Морфологическое описание проходной сими *Oncorhynchus masu* (Brevoort) северо-западной части Японского моря // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. – С. 106–115.
- Семенченко А. Ю.** 1981б. Биология и рост молоди приморской сими *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. – С. 147–160.
- Семенченко А. Ю.** 1984. Структура популяций приморской сими *Oncorhynchus masu* (Brevoort) в речной период жизни // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. – Владивосток. – 23 с.
- Семенченко А. Ю.** 1985. Новый элемент биологической структуры южноприморской сими *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Биологические исследования лососевых. – Владивосток. – С. 36–43.
- Семко Р. М.** 1939. Камчатская горбуша // Изв. ТИНРО. – Т. 16. – 111 с.
- Семко Р. М.** 1948. О биоценологических взаимоотношениях тихоокеанских лососей и гольцов в нерестово-выростных участках р. Большой // Зоол. журнал. – Т. 27. – Вып. 1. – С. 27–38.
- Семко Р. М.** 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение // Изв. ТИНРО. – Т. 41. – С. 3–109.
- Семко Р. М.** 1956. Влияние хищников на численность молоди лососевых // Тр. проблемных и тематических совещаний. – Вып. 6. – С. 150.
- Смирнов А. Г.** 1947. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. ТИНРО. – Т. 25. – С. 33–51.
- Смирнов А. И.** 1954. Материалы по биологии и искусственному разведению куриной миноги // Труды конференции по вопросам воспроизводства рыбных запасов р. Куры в связи со строительством Мингечаурского гидроузла. – Баку.: Изд-во АН Азерб. ССР. – С. 122–124.
- Смирнов А. И.** 1960. К характеристике биологии размножения и развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) // Вестник МГУ. Серия VI. – № 1. – С. 9–19.
- Смирнов А. И.** 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. – М.: МГУ. – 334 с.
- Соин С. Г.** 1947. Размножение и развитие малой корюшки *Nuronus olidus* (Pallas) // Изв. ТИНРО. – Т. 25. – С. 210–220.
- Сыч-Аверинцева Н. В.** 1932. О меристических признаках некоторых представителей семейства Salmonidae р. Лены // Тр. Якутск. рыбохоз. ст. – Т. 2. – С. 177–208.
- Тагмазьян Э. И.** 1972а. Изменение скорости движения покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в нерестовой реке // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток. – Вып. 7. – С. 120–122.
- Тагмазьян Э. И.** 1972б. Влияние освещенности воды на выедание молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* хищными рыбами // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток. – Вып. 7. – С. 123–130.
- Таранец А. Я.** 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. зоологического ин-та АН СССР. – Т. IV. – Вып. 2. – С. 483–537.
- Таранец А. Я.** 1937. Материалы к познанию ихтиофауны Советского Сахалина // Изв. ТИНРО. – Т. 12. – С. 5–50.
- Тюрин П. В.** 1924. К вопросу изучения азиатской корюшки *Osntnus tperlanus dentex* Steindachner // Тр. Сиб. ихтиолог. лаб. – Т. 2. – вып. 1. – С. 90–110.
- Тюрин П. В.** 1965. К вопросу о запасах охотской сельди // Изв. ТИНРО. – Т. 59. – С. 71–81.
- Федорова И. С.** 1967. Сток рек и гидрологическое районирование Сахалина // Автор. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. – М.: МГУ. – 20 с.
- Фридлянд И. Г.** 1951. Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина // Изв. ТИНРО. – Т. 35. – С. 105–146.
- Фролов А. И.** 1949. О локальных стадах сахалинских сельдей // Докл. АН СССР. – 1949. – Т. 69. – Вып. 6. – С. 861–864.
- Фролов А. И.** 1950. О локальных формах сахалинской сельди // Изв. ТИНРО. – Т. 32. – С. 65–71.
- Фролов А. И.** 1954. Морфологическая характеристика сельди вод Сахалина // Изв. ТИНРО. – Т. 55. – С. 39–54.
- Фролов А. И.** 1968. Распределение и условия обитания озерных сельдей в водах Сахалина // Изв. ТИНРО. – Т. 65. – С. 20–34.
- Хоревин Л. Д.** 1984. Изменение биологической структуры популяции кеты р. Калининка // Рыбное хоз-во. – 1984. – № 10. – С. 19–21.
- Хоревин Л. Д., Руднев В. А., Шершнев А. П.** 1981. Выедание хищными рыбами молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в период ската из небольшой нерестовой речки острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – Т. 21. – Вып. 6. – С. 1006–1022.
- Цеханович Ю. В.** 1936. Рыбы Урала // Природа Урала. – Свердловск: Свердл. гиз. – С. 38–76.
- Цыгур В. В.** 1988. Возраст сими *Oncorhynchus masu* // Вопр. ихтиологии. – Т. 28. – Вып. 2. – С. 248–258.

