

597
К 68

Ю.А. Коротяев, А.Н. Макоедов, О.Б. Коротяева

**Популяционная биология и
промысловое значение
анадырской кеты**

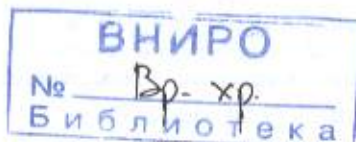


ТИХООКЕАНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЙ ЦЕНТР (ТИНРО-ЦЕНТР)

Чукотское отделение – ЧукотТИНРО

Ю.А. Коротаяв А.Н. Макоедов О.Б. Коротаява

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ И
ПРОМЫСЛОВОЕ ЗНАЧЕНИЕ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ**



Москва
«Вопросы рыболовства»
2002

УДК 597.553.+ 639.238 (282.257.12)

Ю.А. Коротаев, А.Н. Макоедов, О.Б. Коротаева

Популяционная биология и промысловое значение анадырской кеты.
М.: Вопросы рыболовства, 2002. 147 с.

Представлены данные о распределении, популяционной биологии, состоянии запасов и хозяйственном использовании кеты бассейна Анадырского лимана. Проанализированы причины происходящих на протяжении истории изучения стада изменений численности и биологических параметров производителей. Установлена связь между особенностями дифференциации анадырской кеты в процессе нерестового хода и уровнем численности стада в конкретном году. Предложена схема популяционной организации анадырской кеты. Рассмотрены особенности взаимодействия природных и искусственно воспроизводимых стад кеты в Беринговом море.

Предназначена для биологов, студентов биологических факультетов ВУЗов, работников рыбохозяйственных предприятий, сотрудников рыбоохраны и других природоохраненных ведомств.

Иллюстраций 28, таблиц 59, библиография 167.

Yu.A. Korotaev, A.N. Makoedov, O.B. Korotaeva

Population biology and fishing significance of chum salmon of the Anadyr Bay region. M.: Problems of fisheries. 2002. 147 p.

Data on distribution, population biology, state of stocks and economic use of chum salmon of the Anadyr Bay region are presented. Reasons of going on during of learning history of stock changes of numbers and biological parameters of spawners are analyzed. Differentiation of Anadyr Bay chum salmon during spawning run was found to be associated with abundance level of spawning stock in particular year. The scheme of population organization of Anadyr Bay chum salmon is proposed. Peculiarities of interaction of natural and reproducing by human being chum salmon stocks in the Bering Sea are considered.

For biologists, students of biological departments of higher educational institutions, workers of fishery enterprises, employees of nature-guard departments.

Illustrations 28, tables 59, bibliography 167.

Рекомендовано к печати Ученым советом
Чукотского отделения ТИНРО-центра

ISBN 5-94793-001-3

© Ю.А. Коротаев, А.Н. Макоедов, О.Б. Коротаева, 2002

© Вопросы рыболовства, 2002

ВВЕДЕНИЕ

Среди лососевых стад Дальнего Востока России одни из наименее изученных – группировки, репродуктивно связанные с водоемами Чукотки. Прежде всего, это обусловлено удаленностью и труднодоступностью региона, суровыми климатическими условиями и отсутствием развитой промысловой базы. В этом плане исследование кеты, размножающейся в реках бассейна Анадырского лимана, представляет особый научный интерес: она воспроизводится у северной периферии ареала, но достигает при этом весьма высокой численности и обладает обширным нерестовым фондом, сравнимым по площади с амурской кетой.

Под «анадырской кетой» мы понимаем всех производителей вида, заходящих на нерест в реки, впадающие в Анадырский лиман: Анадырь, Великую и Канчалан с притоками. Большая площадь бассейна, сложная топографическая подразделенность нерестовых участков определяют разнообразие условий размножения анадырской кеты. В значительной степени это способствовало тому, что к настоящему времени у различных авторов сложились достаточно противоречивые мнения по поводу ее популяционной организации: 1) кета бассейна Анадырского лимана в популяционном плане однородна, что предполагает случайное распределение производителей по нерестилищам (Штундюк, 1983а); 2) в реках бассейна Анадырского лимана, а также в крупных притоках р. Анадырь, существуют в той или иной степени репродуктивно изолированные группировки кеты (Путивкин, 1990). Кроме того, у кеты Анадырского бассейна не выявлено дифференциации на сезонные расы, хотя разные исследователи пытались обосновать принадлежность популяции кеты р. Анадырь к той или иной расе.

В основе происходящего на современном этапе синхронного снижения весовых показателей, плодовитости и численности анадырской кеты, наряду со «старением» стада и негативными изменениями показателей стабильности развития особей, лежит целый комплекс естественных и антропогенных факторов. В ходе проводимых исследований предпринята попытка проанализировать долгопериодные изменения биологических показателей и численности анадырской кеты и оценить влияние на эти изменения некоторых факторов, в частности, гидрологического режима нерестово-выростных водоемов; внутривидовых конкурентных отношений в нагульный период в Беринговом море с кетой искусственного разведения, выпускаемой преимущественно с японских рыбоводных заводов; глобальных климатических процессов; нерационального промысла и других.

Основная цель предлагаемой работы: формирование адекватных представлений относительно особенностей популяционной биологии кеты, размножающейся в реках бассейна Анадырского лимана. Для ее реализации были поставлены следующие задачи:

- оценить влияние гидрологических характеристик Анадырского водного бассейна на формирование внутривидовой структуры и численности поколений кеты;

- получить биологическую характеристику анадырского стада кеты в современный период и проследить изменения возрастного состава, размерно-весовых параметров и плодовитости на протяжении истории изучения;

- по комплексу признаков оценить уровень дифференциации анадырской кеты внутри нерестового бассейна и в смешанных морских уловах;

- оценить перспективы промысла анадырской кеты, исходя из предложенных прогнозных оценок состояния ее запасов.

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам Чукотского отделения ТИНРО-центра, оказавшим помощь на различных этапах выполнения данной работы: Чикилеву В.Г., Поповой Л.В., Исупову В.В., Андронову П.Ю., Ощелковой Е.В., Батанову Р.Л., Литовке Д.И. и другим. Особая благодарность - заведующему лабораторией ихтиологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН, доктору биологических наук И.А. Черешневу и старшему научному сотруднику этой лаборатории Штундюку Ю.В., предоставившим материалы по анадырской кете за 1970-80-е годы.

Глава 1

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ И ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ

Распространение. Ареал кеты в пределах России впервые описан Стеллером, участником экспедиции В. Беринга: "От Чукотского мыса до м. Лопатки и отсюда по берегам Охотского моря до Охотска до Амура; на полуострове Камчатке ее ловят с начала июля до конца октября ст. ст.; из кожи готовят обувь" (Берг, 1948).

Среди тихоокеанских лососей кета имеет наиболее обширный ареал, а в годы слабых подходов горбуши - и наибольшую численность у азиатских берегов. Она заходит на нерест во все крупные реки азиатского континента от р. Лены на севере до о. Кюсю (Япония) на юге. В Северной Америке обитает от р. Маккензи (Канада) до залива Монтерей в Калифорнии (Берг, 1948; Sano, 1966; Смирнов, 1975; Salo, 1991). Наиболее многочисленны популяции кеты в бассейнах Анадыря и Юкона, реках Аляски и Британской Колумбии, материкового побережья Охотского моря, Камчатки, Северного Сахалина, бассейне Амура.

На Чукотке кета заходит в реки берингоморского побережья от р. Хатырки на юге до Берингова пролива на севере (Путивкин, 1994), встречается также в реках Чукотского и Восточно-Сибирского морей (Черешнев, Агапов, 1992). Наиболее крупное на крайнем Северо-Востоке России стадо кеты воспроизводится в бассейне Анадырского лимана.

Распределение нерестилиц кеты по рекам бассейна Анадырского лимана - Анадырю, Великой, Канчалану и их притокам - неравномерное и определяется особенностями их гидрологического и термического режимов (Путивкин, 1989, 1994).

В бассейн р. Великой (длина реки - 567 км, площадь водосбора - 31 тыс. км²) обычно заходит около 10 % от всей численности анадырской кеты (Евзеров, 1983). Нерестилища расположены в среднем и верхнем течении, начиная от правого притока - р. Чирынай - до 400-го км р. Великой. В бассейне р. Канчалан (длина - 426 км, площадь водосбора - 20,6 тыс. км²) нерест кеты проходит на участках между 125 и 175, 200 и 208, 240 и 270 км. Нерестилища отмечены в правых притоках Канчалана: р. Тнеквсем - на участке от владения ее в р. Канчалан до оз. Элэргытгын - и р. Импынэкуль (Путивкин, 1994; рис. 1).

Большая часть анадырской кеты нерестится в р. Анадырь (длина - 1150 км, площадь бассейна - 191 тыс. км²). В бассейне Анадыря существуют несколько удаленных друг от друга, относительно устойчивых нерестовых группировок кеты, расстояние между которыми достигает

150-600 км (рис. 1). В нижнем течении р. Анадырь 2-3 % кеты нерестится в реках Березовая и Ламутская, впадающих в оз. Красное (Евзеров, 1983). Выше по течению кета в незначительных количествах встречается в верхней части среднего течения р. Танюер.

Одна из крупных нерестовых группировок кеты приурочена к левому притоку р. Анадырь - р. Белой (длина - 487 км, площадь бассейна - 44,7 тыс. км²). Здесь нерестится 15-20 % кеты, заходящей в Анадырь (l. c.). В р. Белой и двух образующих ее притоках - реках Юрумкувеем и Энмываам - численность кеты на нерестилищах увеличивается снизу вверх по течению. В нижнем течении Белой нерестовые участки располагаются на удалении до 10-15 км друг от друга. Они малочисленны - численность рыб на каждом из них, как правило, не более 1 тыс. экз. По р. Энмываам кета поднимается до устья левого притока - р. Глубокой, однако основная часть нерестилиц расположена в нижнем течении от устья до места впадения р. Серной (Евзеров, 1983). По устному сообщению Ю.В. Штундюка, в годы с высоким уровнем воды рыба может подниматься по Энмывааму до оз. Эльгыгыткин. По р. Юрумкувеем производители доходят до левого притока - р. Озерной, большая часть нерестилиц здесь расположена в нижнем течении.

На протяжении от устья р. Белой до устья р. Майн (правый приток Анадыря, длина - 475 км, площадь бассейна - 32,8 тыс. км²) нерестовых притоков нет. Практически все производители, заходящие в р. Майн (10-15 % от численности всей анадырской кеты), нерестятся в его правом притоке - р. Ваеги (длина - 259 км, площадь бассейна - 6730 км²). Здесь кета размножается от устья до 100-120-го км (Путивкин, 1994). Условия для нереста исключительно благоприятные: ключевые источники, не замерзающие при температуре воздуха до -55° С. Выше устья р. Майн почти до с. Марково нерестилиц практически нет. Лишь в среднем течении левого притока Анадыря (р. Убиенка) размножается незначительное количество производителей (от нескольких сотен до нескольких тысяч) (l. c.).

Основные нерестилища анадырской кеты расположены собственно в р. Анадырь. Они начинаются в 10-12 км ниже с. Марково и продолжаются до 930-940-го км реки, на 40-50 км выше впадения правого притока - р. Мечкерева. Большинство производителей размножаются в сложной системе проток от с. Марково до сопки Опаленной и выше устья правого притока - р. Еропол (примерно 740-й км р. Анадырь) (рис. 1). От сопки Опаленной до Ерополя нерестилища расположены мозаично из-за недостатка пригодных для нереста мест. От устья Ерополя до устья правого притока Анадыря - р. Пеледон - кета концентри-

руется в основном в правобережных притоках, а выше Пеледона - наоборот, в левобережных. По р. Еропол (длина - 261 км, площадь бассейна - 10700 км²) нерест кеты наблюдается от устья до 80-90-го км, в основном - в левых притоках (Евзеров, 1983; Путивкин, 1994).

Систематические замечания. Видовое название "кета" впервые стало известно из записок Юрия Селиверстова и Федора Ветошкина, датированных апрелем 1655 г. и относящихся именно к анадырской кете: "а рыба на реке Анадыре именован кета идет в верх много, а назад не плавает, вся пропадает в верху, и ести та рыба худа, не жирна", и еще: "а кормимся мы красною заморною рыбою кетою, а та рыба кета внизу Анадыри реки от моря идет добра, а вверх проходит худа, потому что та рыба замирает вверху Анадыри, а назад к морю не выплывает" (Берг, 1948). Само название "кета", по-видимому, было заимствовано русскими землепроходцами у ламутов, обитавших по берегам р. Анадырь, или тунгусов с низовий Лены.

Внутривидовое разнообразие кеты довольно высокое (см. обзоры: Смирнов, 1975; Salo, 1991), тем не менее, таксономически этот вид един и подвиды у него не выделяют; дивергенция между сезонными расами не ведет к видообразованию (Глубоковский, Глубоковская, 1981). Существовавшие ранее мнения об особом статусе кеты из рек арктического побережья Азии (р. Лена) (Берг, 1927, 1948) и о подвидовом ранге отличий анадырской кеты (Куликова, 1972, 1973) не подтвердили последующие исследования с привлечением более обширных материалов из разных районов ареала (Горшков, 1979; Черешнев, 1980; Сергиенко, 1982).

Изменчивость морфологических признаков кеты мозаична и не носит направленный характер: отдельные, значительно удаленные популяции могут различаться меньше, чем из сопредельных речных бассейнов (Черешнев, 1980). В частности, обнаружено, что анадырская кета морфологически очень сходна с пенжинской, обитающей в бассейне другого моря (Охотского) (Макаров, 1984; Черешнев и др., 1992), однако генетически они принадлежат к различным группировкам кеты - Берингова и Охотского морей (Викторовский и др., 1986, 1989; Салменкова и др., 1986; Бачевская, 1990).

У кеты диплоидный набор состоит из 74 хромосом при числе плеч, равном 102 (Hartley, 1987).

Диагноз кеты Анадырского бассейна. D III-VI (4,5) 9-12 (10,3), A III-V (3,9) 13-15 (13,9), P I 14-16 (14,5), V II 9-10 (9,2); жаберных лучей 13-16 (14,1); общее число жаберных тычинок 21-26 (22,5), из них на нижней части жаберной дуги 13-16 (14,0), на верхней 6-10 (8,5); пи-

лорических придатков 149–216 (184,0); общее число позвонков 65–69 (67,0), из них туловищных 31–36 (32,6), хвостовых 33–36 (34,3); прободенных чешуй в боковой линии 129–148 (136,5). Формула хвостового плавника 13+17+13 (Черешнев и др., 2001).

Внешний вид. Голова крупная (20,3–22,2 (21,3) % от длины тела), коническая; верхняя челюсть прямая, узкая, длинная, заходит за задний край глаза; межглазничное пространство широкое (34,3–41,8 (37,1) % длины головы); глаза небольшие (9,9–12,7 (11,3) % длины головы). На челюстях, небных костях, сошнике и язычной кости у недавно зашедших из моря рыб небольшие острые зубы. Тело удлинненное, несколько сжатое с боков; его наибольшая высота (позади концов грудных плавников) составляет 20,3–26,0 (23,2) % длины тела, наименьшая - 5,9–7,1 (6,6) %. Спинной и анальный плавники расположены ближе к хвосту, чем к голове (антедорсальное расстояние заметно больше постдорсального). Хвостовой плавник крупный, средневыемчатый, его лопасти заострены; последние верхний и нижний лучи хвостового плавника очень жесткие. Аксиллярные лопасти развитые. Чешуя относительно крупная, овальная. В надглазничном канале сейсмодатчик системы слева 12 пор, в подглазничном - 16, в предкрышечно-нижнечелюстном - 14, в заглазничном - 5, в затылочной комиссуре - 17–19. Нурпуралы - 7, епуралы - 2, иронеуралы - 2 (Рассадинов, 1980; Vladykov, 1962; Черешнев и др., 2001).

Во время жизни в море кета имеет окраску, характерную для пелагических рыб: голова сверху, спина, бока тела выше боковой линии, спинной, жировой и хвостовой плавники темно-синие с металлическим отливом. Бока тела серо-голубые, голова с боков, снизу, горло и брюхо – серебристо-белые. Ротовая полость розовая или белая, язык, основания жаберных дуг и частично небо сероватые. Парные и анальный плавники темно-серые, наружные лучи и концы брюшных и анального плавников белые. Хвостовой плавник в срединной части имеет серебристую окраску. На голове сверху, спинном, жировом и хвостовом плавниках - немногочисленные мелкие круглые черные пятнышки; иногда они отсутствуют.

В брачном наряде голова сверху, с боков и снизу черная. Общий фон ротовой полости белый или розовый; ткань у основания зубов на челюстях ярко-черная. Спина и плавники черные, грудные со стороны туловища желтые. Концы лучей брюшных и первые четыре луча анального белые. Горло до начала грудных плавников белое, брюхо до начала анального – ярко-черное. Бока тела буро-зеленые или желто-зеленые с 6–8 яркими малиновыми крупными поперечными пятнами непра-

вильной формы, которые на границе с брюхом сливаются в широкую малиновую полосу, тянущуюся от основания грудных до начала анального плавника. На чешуе выше боковой линии, голове сверху, спинном, жировом и хвостовом плавниках мелкие, круглые, яркие черные пятнышки.

У самок пропорции тела и головы изменяются существенно меньше, чем у самцов: у последних сильно увеличивается обонятельный отдел хрящевого черепа, предчелюстные и нижнечелюстные кости, на которых разрастаются особенно крупные, клыковидные зубы; зубы также увеличиваются на небных костях, сошнике и языке, разросшаяся верхняя челюсть нависает в виде мощного крюка над нижней. Тело становится еще более плоским за счет развития крупного горба за головой. Кожа сильно утолщается и чешуя почти полностью погружена в нее (Берг, 1948; Черешнев и др., 2001).

У покатной молодежи выше боковой линии небольшие яркие зеленые пятна, ниже они тусклые, зеленоватые; на боках 8–11 поперечных мальковых пятен. У рыб длиной до 30 см окраска пелагическая, в хвостовом плавнике появляются серебристые лучи.

Характерная особенность кеты: крупный желудок и “бульбообразное” расширение в начале пищевода (Карпенко, Кисляков, 1991; Phillips, 1977).

История изучения анадырской кеты. Как было отмечено, из Анадырского бассейна поступили первые сведения о кете, связанные с именами первопроходцев Ю. Селиверстова и Ф. Ветошкина (1655, цит. по: Берг, 1948). Относительно подробные ранние сведения о рыбе, в том числе кете, и рыбных промыслах в бассейне р. Анадырь содержатся также в работах А.Е. Дьячкова (Анадырский край, 1893, цит. по: Дьячков, 1992) и Дж. Кеннана (1897, цит. по: Жихарев, 1992). В частности, авторы отмечали, что после неудачного лова лососей летом 1867 г. последовал страшный голод в наиболее крупном анадырском поселении - Марково: часть жителей и почти все собаки погибли.

В первой половине XX в. в Анадырском бассейне были проведены первые специализированные ихтиологические исследования (Сокольников, 1910, 1911; Кагановский, 1933; Агапов, 1941). В работах указанных авторов содержатся данные о состоянии промысла и запасов, сроках и характере нерестового хода, биологических особенностях анадырской кеты.

Во второй половине XX в. изучению анадырского стада кеты уделяли пристальное внимание (Остроумов, 1967а, б; Волобуев, Никулин, 1970; Андреев, Никулин, 1977; Черешнев, 1980; Штуидюк, 1981, 1982,

1983а, б, 1985, 1987; Евзеров, 1983; Викторовский и др., 1986, 1989; Путивкин, 1986, 1988, 1989, 1990, 1994, 1999; Путивкин, Яковлев, 1994; Штундюк, Жарников, 1994; Коротаев, 1997а, б; и др.).

В послевоенные годы исследования проходных (в первую очередь – кеты) и жилых рыб Анадырского бассейна проведены Камчатским отделением ТИНРО в 1956 г. и бассейновым управлением “Охотскрыбвод” в 1962 г. (Остроумов, 1967а,б; Отчет..., 1962, 1976).

В 1959 г. образовано Магаданское отделение ТИНРО, в котором с 1963 г. лаборатория по изучению ресурсов пресноводных рыб приступила к рыбохозяйственному обследованию водоемов Магаданской области, в том числе Анадырского бассейна (Грачева, 1965; Постников, 1965; Шилин, 1970, 1973, 1980, 1984; Шилин, Постников, 1984). В 1967 г. впервые в Анадырском бассейне проведен аэровизуальный учет численности мигрирующей кеты, выполнено картирование нерестилищ, определена их заполняемость. Впоследствии такие работы проводили ежегодно до начала 90-х годов и дали много ценной информации для оценки состояния запасов, динамики численности и прогнозирования объемов вылова анадырской кеты (Евзеров, 1983; Путивкин, 1988, 1994, 1999). С этого же времени сотрудниками Магаданского отделения ТИНРО был начат регулярный сбор биостатистического материала по производителям кеты в низовьях р. Анадырь и Анадырском лимане (Волобуев, Никулин, 1970; Андреев, Никулин, 1977), а также работы по изучению экологии размножения, биологии молоди, особенностей миграций, динамики размерно-возрастных характеристик, численности стада и др. (Путивкин, 1988, 1989, 1994, 1999).

В 60–70-х годах проходные и пресноводные рыбы р. Анадырь и ее крупных притоков (Танюрер, Майн, Белая), рек Канчалан и Великая были также охвачены исследованиями “Охотскрыбвода” (Отчет..., 1962, 1976). На основании этих данных определены запасы рыб и их допустимый вылов, осуществляли регулирование рыболовства. С конца 70-х до начала 90-х годов на контрольно-наблюдательных станциях “Охотскрыбвода” в селах Марково, Усть-Белая, Ваеги осуществляли сбор биостатистического материала по производителям и покатной молоди кеты. К сожалению, огромный материал, накопленный почти за три десятилетия рыбохозяйственными научно-исследовательскими учреждениями, практически не был опубликован в открытой печати и сохранился преимущественно в ведомственных отчетах.

С 1970 г. к исследованиям рыб Анадырского бассейна приступила лаборатория ихтиологии и гидробиологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Главное внимание в первые годы было уде-

лено изучению фауны гидробионтов пресных вод и биологии лососевидных рыб (кета, сиговые, хариусы) (Гидробиологические исследования..., 1975; Штундюк, 1988). Основные работы были развернуты в среднем течении р. Анадырь на базе биологического стационара в с. Марково. С 1978 г. здесь были начаты генетико-биохимические исследования кеты и сиговых рыб (Викторовский и др., 1986; Ермоленко, 1986).

Н.И. Куликова (1972) выделила кету р. Анадырь в качестве особого подвида, основываясь на отличиях ее морфологических и остеологических признаков от кеты других стад, в частности, р. Камчатки. Позднее, сравнивая черепа анадырской, камчатской, амурской летней и осенней кеты, С.А. Горшков (1979) пришел к выводу, что внутривидовая изменчивость многих остеологических признаков значительно превышает межпопуляционные различия (между локальными стадами). Выявленные отличия амурской осенней кеты от других стад в относительных размерах некоторых частей черепа автор объяснил эффектом аллометрического роста и брачной изменчивостью. А.В. Сергиенко (1982) по остеологическим признакам также установила некоторое отличие кеты рек Камчатки и Анадыря от амурской осенней кеты, однако, считает, что описанных отличий недостаточно для выделения какого-либо локального стада в особый подвид.

И.А. Черешнев (1980), сопоставляя результаты собственных исследований кеты р. Анадырь с литературными данными по кете других стад Азии и Северной Америки, пришел к выводу, что популяции этого вида сходны между собой по морфологическим и остеологическим признакам.

Интенсивное развитие в 1980-х годах популяционно-генетических исследований кеты из различных участков ареала, связанное с внедрением методов электрофоретического анализа полиморфизма белков, затронуло и анадырскую кету. Так, в результате популяционно-генетического исследования вида на Северо-Востоке России (Викторовский и др., 1986, 1989) было показано, что наибольшее значение в его генетической дифференциации имеет пространственная разобщенность популяций. На основании расчета генетических дистанций были выделены 4 крупные группы популяций: бассейн р. Анадырь; северное побережье Охотского моря и Камчатка (характеризуется значительной пространственной дифференциацией популяций); бассейн р. Амур; бассейн сахалинской р. Лангры.

Наряду с этим установлено, например, что весьма близко расположенные популяции кеты Сахалина, нерестящиеся на юго-западном и

юго-восточном побережьях острова, генетически различаются сильнее, чем отдаленные друг от друга анадырские и восточносахалинские популяции (Салменкова, 1989). Было высказано предположение, что в ареале кеты существуют районы со значительной межпопуляционной генетической дифференциацией и районы, где она выражена в меньшей степени. Вероятно, это обусловлено эффектом генетического дрейфа, проявившегося в условиях изоляции и сокращения численности популяций в периоды регрессии или трансгрессии дальневосточных морей. С другой стороны, колебания уровня моря сопровождались существенными перестройками речных систем, когда многие реки объединялись в единые бассейны (Линдберг, 1972) и возможности генетического обмена между популяциями увеличивались (Салменкова, 1989). В результате, по мнению Ю. П. Алтухова с соавторами (1997), искажения региональной кластеризации популяций кеты на основе генетических расстояний связаны с тем, что большее сходство удается вскрыть между отдаленными, но более древними популяциями, чем между древними и более молодыми популяциями из соседних районов.

Большая площадь бассейна, сложная топографическая подразделенность нерестовых участков определяют разнообразие условий размножения анадырской кеты. В значительной степени это способствовало тому, что к настоящему времени сложились достаточно противоречивые мнения различных авторов по поводу ее популяционной организации. Так, Ю.В. Штундюк (1983а) считает, что в бассейне р. Анадырь существует единая панмиксная популяция кеты. По его мнению, свидетельством в пользу такого утверждения может служить нестабильность условий на нерестилищах кеты р. Анадырь, приводящая к межгодовой изменчивости расположения нерестовых участков, что в конечном итоге препятствует формированию устойчивой популяционной структуры.

Изучение частот генов ряда ферментных систем кеты из р. Анадырь и ее притоков (Белой, Майна, Еропола) выявило низкий уровень генетических различий между нерестовыми скоплениями отдельных рек данного бассейна, однако была отмечена дифференциация выборок, собранных в разные периоды одного хода и в разные годы (Викторовский и др., 1986; Пустовойт, 1998). Согласно результатам другого генетико-биохимического исследования (Wilmot et al., 1994), кета р. Канчалан отличается от кеты р. Анадырь.

По мнению С.В. Путивкина (1990), на неоднородность анадырской кеты в популяционном плане указывает наличие нескольких пиков в динамике соотношения полов в лимане, которые могут соответствовать подходу производителей из разных рек и притоков. По наблюдению

ниям упомянутого автора, заполнение нерестилищ происходит соответственно численности родительского поколения и объему нерестового фонда, что предполагает наличие у анадырской кеты нерестовых группировок, приуроченных к отдельным водоемам.

И.А. Черешнев и А.С. Агапов (1992) отметили, что возрастной состав группировок кеты из р. Великая и р. Анадырь различен. На основании этого факта было высказано предположение о том, что кета р. Великая представляет собой самостоятельную популяцию, не связанную генетически с кетой собственно р. Анадырь.

Следовательно, относительно популяционной организации анадырской кеты существуют две основные точки зрения:

1. Кета бассейна Анадырского лимана в популяционном плане однородна, что предполагает случайное распределение производителей по нерестилищам (Штундюк, 1983а);

2. В реках Анадырского лимана, а также в крупных притоках р. Анадырь, существуют в той или иной степени репродуктивно изолированные группировки кеты (Путивкин, 1990).

Наиболее характерными структурными компонентами популяций кеты являются сезонные расы (Берг, 1948; Леванидов, 1969; Смирнов, 1975; Волобуев, 1983, 1984; Гриценко и др., 1987; Николаева, Овчинников, 1988; и др.). У кеты р. Анадырь подобной дифференциации не выявлено, хотя различные авторы пытались обосновать принадлежность этой популяции к той или иной расе. Так, А.Г. Кагановский (1933), И.Д. Агапов (1941), Л.С. Берг (1948), А.Г. Остроумов (1967б) полагали, что по срокам нерестового хода она является летней формой. По мнению С.В. Путивкина (1988, 1999), кета Анадыря сходна с амурской осенней кетой, так как использует для нереста участки с выходами подземных вод различного генезиса (над- и подмерзлотных). Автор не обнаружил в р. Анадырь летнюю форму, производители которой строят нерестовые гнезда в русле реки без выхода подземных вод, но не исключает возможность ее существования в этом бассейне.

В начале 90-х годов интенсивность ихтиологических работ в Анадырском бассейне понизилась, что во многом было обусловлено отделением Чукотского автономного округа от Магаданской области (1992 г.) и закрытием контрольно-наблюдательных станций "Охотскрыбвода". В 1994 г. было организовано Чукотское отделение ТИНРО, которое, совместно с лабораторией ихтиологии ИБПС ДВО РАН продолжает изучение анадырской кеты и других проходных и жилых рыб Анадырского бассейна. Полученные данные представлены в большом количестве публикаций, в том числе монографических сводках (Череш-

нев, 1996, 1998; Шестаков, 1998; Макоедов и др., 1999, 2000; Черешнев и др., 2001).

Глава 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для изучения биологии и популяционных особенностей анадырской кеты собран в 1994-1999 гг. в следующих районах Анадырского бассейна: Анадырском лимане (коса Саломатова и район г. Анадырь); устье р. Анадырь; среднем течении р. Анадырь в районе с. Усть-Белая (приустьевой участок р. Белой, 300 км от устья Анадыря); среднем течении р. Анадырь в районе с. Марково (нерестилища, 600 км от устья Анадыря) (табл. 1; рис. 1). Исследования морского периода жизни кеты проведены в северо-западной части Берингова моря и Анадырском заливе, а также в северо-западной части Тихого океана вдоль побережья Восточной Камчатки в 1997 и 1999 гг. на судах СРТМ "Серышево" и РПЯ "Экопасифик" (табл. 2). Всего изучено 154 выборки кеты (около 8 580 экз.).

При береговом лове, в зависимости от района и условий, орудиями служили ставные и закидные невода, а также ставные жаберные сети длиной 10 и 25 м с диаметром ячеи 60 и 65 мм. В ходе морского контрольного лова использованы дрейфтерные сети. Длина одной сети - 40 м, высота стенки - 9 м, ячея сетей - 65 мм. Сети изготовлены из моноволокна зеленого цвета диаметром 0,4 мм, соединены в порядки по 100 шт., всего использовали 5 порядков. Полный биологический анализ выборок проведен по методике И.Ф. Правдина (1966) и включал измерение длины тела рыбы (по Смитту) с точностью до 0,5 см, определение веса с точностью до 10 г, взятие чешуйной пробы (под спинным плавником выше боковой линии), определение абсолютной плодовитости. В последнем случае вес гонад самок оценивали с точностью до 1 г, навеска икры составляла 20 г. Соотношение полов определяли по уловам на контрольных сетях и ставных неводах в течение всего нерестового хода.

Возраст определен по чешуе с помощью бинокуляра МБС-10 при увеличении 16х с дублированием у части экземпляров по отолитам. Центральную часть отолита занимает обширная белая непрозрачная (опаковая) зона летнего роста 1-го года жизни, за которой следует узкая темная прозрачная (гиалиновая) полоска зимы 1-го года. Затем расположена наиболее широкая из последующих зона летнего роста 2-го года жизни. Относительная ширина зон летнего роста 1-го и 2-го годов на отолите соответствует таковой на чешуе, где эти зоны также самые ши-

Таблица 1
Объем собранного материала по кете в бассейне Анадырского лимана в 1994-1999 гг.

№ п/п	Дата	Кол-во исследов. экз.		№ п/п	Дата	Кол-во исследов. экз.		№ п/п	Дата	Кол-во исследов. экз.				
		ПБА	Феце-тинка			ПБА	Феце-тинка			ПБА	Феце-тинка	Счетн. пр., ФА	Счетн. пр., ФА	
Анадырский лиман, коса Саломатова														
<i>1994 год</i>														
1	11.07.	19	19	19	08.08.	50	66	45	25.07.	50	50			
2	19.07.	16	182	16	09.08.	50	24	46	28.07.	50	50			
3	24.07.	30	84	30	10.08.	50	19	47	29.07.	50	50			
4	30.07.	31	218	31	12.08.	50	25	48	30.07.	50	50			
5	05.08.	20	32	20	13.08.	50	24	49	31.07.	50	50			
6	07.08.	30	29	30	14.08.	50	31	50	03.08.	50	50			
7	10.08.	20	96	20	19.08.	50	29	51	05.08.	50	50			
8	14.08.	24	24	24	<i>1996 год</i>						52	06.08.	50	50
9	16.08.	38	162	38	18.07.	50	50	53	08.08.	50	50			
10	19.08.	35	48	35	20.07.	50	50	54	10.08.	50	50			
11	22.08.	23	23	23	27.07.	50	50	55	13.08.	50	50			
12	24.08.	31	29	31	01.08.	50	50	56	18.08.	50	50			
13	27.08.	15	15	15	04.08.	50	50	<i>1999 год</i>						
ВСЕГО		332	961	332	05.08.	50	50	57	20.07.	50	50			
Анадырский лиман, район г. Анадырь														
<i>1995 год</i>														
14	12.07.	50	50	50	12.08.	50	50	58	22.07.	50	50			
15	18.07.	48	48	48	30.07.	50	58	59	23.07.	50	50			
16	26.07.	50	48	51	04.08.	50	113	60	28.07.	50	50			
17	30.07.	50	58	59	07.08.	50	63	61	29.07.	50	50			
18	31.07.	50	17	24	10.08.	50	102	62	02.08.	50	50			
19	01.08.	50	49	-	15.08.	50	60	63	05.08.	50	50			
20	02.08.	50	24	20	22.08.	50	50	64	06.08.	50	50			
21	03.08.	50	66	26	25.08.	50	50	65	11.08.	50	50			
<i>1998 год</i>														
					23.07.	50	50	66	12.08.	50	50			
					24.07.	50	50	67	17.08.	50	50			
										ВСЕГО по району, 1995-99 гг.		2 698	2 624	2 118

№ п/п	Дата	Кол-во исследов. экз.		№	Дата	Кол-во исследов. экз.		№ п/п	Дата	Кол-во исследов. экз.		
		ШБА	Фене-тка пр., ФА			ШБА	Фене-тка пр., ФА			ШБА	Фене-тка пр., ФА	
Устье р. Анадырь												
1998 год												
68	31.07.	50	100	50				82	16.08.	50	100	
69	07.08.	50	100	50				83	21.08.	50	40	
70	09.08.	50	100	-				1997 год				
71	11.08.	50	100	-				84	02.08.	50	50	
72	19.08.	50	100	50				85	05.08.	50	50	
73	20.08.	50	100	50				86	08.08.	50	50	
74	23.08.	50	100	-				87	14.08.	50	50	
ВСЕГО		350	700	200				88	22.08.	50	50	
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая												
1995 год												
75	31.07.	50	21	21				89	28.07.	50	100	
76	05.08.	50	100	90				90	06.08.	50	100	
77	10.08.	50	100	90				91	10.08.	50	100	
78	15.08.	50	100	100				92	15.08.	50	100	
79	19.08.	50	100	100				93	17.08.	50	100	
1996 год												
80	06.08.	50	100	100				94	22.08.	50	50	
81	12.08.	50	100	100				1999 год				
Р. Анадырь, район с. Марково												
1995 год												
101	15.08.	50	25	25				95	05.08.	50	50	
102	18.08.	50	34	34				96	07.08.	50	50	
103	19.08.	50	40	40				97	11.08.	50	50	
104	20.08.	50	20	20				98	15.08.	50	50	
1999 год												
105	02.08.	50	50	50				ВСЕГО по району, 1995-99 гг.				
106	06.08.	50	50	50				1 300 1 861 1 488				
107	14.08.	50	50	50				Р. Анадырь, район с. Марково				
108	19.08.	50	50	50				1995 год				
109	24.08.	50	50	50				1999 год				
ВСЕГО по району, 1995, 99 гг.												
ИТОГО по всем районам												
										450	369	369
										5 130	6 515	4 507

рокие. Остальные годовые кольца морского периода жизни на отолите более узкие, но хорошо различимы, особенно в передней части отолита.

