

УДК 597-19 (571.6)

Состав ихтиофауны и особенности биологии рыб южных Курильских островов в связи с абиотическими условиями и происхождением водоемов

Л.К. Сидоров (ВНИРО), М.Ю. Пичугин (МГУ)

В состав южных Курильских островов традиционно входят два крупных острова из Большой Курильской гряды (Кунашир и Итуруп) и ряд небольших островов Малой Курильской гряды (Шикотан, Полонского, Зеленый, Анучина, Юрия, Танфильева). Удаленность Южных Курил от административного центра Сахалинской области, отсутствие постоянных транспортных связей и режим пограничной зоны, осуществляемый до настоящего времени, в значительной мере препятствовал и препятствует как научным исследованиям, так и проведению разумной и экономически обоснованной эксплуатации природных ресурсов островов. В основном научные изыскания ихтиологов здесь были направлены на изучение особенностей биологии и воспроизводства наиболее рентабельных лососевых рыб, в первую очередь – горбуши и кеты [Иванков, 1968а, 1968б, 1971; 1985; Иванков, Андреев, 1972; Каев, 2003]. К сожалению, даже имеющиеся научные разработки не внедрены в повседневную практику организации промысла и рыбоводства: учет численности производителей и заполнение нерестилищ не оцениваются даже в контрольных водоемах, промысел ведется “на авось”, пойманная рыба, не успевшая попасть в холодильник, пропадает и выбрасывается в лес. Очень высока доля браконьерства, при котором вырезается только икра лососей. Это едва ли не единственная возможность заработка люмпенизированного населения и пограничников. Экономическое и социальное развитие островов, по-видимому, не входит в ближайшие планы государства.

В последнее десятилетие научные исследования ихтиофауны на Южных Курилах сведены к мониторингу заходов производителей горбуши и кеты в некоторые нерестовые реки.

Ныне интерес к оценке разнообразия ихтиофауны и изучению отдельных таксонов рыб в водоемах южных островов возрос, что обусловлено участием иностранных исследователей и финансированием научных изысканий, а также осознанием важности сохранения природных территорий, не затронутых человеческой деятельностью. Возрастает роль международного экологического туризма. В связи с этим необходимо сформировать целостное представление о фауне Курильских островов, что невозможно без знания систематического положения, популяционной структуры и основных черт биологии островных популяций рыб. Это необходимо и для создания современного лососевого хозяйства Южных Курил, и для организации охраны и мониторинга уникальных водоемов.

Наши работы были направлены на изучение видового состава рыб, обитающих в водоемах южных Курильских островов, уточнения их таксономического статуса, популяционной структуры, распространения, особенностей биологии и соотношения численности отдельных видов в связи с гидрологическими характеристиками водоемов.

Были поставлены следующие задачи:

1. Изучить и уточнить состав ихтиофауны в пресных водоемах Южных Курильских островов.
2. Составить и уточнить списки видов рыб отдельных водоемов.
3. Изучить и оценить особенности биологии, популяционную структуру и соотношение численности отдельных видов в связи с характером водоема.

Материал и методика

Экспедиция ВНИРО продолжила изучение ихтиофауны островов, начатое ранее другими исследователями [Ikeda, 1933, 1935, 1939; Таранец, 1936; Miyadi, 1937, 1938; Берг 1948, 1949; Веденский, 1949; Takajasu et al., 1955; Савваитова, 1966; Ключарева, 1967; Ключарева, Световидова, 1968; Иванков, 1968а, 1968б, 1985; Иванков, Андреев, 1972; О сезонных группах..., 1974; Андреев и др., 1978; Броневский, 1985; Каев, 1986, 2003; Зюганов, 1991; Saruwatari et al., 1997; Pietch et al., 2001; Гриценко и др., 2002; Шедько, 2002]. Материал был собран в августе 2000 г. в реках о. Шикотан, сентябре 2000 г. и июле 2001 г. в реках и озерах о. Кунашир, в августе 2001 г. и июне-июле 2002 г. в реках и озерах о. Итуруп (рис. 1 и 2).

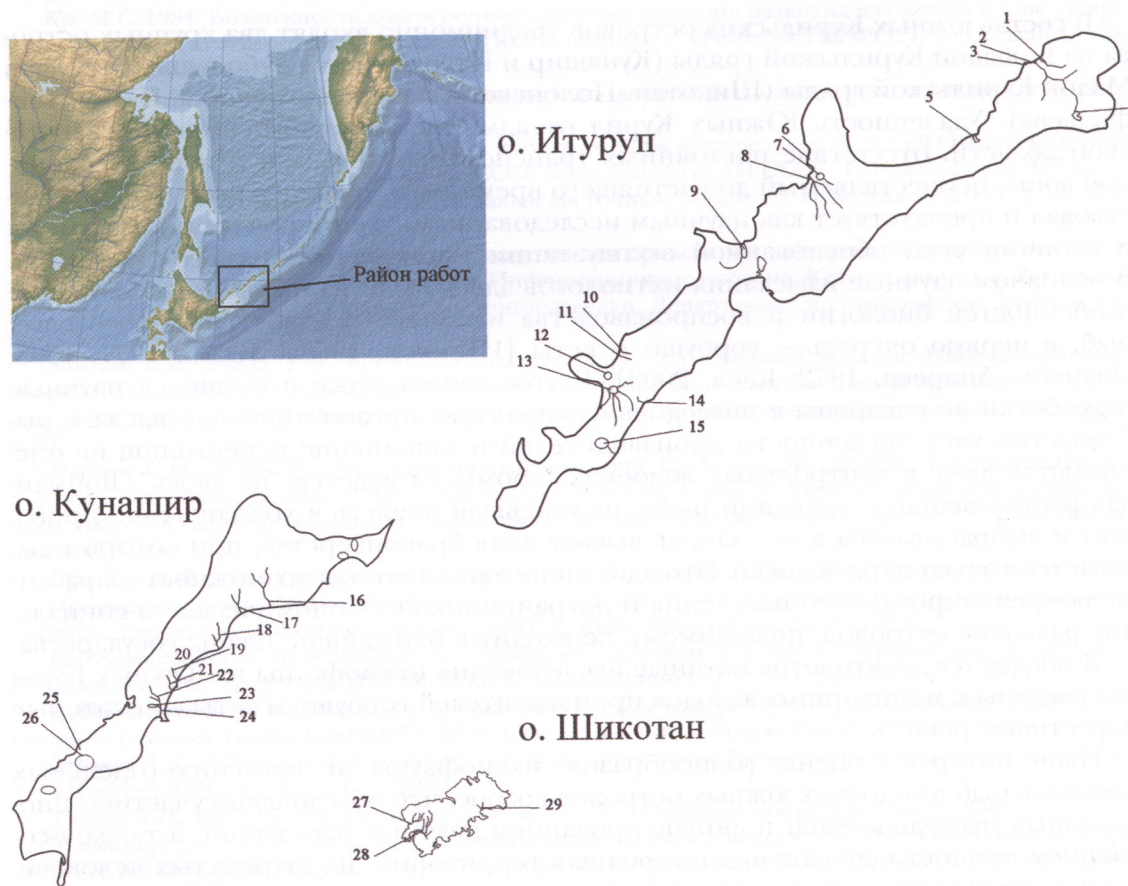


Рис. 1. Водоемы:

- остров Итуруп:** 1 – ручей Активный; 2 – река Славная; 3 – ручей Безымянный;
 4 – озеро Славное; 5 – озеро Сопочное; 6 – озеро Будо; 7 – озеро Лебедино; 8 – река Курилка;
 9 – озеро Куйбышевское; 10 – ручей Рыбацкий 1; 11 – ручей Рыбацкий 2 и 3;
 12 – озеро Лесозаводское; 13 – озеро Доброе; 14 – ручей Йодный; 15 – озеро Красивое;
- остров Кунашир:** 16 – река Тятина; 17 – река Саратовская; 18 – река Большева; 19 – река Первый Водопад; 20 – река Второй Водопад; 21 – река Прозрачная; 22 – река Первая лучевая;
 23 – озеро Серебряное; 24 – река Серебрянка; 25 – озеро Безымянное; 26 – озеро Песчаное;
- остров Шикотан:** 27 – река Звездная; 28 – река Островная; 29 – река Димитрова



Озеро Сопочное (о.Итуруп)

А



Озеро Лебединое (о. Итуруп)

Б



Горное озеро Красивое (о. Итуруп)

В



Река Урумпет (вытекает из оз. Красивое)

Г



Устье р. Тятина (о. Кунашир)

Д



Река Тятина (среднее течение)

Е



Река Саратовка (среднее течение)

Ж

Рис. 2. Водоемы островов Итуруп и Кунашир:

А – озеро Сопочное (о.Итуруп); Б – озеро Лебединое (о.Итуруп); В – горное озеро Красивое (о.Итуруп); Г – река Урумпет (вытекает из оз. Красивое); Д – устье р.Тятина (о.Кунашир); Е – р.Тятина (среднее течение); Ж – р.Саратовка (среднее течение)

Сбор научных материалов осуществлялся во время пеших обходов пресноводных водоемов и обловов собственными силами с использованием жаберных сетей размером ячеи 10–40 мм, мальковой волокуши, сети Киналева и удебных снастей. Места сбора определялись с использованием опросной информации, полученной от сотрудников рыбохраны, заповедника “Курильский” и местных ихтиологов, рыбоводов и рыбаков. В исследуемых водоемах оценивали температуру воды, характер грунтов, описывали типичные станции обитания рыб разных видов.

Пойманных рыб подвергали биологическому анализу по общепринятым методикам, частично изучали морфологически в свежем виде, частично фиксировали в 5%-ном формальдегиде и позднее исследовали в лаборатории систематики и экологии рыб кафедры ихтиологии МГУ им. М.В.Ломоносова и в лаборатории прибрежных исследований ВНИРО. При морфометрическом анализе промеры и просчеты проводились по стандартным для каждой группы схемам [Правдин, 1966], все модификации в оценке пластических и меристических признаков отмечали в публикациях [Гриценко и др., 2002; Пичугин и др., 2003; 2004; Сидоров, Пичугин, 2004]. Счетные признаки у всех рыб оценивали с использованием бинокулярной лупы. Перед просчетом меристических признаков костные элементы окрашивали ализарином [Якубовски, 1970]. Такая методика хорошо контрастирует мелкие кости и значительно повышает точность оценки сериальных элементов (жаберных тычинок и лучей, чешуй, лучей в плавниках, позвонков, предорзалий и т.д.). Возраст рыб оценивали по шлифам отолитов или чешуе, либо по двум регистрирующим структурам одновременно.