- Чебанов Н. А.** 1983. Репродуктивное поведение и ассортивное скрещивание как факторы, регулирующие численность и биологическую структуру популяций тихоокеанских лососей // Автореф. дисс. на соиск. канд. биол. наук. – Владивосток. – 21 с.
- Чебанова В. В.** 1983. Роль мигрирующих беспозвоночных в питании молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) Salmonidae в ключе Карымайском (бассейн р. Большая, Западная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 23. – Вып. 6. – С. 961–968.
- Черешнев И. А.** 1978. Систематическое положение гольцов рода *Salvelinus* беринговоморского побережья Чукотского полуострова // *Биология моря.* – № 1. – С. 36–46.
- Черешнев И. А.** 1979. Систематика проходного гольца рода *Salvelinus* из бассейна реки Ионивеем (Чукотский полуостров) // *Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока.* – Владивосток. – С. 114–125.
- Черешнев И. А.** 1980. К систематике кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Чукотского полуострова // *Фауна пресных вод Дальнего Востока.* – Владивосток. – С. 113–135.
- Черненко Е. В., Викторовский Р. М.** 1971. Хромосомные наборы симы, кунджи и южной мальмы // *Научные сообщения Ин-та биол. моря.* – Владивосток. – Вып. 2. – С. 232–235.
- Чертов А. Ф.** 1963. О морском периоде жизни балтийской проходной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) // *Тез. докладов конференции молодых ученых ВНИРО. М.: ВНИРО.* – С. 53–54.
- Чупахин В. М.** 1975. Естественное воспроизводство южно-курильской горбуши // *Тр. ВНИРО.* – Т. 106. – С. 67–77.
- Чуриков А. А.** 1975а. О выедании молоди тихоокеанских лососей в заливах Северо-Восточного Сахалина // *Рыбное хоз-во.* – № 11. – С. 10–11.
- Чуриков А. А.** 1975б. Особенности ската молоди лососей рода *Oncorhynchus* из рек северо-восточного побережья острова Сахалина // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 15. – Вып. 6. – С. 1078–1085.
- Чуриков А. А., Гриценко О. Ф.** 1983. Экология тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* Steindachner в нагульный период // *Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР.* – М.: Наука. – С. 123–138.
- Чуриков А. А., Сабитов Э. Х.** 1982. Дополнение к диагнозу дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 22. – Вып. 5. – С. 881–883.
- Шадрин А. М.** 1988а. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых *Osmeridae* Дальнего Востока. I. Зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 28. – Вып. 4. – С. 76–87.
- Шадрин А. М.** 1988б. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых *Osmeridae* Дальнего Востока. II. Мойва *Mallotus villosus socialis* // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 28. – Вып. 4. – С. 632–643.
- Шадрин А. М.** 1989а. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых *Osmeridae* Дальнего Востока. III. Морская малоротая корюшка *Nurmesus japonicus* // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 29. – Вып. 2. – С. 289–301.
- Шадрин А. М.** 1989б. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых *Osmeridae* Дальнего Востока. IV. *Nurmesus nipponensis* // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 29. – Вып. 6. – С. 960–972.
- Шадрин А. М.** 1989в. Развитие дальневосточных корюшковых *Osmeridae* в условиях разной солености // *Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук.* – М. – 179 с.
- Шапошникова Г. Х.** 1968. Сравнительно-морфологическое изучение тайменей и ленка // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 8. – Вып. 3. – С. 440–464
- Шатуновский М. И.** 1971. Изменения в качественном составе липидов тканей балтийской трески (*Gadus morhua callaris*) в ходе созревания // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 11. – Вып. 5 (70). – С. 910–918.
- Шварц С. С.** 1967. Популяционная структура вида // *Зоол. журнал.* Т. 46. – Вып. 10. – С. 1456–1469.
- Шварц С. С.** 1969. Эволюционная экология животных // *Тр. Ин-та экологии растений и животных.* – Вып. 65. – 199 с.
- Шершнев А. П.** 1971. Биология молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежных водах юго-восточной части Татарского пролива // *Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. биол. наук.* – Владивосток. – 20 с.
- Шершнев А. П.** 1974. Температурный режим прибрежной зоны моря и его влияние на биологию осенней кеты // *Изв. ТИНРО.* – Т. 93. – С. 19–24.
- Шершнев А. П., Жульков А. И.** 1979. Особенности ската молоди и некоторые показатели эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в р. Приторной // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 19. – Вып. 1. – С. 128–133.
- Шершнев А. П., Чупахин В. М., Руднев В. А.** 1982. Некоторые черты экологии молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) островов Сахалина и Итуруп в морской период жизни // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 22. – Вып. 3. – С. 441–448.
- Шершнев А. П., Белобржевский В. А., Руднев В. А.** 1986. Структура популяций и особенности нерестовой миграции проходного гольца *Salvelinus alpinus* (L.) реки Мелкая Северо-Восточного Сахалина // *Вопр. ихтиологии.* – Т. 26 – Вып. 2. – С. 279–284.
- Шилов И. А.** 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. – М.: Изд. МГУ. – 261 с.
- Шмидт П. Ю.** 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. – СПб, 466 с.
- Шмидт П. Ю.** 1905. Морские промыслы острова Сахалина. – М.: СПб. – 458 с.
- Шульгин М. Ф.** 1971. К вопросу о классификации рек Сахалина // *Остров Сахалин.* – Хабаровск. – С. 18–28.