Таблица 2

Объем собранного материала в ходе проведения морских экспедиционных исследований кеты в 1997 и 1999 гг.

Район исследований	Период исследований	Кол-во исследованных экз.		
		ПБА	Фенетика	Счетные призн., ФА
Петропавловско-Командорская подзона	02-22.06.1997	300		
	23.07-12.08.1997	350		
	12.07-20.07.1999	150	150	100
Карагинская подзона	15-25.08.1997	225		
	22-29.07.1999	200	150	100
Зап.-Беринговоморская зона (район мыса Наварин)	23.06-2.07.1997	300		
Зап.-Беринговоморская зона (Анадырский залив)	06-16.07.1997	300		
Зап.-Беринговоморская зона (вдоль побережья Камчатки)	7.06-1.07.1999	400	900	400
Итого		2 225	1 200	600

У большинства особей анадырской кеты в центральной части чешуи в зоне первого года роста хорошо заметны суженные склериты (3-8), из которых первые - самые узкие - пресноводные (речная зона роста), остальные - переходные склериты от пресноводного к морскому периоду жизни, или эстуарное кольцо (Остроумов, 1967б; Андреев, Никулин, 1977; Штундюк, 1983б). В представленной работе особое внимание уделено исследованию особей с отчетливыми сгущениями склеритов на чешуе вокруг базальной пластинки - так называемой речной зоной роста, состоящей из 3-9 узких первых склеритов.

Для дифференциации нагульных и преднерестовых скоплений кеты в море использованы такие признаки как число склеритов в первой летней зоне роста чешуи («летние склериты») и стадии зрелости гонад.

Для выявления особенностей популяционной гетерогенности анадырской кеты и дифференциации нагульных и преднерестовых скоплений вида в море были привлечены относительно новые методические подходы: популяционно-фенетический и феногенетический. Фенетический подход основан на выявлении дискретных альтернативных вариаций любых признаков (морфологических, физиологических, биохимических и др.), маркирующих своим присутствием генетические особен-

ности разных групп особей внутри вида (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980, 1987; Яблоков, Ларина, 1985).

Одно из направлений феногенетического подхода: исследование особого вида асимметрии у животных - флуктуирующей, которая определяется особенностями онтогенетических процессов и представляет собой незначительные ненаправленные отклонения от строгой билатеральной симметрии (Захаров, 1987; Казаков и др., 1989; Романов, 1995). Хотя различия между сторонами тела при ФА - проявление внутриндивидуальной изменчивости, при сравнении различных совокупностей особей по величине среднего различия между сторонами оценивается уже надиндивидуальная популяционная изменчивость. Поэтому ФА может рассматриваться как популяционный показатель и служить для выявления различий между внутривидовыми группировками, межвидовыми различиями, различиями между симпатрическими популяциями близких видов (Захаров, 1987).

У производителей учитывали 14 признаков: частоты встречаемости с левой стороны тела и флуктуирующую асимметрию (ФА) счетных структур (жаберных лучей, жаберных тычинок, лучей в парных плавниках), а также дискретные варианты окраски на теле (табл. 1-24 Приложения). В последнем случае использовали методику, ранее апробированную на кете из водоемов материкового побережья Охотского моря и охотоморского побережья Камчатки (Макоедов, Бачевская, 1992; Макоедов, Овчинников, 1992). Выбраны шесть зон, удобных для оценки изменчивости по вариантам пятнистости (рис. 2): 1) передняя треть верхней части головы (рыло), 2) межглазничный отдел головы, 3) заглазничный отдел головы, 4) спинной плавник, 5) жировой плавник, 6) хвостовой плавник. На жировом плавнике выделены 7 дискретных классов: от 0 до 5 и более пятен. На других зонах - по два класса: "пятна отсутствуют" и "пятна есть".

Сравнение частот встречаемости счетных признаков и вариантов окраски проведено с помощью критериев, предложенных Л.А. Животовским (1982). Величину показателя флуктуирующей асимметрии (ФА) определили согласно рекомендациям Р.В. Казакова с соавторами (1989). О величине ФА судили по сумме отклонений, отнесенной к числу рыб в выборке¹:

¹ В связи с тем, что показатель ФА, рассчитанный по приведенной формуле, не позволяет дифференцировать выборки методом главных компонент, использованы также частоты встречаемости рыб с равными значениями счетных признаков на обеих сторонах тела -

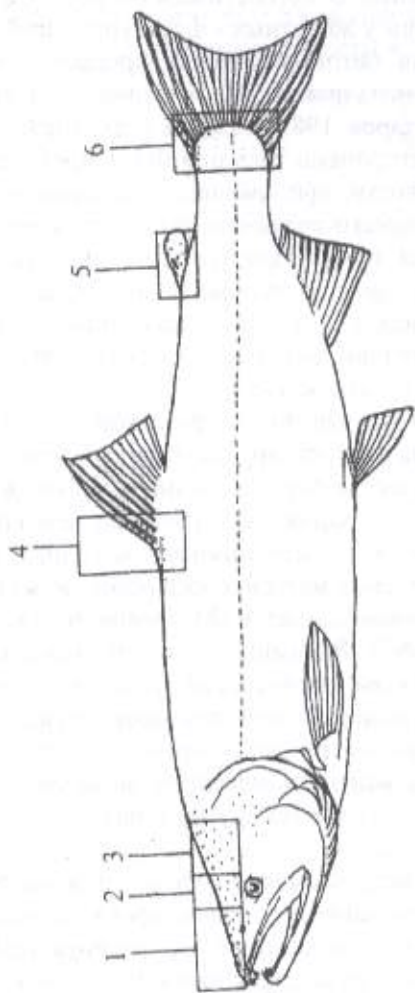


Рис. 2. Участки тела кеты, на которых выделены феноварианты окраски

$$\Phi A = \frac{\sum_{i=1}^n |N_i - N_p|}{n}$$

Для оценки генетической гетерогенности кеты Анадырского бассейна использованы опубликованные данные по частотам встречаемости локусов, кодирующих пять ферментных систем: лактатдегидрогеназу мышц (ЛДГ-А), малик-энзим (МЭ-2), 6-фосфоглюконат-дегидрогеназу (ФГД), аспартатаминотрансферазу (ААТ-1,2) и эстеразу Д (ЭСТД) (Викторовский и др. 1986, 1989; Wilmot et al., 1994; Макоедов и др., 1995; табл. 3). Дополнительно материал был собран в Анадырском лимане в 1994 и 1995 гг. (табл. 3), камеральная обработка осуществлена Е.А. Салменковой (Институт общей генетики РАН).

Кластеризация выборок по частотам вариантов фенетических и генетико-биохимических признаков проведена методом главных компонент (Животовский, 1991). Все расчеты выполнены на IBM PC с применением пакета программ STADIA и Excel 6.0.

Таблица 3

Частоты встречаемости локусов в выборках кеты из Анадырского лимана и рек Камчатки

№ п/п	Локальность	Дата	Кол. экз.	Частоты				
				ЛДГ-А	МЭ-2	ФГД	ЭСТД	ААТ
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Бассейн Анадырского лимана								
1	Анадырский лиман	1991 ¹	80	0,869	0,762	0,975	0,712	0,962
2		1991 ¹	104	0,971	0,704	0,966	0,646	0,945
3		1994 ²	45	0,947	0,793	0,969	0,702	0,920
4		1995 ²	80	0,911	0,715	0,980	0,736	0,865
5	Р. Канчалан ¹	1991	76	0,934	0,776	0,981	0,761	0,968
6	Р. Майн ²	17.08.83	100	0,935	0,860	0,975	0,815	0,949
7		18.08.84	100	0,945	0,735	0,880	0,740	0,958
8	Р. Белая ¹	03.09.83	100	0,920	0,800	0,950	0,745	0,933
9	Р. Анадырь, район с. Марково ³	08.08.82	96	0,984	0,974	0,974	0,781	0,945
10		03.10.83	170	0,926	0,812	0,965	0,738	0,926
11		25.09.84	100	0,925	0,815	0,965	0,765	0,955
12		15.08.85	64	0,945	0,976	0,968	0,844	0,973
13	Р. Еропол ¹	24.08.83	79	0,924	0,804	0,956	0,741	0,940
14		22.09.84	100	0,900	0,735	0,940	0,735	0,917

показатель, противоположный уровню ФА. Чем выше доля рыб с равными значениями признаков на сторонах тела, тем ниже уровень ФА и наоборот.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Восточная Камчатка									
15	Р. Авача ¹	1990	32	0,859	0,578	1,0	0,875	0,914	
16		01.08.82	72	0,972	1,0	0,979	0,972	0,885	
17		08.08.82	100	0,845	0,995	0,980	0,975	0,887	
18		10.08.83	100	0,845	0,980	0,995	0,890	0,937	
19		25.07.85	100	0,9	0,795	0,945	0,965	0,957	
20		23.07.86	100	0,775	0,680	0,970	0,945	0,910	
21		16.07.87	100	0,8	0,680	0,940	0,905	0,897	
22		23.07.87	100	0,825	0,685	0,965	0,945	0,890	
23		Р. Авача ¹	14.07.88	100	0,896	0,802	0,963	0,885	0,935
24			23.07.89	100	0,85	0,715	0,970	0,925	0,927
25	Р. Камчатка ¹	1990	75	0,853	0,773	0,920	0,767	0,957	
25		1991	40	0,885	0,859	0,900	0,769	0,936	
27	Оз. Нерпичье ¹	1991	40	0,887	0,700	0,962	0,813	0,913	
28	Р. Оссора ¹	1990	40	0,913	0,808	0,913	0,850	0,944	
29	Зал. Корфа ¹	1991	18	0,917	0,667	0,972	0,778	0,931	
Западная Камчатка									
30	Р. Пенжина ⁴	14.08.89	176	0,957	0,835	0,963	0,832	0,938	
31	Р. Палана ⁴	04.08.90	100	0,895	0,865	0,955	0,900	0,940	
32	Р. Пятибратка ⁴	11.08.92	33	0,864	0,758	0,970	0,909	1	
33	Р. Воямплока ⁴	02.08.90	100	0,920	0,855	0,960	0,935	0,975	
34	Р. Тигиль ⁴	06.08.90	92	0,815	0,663	0,951	0,929	0,929	
35		17.07.92	58	0,845	0,716	0,991	0,914	0,948	
36		14.08.92	80	0,819	0,675	0,956	0,950	0,919	
37		Р. Утхолок ⁴	11.08.91	50	0,850	0,750	0,980	0,960	0,920
38	Р. Ковран ⁴	02.08.92	50	0,870	0,690	0,980	0,950	0,940	
39	Р. Хайризова ⁴	18.07.88	100	0,955	0,875	0,940	0,885	0,965	
40	Р. Хайризова ⁴	28.07.88	100	0,960	0,950	0,975	0,920	0,960	
41		07.08.88	100	0,950	0,940	0,975	0,945	0,925	
42		29.07.89	100	0,865	0,730	0,955	0,925	0,930	
43		25.07.90	87	0,810	0,770	0,954	0,966	0,891	
44		25.07.90	106	0,896	0,799	0,985	0,939	0,928	
45		06.08.90	68	0,816	0,654	0,949	0,963	0,934	
46		14.06.91	48	0,885	0,667	0,990	0,990	0,927	
47		07.07.91	48	0,844	0,750	0,979	0,896	0,917	
48		20.07.91	48	0,813	0,729	0,979	0,896	0,927	
49		31.07.91	50	0,850	0,670	0,960	0,940	0,920	
50		11.08.91	50	0,830	0,640	0,940	0,970	0,920	
51		13.08.91	48	0,875	0,750	0,969	0,906	0,896	
52		20.08.91	50	0,880	0,680	0,980	0,910	0,930	
53	20.06.92	93	0,898	0,737	0,962	0,909	0,941		
54	Р. Сопочная ⁴	03.08.91	50	0,840	0,690	0,960	0,960	0,940	
55	Р. Ича ⁴	10.08.87	100	0,820	0,735	0,905	0,955	0,925	
56	Р. Коллакова ⁴	09.08.91	50	0,800	0,700	1,0	0,920	0,930	
57	Р. Воровская ⁴	12.08.89	68	0,978	0,926	0,926	0,904	0,868	
58	Р. Коль ¹	30.07.90	90	0,783	0,739	0,874	0,944	0,908	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
59	Р. Пымта ¹	29.07.91	79	0,861	0,703	0,956	0,924	0,902
60	Р. Кихчик ¹	1991	40	0,775	0,806	0,962	0,925	0,900
61	Р. Утка ¹	1991	70	0,930	0,823	0,981	0,770	0,937
62	Р. Большая ²	24.08.84	200	0,848	0,863	0,970	0,933	0,920
63		29.07.87	100	0,810	0,765	0,950	0,880	0,890
64		12.08.87	100	0,810	0,720	0,940	0,880	0,900
65		30.07.89	96	0,969	0,943	0,906	0,927	0,885

Примечание. 1 - по данным Wilmot et al., 1994; 2 - собственный материал, обработанный Е.А. Салменковой; 3 - по данным Викторовского и др., 1986, 1989; 4 - по данным Макоедова и др., 1995

Глава 3 ПРЕСНОВОДНЫЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

3.1. Гидрологические особенности р. Анадырь и их влияние на формирование численности поколений анадырской кеты

Основная часть (около 85-90 %) производителей кеты из Анадырского лимана заходит на нерест в р. Анадырь, поэтому условия, сложившиеся в бассейне этой реки, играют определяющую роль в воспроизводстве анадырского стада.

Бассейн р. Анадырь расположен между 165°15' - 176°14' в. д. и 62°28' - 68°16' с. ш. Река берет начало с Анадырского плоскогорья за Полярным кругом из горного озера площадью 200 м², расположенного на юго-восточном склоне Анадырского плоскогорья, в 70 км юго-западнее оз. Эльгыгытгын, и впадает в зал. Онемен у мыса Американская кошка (Шило, 1970). Площадь бассейна составляет 191 тыс. км², длина реки - 1 150 км. Большая часть бассейна (65 %) занята средневысотными горами. Район лежит в зоне вечной мерзлоты, на внепойменной тундре мерзлота залегает непосредственно под моховым покровом.

В верхнем течении р. Анадырь имеет юго-западное направление, в средней и нижней части образует подковообразную излучину, вытянутую к северу; в целом река течет на восток. В верхнем и среднем течении в р. Анадырь впадают крупные притоки: Белая, Танорер, Щучья, Убиенка - слева; Яблон, Пеледон, Еропол, Травка, Гребенка, Мамолина, Майн - справа.

Гидрологические условия в районах размножения кеты в верхнем, среднем и нижнем течении р. Анадырь существенно различаются (Штундюк, 1983б; Путивкин, 1988). По режиму стока и морфологии река делится на два участка - горный и равнинный. Границей первого принято считать отрезок долины от истоков до выхода из Щучьих гор

(сопка Опаленная, 50 км вверх по течению от с. Марково). Второй участок - от с. Марково до устья р. Анадырь - расположен на равнинно-низменной части Анадырской депрессии.

Русло реки в верхнем течении проложено по сравнительно узкому дну долины, слабо извилисто, имеет четкообразное строение: широкие плесы чередуются с перекатами, глубины на которых достигают 50 см. Большая сила водного потока и значительный уклон водной поверхности (0,7 %) способствуют интенсивному развитию береговой эрозионной деятельности в рыхлых гальниковых отложениях, слагающих пойму. Русло галечниковое, лишь в старицах и на некоторых плесах галька покрыта слоем ила толщиной в 2-3 см, донная растительность отсутствует. В верховьях Анадыря нерестилища кеты приурочены к выходам грунтовых вод, достаточно стабильны и не перемерзают в зимнее время даже при минимальных для этих мест температурах воздуха.

Район от сопки Опаленной до с. Марково протяженностью около 50 км носит переходный характер, именно здесь нерестится большая часть анадырского стада кеты (Евзеров, 1983). На уровне с. Марково пойма р. Анадырь достигает максимальной ширины - 70 км. Поверхность поймы ровная, сложена песчано-галечными грунтами, покрытыми суглинками и илом (толщиной до 1 м), в большинстве случаев заболоченная, умеренно пересечена рукавами, староречьями и рытвинами в верхней части, ниже сопки Опаленной представлена сложной сетью из меандрирующих протоков, рукавов, стариц и сухих русел, функционирующих лишь в паводок. Густая сеть протоков и рукавов обуславливает наличие многочисленных больших и малых островов, длительность существования которых ограничивается одним годом. Фарватер реки ежегодно меняет свое направление. Обычно заносятся верхние устья протоков, отключая их от общего русла. Такие слепые протоки могут использоваться кетой для нереста.

В этом районе нерестилища отличаются наибольшим разнообразием типов (грунтовые, русловые, смешанные), причем кета нерестится здесь преимущественно на участках, имеющих стабильное водоснабжение: в подрусловом потоке и на выходах грунтовых вод (Штундюк, 1983б). Но при этом границы нерестовых участков непостоянны: в результате паводков нерестилища замыкаются аллювиальными отложениями, возникают в новых местах. Следствием непостоянства границ нерестовых участков может быть повышенная смертность икры и эмбрионов в зимнее время, особенно при резких падениях уровня воды (Коротаев, 1997б; Коротаев и др., 1999; Коротаев, 2002).

Несмотря на низкую температуру воздуха в зимний период (до -50°C и ниже), на участках реки с котловинами, сложенными мощным слоем аллювия, хорошо фильтрующего и аккумулирующего грунтовые воды, образуются полыньи, в основном в местах выхода грунтовых вод в русловой поток. Температура воды, выкачиваемой с глубины до 6 м из толщи аллювия в районе с. Марково, в начале марта составляет $4-4,5^{\circ}\text{C}$, в начале мая - около $3,5^{\circ}\text{C}$ (по устному сообщению Ю.В. Штундюка).

В целом данные по соотношению рыб, размножающихся на русловых и грунтовых нерестилищах, противоречивы. По данным Ю.В. Штундюка (1983б), а также полевых отчетов Охотскрыбвода, в районе Марковской котловины основная масса кеты размножается на русловых нерестилищах с примесью подземных вод поверхностного залегания. По результатам исследований С.В. Путивкина (1989, 1999), 80-90 % производителей нерестятся на выходах грунтовых вод.

При выходе из Марковской котловины протоки сходятся в одно русло. В Нижне-Анадырской низменности русло р. Анадырь слабо меандрирует.

В ряде водоемов бассейна Анадырского лимана (Канчалан, Танюер), имеющих нерестилища кеты, выходы грунтовых вод немногочисленны и локализованы на небольших участках (Путивкин, 1989, 1999).

По гидрохимическому составу вода в р. Анадырь, по данным А.Г. Остроумова (1967а), относится к гидрокарбонатному классу, слабо минерализована, имеет в сентябре слабощелочную или нейтральную реакцию.

Термический режим р. Анадырь формируется под влиянием четырех основных циркумполярных факторов: а) сибирского максимума и арктических антициклонов; б) циклонов европейско-азиатского арктического фронта; в) циклонов, проникающих в бассейны Анадыря, Пенжины, Гижиги через Охотское море; г) циклонов, составляющих северо-западную периферию алеутской депрессии. В бассейне реки контрастны переходы от жестоких морозных северных ветров до снегопадов с повышением температуры до положительных значений и оттепелей при ветрах южных и восточных направлений. Режим облачности, определяемый атмосферной циркуляцией, снижает на 30 % количество солнечного тепла в районе Чукотки по сравнению со средними значениями для таких же широт других территорий. Причем основная часть солнечных дней приходится на март-май, когда безлесные горы, тундра и лиственничное разноросное с мощным снежным покровом от-

ражают весенние солнечные лучи и не используют их на нагревание поверхности земли и воздуха.

Верховья р. Анадырь лежат в зоне резко континентального климата с очень холодной зимой (среднеголетняя температура в январе ниже -32°C). Устойчивый снеговой покров (до 10 см толщиной) устанавливается в бассейне р. Анадырь у с. Марково в середине октября. За полуметровую отметку высота снежного покрова переходит в конце декабря-середине января и к апрелю достигает 70 см на открытых местах. В русле реки и протоках снег лежит на галечнике на высоте уреза воды и интенсивно испаряется вследствие подогрева грунтовыми водами. Интенсивность испарения резко уменьшается при выпадении снега на ледовый покров и замороженный галечник. Низовья реки лежат в зонах умеренно континентального и морского климата с морозной зимой.

Значительную часть стока р. Анадырь составляют подрусловые потоки. Поэтому временные протоки, обычно обсыхающие на заходах, имеют на выходах водоток за счет питания подрусловыми водами. Основная доля в питании р. Анадырь приходится на осадки: 89 % годового стока, из них на снеговое питание - 54 %. Подземное питание составляет 11 % годового стока.

Высота зимнего расхода воды, температура воздуха и количество осадков существенно влияют на выживаемость икры тихоокеанских лососей. В период стояния льда в русле реки температура воды держится около $0,2^{\circ}\text{C}$. Повышение температуры воды начинается в период расплавления ледового покрова. Для верхнего и среднего течений р. Анадырь зимой характерно резкое уменьшение расхода и уровня воды, что ухудшает водоснабжение гнезд, приводит к их промерзанию и гибели эмбрионов. Резкое сокращение расхода воды происходит в период ледостава: в октябре - до 123,5 (64,1-262) $\text{м}^3/\text{с}$, в ноябре - до 52,2 (25,3-131) $\text{м}^3/\text{с}$. В зимний период расход воды составляет от 28,15 (16,9-54) $\text{м}^3/\text{с}$ в декабре до 12,69 (5,76-23,7) $\text{м}^3/\text{с}$ в апреле.

Самый низкий уровень воды был отмечен в 1973 и 1975 гг.: 2 и 4 см соответственно при среднегодовом уровне 41,3 см (Государственный водный кадастр, 1985). Это повлекло существенное уменьшение кратности воспроизводства - от среднегодового 1,4 до 0,6. Следует отметить, однако, что гибель икры и снижение численности возвратов при падении уровня воды в зимний период отчетливо проявляются лишь в годы, когда подходы производителей значительно превышают среднегодовое значение. Так, в 1991 г. очень теплое и сухое лето сопровождалось значительным понижением уровня воды, при этом численность производителей на нерестилищах была примерно в 7-8 раз

меньше среднемноголетней (Штундюк, Жарников, 1994). Тем не менее, несмотря на выраженные неблагоприятные для размножения предпосылки, коэффициент кратности воспроизводства в указанном году был необычайно высокий – около 6 (Коротаев, 1997б). По-видимому, в бассейне существует зона экологического оптимума (с относительно стабильным состоянием среды), площади которой вполне хватает при подходах кеты средней численности, и зона риска. Последняя используется либо при повышенной численности производителей, либо при значительном изменении условий существования в зоне оптимума. Поскольку наибольшие возвраты кеты обычно происходят от поколений средней численности (Леванидов, 1969), можно предположить, что существование таких зон – характерная черта лососевых рек.

В формировании численности и биологических показателей рыб значительную роль играют колебания уровня воды в летний период. Обычно бывает два крупных подъема уровня воды: максимальный в весенне-летнее половодье и примерно вдвое меньший – в осенний паводок. На долю весеннего стока приходится в среднем до 60 % годового стока (Шило, 1970). Половодье начинается обычно в конце мая-начале июня, максимальный расход воды наблюдается во второй половине июня. Среднемесячный расход воды у с. Нижний Еропол в 1960-1975 гг. в мае составил 269,3 м³/с при колебании от 144 до 451 м³/с. Значительные колебания величины расхода воды определяются снежностью зимы и скоростью прогрева воздуха.

В летне-осенний период бывает до 2-3 паводков. Иногда осенний паводок по величине достигает весеннего. Летний расход воды зависит от количества осадков в зимний и летний периоды. В июне среднемесячный расход воды составляет в среднем 962,8 м³/с при колебаниях от 385 до 2200 м³/с, в августе - 691,6 (187-1200) м³/с. Температура воды в р. Анадырь наиболее высока в летнюю межень, обычно во второй декаде июля. В 1968-1975 гг. среднемесячная температура воды у с. Нижний Еропол в июне составляла от 3 до 8,6°С, в июле - от 8,8 до 12,8°С, в августе - от 7,7 до 12°С, в сентябре - от 2,6 до 8,1°С. В среднем течении р. Анадырь у с. Снежное температура воды несколько выше: в июне среднемесячная температура воды составляла 4,2-13,9°С, в июле - 12,7-16,3°С, в августе - 10,4-15,2°С, в сентябре - 3,7-8,1°С.

Оптимальный режим прохождения паводка в Анадырском бассейне соответствует такой величине максимального уровня, который равен или незначительно превышает среднемноголетний, с постепенными подъемом и спадом воды. Если спад паводковых вод происходит в короткие сроки, молодь может не успеть выйти из мелководных, пе-

ресыхающих временных озер и погибает в случае недостаточного уровня воды. Например, в 1999 г. в районе с. Марково в искусственном котловане при быстром спаде уровня половодья осталось на лето множество молоди рыб – кеты, хариуса, налима, сига, колюшки, гольяна. К осени они все погибли, так как осенний паводок был ниже уровня половодья (Черешнев и др., 2000).

Для кеты осенние паводки создают условия, при которых становится возможным освоение больших нерестовых площадей, однако при резком падении уровня воды может происходить обсыхание нерестилищ и гибель отложенной икры. Таким образом, расход воды является одним из наиболее важных гидрологических показателей, который традиционно используют для заблаговременного определения численности подходов анадырской кеты (Путивкин, 1988; Коротаев, 1997а).

При малой численности нерестующие рыбы занимают наиболее пригодные для нереста участки, что обеспечивает высокую выживаемость икры в инкубационный период (Семенченко, 1988; Паренский, 1992). Более того, отнерестовавшие производители еще несколько дней находятся на нерестилищах, препятствуя перекапыванию гнезд поздней подошедшими мигрантами. Однако в годы высокой численности на постоянных нерестилищах перекапывание бугров все же происходит, и даже при оптимальном уровне воды в районе нереста значительная часть гнезд погибает. В случаях же резких колебаний уровня воды эффективность нереста оказывается чрезвычайно низкой.

Следует отметить, что в целом половодья и паводки играют большую положительную роль в экосистеме Анадырского бассейна. Они способствуют поддержанию высокой продуктивности, особенно районов поймы, вынося с верховых нерестилищ огромную массу органического вещества в виде сненки (трупов) лососей, которая вовлекается в общий круговорот вещества и энергии в водоеме (Леванидов, 1981; Богатов, 1994; Minakawa, 1997). Это имеет важнейшее значение для Анадырского бассейна, так как в силу климатических причин лесистость его территории (5 %) существенно меньше оптимальной для лососевых рек (40-45 %), вследствие чего приток лесной аллохтонной органики крайне мал, особенно в тундровых участках реки. При средней численности нерестового стада кеты 2 млн. экз. в год общий вес особей стада составляет около 60 тыс. т, или, в пересчете на площадь бассейна, - 30-100 кг/км². Среднегодовой вылов речных рыб в 1940-80-е годы составил всего 0,8 кг/км².

Таким образом, осуществляя посредством нерестовой миграции крупномасштабный перенос органического вещества из открытых рай-

онов океана в пресные воды, кета в экосистеме рек бассейна Анадырского лимана является одним из определяющих элементов в формировании продукции многих животных, от амфибиотических насекомых и жилых рыб до крупных млекопитающих.

По мнению С.В. Путивкина (1999), природные условия обитания стада кеты Анадырского бассейна несомненно экстремальные, о чем свидетельствует крайне низкий - в 25-30 раз ниже, чем на Камчатке - уровень ее естественного воспроизводства.

3.2. Биологические особенности анадырской кеты

3.2.1. Нерестовый ход

Идущая из моря кета в массе появляется на границе Анадырского залива после достижения температуры воды 4,5-5,0⁰ С. Ее появление в лимане определяется действием приливно-отливных течений и динамикой вод в прибрежье (Черешнев и др., 2001). Первые сведения о сроках хода анадырской кеты на нерест встречаются у Н.П. Сокольников (1911): в 1905 г. в лимане начало хода пришлось на 7 июля, массовый ход начался с 18 июля. А.Г. Кагановский (1929) в 1927 г. в лимане наблюдал начало хода 5 июля, а массовый ход - 10 июля. По данным Чукотского треста и совхозов за период 1928-1937 гг., ход начинается с 3-5 по 18 июля в зависимости от ледовой обстановки. Такие же сроки приведены в публикациях И.Д. Агапова (1941), А.Г. Остроумова (19676), В.В. Волобуева и О.А. Никулина (1970). Через 5-7 дней после появления первых "гонцов" начинается промысловый лов кеты в лимане.

Массовый ход анадырской кеты соответствует периоду сизигийных приливов. В это время в лимане происходит максимальное осолонение воды и снижение до минимума скорости течения в приустьевых участках рек из-за подпора их приливной волной. В низовьях р. Анадырь действие приливов сказывается на расстоянии до 170-180 км, а течение может измениться на обратное до 140 км от устья. Таким образом, в период сизигийных приливов на протяжении почти 400 км в низовьях реки создаются наиболее благоприятные условия для миграции кеты с точки зрения снижения энергетических затрат и физиологической адаптации при смене среды обитания (Путивкин, 1999; Черешнев и др., 2001). Основная масса кеты (до 80 %) мигрирует вдоль берегов на удалении от 5 до 80 м, на участке 60-80 м - менее 15 %, 80-100 м - менее 5 %, 100-120 м - менее 1 % от численности мигрантов в сутки. При отсутствии волнения 85-90 % производителей проходит в поверхност-

ном слое до глубины 1,5 м. При штормах рыба равномерно занимает глубины от 0,5-1,0 до 4,0 м (Путивкин, Яковлев, 1994; Путивкин, 1999).

Сроки подходов анадромной кеты в Анадырский лиман могут варьировать в пределах 20 дней. До 90 % производителей проходят в лимане в течение 12-15 дней. Однако в целом период нерестовой миграции весьма растянут и может длиться до декабря, то есть на протяжении 4,5-5 месяцев (Штундюк, 1983б; Путивкин, 1999). В начале хода кета мигрирует к самым отдаленным (почти на 1 тыс. км от устья) нерестилищам (Штундюк, 1983б). Обычно в течение лета наблюдают 2-3 пика численности в динамике нерестового хода, которые не всегда четко выражены (Сокольников, 1911; Агапов, 1941; Остроумов, 1967б; Волобуев, Никулин, 1970; рис. 3).

В 1994-1999 гг. нерестовый ход кеты в Анадырском лимане ежегодно начинался в первой декаде июля и продолжался до конца сентября-середины октября, при этом подавляющее большинство производителей мигрировало с конца июля до второй декады августа включительно. Массовый ход кеты в среднем течении р. Анадырь проходил с конца июля до начала сентября (рис. 3).

По данным ЧукотТИНРО (Биологическая характеристика ..., 2000), анадромная миграция лососей в водоемы Чукотки летом 2000 г. отличалась рядом особенностей. В частности, в Анадырском лимане первые производители кеты, так называемые «гонцы», появились в обычные для них сроки – в первой декаде июля. Но вместо ожидаемого начала массового хода к середине месяца лишь 24 июля в ставных неводах, расположенных в лимане, были отмечены первые уловы.

С.В. Путивкин (1999) из 27 параметров, влияющих на сроки и интенсивность нерестовой миграции анадырской кеты, основными называет численность нерестового стада и интенсивность льдоразрушения в Беринговом море. По данным National Ice Center, полученным из “Internet”, 16 июля 2000 г. вся горловина Анадырского лимана была заполнена сплошными льдами (рис. 4), интенсивное разрушение которых началось после 20 июля под воздействием шторма. Помимо позднего начала, миграция характеризовалась крайне сжатыми сроками и только одним ярко выраженным, с необычайно высокой интенсивностью, пиком нерестового хода. В данном случае влияние ледовой обстановки на сроки и интенсивность миграции лососей очевидно.

3.2.2. Нерест и развитие молоди до периода ската

Нерест у анадырской кеты начинается в первой половине августа и продолжается до ноября (Штундюк, 1982, 1983б). Для строительства

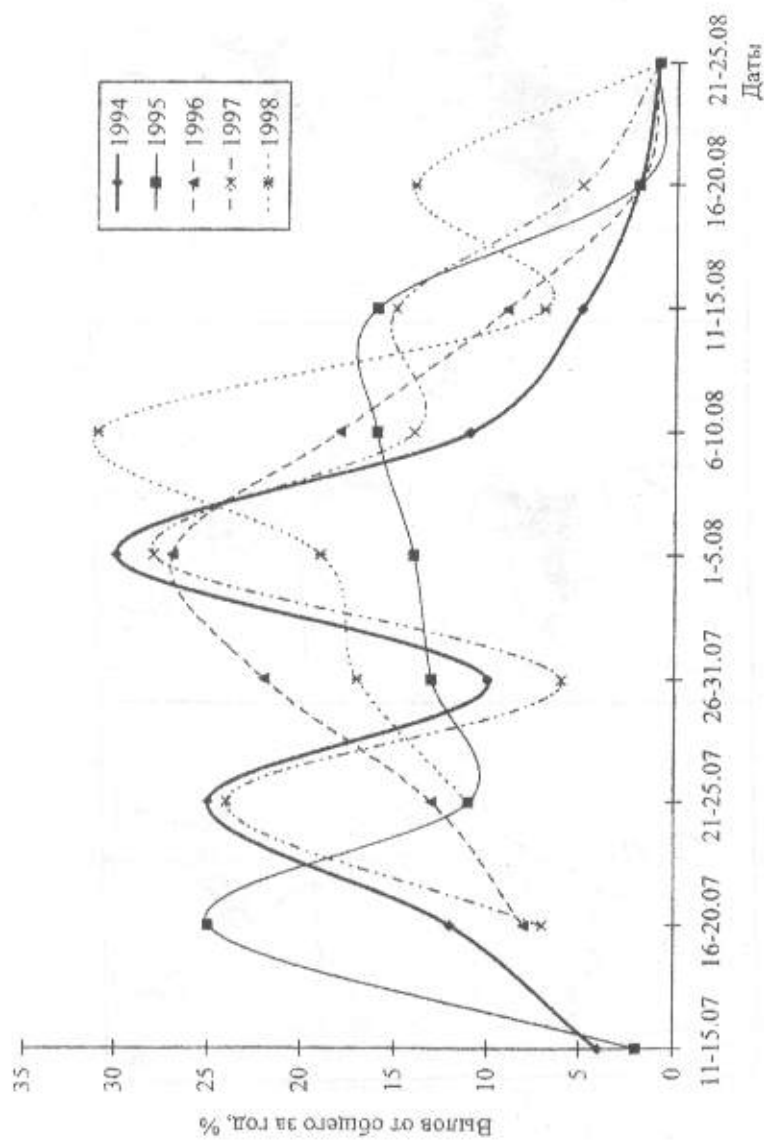


Рис. 3. Динамика перестового хода кеты в Анадырском лимане в 1994-1998 гг.