Характеристика исследованных водоемов

Пресные водоемы южных Курильских островов весьма разнообразны по происхождению, гидрологическим характеристикам и динамике температур. Наиболее многочисленны на островах мелкие ручьи и реки горного и полугорного типа с галечниковым или галечниково-песчаным грунтом, быстрым течением, часто небольшим равнинным участком в устье, при впадении в море (табл. 1, см. рис. 2, Г–Ж). Часть рек обрывается в море водопадами. Различия в температуре воды таких водоемов и ее динамике в значительной степени зависят от преобладающего типа питания (дождевое, ледниковое, грунтовое), протяженности водотока и высоты его верховий над уровнем моря. Например, река Тятиня (см. рис. 2, Д–Е), самая большая и протяженная река о.Кунашир, стекает со склонов самого высокого на Курилах вулкана Тяти, в значительной степени питается его ледниками и потому является одной из самых холодных на этом острове. Максимальная температура воды обычно наблюдается в августе и достигает в реках о.Шикотан и некоторых реках о.Кунашир 14–15° С, а минимальная температура приходится на февраль и составляет, по информации Курильской ГМС, в реках о.Итуруп около 1,8° С.

Озера на островах Итуруп и Кунашир весьма многочисленны и разнообразны, а на о. Шикотан отсутствуют. Большинство озер, включая исследованные нами, лагунного происхождения. Это остатки прежних морских заливов или проливов [Корсунская, 1958]. При своем образовании они отделялись от моря постепенно, на их уровень и состав воды длительное время влияли приливно-отливные течения. В более поздней стадии сток в море осуществлялся лишь через узкую протоку или речку, озера постепенно опреснялись водами впадающих в них рек [Ключарева, 1967]. Основные различия в характеристике таких водоемов связаны с их глубиной, преобладающими грунтами дна и температурным режимом (см. табл. 1), а особенности ихтиофауны — также с возрастом и скоростью распреснения [Абросов, 1987]. Максимальная температура воды в мелких лагунных озерах (Серебряное, Лебединое и др.) может в июле — августе достигать 18–20° С.

Весьма многочисленны озера вулканического происхождения, большая часть которых расположена на значительной высоте, часто имеет выходы ядовитых серных источников либо в зимнее время промерзает до дна и потому безжизненна. Некоторые озера труднодоступны, и информация об их гидрологии и фауне

Таблица 1. Характеристика исследованных водоемов

| Водоем | Сток | Тип | t, °С* | Протяженность, км | Преобладающая ширина, м | Глубина, м** | Характер дна | Примечание |
|-----------------------|--|-----------------------|--------|-------------------|-------------------------|----------------------|---|---|
| <i>Остров Итуруп</i> | | | | | | | | |
| ручей Активный | Перегорожен***, Охотское море | Горная | 7 | 3,3 | 2 | 0,2-1,0 (0,4) | На перекатах каменисто-галечное с наличием валунов, выступающих из воды | До середины 90-х гг. работал лососевый рыболовный завод, построенный японцами, который прекратил свою деятельность из-за селя, заурядившего русло |
| река Славная | Охотское море | Горная, полугорная | 8 | 22 | 20-30 | 0,4-3,7 (0,8-1,5) | На перекатах каменисто-галечное с наличием валунов, выступающих из воды; на плесах — песчано-галечное, на порогах и водопадах — скальное | Одна из самых больших рек острова |
| ручей Безымянный | Селевая перемычка, Охотское море | Полугорный | 7 | 0,3 | 0,5 | 0,2-0,3 (0,2) | Зайленные песок и галька, лежащие на каменной основе | Обнаружена популяция самой мелкой и тугорослой ручьевой мальмы численностью не более 400 особей |
| озеро Сопочное | Охотское море | Лагунное | 12 | 3 | 800 | 1,0-21,5 (9) | Песчано-галечное с наличием камня в прибрежной полосе | На мелководьях южного берега имеются обширные выходы грунтовых вод. Вода без привкуса и запаха, зеленовато-желтого цвета. В конце августа наблюдалась интенсивное цветение воды |
| озеро Будо | Бесточное | ? | 6 | 0,2 | 20 | 1,0-5,0 (3) | Крупные зайленные валуны | |
| река Курилка | Охотское море | Горная, полугорная | 7 | 21,5 | 10-25 | 0,1-7 (0,5-1,0) | Каменисто-галечное, местами скальное с наличием большого количества крупного обкатанного камня, выступающего из воды; в нижнем течении — песчано-галечное, на плесах — песчаное | Одна из самых больших рек острова. Функционирует рыболовный завод |
| озеро Лебединое | р. Курилка | Лагунное | 17-18 | 1,7 | 650 | 0,3-2,4 (1,8) | Песчано-галечное с наличием мелкого камня; в западной и южной частях — илистое, имеется высшая водная растительность | Западная часть мелководна, глубина не более 0,5 м |
| озеро Куйбышевское | Охотское море | -" | 14 | 1,3 | 1500 | 0,2-1,0 (0,5) | Песчано-галечное с наличием мелкого камня | Изда ветров на озере отмечается постоянное волнение |

| Водоем | Сток | Тип | t, °С* | Протяжен- ность, км | Преобла- дающая ширина, м | Глубина, м** | Характер дна | Примечание | |
|---|-------------------------------|-----------------------|--------|------------------------|---------------------------------|-------------------|---|--|--|
| ручей Рыбацкий 1 | Перегорожен, Охотское море | Горный | 8 | 4 | 1,5-2 | 0,2-1,0 (0,3) | Галечник с крупными валунами, мес- тами небольшие песчаные линзы | Скорость течения от 0,5 м/с на ши- роких участках до 1,5 м/с на пере- катах | |
| ручей Рыбацкий 2 | То же | То же | 8 | 3 | 1 | 0,1-0,5 (0,2) | То же | То же | |
| ручей Рыбацкий 3 | "- | "- | 8 | 3 | 0,7 | 0,05-0,3 (0,2) | "- | "- | |
| озеро Лесозаводское | Бессточное | Лагунное | 10 | 1,5 | 1500 | 1,0-2,0 (0,8) | Вулканический песок | - | |
| озеро Доброе | р. Тихая, Охот- ское море | "- | 12 | 2,3 | 1500 | 1,0-2,2 (1,5) | Грунт песчано-галечный, в некоторых участках ил | Прибрежная часть заболочена | |
| ручей Иодный | Тихий океан | Долинный | 8 | 4 | 1 | 0,2-1,0 (0,3) | Грунт - заиленный песок с кусоч- ками вулканической пемзы | Вероятно устье часто замыкается | |
| озеро Красивое | То же | Горное кра- терное | 12 | 2,5 | 3000 | 1,0-48,0 (22) | Дно песчано-галечное с наличием камня | В 40-х гг. построен японский рабоводный завод, функционировал около 2-х лет | |
| <i>Остров Кунашир</i> | | | | | | | | | |
| река Первая Лучевая | "- | Горная | 8 | 3 | 1 | 0,1-0,5 (0,2) | Песчаный грунт с крупными валунами | - | |
| река Прозрачная | "- | То же | 7 | 4 | 1 | 0,1-0,5 (0,2) | "- | - | |
| река Первый Водопад | "- | "- | 7 | 2 | 1 | 0,1-0,5 (0,2) | Галька | В нижнем течении обрывается к мо- рю каскадом небольших водопадов, не проходимых для рыб | |
| река Второй Водопад | "- | "- | 7 | 3 | 1 | 0,1-0,5 (0,2) | "- | "- | |
| озеро без наз- вания вблизи оз. Серебряного | Бессточное | Лагунное | 7 | 0,5 | 200 | ? | Песок | - | |

| Водосм | Сток | Тип | t, °С* | Протяжен- ность, км | Преобла- дающая ширина, м | Глубина, м** | Характер дна | Примечание |
|---------------------|---------------|--------------------------|--------|------------------------|---------------------------------|------------------|---|---|
| река Большышева | Охотское море | Полугорная | 9 | 2,5 | 1,0-12,0 (2) | 0,5-2,0 (0,7) | Песчаный грунт с крупными валунами | В нижнем течении реки имеется 2 естественных плотины высотой около 1 м каждая, образованных лавой, плотины проходимы для тихоокеанских лососей и проходных голец только при высоком уровне воды |
| река Саратовка | Тихий океан | Полугорная | 7 | 3,5 | 1,0-12,0 (2) | 0,5-2,0 (0,7) | - | - |
| река Тятина | То же | Горная, полу- горная | 7-9 | 18 | 0,3-31,0 (10) | - | Каменисто-галечное, с наличием валунов, выступающих из воды. В среднем и нижнем течении встречаются каменисто-галечные косы | Самая полноводная река на острове |
| озеро Песчаное | - | Лагунное | 16-17 | 4,5 | 2400 | 0,5-22,0 (12) | Грунты средней части - серый ил с примесью песка, побережья - каменисто-песчаные или песчаные | В период исследования отмечено очень интенсивное зеленое цветение воды |
| озеро Серебряное | - | - | 18-19 | 2 | 0,7 | 0,5-1,7 (1) | Коричневые илы со значительной примесью полуразложившихся растительных остатков | - |
| река Серебрянка | - | Полугорная, равнинная | 18 | 2,5 | 1,0-12,0 (2) | 0,5-2,0 (0,7) | Каменистое, заиленное дно | - |
| река Звездная | - | Горная | 13 | 2 | 4-6 | 0,1-1,0 (0,1) | Песчаное с крупными валунами | - |
| река Островная | - | Полугорная, равнинная | 14 | 5 | 4-6 | 1,0-1,5 (1,0) | Песчаное, на перекатах - галька с крупными валунами | Одна из самых крупных и протяженных рек острова |
| река Димитрова | - | - | 14 | 2 | 1-2 | 1,0-1,5 (1,0) | Заиленный песок, на перекатах - галька, в устьевом заливе - камень, крупная галька | - |

*Температура на момент исследования водоема (июль - август).

**В скобках - средняя глубина водоема.

***Устье завалено камнями и перегорожено выбросами моря.

отсутствует. Большое пресное озеро в кальдере вулкана Головина (о. Кунашир) сообщается с морем ручьем с каскадом водопадов, не проходимым для рыб, обладает фауной беспозвоночных, но не имеет рыбного населения. Глубокие холодные озера Красивое (см. рис. 2, В) и Славное (о. Итуруп) уникальны, в том числе по особенностям рыбного сообщества.

Особый интерес представляет оз. Сопочное (о. Итуруп, см. рис. 2, А), которое, по мнению местного вулканолога А.В.Кораблева, может иметь вулканическое происхождение, но расположено практически на уровне моря и распределялось по типу лиманных озер. Имеет значительную глубину и относительно низкую температуру воды (см. табл. 1).