- Элуме Р. М.** 1958. Питание речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) в море // Зоол. журнал. – Т. 37. – Вып. 10. – С. 1509–1514.
- Andrews C. W., Lear E.** 1956. The biology of arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) in Northern Labrador // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 13. – № 6. – P. 843–860.
- Armstrong R. H.** 1965. Some feeding habits of the anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) in southeastern Alaska // Alaska Dept. Of Fish and Game inf. Leaflet. – V. 51. – P. 1–27.
- Armstrong R. H.** 1974. Migration of the anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* in southeastern Alaska // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 31. – № 4. – P. 435–447.
- Armstrong R. H., Morrow I. E.** 1980. The Dolly Varden char *Salvelinus malma* // In: Charrs (ed. E. Balon), the Hague, Junk Publ. – P. 92–140.
- Aro K. V., Shepard M. P.** 1967. Pacific salmon in Canada // Internat. north pacif. fish. comiss. Bull. – № 23. – P. 225–327.
- Aspinwall N.** 1974. Genetic analysis of North American populations of the pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for neutral mutation – random drift hypothesis // Evolution. – V. 28. – № 2. – P. 295–305.
- Atkinson C. E., Rose J. H., Duncan T.O.** 1967. Pacific salmon in the United States // Internat. north pacif. fish. comiss. Bull. – № 23. – P. 43–224.
- Beacham T. D.** 1985. Meristic and morphometric variation in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in southern British Columbia and Puget Sound // Can. J. Zool. – V. 63. № 2. – P. 366–372.
- Beacham T. D., Withler R. E., Gould A. P.** 1985. Biochemical genetic stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* in southern British Columbia // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. – V. 42. № 3. – P. 437–448.
- Beacham T. D., Murray C. B.** 1986. The effect of spawning time and incubation temperature on meristic variation in chum salmon *Oncorhynchus keta* // Can. J. Zool. – V. 64. № 1. – P. 45–48.
- Behnke R. J.** 1980. A systematic review of the *Salvelinus* // In: Charrs (ed. E. Balon), the Hague, Junk Publ. – P. 441–480.
- Bird F.** 1982. Preliminary forecast model for Kotzebue sound, Alaska chum salmon *Oncorhynchus keta* // Alaska Department of fish and game. Infom. leaflet. – № 203. – P. 27.
- Blackett R. F.** 1986. Spawning behaviour, fecundity and early life history of anadromous Dolly Varden in southern Alaska // Alaska Department of fish and game. Res. Rep. – № 6. – P. 1–85.
- Cavender T. M.** 1980. Systematics of *Salvelinus* from the North Pacific Basin // In: Charrs (ed. E. Balon), the Hague. – P. 295–322.
- Chapman D. W.** 1962. Aggressive behaviour in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 19. – № 6. – P. 1047–1080.
- Clark D. R., King P. E.** 1985. Spawning of herring in Milford Haven // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. – 65. – P. 629–639.
- Davidson F. A., Hutchinson S. I.** 1943. Weather as an index to abundance of pink salmon // Pacif. Fisherman. – V. 41. – № 6. p. 21–29.
- Dempson J. B., Green J. M.** 1985. Life history of anadromous arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the Fraser river, northern Labrador // Can. J. Zool. – V. 63. – № 2. – P. 315–324.
- Dendy J. S., Scott D. C.** 1953. Distribution, life history, and morphological variations of the southern brook lamperey, *Inchhyomyzon gagei* // Copeia. – № 3. – P. 152–162.
- Dill L. M., Northote T. G.** 1970. Effect of some environmental factors on survival, condition and timing of emergence of chum salmon fry *Oncorhynchus keta* // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 27. – № 1. – P. 196–201.
- Dobzhansky T.** 1955. A review of some fundamental concepts and problems of populations genetics // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. – V. 20. – P. 1–15.
- Dobzhansky T.** 1970. Genetics of the evolutionary process // N.Y. Columbia Univ. Press. – 505 p.
- Dybowski B. N.** 1869. Vorläufige Mittheilungen über Fischfauna des Ononflusses und des Ingoda in Transbaikalien // Verh. zool-bot. Ges. Wien. – V. 19. – P. 958.
- Foerster R. E., Pritchard A. L.** 1936. The egg content of pacific salmon // Biolog. Bd. Canada. – № 28. – P. 3–5.
- Foerster R. E., Ricker W. E.** 1953. The coho salmon of Cultus lake and Sweltzer Creek // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 10. – № 6. – P. 293–319.
- Frost W. E.** 1965. Breeding habits of Windermere charrs *Salvelinus willughbii* (Gunther) and their bearing on speciation of these fish // Proc. Roy. Soc. B. – V. 163. – P. 232–284.
- Fukataki H.** 1970. Further notes on migration of the masu salmon, *Oncorhynchus masu* (Brevoort) in the Japan Sea as determined by tagging // Bull. Jap. sea reg. Fish. Res. Lab. – № 22. – P. 1–14.
- Furuta V.** 1960. Estimation of the amount of eggs laid within one day by spawners of pond-smelt, *Hypomesus olidus* in an inlet-stream of lake Sagami, a reservoir // Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. Tokyo. – V. 10. – № 1. – P. 23–36.
- Garside E. T.** 1966. Developmental rate and vertebral number in salmonids // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 23. – № 10. – P. 1537 – 1551.
- Godfrey H.** 1965. Coho salmon // Inter. North. Pacif. Fish. Commiss. Bulletin. – № 16. – P. 41–74.
- Godfrey H., Henry K. A., Machidori S.** 1975. Distribution and abundance of coho salmon in offshore waters of North Pacific Ocean // Inter. North. Pacif. Fish. Commiss. Bulletin. – № 31. – 80 p.
- Grainger E. H.** 1953. On the age, growth, migration, reproductive potential and feeding habits of the Arctic char (*Salvelinus alpinus*) of Frobisher Bay, Baffin Island // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 10. – № 6. – P. 326–370.