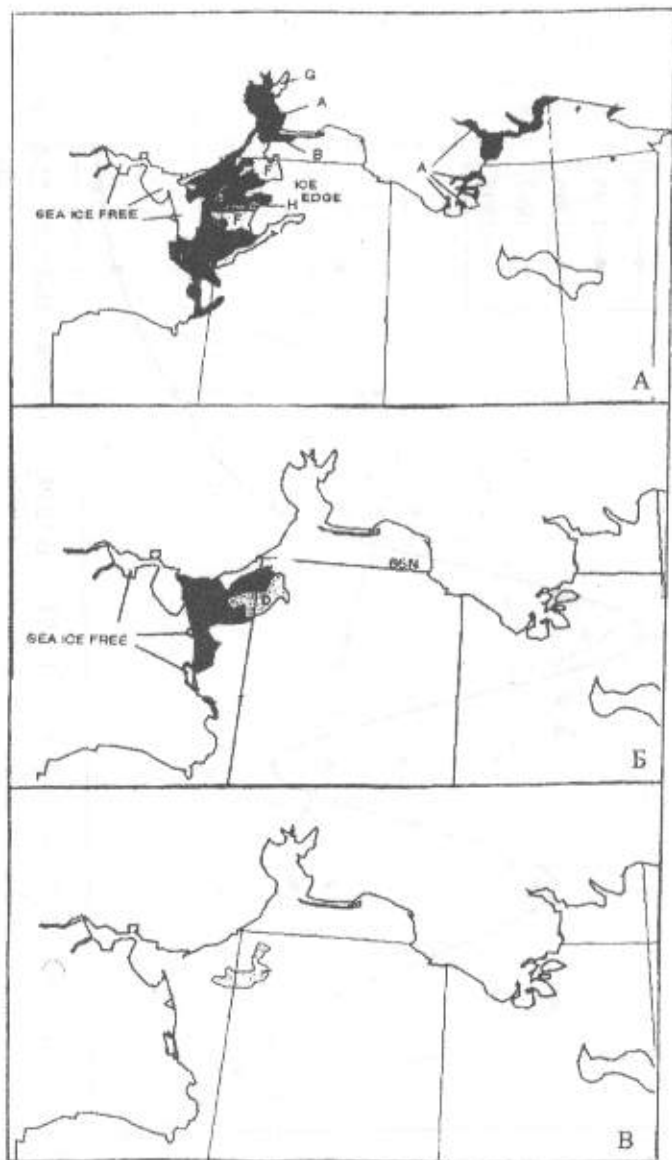


Рис. 4. Ледовая обстановка в горловине Анадырского лимана в 2000 г.: А – 6 июля, Б – 20 июля, В – 23 июля

гнезд производители используют русла рек и постоянные речные рукава, а также участки с выходами грунтовых вод - ключевые протоки и заливы (Штундюк, 1982). Кета, мигрирующая в начале нерестового хода, занимает преимущественно наиболее отдаленные участки с грунтовым питанием. Основные нерестилища кеты приурочены к местам с хорошо переработанной поймой в зоне таликов, как правило, на участках меандрирующего русла; плотность расположения нерестовых бугров наиболее высока в вершинах ключей (Штундюк, 1983б).

Нерестовые бугры располагаются на глубине 0,3-3,0 м. При аномально высоком уровне воды кета занимает участки реки выше перекатов, на боковых протоках, а по основному руслу - отлогие плесы со свежепереработанным галечником. При низком уровне производители устраивают гнезда в узких затяжных перекатах и на глубоких участках ниже перекатов. Эмбрионы анадырской кеты развиваются при низких температурах воды, а растянутый период размножения определяет длительные сроки выхода личинок из бугров и продолжительный скат молоди из реки в море (1. с.).

По данным С.В. Путивкина (1989, 1999), температура воды в районе нерестилищ анадырской кеты определяется выходами смешанных надмерзлотных и подмерзлотных подземных вод: в период инкубации она чаще всего составляет 2,5-3,5⁰ С, а уже в середине февраля на некоторых участках повышается до 7⁰ С, в результате чего на реке образуются открытые незамерзающие участки. Выклев личинок происходит в январе, а в феврале они уже переходят к активному питанию (Путивкин, 1999). Таким образом, период пресноводного нагула анадырской кеты оказывается достаточно продолжительным и составляет 4-5 месяцев.

Оптимальное количество производителей анадырской кеты, обеспечивающее стабильность воспроизводства, составляет 1,5-1,7 млн. шт. Среднегодовалая численность покатников составляет 265 млн. шт. (Путивкин, 1999).

Молодь кеты в естественных условиях обычно не зимует в пресной воде (Берг, 1948; Смирнов, 1975; Леванидов, 1976; Salo, 1991), но иногда молодь кеты р. Анадырь поздних сроков выклева остается на зимовку в реке (Штундюк, 1983б, 1987). Такое же явление обнаружено у кеты р. Тауй североохотоморского побережья (Волобуев, 1984).

Скат части молоди (от 2,5 до 12,1 %) в отдельные годы происходит еще до паводка и ледохода. Основная масса мигрантов скатывается в течение 19-45 (в среднем 30) дней, начиная с третьей декады мая по первую половину июня. В это время р. Анадырь с протоками и Ана-

дырский лиман еще покрыты льдом. В условиях полярного дня скат молоди в течение суток носит равномерный характер с очень небольшим увеличением интенсивности ночью (Черешнев и др., 2001).

В начальный период ската (май, июнь) длина покатников варьирует в пределах 31-40 мм, вес - 188-457 мг; среднемноголетние размеры и вес молоди составляют 34,7 мм и около 300 мг (Штундюк, 1982, 1987; Путивкин, 1999). В августе в русловой части реки длина покатников кеты составляет 32-51 (37,9) мм, при этом чешуйные пластинки присутствуют у особей длиной 46-49 мм, а чешуя с 1-3 склеритами - у молоди 50 и более мм (Штундюк, 1982, 1987).

Миная лиман, молодь попадает в более благоприятные температурные условия в Анадырском заливе, где температуры воды достигают $2,5-4^{\circ}\text{C}$ и идет процесс распаления льда. В дальнейшем в потоке поверхностных опресненных теплых вод она откочевывает в южную часть залива в сторону мыса Наварин (Путивкин, 1999). Скат молоди, по-видимому, продолжается до поздней осени, о чем свидетельствуют поимки в среднем течении реки молоди с желточным мешком и без чешуи в течение сентября; количество таких рыб достигает 7-10 и 94 % соответственно (Штундюк, 1982, 1987).

Мальки кеты начинают питаться беспозвоночными сразу после выхода из нерестовых бугров, еще до полного рассасывания желточного пузыря (Штундюк, 1982). В период и после покатной миграции молодь способна потреблять различные пищевые организмы как пресноводной, так и морской фаун, при этом основную роль играют размеры, а не видовая принадлежность животного (LeBrasseur, 1969).

3.2.3. Возрастной состав производителей

Большинство исследователей считают, что возраст созревания кеты колеблется от 2 до 8 лет, при этом основная масса рыб возвращается в реки, прожив в море 3 или 4 года (Смирнов, 1975; Salo, 1991; и др.). Анадырская кета созревает преимущественно в возрасте 3+ и 4+, доля рыб в возрасте 2+ и 5+ обычно не превышает 10-15 % (Агапов, 1941; Остроумов, 1967б; Волобуев, Никулин, 1970; Штундюк, 1983б).

Определение возраста одновременно по чешуе и отолитам почти во всех случаях дает одинаковые результаты и свидетельствует о наличии у анадырской кеты нескольких возрастных групп: от 2+ до 5+. По литературным данным (Черешнев и др., 2001), отмечены случаи созревания некоторых особей в возрасте 1+ и 6+.

Между возрастными классами обнаружены достоверные различия по общему числу склеритов на чешуе: у рыб в возрасте 2+ в среднем за

всю жизнь образуется 57,5, у четырехлеток (3+) - 60,5 склеритов, у рыб в возрасте 4+ и 5+ - в среднем 63,3 и 65,7 склеритов соответственно (табл. 4). По отдельным зонам различий между возрастными классами не выявлено. В первой летней зоне у анадырской кеты учтено в среднем 18,9 склеритов; за первый год жизни образуется в среднем 23,4, а за всю жизнь - 61,3 склеритов. Для анадырской кеты типично минимальное число склеритов в первой летней зоне по сравнению с кетой, нерестящейся южнее (Бирман, 1968; Иванков и др., 1997; Коротаев, Харитонов, 1998). Число склеритов на чешуе у производителей увеличивается прямо пропорционально возрасту, длине и весу рыб (табл. 4). В целом наблюдается соответствие между числом склеритов у рыб разных возрастных классов и темпом линейно-весового роста (Коротаев, 2002).

Существует мнение (Иванков, 1991; Иванков и др., 1997), что кета созревает преимущественно в возрасте 2+. Зоны суженных склеритов, образующиеся в зимний период, авторы трактуют как "дополнительные" и не имеющие отношения к годовым кольцам. Исходя из этого, можно предположить, что у крупных производителей "дополнительных" зон больше, чем у мелких (при традиционном определении возраста выражено увеличение размерно-весовых показателей кеты при увеличении возраста). Однако зоны суженных склеритов являются показателями плохого роста в определенный период жизни, вызванного недостатком питания или какими-либо другими факторами внешней среды. Следовательно, если бы все особи кеты созревали в одном и том же возрасте (2+), то связь между размерами рыб и числом дополнительных колец на их чешуе была бы обратной.

Таблица 4

Размерно-весовые показатели и число склеритов на чешуе у производителей анадырской кеты в 1994-1999 гг.

Возраст	Пол	Длина, см			Вес, г			Число склеритов		
		М	m	Lim	М	m	Lim	М	m	Lim
2+	Самцы	55,0	1,47	52-59	2237	47,32	2100-2300			
	Самки	55,0	0,29	49-59	2032	24,14	1700-2400			
	Оба пола	55,0	0,82	49-59	2115	32,46	1700-2400	57,5	0,611	51-65
3+	Самцы	61,2	0,19	53-69	3115	24,60	2130-3720			
	Самки	58,6	0,13	51-67	2690	15,34	1800-3800			
	Оба пола	60,0	0,16	51-69	2900	19,48	1800-3800	60,5	0,332	48-78
4+	Самцы	66,9	0,28	60-77	4108	41,99	3050-5400			
	Самки	62,7	0,48	59-68	3519	45,63	3050-4100			
	Оба пола	64,8	0,32	59-77	3813	43,23	3050-5400	63,3	0,827	55-85
5+	Самцы	70,4	1,12	66-78	4924	211,3	4550-5560	65,7	0,76	59-80

В отдельные годы у анадырской кеты наблюдается значительное преобладание одной из модальных возрастных групп, например, доля рыб в возрасте 3+ достигала 90 и 89 % в 1971 и 1975 гг. соответственно, а доля пятилеток (4+) – 76,7 % в 1987 г. (табл. 5).

Таблица 5
Биологические показатели анадырской кеты, 1969-2000 гг.

Год	Вес, г	АП, икр.	Доля возрастных групп, %			
			2+	3+	4+	5+
1969	3700	2880	13,6	62,8	23,3	0,3
1970	3480	3200	1,7	62,3	35,0	1,0
1971	3300	3180	1,6	90,0	8,4	0
1972	3920	3560	1,8	51,8	41,2	5,2
1973	4080	3860	8,2	35,4	53,9	2,5
1974	3831	3128	15,3	76,9	7,6	0,2
1975	3800	3327	3,7	89,0	7,3	0
1976	3405	3395	32,0	55,2	12,4	0,4
1977	3750	3318	4,5	79,3	16,0	0,2
1978	4220	3679	3,0	31,4	60,6	5,0
1979	4180	3533	3,8	87,7	6,3	2,2
1980	3980	3243	12,7	48,5	38,8	0
1981	3380	3529	36,7	44,5	17,0	1,8
1982	3790	3519	2,9	64,6	30,9	1,6
1983	3806	2547	2,8	55,7	36,9	4,6
1984	3555	3139	3,7	60,8	31,6	3,9
1985	3584	2947	1,0	36,8	49,1	11,8
1986	3187	2852	1,4	54,2	39,8	4,1
1987	3743	2986	0	15,5	76,7	7,6
1988	3464	2832	1,3	44,2	49,2	5,3
1989	3760	3000	4,8	58,8	33,2	3,2
1990	3700	3006	1,6	62,4	33,8	2,2
1991	3700	3044	3,4	37,4	57,2	2,0
1992	3300	2756	3,2	77,8	16,7	2,3
1993	2798	2436	3,0	50,0	46,4	0,6
1994	2830	2629	3,0	50,0	37,0	10,0
1995	3314	2780	0,6	41,0	49,0	9,4
1996	3596	2536	3,5	41,5	43,0	12,0
1997	3341	2668	4,4	62,2	30,6	3,0
1998	3077	2665	7,4	72,8	19,7	0,1
1999	3562	3045	1,6	60,4	37,9	0,1
2000	3800	3295	0,1	28,2	64,5	7,2
В среднем	3588	3085	5,6	55,7	35,1	3,5

Примечание. Данные за 1969-1993 гг. предоставлены Ю.В. Штундюком; за 2000 г. приведены данные ЧукотГИНРО (Биологическая характеристика ..., 2000)

В ходе нерестовой миграции в стаде анадырской кеты происходит сокращение доли старшевозрастных рыб, что закономерно отражается и на снижении размерно-весовых показателей. В начале нерестового хода доминируют рыбы старших возрастов (4+ и 5+), к концу миграции число их значительно уменьшается. Напротив, на протяжении хода постоянно увеличивается доля младших рыб возраста 2+ и 3+. Причем эта закономерность существует как среди самцов, так и самок. Изменения, происходившие в возрастном составе стада в течение нерестовой миграции 1999 г., отражены на рис. 5.

По информации И.А. Черешнева с соавторами (2001), обобщивших данные по возрастному составу анадырской кеты с 1938 г. по настоящее время, происходит «старение» стада. По сравнению с периодом 1938-1982 гг., в 1983-1999 гг. уменьшилась доля рыб возраста 2+ и 3+, но возросла доля рыб возраста 4+ и 5+, что привело к увеличению среднего возраста с 2,20-3,57 (3,03) лет в первый период до 2,91-3,77 (3,42) лет во второй. На рис. 6а, на котором представлено изменение доли возрастных групп 2+ и 4+ в стаде анадырской кеты в 1969-2000 гг., можно проследить аналогичную тенденцию.

Известно, что у кеты, как и у других видов, возрастной состав зависит от широты: в северных районах в нерестовых водоемах выше доля четырех-пятилетних рыб, на юге пропорционально больше трехлеток. Как свидетельствуют собственные и литературные данные (Остроумов, 1967б; Волобуев, Никулин, 1970; Смирнов, 1975; Штундюк, 1983б; Макоедов, Овчинников, 1992; и др.), в целом, возрастной состав популяций кеты является довольно изменчивым показателем, который варьирует в течение нерестовой миграции и зависит от особенностей популяционной структуры, сроков и мест сбора материала, объема выборки, а также характеризуется естественными межгодовыми колебаниями (Коротаев и др., 1999; Коротаев, 2002).

3.2.4. Размерно-весовая характеристика и темп роста

Средний вес анадырской кеты в разные годы меняется от 2,8 до 4,2 кг (табл. 5). Длина тела рыб варьирует в пределах 47,5-82,0 см, вес – 1,15-7,74 кг (Черешнев и др., 2001). Максимальные вес и размеры документированы у самца, возраст которого не удалось определить: 88 см и 8,05 кг (Штундюк, 1983б).

В 1995-2000 гг. в Анадырском лимане длина самцов анадырской кеты варьировала в пределах 48-79 см, вес – 1,6-7,6 кг; самок – 48-71 см и 1,15-4,95 кг соответственно. В 1990-е годы, по сравнению с предыдущими, отмечено уменьшение размерно-весовых показателей произво-

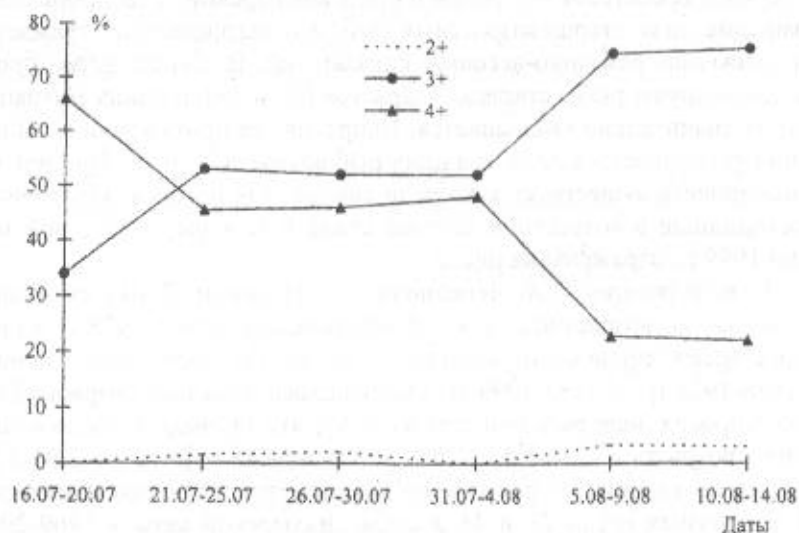


Рис. 5. Соотношение численности возрастных групп кеты в течение нерестового хода в Анадырском лимане в 1999 г.

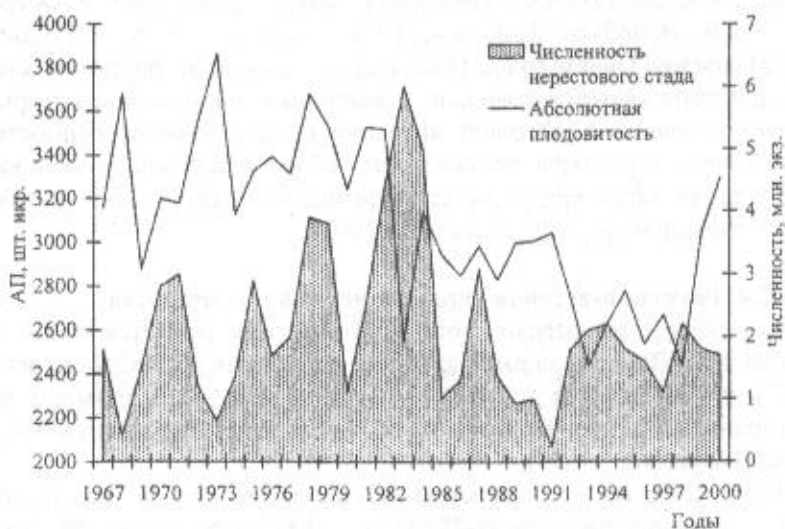


Рис. 6. Колебания численности нерестового стада и значений абсолютной плодовитости анадырской кеты в 1967-2000 гг.

дителей: если в конце 60-х-70-е годы вес в среднем составлял 3,8 кг, то в 80-е - 3,6 и в 90-е - 3,3 кг (рис. 6б).

Указанные изменения отмечены также другими исследователями (Путивкин, 1999; Черешнев и др., 2001). По мнению С.В. Путивкина (1999), уменьшение размеров анадырской кеты происходит с конца 70-х годов и совпадает с увеличением общей численности тихоокеанских лососей, в том числе в Беринговом море (Чигиринский, 1994), параллельно с увеличением численности лососей североамериканских и японских стад.

Только в 2000 г., по данным ЧукотГИПРО (Биологическая характеристика ..., 2000), длина, вес и абсолютная плодовитость анадырской кеты достигли показателей 70-х-начала 80-х годов, однако, подобный рост произошел на фоне увеличения доли старшевозрастных рыб в анадромном стаде (табл. 2).

Самцы анадырской кеты по линейно-весовым показателям крупнее самок, причем с увеличением возраста разница в весе возрастает. У рыб в возрасте 2+ она в среднем составляет 155 г, у четырехлеток (3+) - 659 г, у пятилеток (4+) - 809 г, а шестилеток (5+) - 1162 г (табл. 6). Такую же тенденцию можно проследить по предельным значениям длины и веса.

В Анадырском лимане в течение нерестового хода происходит уменьшение средних размеров и веса производителей одного возраста. Так, в 1995-1999 гг. снижение веса самцов возраста 2+ составило 430 г, 3+ - 761 г, 4+ - 700 г; самок возраста 2+ - 480 г, 3+ - 551 г, 4+ - 380 г (табл. 7). Таким образом, на заключительных этапах анадромной миграции преобладают, независимо от возраста, более мелкие рыбы. При этом следует отметить, что предельные значения размерно-весовых показателей во всех возрастных группах варьируют в широких пределах на протяжении всей миграции (табл. 7).

Различная протяженность и сроки покатной миграции молоди анадырской кеты определяют неодинаковый характер ее роста в море, поскольку не все покатники попадают в одинаковые температурные условия. По-видимому, именно этим объясняются различия в размерах у одновозрастных производителей из разных рек и притоков Анадырского бассейна (Штундюк, 1983б). По данным обратного расчисления темпов роста, анадырская кета за один год достигает средней длины 22-29 см, причем особи, созревшие в 2+, имеют годовые приросты за 1-й год больше, чем созревшие в возрасте 4+ (Остроумов, 1967б; Штундюк, 1983б). Кета из р. Белая растет хуже, чем кета из р. Майн или из района с. Марково (Штундюк, 1983б).

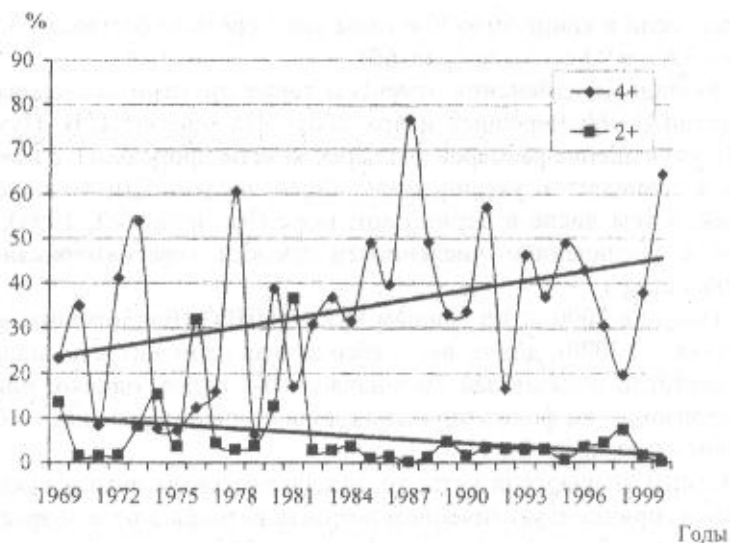


Рис. 6а. Изменение доли возрастных групп 2+ и 4+ в стаде анадырской кеты в 1969-2000 гг.

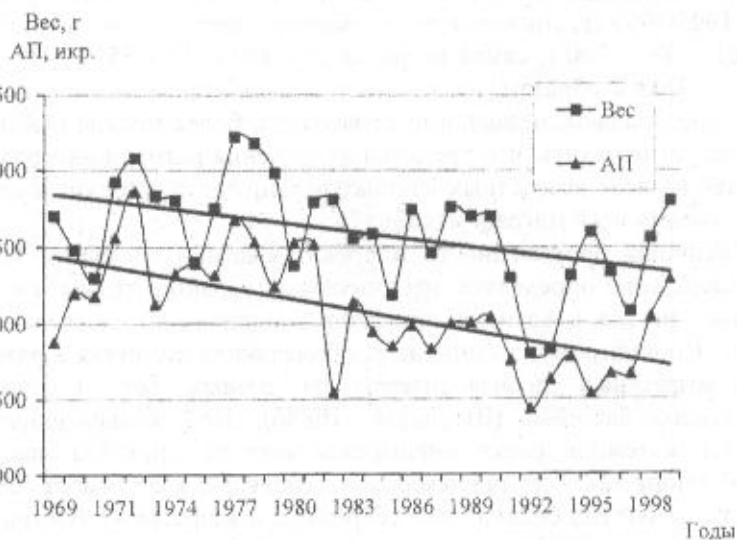


Рис. 6б. Изменение среднего веса и средней абсолютной плодовитости (АП) в стаде анадырской кеты в 1969-2000 гг.

Таблица 6

Средние размерно-весовые показатели производителей анадырской кеты различных возрастных групп в 1995-2000 гг.

Год	Пол	Показатели	Возраст, количество экз.							
			2+	N	3+	N	4+	N	5+	N
1995	Самцы	Вес, г	-	0	3455	84	3854	100	4101	30
		Длина, мм	-		622		643		668	
	Самки	Вес, г	2455	2	2691	100	3075	100	2972	15
		Длина, мм	568		580		603		569	
1996	Самцы	Вес, г	1967	3	3321	100	4349	100	5146	59
		Длина, мм	540		623		667		688	
	Самки	Вес, г	2182	19	2984	100	3613	87	3933	3
		Длина, мм	548		604		643		647	
1997	Самцы	Вес, г	2362	8	3345	240	4630	181	5316	16
		Длина, мм	551		625		682		715	
	Самки	Вес, г	1987	21	2576	252	3506	134	3969	12
		Длина, мм	537		582		630		654	
1998	Самцы	Вес, г	2237	4	3114	283	4107	119	4924	5
		Длина, мм	550		610		670		700	
	Самки	Вес, г	2032	53	2691	502	3519	28	-	0
		Длина, мм	550		580		630		-	
1999	Самцы	Вес, г	2850	3	3665	112	4325	156	-	0
		Длина, мм	600		642		681		-	
	Самки	Вес, г	2338	6	2975	219	3684	52	-	0
		Длина, мм	577		618		654		-	
2000	Самцы	Вес, г	-	0	3898	105	4725	168	4994	15
		Длина, мм	-		649		699		718	
	Самки	Вес, г	2200	9	2927	183	3736	99	4060	6
		Длина, мм	548		598		659		67	
За весь период	Самцы	Вес, г	2354	18	3466	924	4331	824	4896	125
		Длина, мм	560		629		674		698	
	Самки	Вес, г	2199	110	2807	1356	3522	500	3734	36
		Длина, мм	555		594		637		635	

Примечание. За 1995-1998 гг. приведены данные сборов в Анадырском лимане и среднем течении р. Анадыр (район с. Усть-Белая); за 1999-2000 гг. - в Анадырском лимане. За 2000 г. приведены данные ЧукогТИНРО (Биологическая характеристика ..., 2000)

Анализ темпов весового роста производителей анадырской кеты показывает, что наибольший прирост происходит до пятилетнего возраста (4+), после этого темпы роста существенно замедляются. Так, разница в весе трех- и четырехлетних самцов составляет 1112 г, самок - 608 г; четырех- и пятилетних самцов - 865 г, самок - 715 г; пяти- и шестилетних самцов - 565 г, самок - 212 г (табл. 6). Молодые особи растут

быстрее старших: вероятно, корм, съедаемый первыми, лишь частично расходуется для поддержания жизнедеятельности организма (энергетический обмен), а в основном идет на продуцирование массы тела, т. е. весовой прирост. Старшие особи потребляют корм, главным образом, для поддержания обменных процессов, в связи с чем темпы их роста снижены.

Таблица 7

Средние размерно-весовые показатели кеты из Анадырского лимана в разные периоды нерестового хода в 1995-1999 гг.

Пол	Возраст	Показатели	Начало хода		Середина хода		Конец хода	
			М	Lim	М	Lim	М	Lim
Самцы	2+	Вес, г	2540	2000-2900	2250	2000-2600	2110	2000-2400
		Длина, мм	562	540-584	550	532-580	524	530-580
Самки	2+	Вес, г	2460	1800-2600	2050	1700-2500	1980	1700-2300
		Длина, мм	554	530-582	545	530-570	540	520-577
Самцы	3+	Вес, г	3275	2700-3550	3119	2400-3800	2514	2100-3600
		Длина, мм	635	590-680	603	560-640	585	550-620
Самки	3+	Вес, г	2963	2000-3400	2770	1800-3300	2412	1600-2100
		Длина, мм	609	560-650	595	560-640	578	530-630
Самцы	4+	Вес, г	4620	3450-5400	4242	3800-5400	3920	3600-4800
		Длина, мм	689	630-750	674	640-710	660	630-690
Самки	4+	Вес, г	3700	3500-4100	3462	3200-3900	3320	3100-3800
		Длина, мм	660	640-680	640	620-660	620	600-640
Самцы	5+	Вес, г	4980	4320-5800	4870	4200-5400	4120	4080-5160
		Длина, мм	692	648-720	688	624-688	664	620-680

3.2.5. Плодовитость

Средние значения абсолютной плодовитости анадырской кеты с 1969 по 2000 гг. варьировали в разные годы от 2 436 до 3 860 икринок (табл. 5, 8). За период 1994-2000 гг. крайние значения плодовитости составили 740 и 4867 икр. (табл. 8). Производители, зашедшие на нерест в 1999 и 2000 гг., имели средние показатели плодовитости, наиболее высокие за последние годы (рис. 6). При этом в 2000 г. абсолютная плодовитость впервые за предыдущие 16 лет превысила среднемноголетнее значение.

Однако в целом продолжается общая многолетняя тенденция снижения обсуждаемого показателя: если в конце 60-х-70-е годы средняя плодовитость анадырской кеты составляла около 3,4 тыс. икр., в 80-е годы - 3,0 тыс. икр., то в 90-е - уже 2,8 тыс. икр. (рис. 6б).

Для анадырской кеты было высказано предположение о существовании обратной зависимости между численностью нерестового стада и плодовитостью (Штундюк, Жарников, 1994). Уменьшение размерно-

весовых показателей и плодовитости анадырской кеты в период с 1983 по 1992 гг. рассматривали как негативный процесс, связанный со снижением численности популяции с 8 млн. особей в 1983 г. до 0,73 и 1,07 млн. в 1991 и 1992 гг. (1. с.). Между тем, такая зависимость более-менее отчетливо проявляется только в отдельные годы. Например, в 1983 г. при рекордной численности кеты (8 млн. экз.), зашедшей в Анадырский лиман, была зарегистрирована низкая плодовитость - 2547 икр. (рис. 6). У поколений 1974-1982 гг. средняя плодовитость варьировала в узких пределах - 3,24-3,77 (в среднем - 3,54) тыс. икр., тогда как численность подходов изменялась довольно значительно: от 1 млн. особей в 1976 г. до 5,946 млн. в 1982 г., т. е. почти в 6 раз. В 1993 и 1994 гг. была зафиксирована очень низкая средняя плодовитость (2436 и 2629 икр. соответственно), при этом вылов составил 2903 и 2214 т и было отмечено переполнение нерестилищ. Таким образом, многолетние колебания плодовитости анадырской кеты практически не отражают изменения численности последней (рис. 6), низкий коэффициент корреляции между двумя этими показателями (0,0063) также указывает на отсутствие устойчивой зависимости между ними.

Таблица 8

Абсолютная плодовитость кеты из Анадырского лимана в 1994-2000 гг.

Возраст	Год	АП, икринок		Возраст	Год	АП, икринок	
		М	Lim			М	Lim
2+	1994	2206	1330 - 3262	4+	1994	3115	1930 - 4353
	1995	2213	1976 - 2450		1995	3059	1170 - 4750
	1996	1640	740 - 2822		1996	2511	1495 - 3587
	1997	2076	1208 - 3122		1997	3206	1588 - 4867
	1998	2120	1360 - 2480		1998	2780	1420 - 3840
	1999	2110	2075 - 2145		1999	3308	3387 - 4528
	2000	2452	2180 - 3098		2000	3716	2363 - 5480
3+	1994	2640	1339 - 4676	Все возрастные группы	1994	2629	1330 - 4676
	1995	2670	1687 - 4697		1995	2780	1170 - 4750
	1996	2155	838 - 3641		1996	2536	740 - 3641
	1997	2432	1094 - 4185		1997	2668	1094 - 4867
	1998	2520	1230 - 3540		1998	2436	1230 - 3840
	1999	2954	2145 - 3575		1999	3045	2075 - 4528
	2000	3179	2772 - 3472		2000	3295	2180 - 3098

Примечание. За 2000 г. приведены данные ЧукотГИНРО (Биологическая характеристика ..., 2000)

Можно отметить отсутствие отчетливой связи между количеством откладываемой икры и последующим возвратом производителей. Например, если ориентироваться на доминирующий возраст 3+ лет, воз-

врат от поколения 1972 г. (1,713 млн. особей) составил в 1976 г. всего 1 млн.; от 1983 г. (8,195 млн.) - 3,6 млн. в 1987 г.; от 1984 г. (6,225 млн.) - 2,816 млн. в 1988 г.; от 1987 г. (3,6 млн.) - 0,73 млн. в 1991 г. В отдельные годы, наоборот, наблюдается положительная зависимость между численностью поколений: 3,918 млн. особей в 1971 г. и 4,815 млн. в 1975 г.; 5,245 млн. в 1979 г. и 8,195 млн. в 1983 г.

Приведенные выше факты позволяют заключить, что наблюдаемые в стаде анадырской кеты изменения плодовитости, происходящие на фоне крупных колебаний численности, имеют сложную природу и определяются комплексным воздействием многих биотических и абиотических факторов (Коротаев, 2002).

3.3. Внутрипопуляционная дифференциация анадырской кеты

3.3.1. Темпоральная дифференциация на основании данных по счетным, популяционно-фенетическим признакам и флуктуирующей асимметрии

При исследовании анадырской кеты, проведенном в 1994-1999 гг., выявлена темпоральная гетерогенность данного стада, то есть изменчивость, которая проявляется (по различным признакам) в пределах одной реки в процессе нерестового хода в течение одного сезона (Коротаев, Коротаева, 1999; Макоедов и др., 2000, 2001).

В таблицах 25-42 Приложения представлены значения критерия идентичности (J), характеризующего достоверность различий (по Животовскому, 1982) между выборками анадырской кеты разного времени нерестового хода (1994-1999 гг.) по частотам вариантов счетных признаков с левой стороны тела и вариантов пятнистости головы и плавников, а также отмечены достоверные отличия этих выборок по уровню флуктуирующей асимметрии счетных признаков.

Варианты счетных признаков с левой стороны тела (табл. 25-30 Приложения). В 1994 г. среди всех пар исследованных выборок из Анадырского лимана различия выявлены у 24 %². В 1995 г. – среди 59 % пар выборок из лимана; 80 % из р. Анадырь, района с. Усть-Белая; в р. Анадырь, районе с. Марково, различий не обнаружено. В 1996 и 1997 гг. по частотам вариантов счетных признаков различались соответственно 95 и 90,5 % пар выборок из Анадырского лимана, 67 и 90 % - из р. Анадырь, района с. Усть-Белая. В 1998 г. различий между выборками

² Каждая из исследованных в течение одного нерестового хода выборок находится с любой другой выборкой в определенных отношениях сходства-различия по использованным признакам. При обобщении информации, представленной в таблицах, использован процент пар выборок, между которыми выявлены достоверные различия по этим признакам.