Общий состав ихтиофауны в пресных водоемах южных Курильских островов

Первые данные о составе ихтиофауны южных Курильских островов были получены в ходе работ японских лимнологических экспедиций в летние сезоны 1933–1936 гг. [Ikeda, 1933, 1935, 1939; Miyadi, 1937, 1938; Takajasu and al., 1955] по детальному изучению озер о-ва Кунашир (размеры, глубины, температура, грунты, ихтиофауна). Согласно А.Я.Таранцу [1936] и Л.С.Бергу [1948, 1949], в пресноводной ихтиофауне островов было обнаружено 14 видов из 10 родов и из 7 семейств. Позднее список ихтиофауны был дополнен еще 14 видами и 2 родами [Иванков, 1968а; Клюканов, 1975; Пинчук, 1978; Иванков и др., 1984]. По ранее опубликованным материалам был составлен Аннотированный каталог ... [1998], включающий для южных Курильских о-вов только 20 видов. Последнее изучение состава ихтиофауны Курильских островов, охватывающее в основном южные острова предпринято в начале века [Pietch et al., 2001; Шедько, 2002]. Список насчитывает около 28 видов круглоротых и рыб, обитающих в водоемах Курильского архипелага. Список Шедько [2002] в деталях отличается от списка Питча с соавторами [Pietsch et al., 2001], Аннотированного каталога ... (1998) и Атласа пресноводных рыб России, тома 1 и 2 [2002] под редакцией Ю.С. Решетникова по названиям и статусу некоторых видов и подвидов в родах *Lethenteron*, *Hypomesus*, *Pungitius*, *Gymnogobius* и *Tridentiger*. Расхождения связаны с недостаточной изученностью этих таксонов. В разных литературных источниках одни и те же виды отнесены к разным родам. Сахалинский таймень — *Hucho-Parahucho*; широколобка — *Myoxocephalus* — *Megalocottus*; каштановый бычок — *Gymnogobius* — *Chaenogobius* и др. Мы приводим названия видов в авторской редакции.

На островах обитают преимущественно эврибионтные виды, в основном толерантные к морской воде, способные к образованию различных внутривидовых форм в относительно короткие сроки, а недостаток кормовых ресурсов в небольших по площади водоемах и отсутствие в связи с этим условий для реализации полного жизненного цикла в пресной воде, а также достаточные площади для нереста в реках обеспечили преимущество проходных рыб. Основу ихтиофауны составляют анадромные представители семейства лососевых (горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, сима *O. masou*, нерка *O. nerka*, сахалинский таймень *Parahucho perryi*, кунджа *Salvelinus leucomaenis*, мальма *S. malma*) и карповых (езо-угай *Tribolodon ezoe*, крупночешуйная красноперка-угай *T. hakuensis*, мелкочешуйная красноперка-угай *T. brandti*), а также эвригалинные колюшковые (трехиглые колюшки *Gasterosteus aculeatus*, девятииглые колюшки рода *Pungitius*) [Структура и происхождение..., 2003] и пресноводные бычки рода *Gymnogobius*.

По данным Питча с соавторами [Pietch et al., 2001], на о. Итуруп обитает 19 видов (*O. gorbuscha*, *O. keta*, *O. nerka*, *O. kisutch*, *S. malma*, *S. leucomaenis*, *Lethenteron japonicum*, *L. reissneri sensu* Ched'ko, *Hypomesus chishimaensis*, *G. aculeatus*, *P. pungitius*, *P. sinensis*, *Tribolodon ezoe*, *T. hakuensis*, *Cottus amblystomopsis*, *Gymnogobius castaneus*, *G. urotaenia*, *Platichthys stellatus*, *Tridentiger brevispinis* и еще один вид — *T. brandti* [Аннотированный каталог..., 1998]; на о. Кунашир — 21 вид (*O. gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. masou*, *P. pungitius*, *P. sinensis*, *P. tymensis*, *S. leucomaenis*, *S. malma*, *Tribolodon brandtii*, *T. hakuensis*, *Tridentiger brevispinis*, *G. aculeatus*, *L. reissneri sensu* Ched'ko, *C. amblysto-*

mopsis, *C. hangiongensis*, *Gymnogobius* sp., *Gymnogobius castaneus*, *G. urotaenia*, *Hypomesus chishimaensis*, *Luciogobius guttatus*); на о. Шикотан — 12 видов (*O. gorbuscha*, *O. keta*, *S. leucomaenis*, *H. japonicus*, *G. aculeatus*, *P. pungitius*, *P. sinensis*, *P. tymensis*, *Cottus amblystomopsis*, *Gymnogobius castaneus*, *G. urotaenia*, *Luciogobius guttatus*); на о. Полонского — 3 вида (*P. pungitius*, *P. sinensis*, *Gymnogobius laevis*); на о. Зеленом — 7 видов (*Tribolodon ezo*, *G. aculeatus*, *P. pungitius*, *P. sinensis*, *G. laevis*, *G. urotaenia*, *H. chishimaensis*); на о. Юрия — 2 вида (*G. aculeatus* и *P. pungitius*); на о. Анучина — один вид (*P. pungitius*) и на о. Танфильева — 7 видов (*S. leucomaenis*, *H. chishimaensis*, *G. aculeatus*, *P. pungitius*, *P. sinensis*, *G. laevis*, *G. urotaenia*).

В этом списке [Pietch et al., 2001] отсутствует сахалинский таймень *Parahucho perryi*, весьма многочисленный в крупных озерах о-вов Кунашир (Серебряное и Валентина), Итуруп (Лебединое, Куйбышевское и др.) [Структура и происхождение..., 2003]. Этот вид в разное время отмечался на о. Кунашир также в р. Тягина, оз. Михайловское (рукописная "Летопись заповедника "Курильский" под ред. М.В. Горлач), на о. Итуруп — в оз. Славное и оз. Доброе (опросные данные). К списку С.В. Шедько [2002] следует добавить тихоокеанскую сельдь *Clupea pallasii*, широколобку *Megalocottus platycephalus* и тихоокеанскую речную или звездчатую камбалу — *Platichthys stellatus*, отмеченных в водоемах на территории заповедника "Курильский" (Кунашир) ("Летопись заповедника "Курильский") и пятнистого щуковидного бычка *Luciogobius guttatus* Gill [Pietch et al., 2001; Структура и происхождение..., 2003]. В списке Питча с соавторами [Pietch et al., 2001) и С.В. Шедько [2002] для южных островов был включен кижуч, что представляется нам необоснованным, т.к. представители вида, по опросным данным, отлавливаются исключительно в проливах между островами на путях миграции в Охотское море. Отдельные особи могут заходить в реки южных островов совместно с горбушей (нам известен один такой случай для р. Славной, о. Итуруп), но не образуют нерестовых группировок. Авторам этой статьи за 3 года исследований не удалось отловить ни одного экземпляра производителей или молоди кижуча в самых крупных нерестовых реках о-вов Шикотан, Кунашир и Итуруп. Этот вид широко распространен только на северных Курильских островах [Ведищева, 2004]. Кроме этого, мы удалили из списка С.В. Шедько [2002] *Hypomesus olidus* и *H. chishimaensis*, т.к. первый из них был отмечен на о. Кунашир [Ключарева, 1967] до ревизии семейства В.А. Ключановым [1970] и после ревизии должен рассматриваться как *H. nipponensis* (другая находка *H. olidus* относится к северному Курильскому острову Шумшу). Видового статуса курильской малоротой корюшки [Saruwatari et al., 1997], повторно исследованной нами по собственным сборам из тех же водоемов, мы признать не можем и считаем ее озерной и озерно-речной экологическими формами *H. nipponensis* [Сидоров, Пичугин, 2004]. Список видов для Южных Курильских островов в нашей редакции представлен в табл. 2.

Списки видов рыб отдельных водоемов

Составление списка видов, обитающих или периодически посещающих отдельные водоемы, представляет значительно более трудоемкую задачу, однако имеет высокую ценность как при изучении особенностей биологии отдельных видов и форм и реконструкции заселения пресных водоемов островов, так и при выделении наиболее интересных и перспективных для организации режима охраны природных территорий. Такой список видов рыб был составлен для водоемов заповедника "Курильский" (о-в Кунашир) в 1984–1986 гг. М. В. Горлач (табл. 3) (в печати публикуется впервые с любезного разрешения руководства заповедника). К сожалению, определение некоторых видов (*Lampetra* sp.; *L. reissneri*; *Clupea pallasii*; *Salvelinus alpinus*; *Hypomesus transpacificus*; *H. olidus*; *Osmerus eperlanus dentex*; *Tribolodon brandti*; *Pungitius pungitius sinensis*; *Pleuronectes stellatus*; *Cottus czerskii*; *Cottus* sp.) проводилось по устаревшим ныне определителям, а коллекции собранных автором рыб не сохранились, поэтому список М.В. Горлач нуждается в уточнении. В то же время только этим автором были отловлены и определены

Таблица 2. Состав ихтиофауны южных Курильских островов (по Шедько [2002] с изменениями)

| № п/п | Семейство, род, вид |
|-------|---|
| | Сем. Petromyzontidae – Миноговые |
| | Род Lethenteron (Creaser et Hubbs) – Тихоокеанская минога |
| 1. | L. japonicum (Martens) – тихоокеанская минога |
| 2. | L. kessleri (Anikin) ¹ – сибирская минога |
| | Сем. Clupeidae – Сельдевые |
| | Род Clupea (Linne) – сельди |
| 3. | C. pallasi (Valenciennes) – тихоокеанская сельдь |
| | Сем. Salmonidae – Лососевые |
| | Род Oncorhynchus (Suckley) – Тихоокеанские лососи |
| 4. | O. gorbuscha (Walbaum) – горбуша |
| 5. | O. keta (Walbaum) – кета |
| 6. | O. nerka (Walbaum) – нерка |
| 7. | O. masou (Brevoort) – сима |
| | Род Salvelinus (Nilsson) Richardson – Гольцы |
| 8. | S. leucomaenis (Pallas) – кунджа |
| 9. | S. malma (Walbaum) – мальма |
| 9a. | S. m. krascheninnikovi Taranetz or S. m. curilus (Pallas) – южная мальма |
| | Род Hucho (Günter) – Таймени |
| 10. | H. perryi (Brevoort) – сахалинский таймень |
| | Сем. Osmeridae – Корюшковые |
| | Род Nipromesus Gill – Малоротые корюшки |
| 11. | N. nipponensis (McAllister) |
| 12. | N. japonicus (Brevoort) |
| | Род Osmerus Lacepede – Корюшки |
| 13. | O. mordax dentex Steindachner – азиатская корюшка |
| | Сем. Cyprinidae – Карповые |
| | Род Tribolodon (Sauvage) – Красноперки-угай |
| 14. | T. ezoe (Ocada et Ikeda) – езо-угай |
| 15. | T. hakuensis (Gunther) – крупночешуйная красноперка-угай |
| 16. | T. brandtii (Dybowski) – мелкочешуйная красноперка-угай |
| | Сем. Gasterosteidae – Колюшковые |
| | Род Gasterosteus (Linnaeus) – Трехиглые колюшки |
| 17. | G. aculeatus (Linnaeus) – трехиглая колюшка |
| 18. | G. species – японская трехиглая колюшка |
| | Род Pungitius (Coste) – Девятииглые колюшки |
| 19. | P. pungitius (Linnaeus) – девятииглая колюшка |
| 20. | P. sinensis (Guichenot) – китайская колюшка |
| 21. | P. tymensis (Nykolsky) – сахалинская колюшка |
| | Сем. Cottidae – Рогатковые |
| | Род Cottus (Linne) – Подкаменщики |
| 22. | C. amblystomopsis Schmidt – сахалинский подкаменщик |
| 23. | C. hangiongensis Mori – корейский подкаменщик |
| | Род Megalocottus (Gill) – Широколобки |
| 24. | M. platycephalus (Pallas) – широколобка |
| | Сем. Gobiidae – Бычковые |
| | Род Gymnogobius (Gill) – Дальневосточные бычки |
| 25. | G. laevis (Steindachner) – голый бычок |
| 26. | G. urotaenia (Hildendorf) – пресноводный дальневосточный бычок |
| 27. | G. breunigii (Steindachner)* – бычок Бреунига |
| 28. | G. opperiens (Stevenson)* – полосатый дальневосточный бычок |
| 29. | G. species ¹ |
| | Род Chaenogobius (Gill) |
| 30. | C. castaneus (O' shaughnessy) – каштановый бычок |
| 31. | C. macrognathos (Bleeker) – большеротый бычок |
| | Род Acanthogobius (Gill) |
| 30. | A. lactipes (Hilgendorf)* – молочный акантогобиус |
| | Род Luciogobius (Gill) |
| 31. | L. guttatus (Gill) – пятнистый шуковидный бычок |
| | Род Tridentiger (Gill) – Трехзубые бычки |
| 32. | T. brevispinis (Katsuyama, Arai et Nakamura) – короткоперый трехзубый бычок |
| | Сем. Pleuronectidae – Камбаловые |
| | Род Platicthys (Pallas) |
| 33. | P. stellatus (Pallas) – тихоокеанская речная или звездчатая камбала |