- Hamada K.** 1961. Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – V. 9. – № 1. – P. 1–55.
- Hardisty M. W.** 1961. Studies on an isolated spawning population of the brook lamprey (*Lampetra planeri*) // The journal of animal ecology. – V. 30. – № 2. – P. 339–355.
- Hardisty M. W.** 1969. A comparison of gonadal development in the ammocoetes of the landlocked and anadromous forms of the sea lamprey *Petromyzon marinus* L. // J. Fish. Biol. – V. 1. – № 2. – P. 153–166.
- Hardisty M. W.** 1987. General introduction to lampreys // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1/1 *Petromyzontiformes*. AULA-Verlag Wiesbaden. – P. 19–84.
- Hardisty M. W., Potter J. C.** 1971a. The general biology of adult lampreys // In: The Biology of lampreys. London, New York. – V. 1. – P. 127–206.
- Hardisty M. W., Potter J. C.** 1971b. Paired species // In: The Biology of lampreys. London, New York. – V. 1. – P. 249–277.
- Hartman G. F.** 1965. The role of behaviour in the ecology and interaction of underearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 22. – № 4. – P. 1035–1085.
- Hartt A. C.** 1962a. Movement of salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea as determined by tagging 1956–1958 // Int. N. Pac. Fish. Comm. – Bull. 6. – 157 p.
- Hartt A. C.** 1962b. Observation of pink salmon in the Aleutian Island area 1956–1960 // In.: Symposium on pink salmon. H.R. MacMillan Lecture in Fisheries. Inst. Fish., Univ. British Columbia. – P. 123–133.
- Heard W. R.** 1964. Phototaxis behaviour of emerging sockeye salmon fry // Animal Behaviour. – V. 12. – № 2–3. – P. 382–388.
- Heiser D. W.** 1966. Age and growth of anadromous Dolly Varden char *Salvelinus malma* (Walb.) in Eva Creek, Baranof island, south-eastern Alaska // Alaska Dep. Fish. Game, Res. Rep. – № 5. – 29 p.
- Helle J. H.** 1970. Biological characteristics of intertidal and freshwater spawning pink salmon at Olsen Creek, Prince William Sound, Alaska, 1962 – 1963 // U.S. Fish and Wildlife serv. Sp. Sci. Rep. Fish. – № 602. – 19 p.
- Hiroi O.** 1985. Hatchery approaches in artificial chum salmon enhancement // NOAA Tech. Rep. NMFS. – № 27. – P. 45–53.
- Hoar W. S.** 1976. Smolt transformation. Evolution, behaviour and physiology // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 33. – № 5. – p. 1234–1252.
- Holčik J.** 1982. Towards the characteristics of the genera *Hucho* and *Brachymystax* (Pisces, Salmonidae) // Folia Zool. – V. 31. – № 4. – P. 369–380.
- Holčik J., Hensel K., Nieslanik J., Skace L.** 1984. Hlavatka *Hucho hucho* (Linnaeus, 1758) // Bratislava. – 307 p.
- Huggins R. T., Thompson A.** 1970. Communal spawning of brook and river lampreys *Lampetra planeri* Bloch and *Lampetra fluviatilis* L. // J. Fish Biology. – V. 2. – № 1. – P. 53–54.
- Hugt R. L.** 1975. Food relations and behaviour of salmonid fishes. Use of terrestrial invertebrates as food by salmonidae // Ecol. Stud. Berlin. – V. 10. – P. 137–151.
- Hunter J. G.** 1959. Survival and production of pink and chum salmon in a coastal stream // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 16. – № 6. – P. 835–886.
- Irvine J. R.** 1986. Effects of varying discharge on the downstream movement of salmon fry, *Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum // J. Fish. Biol. – V. 28. – № 1. – P. 17–28.
- Ishida T.** 1962. Aspects of marine biology of asiatic pink salmon // Symp. on pink salmon. Univ. Brit. Col. – P. 135–142.
- Ishida T.** 1967. Pink salmon in the Far East // Inter. north pacif. fish. commiss. Bull. – № 23. – P. 9–22.
- Ito J.** 1975. Notes on the spawning habits of three species of genus *Tribolodon* in Hokkaido // Sci. Rep. of the Hokkaido fish. hatchery. – № 30. – P. 39–42.
- Iwata A., Hamada K.** 1986. A dwarf male of the arctic lamprey *Lethenteron japonicum* from the Assabu river, Hokkaido, Japan // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – T. 37. – № 1. – P. 17–22.
- Iwata A., Goto A., Hamada K.** 1985. A review of the siberian lamprey, *Lethenteron kessleri* in Hokkaido, Japan. – V. 36. – № 4. – P. 182–190.
- Izumi T., Kojima H., Kasahara N., Ban M., Yamauchi K.** 1984. Downstream migratory behaviour and seawater adaptability in yearling hatchery-reared masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in artificial stream // Sci. Repts. Hokkaido Fish. Hatchery. – № 39. – P. 39–46.
- Johnson L.** 1980. The arctic charr *Salvelinus alpinus* // In: Charrs (ed. E. Balon), the Hague: Junk Publ. – P. 15–98.
- Kanno Y.** 1981. On the history of herring, *Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes, in the brackish lake Notoro, Hokkaido. I. The composition of body length, vertebral numbers and the time of ring formation on the scales // Bulletin of the Fac. of Fish. Hokkaido Universiti. – V. 32. – № 4. – P. 316–328.
- Kawamura H., Mabuchi M., Yonekawa T.** 1983. The japanese huchen, *Hucho perryi* (Brevoort), collected in brackish water lake Akkechi, Eastern Hokkaido Japan // Sci. Rep. of Hokkaido Fish. Hatchery. – № 38. – P. 47–55.
- Kawanabe H., Furucawa-Tanaka T., Maruyama T.** 1985. Interrelations among charrs and trout in japanese streams // Intern. Soc. Of Arctic char fanatics. inform ser. – № 3. – P. 65–71.
- Kimura S.** 1934. Description of the fishes collected from Yangtze-kiang, China, by late Dr. K. Kishinouye and his party in 1927 – 1929 // J. Shanghai Sci. Inst., Sect. III. – V. 1. – P. 11 – 247.
- Kimura S.** 1966. On the life history of the salmonid fish, *Hucho perryi* (Brevoort) found in Nemuro, Hokkaido // Jap. J. Ichthyology. – V. 14. – № 1–3. – P. 17–25.