из Анадырского лимана, устья и среднего течения р. Анадырь не обнаружено. В 1999 г. различия установлены среди 51 % пар выборок из лимана, 93 % - из р. Анадырь, района с. Усть-Белая; 70 % - из р. Анадырь, района с. Марково.

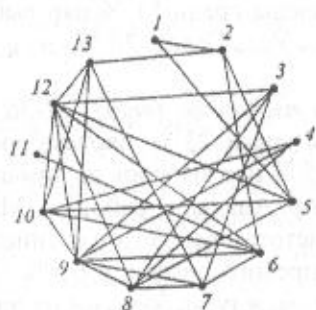
Варианты пятнистости головы и плавников (табл. 31-36 Приложения). В 1994 г. различия выявлены среди 23 % пар выборок из Анадырского лимана. В 1995 г. - среди 55 % пар выборок из лимана; 50 % из р. Анадырь, района с. Усть-Белая; в р. Анадырь, районе с. Марково, различий не обнаружено. В 1996 по частотам вариантов пятнистости различались 48 % пар выборок из Анадырского лимана и 67 % - из р. Анадырь, района с. Усть-Белая. В 1997 г. между выборками из лимана различий не обнаружено, в районе с. Усть-Белая различались 20 % пар выборок. В 1998 г. различия установлены среди 58 % пар выборок из Анадырского лимана, 24 % - из устья р. Анадырь и 40 % - из р. Анадырь, района с. Усть-Белая. В 1999 г. - среди 64 % пар выборок из лимана, 40 % - из р. Анадырь, района с. Усть-Белая; 30 % - из р. Анадырь, района с. Марково.

Флуктуирующая асимметрия счетных признаков (табл. 37-42 Приложения). В 1994 г. среди всех пар исследованных выборок из Анадырского лимана различия выявлены у 19 %. В 1995 г. - среди 44 % пар выборок из лимана; 70 % из р. Анадырь, района с. Усть-Белая; в р. Анадырь, районе с. Марково, различий не обнаружено. В 1996 и 1997 гг. по уровню ФА различались соответственно по 38 % пар выборок из Анадырского лимана, 100 % и 50 % - из р. Анадырь, района с. Усть-Белая. В 1998 г. различия установлены среди 20 % пар выборок из Анадырского лимана, 50 % - из устья р. Анадырь и 20 % - из р. Анадырь, района с. Усть-Белая. В 1999 г. - среди 69 % пар выборок из лимана, 67 % - из р. Анадырь, района с. Усть-Белая; 30 % - из р. Анадырь, района с. Марково.

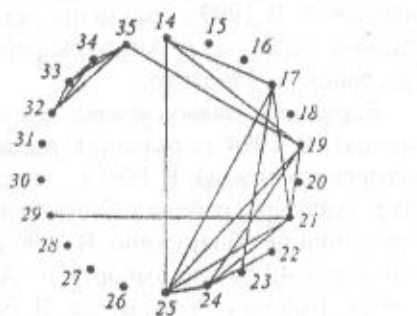
Таким образом, между совокупностями производителей кеты Анадырского бассейна разного времени нерестового хода как в приустьевых участках, так и на значительном удалении от них, ежегодно существует дифференциация по различным признакам.

Рассмотрим, как проявляется темпоральная гетерогенность анадырской кеты по комплексу всех исследованных признаков (дискретным вариантам пятнистости и счетных признаков, ФА счетных признаков).

На рис. 7 линии соединяют те совокупности производителей анадырской кеты, между которыми нет достоверных различий ни по одному из признаков. Нумерация выборок на рис. 7:



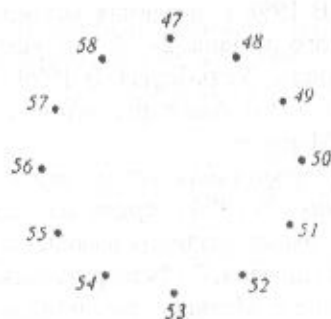
1994 г.: подход 3,0 млн. экз.



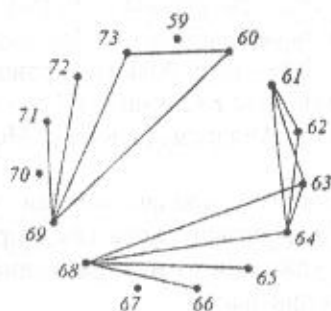
1995 г.: подход 2,4 млн. экз.



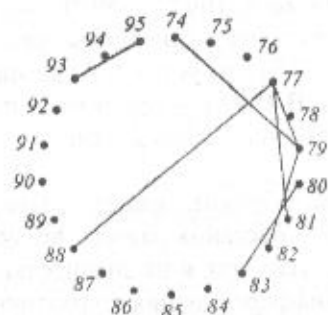
1996 г.: подход 2,0 млн. экз.



1997 г.: подход 1,3 млн. экз.



1998 г.: подход 2,8 млн. экз.



1999 г.: подход 2,15 млн. экз.

Рис. 7. Связи между совокупностями анадырской кеты (1994-1999 гг.) разного времени нерестового хода при различном уровне численности, характеризующие сходство (по Животовскому, 1982) по 10-ти фенетическим признакам и 4-м - флуктуирующей асимметрии. Нумерация выборок в тексте

а) Анадырский лиман: коса Саломатова (выборки № 1-13) и район г. Анадырь (14-26, 36-42, 47-53, 59-64, 74-84);

б) устье р. Анадырь (65-68);

в) среднее течение р. Анадырь, район с. Усть-Белая (приустьевой участок р. Белой, 300 км от устья Анадыря) (27-31, 43-46, 54-58, 69-73, 85-90);

г) среднее течение р. Анадырь, район с. Марково (нерестилища, 600 км от устья Анадыря) (32-35, 91-95).

В 1994 г. обнаружена плотная сеть линий между выборками (1-13) из Анадырского лимана, что может свидетельствовать о значительном перемешивании в уловах совокупностей производителей, которые в дальнейшем распределяются по рекам, впадающим в лиман (Анадырь, Великая, Канчалан), и их притокам. В пространстве главных компонент выборки расположены достаточно диффузно, выделить какие-либо обособленные группировки невозможно (рис. 8).

В 1995 г. связи между выборками (14-26) также отражают значительное сходство между совокупностями производителей, облавливаемыми в лиманном участке (район г. Анадырь). В среднем течении р. Анадырь (район с. Усть-Белая) все выборки (27-31) имели между собой достоверные отличия, лишь одна из них была сходна с выборкой из лимана (рис. 7). В районе нерестилиц возле с. Марково, наоборот, все выборки (32-35) оказались сходными между собой и достоверно отличались от совокупностей из лимана и р. Анадырь из района с. Усть-Белая. Значительное сходство отмечено только между выборкой 35 из района с. Марково и 19, взятой в лиманном участке. В пространстве главных компонент выборки из двух районов среднего течения р. Анадырь образовали перекрывающиеся кластеры, между которыми промежуточное положение заняли выборки из лимана (рис. 8). При этом, в отличие от других лет, практически все выборки анадырской кеты (кроме двух), исследованные в 1995 г., в пространстве главных компонент распределены компактно.

В 1996 и 1997 гг. все без исключения выборки (соответственно, 36-42 и 47-53), представлявшие рыб, отловленных на входе в пресноводный бассейн, отличались друг от друга хотя бы по одному из исследованных признаков (рис. 7). Такая ситуация сильно отличалась от той, что наблюдалась в два предыдущих года - 1994 и 1995. Выборки из среднего течения р. Анадырь (район с. Усть-Белая) в 1996 и 1997 гг. также были дифференцированы как друг от друга, так и от взятых в лимане. В пространстве главных компонент выборки из лимана и района

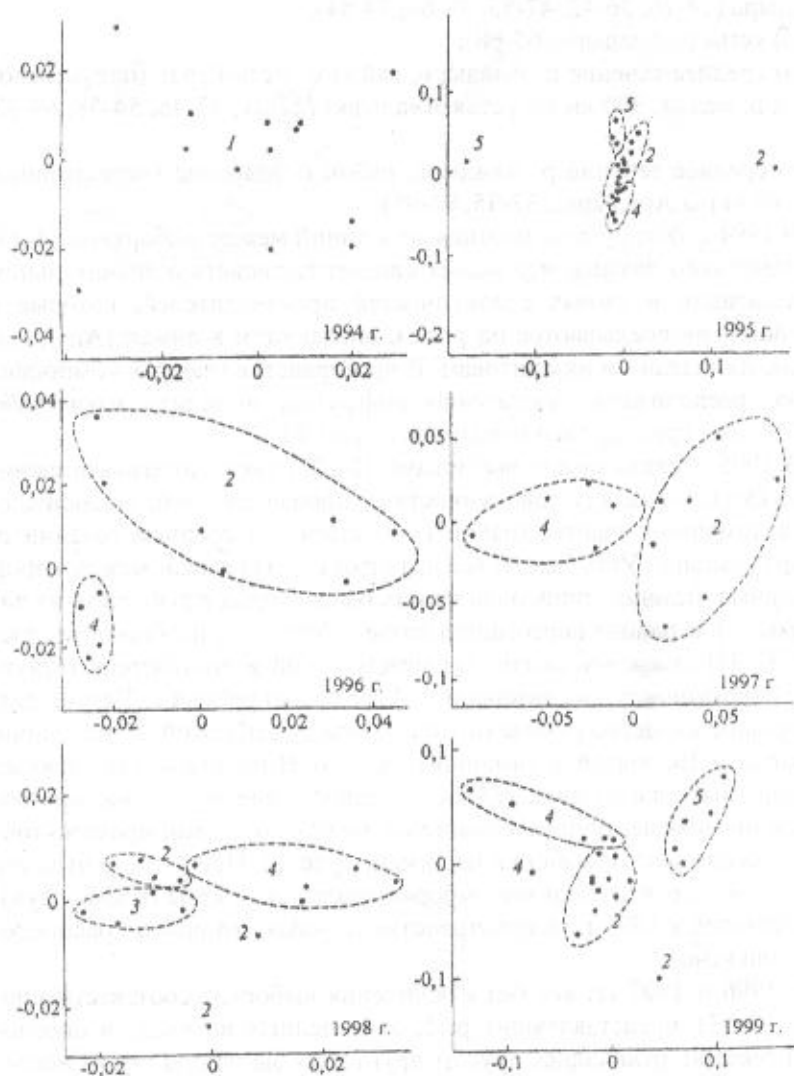


Рис. 8. Распределение выборок анадырской кеты в пространстве первых двух главных компонент. Цифрами обозначены районы сбора материала: 1 – Анадырский лиман, коса Саломатова; 2 – Анадырский лиман, район г. Анадырь; 3 – устье р. Анадырь; 4 – р. Анадырь, с. Усть-Белая (300 км от устья); 5 – р. Анадырь, с. Марково (600 км от устья)

Усть-Белой в 1996 и 1997 гг. также образуют неперекрывающиеся кластеры (рис. 8).

В 1998 и 1999 гг. картина временной гетерогенности анадырской кеты значительно отличалась от наблюдавшейся в 1996 и 1997 гг. (рис. 7). Вновь проявились связи между группировками производителей, особенно тесно - между выборками середины нерестового хода из Анадырского лимана. При распределении выборок 1998 и 1999 гг. в пространстве главных компонент различия между совокупностями производителей из Анадырского лимана, устья и двух районов среднего течения р. Анадырь проявились достаточно рельефно (рис. 8). Исключение составили единичные выборки начала нерестового хода в некоторых районах.

По данным ЧукотТИНРО (Биологическая характеристика ..., 2000), в 2000 г. все выборки кеты из Анадырского лимана достоверно отличались друг от друга хотя бы по одному из исследованных признаков. Дифференциация между группировками производителей проявилась даже при том, что в результате задержки начала нерестового хода (см. раздел 3.2.1) плотность последних в лимане оказалась достаточно высокой.

По данным учета численности нерестовых подходов кеты в Анадырском лимане, количество производителей составило: в 1994 г. - 3,0 млн. экз.; в 1995 г. - 2,4 млн. экз.; в 1996 г. - 2,0 млн. экз.; в 1997 г. - 1,3 млн. экз.; в 1998 г. - 2,8 млн. экз.; в 1999 г. - 2,15 млн. экз.; в 2000 г. - 1,7 млн. экз. Репродуктивного успеха достигают 60-70 % всех зашедших в лиман особей. При этом для оптимального заполнения нерестилищ необходимо около 2 млн. рыб. Действительно, близкая к оптимальной плотность кеты на нерестилищах (в районе с. Марково) была отмечена в 1995, 1998 и 1999 гг., в 1996, 1997 и 2000 гг. наблюдался дефицит производителей. В 1994 г. численность производителей была несколько выше оптимума.

Таким образом, при численности анадырской кеты ниже оптимального уровня (1996, 1997 и 2000 гг.) дифференциация совокупностей производителей, отловленных на входе в пресноводный бассейн, проявляется намного резче, чем при численности, близкой к оптимальной (1995, 1998 и 1999 гг.). Иными словами, отчетливо выраженную по исследованным признакам в приустьевом участке темпоральную гетерогенность можно рассматривать в качестве индикатора последующего дефицита производителей на нерестилищах рек бассейна Анадырского лимана.

Существуют обоснованные предположения о том, что уже на входе из моря производители образуют определенным образом упорядоченные и обособленные друг от друга группировки (Бирман, 1981). При низком уровне численности входящие группировки имеют меньше шансов встретиться друг с другом в уловах, так как временные интервалы между заходами таких группировок выражены в большей степени, чем в условиях более высокой (близкой к оптимальной) численности.

Необходимо подчеркнуть, что наблюдаемые изменения в степени дифференциации заходящих группировок производителей вряд ли следует отождествлять с изменениями миграционных потоков между различными популяциями. В рассмотренном случае мы имеем дело не с межпопуляционными обменами, а с изменением вероятности контактов между различными совокупностями производителей, принадлежащими одной популяционной системе (Коротаев, 2002).

В среднем течении р. Анадырь, районе с. Усть-Белая, дифференциация между выборками по исследованным признакам проявилась в годы как относительно высокой, так и низкой численности, при этом связи между ними и совокупностями производителей из лимана (а также из устья р. Анадырь - в 1998 г.) практически отсутствуют (рис. 7). Кроме того, при распределении в пространстве главных компонент выборки из Анадырского лимана, устья и двух районов среднего течения р. Анадырь (в 1995-1999 гг.) формируют достаточно обособленные друг от друга группы (рис. 8). Вероятно, подобная схема является отражением того, что в темпоральных группировках кеты, формирующихся на входе в Анадырский лиман, в процессе миграции по лиману и затем вверх по р. Анадырь происходят определенные перегруппировки, связанные с заходом производителей в различные притоки. В таком случае темпоральные совокупности кеты из района Усть-Белой представляют собой промежуточные формирования между совокупностями, исследованными в лиманном участке, затем в устье р. Анадырь, и собственно нерестовыми группировками среднего и верхнего течений реки и их притоков - Ваеги, Убиенка, Еропол, Пеледон и др. В этой связи вероятно предположение о том, что популяционный состав анадырской кеты представлен группировками отдельных нерестовых водоемов.

Темпоральная гетерогенность - распространенное явление для тихоокеанских лососей. Существует много данных о генетической неоднородности скоплений производителей в течение нерестового хода (Алтухов, 1983, 1989; Бачевская, 1983, 1990, 1992; Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986; Макоедов и др., 1995; Бачевская, Пустовойт, 1996; Алтухов и др., 1997; Пустовойт, 1998; Макоедов, 1999; Ко-

ротаев и др., 1999; Коротаев, 2002 и др.). Судьба совокупностей производителей, представляющих разные периоды нерестового хода, то есть их последующее распределение по нерестовым площадям, изучено недостаточно. Существует предположение, что наблюдаемая временная дифференциация производителей в пределах одного нерестового водоема обусловлена наличием субпопуляций, приуроченных к пространственно разобщенным нерестилищам (Бачевская, 1983; Алтухов и др., 1980; Салменкова и др., 1986; Пустовойт, 1994; Бачевская, Пустовойт, 1996; Макоедов, 1999). Однако, наблюдаемая у кеты временная дифференциация не обязательно отражает четкую дифференциацию различных внутривидовых группировок (сезонных рас, рыб с разных нерестилищ и т. п.). По крайней мере, наблюдаемые у тихоокеанских лососей изменения в соотношении полов в различные периоды нерестового хода в устьевых участках и последующее соотношение самцов и самок на нерестилищах явным образом свидетельствуют о происходящих перегруппировках производителей на пути от устья к нерестилищам.

3.3.2. Дифференциация внутривидовых группировок на основании данных по структуре чешуи

У анадырской кеты на чешуе встречаются отчетливые сгущения склеритов вокруг базальной пластинки – так называемая "речная зона" (Остроумов, 1967б; Андреев, Никулин, 1977; Штундлок, 1983б). Некоторые авторы (Андреев, Никулин, 1977) предлагали использовать их в качестве маркеров субпопуляций кеты из разных притоков Анадыря. Речная зона характерна для кеты, скатившейся с наиболее удаленных от моря нерестилищ, расположенных в верховьях р. Анадырь и его притоков. У особей, прошедших относительно короткий путь в пресной воде, речная зона на чешуе не образуется. В последнем случае речь идет о кете Великой, Канчалана, Танюрера, нижнего течения р. Белой, бассейна оз. Красного.

Следует отметить, что наличие речной зоны на чешуе не является абсолютным маркером принадлежности рыбы к нерестовым группировкам верхнего течения Анадыря. Вероятно, определенная часть молоди, скатившейся с нерестилищ среднего или нижнего течений, может попадать в теряющие связь с основным руслом временно изолированные водоемы, находиться там до наступления осеннего паводка и скатываться в море с заложившейся на чешуе речной зоной. Тем не менее, вероятность появления последней на чешуе у рыб с более протяженным маршрутом ската значительно выше, чем у молоди с нижерасположен-

ных нерестилищ. Поэтому вполне допустимо использование данного признака для дифференциации производителей из различных участков бассейна.

Динамика нерестового хода. Как было отмечено выше, для анадырской кеты характерно наличие нескольких пиков в общей динамике нерестового хода: как правило, в течение лета их бывает 2-3. В изменении доли рыб с речной зоной на чешуе в 1994-1998 гг. ежегодно происходило по два более или менее выраженных пика: в Анадырском лимане - чаще во второй половине июля и середине августа, в среднем течении Анадыря в районе с. Усть-Белая - в начале и конце августа (рис. 9).

Динамика нерестового хода в приустьевых участках рыб с речной зоной на чешуе не совпадает с флуктуациями численности всего стада анадырской кеты в течение сезона (рис. 9) и весьма устойчива из года в год. Это может свидетельствовать о некоторой обособленности совокупностей производителей, имеющих на чешуе речную зону и не имеющих ее.

Численность. Численность рыб с речной зоной в 1994-1998 гг. изменялась незначительно: от 140 до 170 тыс. особей (в среднем 155 тыс. $\pm 10\%$). Подходы производителей кеты без речной зоны варьировали в более широких пределах: от 1160 до 2860 тыс. особей (в среднем 2010 тыс. $\pm 57,7\%$). При этом существует обратное соотношение между общими подходами кеты и долей рыб с речной зоной в Анадырском лимане: от 4,8 % в 1994 г., когда в лиман зашло около 3 млн. особей, до 10,8 % в 1997 г. при общей численности кеты 1,3 млн. производителей (рис. 10). Наиболее низкая доля рыб с речной зоной на чешуе отмечена в Анадырском лимане. По мере продвижения кеты вверх по р. Анадырь процент рыб с данным состоянием признака увеличивается³. При этом в выборке из р. Канчалан рыб с речной зоной не обнаружено. Вероятно, доля рыб, нерестящихся в верховьях и характеризующихся более высокой частотой встречаемости речной зоны на чешуе, составляет примерно от 10 (в годы средней численности стада) до 15 % (в годы низких подходов) от численности кеты р. Анадырь.

В 1996 и 1997 гг. в р. Анадырь возле с. Марково зафиксирована нетипично высокая доля рыб в стадии серебрянок, идущих на нерест в

³ Доля рыб с речной зоной на чешуе в выборках из района с. Марково завышена по той причине, что чешую брали в основном у рыб без ярко выраженного брачного наряда, т. е. идущих в верховья. У части производителей, нерестящихся в районе с. Марково, чешуя резорбирована вследствие брачных изменений, что делает невозможным ее анализ. Поэтому более точно отражают реальную ситуацию данные, полученные в районе с. Усть-Белая.

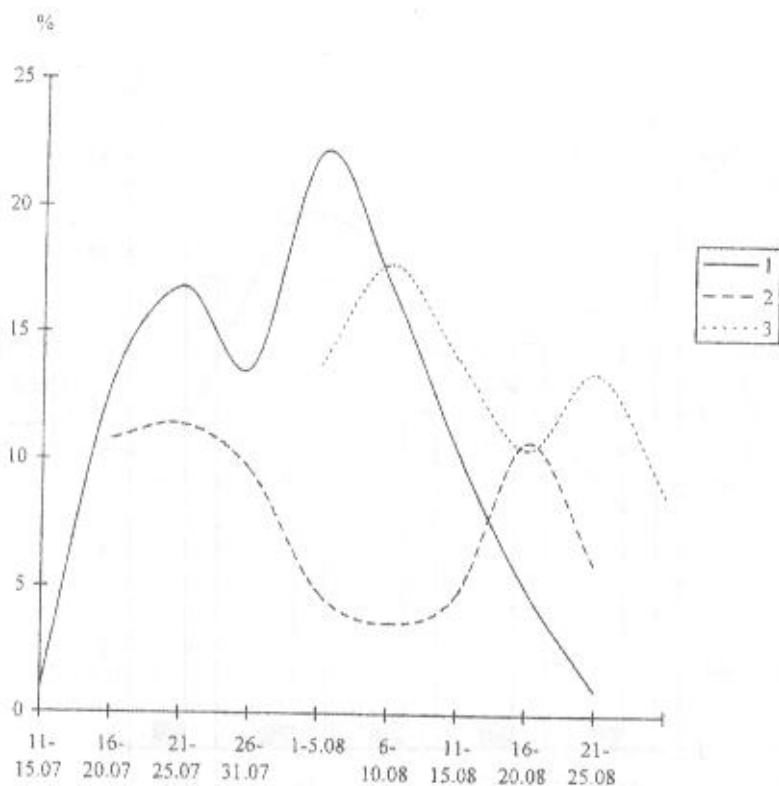


Рис. 9. Динамика нерестового хода кеты в Анадырском лимане (1), доля рыб с речной зоной на чешуе в уловах в Анадырском лимане (2) и среднем течении р. Анадырь (3). Сглаженные кривые получены по данным 1994-1998 гг.

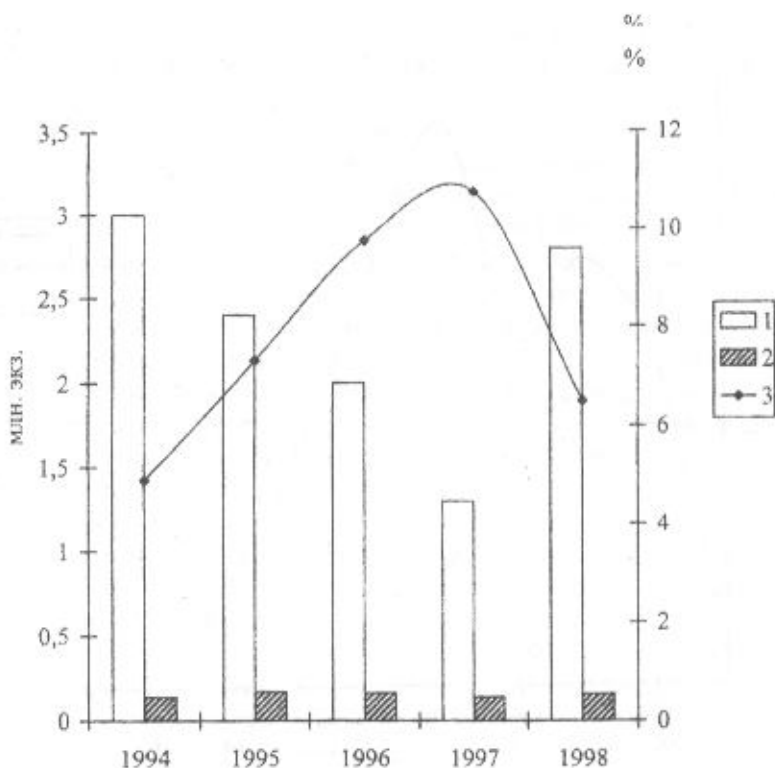


Рис. 10. Динамика численности нерестового стада анадырской кеты и доля рыб с речной зоной на чешуе в 1994-1998 гг. 1 - численность нерестового стада, млн. экз.; 2 - численность рыб с речной зоной на чешуе, млн. экз.; 3 - доля рыб с речной зоной на чешуе, %

верховья. Доля рыб с речной зоной на чешуе в эти годы здесь также была наиболее высокой – 30,4 и 48,7 % соответственно (рис. 11). При этом нерестилища в районе Марковской котловины, где воспроизводится большая часть анадырской кеты, в 1996 и 1997 гг., по сравнению с другими годами, были заполнены крайне слабо. В 1997 г. в лимане учтено около 140 тыс. особей кеты с речной зоной на чешуе. По данным учета численности кеты на контрольных нерестилищах, в районе с. Марково в 1997 г. численность нерестящихся производителей была примерно в 10 раз ниже оптимальной – на уровне 150 тыс. особей. Таким образом, несмотря на то, что численность кеты, не имеющей речной зоны на чешуе, в 1997 г. в районе Марково упала десятикратно, подход кеты с речной зоной был на уровне среднемноголетнего.

Смертность молоди кеты в море гораздо выше, чем в реках (Карпенко, 1998), однако, она в равной степени влияет на численность особей, имеющих речную зону на чешуе и не имеющих ее. В связи с этим колебания численности в репродуктивном центре и их отсутствие в группировках кеты верхнего течения р. Анадырь, вероятно, определяются преимущественно условиями существования кеты в начальный пресноводный период жизни.

Нерестилища кеты в верховьях р. Анадырь и его притоках приурочены преимущественно к выходам грунтовых вод. Эти выходы по отношению к определенному участку долины реки устойчивы и обеспечивают стабильный гидрологический режим, благоприятный для выживания икры и развития эмбрионов. В частности, в таких местах значительно снижено негативное влияние падения расходов воды: не происходит значительного обсыхания и промерзания нерестовых бугров. Стабильные условия для воспроизводства кеты в верховьях способствуют поддержанию ее численности на сравнительно постоянном уровне (Коротаев, 2002).

В районе Марковской котловины, где воспроизводится большая часть (до 70 %) кеты р. Анадырь (Евзеров, 1983), пойма реки представлена сложной сетью из меандрирующих протоков, рукавов, стариц и сухих русел, функционирующих лишь в паводок; фарватер реки ежегодно меняет здесь свое направление. При меандрировании реки вследствие русловых процессов происходит перераспределение стока, замывание верхних входов на нерестилища, заиливание и обсыхание нерестовых протоков, их отшнуровывание и т. п., что приводит к ежегодному смещению нерестилищ кеты. Негативное влияние таких процессов на воспроизводство кеты значительно усугубляется характерными для Анадыря

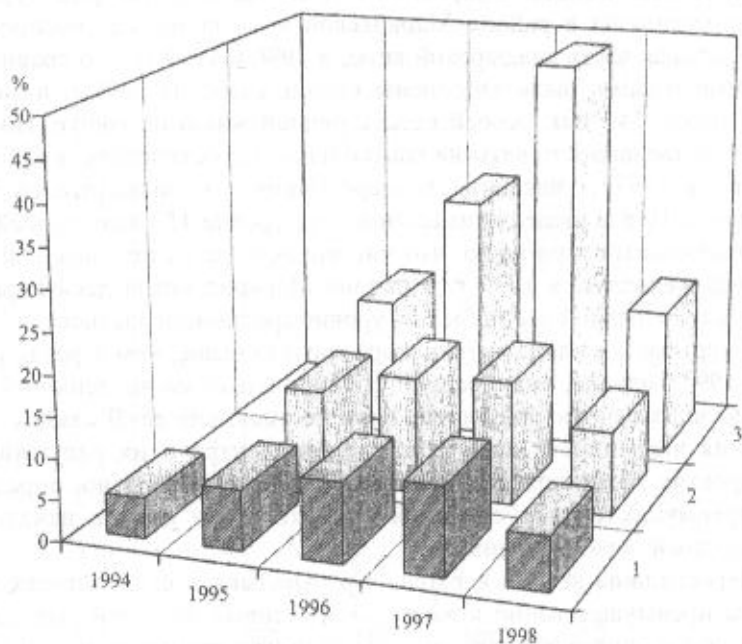


Рис. 11. Доля кеты с речной зоной на чешуе на разном удалении от Анадырского лимана. 1 - Анадырский лиман, 2 - среднее течение р. Анадырь, район с. Усть-Белая (300 км от устья), 3 - среднее течение р. Анадырь, район с. Марково (600 км от устья)

значительными межгодовыми колебаниями расходов воды, определяющими режим проточности в нерестовых буграх.

Нестабильный гидрологический режим в районе размножения «марковской» группировки, вероятно, является основной причиной существенных межгодовых флуктуаций ее численности. Известно, что в XIX столетии, когда отсутствовал промышленный лов анадырской кеты, годы с аномально низкой численностью мигрирующих производителей (1867, 1877, 1888 и 1889 гг.) сопровождались голодовками и даже частичной гибелью коренного населения с. Марково и других поселений по берегам Анадыря (Анадырский край, 1893; Гондатти, 1897; Дьячков, 1992; Жихарев, 1992).

Следует отметить, что в Анадырском лимане промысловая нагрузка на стадо кеты распределена неравномерно, 70-80 % всей рыбы вылавливают с 25 июля по 10 августа, когда интенсивность хода наиболее высока (рис. 9). В этот период в лимане преимущественно мигрирует кета, воспроизводящаяся в районе Марковской котловины, т. е. наиболее многочисленная группировка. Доля кеты с речной зоной на чешуе в середине нерестового хода в Анадырском лимане минимальна, и влияние промысла на численность этой части производителей из верхних участков р. Анадырь значительно ниже.

Биологические параметры. На рис. 12 видно, что средние размеры, вес и абсолютная плодовитость кеты с речной зоной на чешуе выше, чем у рыб без нее. Так, средний вес самцов с речной зоной за 1994-1998 гг. составил 4,1 кг (колебания от 2,3 до 7,4 кг), без речной зоны – 3,6 (1,6-7,4) кг. Средний вес самок с речной зоной – 3,3 (2,2-4,7) кг, без речной зоны – 2,7 (1,2-4,5) кг. Вероятно, более крупные размеры производителей, имеющих речную зону на чешуе, определяются большей протяженностью миграционного пути вверх по течению. Если кета, нерестящаяся в районе с. Марково, проходит по реке 600-650 км, то расстояние до нерестилищ верхнего течения Анадыря составляет около 900-950 км. Подобная дифференциация производителей по размерно-весовому составу и плодовитости отмечена и у амурской кеты (Леванидов, 1969; Смирнов, 1975).

Фенетическая изменчивость. В 1994-1998 гг. среди производителей анадырской кеты с речной зоной на чешуе доля рыб без пятен на исследованных участках тела была ниже, чем у рыб без речной зоны (рис. 13). По этим признакам между выборками рыб с речной зоной на чешуе и без нее, собранными в течение одного сезона, обнаружены статистически достоверные различия (табл. 9). В пространстве первых

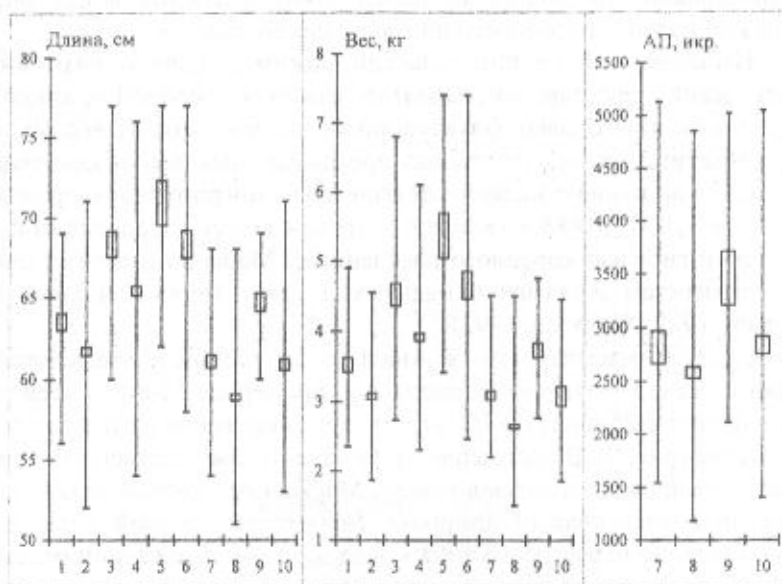


Рис. 12. Биологические показатели анадырской кеты с речной зоной на чешуе и без неё. Вертикальная линия - пределы изменчивости; прямоугольник - две ошибки в каждую сторону от средней. Нечётные номера - показатели кеты с речной зоной, чётные - без речной зоны. 1, 2 - самцы 3+; 3, 4 - самцы 4+; 5, 6 - самцы 5+; 7, 8 - самки 3+; 9, 10 - самки 4+

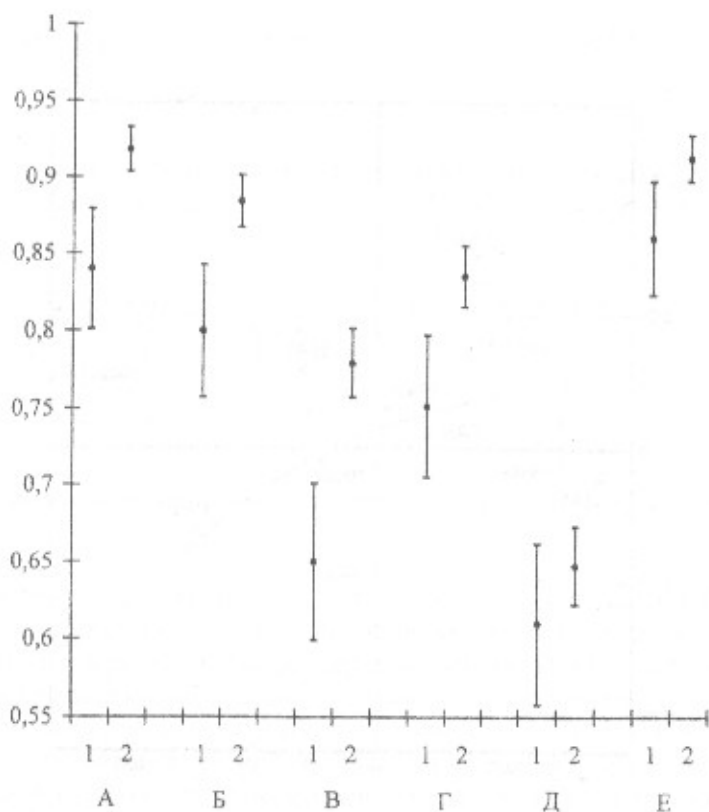


Рис. 13. Доля рыб без пятен и доверительный интервал в выборках анадырской кеты с речной зоной на чешуе (1) и без неё (2) в 1994-1998 гг. А - рыло, Б - межглазничный отдел головы, В - заглазничный отдел головы, Г - спинной плавник, Д - жировой плавник, Е - хвостовой плавник

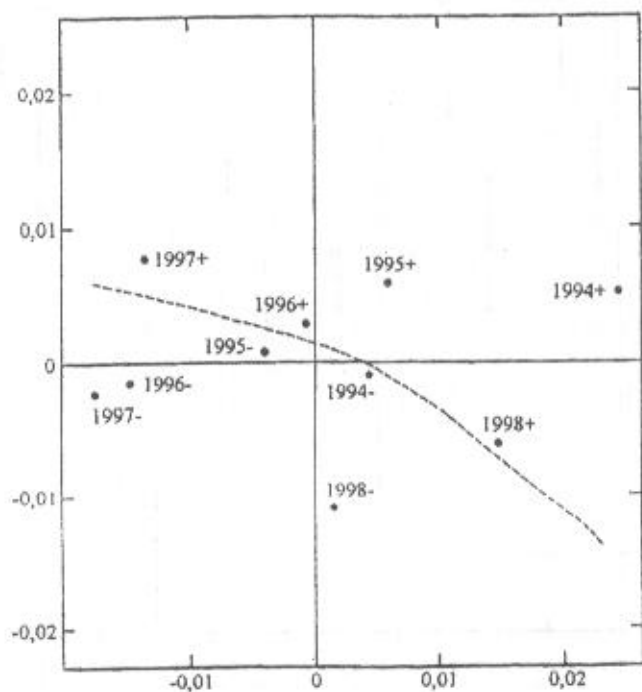


Рис. 14. Распределение выборок анадырской кеты (1994-1998 гг.) с речной зоной на чешуе (+) и без нее (-) в пространстве первых двух главных компонент изменчивости фенетических признаков (6-ти - окраски и 4-х - счетных признаков)

двух главных компонент указанные совокупности также дифференцированы друг от друга (рис. 14).