¹По С.В. Шедько [2002] – L. reissneri (Dybowski) – дальневосточная ручьевая минога.

*Виды, определенные С.В.Шедько по нашим коллекциям.

Таблица 3. Встречаемость (+) видов рыб в водоемах на территории заповедника "Курильский" (о. Кунашир) [Горлач, 1986]

| Вид рыбы | оз. Песчаное | р.ч. Ванный | р. Серноводка | р.ч. Белкина | р. Андуревка | р.ч. о. Песчаного | р.ч. Рыбоводный | оз. Луговое | р. Алехина | р. Юговина | р.ч. Рикорда | р. Хлебникова | р. Сенная | р. Саратовка | р. Ятина | р. Северянка | оз. Михайловское с протокой |
|--|--------------|-------------|---------------|--------------|--------------|-------------------|-----------------|-------------|------------|------------|--------------|---------------|-----------|--------------|----------|--------------|-----------------------------|
| <i>Lampetra</i> ¹ teissneri | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Lampetra</i> sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Clupea pallasi</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Hucho perryi</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Salvelinus leucomaenis</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Salvelinus malma</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Salvelinus alpinus</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Oncorhynchus masou</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Oncorhynchus keta</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Hypomesus transpacificus</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Hypomesus olidus</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Osmerus mordax dentex</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Tribolodon brandtii</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Gasterosteus aculeatus</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Pungitius sinensis</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Cottus amblystomopsis</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Cottus czerskii</i> | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Cottus</i> sp. | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Gymnogobius</i> ² macrognathus | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Myoxocephalus</i> ³ platycephalus taeniopterus | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Myoxocephalus</i> sp. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Platichthys stellatus</i> | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

¹ Lehterоn — в настоящее время.

² Chaenogobius — в настоящее время.

³ Megalocottus — в настоящее время.

Myoxocephalus platycephalus taeniopterus и другой не известный ранее вид рода *Myoxocephalus* — *Clupea pallasii*. Подтвердить эти находки ни нам, ни другим современным исследователям пока не удалось.

В табл. 4 представлен список видов из водоемов, обследованных нами, дополненный литературными сведениями [Савваитова, 1966; Ключарева, 1967; Ключарева, Световидова, 1968; Иванков, 1968а, 1968б, Броневский и др., 1974; Андреев и др., 1978; Зюганов, 1991; Pietch et al., 2001; Гриценко и др., 2002; Шедько, 2002; Пичугин и др., 2003, 2004; Сидоров, Пичугин, 2004]. Представленный нами список существенно расширяет число исследованных водоемов и позволяет делать некоторые обобщения. Например, сахалинский таймень, дальневосточные красноперки и пресноводные бычки обитают только в тех водных системах Южных Курил, в состав которых входят теплые озера лиманного происхождения, преобладание мальмы в реках о.Итуруп сменяется преобладанием кунджи в большинстве рек о.Кунашир и во всех реках о.Шикотан, проходная форма южной мальмы встречается только в самых больших реках островов (Славная, Тятиня, Островная) или в водных системах, включающих глубокие холодные озера (Красивое, Сопочное). В двух озерах впервые для Южных Курил обнаружена озерная форма южной мальмы (Красивое, Сопочное). Много курильских рек обрывается в море водопадами, не проходимыми для анадромных рыб, и обитающие в них популяции южной мальмы полностью изолированы от притока генов извне. На о. Кунашир, в р. Первый Водопад, кроме ручьевой формы южной мальмы, нами впервые обнаружена малочисленная речная популяция сахалинской колюшки *P. tymensis*. Это пока единственный известный случай для Курильских о-вов, когда в реке выше непроходимой естественной преграды — водопада обнаружен второй вид рыб [Пичугин и др., 2004].

Нами показано, что озера разного происхождения имеют и различный состав ихтиофауны. В озере Красивое, относительно холодном и малокормном, преобладают лососевые — нерка, горбуша, южная мальма, представленная резидентной озерной и проходной формами, а также резидентные популяции 2-х видов красноперок, резидентная популяция трехиглой колюшки (наши данные). В наиболее теплых и мелководных лиманных озерах Лебединое, Куйбышевское и Серебряное в летнее время выживают только пресноводные бычки *G. castaneus* или *G. breunigii*, *G. urotaenia* (определение бычков из наших коллекций проведено С.В.Шедько, система бычков находится в стадии ревизии), китайские колюшки и сахалинский таймень, особи резидентных популяций малоротой корюшки, мальмы и кунджи держатся только вблизи впадения более холодных рек и ручьев, а дальневосточные красноперки используют эти водоемы для размножения, но покидают их к середине июля, при повышении летней температуры. В оз. Серебряное на небольшом участке с выходами грунтовых вод поздней осенью размножается кета [Соков, 2000; Каев, 2003]. Наибольшим богатством видового состава и уровнем эндемизма характеризуются крупные и глубокие озера лиманного происхождения Песчаное и Сопочное. Первое находится на территории заповедника “Курильский”. Второе, на наш взгляд, также заслуживает охраны. Здесь обнаружены, кроме проходных горбуши, нерки, симы, кеты, южной мальмы, кунджи, трехиглой колюшки и многочисленной японской миноги, популяции озерных карликовых нерки — кокани и, по-видимому, симы (обнаружены мелкие зрелые самцы), ручьевой миноги, озерных мальмы и японской малоротой корюшки [Иванков, 1984; наши данные].

Таблица 4. Распространение видов рыб в реках и озерах южных Курильских островов по результатам экспедиций 2000–2002 гг., опросным и литературным данным

| Вид рыбы | Остров Итуруп | | | | | | | | | | | | | | Остров Кунашир | | | | | | | | | | О. Шикотан | | | | | |
|-------------------------------|---------------|----------------|-----------------|--------------|----------|------------|---------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------------|------------|------------|----------------|------------|---------------|-------------------|-------------------|-----------------------------|--------------|-----------|--------------|----------------|------------|---------------|-------------|--------------|--------------|--|
| | р. Активный | р. Славная | р.ч. Безымянный | оз. Сопочное | оз. Буго | р. Курилка | оз. Лебединое | оз. Куйбышевское | р.ч. Рыбацкий 1 | р.ч. Рыбацкий 2 | р.ч. Рыбацкий 3 | оз. Лесозаводское | оз. Доброе | р.ч. Южный | оз. Красивое | р. Лучевая | р. Прозрачная | р. Первый Волочай | р. Второй Волочай | оз. Безымянное ¹ | р. Саратовка | р. Тятина | оз. Песчаное | оз. Серебряное | р. Алехина | р. Серебрянка | р. Звездная | р. Островная | р. Димитрова | |
| <i>Lethenteron japonicum</i> | + | | | + | | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | + | | | | | | | |
| <i>L. kessleri</i> | | л ² | | + | | | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Clupea pallasi</i> * | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Parahucho perryi</i> | | | | | | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Salvelinus malma</i> | | | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Salvelinus leucomaenis</i> | | + | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> | | + | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>O. keta</i> | | + | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>O. masou</i> | | 0 | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>O. nerka</i> | | 0 | | + | | л | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Hypomesus nipponensis</i> | | | | + | | л | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>H. japonicus</i> | | | | + | | л | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Osmerus mordax dentex</i> | | | | | | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Tribolodon hakuensis</i> | | | | | | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>T. brandti</i> | | | | | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>T. ezoe</i> | | | | | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Gasterosteus aculeatus</i> | | | | | | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Pungitius pungitius</i> | | | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>P. tymensis</i> | | | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>P. sinensis</i> | | | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |
| <i>Cottus amblystomopsis</i> | | | | + | | + | | | | | | | | | | | | | | | | л | | + | | | | | | |

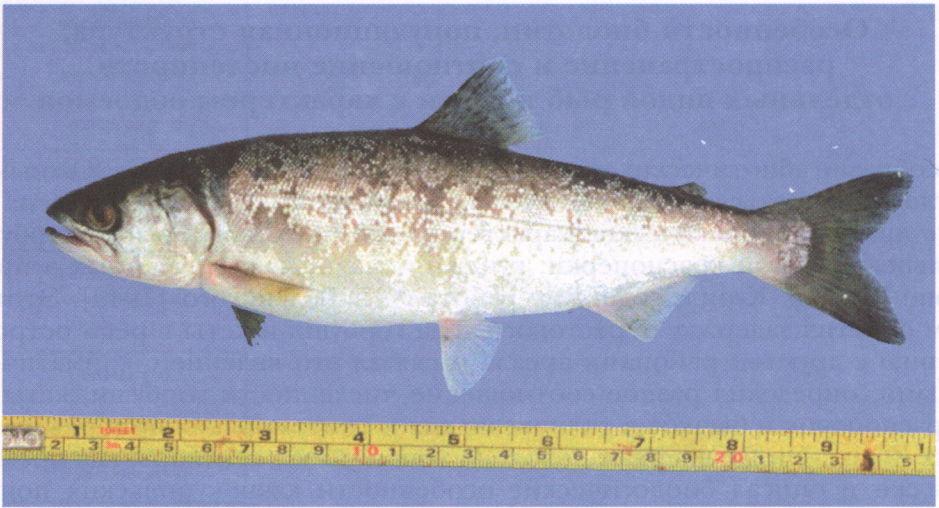
Особенности биологии, популяционная структура, распространение и соотношение численности отдельных видов рыб в связи с характером водоемов