- Kimura S.** 1977. On the spawning behavior and early life history of the gogi-charr, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // *Sci. Bull. Fac. Agr., Kyushu Univ.* – № 2 – 3. – P. 125–140.
- Komoda N.** 1977. Influence of temperature on the vertebral number of the ayu, *Plecoglossus altivelis* // *Copeia*. – № 3. – P. 572–573.
- Kondo H., Hirano Y., Nakayama V., Miyake M.** 1965. Offshore distribution and migration of pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) based on tagging studies (1958 – 1961) // *Internat. north pacif. fish. comiss. Bull.* – № 17. – P. 213.
- Kubo T.** 1967. Ecological and physiological studies on the Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) in lake Shikaribetsu // *Hokkaido Salmon Hatchery.* – V. 21. – P. 31–43.
- Kubo T.** 1980. Studies on the life history of “masu” salmon (*Oncorhynchus masou*) in Hokkaido // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery.* – № 34 – P. 1–95.
- Kunio A., Kazuhiro N.** 1975. First record of kaluga sturgeon, *Huso dauricus* from Japan // *Jap. J. Ichtyol.* – V. 22. – № 3.
- Kurokawa T., Miyamoto M., Kajima H.** 1985. Smoltification mechanism in underyearling and differentiation process of regressive smolt from underyearling smolt in masu salmon, (*Oncorhynchus masou*), that aquired ability of premature smoltification // *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery.* – № 40 – P. 87–94.
- Kwain W., Chappel J. A.** 1978. First evidens for even-year spawning pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* in lake Superior // *J. Fish. Res. Board. Canada.* – V. 35. – № 10. – P. 1373–1376.
- Kwain W., Lowrie A. H.** 1981. Pink salmon in the Great Lakes // *Fisheries.* – V. 6. – № 2. – P. 2–5.
- Lagler K. F., Wright A. T.** 1962. Predation of the Dolly Varden, *Salvelinus malma* on young salmon *Oncorhynchus* spp. in a estuary // *Trans. Amer. Fish. Soc.* – V. 91. – P. 90–93.
- Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L.** 1985. Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout // *Evolution (USA).* – V. 39. – № 2. – P. 308–314.
- Machidori S., Kato F.** 1984. Spawning populations and marine life of masu salmon (*Oncorhynchus masu*) // *Inter. North. Pacif. Comiss., Bulletin.* – № 43. – 138 p.
- Malmqvist B.** 1980. The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra planeri* Bloch, in a South Swedish-stream // *J. Fish. Biol.* – V. 16. – № 1. – P. 105–114.
- Manzer J. I., Ishida T., Peterson A. E., Hanava M. G.** 1965. Offshore distribution of salmo // *Internat. North. Pacif. Fish. Comiss., Bulletin.* – № 15. – 452 p.
- Mayama H., Ohkuma K., Nomura T., Matsumura K.** 1985. Experimental release of masu salmo, (*Oncorhynchus masou*) smolt into the Shiribetsu river. Adult returns of marked fish released in the spring of 1981 // *Sci. Rep. Hokkaido Salmo Hatchery.* – № 39.– P. 1–16.
- McAllister D. E.** 1963. A revision of the smelt family *Osmeridae* // *Bull. Nat. Mus. Canada.* – 191. – P. 1–53.
- McGregor R. B., MacCrimmon H. R.** 1977. Evidence of genetic and environmetal influences on meristic variation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // *Environ. Biol. Fishes.* – V. 2. – № 1. – P. 25–33.
- McIntyre J.** 1969. Spawning Behavior of the brook lamprey *Lampetra planeri* // *J. Fish. Res. Board. Canada.* – V. 26. – № 12. – P. 1252–1254.
- McNeil W. J.** 1966. Effect of the spawning bed environment on reproduction of pink and chum salmon // *Fish. Bull., U.S. Fish and Wildlife Serv.* – V. 65. – № 2. – P. 495–553.
- McNeil W. J.** 1969. Survival of pink and chum salmon eggs and alevins // *Symposium on salmon and trout in streams. The Univ. of Brit. Columb.* – P. 101–120.
- McPhail J. D.** 1961. A systematic study of *Salvelinus alpinus* complex in Nirth America // *J. Fish. Res. Board. Canada.* – V. 18. – № 5. – P. 798–816.
- Mednikov V. M., Maksimov V. A., Savvaitova K. A.** 1980. Genetic divergence of eurasian charrs // In: *Charrs* (ed. E. Balon), the Hague: Junk Publ. – P. 357–365.
- Medvedeva E. D., Savvaitova K. A.** 1980. Intrapopulation and geographic variability in the skull of charrs // In: *Charrs* (ed. E. Balon), the Hague: Junk Publ. – P. 435–441.
- Merrell T.** 1962. Freshwater survival of pink of Sashin Creek // *Symp. on pink salmon* // *Univ. Brit. Col.* – P. 145–151.
- Mishima S. A.** 1975. A biological study of the anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) distributed in the west coast of the Kamchatka in the summer season 1972 – 1974 years // *Bull. Fac. Fish., Hokkaido. Univ.* – V. 26. – № 2. – P. 154–168.
- Moore J. W.** 1975. Distribution, movements and mortality of anadromous arctic char *Salvelinus alpinus* L. in Cuberland Sound area, Baffin Island // *J. Fish. Res. Board. Canada.* – V. 7. – № 3.
- Moore J. W., Moore J. A.** 1974. Food and growth of arctic charr *Salvelinus alpinus* in Cumberland Soud area of Baffin Island // *J. Fish. Biol.* – № 6. – P. 79–92.
- Mori T.** 1928. On the freswater fishes from the Yalu river, Korea with description of new species // *J. Chosen Nat. Hist. Soc.* – V. 6. – P. 8–24.
- Morrow J. E.** 1980. Analysis of the Dolly Varden charr *Salvelinus malma* of Northwestern North America and Northeastern Siberia // In: *Charrs* (ed. E. Balon), the Hague: Junk Publ. – P. 323–338.
- Morton W. M.** 1982. Comparative catches and food habits of Dolly Varden and arctic charrs, *Salvelinus malma* and *S. alpinus*, at Karluk, Alaska, in 1939 – 1941 // *Environ. Biol. Fishes.* – V. 7. – № 1. – P. 7–28.
- Nakamura M.** 1963. Keys to the freshwater fishes of Japan // *Nakaryukan.* – 258 p.
- Nakamura M.** 1969. Cyprinid fishes of Japan – Studies on life history of Cyprinid fish of Japan // *Res. Inst. for Nat Recources. Tokyo.* – 315 p.