Таблица 9

Показатель сходства (r) и критерий идентичности (I) между выборками анадырской кеты с речной зоной на чешуе и без нее по фенотипам окраски

Год	r	I	Кол-во экз.
1994	0,990	19,16	310
1995	0,992	13,77	269
1996	0,994	19,98	404
1997	0,997	13,05	380
1998	0,991	23,80	396

Примечание: Табличное значение χ^2 с 6 степенями свободы равно 12,6 для уровня значимости 0,05.

В целом производители анадырской кеты с речной зоной на чешуе и без нее отличаются динамикой нерестового хода, флуктуациями численности в разные годы, размерно-весовыми показателями, величиной абсолютной плодовитости, частотами фенотипов.

Таким образом, речная зона на чешуе может выступать в качестве маркера группировок, воспроизводящихся на участках, расположенных на разном удалении от устья и имеющих различный гидрологический режим. Речная зона характерна для рыб, скатившихся с верховий р. Анадырь и его притоков, т. е. преимущественно с грунтовых нерестилищ. На нерестилищах, расположенных ниже по течению, доля рыб с речной зоной, соответственно, меньше. Данный вывод подтверждается отсутствием рыб с речной зоной на чешуе в исследованных выборках кеты из р. Великой (Черешнев, Агапов, 1992) и р. Канчалан (Коротаев, 2002).

3.3.3. Генетическая гетерогенность анадырской кеты

Интенсивное развитие популяционно-генетических исследований связано с внедрением методов электрофоретического анализа полиморфизма белков (Салменкова, 1989). Значительная часть работ посвящена изучению генетической дифференциации кеты (Okazaki, 1978, 1982a, b, 1983; Алтухов и др., 1980; Бачевская, 1983, 1992; Салменкова и др., 1983, 1986, 1992, 1994; Beacham et al., 1985; Викторковский и др., 1989; Омельченко и др., 1992; Wilmot et al., 1994; Макоедов и др., 1995;

Бачевская, Пустовойт, 1996; Макоедов, 1999; и др.). Выявлена подразделенность локальных стад кеты на структурные компоненты, показано влияние подразделенности популяций на их генетическую структуру, сформулирована концепция эволюционной стабильности исторически сложившихся популяционных систем (Алтухов, 1989; Алтухов и др., 1996, 1997).

Внутрипопуляционная дифференциация анадырской кеты.

Распределение выборок анадырской кеты в пространстве главных компонент изменчивости частот аллелей пяти ферментных локусов (ЛДГ-А, МЭ-2, ФГД, ААТ-1,2, ЭСТД) представлено на рис. 15. Выборки из Анадырского лимана сформировали два обособленных кластера, один из которых совпал с выборками из района с. Марково.

Марковская нерестовая группировка - самая многочисленная в бассейне р. Анадырь, следовательно, ее представители в определенные периоды нерестового хода преобладают в Анадырском лимане. В то же время другие выборки из лимана образовали обособленную от марковских выборок группу, т. е., вероятнее всего, представлены производителями, идущими на нерест в другие участки Анадырского бассейна (расположенные ниже или выше по течению, чем Марковская котловина).

Наиболее удаленной от всех исследованных совокупностей кеты Анадырского бассейна в пространстве главных компонент оказалась выборка из р. Еропол - притока верхнего течения р. Анадырь. Также достаточно обособленно расположены выборки нерестовых группировок рек Белая, Майн, Канчалан (рис. 15).

Таким образом, на основании имеющегося материала у анадырской кеты можно выделить три основных уровня генетической дифференциации: а) смешанные совокупности рыб в Анадырском лимане; б) наиболее многочисленная нерестовая группировка, размножающаяся в районе Марковской котловины; в) нерестовые группировки отдельных рек бассейна (Канчалан, Еропол, Белая, Майн).

Межпопуляционная дифференциация кеты из рек Чукотки и Камчатки. Распределение выборок кеты из Анадырского бассейна и рек Восточной Камчатки в пространстве главных компонент изменчивости частот пяти вышеперечисленных локусов представлено на рис. 16. Выборки кеты из Анадырского лимана и устьевых участков рек Восточной Камчатки (кроме р. Авача) образовали единый кластер, тогда как совокупности, характеризующие группировки производителей отдельных нерестовых притоков, расположены достаточно обособленно. Выборки из рек Еропол, Майн, Белая, Канчалан удалены от сово-

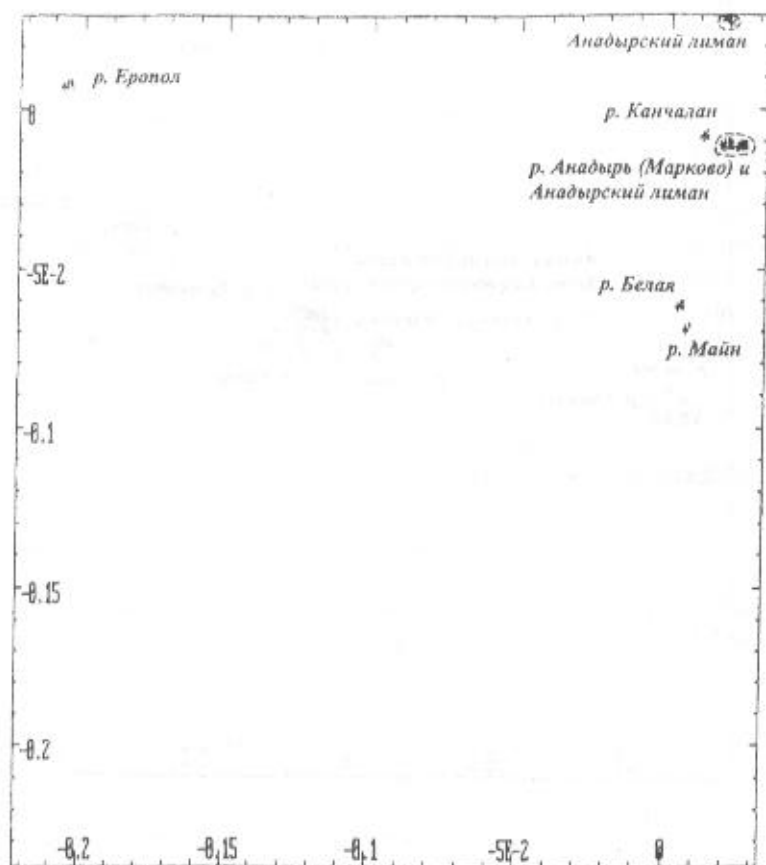


Рис. 15. Распределение выборок кеты из рек бассейна Анадырского лимана в пространстве главных компонент изменчивости аллельных частот пяти локусов. Здесь и на рис. 16, 17 по оси абсцисс – первая компонента, по оси ординат – вторая компонента

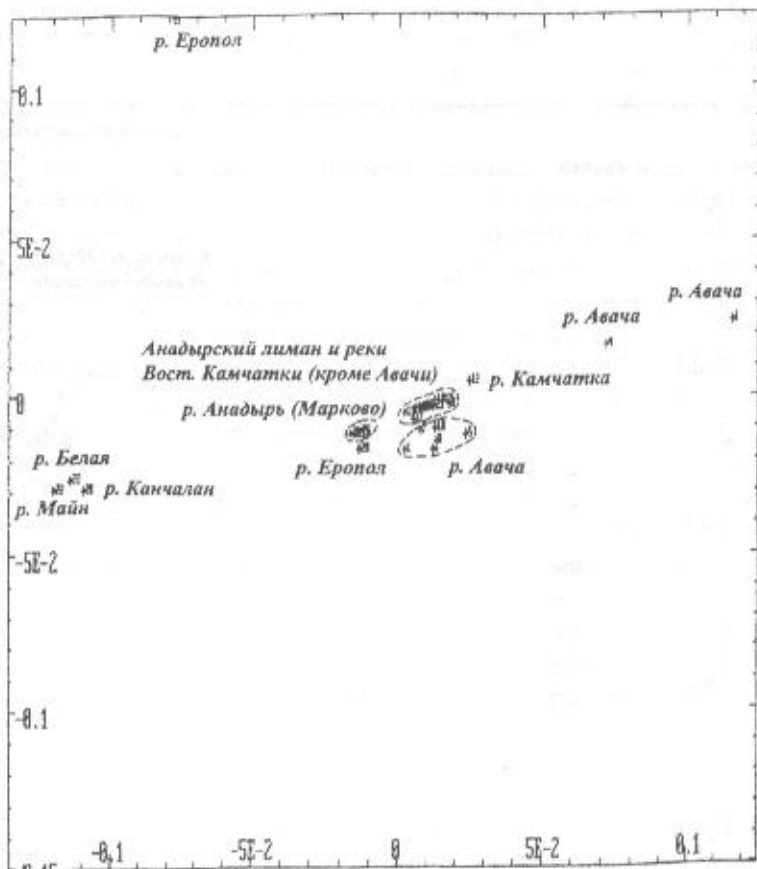


Рис. 16. Распределение выборок кеты из рек бассейна Анадырского лимана и Восточной Камчатки в пространстве главных компонент изменчивости аллельных частот пяти локусов

купностей кеты из других локальностей, в том числе Анадырского лимана и р. Анадырь (район с. Марково).

В целом выборки из Анадырского лимана и рек беринговоморского побережья Камчатки по частотам исследованных локусов занимают промежуточное положение между совокупностями рыб из р. Авача (юго-восточное побережье Камчатки) и выборками рек Майн, Белая, Канчалан, Еропол; выборки, собранные на северной периферии ареала, наиболее удалены от совокупностей кеты юга Камчатского п-ва (рис. 16).

Вероятно, при исследовании смешанных выборок рыб из приустьевых районов происходит усреднение частот локусов, вследствие чего все эти выборки в пространстве главных компонент группируются внутри единого кластера, что значительно снижает их информативную ценность. Более объективно особенности популяционной дифференциации кеты отражают совокупности рыб непосредственно из районов нереста.

Рассмотрим, как взаимодействуют между собой выборки кеты из рек Чукотки, Восточной и Западной Камчатки⁴ (рис. 17). Совокупности производителей из рек Майн, Белая, Канчалан, как и на предыдущих рисунках, дифференцированы от других скоплений; единый кластер образовала марковская группировка. Заметно удалены друг от друга выборки весенней и летней кеты р. Хайрюзова, скопления разных лет нереста из р. Большая. В целом уровень дифференциации смешанных выборок из устьевых участков рек Камчатки и Анадырского лимана невысок (рис. 17).

Таким образом, уточненные результаты генетико-биохимических исследований не подтверждают высказанное ранее мнение о низком уровне внутривидовой дифференциации анадырской кеты (Штундюк, 1983а; Викторковский и др., 1986, 1989). При сравнении различного числа выборок кеты из рек Камчатки и Анадырского бассейна отчетливо проявилась обособленность по генным маркерам нерестовых совокупностей производителей анадырской кеты из Канчалана, Белой, Майна, Анадыря (район с. Марково), Еропола (Коротаев, 2002).

⁴ В связи с тем, что использованное программное обеспечение не позволяет обрабатывать более 41 выборки, при построении графика использованы средние частоты встречаемости локусов у кеты рек Камчатка и Авача; объединенные выборки кеты из р. Хайрюзова представлены весенней и летней расами.

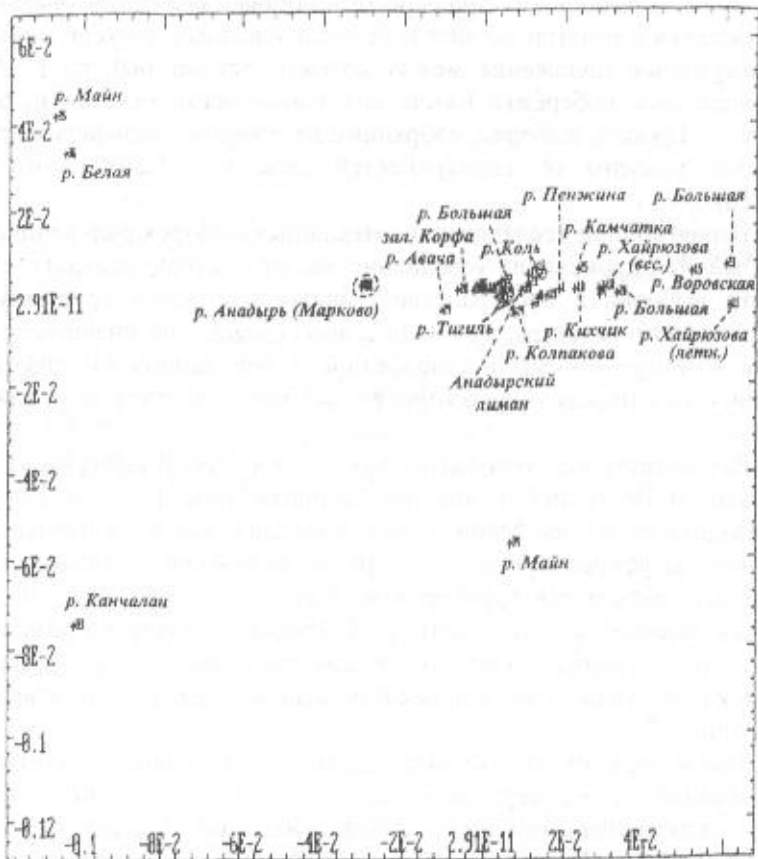


Рис. 17. Распределение выборок кеты из рек бассейна Анадырского лимана, Восточной и Западной Камчатки в пространстве главных компонент изменчивости аллельных частот пяти локусов

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ

В настоящее время наиболее распространенной можно признать точку зрения, согласно которой вид *Oncorhynchus keta* представлен системой обособленных локальных стад, приуроченных к конкретным нерестовым бассейнам. Понятие «локальное стадо» тесно связано с «теорией родного водоема», то есть с допущением, что взрослые лососи возвращаются для размножения в те водоемы, откуда они ушли мальками (Леванидов, 1969). Синонимами «локального стада» являются: «популяционная система» (Алтухов, 1974, 1983), «изолят» (Коновалов, 1980), «популяция» и др. Довольно часто применяют такие термины как, например, «локальная нерестовая популяция» (Омельченко и др., 1992).

В связи с тем, что для обозначения наиболее выраженных элементов популяционной структуры кеты (объединений или группировок отдельных нерестовых водоемов) возможны различные названия, необходимо уточнить терминологию. Термин «изолят» был предложен при изучении популяционной организации нерки – вида с более подразделенной пространственной структурой и более жестким хомингом, чем кета. По-видимому, для обозначения скопления производителей кеты определенного нерестового водоема возможно использование термина «популяция». В тех водоемах, в которых существует подразделение на притоки, группировки производителей, приуроченные к этим притокам, будем называть «субпопуляциями».

У кеты выявлены несколько уровней внутривидовой дифференциации:

1) Дифференциация между региональными группировками популяций азиатского и американского побережий (Алтухов и др., 1980; Ермоленко и др., 1983; Wilmot et al., 1994).

2) Дифференциация между популяциями отдельных рек (Алтухов, 1974; Okazaki, 1978, 1982a, b, 1983; Салменкова и др., 1986; Викторковский и др., 1986, 1989; Алтухов и др., 1997).

3) Дифференциация между группировками в одном нерестовом водоеме, в той или иной степени изолированных временем или местами размножения (Берг, 1934, 1948, 1953; Леванидов, 1969; Смирнов, 1975; Бирман, 1981; Волобуев, 1983; Гриценко и др., 1987; Николаева, Овчинников, 1988; Макоедов, Овчинников, 1992; Овчинников, Макоедов, 1994; Салменкова и др., 1994; Wilmot et al., 1994; Макоедов, 1999; и др.).

В качестве единицы промысла и единицы прогнозирования кеты в Анадырском бассейне выступает совокупность популяций вида из рек Анадырь, Великая, Канчалан (все производители, заходящие в период нерестовой миграции в Анадырский лиман), в отношении которой принято использовать термин «стадо» (стадо анадырской кеты).

Как было отмечено, относительно популяционной организации анадырской кеты существуют две основные точки зрения:

1. Кета бассейна Анадырского лимана в популяционном плане однородна, что предполагает случайное распределение производителей по нерестилищам (Штундюк, 1983а);

2. В реках Анадырского лимана, а также в крупных притоках р. Анадырь, существуют в той или иной степени репродуктивно изолированные группировки кеты (Путивкин, 1990).

У анадырской кеты не выявлено дифференциации на сезонные расы. А.Г. Кагановский (1933), И.Д. Агапов (1941), Л.С. Берг (1948), А.Г. Остроумов (1967б) полагали, что по срокам нерестового хода она является летней формой. По мнению С.В. Путивкина (1988, 1999), кета Анадырского бассейна по экологии размножения сходна с амурской осенней и североохотоморской кетой, так как использует для нереста участки с выходами подземных вод различного генезиса (над- и подмерзлотных). По наблюдениям автора, места нереста анадырской кеты постоянны и совпадают с выходами подземных вод на всех нерестовых реках Анадырского лимана. Выходы подмерзлотных вод в зимнее время маркируются незамерзающими полыньями, которые легко обнаруживаются при авиаоблетах (Путивкин, 1989).

Исследования производителей анадырской кеты, имеющих различия в структуре чешуи, показали, что рыбы с речной зоной на чешуе в среднем на 500 (самцы)-600 (самки) г крупнее, имеют более высокие показатели абсолютной плодовитости, фенетические отличия, устойчивые численность и динамику нерестового хода в приустьевых участках, отличающуюся от общей динамики хода анадырской кеты. По мере продвижения мигрирующей кеты вверх по р. Анадырь процент рыб с данным состоянием признака увеличивается, район с. Марково они проходят без выраженных признаков брачного наряда, т. е., вероятнее всего, размножаются в верховьях р. Анадырь и его притоков.

Крупные размеры, отсутствие брачных изменений в районе Марковской котловины и стабильная численность кеты с речной зоной на чешуе указывают на то, что она нерестится в верховьях р. Анадырь и его притоков. По нашим данным, численность субпопуляций верхнего течения р. Анадырь и его притоков составляет 10-15 % от численности

кеты р. Анадырь. По данным С.В. Путивкина (1999), доля нерестилищ верхнего течения Анадыря в воспроизводстве анадырской кеты (идущей на нерест во все реки Анадырского лимана) изменяется в разные годы от 12 до 31 %.

По экологии нереста и биологическим показателям производители кеты из верховьев р. Анадырь и его притоков сходны с осенней амурской кетой: имеют крупные размеры и высокую абсолютную плодовитость; совершают наиболее протяженные миграции вверх по течению; размножаются на выходах грунтовых вод; постоянство нерестовых участков обуславливает стабильную численность и довольно жесткий хоминг.

Ниже по течению р. Анадырь, в районе от сопки Опаленной до с. Марково, воспроизводится наибольшая часть анадырского стада кеты. По данным А.В. Евзерова (1983), численность ее составляет до 70 % кеты р. Анадырь, по данным С.В. Путивкина (1999) – 16-38 % от общей численности анадырской кеты. Последний автор подчеркивает, что это наиболее стабильный район размножения анадырской кеты вследствие сложившегося под воздействием мощного талика устойчивого гидрологического режима в зимний период.

Однако, как было показано выше, в описываемом районе основные нерестилища кеты приурочены к местам с хорошо переработанной поймой в зоне таликов, как правило, на участках *меандрирующего* русла. Кета нерестится здесь не только на стабильных выходах подземных вод, но и в подрусловом потоке, в т. ч. с примесью грунтовых вод поверхностного залегания (Штундюк, 1983б). Нерестилища непостоянны: в результате паводков они замыкаются аллювиальными отложениями, возникают в новых местах. Следствием непостоянства границ нерестовых участков может быть повышенная смертность икры и эмбрионов в зимнее время при резких падениях уровня воды, особенно при переполнении нерестилищ, когда производители вынуждены нереститься на отмелях и других участках с неблагоприятными условиями.

Следует отметить, что, по данным С.В. Путивкина (1999), благодаря выходам подземных вод температура в нерестовых буграх анадырской кеты в эмбриональный и постэмбриональный периоды чаще всего составляет 2,5-3,5° С, что позволяет отнести ее по экологии нереста только к осенней форме. Кета не использует для размножения участки, где температура подрусового потока близка к русловой (составляет зимой 0,1-0,2° С) и происходит промерзание русла (l. c.). Однако, известно, что суточные колебания температуры в нерестовых буграх кеты русловой формы меньше, чем на поверхности и обычно не превышают

1,5-2° С; зимой же разницы в 0,2-0,5° С уже достаточно, чтобы предохранить икру от промерзания (Смирнов, 1975). Кислорода в воде из таких нерестовых бугров содержится несколько больше, чем в воде из грунта по соседству с буграми, благодаря очистке грунта нерестовых бугров от ила, активно поглощающего кислород. Кроме того, присутствует примесь грунтовых вод поверхностного залегания (Леванидов, 1969).

Нестабильный гидрологический режим в районе размножения «марковской» группировки, вероятно, является основной причиной существенных межгодовых флуктуаций ее численности. Именно непостоянство границ нерестовых участков в районе Марковской котловины, препятствующее формированию устойчивого популяционного состава и, соответственно, устойчивой популяционной структуры, послужило Ю.В. Штундюку (1983а) основанием для предположения, что анадырская кета представляет собой популяцию, близкую к «панмиксной». В целом, для «марковской» кеты свойственны признаки, сближающие ее как с летней (нерест в подрусловом потоке; непостоянство границ нерестилищ; существенные флуктуации численности; менее выраженный хоминг), так и с осенней амурской кетой (нерест на выходах грунтовых вод).

В последнем случае следует рассмотреть возможные предпосылки возникновения такой ситуации, в частности, вопрос о взаимоотношениях рыб, нерестящихся на разных типах нерестилищ, расположенных по соседству. У тихоокеанских лососей самка выбирает подходящий нерестовый участок, выкапывает в грунте яму, после чего вступает в нерест. С одной самкой попеременно может спариваться несколько самцов. В то же время и один самец может принимать участие в нересте с несколькими самками (Чебанов, 1979). В том случае, когда грунтовые, русловые, смешанные нерестилища расположены поблизости, один и тот же самец может спариваться с самками разных экологических форм. Вероятно, этот процесс, обусловленный спецификой расположения и нестабильностью нерестовых участков в репродуктивном центре стада, а также короткое гидрологическое лето в северных широтах явились причинами отсутствия у анадырской кеты четко выраженных, дифференцированных по срокам нерестового хода, сезонных рас, которые хорошо известны в других бассейнах, например в Амуре.

Схему популяционной организации анадырской кеты в общем виде можно представить следующим образом. Все производители, заходящие на нерест в реки Анадырского лимана, образуют стадо анадырской кеты, которое подразделяется на популяции рек Анадыря, Вели-

кой и Канчалана. Популяция кеты р. Анадырь представлена двумя экологическими формами, приуроченными к разным типам нерестилищ. Производители, нерестящиеся на выходах грунтовых вод, на ограниченной, но стабильной из года в год площади нерестилищ, образуют субпопуляции притоков верхнего течения Анадыря (Еропол, Яблон, Пеледон, Мечкерова, Янранайваам, Ваеги и др.). Кета, нерестящаяся в притоках нижнего и среднего течения (Танюрер, Березовая, Осиновая), также образует соответствующие группировки субпопуляционного ранга.

Группировка кеты р. Анадырь, нерестящаяся в районе от с. Марково до сопки Опаленной на участках меандрирующего русла, занимает особое положение. Благодаря разнообразию типов нерестилищ здесь присутствуют обе экологические формы кеты, а изоляционные барьеры между ними выражены слабо. Марковская группировка является своего рода связующим звеном между субпопуляциями кеты нижнего, среднего и верхнего течений р. Анадырь. По-видимому, именно такой вариант популяционной организации обеспечивает поддержание на необходимом уровне генетического разнообразия и способствует адаптации вида на северной периферии ареала.

Глава 5 МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

5.1. Нагульные и преднерестовые миграции

Морской период жизни кеты длится от 2 до 5, обычно 3-4 года. Для скатившейся молоди характерно длительное, по сравнению с другими видами лососей, пребывание в эстуарной зоне рек, при этом она периодически мигрирует в морские воды и возвращается обратно. В период откочевки миграционные потоки молоди обычно направлены вдоль побережий и совпадают с основными течениями, прижимающими скопления к берегам. На первом году жизни кета не уходит далеко из прибрежий, в теплые сезоны следующих лет азиатские стада северного происхождения нагуливаются в северных районах Берингова моря, а на зимовку мигрируют в более южные акватории.

Наиболее многочисленна кета в Приалеутском районе Тихого океана: здесь зимуют стада американского происхождения и почти всех дальневосточных стад, кроме амурской и сахалинской летней (Бирман, 1985; Коновалов, 1986; Salo, 1991). В Курильско-Камчатском районе встречаются охотская, западнокамчатская, восточнокамчатская, амурская, сахалинская летняя кета.

Распределение различных стад азиатской кеты в Тихом океане в общих чертах выглядит следующим образом. *Амурская летняя кета*: район к югу, юго-востоку от о. Хоккайдо и Курильской гряды приблизительно до 165° в. д. *Амурская осенняя*: приблизительно до 177° з. д. (до этой же долготы она отмечена в южной части Берингова моря в районе Андриновских островов). *Сахалинская летняя*: от района, прилегающего к восточному побережью о. Хоккайдо, приблизительно до 173° в. д. *Сахалинская осенняя кета*: район к югу, юго-востоку от Курильской гряды и Камчатки и далее на восток приблизительно до 175° в. д. *Осенняя кета островов Хоккайдо и Хонсю*: тот же район, что у сахалинской и еще дальше на восток до 145° з. д. *Охотская кета*: от района о. Хоккайдо до 177° з. д. *Западнокамчатская кета*: от района, прилегающего к южной части Курильской гряды, приблизительно до 158° з. д. *Восточнокамчатская кета*: приблизительно до 153° з. д. Распространение осенней кеты Приморья пока неясно (несмотря на большие масштабы мечения, в океане в период нагула не обнаружена) (l. c.).

Характер сезонного распределения некоторых стад азиатской кеты в водах Алеутской гряды соответствует срокам их нерестовой миграции. Так, позже всех идущая на нерест хоккайдская осенняя кета дальше и дольше других встречается в наиболее восточных частях Алеутского района. В целом чем южнее расположена река, тем позднее ход рыбы. Осенняя кета, как позднесозревающая, совершает в массе более далекие миграции от родных рек, чем летняя.

Преобладающее число азиатских стад кеты нагуливается на более значительных морских площадях, чем горбуша, нерестящаяся в тех же реках. Это связано с тем, что кета проводит в море не один год, и в море присутствуют одновременно несколько ее поколений. Обширное распространение стад повышает обеспеченность пищей различных возрастных группировок и способствует лучшему выживанию поколений в целом.

Пути миграции кеты изучены пока недостаточно. Известно, что основная масса кеты, зимующая в Алеутском районе, мигрирует на запад или на северо-запад в направлении юго-восточных берегов Камчатки. Часть рыб вдоль Камчатского побережья идет дальше на север, а другая часть направляется на юг к Курильским проливам. Одновременно к северным Курильским проливам подходят рыбы с юго-востока из районов, расположенных юго-западнее. Через эти проливы, главным образом, Четвертый Курильский пролив, проходят в Охотское море западнокамчатская кета, часть североохотского, восточносахалинского, хоккайдского стад и значительное количество амурской кеты. Южным

и Центральным проливами (в основном Фриза и Буссоль) проходят в Охотское море амурская и сахалинская кета, а также значительная часть охотского стада. В Охотском море миграция кеты в северном направлении не ограничена прибрежными водами, а охватывает все пространство открытого моря (Бирман, 1985; Salo, 1991).

Районы морского обитания анадырской кеты точно не определены, но по результатам мечения известно, что в Анадырский бассейн заходит на нерест кета, нагуливающаяся у восточной части Алеутской гряды (Остроумов, 19676).

Распределение кеты в западной части Берингова моря изучено значительно хуже, чем в прилегающих районах Тихого океана. Между тем, здесь проходят пути миграций лососей, нерестящихся в водоемах, расположенных от Чукотки до Японии. В Анадырско-Наваринском районе (северо-западная часть Берингова моря) в июне-июле присутствует половозрелая кета, идущая на нерест в реки бассейна Анадырского лимана, и кета, воспроизводимая на японских рыбодных заводах. На Восточной Камчатке - в Камчатском и Кроноцком заливах - преимущественно рыбы из рек Камчатки и с рыбодных заводов Японии.

По данным дрейферных съемок, в 1994-1995 гг. доля японской кеты в северной части Тихого океана и Беринговом море составляла около 60 % (Кловач и др., 1996). По нашим данным, в июне-августе 1997 и 1999 гг. доля японской кеты колебалась от 15 до 80 % и в среднем составляла также около 60 %. В Наваринском районе с 26 июня по 3 июля доля кеты из рек берингоморского побережья Чукотки составила 53 %, доля японской кеты - 47 %. В Анадырском заливе в 1997 г. в период с 6 по 16 июля доля половозрелых рыб из рек Анадырского лимана была 87 %. В Наваринском районе в середине июля и в Олюторском заливе во второй половине августа доля кеты японского происхождения составила 74 %.

Рассмотрим, как согласуется полученная информация по соотношению российской и японской заводской кеты с данными рыбопромышленной статистики. В 1996 г. рыбодными заводами было выпущено в море 2 881,7 млн. экз. молоди кеты, из них в России - 304,7 млн. (10,6 %), США - 535,4 млн. (18,6 %), Японии - 2041,6 млн. (70,8 %). Общий вылов кеты тремя странами в 1996 г. составил 368 802 т, из них на Россию пришлось 16 802 т (4,6 %), США - 86 000 т (23,3 %), Японию - 266 000 т (72,1 %) (Annual report NPAFC, 1998). По данным Л.Б. Кляшторина (2000), в настоящее время на японских рыбодных заводах воспроизводится около 80 % азиатского улова кеты. Наряду с ростом численности кеты, разводимой на японских рыбодных заводах, уменьши-

лись ее средняя длина, масса и увеличился средний возраст производителей (Ishida et al., 1993; Kaeriyama, 1996; Кловач, 2001).

5.2. Питание

Основу питания молодежи кеты в литоральной зоне северных районов составляют выносимые рекой насекомые и их личинки, кумовые раки, гаммариды, личинки полихет (Карпенко, 1998). Рацион мелкой неполовозрелой кеты (30-40 см) составляют преимущественно копеподы, гиперииды и рыбы, а более крупных особей - крылоногие моллюски (почти повсеместно - более 50 % пищи), в первую очередь - *Clione limacina* (Волков и др., 1997). Кета потребляет также аппендикулярий, гребневиков, планктонных ракообразных (эвфаузиид, копепод и гипериид). Для этого вида в питании характерна сравнительно небольшая доля нектона (рыб и кальмаров) (Salo, 1991), а также, в отличие от других тихоокеанских лососей, высокий процент крылоногих моллюсков и гребневиков.

В июле 1997 г. в Анадырском заливе, где в уловах преобладала заканчивающая нагульную миграцию кета, у последней большую часть (54 %) объема пищевого комка составляли аппендикулярии, 24 % - молодь рыб (камбалы, бычки), также присутствовали эвфаузииды, калянусы, гребневики (рис. 18). В 1999 г. в западной части Берингова моря основу питания кеты составляли крылоногие моллюски, гребневики, эвфаузииды, калянусы (рис. 19). Из рыб в желудках обнаружены светящиеся анчоусы. В Тихом океане наиболее часто в желудках кеты встречаются крылоногие моллюски и гребневики. Молодь кальмаров в желудках кеты присутствует значительно реже, чем у других видов тихоокеанских лососей.

5.3. Биологические особенности

5.3.1. Возрастной состав

Возрастной состав стад камчатской, анадырской и японской кеты в Наваринском районе в августе-сентябре 1995 (по данным Кловач и др., 1996) и в июне-первой половине июля 1997 г. в Тихом океане и Наваринском районе представлен на рис. 20. Доминирующая возрастная группа - 3+. У российской кеты, по сравнению с совместно нагуливающейся японской, в 1999 г. была выше доля рыб старшего возраста (4+ и 5+), тогда как у последней, напротив, значительно больше доля рыб в возрасте 2+ (табл. 10).



Рис. 18. Спектр питания кеты в Анадырском заливе в 1997 г.



Рис. 19. Спектр питания кеты в юго-западной части Берингова моря у побережья Восточной Камчатки в 1999 г.

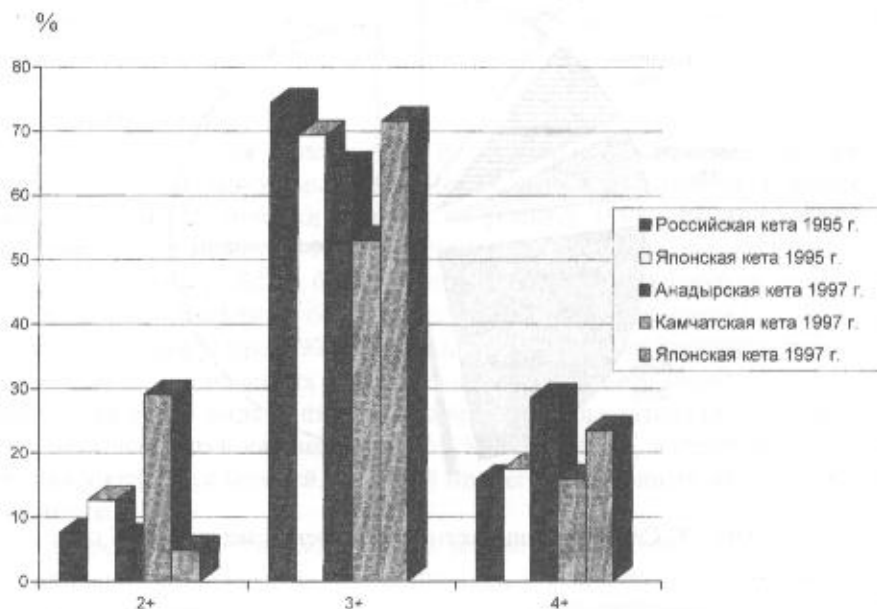


Рис. 20. Возрастной состав кеты в Наваринском районе и северо-западной части Тихого океана в 1995 и 1997 гг.