Своеобразие абиотических условий и происхождение водоемов Южных Курил не могло не сказаться на биологических особенностях населяющих их видов. Первые краткие биологические характеристики проходных рыб – горбуши, кеты, дальневосточной красноперки, кунджи и мальмы, выловленных в прибрежной зоне Южных Курил, содержит работа А.П. Веденского [1949]. Этот автор первым отметил задержку нерестового хода горбуши и кеты в реки островов по сравнению с другими районами ареала и связал это явление с климатическими факторами, определил разное соотношение численности горбуши, кеты, корюшек, красноперок и бычков в тихоокеанских и охотоморских прибрежных водах Южных Курил. Он же впервые довольно точно указал сентябрь, как время нереста кунджи и описал биологические особенности южнокурильских популяций этого вида. Однако А.П. Веденский, работавший, по-видимому, преимущественно на о. Итуруп, не заметил разного соотношения численности мальмы и кунджи в реках о-вов Кунашир, Шикотан и Итуруп. В 1959–1963 гг. экспедицией кафедры ихтиологии МГУ под руководством С.А. Ключаревой были изучены особенности ихтиофауны озер Песчаное, Лагунное и Серебряное (о. Кунашир), определены рост рыб (красноперки, кунджи и тайменя) и кормовая база [Савваитова, 1966; Ключарева, 1967; Ключарева, Световидова, 1968]. Главными особенностями водоемов о. Кунашир по сравнению с таковыми о. Сахалин оказались крайне слабое развитие зоопланктона и высокая биомасса бентоса. Это обстоятельство приводит к медленному росту красноперок, кунджи, тайменя и малоротой корюшки на ранних этапах онтогенеза, когда зоопланктон – основная пища, и ускорению роста более старших возрастных групп рыб, переходящих на зообентосное или хищное питание. У хищных тайменя и кунджи значительную роль в рационе играют основные потребители зообентоса – китайские колюшки. Не исключено, что иная, чем в озерах Сахалина, динамика численности кормовых организмов могла обусловить задержку (на 1–3 месяца) сроков созревания и нереста малоротых корюшек и колюшек по сравнению с известными для популяций из водоемов о. Сахалин, п-ова Камчатка и охотоморского материкового побережья [Гриценко и др., 2002; Пичугин и др., 2003; 2004; Сидоров, Пичугин, 2004].

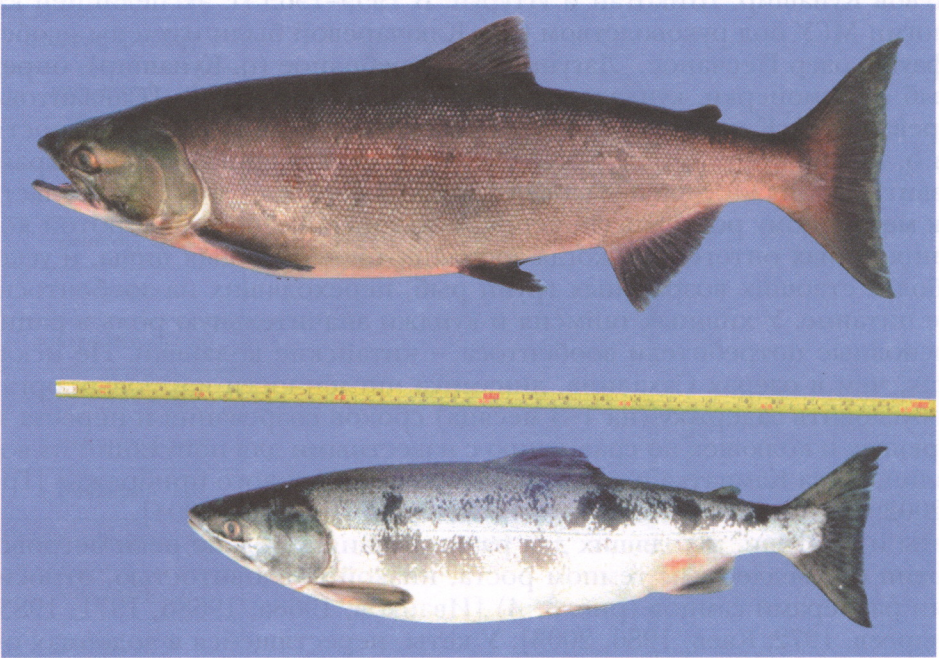
У кеты и горбуши, заходящих для размножения в мелкие реки островов, описан экотип с замедленным темпом роста, низкой плодовитостью, относительно мелкими размерами самцов (рис. 3, А) [Иванков, 1968а, 1968б, 1971, 1985; Иванов, Андреев, 1972; Каев, 1986, 2003]. У кеты, нерестящейся в водоемах о-вов Кунашир и Итуруп и представленной только осенней расой, значительную роль играет озерный экотип [Иванков, 1985; Каев, 2003] и описана осенне-зимняя форма кеты “монако”, нерестующая в нижнем бьефе рек на подрусловом потоке, ранее известная только из камчатских рек [Каев, 2003].

В оз. Сопочное в ранге отдельного подвида описана жилая форма нерки – кокани *O. nerka sopotshnoen* Ivankov [Иванков, 1984], которая симпатрична особям проходной формы (см. рис. 3, Б). На Азиатском побережье Тихого океана других случаев совместного обитания озерной и проходной форм нерки не описано [Бугаев, 1995].

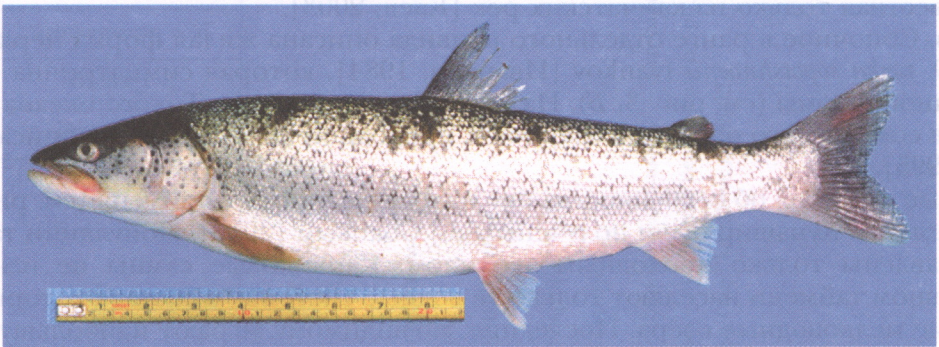
Новые сведения об особенностях биологии сахалинского тайменя (см. рис. 3, В) в водоемах о. Кунашир были получены Д.В. Соковым [2000]. Популяции тайменя представлены только проходным экотипом. Карликовые самцы не известны. В основном таймени населяют только те водные системы, в составе которых есть большие мелководные озера. Последние, по-видимому, играют наибольшую роль в выживании и поддержании относительно высокой численности вида на Южных Курильских о-вах. Эти озера из-за высокой летней температуры воды (до 18–20 °С) не могут осваиваться не только другими лососями, но и дальневосточными красноперками, которые сразу после размножения на озерных нерестилищах



А



Б



В

Рис. 3. Рыбы Южных Курил: А – кета и горбуша; Б – жилая форма нерки-кокани; В – сахалинский таймень

выходят в относительно холодные реки. В то же время нагуливающаяся неполовозрелая молодь тайменей в возрасте 3+ – 5+ способна активно питаться при температуре воды 18 °С (наши данные). В более прохладных в летнее время озерах экологическая ниша тайменей занята кунджей (оз. Песчаное, о. Кунашир), находящейся на втором месте среди лососей по “тепловыносливости”, или озерной формой мальмы (оз. Сопочное), которая, по нашим оценкам, в летнее время предпочитает воду температурой менее 12 °С и в таких озерах образует придонный экотип (озера Сопочное и Красивое). Мы полагаем, что теплые озера о-вов Кунашир и Итуруп, таким образом, снимают конкуренцию между видами лососевых, обеспечивая выживание реликтового вида *Parahucho perryi*. Приверженность тайменей к относительно теплым озерным водам вызывает сомнение в существовании постоянных популяций вида в довольно холодном оз. Славное или р. Тягине, в бассейне которой озера вообще отсутствуют, а численность речной мальмы довольно высока. По утверждению Д.В. Сокова [2000], устойчивые популяции тайменя на Кунашире имеются только в озерах Серебряное и Валентины, причем в последнем – более холодном озере – несмотря на полное отсутствие антропогенной нагрузки численность тайменей меньше, чем в озере Серебряное, которое неоднократно подвергалось экологическим катастрофам в виде разливов нефтепродуктов со складов военной части и постоянно используется для рыбалки и отдыха населением поселка Южно-Курильск. Мы предполагаем, что численность тайменей в оз. Валентины ограничивается конкурентными отношениями с кунджей в отличие от оз. Серебряное, которое в летне-осеннее время для кунджи недоступно из-за высокой температуры воды. Необходимо отметить важное обстоятельство: на Южных Курилах сезон миграций, размножения, а также места нагула у тайменей и горбуши разобщены, что позволило сохраниться по крайней мере четырем популяциям тайменя, численность особей в которых определяется в основном размерами нерестовых участков и пресноводными кормовыми угодьями. Этот вид из-за крайне низкой и постоянно сокращающейся численности в водоемах о.Сахалин был внесен в Красную книгу МСОП, но имеет предпосылки сохранения в природе на южных Курильских островах.

Кунджа – эндемичный вид бассейна северо-западной части Тихого океана. На большей части своего ареала он представлен преимущественно проходным экотипом (рис. 4, А, Б). В южной части ареала морфоэкологическое разнообразие кунджи увеличивается, в популяциях южных Курильских островов, как и в некоторых водоемах Сахалина, кроме проходных особей, появляются карликовые самцы [Гриценко, 1969; Иванков, Броневский, 1975; 1978; Гриценко и др., 2002]. В ряде больших проточных озер лиманного происхождения о. Кунашир существуют субизоляты кунджи, не выходящей в море и имеющей относительно высокий темп роста [Савваитова, 1966; Броневский, 1985; Андреев, Дулепов, 1971; Иванков, Броневский, 1975; 1978]. Однако исследований популяций кунджи из небольших рек, преобладающих на Курильских островах, очень немного [Гриценко и др., 2002]. Между тем молодь кунджи доминирует по численности в большинстве речных систем южных Курильских островов Шикотан и Кунашир и на юге о. Итуруп, несколько уступая по этому показателю речной и ручьевой формам мальмы в северной части о. Итуруп [Гриценко и др., 2002; Гриценко, 2002; наши данные]. Подавляющее число островных популяций представлено только проходным экотипом. Интересная особенность анадромного хода обнаружена нами у кунджи о-вов Кунашир и Шикотан. Производители начинают миграцию в реки этих островов во второй декаде августа. Первыми заходят только самцы с гонадами на III–IV стадии зрелости без внешних признаков брачного наряда. В конце месяца в уловах единично встречаются самки, у производителей появляются брачная окраска, небольшие крюк и выемка на челюстях. В массе зрелые самки в брачном наряде заходят в реки очень дружно в середине сентября [Гриценко и др., 2002; наши данные]. Такая особенность хода ранее в литературе не отмечена и обусловлена, по-видимому, малыми размерами рек, в которых самки кунджи дозреть не могут.