- Narver D. W., Dahlberg M. L.** 1965. Estuarine food of Dolly Varden of Chignik Alaska // Trans. Amer. Fish. Soc. – V. 94. – P. 405–408.
- Neave F.** 1952. “Even-year” and “odd-year” pink salmon populations // Trans. Royal. Soc. Canada. – 1952. – Ser. 2, 46. – P. 55–70.
- Neave F.** 1953. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia // J. Fish. Res. Board. Canada. – V. IX. – № 9. – P. 450–491.
- Neave F.** 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus* // Trans. Amer. Fish. Soc. – V. LII. – Ser. III. – Sec. V. – P. 25–39.
- Neave F., Yonemori T., Bakkala R. G.** 1976. Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific Ocean // INPFC Bull. – № 35. – 79 p.
- Needham P. R., Vaughan T. M.** 1952. Spawning of the Dolly Varden, *Salvelinus malma*, in Twin Creek, Idaho // Copeia. – № 3. – P. 197–199.
- Nilsson N. A.** 1963. Interaction between trout and char in Scandinavia // Trans. Amer. Fish. Soc. – V. 92. – P. 276–285.
- Nilsson N. A.** 1965. Food segregation between salmonid species in North Sweden // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. – V. 46. – P. 57–78.
- Nordeng H., Andersen R.** 1985. Life history of resident descendants of anadromous charr (*Salvelinus alpinus*) // Inter. Soc. of arctic charr fanatics. Inform. ser. – № 3. – P. 100–104.
- Nordeng H., Hindar K.** 1985. Gill raker and pyloric caeca numbers in natural, transplanted and reared arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Inter. Soc. of arctic charr fanatics. Inform. ser. – № 3. – P. 110–117.
- Nordeng H., Skurdal J.** 1985. Morth segregation and transformation in a natural population of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Inter. Soc. of arctic charr fanatics. Inform. ser. – № 3. – P. 89–104.
- Nunan Ch. P., Noakes D. L.G.** 1985a. Light sensitivity and substrate penetration by eleutheroembryos of brook (*Salvelinus fontinalis*) and lake charr (*Salvelinus namaycush*) and their F1 hybrid, splake // “Exp. Biol.” – V. 44. – № 4. – P. 221–228.
- Nunan Ch. P., Noakes D. L.G.** 1985b. Response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) embryos to current flow in simulated substrates // “Can. J. Zool.” – V. 63. – № 8. – P. 1813–1815.
- Okada Y.** 1960. Studies on the charrs found in Japanese waters // Jap. Wildlife Bull. – № 18. – P. 3–70.
- Okazaki T.** 1982a. Geographical distribution of allelic variations enzymes in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, river population of Japan and effects of transplantation // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – V. 48. – P. 1525–1535.
- Okazaki T.** 1982b. Genetic study on population structure in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Far Seas Fisheries Research Laboratory Bull. – № 19. – P. 25–116.
- Oshima M.** 1961. Studies on the charrs found in Japanese waters // Jap. Wildlife Bull. – № 18. – P. 3–70.
- Prawochensky R., Kolder W.** 1968. Synopsis of biological data on *Hucho hucho* (Linnaeus, 1758) // FAO Fisheries Synopsis. – № 22. – 14 p.
- Pritchard A. L.** 1936. Stomach content analyses of fishes preying upon the young of Pacific salmon during the fry migration at McClinton Creek, Masset inlet, British Columbia // Can. Field. – Nat. – V. 50. – P. 104–105.
- Pritchard A. L.** 1937. Variation the time of run, sex proportion, size and egg content of adult pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) at McClinton Creek, Masset inlet, B. C. J. // Biol. Board Canada. – V. 3. – № 5. – P. 403–416.
- Pritchard A. L.** 1948. Efficiency natural propagation of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in McClinton Creek inlet B.C. // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. XII. – № 5. – P. 224–236.
- Purvis H. A.** 1970. Growth, age at metamorphosis, and sex ratio of northern brook lamprey in tributary of southern Lake Superior // Copeia. – № 2. – P. 326–332.
- Regier H. A.** 1980. Epilogue: understanding of charrs and need for a “charr watch” // In: Charrs (ed. E. Balon), the Hague: Junk Publ. – P. 889–893.
- Revert L. A.** 1962. A preliminary study of the migration and growth of the Dolly Varden charr in Kitoi Bay, Alaska // Alaska Dept. of Fish and Game Inform. Leaflet. – № 17. – P. 1–6.
- Ricker W. E.** 1962. Regulation of the abundance of pink salmon populations // Symp. on Pink Salmon, Univ. Brit. Col. – P. 155–202.
- Ricker W. E.** 1972. Heredity and environmental factors affecting certain salmonid populations // Stock Concept in Pacific Salmon, Mac Millan lectures in fisheries, Vancouver: Univ. Brit. Columbia. – P. 19–160.
- Ricker W. E.** 1980. Changing in the age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Canadian Techn. Rep. of Fish. and Aquat. Sci. – № 930. – 99 p.
- Ricker W. E., Bilton H. T., Aro K. V.** 1978. Causes of the decrease in size of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Fish and Marine Service Canada Techn. Rep. – № 820. – 93 p.
- Roberts R. A.** 1971. Preliminary observations on the ionic regulations of the arctic char *Salvelinus alpinus* // J. Exp. Biol. – V. 55. – P. 213–222.
- Roos J. F.** 1959. Feeding habits of the Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) at Chignik, Alaska // Trans. Amer. Fish. Soc. – V. 88. – P. 253–260.
- Sano S., Abe S.** 1967. Ecological studies of masu salmon (*Oncorhynchus masu Brevoort*). The observations on the smolt in the coastal water // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. – № 21. – P. 1–10.
- Savvaitova K. A.** 1980. Taxonomy and biogeography of charrs in the Palearctic // In: Charrs (ed. E. Balon), the Hague: Junk Publ. – P. 281–295.
- Seagle H. H., Jr. and J.W. Nagel** 1982. Life cycle and fecundity of the american brook lamprey, *Lampetra appendix*, in Tennessee // Copeia. – № 2. – P. 362–366.