Таблица 10

Соотношение возрастных групп российской и японской кеты в юго-западной части Берингова моря в 1999 г.

Пол	Возраст, %				Кол.-во экз.
	2+	3+	4+	5+	
Российская кета					
Самки	1,43	88,57	6,43	3,57	150
Самцы	-	75,58	20,93	3,49	150
Японская кета					
Самки	11,42	84,29	4,29	-	150
Самцы	-	96,55	2,3	1,15	150

5.3.2. Размерно-весовая характеристика

Биологические показатели кеты из различных районов Берингова моря за 1995 и 1997 гг. представлены в табл. 11. Японская кета несколько крупнее, как по данным 1995 г. (Кловач и др., 1996), так и

1997 г. (рис. 21). В 1995 г. материал был собран в августе-сентябре, когда половозрелые особи российской кеты уже ушли в реки на нерест, т. е. выборка этого года характеризует неполовозрелую российскую и преднерестовую японскую кету (последняя нерестится в ноябре - Salo, 1991). В 1997 г. в Наваринском районе материал собран в конце июня-начале июля, когда в уловах присутствовали преднерестовые особи из рек Чукотки и японская половозрелая кета.

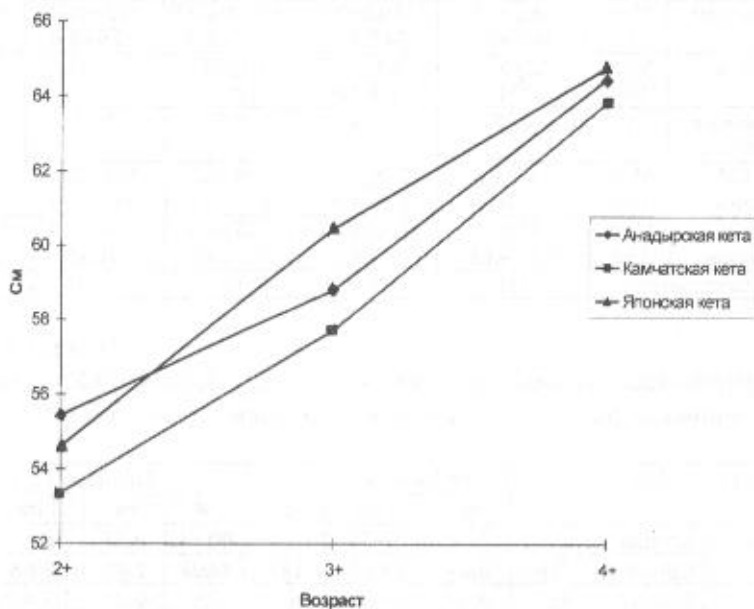


Рис. 21. Длина тела кеты стад Чукотки, Камчатки и Японии из морских уловов в 1997 г.

Размерно-весовые показатели кеты двух основных группировок, обловленных в период проведения контрольного лова в 1999 г. в южной части Западно-Берингоморской зоны (южнее 56° с. ш.) и Петропавловско-Командорской подзоне, представлены в табл. 12 и 13. Практически при одинаковой средней длине тела кета из рек российского побережья в среднем на 400 (самцы) – 230 (самки) г крупнее; вес гонад у последней также значительно выше, чем у кеты с рыбоводных заводов Японии. В отдельных возрастных группах длина тела российской кеты чаще несколько ниже, чем японской, тогда как вес выше у российской (табл. 12, 13).

Таблица 11

Биологические показатели российской и японской кеты
в 1995 и 1997 гг.

Показатель		Наваринский район, 1995 г. (по: Кловач и др., 1996)		Наваринский район и Восточная Камчатка, 1997 г. (наши данные)		
		Российская кета	Японская кета	Чукотская кета	Камчатская кета	Японская кета
Длина, см	M+m	56,2±0,5	59,2±0,5	60,14±0,37	57,5±0,35	61,18±0,32
	Lim	36,0-69,0	34,0-72,0	51,0-69,0	50,9-68,0	53,0-69,0
Вес, кг	M+m	2,3±0,06	2,7±0,07	3,1±0,08	2,8±0,14	3,2±0,09
	Lim	0,5-4,3	0,5-5,0	1,8-4,7	1,7-5,4	2,0-4,47
Наполнение желудка	M	0,78	0,8	1,9	1,34	2,1
ГСИ самок	M+m	2,82±0,3	3,06±0,16	5,06±0,24	3,59±0,21	0,94±0,12
	Lim	0,33-10,48	0,26-8,57	0,52-12,36	0,44-10,0	0,32-7,6
ГСИ самцов	M+m	0,47±0,07	0,92±0,11	2,75±0,38	0,91±0,14	0,25±0,05
	Lim	0,12-4,03	0,14-4,71	0,1-5,48	0,04-3,92	0,03-4,1
Количество экз.		133	206	159	230	141

Таблица 12

Размерно-весовая характеристика кеты из рек Восточной Камчатки и
японских рыбоводных заводов в смешанных уловах в 1999 г.

Признак	Пол	Российская кета				Японская кета			
		M	m	Lim	n	M	m	Lim	n
Длина, см	Самцы	60,9	0,40	53-70	91	60,14	0,34	56-69	98
	Самки	59,6	0,24	53-68	141	60,0	0,40	52-68	70
Вес, кг	Самцы	3,3	0,07	1,8-4,7	91	2,9	0,05	1,7-4,7	98
	Самки	3,07	0,04	1,8-4,4	141	2,84	0,60	1,7-4,1	70
Вес гонад, г	Самцы	129,9	5,82	40-290	91	14,7	1,55	2-60	98
	Самки	213,26	7,44	60-500	141	32,5	1,69	10-70	70

5.4. Дифференциация анадырской кеты в смешанных морских уловах на путях преднерестовых миграций

Для выявления географической принадлежности преднерестовых скоплений кеты использованы следующие показатели: число склеритов в первой летней зоне роста («летние склериты»), стадии зрелости гонад, особенности внешнего вида, частоты встречаемости с обеих сторон тела и уровень ФА счетных структур, а также дискретные варианты пятнистости на голове и плавниках рыб.

Таблица 13

Размерно-весовые показатели разных возрастных групп российской и японской кеты в юго-западной части Берингова моря в 1999 г.

Пол	Возраст	Российская кета						Кол-во экз.
		Длина, см			Вес, кг			
		М	m	Lim	М	m	Lim	
Самки	2+	55,43	0,751	53-58	2,19	0,13	1,8-2,7	7
	3+	59,56	0,24	53-68	3,05	0,03	2,2-3,8	124
	4+	62,77	0,521	61-66	4,033	0,06	3,7-4,4	9
	5+	64	-	-	4,3	-	-	1
Самцы	2+	54	0,774	53-57	2,02	0,066	1,8-2,2	5
	3+	60,33	0,408	53-64	3,2	0,067	2,3-3,8	65
	4+	64,33	0,342	62-67	4,01	0,055	3,7-4,7	18
	5+	66,67	0,333	66-67	4,63	0,067	4,5-4,7	3
Пол	Возраст	Японская кета						Кол-во экз.
		Длина, см			Вес, кг			
		М	m	Lim	М	m	Lim	
Самки	2-	55,5	0,866	52-59	2,1	0,07	1,7-2,3	8
	3-	60,44	0,379	54-68	2,9	0,05	2,3-3,8	59
	4-	64,66	1,45	62-67	3,8	0,17	3,5-4,1	3
Самцы	2-	55,64	0,677	52-59	2,17	0,05	2,0-2,5	11
	3-	60,64	0,314	54-69	2,9	0,049	2,2-4,7	84
	4-	64	-	-	3,7	-	-	1
	5-	69	-	-	4,6	-	-	1

У азиатской кеты условно выделяют два типа чешуи: северный и южный. На чешуе северного типа в первой летней зоне роста расположено от 16 до 22 склеритов, на чешуе южного типа – от 23 до 33 склеритов (Бирман, 1968; Каев, 1981; Гриценко и др., 1987). Чешуя северного типа характерна для кеты из рек Чукотки, материкового побережья Охотского моря, Камчатки, северо-восточного Сахалина; чешуя южного типа - у кеты из рек южного Сахалина, о-ва Итуруп и Японии. Так как кета из рек южного Сахалина и Итурупа немногочисленна, высказано предположение, что практически вся рыба с числом склеритов более 22 - японского происхождения (Кловач и др., 1996).

В морских уловах в северо-западной части Берингова моря и Анадырском заливе присутствовала половозрелая кета с гонадами на 3-4 стадии зрелости, относительно высокотелая, с крепко сидящей чешуей; в первой летней зоне роста на чешуе у нее от 16 до 22 склеритов. У части рыб гонады находились преимущественно на 2 стадии зрелости. Для таких особей характерна прогонистая, вытянутая форма тела и легко спадающая чешуя; в первой летней зоне чешуи - 23-38 склеритов. Осо-

бенности строения чешуи, высокая численность и биологические параметры указывают на то, что это кета, воспроизводимая на рыбоводных заводах Японии.

На рис. 22 линиями соединены те морские выборки, между которыми нет достоверных отличий по фенотипам шести признаков пятнистости. Внутри каждой из двух группировок - российской и японской кеты - присутствует плотная сеть связей, однако между этими группировками различия выражены намного рельефнее. По сравнению с японской, у российской кеты во всех выборках и на всех зонах ниже доля рыб без пятен (табл. 14). У японской кеты ни в одной из выборок не отмечено рыб с пятнами на рыле, несмотря на довольно значительный объем исследованных особей (550 экз.).

Таблица 14

Фенетическая изменчивость кеты различного происхождения в Беринговом море в 1999 г.

Доля рыб без пятен на шести исследованных участках тела			Доля рыб с равными значениями счетных признаков на обеих сторонах тела		
Участки тела	Российская	Японская	Признаки	Российская	Японская
Рыло	0,87	1	Жаберные лучи	0,74	0,49
Межглазничный отдел головы	0,79	0,99	Жаберные тычинки	0,24	0,09
Заглазничный отдел головы	0,71	0,94	Лучи в грудных плавниках	0,73	0,56
Спинальный плавник	0,80	0,98	Лучи в брюшных плавниках	0,78	0,76
Жировой плавник	0,76	0,93	Кол-во экз.	300	300
Хвостовой плавник	0,93	1			
Кол-во экз.	600	550			

Более высокая доля рыб с пятнами в выборках российской кеты, по сравнению с японской, вероятно, связана с особенностями популяционной дифференциации группировок, нерестящихся в реках и воспроизводимых в заводских условиях. Для кеты из природных водоемов характерна сложная популяционная структура, проявляющаяся в наличии сезонных рас, внутри которых, в свою очередь, существуют в той или иной степени изолированные группировки, приуроченные к отдельным притокам (Леванидов, 1969; Смирнов, 1975). Существует мнение, что фенотипы могут быть маркерами отдельных внутривидовых популяционных группировок, приуроченных к конкретным нерестовым участкам (Макоедов, Овчинников, 1992). Сложная популяционная органи-

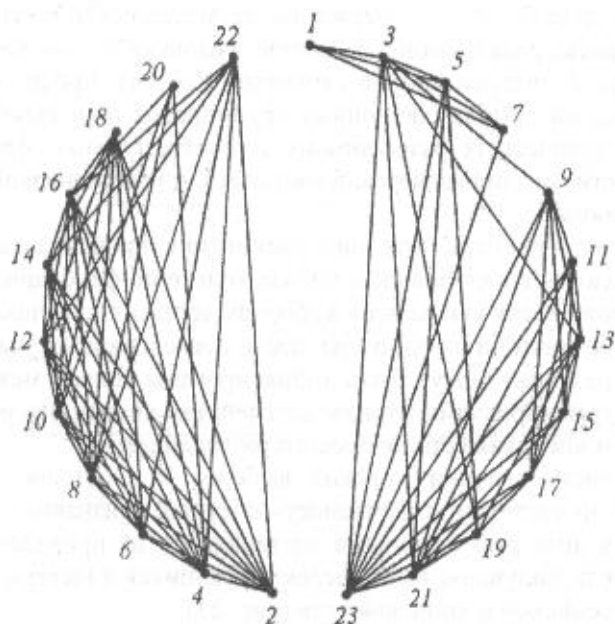


Рис. 22. Связи между выборками российской (нечетные номера) и японской кеты (четные), характеризующие сходство (по Животовскому, 1982) по шести фенетическим признакам окраски

зация позволяет "дикой" кете более полно использовать нерестовые площади и способствует поддержанию ее численности на оптимальном уровне. У кеты, разводимой в заводских условиях на протяжении полутора столетий, популяционная структура намного проще. Отсутствие выраженных внутривидовых группировок определяется низким уровнем генетического разнообразия, и, соответственно, фенетической изменчивости, что проявляется, в частности, в крайне низкой доле рыб, имеющих пятна.

Следует отметить, что дифференциация производителей из отдельных водоемов в смешанных уловах только по фенотипическим окраскам невозможна, так как во всех выборках достаточно велика доля рыб, не имеющих пятен ни на одном из шести исследованных участков тела. Вероятно, различия могут быть зафиксированы только между такими крупными группировками производителей, как кета из рек российского побережья и японская кета заводского разведения.

При распределении морских выборок в пространстве главных компонент по частотам встречаемости счетных признаков с левой стороны тела и доле рыб с равными значениями этих признаков на обеих сторонах тела получены два неперекрывающихся кластера, соответствующие российской и японской кете (рис. 23).

В выборках японской кеты, по сравнению с российской, доля рыб с равными значениями признаков на обеих сторонах тела существенно снижена (табл. 14), то есть уровень флуктуирующей асимметрии высокий.

Как видно из таблицы 15, у японской кеты выше частота встречаемости рыб с минимальными значениями признаков. Так, например, 13 жаберных тычинок отмечено у 12 % российской кеты и у 30 % японской, тогда как 15 жаберных тычинок встречались у 6 % российской и 2 % японской кеты. Средние значения счетных признаков у российской кеты также выше, чем у японской (табл. 16).

Таблица 15

Частоты встречаемости счетных признаков
у российской и японской кеты

Счетные структуры	Жаберные лучи			Жаберные тычинки						Лучи в грудных плавниках			Лучи в брюшн. пл.	
	13	14	15	20	21	22	23	24	25	13	14	15	10	11
Российская кета	0,12	0,82	0,06	0,02	0,05	0,25	0,35	0,29	0,04	0,04	0,84	0,12	0,82	0,18
Японская кета	0,30	0,68	0,02	0,05	0,21	0,31	0,27	0,14	0,02	0,18	0,75	0,07	0,86	0,14

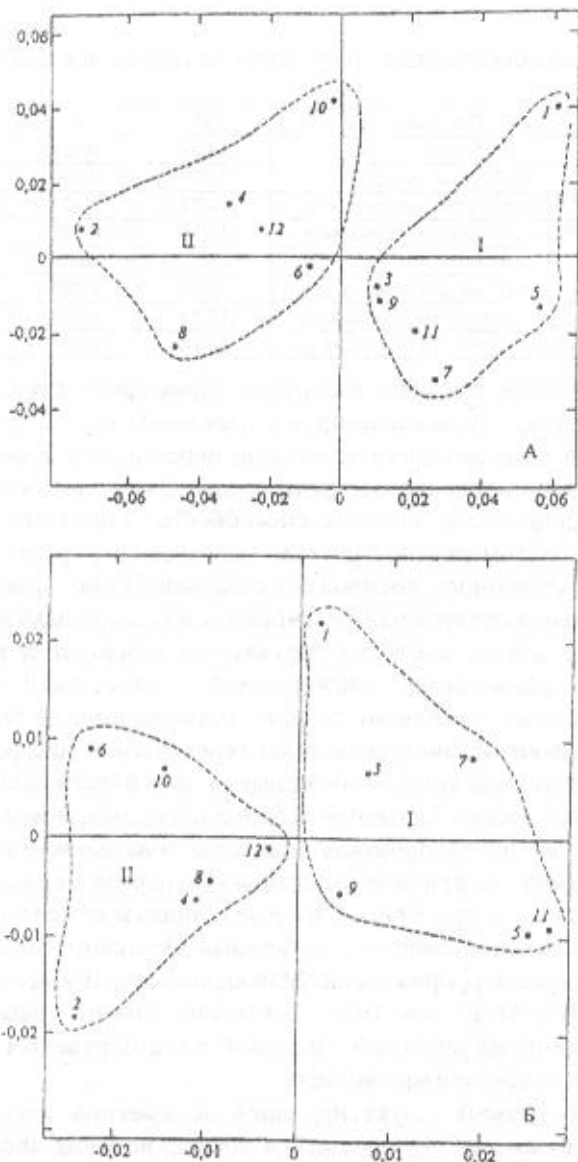


Рис. 23. Распределение выборок российской (I) и японской (II) кеты в пространстве первых двух главных компонент. А - по частотам встречаемости счетных признаков с левой стороны тела, Б - по доле особей с равными значениями счетных признаков на обеих сторонах тела

Таблица 16

Средние значения счетных признаков российской и японской кеты

	Признаки	M	m	Lim
Российская кета (300 экз.)	Жаберные лучи	13,94	0,024	13 - 15
	Жаберные тычинки	22,96	0,060	20 - 25
	Лучи в грудных плавниках	14,08	0,023	13 - 15
	Лучи в брюшных плавниках	10,18	0,022	10 - 11
Японская кета (300 экз.)	Жаберные лучи	13,72	0,028	13 - 15
	Жаберные тычинки	22,30	0,066	20 - 25
	Лучи в грудных плавниках	13,89	0,028	13 - 15
	Лучи в брюшных плавниках	10,14	0,020	10 - 11

Сложная популяционная структура, характерная для кеты из природных водоемов, обусловлена приспособлением к условиям нерестовых бассейнов (определенных притоков, нерестилиц) и обеспечивает оптимальное использование ресурсов среды. Существенным следствием структурированности является способность природных популяций поддерживать оптимальный уровень генетического разнообразия. В процессе искусственного воспроизводства неизбежно происходит непропорциональное изъятие одних генотипов и недоиспользование, либо неравномерное воспроизводство других, что приводит к нарушению оптимальных, эволюционно-сложившихся соотношений внутри- и межпопуляционных компонент генного разнообразия (Алтухов и др., 1996). Так, оценки межпопуляционной генетической дифференциации природных популяций кеты, полученные на внутривнутрирегиональном уровне, оказываются весьма близкими и более высокими, чем этот показатель у искусственно воспроизводимых стад о-ва Хоккайдо; здесь он существенно ниже по причине межзаводских перевозок оплодотворенной икры (Алтухов и др., 1996). Сходные процессы отмечены в некоторых популяциях кеты северного побережья Охотского моря, затронутых рыбоводными мероприятиями (Макоедов и др., 1994а, б; Бачевская, Пустовойт, 1996; Макоедов, 1999). Возможно, низкий уровень генетического разнообразия японской заводской кеты определяет соответствующую фенетическую изменчивость.

Высокий уровень флуктуирующей асимметрии японской кеты может быть связан как с возросшей в последние годы численностью, так и с нарушениями стабильности индивидуального развития в условиях искусственного воспроизводства (Захаров, 1987; Казаков и др., 1989). Показано, что смертность молоди лососей, имеющей врожденные отклонения, в естественных водоемах выше, чем в "тепличных" условиях рыбоводных заводов (Кирпичников, 1987). Например, иссле-

дования уровня флуктуирующей асимметрии в популяциях кеты северного Охотоморья, проводимые с начала 1990-х годов, показали, что так называемые "смешанные" популяции рек Ола, Армань, Яна (состоящие из рыб естественного и заводского происхождения) характеризуются низкими показателями стабильности развития, их значительной вариативностью, наличием более высокой доли рыб с изменениями в развитии внутренних органов и внешними уродствами по сравнению с естественными популяциями (Бойко, 1998).

Таким образом, российская кета естественного происхождения и японская заводская отличаются по внешнему виду, размерно-весовым показателям, структуре чешуи, фенетическим признакам, доле асимметричных рыб. Отмеченные различия отражают особенности жизненного цикла. У японской кеты, воспроизводимой на рыбоводных заводах, исчезла необходимость адаптироваться к условиям конкретных нерестовых водоемов, отбор производителей по форме тела происходит исключительно в морской период жизни. В этом случае рыбе энергетически более выгодно иметь вытянутую, прогонистую форму тела. Кета, размножающаяся в природных условиях, подвергается отбору как в море, так и в пресноводных бассейнах, что накладывает определенный отпечаток на ее морфотип. В частности, увеличение максимальной высоты тела, по мнению Ю.Г. Алеева (1976), необходимо самцам лососей в нерестовый период для увеличения поворотливости. Также при заводском разведении молодь кеты находится в более комфортных условиях, чем в природе. Благодаря искусственному кормлению, она лучше растет в этот период. Более высокая выживаемость заводской молоди приводит к увеличению доли рыб с отклонениями от билатеральной симметрии, которые в естественных условиях имеют низкие шансы на выживание.

5.5. Взаимодействие природных и искусственно воспроизводимых стад кеты

Рассмотрим возможные последствия массового выпуска в море молоди заводской кеты, его влияние на популяции вида, воспроизводящиеся в естественных условиях. В качестве "модельного" примем стадо кеты бассейна Анадырского лимана, не имеющее заводского пополнения. В 40-80-е годы XX в. средний вес анадырской кеты составлял 3,7 кг, вылов в отдельные годы достигал 6,8 тыс. т при среднемноголетнем в 3,5 тыс. т, численность нерестового стада достигала 8,3 млн. производителей. В 1990-е годы средний вес снизился до 3,2 кг, уловы - до 1,08-2,9 (в среднем - 1,7) тыс. т в год, численность нерестового стада

не превышала 3 млн. особей. Как правило, при снижении численности лососей происходит увеличение их веса, связанное с улучшением обеспеченности пищей (Никольский, 1974; Бирман, 1985). Однако в данном случае наблюдается обратный процесс.

По-видимому, происходящее синхронное снижение весовых показателей, плодовитости и численности анадырской кеты на фоне «старения» стада (см. раздел 3.2.3) связано с обострением конкурентных взаимоотношений между природными и заводскими стадами в период совместного нагула в море. Ситуация, аналогичная происходящей с анадырской кетой, описана и для других природных популяций. Например, у кеты о. Итуруп в 1985-1996 гг., по сравнению с 1974-1984 гг., отмечены уменьшение размерно-весовых показателей и абсолютной плодовитости, сокращение численности нерестовой части популяций наряду с увеличением доли старшевозрастных рыб. Высказано предположение, что увеличение доли особей старших возрастов у курильской кеты может быть обусловлено увеличением нагульного периода, необходимого для достижения физиологического состояния, при котором возможен нерест (Каев, 1999).

В настоящий период существенно изменилась география размножения лососей. Если в начале XX в. нерестящаяся на территории Японии кета обеспечивала 3 % азиатского вылова, то сейчас на рыболовных заводах Хоккайдо и Хонсю воспроизводится около 80 % азиатского улова кеты (Кляшторин, 2000). Мировые уловы лососей природного происхождения к 90-м годам снизились, по сравнению с 30-40-ми годами, приблизительно на 250 тыс. т, но примерно на столько же возросли уловы лососей искусственного разведения (главным образом, за счет японской кеты). Таким образом, в районах нагула произошло замещение части «диких» лососей «пастбищными», однако, суммарная промысловая продукция Северной Пацифики осталась на неизменном историческом уровне - около 1 млн. тонн. При этом увеличение численности молоди лососей за счет заводской до уровня, близкого к историческому максимуму, не приводит к повышению смертности лососей, но замедляет их рост в океане, указывая на признаки пищевой конкуренции. Такое же явление известно как феномен «мельчания» горбуши в годы ее особо высокой численности (l. c.).

Тихоокеанские лососи в преднерестовый период ежедневно потребляют зоопланктон в количестве около 6 % от веса собственного тела (Чучукало, 1996). По предварительным оценкам, идущая на нерест японская заводская кета общей биомассой около 250 тыс. т выедает около 15 тыс. т зоопланктона в сутки. Для кеты свойственна высокая

пищевая пластичность: в отличие от других тихоокеанских лососей, она потребляет аппендикулярий, гребневиков, сальп и медуз (Волков и др., 1997; Ueno et al., 1998; Кловач, 2001). Однако многие объекты рациона кеты - крылоногие моллюски, калянусы, гиперииды, эвфаузииды, молдь терпуга, миктофиды и др. - присутствуют в питании не только представителей данного рода, но и других рыб. Таким образом, многочисленная кета заводского происхождения в нагульный период вступает как во внутривидовые, так и межвидовые конкурентные взаимоотношения, внося существенные изменения в трофические связи, нарушая исторически сложившееся экологическое равновесие (Соболевский и др., 1994; Кловач, 2001).

Следует остановиться на товарных качествах кеты заводского происхождения. Как правило, лососевые рыболовные заводы как в России, так и в Японии расположены вблизи морского побережья. Вследствие этого производители подходят к местам выпуска с сильно выраженной брачной окраской, что значительно снижает их товарную ценность. Низкое качество продукции, получаемой из заводской кеты, - вот один из результатов массового наращивания объемов искусственного разведения данного вида. В то же время достаточно велики экономические потери от снижения численности и весовых показателей природных популяций. Падение уловов только одного анадырского стада составляет примерно 2 тыс. т в год. Общее снижение подходов кеты по российскому побережью, обусловленное проводимыми в Японии мероприятиями по искусственному воспроизводству этого вида, вероятно, может достигать нескольких десятков тысяч тонн. Если к этому добавить конкурентные отношения заводской кеты с другими видами рыб, имеющими высокое промысловое значение, то оценка крупномасштабного лососеводства предстает совершенно в ином виде, нежели традиционно существовавшая прежде.

Глава 6

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ

6.1. История освоения

Потребительское рыболовство в Анадырском бассейне существует со времен появления здесь первобытных людей, для которых, наряду с охотой на дикого северного оленя, добыча рыбы была одним из основных источников существования. Безусловно, наибольшее значение за всю историю рыболовства в указанном регионе принадлежало кете как самому массовому виду, образующему многочисленные скопления в период преднерестовой миграции и в районах размножения.

От подходов кеты во многом зависело не только благосостояние, но и само существование коренного населения Анадырского бассейна. В XIX столетии годы с аномально низкой численностью мигрирующей кеты (1867, 1877, 1888 и 1889 гг.) сопровождалась голодом и даже частичной гибелью населения, проживавшего по берегам Анадыря (Анадырский край, 1893; Гондатти, 1897; Сокольников, 1911; Агапов, 1941; Дьячков, 1992; Жихарев, 1992; Куманцов, 1998; Макоедов и др., 1999). В конце XIX-начале XX веков в Марково рыбу заготавливали на зиму преимущественно в вяленом виде (юкалу) ежегодно до 150-200 тыс. шт. (примерно 450-700 т), и зачастую она составляла почти единственное питание коренных жителей. Дети получали юкалу в младенческом возрасте, в дополнение к материнскому молоку. Большое количество кеты шло на прокорм ездовых собак. Кету отлавливали ставными сетями, закидными неводами и мордами с береговым крылом (заездками).

Промышленное рыболовство возникло в 1907 г., когда эксплуатацией рыбных запасов (в основном – кеты) занялись частные предприниматели, и уже в 1910 г. вылов кеты достиг 2 340 т. В начале XX в. сохранялся и потребительский вылов, достигавший, по некоторым оценкам, 960 тыс. шт. кеты в год, т. е. около 2,9 тыс. т (Агапов, 1941).

Следует отметить, что в конце XIX в. рыба не фигурировала в списке продукции, поставляемой с Чукотки. Однако в начале 30-х годов на долю вывозимой рыбопродукции (в стоимостном выражении) приходилось уже около 70 %. В это же время в структуре доходов оседлого населения рыболовство составляло до 50 %, кочевого - до 20 %. Структура местного потребления рыбы к концу 20-х-началу 30-х годов была следующей: чуть более 50 % - для пропитания, около 45 % - на корм собакам и менее 4 % - на продажу. При этом из добытых лососей на продажу уходило значительно больше - до 20 %. Суммарный вылов рыбы, например, в 1926-1927 гг. составил примерно 420 тыс. шт., в том числе лососей - около 83 тыс. шт.

До 1935 г. рыбные промыслы Анадырского бассейна находились в ведении Акционерного камчатского общества (АКО), после чего они перешли в систему Главсевморпути и основным заготовителем рыбы стал Чукотский трест, который в 1937 г. вновь вошел в структуру АКО. В 1932 г. заготовкой кеты для внешнего рынка стал заниматься организованный в том же году Анадырский колхоз; прочие мелкие заготовители (колхозы «Усть-Бельский», «Полярная звезда», «Земля Гека» и др.) потребляли добытую ими рыбу почти полностью (Агапов, 1941).

В 40-е-80-е годы XX в. рыболовство приобретало все более коллективно организованный характер, промысел и переработку осуществ-

вляли бригады пяти совхозов и Анадырского рыбозавода. При этом значительную долю в уловах составляла кета. Основной продукцией, которую давало лососевое хозяйство округа в этот период времени, являлась соленая рыба и соленая икра. Тарировали то и другое преимущественно в бочки. Анадырский рыбозавод при численности работающих 120-150 человек мог перерабатывать до 4 тыс. т рыбы и до 200 т икры в год. Большую часть продукции вывозили морским путем за пределы округа. В последние годы существования рыбозавода на нем была освоена технология охлаждения, вакуумирования, построен цех пресервов, начато производство фасованных полуфабрикатов (Чукотка..., 1995).

В конце 80-х и особенно в начале 90-х гг. XX в. произошли кардинальные изменения механизмов хозяйствования, внедренных и применявшихся в предыдущий период. Изменилась конъюнктура рынка: резко упал спрос на соленую кету, производство подобной продукции стало нерентабельным. Анадырский рыбозавод был признан банкротом, а его производственные мощности проданы с аукциона. После прекращения деятельности рыбозавода основным предприятием, осуществляющим добычу и переработку кеты, стало Закрытое акционерное общество "Чукотская торговая компания". Начиная с 1998 г., основной объем (до 600 т) лососевой рыбопродукции компания выпускает в виде быстро замороженных тушек, имеющих устойчивый спрос на внутрироссийском рынке.

6.2. Динамика численности подходов и прогнозные оценки на перспективу

На протяжении XX в. можно проследить два периода высоких уловов анадырского стада кеты. Во второй половине 30-х – первой половине 40-х годов вылов в среднем составлял 5 211 т, в 80-е годы – 3 673 т в год. При этом в отдельные годы первой половины 40-х годов вылов приближался к 7 тыс. т, а в конце 80-х достигал 5 тыс. т (табл. 17). Тем не менее, в отдельные годы даже при высоких уловах происходило переполнение нерестилищ, так как подходы были очень многочисленными, а перерабатывающих мощностей оказывалось недостаточно (Коротаев и др., 1999; Коротаев, 2002).

В 50-70-е гг. произошло резкое снижение уловов анадырской кеты: среднегодовой вылов упал до 1 720 т, исторический минимум (примерно за 100 лет) отмечен в 1950 г., когда вылов составил всего 70 т (табл. 17). В указанный период снижение численности тихоокеанских лососей было характерно для всего Дальневосточного региона. По мне-

нию В.Я. Леванидова (1969), это было связано с развитием мощного океанического промысла морских рыб, циклоническим ухудшением климатических условий, а также усиленным морским японским промыслом лососей. Очередное снижение уловов анадырской кеты произошло в 90-х годах (в среднем – 1 699 т в год). Судя по данным рыбопромысловой статистики, в среднемноголетнем плане стадо анадырской кеты не способно долго выдерживать промысловое изъятие свыше 2,5 тыс. т (Коротаев и др., 1999; Коротаев, 2002). Однако такая оценка ориентирована лишь на учтенный вылов. Расчеты показывают, что, по крайней мере в течение последних шести лет, неучтенный вылов сопоставим с учтенным.

Таблица 17

Вылов кеты в бассейне Анадырского лимана, т

Год	Вылов	Год	Вылов	Год	Вылов	Год	Вылов
1910	2 340	1941	6 695	1961	780	1981	3 708
1911	2 630	1942	2 029	1962	1 515	1982	3 946
1912	1 240	1943	6 728	1963	1 675	1983	4 354
1913	430	1944	6 855	1964	2 040	1984	4 257
1914	430	1945	4 664	1965	1 580	1985	3 032
1920	244	1946	2 524	1966	1 940	1986	3 262
1922	682	1947	1 680	1967	2 450	1987	4 804
1926	238	1948	4 540	1968	1 080	1988	5 000
1927	1 810	1949	915	1969	2 465	1989	3 033
1930	1 910	1950	70	1970	3 064	1990	1 338
1931	2 020	1951	2 115	1971	2 950	1991	1 635
1932	1 950	1952	930	1972	2 425	1992	1 706
1933	2 090	1953	715	1973	1 420	1993	2 903
1934	3 170	1954	745	1974	1 996	1994	2 214
1935	2 530	1955	1 045	1975	3 238	1995	1 810
1936	4 090	1956	840	1976	1 105	1996	1 220
1937	4 220	1957	735	1977	2 192	1997	1 080
1938	5 160	1958	824	1978	2 610	1998	1 732
1939	6 920	1959	825	1979	3 023	1999	1 258
1940	4 750	1960	1 015	1980	2 259	2000	1 434

Лов кеты в Анадырском лимане традиционно проводят ставными неводами, расположенными в непосредственной близости от г. Анадырь и рыбообрабатывающей базы. Интенсивность промысла (количество выставляемых орудий лова) в бассейне Анадырского лимана за период с 1967 по 2000 гг. была наиболее высокой в 80-е годы - от 10 до 19

ставных и закидных неводов (в среднем 14,6) (рис. 24). В 1994-1998 гг. промысел кеты вели с использованием 6-7 ставных неводов, в 1999 и 2000 гг. - четырех. По результатам контрольного лова, проводимого в последние годы, вылов за период путины на один невод колеблется от 30 до 300 т и составляет в среднем около 150 т (0,04 млн. экз).

Применение инструментальных методов учета численности лососей позволило выяснить распределение производителей в акватории лимана в период анадромной миграции. Было определено, что вся кета проходит на расстоянии от берега не далее 120 м и около 80 % рыб - на участке от 5 до 60 м (Путивкин, 1999). В связи с этим колебания величины улова на усилие (средний вылов на один ставной невод в сутки), в целом, довольно точно отражают изменение численности нерестового стада (рис. 25). Данная зависимость была использована в 1995-2000 гг. для учета зашедшей на нерест анадырской кеты (Коротаев, 1997а).