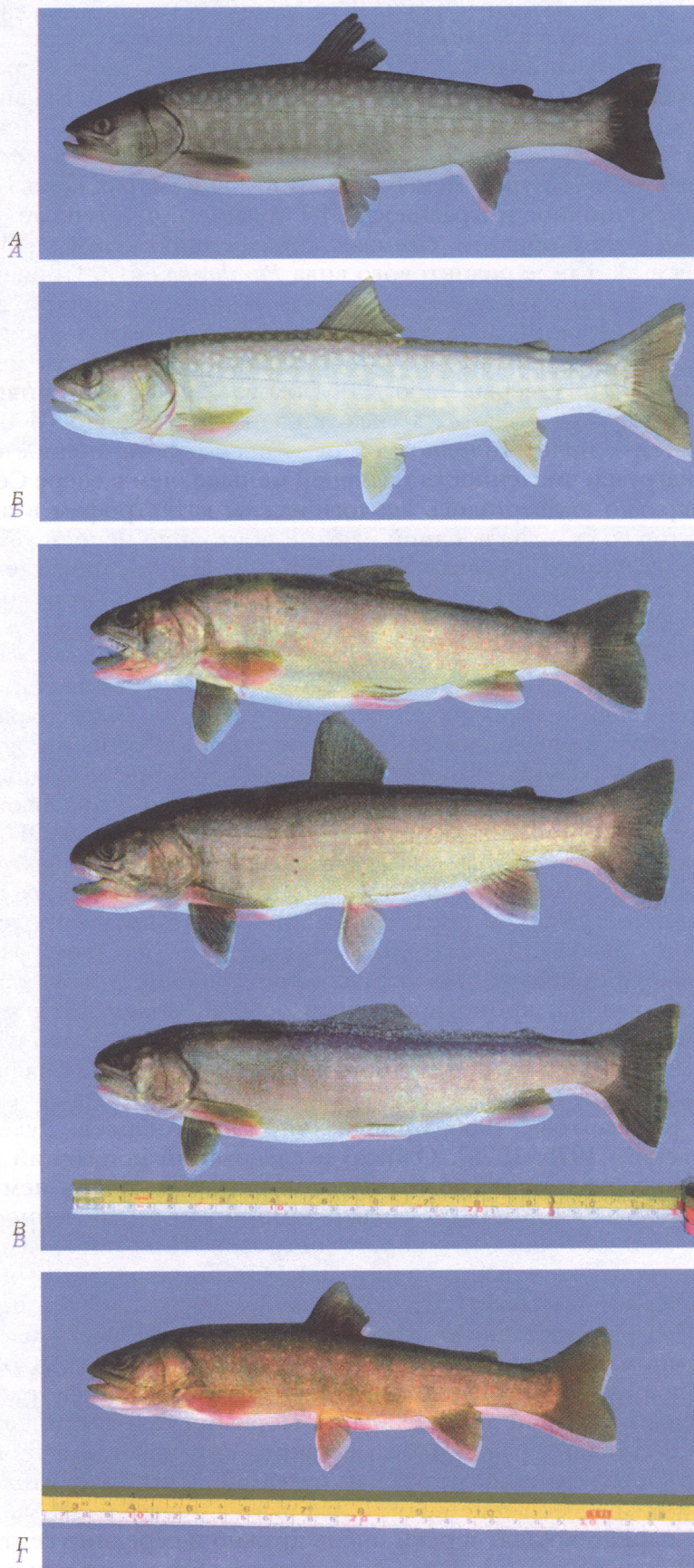
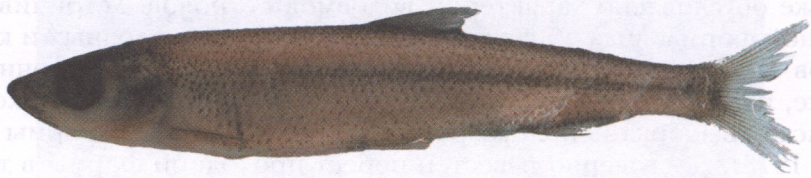


Рис. 4. Эндемичный вид бассейна северо-западной части Тихого океана – кунджа (А, Б), озерные формы южной малмы (В, Г)

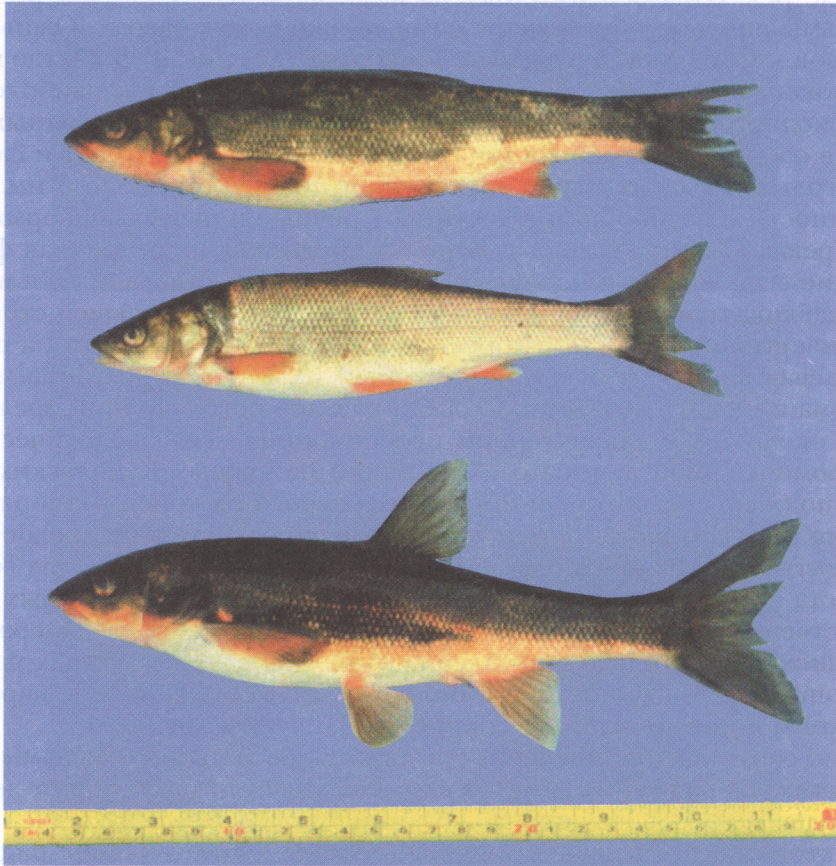
Высокое морфологическое и биологическое разнообразие популяций южной мальмы также обусловлено характером водоемов островов. Устойчивые популяции проходной формы вида обнаружены только в самых холодных и крупных реках островов — Тятине (о. Кунашир), Славной, притоках оз. Сопочное (о. Итуруп), а также, по нашим предположениям, — в р. Островная (о. Шикотан), откуда была описана выборка неполовозрелых особей проходной формы [Савваитова, Мовчан, 1973]. Достоверно известен нерест проходной формы в таких реках Кунашира, как Камышовая, Саратовка, Тятина (“Летопись заповедника Курильский”). Единичные поимки проходных особей по опросам рыбаков совершаются в целом ряде рек, одна особь отловлена нами в оз. Красивое. Озерные формы южной мальмы впервые обнаружены нами только в двух озерах Южных Курильских островов — Сопочное и Красивое (о. Итуруп, см. рис. 4, В, Г), где мальма ведет образ жизни придонного бентофага. Форма оз. Сопочное наиболее уклонилась от проходного экотипа и, по-видимому, обособлена от проходных гольцов, заходящих в озеро, по времени и месту нереста. Эта форма имеет и самую крупную среди гольцов южных Курил зрелую икру диаметром около 5 мм. Наибольшей численности и разнообразия достигают речные и ручьевые формы мальмы. В крупных реках (Тятина, Славная, Курилка, Медвежья и др.) речная форма растет в течение всей жизни, в небольших водоемах рост ручьевой мальмы практически останавливается на втором-третьем году жизни. Наибольшей степени генетической дивергенции (по данным рестриктазного анализа) достигла самая тугорослая ручьевая форма из ручья Безымянный (о. Итуруп) [Шубина, в печати]. Эта же форма имеет и самую мелкую среди гольцов рода *Salvelinus* зрелую икру — диаметром около 3 мм. Характерной особенностью всех экологических форм мальмы (кроме озерной формы оз. Сопочное) на южных Курильских островах служит период нереста, который приходится строго на конец октября — ноябрь (наблюдения В.Н. Иванкова, опросные данные, анализ степени зрелости гонад в августе — сентябре). Мы предполагаем, что причина столь узкого для гольцов периода нереста обусловлена термическими условиями водоемов южных островов. В большинстве рек о. Кунашир и части крупных рек о.Итуруп температура воды снижается ниже 10 °С только в начале октября. Для всех изученных ранее форм *S. alpinus complex sensu* [Савваитова, Волобуев, 1978] это значение параметра является верхним порогом для начала нереста [Пичугин, 2002].

Различное соотношение численности двух видов гольцов — мальмы и кунджи в разных реках, по-видимому, обусловлено небольшими различиями летней температуры воды. На основе наших наблюдений можно сделать заключение, что основным фактором, определяющим видовой состав и соотношение видов лососевых по численности особей, является **летняя температура воды** в водоеме. При 12–13 °С численно преобладает мальма, при 14–16 °С — кунджа, при более высоких температурах оба этих вида в водоемах отсутствуют. Именно поэтому в реках о. Шикотан, где летние температуры составляют около 14 °С [Гриценко и др., 2002], ручьевая форма мальмы образоваться не может, а молодь проходной формы вынуждена в середине или конце лета скатываться в море. К сходным выводам о роли этого фактора среды пришли Каванабе и его соавторы [Kawanabe et al., 1985], указавшие температуру 13 °С как пограничную при разделении биотопов между кунджей и симой. Другие авторы [Fausch et al., 1994], исследовав распределение двух видов гольцов *Salvelinus* в водоемах Хоккайдо, полагают, что доминирование одного из них определяется целым комплексом абиотических и биотических факторов, однако на первое место также помещают температуру среды. Как упоминалось выше, р. Тятина, берущая начало на склонах самого высокого на острове Кунашир вулкана Тяти, — самая холодная река этого острова, и ее летняя температура ниже физиологического оптимума для кунджи, поэтому последний вид значительно уступает мальме по численности в этом водоеме. Отметим, что в большинстве рек Южных Курил мальма представлена только ручьевой или речной формами и в случае аномальных температурных климатических скачков всего в несколько градусов, по-видимому, должна исчезнуть.