- Shapovalov L., Taft A.** 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddall Creek California and recommendation regarding their management // Calif. Dep. Fish. and Game, Fish. Bull. – № 98. – 375 p.
- Sheridan W. L.** 1962. Relation of stream temperatures to timing of pink salmon escapements in Southeast Alaska // Symp. on pink salmon. Univ. Brit. Col. – P. 87–102.
- Shirashi Y., Takunaga E.** 1958. Spawning and its physical environment of pondsmelt (*Hypomesus olidus*) in lake Sagami // Bull. Freshwater Fis. Res. Lab. Tokyo. – V. 8. – № 1. – P. 33–43.
- Skreslet S. I.** 1973. Group segregation in landlocked arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) of Jan. Mayen Island in relation to the charr problem // Astarte. – № 6. – P. 55–58.
- Skud B. E.** 1958. Relation of adult pink salmon to time of migration and fresh water survival // Copeia. – № 3. – P. 170–176.
- Smith R. L., Paulson A. C.** 1977. Osmoregulatory seasonality and freezing avoidance in some fishes from subarctic eelgrass community // Copeia. – № 2. – P. 362–369.
- Sprules W. M.** 1952. The arctic charr of the west coast of Hudson Bay // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 9. – № 1. – P. 1–15.
- Sugiwaka K., Kajima H.** 1979. Studies on the smolt of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Atsuta River. Age and ecology of smolts in 1978 // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Hatchery. – № 34. – P. 25–39.
- Tabeta O., Tsukahara H.** 1964. The spawning habits of the anadromous Ugui-minnow, *Tribolodon hakonensis hakonensis* (Gunther) with reference to the fishery in the northern Kyushu // Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. – V. 21. – № 2/3. – P. 215–225.
- Takagi K., Aro K. V., Hartt A. C., Dell M. B.** 1981. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in offshore water of the North Pacific Ocean // Intern. North. Pacif. Fish. Commis. Bull. – № 40. – 195 p.
- Tanaka H.** 1969. Ecological studies of pond smelt, *Hypomesus transpacificus nipponensis* McAllister. I. On existence of two population in Ishikari Bay and their, probable origin // Sci. Rep. of Hokkaido Fish. Hatchery. – № 24. – P. 89–96.
- Tanaka H.** 1970. Habitats and environmental conditions of pond smelt *Hypomesus olidus*, in Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish. Hat. – № 25. – P. 113–117.
- Tanaka S.** 1965. A review of the biological information on masu salmon (*Oncorhynchus masou*) // North. Pacif. Fish. Commis. Bull. – № 16. – P. 75–135.
- Tanaka S.** 1970a. Symposium on growth of fishes // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – V. 36. – № 36. – P. 324–331.
- Tanaka T.** 1970b. Studies on the fishery biology of Alaska pollack (*Theragra chalcogramma*) in the northern Japan sea // Sci. Rep. Yjk. Fish. exper., st. – № 12. – P. 1–11.
- Tripp D., McCart P.** 1983. Effect of different coho stocking strategies on coho and cutthroat trout production in isolated headwater streams // Canadian Techn. Rep. of Fish. and Aquat. Sci. – № 1212. – 176 p.
- Vernon E. H.** 1962. Pink salmon population of the Fraser river system // Symp. on pink salmon. Univ. Brit. Col. – P. 53–58.
- Vladykov V. D.** 1963. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution // Trans. Roy. Soc. Canada. Fourth. Sec. 3, Ser. – № 1. – P. 459–505.
- Vladykov V. D., Follett W. I.** 1967. The teeth of lampreys (Petromizonidae): their terminology and use in a key to the Holarctic genera // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 24. – P. 1067–1075.
- Vladykov V. D., Kott E.** 1978. A new nonparasitic species of Lethenteron Creaser and Hubbs 1922 (Petromizonidae) from Hokkaido, Japan // Can. J. of zoology. – V. 56. – № 8. – P. 1792–1800.
- Vladykov V. D., Kott E.** 1979. List of northern hemisphere lampreys (Petromizonidae) and their distribution // Dep. of Fish and Oceans, Ottawa, Miscellaneous special publication. – V. 42. – 30 p.
- Wales J. H.** 1962. Introduction of pond smelt from Japan into California // Calif. Fish. and Game. – V. 48. № 2. – P. 141–142.
- Ward F. J.** 1959. Character of the migration of pink salmon to spawning ground in 1957 // Internat. North Pacif. Fish. Commis. Bull. – № 10. – 70 p.
- Wickett W. P.** 1951. The coho salmon population on Nile Creek // Fish. Res. Bd. Canada. Pac. Prog. Rep. – № 89. – P. 88–89.
- Wickett W. P.** 1958. Review of certain environmental factors affecting the production of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Bd. Canada. – V. 15. – P. 1103–1126.
- Wynne-Edwards V. C.** 1962. Animal dispersion on relation to social behaviour // Edinburgh. – 261 p.
- Wynne-Edwards V. C.** 1964. Population control in animals // Scient. Amer. – V. 211. – № 2. – P. 411–418.
- Yamada Y.** 1963. Normal development stages of the pond smelt, *Hypomesus olidus* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – № 14. – P. 121–126.
- Yamashiro S.** 1965. Age and growth of the ito (*Hucho perryi*) in Northeastern Hokkaido // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – V. 31. – P. 1–7.
- Yamauchi K., Koide N., Adachi S., Nagahama Y.** 1984. Changes in seawater adaptability and blood thyroxine concentrations during smoltification of the masu salmon, *Oncorhynchus masou* and the amago salmon *Oncorhynchus rhodurus* // Aquaculture. – V. 42. – № 3–4. – P. 247–256.
- Yanagawa A.** 1978. Embryonic development and fry of the kyuruiuo *Osmerus eperlanus mordax* (Mitchil) // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – V. 29. – № 3. – P. 195–198.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	5
Глава I. Физико-географическая характеристика Сахалина.....	8
Глава II. Материалы и методика.....	10
Глава III. Минюги рода <i>Lethenteron</i> Creaser et Hubbs.....	13
Выводы.....	21
Глава IV. Тихоокеанская сельдь <i>Clupea pallasii</i> Valenciennes.....	22
Выводы.....	30
Глава V. Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum).....	31
Популяционная структура горбуши.....	31
Воспроизводство горбуши.....	45
Долгопериодные изменения размеров горбуши.....	54
Промысел.....	56
Экология молоди горбуши в период ската.....	59
Выводы.....	70
Глава VI. Кета <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum).....	72
Популяционная структура.....	72
Особенности популяций кеты.....	75
Сроки нерестового хода и нереста осенней кеты.....	76
Длина, масса и плодовитость кеты.....	77
Возрастной состав кеты.....	77
Долгопериодные изменения биологических показателей осенней кеты.....	78
Воспроизводство запасов.....	80
Промысел.....	87
Экология молоди кеты в период ската.....	89
Выводы.....	95
Глава VII. Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum).....	97
Выводы.....	106
Глава VIII. Сима <i>Oncorhynchus masu</i> (Brevoort).....	107
Выводы.....	118
Глава IX. Голец <i>Salvelinus alpinus</i> complex (Linnaeus).....	119
Систематика.....	119
Миграции.....	124
Возрастной состав, рост, плодовитость и соотношение полов.....	125
Питание.....	129
Промысел.....	135
Выводы.....	135
Глава X. Кунджа <i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas).....	136
Систематика.....	136
Миграции.....	137
Возраст, размеры, созревание, плодовитость.....	138
Нерест.....	142
Питание.....	143
Промысел.....	145
Выводы.....	146
Глава XI. Род таймени <i>Hucho</i> Gunther.....	147
Промысел.....	156
Выводы.....	156
Глава XII. Тихоокеанская корюшка <i>Osmerus mordax dentex</i> Steindachner.....	157
Выводы.....	166
Глава XIII. Малоротые корюшки рода <i>Hypomesus</i> Gill.....	168
Систематика.....	168
Экология <i>Hypomesus olidus</i>	176
Экология размножения <i>Hypomesus nipponensis</i>	181
Выводы.....	185