Согласно проведенному учету прошедших на нерест производителей кеты было установлено, что за период 1995-2000 гг. численность рыб, достигших нерестилищ, составила: в 1995 г. - 1,8 млн., в 1996 - 1,6 млн., в 1997 г. - 1 млн., в 1998 г. - 2,2 млн., в 1999 - 1,8 млн. и в 2000 г. - 1,1 млн. особей. При этом в 1998 г. было отмечено незначительное переполнение нерестилищ, проявившееся в перекапывании кетой нерестовых бугров на некоторых участках. В 1995 и 1999 г. плотность кеты на нерестилищах была близка к оптимальной, а в 1996, 1997 и 2000 гг. отмечен дефицит производителей. Таким образом, для заполнения нерестилищ в оптимальном режиме, вероятно, необходимо около 2 млн. особей кеты. Объем пропуска последних должен ежегодно корректироваться в зависимости от гидрологических условий в районах нерестилищ.

Многолетние колебания биомассы тихоокеанских лососей связаны с воздействием глобальных климатических факторов (Бирман, 1966, 1973; Коновалов, 1985; Чигиринский, 1993; Кляшторин, 1996). Так, по данным Л.Б. Кляшторина (1996), в середине-конце 90-х годов XX в. у тихоокеанских лососей и некоторых других важных промысловых видов - сардины иваси, калифорнийской сардины и минтая - началось снижение численности, связанное с завершением очередного глобального цикла потепления. В целом, крупномасштабные флуктуации объема нерестового стада анадырской кеты коррелируют с ходом сглаженных долгопериодных изменений температурной аномалии (рис. 26), как это показано для ряда других стад тихоокеанских лососей (l. c.). На ближайшее десятилетие вылов анадырской кеты может быть аппроксимирован трендом ее уловов в 40-50-е годы. Вероятно, на период до



Рис. 24. Интенсивность промысла кеты в Анадырском лимане

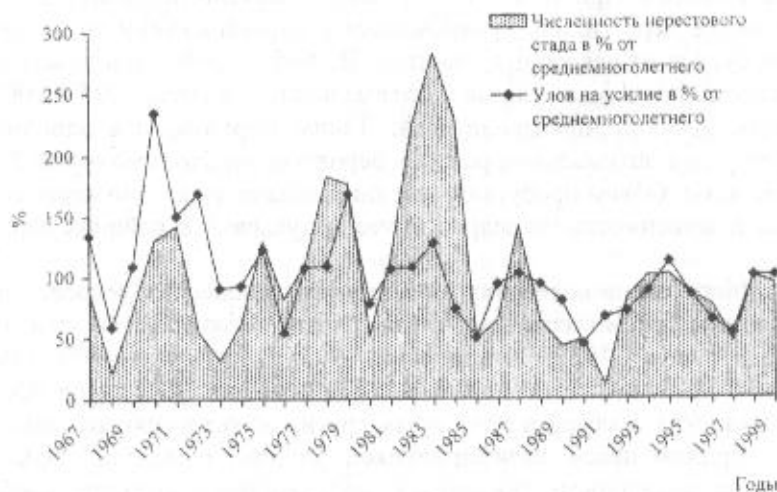


Рис. 25. Улов на усилие и численность нерестового стада анадырской кеты

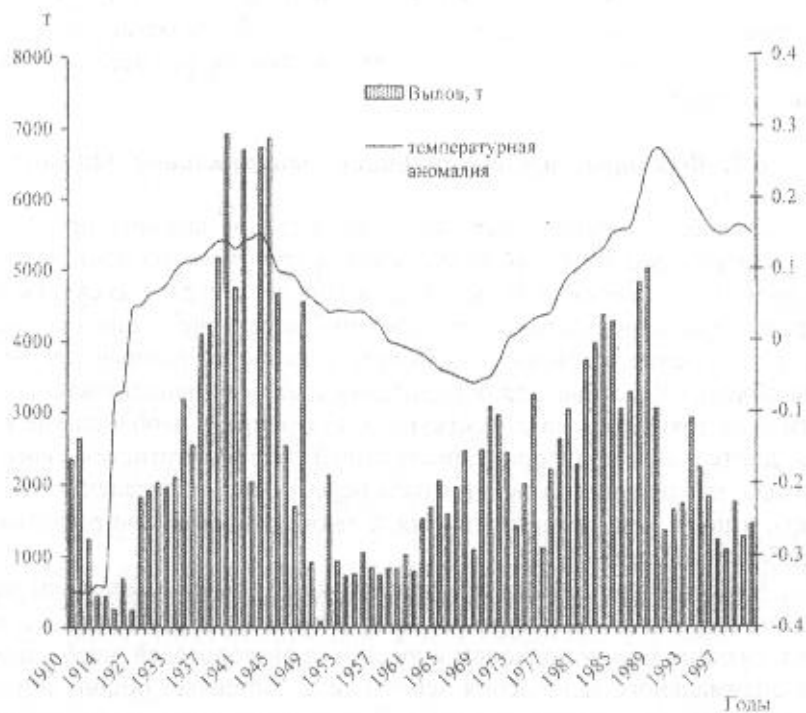


Рис. 26. Температурная аномалия (по: Кляшторин, 1996) и вылов кеты в Анадырском лимане в 1910-2000 гг.

2005 г. подходы будут находиться на уровне около 70 % от среднеголетних. При существующем положении в рыбном хозяйстве Чукотки возможные объемы регламентируемого вылова, скорее всего, сохранятся в интервале 1-1,5 тыс. т.

6.3. Факторы, препятствующие рациональной организации промысла

Главные причины, сдерживающие развитие рыбного промысла в Анадырском бассейне – экономические, а состояние экономики Чукотки во многом зависит от общего положения дел в стране. В связи с этим перспективы использования ресурсов рыб в регионе остаются неясными. Исключение составляет лишь кета – наиболее важный промысловый объект в бассейне, для определения стратегии использования которого в настоящее время существуют достаточные и необходимые условия: длительный мониторинг, постоянный сбор биостатистического материала, наблюдения за заполнением нерестилищ, определение численности и норм допустимого изъятия, а также относительно развитая перерабатывающая база.

Численность подхода анадырской кеты обычно выше, чем необходимо для заполнения нерестилищ в оптимальном режиме (1,8-2 млн. экз.). Разница между подходом и числом производителей, необходимых для оптимального заполнения нерестилищ, составляет общий допустимый улов (ОДУ) анадырской кеты. В ходе проведения промышленного лова изымается излишняя часть нерестового стада, что позволяет избежать переполнения нерестилищ.

Между тем, рациональная организация промысла не ограничивается изъятием излишков рыбы. По мнению ряда авторов (Алтухов, 1974, 1983, 1989; Коновалов, 1980; Алтухов и др., 1997), неравномерное распределение промысловой нагрузки на отдельные внутривидовые группировки приводит к деградации популяционной структуры и, как следствие, - к трудно обратимому снижению численности. Особенно это касается видов с жестким хомингом, таких как нерка. Неравномерное распределение промысловой нагрузки в процессе нерестового хода может привести к полной элиминации отдельных субпопуляций, мигрирующих в разные его периоды.

Таким образом, под оптимизацией промысла стада анадырской кеты можно понимать:

1) пропуск на нерестилища необходимого для их заполнения количества производителей;

2) равномерное распределение промысловой нагрузки на структурные компоненты стада с целью сохранения на необходимом уровне численности отдельных внутривидовых группировок.

Прогнозирование численности нерестового стада, проводимое до 1995 г. Магаданским отделением ТИНРО и в последующие годы Чукотским отделением ТИНРО-центра на основе корреляционного анализа гидрологических условий и биологических параметров стада позволяет оценивать ОДУ анадырской кеты с двухлетней заблаговременностью. Ошибка прогноза по данным ЧукотТИНРО не превышает 10 %. Учет численности кеты в Анадырском лимане с помощью контрольных ставных неводов позволяет пропускать на нерест необходимое число производителей. Таким образом, вопрос о величине промыслового изъятия в настоящее время можно считать принципиально решенным.

Вопрос о целесообразности равномерного распределения промысловой нагрузки на отдельные внутривидовые группировки до сих пор дискусионен. По мнению некоторых авторов (Larkin, 1972; Мина, 1986), в условиях реального промысла невозможно обеспечить равномерное изъятие производителей из отдельных популяционных компонентов, и, кроме того, нельзя утверждать, что любые изменения популяционной структуры приводят к негативным последствиям.

М.В. Мина (1986) ставит вопрос: «имеет ли смысл добиваться в условиях действия промысла сохранения популяционной структуры генетического состава, характерных для данного стада в естественных условиях в отсутствие промысла?» Интенсивный промысел анадырской кеты ведется с начала XX века, неоднократно имели место случаи перелома, а также исчезновения нерестилищ вследствие хозяйственной деятельности человека, поэтому вполне очевидно, что «естественная» популяционная дифференциация, характерная для этого стада до начала промышленной эксплуатации, в настоящее время не сохранилась. Орудия, районы и условия лова анадырской кеты на протяжении последних 50 лет были более или менее стабильны, в связи с чем можно предположить, что стадо анадырской кеты адаптировалось к воздействию промысла. Восстановление на современном этапе «естественной» популяционной организации кеты, какой она была до начала промышленного освоения, невозможно.

Минимальной единицей промысла, прогнозирования и охраны при современном уровне регулирования рыболовства является популяция. Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что стадо анадырской кеты, являющееся в настоящее время элементарной единицей запаса, промысла и прогнозирования, имеет

сложную внутриволюляционную дифференциацию. При этом отдельные группировки (популяции, субпопуляции) этого стада размножаются в водоемах, удаленных друг от друга на сотни километров. Возникает вопрос: есть ли необходимость (и реальная возможность в настоящее время) при организации промысла анадырской кеты учитывать особенности ее внутриволюляционной организации?

В Анадырском лимане в районе г. Анадырь, где в настоящее время сосредоточен промысел анадырской кеты, в уловах присутствует рыба из рек Канчалан, Великая и непосредственно р. Анадырь. При заходе в лиман кета образует временные совокупности производителей, которые при продвижении вверх по бассейну распадаются на в той или иной степени изолированные группировки, приуроченные к конкретным нерестовым водоемам. При этом рыбы из рек Великая и Канчалан достаточно диффузно рассеяны в общей массе производителей из р. Анадырь. Следовательно, можно предположить, что кета из всех этих рек облавливается в Анадырском лимане пропорционально их численности. В связи с этим, нет достаточно обоснованной необходимости переносить промысел из лимана в устья рек (Черешнев и др., 2001). Кроме того, промысел ведут в районе, где сосредоточены все рыбодобывающие и перерабатывающие мощности, холодильные установки, единственные в Анадырском бассейне морской порт и аэропорт, позволяющие осуществлять транспортировку полученной продукции. Перенести промысел в среднее течение рек, где отсутствуют необходимые перерабатывающие мощности и транспортная схема, в настоящее время также невозможно.

Другой вопрос заключается в распределении промысловой нагрузки в различные периоды нерестового хода анадырской кеты в лимане. Практика организации промысла показывает, что в 80-90-е годы ежегодно начало путины, как правило, задерживали на 10-15 дней после начала нерестового хода кеты, при этом в начале хода работали 1-2 ставных невода. Максимальная промысловая нагрузка приходится на середину нерестового хода (25 июля - 5 августа), когда вылавливают около 70-80 % всего ОДУ анадырской кеты. В этот период число работающих неводов максимально – от 5 до 7, а в отдельные годы, по данным Чукотской окружной инспекции рыбоохраны, достигало 18. В конце нерестового хода (после 15 августа), когда большая часть выделенных лимитов уже освоена, интенсивность промысла резко падает. В итоге максимальная нагрузка промысла в лимане ежегодно

приходилось на марковскую группировку кеты, самую многочисленную в Анадырском бассейне.

Попытки “срезать пики” объяснялись желанием поднять среднегодовой объем добычи до 5 тыс. т за счет вылова рыб из наиболее многочисленной нерестовой группировки Марковской котловины и дать возможность производителям из периферийных нерестовых группировок свободно отнереститься и в дальнейшем поднять свою численность (Черешнев и др., 2001). В конечном итоге это привело к значительной деградации репродуктивного центра анадырской кеты в конце 90-х годов. Практически ежегодно происходило переполнение ограниченных по площади нерестилищ в горной части р. Анадырь, тогда как в районе от с. Марково до сопки Опаленной отмечали устойчивое сокращение численности нерестящихся рыб.

Ежегодное позднее открытие промысла в Анадырском лимане приводит к тому, что первые косяки кеты, состоящие большей частью из крупных старшевозрастных самцов (так называемых “гонцов”) проходят в верховья реки, не испытав воздействия промысла. В период массового хода, в конце июля - начале августа, когда промысловое изъятие, пропорционально численности проходящих на нерест лососей, должно быть повышенным, ограниченные возможности береговых перерабатывающих мощностей не позволяют вести лов в оптимальном режиме. Напротив, слишком значительная промысловая нагрузка ложится на группировки рыб, завершающие миграцию и состоящие преимущественно из самок и младшевозрастных рыб. Результатом такого избирательного воздействия промысла оказывается регулярное переполнение одних нерестилищ при недостаточном заполнении других, численное преобладание самцов в районах нереста и, как следствие, стойкое сокращение численности отдельных субпопуляций.

Таким образом, селективное воздействие берегового промысла, когда преимущественно облавливается рыба, начиная со второй половины нерестового хода, приводит к дестабилизации популяционной структуры анадырской кеты и отрицательно влияет на воспроизводство стада. Не исключено, что неравномерное изъятие промыслом производителей явилось одним из факторов уменьшения численности анадырской кеты. Промысел в Анадырском лимане необходимо начинать с 10 июля при соблюдении равномерного распределения промысловой нагрузки в течение всего периода анадромной миграции кеты и мониторинге производителей в Анадырском лимане и в р. Анадырь.

В последние годы, когда практически прекратили промысел морзверя на Чукотке, существенная доля изъятия анадырской кеты приходится на морских млекопитающих. В Анадырском лимане весьма высока численность мелких ластоногих и белухи, основной пищей которых в летний период служат тихоокеанские лососи. Опубликованных сведений по численности ларги и белухи в настоящее время нет. Однако, по устному сообщению морского териолога Г.П. Смирнова, в Анадырском лимане в летнее время насчитывается до 3 тыс. голов белухи и 7-10 тыс. - ларги. Биомассу выедаемых ими лососей, в основном анадырской кеты, в настоящее время оценить трудно, но, по приблизительным подсчетам, она может превышать величину учтенного вылова. Таким образом, высокая численность хищников, питающихся лососями на заключительных этапах анадромной миграции последних в море и нижнем течении рек, также является фактором, лимитирующим численность анадырской кеты. Следует отметить, что в 1999-2000 гг. было учтено некоторое снижение численности морских млекопитающих в Анадырском лимане. Соответственно, снизилось и количество отмеченных на телах производителей свежих ранений, нанесенных морзверем: с 20 % в 1998 г. до 4 % в 2000 г.

Следует отметить также, что негативное влияние на состояние рыбных запасов оказывает и непродуманная хозяйственная деятельность. Так, например, увеличение лесозаготовок в бассейне р. Анадырь привело к неблагоприятным гидрологическим изменениям, поставило под угрозу уничтожения ряд нерестовых протоков, обеспечивающих основной промысловый возврат анадырской кеты. Площадь таких нерестилиц сократилась более, чем в 2,5 раза. В результате кета вынуждена нереститься на русловой части, что приводит к скату физиологически незрелой молодежи весной, так как нерестовые бугры в этом случае раньше, чем в протоках, размываются паводком (Штундюк, 1984).

Попытки развития в Анадырском бассейне растениеводства также имели негативные последствия. Так, в 1983-1984 гг. при осушении термокарстовых озер в р. Канчалан был осуществлен залповый сброс около 300 тыс. т грунта в местах нагула молодежи ценных промысловых видов рыб (Штундюк, 1988). Возможно, именно этот сброс явился одной из причин последовавшего затем резкого снижения численности кеты, размножающейся в бассейне упомянутой реки. Предполагавшееся ранее развитие овощеводства в районе Марковской котловины, требующее вырубки пойменных лесов, способно привести к заилению нерестилиц анадырской кеты, так как паводковые воды почти полностью заливают сельхозугодья.

6.4. Рекомендации по оптимизации промысла

В целях оптимизации промысла анадырской кеты могут быть предложены следующие меры сохранения объемов ее регламентированного вылова на уровне 2 тыс. т на ближайшие 5 лет:

1) открытие промысла в Анадырском лимане с 10 июля при соблюдении равномерного распределения промысловой нагрузки (пропорционально численности мигрирующей кеты) в течение всего нерестового хода и мониторинге производителей в Анадырском лимане и в р. Анадырь;

2) для освоения ежегодно выделяемых объемов изъятия кеты в рамках промышленного лова вполне достаточно 5-6 ставных неводов, расположенных на разных сторонах Анадырского лимана;

3) организация мероприятий по снижению пресса со стороны морских млекопитающих. Для этого необходимо осваивать выделяемые ежегодно лимиты на добычу белухи (500 голов) и ларги (несколько тысяч голов) преимущественно в приустьевых участках нерестовых рек;

4) наведение порядка при организации лова коренным населением и на лицензионных участках, снижение (устранение) пресса браконьерского лова;

5) введение двух-трех «проходных» дней в неделю, когда промысел прекращается;

6) устранение регулярно проявляющихся однотипных сбоев в процессе подготовки и проведения путины. Структуры, которым выделяют лимиты на вылов, непременно должны иметь в своем распоряжении мощности по переработке добытой рыбы. Все иные варианты неизбежно сопровождаются потерей темпа при добыче и переработке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На выживаемость икры и формирование численности анадырского стада кеты существенно влияют высота зимнего расхода воды, количество осадков, продолжительность спада паводковых вод, колебания уровня воды в летний период и др. факторы. В районе Марковской котловины, где воспроизводится большая часть кеты р. Анадырь, вследствие меандрирования русла реки ежегодно происходит смещение границ нерестовых участков, что приводит к значительным флуктуациям численности стада в целом.

По сравнению с 60-70-ми годами, в 90-е годы XX в. понизились средние размерно-весовые показатели (на 15 %) и абсолютная плодовитость (на 20 %) производителей анадьрской кеты на фоне происходящего «старения» стада (увеличения доли рыб возраста 4+ и 5+).

В годы низкой численности анадьрской кеты дифференциация совокупностей производителей, отловленных на входе в пресноводный бассейн, проявилась намного резче, чем при численности, близкой к среднемуголетнему уровню. Хорошо выраженную по комплексу дискретных внешнеморфологических признаков гетерогенность совокупностей рыб в процессе нерестового хода в приустьевом участке можно рассматривать в качестве индикатора последующего дефицита производителей на нерестилищах рек бассейна Анадьрского лимана.

Речная зона на чешуе может выступать в качестве маркера группировок, воспроизводящихся на участках, расположенных на разном удалении от устья и имеющих различный гидрологический режим. Речная зона характерна для рыб, скатившихся с верховий р. Анадьрь и его притоков, т.е. преимущественно с нерестилищ со стабильным подземным водоснабжением.

Схему популяционной организации анадьрской кеты в общем виде можно представить следующим образом. Все производители, заходящие на нерест в реки Анадьрского лимана, образуют стадо анадьрской кеты, которое подразделяется на популяции рек Анадьря, Великой и Канчалана. Популяция кеты р. Анадьрь представлена двумя экологическими формами, приуроченными к разным типам нерестилищ. Производители, нерестящиеся на выходах грунтовых вод, на ограниченной, но стабильной из года в год площади нерестилищ, образуют субпопуляции притоков верхнего течения Анадьря. Кета, нерестящаяся в притоках нижнего и среднего течения, также образует соответствующие группировки субпопуляционного ранга.

Группировка (субпопуляция) кеты р. Анадьрь, нерестящаяся в районе от с. Марково до сопки Опаленной на участках меандрирующего русла, занимает особое положение. Благодаря разнообразию типов нерестилищ, здесь присутствуют обе экологические формы кеты, а изоляционные барьеры между ними выражены слабо.

Исследование генетической гетерогенности анадьрской кеты не подтвердило высказанное ранее мнение о низком уровне ее внутривидовой дифференциации (Штундюк, 1983а; Викторковский и др., 1986, 1989). При сравнении различного числа выборок кеты из рек

Камчатки и Анадырского бассейна отчетливо проявилась обособленность по генным маркерам нерестовых совокупностей производителей анадырской кеты из Канчалана, Белой, Майна, Анадыря (район с. Марково), Еропола.

В Беринговом море в летний период доля кеты искусственного происхождения, выпускаемой с японских рыбоводных заводов, составляет около 60 %. Российская кета естественного происхождения и японская заводская отличаются по внешнему виду, размерно-весовым показателям, структуре чешуи, фенетическим признакам, доле рыб с отклонениями от билатеральной симметрии, уровню генетического разнообразия.

В связи с тем, что нагульные ареалы кеты Анадырского бассейна и стад японского происхождения существенно перекрываются, значительно возросшая численность последней создала дефицит кормовых ресурсов и явилась одной из причин наблюдаемой перестройки возрастного и размерного состава стада анадырской кеты, а также сокращения ее численности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аганов И.Д. Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана // Рыбы и рыбный промысел в низовьях рек Енисея, в реке Хатанге и в Анадырском лимане. Тр. НИИ полярн. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Серия «Промысловое хоз-во». Л.; М.: Главсевморпуть. 1941. Вып. 16. С. 73-113.

Алеев Ю.Г. Нектон. Киев: Наукова думка. 1976. 391 с.

Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1974. 245 с.

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука. 1983. 279 с.

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука. 1989. 328 с.

Алтухов Ю.П., Корочкин Л.И., Рычков Ю.Г. Наследственное биохимическое разнообразие в процессах эволюции и индивидуального развития // Генетика. 1996. Т. 32. №11. С. 1450-1473.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 1997. 288 с.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Рябова Г.Д., Куликова Н.И. Генетическая дифференциация популяций кеты и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий // Биология моря. 1980. №3. С. 23-28.

Анадырский край. Рукопись жителя села Маркова г. Дьячкова с предисловием Ф.Ф. Буссе // Записки общ-ва изуч. Амурск. края. Владивосток. 1893. Т. 11. С. I-XXVIII, 1-158.

Андреев В.Л., Никулин О.А. О различении внутривидовых группировок анадырской кеты на основе анализа рисунка чешуи // Динамика вязкой жидкости. Изменения параметров состояния сложных систем. Владивосток. 1977. С. 64-77.

Бачевская Л.Т. Генетические различия локальных стад кеты некоторых рек охотоморского побережья // Биологические проблемы Севера. Магадан. 1983. Вып. 2. С. 143-144.

Бачевская Л.Т. Межпопуляционные различия и внутривидовая дифференциация кеты севера Охотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Магадан. 1990. 145 с.

Бачевская Л.Т. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. 1992. С. 42-52.

Бачевская Л.Т., Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций кеты *Oncorhynchus keta* из рек северного побережья Охотского моря и его изменения в условиях естественного и искусственного воспроизводства // *Вопр. ихтиологии*. 1996. Т. 36. №5. С. 660-666.

Берг Л.С. О нахождении представителя рода *Oncorhynchus* в реке Лене // *Матер. Комисс. по изуч. Якут. АССР*. Л.: Изд-во АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1-4.

Берг Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб // *Изв. АН СССР*. Мат.-естеств. отд-ние. 1934. №5. С. 711-732.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1948. Ч. 1. 467 с.

Берг Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб // *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1953. С. 242-260.

Биологическая характеристика, динамика численности и состояние запасов тихоокеанских лососей Чукотки в 2000 году. Отчет по теме НИР. Анадырь. 2000. Архив ЧукотТИНРО. №69. 164 с.

Бирман И.Б. Влияние климатических факторов на динамику численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) // *Вопр. ихтиологии*. 1966. Т. 6. Вып. 2. С. 208-221.

Бирман И.Б. Некоторые особенности линейного роста и структуры чешуи тихоокеанских лососей // *Изв. ТИНРО*. 1968. Т. 64. С. 15-34.

Бирман И.Б. Гелиогидробиологические связи как основа для долгосрочного прогнозирования запасов промысловых рыб (на примере лососей и сельди) // *Вопр. ихтиологии*. 1973. Т. 13. Вып. 1. С. 23-37.

Бирман И.Б. Морские миграции и происхождение сезонных рас проходных лососей (*Salmonidae*) // *Вопр. ихтиологии*. 1981. Т. 21. Вып. 1. С. 37-48.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 1985. 207 с.

Богатов В.В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 1994. 210 с.

Бойко И.А. Оценка состояния искусственных и естественных популяций кеты водоемов Магаданской области по результатам фенетических исследований // *Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения*. Тез. докл. регион. науч. конф. Магадан: Северовостокзолото. 1998. Т. 1. С. 111-112.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы

рационального использования ее запасов // Биология моря. 1986. №2. С. 51-59.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. С. 66-74.

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Чучукало В.И. Региональные особенности питания азиатских лососей в летний период // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 324-341.

Волобуев В.В. О внутривидовой дифференциации кеты р. Тауй (Североохотоморское побережье) // Биологические проблемы Севера. Магадан. 1983. Ч. 2. С. 155-156.

Волобуев В.В. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне реки Тауй (Североохотоморское побережье) // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 6. С. 953-963.

Волобуев В.В., Никулин О.А. Материалы к биологии анадырской кеты // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 219-229.

Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Ред. В.Л. Контримавичус, А.С. Новиков. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1975. 406 с.

Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 5-66.

Гондатти Н. Сведения о поселениях по Анадырю // Записки Приамурского отдела Императорского Русск. географ. общ-ва. Хабаровск. 1897. Т. 3. Вып. 1. С. 71-110.

Горшков С.А. Сравнительно-морфологическое описание кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) различных локальных стад // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 29. Вып. 2. С. 209-222.

Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат. 1985. 428 с.

Грачева М.Н. Рыбохозяйственные исследования в водоемах Магаданской области // Изв. ТИНРО. 1965. Т. 59. С. 3-13.

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

Дьячков А.Е. Анадырский край. Рукопись жителя села Марково. Магадан: Магаданское книжное изд-во. 1992. С. 161-267.

Евзеров А.В. Нерестовый фонд охотоморской и анадырской кеты // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. 1983. С. 103-113.

Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А., Рябова Г.Д. и др. Геноеография тихоокеанских лососей Северо-Востока СССР // Биологические проблемы Севера. Магадан: ДВНЦ АН СССР. 1983. Ч. 2. С. 173-174.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. 1982. С. 38-44.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука. 1991. 271 с.

Жихарев Н.А. Повесть об Афанасии Дьячкове. Магадан: Магаданское книжное изд-во. 1992. С. 5-159.

Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука. 1987. 216 с.

Иванков В.Н. Новые представления о возрастной структуре популяций тихоокеанских лососей // Рациональное использование ресурсов Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. 1991. С. 99-100.

Иванков В.Н., Марченко С.Л., Ефанова Н.В. и др. Возраст полового созревания и особенности структуры чешуи кеты в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 177-187.

Кагановский А.Г. Промысловые рыбы реки Анадыря и Анадырского лимана // Вести ДВФ АН СССР. 1933. №1-3. С. 137-139.

Каев А.М. Возраст и рост кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) о-ва Итуруп // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып. 6. С. 1023-1029.

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

Казаков Р.В., Ляшенко А.Н., Титов С.Ф. Использование показателей флуктуирующей асимметрии для контроля за эколого-генетическим состоянием популяций атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *S. trutta* L. // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука. 1989. С. 169-178.

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

Карпенко В.И., Кисляков В.П. Определение молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 2. С. 503-507.

Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. М.: Наука. 1987. 518 с.

Кловач Н.В. Пространственно-временная динамика встречаемости кеты, *Oncorhynchus keta* (*Salmoniformes, Salmonidae*), с размягченными мышцами и факторы, определяющие их размягчение // Зоологический журнал. 2001. Т. 80. №6. С. 703-709.

Кловач Н.В., Ржанникова Л.А., Городовская С.Б. Биологическая характеристика кеты *Oncorhynchus keta* в период летнего нагула в море // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. Вып. 5. С. 622-630.

Кляшторин Л.Б. Климат и перспективы рыболовства в тихоокеанском регионе // Рыб. хоз-во. 1996. №4. С. 37-42.

Кляшторин Л.Б. Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыб. хоз-во. 2000. №4. С. 32-34.

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

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

Коновалов С.М. Лососи в северной части Тихого океана // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. 1986. С. 118-135.

Коротаяев Ю.А. Сравнение методов оценки численности нерестовых стад тихоокеанских лососей на примере анадырской кеты // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО. 1997а. С. 43.

Коротаяев Ю.А. Влияние гидрологических условий на воспроизводство анадырской кеты // М.: ВНИРО. 1997б. С. 157.

Коротаяев Ю.А. Популяционная биология и промысловое значение анадырской кеты: Дис. ... канд. биол. наук. Москва. 2002. 130 с.

Коротаяев Ю.А., Коротаяева О.Б. О темпоральной гетерогенности анадырской кеты при разном уровне численности // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. Тез. докл. конфер. молодых ученых. Владивосток: ТИНРО-центр. 1999. С. 50-52.

Коротаяев Ю.А., Харитонов А.В. Дифференциация стад кеты в западной части Берингова моря (по данным дрейфтерной съемки в 1997 г.) // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения. Тез. докл. регион. науч. конф. Магадан: Северовостокзолото. 1998. Т. 1. С. 95-96.

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

Куликова Н.И. Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 2. С. 211-225.

Куликова Н.И. Внутривидовая изменчивость остеологических признаков кеты *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 87. С. 163-169.

Куманцов М.И. Из истории развития рыболовства на Чукотке (конец XIX в. - 30-е годы XX в.) // Чукотка: природа и человек. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 1998. С. 65-75.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. 1969. Т. 67. 241 с.

Леванидов В.Я. Экологические параллели внутри рода *Oncorhynchus* // Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР. 1976. С. 69-73.

Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 3-21.

Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука. 1972. 548 с.

Макаров В.В. Остеологические различия кеты некоторых рек материкового побережья Охотского моря и р. Анадырь / Тез. докл. научн.-практ. конф. Секция 6. Продовольственный комплекс. Магадан. 1984. С. 61-62.

Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевидных рыб Сибири и Дальнего Востока: сравнительный аспект. М.: УМК «Психология». 1999. 291 с.

Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т. Генетические и фенетические особенности кеты разного времени нерестового хода // Биология моря. 1992. №3-4. С. 62-68.

Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т., Рогатных А.Ю. Искусственное воспроизводство и состояние популяций кеты рек северного побережья Охотского моря // Вестник ДВО РАН. 1994а. №3. С. 64-73.

Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т., Рогатных А.Ю. и др. Влияние рыбободных мероприятий на состояние популяций кеты рек северного побережья Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе. СПб.: ГосНИОРХ. 1994б. С. 243-256.

Макоедов А.Н., Ермоленко Л.Н., Бачевская Л.Т., Овчинников К.А. Генетическая изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum), размножающейся в реках охотоморского побережья Камчатки // Генетика. 1995. Т. 31. №11. С. 1552-1556.

Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б. Особенности темпоральной дифференциации кеты *Oncorhynchus keta* при разном уровне численности в бассейне Анадырского лимана // Биология моря. 2001. Т. 27. №4. С. 279-285.

Макоедов А.Н., Куманцов М.И., Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б. Промысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки. М.: УМК «Психология». 2000. 208 с.

Макоедов А.Н., Мясников В.Г., Куманцов М.И. и др. Биоресурсы внутренних водоемов Чукотки и прилегающих вод Берингова моря. М.: Экономика и информатика. 1999. 219 с.

Макоедов А.Н., Овчинников К.А. Внутрипопуляционная дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Хайрюзова (охотоморское побережье Камчатки) // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. 1992. С. 53-71.

Мина М.В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука. 1986. 208 с.

Николаева Е.Т., Овчинников К.А. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 3. С. 493-497.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1974. 447 с.

Овчинников К.А., Макоедов А.Н. Особенности сезонных группировок кеты северо-западного побережья Камчатки // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. СПб.: ГосНИОРХ. 1994. С. 142-144.

Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Афанасьев К.И. Генетическая структура популяций кеты Приморья // Генетика. 1992. Т. 28. №5. С. 102-113.

Остроумов А.Г. К гидрохимической характеристике рек Анадырь и Лахтина // Изв. ТИНРО. 1967а. Т. 57. С. 67-87.

Остроумов А.Г. Некоторые материалы по биологии кеты р. Анадырь // Изв. ТИНРО. 1967б. Т. 57. С. 80-88.

Отчет о работе экспедиции на реке Анадырь в 1962 году. Магадан. Архив «Охотскрыбвода». 1962. Инв. № а 191. 70 с.

Отчет по рыбохозяйственному обследованию водоемов нижнего течения р. Анадыря. Магадан. Архив «Охотскрыбвода». 1976. 111 с.

Паренский В.А. Этология нереста нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). Владивосток: Дальнаука. 1992. 113 с.

Постников В.М. О сырьевых ресурсах Чукотки // Изв. ТИНРО. 1965. Т. 59. С. 227-245.

Пустовойт С.П. Генетический мониторинг популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta* и нерки *O. nerka* реки Пахача // *Вопр. ихтиологии*. 1994. Т. 34. №3. С. 366-373.

Пустовойт С.П. Анализ структуры генетического разнообразия популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) рек Анадырь, Камчатка и Амур // *Генетика*. 1998. Т. 34. № 2. С. 278-284.

Путивкин С.В. Гидрологический режим нерестилищ анадырской кеты и ее возрастная структура // *Биологические проблемы Севера*. Тез. докл. Якутск. 1986. С. 53-54.

Путивкин С.В. К экологии размножения анадырской кеты // Тез. докл. конфер. молодых ученых ТИНРО. Владивосток: ТИНРО. 1988. С. 82-83.

Путивкин С.В. О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты // *Вопр. ихтиологии*. 1989. Т. 29. Вып. 1. С. 96-103.

Путивкин С.В. О неоднородности популяционной структуры анадырской кеты // *Международ. симпозиум по тихоокеан. лососям*. Владивосток. 1990. С. 34-36.

Путивкин С.В. Топография нерестилищ и распределение тихоокеанских лососей в водоемах берингоморского побережья Чукотки // *Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания*. Владивосток: ТИНРО. 1994. С. 130-138.

Путивкин С.В. Биология и динамика численности анадырской кеты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 1999. 24 с.

Путивкин С.В., Яковлев С.Г. Исследование характера распределения кеты в русле р. Анадырь гидроакустическим методом // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб*. СПб.: ГосНИОРХ. 1994. С. 159-160.

Рассадников О.А. Морфология сейсмодатированной системы некоторых лососевых // *Популяционная биология и систематика лососевых*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 104-112.

Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия заглазничных костей у тихоокеанских лососей // *Биология моря*. 1995. Т. 21. №3. С. 211-215.

Салменкова Е.А. Основные результаты и задачи популяционно-генетических исследований лососевых рыб // *Генетика в аквакультуре*. Ред. В.С. Кирпичников. Л.: Наука. 1989. С. 7-29.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Победоносцева Е.Ю. и др. Популяционно-генетический анализ эффективности перевозки икры курильской кеты на юго-западный Сахалин // *Генетика*. 1983. Т. 19. №10. С. 1660-1667.

Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 42. №4. С. 529-549.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Алтухов Ю.П. Геноеографическое исследование популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части видового ареала // Генетика. 1992. Т. 28. №1. С. 76-92.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С. и др. Генетическая дифференциация кеты бассейна Амура // Генетика. 1994. Т. 30. №4. С. 518-528.