Наибольшие изменения в морфологии и особенностях биологии обнаружены в популяциях малоротых корюшек *H. nipponensis* (рис. 5, А) из озер лиманного



А



Б



В

Рис. 5. Малоротая корюшка из озер лиманного происхождения (А), красноперки из озера Красивое (Б) и озер Серебряное, Песчаное, Доброе и Куйбышевское (В)

происхождения. Каждая озерная или озерно-речная форма вида сформировалась из проходной формы независимо от других близких форм и имеет наряду с общими сходными чертами морфологии некоторые уникальные особенности [Сидоров, Пичугин, 2004]. В настоящее время термические условия этих озер вследствие постепенной трансформации в сторону повышения летних температур приблизились к пределу толерантности этого вида. Численность особей в популяциях корюшек озер Куйбышевское, Серебряное и Песчаное относительно низка, а физиологическое состояние исследованных особей (отсутствие подкожных и внутренних жировых запасов, низкий индекс наполнения кишечника), в том числе и неполовозрелых, представляется нам депрессивным. Вслед за Аброзовым [1987] мы полагаем, что при высокой скорости лимногенеза, каковая наблюдается при образовании лиманных озер, эволюция не может дать новых таксонов, но приводит лишь к смене видов – сукцессии.

На о-вах Итуруп и Кунашир нами обнаружены два вида красноперок – *T. hakuensis* и *T. brandti*. Ранее найденный вид *T. ezoe* [Pietch et al., 2001; Шедько, 2002] не обнаружен, возможно, из-за различного методического подхода к определению видовой принадлежности представителей этой сложной в таксономическом отношении группы. Известно, что меристические признаки видов перекрываются, а элементы брачной окраски, на которых основано определение, значительно варьируют. Например, у красноперок из оз. Красивое брачная окраска не имела красных или черных полос и пятен на боках тела, а была однотонно-желтой. В изолированном оз. Лесозаводское обнаружена резидентная форма многочиселуйной красноперки *T. brandti*, а в оз. Красивое – красноперки обоих видов (см. рис. 5, Б), вероятно, перешли к резидентной стратегии, хотя и не утратили возможность миграций в Тихий океан. Красноперки двух видов в сезон размножения имеют разную локализацию в этом озере, возможно, связанную с различными требованиями к нерестовому субстрату. На нерестилище *T. brandti* не встречено ни одной особи *T. hakuensis*.

В озерах Серебряное, Песчаное, Доброе и Куйбышевское выловлены проходные особи (см. рис. 5, В), которые от озерных отличаются размерами, более светлой окраской. В реке Курилка, в которую впадает протока (р. Змейка) из озера Лебединое, отмечена многочисленная молодежь *T. hakuensis*. В оз. Сопочное и р. Славная красноперки не обнаружены, и, по-видимому, не встречаются севернее п-ва Чирип.

Большим разнообразием репродуктивной стратегии отличаются трехиглые колюшки *G. aculeatus* южных Курильских о-вов. Судя по нашим и опросным данным, проходная форма совершает нерестовую миграцию в разные водоемы с начала июля (возможно, раньше) до конца августа. Начало размножения в разных популяциях варьирует с середины июля до начала сентября. Число размерных генераций икры в гонадах на южных островах – две или одна. Озерная форма из оз. Славное имеет одну размерную генерацию икры, а нерест ее проходит в более короткие, чем у проходной формы, сроки и заканчивается к началу августа. В озерных популяциях изменяется соотношение полов в сторону значительного увеличения количества самок [Пичугин и др., 2003]. Озерные формы, изолированные от проходных, значительно дивергировали по морфологическим признакам. Форма из озера Будо по длине головы, рыла, и особенно размеру глаза, достигает по критерию Майра подвидового уровня по отношению к проходным формам (CD 2,4–3,7) [Майр, 1971]. Форма из оз. Красивое по этому показателю занимает промежуточное положение, однако ближе к форме из оз. Будо, чем к проходной (по отношению к проходным CD варьирует от 1,5 до 2,4). По длине головы озерные формы из оз. Будо и оз. Красивое различаются с CD = 1,63. Общие тенденции в увеличении относительных размеров головы у озерных форм по сравнению с проходными отмечались для популяций Южных Курильских островов и ранее [Ikeda, 1935].

Значительный разброс в сроках нерестовых миграций и нереста проходных колюшек в совокупности с морфологическими различиями отдельных популяций приводит к выводу о наличии довольно жесткого хоминга, сходного с таковым у лососевых рыб.

Для девятииглых колюшек *Pungitius* Южных Курил также описаны широкое разнообразие условий обитания и воспроизводства и высокая морфологическая изменчивость [Пичугин и др., 2004]. Китайская колюшка *P. sinensis* представлена наибольшим количеством пресноводных озерных, озерно-речных и речных популяций с высокой численностью особей и в относительно теплых водах легко вытесняет *P. pungitius*. Популяция сахалинской колюшки *P. tymensis* из р. Первый Водопад (о. Кунашир), обнаруженная нами, имеет значительные морфологические отличия от известной характеристики вида. Судя по распространению популяций *P. tymensis*, из большинства пригодных для обитания водоемов Южных Курил этот вид исчез. В двух популяциях *P. pungitius* не обнаружены морфы с 9 и менее спинными колючками, а все исследованные особи *P. tymensis* о-ва Кунашир имеют по 12 спинных колючек. Мы обнаружили, что длина тела половозрелых особей в популяциях колюшек в обследованных водоемах зависит от температуры воды основного местообитания. Наименьшая модальная длина тела у колюшек *P. sinensis* обнаружена в мелководных, хорошо прогреваемых озерах Лебединое и Серебряное, средняя – в относительно глубоких, более холодных озерах Сопочное и Песчаное, а наибольшая – в реках Славная и Димитрова, холодных значительную часть года.

Особенности периода воспроизводства у девятииглых колюшек Курильских о-вов также весьма разнообразны. Начало нереста в разных популяциях *P. sinensis* варьирует от июня до августа, число размерных генераций икры в гонадах – 2–3. Температурные условия размножения и протекания ранних стадий онтогенеза колеблются от примерно 6–8 °С до 17–18 °С. *P. pungitius* нерестуют в июне – июле, заканчивая откладку икры раньше *P. sinensis* в местах симпатрии, за исключением оз. Куйбышевское, где сроки нереста у двух видов совпадают. Число размерных генераций икры в гонадах *P. pungitius* – 3–4, а температурный оптимум размножения в большинстве популяций ниже, чем у *P. sinensis*. Размножение у *P. tymensis*, судя по немногим просмотренным нами особям, заканчивается в июле.

Питание колюшек в водоемах Курильских о-вов очень разнообразно. Большую долю в нем, кроме “традиционных” кормовых объектов – личинок хирономид и ветвистоусых рачков, составляют мелкие гаммарусы, водные личинки насекомых, пресноводные креветки и падающие в воду гусеницы, пауки, мухи и жуки. Китайские колюшки, особенно речные и озерно-речные популяции, из-за высокой численности представляют значительную конкуренцию по питанию молодежи лососевых рыб, речным мальме и кундже.

Ряд видов, обитающих в водоемах южных Курильских островов, до настоящего времени малоизучен, поэтому провести сравнительный морфобиологический анализ для выявления особенностей островных популяций пока невозможно. Например, у сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* из рек о. Шикотан во втором спинном и анальном плавниках на 1 луч больше, чем у типичных представителей вида, у некоторых особей на Д1 имеется желто-оранжевая отгорочка, указываемая Л.С. Бергом [1949] для *Cottus poecilopus*, а задние носовые отверстия хорошо выражены, иногда имеют вид трубок [Берг, 1949; Гриценко и др., 2002]. Образ жизни представителей этого вида, по-видимому, варьирует в разных популяциях. Так, в реках о. Шикотан подкаменщики совершают ежедневную миграцию в морскую воду. В реках о. Кунашир значительная часть особей, по-видимому, живет оседло, не совершая морских миграций и достигая в пресной воде значительных размеров. В реках же о. Итуруп нами преимущественно были обнаружены мелкие молодые особи, а более старшие и крупные подкаменщики, по-видимому, постоянно обитают в морском прибрежье.

Обобщая материалы по морфологическим и биологическим особенностям некоторых южнокурильских популяций, можно предположить, что в ходе исторического преобразования местообитаний часть популяций прошла ряд адаптивных изменений в жизненном цикле и морфологии по сравнению с присущими им в нативных районах, а другая часть исчезала и затем повторно заселяла водоемы островов. Ихтиофауна южных Курильских островов, судя по их геологической истории, формировалась за счет ихтиофауны о. Хоккайдо и п-ова Камчатка. Все

виды, обитающие в водоемах южных Курильских островов, известны на о. Хоккайдо. Сокращение числа видов пресноводных рыб на Курильских островах, по сравнению с разнообразием видов в исходных биотопах (на о. Хоккайдо обитает 64 вида рыб, на п-ове Камчатка — 33 вида рыб), связано не только с отсутствием на них крупных бассейнов рек и озер [Pietsch et al., 2001], но и, как мы полагаем, с большей амплитудой абиотических изменений при глобальных колебаниях климата. Южнокурильская островная ихтиофауна представляет собой остаток биоразнообразия, которое существовало ранее на древних взаимосвязанных территориальных блоках [Журавлев, Сазонов, 2002]. Можно высказать гипотезу, что основное заселение водоемов происходило в период более холодного климата, чем в настоящее время, поэтому широко распространенные на южных островах южная мальма *S. m. curilus* (Pallas), *H. nipponensis* и *P. pungitius* обитают в условиях, близких к верхней границе видовой толерантности по температуре.

Разнообразие биологических особенностей отдельных популяций, зачастую не связанных с морфологическими изменениями, позволяет под иным углом зрения обсудить проблему эндемизма. Обычно под эндемичными формами понимают таксоны, имеющие самостоятельный локальный ареал и отличающиеся значительными морфологическими отклонениями от предковых форм на основном ареале и поэтому получающие самостоятельный статус. Эндемизм у рыб, связанный с генетическим обособлением и отклонением от предков, как правило, обусловлен длительной географической изоляцией популяций в водоемах с вакантными экологическими нишами, которые и занимают вновь образующимися таксонами. На Южных Курилах время изоляции популяций относительно невелико, и многие формы чаще отличаются только биологическими особенностями, для становления которых также потребовались поколения, испытывавшие давление естественного отбора. Например, нерка оз. Красивое совершает анадромную миграцию в июле, но нерестует в ноябре — декабре, в отличие от летне-осеннего нереста большинства камчатских и северокурильских популяций [Бугаев, 1995]. Размножение трехиглой колюшки в реках о. Шикотан приходится на осень, а не на весну и начало лета [Зюганов, 1991]. В оз. Сопочное японская минога начинает питаться в пресной воде, а в структуре популяции нерки имеются как проходные, так и озерные производители [Иванков, 1968; 1984]. Молодь кеты в реке Славная, по нашим наблюдениям 2001 г., скатывается в море в начале сентября, а не в период паводка весной и начале лета, как в более северных регионах. О высокой репродуктивной обособленности, различиях в пластических признаках и устойчивом своеобразии в развитии брачных изменений у “озерного” и “речного” экотипов кеты Южных Курил сообщает Каев [2003].