Глава XIV. Дальневосточные краснопёрки рода <i>Tribolodon</i>	186
Систематика.....	186
Миграции.....	189
Размножение.....	190
Эмбриональное развитие.....	192
Размеры производителей.....	201
Соотношение полов.....	202
Возраст.....	203
Плодовитость.....	205
Экологический параллелизм между дальневосточными краснопёрками и тихоокеанскими лососями.....	206
Промысел.....	206
Выводы.....	207
Глава XV. Амурский сиг <i>Coregonus ussuriensis</i> и калуга <i>Huso dauricus</i>	208
Глава XVI. Теоретические и прикладные следствия.....	211
Генезис фауны проходных рыб Японского моря и сопредельных частей Охотского моря	211
Функциональный смысл предзимовальных рыб.....	212
О соотношении понятий "хоминг" и "популяционная структура".....	213
Некоторые свойства популяций низшего иерархического уровня у проходных рыб.....	214
Предварительный опыт классификации стратегий нереста рыб на основе популяционного подхода.....	217
Система управления популяцией кеты р. Тымь.....	218
Резервы увеличения вылова горбуши на острове Сахалин.....	221
Заключение и выводы.....	224
Литература.....	227

CONTENTS

Introduction.....	5
Chapter I. Physical and geographical characteristics of Sakhalin.....	8
Chapter II. Materials and methods.....	10
Chapter III. Lampreys, genus <i>Lethenteron</i> (Creaser et Hubbs).....	13
Conclusions.....	21
Chapter IV. California herring, <i>Clupea pallasii</i> (Valenciennes).....	22
Conclusions.....	30
Chapter V. Pink salmon, <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum).....	31
Structure of pink salmon population.....	31
Reproduction of pink salmon.....	45
Changes of long duration in sizes of pink salmon.....	54
Fisheries.....	56
Ecology of pink salmon juveniles while seaward run.....	59
Conclusions.....	70
Chapter VI. Chum, <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum).....	72
Structure of population.....	72
Peculiarities of chum populaion.....	75
Terms of autumn chum spawning run and spawning.....	76
Length, mass and fecundity of chum.....	77
Age composition of chum.....	77
Changes of long duration in biological characterics of autumn chum.....	78
Reproduction of stocks.....	80
Fisheries.....	87
Ecology of chum juveniles while seaward run.....	89
Conclusions.....	95
Chapter VII. Coho salmon, <i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum).....	97
Conclusions.....	106
Chapter VIII. Masu, <i>Oncorhynchus masu</i> (Brevoort).....	107
Conclusions.....	118
Chapter IX. Arctic char, <i>Salvelinus alpinus</i> complex (Linnaeus).....	119
Systematics.....	119
Migrations.....	124
Age composition, growth, fecundity, and sex ratio.....	125
Feeding.....	129
Fisheries.....	135
Conclusions.....	135
Chapter X. Kundzha, <i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas).....	136
Systematics.....	136
Migrations.....	137
Age, sizes, maturation, fecundity.....	138
Spawning.....	142
Feeding.....	143
Fisheries.....	145
Conclusions.....	146
Chapter XI. Taimens, <i>Hucho</i> (Giinther).....	147
Fisheries.....	156
Conclusions.....	156
Chapter XII. Arctic smelt, <i>Osmerus mordax dentex</i> (Steindachner).....	157
Conclusions.....	166
Chapter XIII. Pond smelts, genus <i>Hypomesus</i> (Gill).....	168
Systematics.....	168
Ecology of <i>Hypomesus olidus</i>	176
Ecology of <i>Hypomesus nipponesis</i> reproduction.....	181
Conclusions.....	185

Chapter XIV. Redfiens, genus <i>Tribolodon</i>	186
Systematics.....	186
Migrations.....	189
Reproduction.....	190
Embryonic development.....	192
Sizes of spawners.....	201
Sex ratio.....	202
Age.....	203
Fecundity.....	205
Ecological parallelism between redfins and Pacific salmon.....	206
Fisheries.....	206
Conclusions.....	207
Chapter XV. Ussuri whitefish, <i>Coregonus ussuriensis</i> and kaluga sturgeon, <i>Huso dauricus</i>	208
Chapter XVI. Theoretical and appied consequences.....	211
Genesis of fauna of diadromous fishes of the Sea of Japan and contiguous parts of the Sea of Okhotsk.....	211
Functional sense of prewintering fishes.....	212
On ratio between notions "homing" and "structure of population".....	213
Some properties of low hierarchic level populations in diadromous fishes.....	214
Prior experimence in classification of fish spawning strategies on the basis of population approach.....	217
System of management by chum population in the TyT River.....	218
Reserves of increase of pink salmon catch near Sakhalin.....	221
Inference and conclusions.....	224
Literature.....	227

О.Ф. ГРИЦЕНКО

**ПРОХОДНЫЕ РЫБЫ ОСТРОВА САХАЛИН
(СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ, ПРОМЫСЕЛ)**

Заведующая редакцией *Г. П. Короткова*
Редакторы *Т. Б. Агафонова, А. А. Нейман*
Корректор *Е. П. Яковлева*
Художественный редактор *Е. Э. Дятлова*
Компьютерная верстка *И. И. Алиевой*

ЛР № 020636 от 30.09.97

Подписано в печать 07.09. 2002. Формат 60x84 1/8.
Печ. л. 31. Тираж 300 экз. Заказ № 20

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17.
Тел. (095) 264-65-33
Факс (095) 264-91-87
ОАО "ВТИ"
127576, Москва, ул. Илимская, 7.