Очевидно, что такие особенности жизненного цикла стали следствием адаптации локальных популяций к местным условиям, а в некоторых случаях преобразования биологии происходили вслед за изменением среды обитания. Мы полагаем, что такие уникальные популяции с течением времени могут преобразоваться в эндемичные формы и нуждаются в особом статусе.

Заключение

В последнее время стратегия хозяйственной деятельности на о. Итуруп сведена к раздаче рек в аренду предпринимателям и принуждении последних к строительству рыбоводных горбушевых заводов, которые должны компенсировать максимальное изъятие анадромных производителей. Отрицательные последствия такой затеи для существования природных популяций неоднократно обсуждались [см. обзор — Алтухов, 2001]. Мы полагаем, что важными аспектами ведения современного лососевого (рыбного) хозяйства на островах, предвещающими любое активное внедрение в природные процессы, являются вычленение и описание уникальных популяций рыб и организация мер по их сохранению.

Авторы глубоко благодарны зам. директора ВНИРО О.Ф.Гриценко за организацию экспедиций на о-ва Курильской гряды и начальникам рыбоохраны южно-курильской и курильской инспекций С.В. Горожанкину и Н.П. Дубовику, сотрудникам заповедника “Курильский” и М.Б. Скопцу за содействие в выполнении полевых работ.

Литература

- Абросов В.Н.** 1987. О видообразовании в озерах. М.: Наука. 87 с.
- Алтухов Ю.П.** 2001. Генетические последствия селективного рыболовства и рыбоводства // Вопросы рыболовства. Т. 2. № 4(8). С. 562–603.
- Андреев В.Л., Иванков В.Н., Броневский А.М.** 1978. Экология и морфологические особенности малмы южных Курильских островов // Экология. № 1. С. 56–60.
- Андреев В.Л., Дуленов В.И.** 1971. Кунджа южных Курильских островов // Гидробиологический журнал. Т. 7. № 6. С. 72–79.
- Аннотированный** каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998. М.: Наука, 219 с.
- Атлас** пресноводных рыб России. 2002. М.: Наука. Т.1. 379 с. Т. 2. 252 с.
- Берг Л.С.** 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 468 с.
- 1949.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 3. С. 929–1370.
- Биология** проходных рыб Южного Приморья. 1984 / Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Карпенко С.Н., Лукьянов П.Е. // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВГУ. С. 10–36.
- Броневский А.М.** 1985. Механизмы перестройки структуры популяции у лососевых рыб (на примере кунджи). Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток. ИБМ ДВНЦ АН СССР. 24 с.
- Бугаев В.Ф.** 1995. Азиатская нерка. М.: Колос, 464 с.
- Веденский А.П.** 1949. Заметки о рыбах и рыбном промысле южных Курильских островов. Рыбное хозяйство. № 7. С. 15–18.
- Ведищева Е.В.** 2004. Особенности биологии и возможности промыслового использования лососей рода *Oncorhynchus* северных Курильских островов. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Гриценко О.Ф.** 1969. О карликовых самцах кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Вопросы ихтиологии. Т.9 Вып. 6. С. 1132; **2002.** Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел. М.: Изд-во ВНИРО. 248 с.
- Гриценко О.Ф., Пичугин М.Ю., Демьянов Т.В.** 2002. Ихтиофауна пресных водоемов о. Шикотан (Южные Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 3. С. 314–321.
- Журавлев Ю.Н., Сазонова И.Ю.** 2002. Формирование видового разнообразия Курильской биоты // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука. С. 144–149.
- Зюганов В.В.** 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Л.: Наука. 258 с.
- Иванков В.Н.** 1968. Тихоокеанские лососи острова Итуруп (Курильские острова) // Известия ТИНРО. Т. 65. С. 49–74.
- Иванков В.Н.** 1969. Особенности биологии тихоокеанских лососей южных Курильских островов в связи с проблемой внутривидовой дифференциации // Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВ Филиал СО АН СССР. С. 175–177; **1971.** Сезонные расы горбуши Курильских островов // Ученые записки ДВГУ. Т. 15. Вып. 3. С. 34–43; **1984.** Проходная и жилая формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВГУ. С. 65–73; **1985.** Экология лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР. С. 85–91.
- Иванков В.Н., Андреев В.Л.** 1972. Экология и моделирование популяций горбуши южных Курильских островов // Ученые записки ДВГУ. Т. 60. С. 3–26.
- Иванков В.Н., Броневский А.М.** 1975. Неотения у кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) // Гидробиологический журнал. Т. 11. № 6. С. 90–92.
- Иванков В.Н., Броневский А.М.** 1978. Постларвальная неотения рыб // Зоологический журнал. Т. 57. № 1. С. 87–93.
- Каев А.М.** 1986. Биологическая структура и формирование численности курильской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Динамика численности промысловый животных дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 53–62; **2003.** Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 288 с.
- Клюканов В.А.** 1970. Морфологические основы систематики малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) // Зоологический журнал, Т. XLIX. Вып. 10. С. 1534–1542; **1975.** Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* (Osmeridae) и их расселение // Зоологический журнал. Т. 54. Вып. 4. С. 590–596.
- Ключарева О.А.** 1967. Ихтиофауна лагунных озер острова Кунашир (Курильские острова). // Зоологический журнал. Т. XLVI. Вып. 3. С. 384–392.
- Ключарева О.А., Световидова А.А.** 1968. Зависимость роста рыб от особенностей кормовой базы в озерах юга Сахалинской области // Вопросы ихтиологии. Т. 8. Вып. 6. С. 1022–1033.

- Корсунская Г.В.** 1958. Курильская островная дуга. М.: Госиздат географической литературы. 224 с.
- Майр Э.** 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Наука. 460 с.
- О сезонных группах кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas).** Управление и информация. 1974. / Броневский А.М., Долгова А.С., Иванков В.Н., Шапиро А.П. Институт автоматизации и процессов управления ДВНЦ АН СССР. Владивосток. Вып. 10. С. 257–264.
- Пичугин В.И.** 1978. Замечания и дополнения к семейству бычковых Gobiidae в книге Г.У. Линдберга и З.В. Красюковой “Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей”. Ч. 4. 1975. с описанием *Chaenogobius taranetzi* sp. nov. // Вопросы ихтиологии. Т. 32. № 4. С. 3–18.
- Пичугин М.Ю.** 2002. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus*-*S. malma* complex. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Гриценко О.Ф.** 2003. Биологические и морфологические особенности трехиглых колюшек Курильских островов // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 2. С. 169–177.
- Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Стыгар В.М.** 2004. Биологические и морфологические особенности девятииглых колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteiformes) Курильских островов // Вопросы ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 15–26.
- Правдин И.Ф.** 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат. 420 с.
- Савваитова К.А.** 1966. Кунджа *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) некоторых озер острова Кунашир из группы Курильских островов // Вестник МГУ. Сер. VI. Биология, почвоведение. № 4. С. 35–42.
- Савваитова К.А., Мовчан В.А.** 1973. К вопросу о таксономическом положении южнокурильских гольцов р. *Salvelinus* (Salmonidae, Clupeiformes) // Гидробиологический журнал. Т. IX. № 4. С. 94–98.
- Савваитова К.А., Волобуев В.В.** 1978. К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоологический журнал. Т. 57. № 10. С. 1534–1543.
- Сидоров Л. К., Пичугин М. Ю.** 2004. Морфологические особенности озерных форм малоротой корюшки рода *Hypomesus* (Salmoniformes) южных Курильских островов // Вопросы ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 1–14.
- Соков Д.В.** 2000. Сахалинский таймень *Nucho perryi* (Brevoort) острова Кунашир. // Краеведческий вестник. Т. 5. С. 333–336.
- Структура** и происхождение ихтиофауны Курильских островов. Особенности распространения и формообразования у рыб. 2003 / Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Груздева М.А., Кузищин К.В., Пичугин М.Ю. // Вopr. ихтиологии. Т. 43. № 5. С. 633–638.
- Таранец А.Я.** 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 4. Вып. 2. С. 485–540.
- Черешнев И.А.** 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 131 с.
- Шедько С.В.** 2002. Обзор пресноводной ихтиофауны. Растительный и животный мир Курильских островов (материалы международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука. С. 118–133.
- Якубовски М.** 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб in toto // Зоологический журнал. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Iheda K.** 1933. The distribution and morphological variations of the sticklebacks in Japan // Zool. mag. V. 45. P. 141–173; 1935. On the sticklebacks of the Kuril Islands // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. V. 5. P. 213–232; 1939. Some suggestive notes on the fauna of freshwater fishes in the Northern Parts of Japan // Bull. biogeography Soc. Japan. V. 9. P.
- Fausch K.D., Nakano S., Ishigaki K.** 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales // Oecologia. V. 100. P. 1–12.
- Kawanabe H., Furukawa-Tanaka T., Maruyama T.** 1985. Interrelations among charrs and a trout in Japanese streams // Proc. of the Third ISACF workshops on Arctic charr, 1984. Drottningholm. Sweden. P. 65–71.
- Melekestev I.V., Braytseva O.A., Ponomareva V.V., Sulerzhitskiy L.D.** 1990. Ages and dynamics of development of the active volcanoes of the Kurill-Kamchatka region. International Geology Review. 32. P. 436–448.
- Miyadi D.** 1937. Limnological survey of the North Kuril Islands (Studies on the bottom fauna of Japanese lakes XII) // Arch. f. Hybrobiol. Bd. 31. P. 433–483; 1938. Bottom fauna of the lakes in Kunashiri-sima of the south Kuril Islands (Studies on the bottom fauna of Japanese lakes XIII) // Intern. Rev. d. g. Hydrobiologie und Hydrographie Bd. 37. P. 125–163.
- Pietsch T.W., Amaoka K., Stevenson D.E., MacDonald E.L., Urbain B.K., Zopez J.A.** 2001. Freshwater fishes of the Kuril Islands and Adjacent Regions. Species Diversity. V. 6. № 2. P. 133–164.
- Saruwatari T., Lopes J.A., Pietsch T.W.** 1997. A revision of the osmerid genus *Hypomesus* Gill (Teleostei: Salmoniformes), with the description of a new species from the southern Kuril Islands. // Species Diversity. 1997. V. 2. P. 59–82.
- Takajasu M., Kondo K., Ohigashi S. and Kuroda K.** 1955. Limnological studies on the lakes of Kunasiri island // Sci. Rep. Hokkado Fish Hatchery, V. X. № 12: 169–216.