Сергиенко А.В. Остеологические особенности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) отдельных локальных стад // Систематика и экология костистых рыб. Л.: ЗИН АН СССР. 1982. Т. 114. С.23-29.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 1975. 335 с.

Соболевский Е.И., Радченко В.И., Старцев А.В. Распределение и питание кеты *Oncorhynchus keta* в осенне-зимний период в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. Вып. 1. С. 35-40.

Сокольников П.П. Река Анадырь, ее рыбы и рыболовство // Русское судоходство. 1910. №12. С. 55-74.

Сокольников П.П. Река Анадырь, ее рыбы и рыболовство // Русское судоходство. 1911. №1. С. 88-113.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. Некоторые вопросы фенететики // Актуальные вопросы современной фенететики. М.: Изд-во МГУ. 1966. С. 114-130.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. 1973. №3. С. 40-51.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 1973. 278 с.

Чебанов Н.А. Поведение и отбор пар разноразмерными производителями кеты при значительном преобладании самцов на нерестилище // Экология. 1979. №2. С. 73-79.

Черешнев И.А. К систематике кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Чукотского полуострова // Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1980. С. 113-135.

Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 1996. 198 с.

Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 1998. 130 с.

Черешнев И.А., Агапов А.С. Новые данные по биологии малоизученных популяций и видов тихоокеанских лососей Северо-Востока Азии // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. 1992. С. 5-41.

Черешнев И.А., Макоедов А.Н., Шестаков А.В., Коротаев Ю.А. Река Анадырь, ее рыбы и рыболовство (история, современность, проблемы и перспективы) // Вопр. рыболовства. 2000. Т. 1. Вып. 1. С. 45-73.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б., Коротаев Ю.А., Макоедов А.Н. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука. 2001. 336 с.

Черешнев И.А., Штундюк Ю.В., Скопец М.Б. О некоторых особенностях биологии и родственных связях кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (*Salmonidae*) бассейна р. Пенжина // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. 1992. С. 81-93.

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

Чигиринский А.И. Промысел тихоокеанских лососей в Беринговом море // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 116. С. 142-152.

Чукотка: природно-экономический очерк. М.: Арт-Литэкс. 1995. 370 с.

Чучукало В.И. К методике расчетов суточных пищевых рационов рыб // Изв. ТИНРО. 1996. Т. 119. С. 289-305.

Шестаков А.В. Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь. Владивосток: Дальнаука. 1998. 114 с.

Шилин Ю.А. Результаты исследований пресноводных рыб нижнего течения р. Анадырь. Магадан: Магаданское отд. ТИНРО. 1970. Деп. в ВИНТИ. № 68043044. 58 с.

Шилин Ю.А. Некоторые данные по питанию промысловых рыб в бассейне нижнего течения р. Анадырь. Магадан: Магаданское отд. ТИНРО. 1973. Деп. в ВИНТИ. № 71070023. 63 с.

Шилин Ю.А. Биологическое обоснование некоторых вопросов регулирования рыболовства во внутренних водоемах Магаданской области // Сельское хозяйство Крайнего Севера. Магадан. 1980. Ч. 7. С. 240-242.

Шилин Ю.А. Некоторые пути повышения рыбопродуктивности внутренних водоемов Магаданской области // Комплексное развитие

производит. сил Магаданской области до 2005 года. Секц. 6. Магадан. 1984. С. 130-132.

Шилин Ю.А., Постников В.М. Результаты рыбохозяйственных исследований пресноводных водоемов Магаданской области // Краеведческие записки. Магадан: Магаданское книжн. изд-во. 1984. Вып. 13. С. 182-192.

Штундюк Ю.В. Влияние сроков ската молоди на время возврата производителей у анадьрской кеты // Биологические проблемы Севера. Ч. 2. Сыктывкар. 1981. С. 68.

Штундюк Ю.В. Материалы по биологии молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна р. Анадырь // Биология пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. С. 41-53.

Штундюк Ю.В. Особенности пространственно-временной структуры популяции анадьрской кеты // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. X Всесоюз. симпози. Ч. II. Магадан. 1983а. С. 228.

Штундюк Ю.В. Материалы по биологии анадромной кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Анадырь // Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1983б. С. 73-81.

Штундюк Ю.В. О некоторых последствиях развития производительных сил для ихтиофауны внутренних водоемов Магаданской области // Комплексное развитие производительных сил Магаданской области до 2005 г. Магадан. 1984. С. 136-139.

Штундюк Ю.В. Размерно-возрастные особенности плодовитости кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Анадырь // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л.: ЗИН АН СССР. 1985. С. 135-149.

Штундюк Ю.В. О скате молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) реки Анадырь в возрасте одного года // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1987. С. 24-33.

Штундюк Ю.В. Ихтиологические и гидробиологические исследования водоемов Чукотки // Итоги и перспективы исследований Института биологических проблем севера ДВО АН СССР на Чукотке. Магадан. 1988. С. 16-20.

Штундюк Ю.В., Жарников С.И. Об изменении плодовитости кеты р. Анадырь // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. СПб.: ГосНИОРХ. 1994. С. 234-235.

Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 1980. 135 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. школа. 1987. 303 с.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. школа. 1985. 158 с.

Annual report NPAFC, 1997. Vancouver, 1998. 102 p.

Beacham T.D., Withler R.E., Gould A.P. Biochemical genetic stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Southern British Columbia // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. V. 42. №3. P. 437-448.

Hartley S.E. The chromosomes of Salmonid fishes // *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 1987. V. 62. №3. P. 197-214.

Ishida Y., Soto I., Kaeriyama M., McKinnel S., Nagasawa R. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1993. V. 50. P. 290-295.

Kaeriyama M. Changes in body size and age at maturity of a chum salmon *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido in Japan. 1996. NPAFC Doc. 208. 9 p.

Larkin P.A. The stock concept and management of Pacific salmon // *The stock concept in Pacific salmon*. Ed. R. Simon & P. Larkin. Vancouver. 1972. P. 11-15. (H.R. MacMillan lect. in fish.).

LeBrasseur R.J. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different feeding regims // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1969. V. 26. №6. P. 1631-1645.

Minakawa N. The dynamics of aquatic communities associated with salmon spawning. Univ. Washington Press. 1997. 103 p.

Okazaki T. Genetic differences of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) populations returning to the Tokachi River // *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.* 1978. №16. P. 121-128.

Okazaki T. Geographical distribution of allelic variations of enzymes in chum salmon, *Oncorhynchus keta* river populations of Japan and the effects of transplantation // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 1982a. V. 48. №11. P. 1525-1535.

Okazaki T. Genetic study on population structure in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.* 1982b. №19. P. 25-116.

Okazaki T. Genetic structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* river populations // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 1983. V. 49. №2. P. 189-196.

Salo E. O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific Salmon Life Histories. Ed. C. Groot & L. Margolis. Vancouver: UBC Press. 1991. P. 231-309.

Sano S. Chum salmon in the Far East // Salmon of the North Pacific Ocean. Part III. A review of the life history of North Pacific salmon. Bull. Int. North Pac. Fish. Comm. 1966. №18. P. 41-56.

Ueno Y., Davis N.D., Sasaki M., Tokuhipo I. Japan-U.S. cooperative high-seas salmonid research aboard the R/V Wakatake maru from June 9 to July 25. NPAFC Doc. 326. 1998. 55 p.

Vladykov V.D. Osteological studies on Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* // Bull. Fish. Res. Board Canada. 1962. №136. 272 p.

Wilmot R.L., Everett R.J., Spearman W.J. et al. Genetic stock structure of western Alaska chum salmon and comparison with Russian Far East stocks // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. Suppl. 1. P. 84-94.

ПРИЛОЖЕНИЕ

таблицы

Таблица 1
Доля рыб без пятен на шести участках тела в выборках анадырской кеты в 1994 г.

Район	Дата	Участок тела						Объем выборки
		1	2	3	4	5	6	
Анадырский лиман, коса Саломатова	11.07.	0,89	0,89	0,84	0,95	0,63	0,95	19
	19.07.	0,96	0,92	0,80	0,74	0,64	0,88	182
	24.07.	0,76	0,8	0,68	0,79	0,51	0,81	84
	30.07.	0,83	0,87	0,56	0,70	0,58	0,79	218
	05.08.	0,91	0,91	0,75	0,84	0,63	0,88	32
	07.08.	0,93	0,90	0,66	0,76	0,45	0,86	29
	10.08.	0,85	0,84	0,54	0,75	0,51	0,73	96
	14.08.	0,96	0,88	0,58	0,71	0,46	0,75	24
	16.08.	0,84	0,84	0,54	0,63	0,46	0,72	162
	19.08.	0,88	0,85	0,58	0,69	0,46	0,75	48
	22.08.	0,83	0,87	0,52	0,78	0,57	0,65	23
	24.08.	0,97	0,93	0,66	0,69	0,41	0,69	29
	27.08.	0,87	0,93	0,73	0,73	0,73	0,87	15

Таблица 2
Доля рыб без пятен на шести участках тела в выборках анадырской кеты в 1995 г.

Район	Дата	Участок тела						Объем выборки
		1	2	3	4	5	6	
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>
Анадырский лиман, район г. Анадырь	12.07.	0,88	0,75	0,42	0,42	0,33	0,29	50
	18.07.	0,79	0,73	0,54	0,69	0,65	0,63	48
	26.07.	0,67	0,73	0,58	0,52	0,56	0,75	48
	30.07.	0,79	0,79	0,47	0,57	0,34	0,53	58
	31.07.	0,94	1	0,65	0,53	0,65	0,82	17
	01.08.	0,82	0,71	0,43	0,61	0,41	0,67	49
	02.08.	0,88	0,75	0,42	0,42	0,33	0,29	24
	03.08.	0,83	0,74	0,47	0,36	0,35	0,55	66
	08.08.	0,83	0,74	0,47	0,36	0,35	0,55	66
	09.08.	0,54	0,63	0,33	0,33	0,17	0,25	24
	10.08.	0,79	0,74	0,74	0,63	0,53	0,63	19
	12.08.	0,76	0,68	0,36	0,44	0,2	0,52	25
	13.08.	0,79	0,88	0,58	0,54	0,33	0,67	24
	14.08.	0,84	0,71	0,61	0,68	0,45	0,74	31
	19.08.	0,91	0,96	0,48	0,48	0,17	0,57	29
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	31.07.	0,76	0,76	0,19	0,29	0,29	0,71	21
	05.08.	0,84	0,74	0,3	0,43	0,23	0,67	100
	10.08.	0,88	0,81	0,36	0,31	0,27	0,61	100
	15.08.	0,72	0,65	0,21	0,19	0,21	0,54	100
	19.08.	0,62	0,52	0,13	0,17	0,2	0,56	100

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Р. Анадырь, район с. Марково	15.08.	0,96	0,88	0,72	0,2	0,09	0,96	25
	18.08.	0,94	0,82	0,71	0,18	0,03	0,94	34
	19.08.	0,9	0,9	0,68	0,18	0,08	0,95	40
	20.08.	0,9	0,85	0,7	0,2	0,1	0,9	20

Таблица 3

Доля рыб без пятен на шести участках тела в выборках анадырской кеты в 1996 г.

Район	Дата	Участок тела						Объем выборки
		1	2	3	4	5	6	
Анадырский лиман, район с. Анадырь	18.07.	0,80	0,72	0,74	0,89	0,72	0,97	50
	20.07.	0,83	0,89	0,89	0,79	0,62	1	50
	27.07.	0,89	0,87	0,72	0,67	0,44	1	50
	01.08.	1	0,92	0,77	1	0,92	1	50
	04.08.	1	1	0,87	0,94	0,56	1	50
	05.08.	0,87	0,78	0,50	0,72	0,44	1	50
	12.08.	0,92	0,88	0,64	0,76	0,64	0,96	50
Р. Анадырь, район с. Усть- Белая	06.08.	0,97	0,97	0,88	0,89	0,91	1	100
	12.08.	1	0,99	0,91	0,87	0,92	1	100
	16.08.	1	0,98	0,91	0,83	0,90	0,97	100
	21.08.	0,75	0,75	0,83	0,60	0,80	0,87	40

Таблица 4

Доля рыб без пятен на шести участках тела в выборках анадырской кеты в 1997 г.

Район	Дата	Участок тела						Объем выборки
		1	2	3	4	5	6	
Анадырский лиман, район г. Анадырь	30.07.	0,92	0,88	0,62	0,44	0,22	0,50	58
	04.08.	0,78	0,86	0,62	0,34	0,66	0,44	113
	07.08.	0,88	0,86	0,72	0,46	0,46	0,42	63
	10.08.	0,88	0,93	0,69	0,59	0,64	0,79	102
	15.08.	0,88	0,83	0,62	0,60	0,45	0,80	60
	22.08.	0,91	0,96	0,48	0,48	0,17	0,57	50
	25.08.	0,91	0,96	0,48	0,48	0,17	0,57	50
Р. Анадырь, район с. Усть- Белая	02.08.	1	1	1	0,34	0,64	1	50
	05.08.	1	1	1	0,52	0,64	1	50
	08.08.	0,96	0,96	1	0,12	0,50	1	50
	14.08.	0,96	0,96	1	0,12	0,50	1	50
	22.08.	0,90	0,82	0,88	0,86	0,62	0,98	50

Таблица 5
Доля рыб без пятен на шести участках тела в выборках анадырской кеты в 1998 г.

Район	Дата	Участок тела						Объем выборки	
		1	2	3	4	5	6		
Анадырский лиман, район г. Анадырь	23.07.	0,74	0,80	0,98	0,72	0,46	0,52	50	
	25.07.	0,84	0,80	0,56	0,68	0,60	0,74	50	
	28.07.	0,78	0,84	0,82	0,74	0,78	0,80	50	
	29.07.	0,60	0,72	0,50	0,58	0,56	0,54	50	
	30.07.	0,72	0,80	0,48	0,46	0,46	0,44	50	
	31.07.	0,66	0,80	0,38	0,40	0,50	0,50	50	
	03.08.	0,74	0,82	0,40	0,40	0,52	0,52	50	
	05.08.	0,68	0,78	0,40	0,40	0,52	0,52	50	
	06.08.	0,72	0,72	0,38	0,36	0,26	0,54	50	
	08.08.	0,64	0,66	0,46	0,34	0,48	0,50	50	
	10.08.	0,84	0,80	0,70	0,52	0,50	0,58	50	
	13.08.	0,88	0,80	0,60	0,44	0,64	0,38	50	
	18.08.	0,84	0,86	0,56	0,34	0,42	0,54	50	
	Устье р. Анадырь	31.07.	0,82	0,80	0,69	0,42	0,46	0,52	100
		07.08.	0,77	0,77	0,56	0,34	0,38	0,41	100
09.08.		0,75	0,77	0,54	0,42	0,37	0,44	100	
11.08.		0,71	0,75	0,61	0,36	0,48	0,56	100	
19.08.		0,83	0,87	0,74	0,34	0,44	0,55	100	
20.08.		0,84	0,86	0,68	0,27	0,46	0,46	100	
23.08.		0,80	0,78	0,65	0,39	0,54	0,49	100	
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	28.07.	0,92	0,88	0,74	0,76	0,84	0,77	100	
	06.08.	0,87	0,84	0,77	0,75	0,80	0,78	100	
	10.08.	0,94	0,88	0,78	0,78	0,93	0,88	100	
	15.08.	0,92	0,92	0,86	0,80	0,88	0,83	100	
	17.08.	0,93	0,89	0,77	0,74	0,85	0,81	100	
	22.08.	1	1	0,84	0,80	0,92	0,84	50	

Таблица 6
Доля рыб без пятен на шести участках тела в выборках анадырской кеты в 1999 г.

Район	Дата	Участок тела						Объем выборки
		1	2	3	4	5	6	
		1	2	3	4	5	6	9
Анадырский лиман, район г. Анадырь	20.07.	0,88	0,88	0,74	0,74	0,72	0,84	50
	22.07.	1	1	0,1	0,88	0,76	0,94	50
	23.07.	0,84	0,86	0,74	0,82	0,56	0,70	50
	28.07.	0,86	0,80	0,56	0,48	0,58	0,72	50
	29.07.	0,74	0,84	0,56	0,52	0,44	0,68	50
	02.08.	0,86	0,86	0,72	0,64	0,62	0,78	50
	05.08.	0,975	0,975	0,80	0,63	0,75	0,925	50

Продолжение таблицы 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Анадырский лиман, район г. Анадырь	06.08.	0,94	0,88	0,68	0,44	0,66	0,82	50
	11.08.	0,90	0,84	0,70	0,72	0,80	0,90	50
	12.08.	0,98	0,98	0,90	0,78	0,84	0,90	50
	17.08.	0,94	0,94	0,70	0,73	0,76	0,85	50
Р. Анадырь, район с. Усть- Белая	05.08.	0,88	0,86	0,70	0,68	0,66	0,74	50
	07.08.	0,82	0,82	0,64	0,42	0,60	0,52	50
	11.08.	0,78	0,84	0,66	0,58	0,58	0,66	50
	15.08.	0,88	0,86	0,60	0,42	0,58	0,46	50
	18.08.	0,76	0,72	0,56	0,50	0,36	0,50	50
	19.08.	0,92	0,86	0,58	0,28	0,50	0,48	50
Р. Анадырь, район с. Марково	02.08.	0,90	0,90	0,58	0,56	0,38	0,70	50
	06.08.	0,88	0,60	0,54	0,46	0,36	0,64	50
	14.08.	0,96	0,92	0,50	0,40	0,44	0,64	50
	19.08.	0,86	0,74	0,40	0,34	0,40	0,52	50
	24.08.	0,84	0,75	0,50	0,43	0,43	0,56	50

Таблица 7

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных тычинок с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1994 г.

Район	Дата	Варианты							Кол. экз.
		19	20	21	22	23	24	25	
Анадырский лиман, коса Саломатова	11.07.	0	0	0,05	0,22	0,42	0,26	0,05	19
	19.07.	0	0	0,12	0,25	0,38	0,25	0	16
	24.07.	0	0	0,10	0,30	0,33	0,27	0	30
	30.07.	0,03	0,03	0,19	0,11	0,35	0,29	0	31
	05.08.	0	0,05	0	0,30	0,20	0,25	0,20	20
	07.08.	0	0	0,10	0,28	0,34	0,21	0,07	30
	10.08.	0	0,10	0,05	0,05	0,50	0,20	0,10	20
	14.08.	0	0	0,33	0,25	0,29	0,13	0	24
	16.08.	0	0,03	0,05	0,16	0,34	0,34	0,08	38
	19.08.	0	0,03	0,14	0,23	0,40	0,14	0,06	35
	22.08.	0	0	0,04	0,39	0,26	0,22	0,09	23
	24.08.	0	0,03	0,17	0,30	0,33	0,17	0	31
	27.08.	0	0	0,13	0,40	0,33	0,07	0,07	15

Таблица 8
Частоты встречаемости вариантов количества жаберных лучей, лучей в грудных и брюшных плавниках с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1994 г.

Район	Дата	Варианты										
		Жаберные лучи				Лучи в грудных плавниках					Лучи в брюш. пл.	
		13	14	15	16	13	14	15	16	17	10	11
Анадырский лиман, коса Саломатова	11.07.	0,18	0,45	0,25	0,12	0	0,05	0,27	0,63	0,05	0,84	0,16
	19.07.	0,19	0,44	0,25	0,12	0	0,06	0,44	0,50	0	0,88	0,12
	24.07.	0,10	0,47	0,36	0,07	0	0	0,30	0,60	0,10	0,60	0,40
	30.07.	0,19	0,19	0,39	0,23	0	0,04	0,45	0,45	0,06	0,81	0,19
	05.08.	0	0,25	0,60	0,15	0	0	0,40	0,60	0	0,80	0,20
	07.08.	0,04	0,48	0,34	0,14	0,03	0,03	0,25	0,59	0,10	0,66	0,34
	10.08.	0,05	0,35	0,45	0,15	0	0	0,45	0,40	0,15	0,50	0,50
	14.08.	0,04	0,42	0,42	0,12	0	0,04	0,38	0,50	0,08	0,71	0,29
	16.08.	0,13	0,39	0,37	0,11	0	0,05	0,37	0,53	0,05	0,68	0,32
	19.08.	0,08	0,43	0,43	0,06	0,03	0,09	0,37	0,42	0,09	0,74	0,26
	22.08.	0	0,52	0,39	0,09	0	0	0,26	0,57	0,17	0,35	0,65
	24.08.	0,13	0,47	0,30	0,10	0	0,03	0,40	0,50	0,07	0,67	0,33
	27.08.	0,20	0,40	0,33	0,07	0	0	0,40	0,53	0,07	0,67	0,33

Таблица 9
Частоты встречаемости вариантов количества жаберных тычинок с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1995 г.

Район	Дата	Варианты							Кол. экз.
		19	20	21	22	23	24	25	
Анадырский лиман, район г. Анадырь	12.07.	0,04	0,04	0,26	0,22	0,28	0,12	0,04	50
	18.07.	0	0,06	0,10	0,28	0,33	0,17	0,06	48
	26.07.	0,08	0,05	0,33	0,28	0,20	0,06	0	51
	30.07.	0	0,02	0,15	0,30	0,37	0,13	0,03	59
	31.07.	0	0	0,08	0,29	0,42	0,17	0,04	24
	02.08.	0	0	0,20	0,25	0,50	0,05	0	20
	03.08.	0	0	0	0,15	0,58	0,23	0,04	26
	08.08.	0	0	0	0,06	0,43	0,38	0,13	16
	09.08.	0	0,04	0,16	0,46	0,21	0,13	0	24
	10.08.	0	0	0,14	0,36	0,41	0,09	0	19
	12.08.	0	0,04	0,12	0,40	0,24	0,20	0	25
	14.08.	0	0	0,10	0,29	0,35	0,16	0,10	31
	19.08.	0	0,04	0,13	0,40	0,30	0,13	0	29
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	31.07.	0	0	0,14	0,33	0,39	0,14	0	21
	05.08.	0	0,03	0,27	0,33	0,28	0,08	0,01	90
	10.08.	0	0,01	0,20	0,31	0,31	0,15	0,02	90
	15.08.	0	0,03	0,19	0,33	0,28	0,15	0,02	100
	19.08.	0	0	0,12	0,27	0,36	0,19	0,06	100
Р. Анадырь, район с. Марково	15.08.	0	0	0,12	0,20	0,40	0,24	0,04	25
	18.08.	0	0,04	0,14	0,29	0,29	0,18	0,06	34
	19.08.	0	0	0,18	0,18	0,37	0,27	0	40
	20.08.	0	0	0,15	0,34	0,40	0,11	0	20

Таблица 10

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных лучей, лучей в грудных и брюшных плавниках с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1995 г.

Район	Дата	Варианты											
		Жаберные лучи					Лучи в грудных плавниках					Лучи в брюш. пл.	
		12	13	14	15	16	13	14	15	16	17	9	10
Анадырский лиман, район г. Анадырь	12.07.	0,04	0,14	0,42	0,32	0,08	0,08	0,12	0,52	0,24	0,04	0,14	0,86
	18.07.	0	0,28	0,50	0,22	0	0,06	0,16	0,56	0,22	0	0,20	0,80
	26.07.	0,06	0,24	0,54	0,16	0	0,03	0,25	0,59	0,13	0	0,10	0,90
	30.07.	0,01	0,27	0,53	0,19	0	0	0,10	0,58	0,29	0,03	0,12	0,88
	31.07.	0,04	0,17	0,50	0,25	0,04	0	0,21	0,58	0,21	0	0,08	0,92
	02.08.	0	0,30	0,50	0,20	0	0	0,20	0,45	0,35	0	0,15	0,85
	03.08.	0,04	0,38	0,50	0,08	0	0	0,04	0,96	0	0	0,12	0,88
	08.08.	0	0,19	0,62	0,19	0	0	0	0,44	0,56	0	0,32	0,68
	09.08.	0,08	0,17	0,62	0,13	0	0,04	0	0,50	0,46	0	0,42	0,58
	10.08.	0,14	0,22	0,50	0,14	0	0	0	0,40	0,60	0	0,48	0,52
	12.08.	0,04	0,24	0,48	0,24	0	0	0	0,28	0,60	0,12	0,20	0,80
	14.08.	0	0,10	0,48	0,42	0	0	0,10	0,58	0,32	0	0,13	0,87
19.08.	0,04	0,08	0,58	0,26	0,04	0	0	0,26	0,65	0,09	0,20	0,80	
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	31.07.	0,05	0,24	0,43	0,28	0	0,05	0,10	0,52	0,33	0	0,24	0,76
	05.08.	0	0,24	0,43	0,33	0	0	0,03	0,69	0,25	0,03	0,25	0,75
	10.08.	0,02	0,21	0,47	0,28	0,02	0,02	0,03	0,25	0,68	0,02	0,24	0,76
	15.08.	0,04	0,32	0,43	0,20	0,01	0	0,01	0,34	0,57	0,08	0,22	0,78
	19.08.	0,08	0,37	0,44	0,10	0,01	0	0	0,37	0,59	0,04	0,28	0,72
Р. Анадырь, район с. Марково	15.08.	0	0,07	0,44	0,42	0,07	0	0,44	0,40	0,16	0	0,48	0,52
	18.08.	0	0,08	0,46	0,38	0,08	0	0,46	0,38	0,16	0	0,42	0,58
	19.08.	0	0	0,40	0,60	0	0	0	0,40	0,60	0	0,15	0,85
	20.08.	0	0	0,45	0,55	0	0	0	0,45	0,55	0	0,35	0,65

Таблица 11

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных тычинок с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1996 г.

Район	Дата	Варианты					Кол-во экзмп.
		20	21	22	23	24	
Анадырский лиман, район г. Анадырь	18.07.	0	0,14	0,22	0,48	0,16	50
	20.07.	0,32	0,32	0,23	0,13	0	50
	27.07.	0	0	0,36	0,42	0,22	50
	01.08.	0	0,22	0,30	0,34	0,14	50
	04.08.	0	0,22	0,32	0,24	0,22	50
	05.08.	0,05	0,10	0,30	0,55	0,20	50
	12.08.	0,10	0,05	0,15	0,50	0,20	50
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	06.08.	0,05	0,11	0,34	0,34	0,16	50
	12.08.	0,05	0,20	0,30	0,25	0,20	50
	16.08.	0	0,16	0,24	0,46	0,14	50
	21.08.	0	0,13	0,40	0,33	0,14	50

Таблица 12

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных лучей, лучей в грудных и брюшных плавниках с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1996 г.

Район	Дата	Варианты							
		Жаберные лучи			Лучи в грудных плавниках			Лучи в брюшных пл.	
		13	14	15	14	15	16	9	10
Анадырский лиман, район г. Анадырь	18.07.	0,28	0,46	0,26	0,04	0,50	0,46	0,60	0,40
	20.07.	0,37	0,34	0,29	0,09	0,57	0,34	0,64	0,36
	27.07.	0,26	0,52	0,22	0,06	0,50	0,44	0,64	0,36
	01.08.	0,22	0,38	0,40	0	0,40	0,60	0,34	0,66
	04.08.	0,12	0,26	0,62	0	0,70	0,30	0,72	0,28
	05.08.	0,15	0,25	0,60	0	0,52	0,48	0,80	0,20
	12.08.	0,20	0,35	0,45	0,04	0,46	0,50	0,71	0,29
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	06.08.	0,10	0,45	0,45	0,06	0,44	0,50	0,81	0,19
	12.08.	0,17	0,47	0,36	0,09	0,49	0,42	0,71	0,29
	16.08.	0,23	0,43	0,34	0,03	0,40	0,57	0,74	0,26
	21.08.	0,09	0,43	0,48	0,10	0,53	0,37	0,67	0,33

Таблица 13

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных тычинок с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1997 г.

Район	Дата	Варианты								Кол. экз.
		19	20	21	22	23	24	25		
Анадырский лиман, район г. Анадырь	30.07.	0,02	0,07	0,16	0,10	0,34	0,26	0,05	58	
	04.08.	0	0,06	0,10	0,36	0,30	0,16	0,02	113	
	07.08.	0	0	0,14	0,43	0,29	0,14	0	63	
	10.08.	0	0,07	0,08	0,32	0,36	0,17	0	102	
	15.08.	0	0,05	0,10	0,18	0,38	0,27	0,02	60	
	22.08.	0,06	0,10	0,22	0,32	0,18	0,12	0	50	
	25.08.	0	0,16	0,24	0,24	0,24	0,12	0	50	
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	02.08.	0	0,03	0,19	0,33	0,28	0,15	0,02	50	
	05.08.	0,04	0,04	0,10	0,29	0,29	0,18	0,06	50	
	08.08.	0	0	0,15	0,42	0,30	0,13	0	50	
	14.08.	0	0,02	0,20	0,32	0,29	0,17	0	50	
	22.08.	0	0,03	0,23	0,32	0,32	0,10	0	50	

Таблица 14

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных лучей, лучей в грудных и брюшных плавниках с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1997 г.

Район	Дата	Варианты									
		Жаберные лучи					Лучи в грудных плавниках			Лучи в брюш. пл.	
		11	12	13	14	15	14	15	16	9	10
Анадырский лиман, район г. Анадырь	30.07.	0	0,10	0,53	0,28	0,09	0,25	0,47	0,28	0,18	0,82
	04.08.	0,04	0,22	0,40	0,30	0,04	0,04	0,50	0,46	0,10	0,90
	07.08.	0,02	0,05	0,35	0,50	0,08	0,08	0,62	0,30	0,08	0,92
	10.08.	0	0,02	0,27	0,49	0,22	0,02	0,28	0,64	0,09	0,91
	15.08.	0	0,24	0,32	0,42	0,02	0,05	0,27	0,62	0,24	0,76
	22.08.	0	0,06	0,30	0,36	0,28	0,06	0,48	0,44	0,16	0,84
	25.08.	0	0,10	0,20	0,44	0,26	0,09	0,48	0,41	0,13	0,87
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	02.08.	0,04	0,17	0,25	0,50	0,04	0,10	0,58	0,32	0,14	0,86
	05.08.	0,04	0,08	0,50	0,38	0	0,04	0,96	0	0,12	0,88
	08.08.	0,08	0,10	0,40	0,32	0,10	0,06	0,69	0,25	0,15	0,85
	14.08.	0,04	0,10	0,48	0,24	0,14	0,06	0,44	0,50	0,25	0,75
	22.08.	0	0,07	0,44	0,42	0,07	0,21	0,58	0,21	0,13	0,87

Таблица 15

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных тычинок с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1998 г.

Район	Дата	Варианты					Кол-во экзempl.
		20	21	22	23	24	
Анадырский лиман, район г. Анадырь	23.07.	0,14	0,26	0,30	0,20	0,10	50
	28.07.	0,10	0,32	0,28	0,20	0,10	50
	03.08.	0,10	0,30	0,30	0,20	0,10	50
	08.08.	0,10	0,32	0,28	0,22	0,08	50
	13.08.	0,12	0,28	0,32	0,20	0,08	50
	18.08.	0,08	0,26	0,34	0,20	0,12	50
Устье р. Анадырь	31.07.	0,10	0,28	0,32	0,22	0,08	50
	07.08.	0,12	0,32	0,28	0,20	0,08	50
	19.08.	0,06	0,26	0,34	0,22	0,12	50
	20.08.	0,08	0,28	0,36	0,22	0,06	50
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	28.07.	0,06	0,20	0,28	0,36	0,10	50
	06.08.	0,06	0,22	0,34	0,28	0,10	50
	10.08.	0,12	0,36	0,26	0,16	0,10	50
	15.08.	0,08	0,18	0,44	0,20	0,10	50
	17.08.	0,08	0,18	0,36	0,22	0,16	50

Таблица 16

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных лучей, лучей в грудных и брюшных плавниках с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1998 г.

Район	Дата	Варианты							
		Жаберные лучи			Лучи в грудных плавниках			Лучи в брюш. плавн.	
		13	14	15	13	14	15	9	10
Анадырский лиман, район г. Анадырь	23.07.	0,22	0,46	0,32	0,12	0,42	0,46	0,56	0,44
	28.07.	0,20	0,64	0,16	0,20	0,60	0,20	0,56	0,44
	03.08.	0,12	0,62	0,26	0,14	0,58	0,28	0,48	0,52
	08.08.	0,14	0,58	0,28	0,10	0,66	0,24	0,54	0,46
	13.08.	0,18	0,60	0,22	0,14	0,62	0,24	0,52	0,48
	18.08.	0,16	0,56	0,28	0,16	0,64	0,20	0,54	0,46
Устье р. Анадырь	31.07.	0,18	0,50	0,32	0,12	0,58	0,30	0,56	0,44
	07.08.	0,20	0,64	0,16	0,16	0,56	0,28	0,50	0,50
	19.08.	0,16	0,62	0,22	0,14	0,62	0,24	0,54	0,46
	20.08.	0,22	0,64	0,14	0,18	0,58	0,24	0,56	0,44
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	28.07.	0,26	0,54	0,20	0,36	0,32	0,32	Данные отсутствуют	
	06.08.	0,24	0,34	0,42	0	0,74	0,26		
	10.08.	0,24	0,34	0,42	0,14	0,62	0,24		
	15.08.	0,24	0,48	0,28	0,08	0,72	0,20		
	17.08.	0,12	0,50	0,38	0,12	0,68	0,20		

Таблица 17

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных тычинок с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1999 г.

Район	Дата	Варианты								Кол. экз.		
		19	20	21	22	23	24	25	26			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Анадырский лиман, район г. Анадырь	20.07.	0	0,02	0,20	0,12	0,34	0,22	0,10	0	0	50	
	22.07.	0	0	0,06	0,40	0,47	0,07	0	0	50		
	23.07.	0	0,02	0,10	0,24	0,44	0,18	0	0,02	50		
	28.07.	0	0,04	0,14	0,20	0,42	0,12	0,06	0,02	50		
	29.07.	0	0	0,12	0,24	0,28	0,28	0,06	0,02	50		
	02.08.	0	0,02	0,10	0,24	0,44	0,14	0,04	0,02	50		
	05.08.	0	0	0,22	0,22	0,28	0,20	0,08	0	50		
	06.08.	0	0,04	0,04	0,38	0,36	0,12	0,02	0,04	50		
	11.08.	0,04	0,04	0,10	0,22	0,36	0,18	0,06	0	50		
	12.08.	0	0	0,16	0,24	0,36	0,16	0,06	0,02	50		
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	17.08.	0	0	0,12	0,16	0,36	0,28	0,08	0	50		
	05.08.	0	0	0,16	0,18	0,44	0,16	0,06	0	50		
	07.08.	0	0,08	0,20	0,28	0,24	0,08	0,04	0,08	50		
	11.08.	0,04	0,10	0,28	0,20	0,28	0,06	0,04	0	50		
	15.08.	0	0,10	0,16	0,30	0,28	0,10	0,04	0,02	50		
	18.08.	0	0,04	0,14	0,36	0,28	0,08	0,08	0,02	50		
19.08.	0,10	0,04	0,22	0,34	0,22	0,08	0	0	50			

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Р. Анадырь, район с. Марково	02.08.	0	0,02	0,12	0,28	0,44	0,14	0	0	50
	06.08.	0	0	0,10	0,24	0,44	0,14	0,04	0,04	50
	14.08.	0	0	0,26	0,26	0,34	0,12	0,02	0	50
	19.08.	0,02	0,02	0,12	0,16	0,52	0,14	0,02	0	50
	24.08.	0	0	0,07	0,24	0,36	0,30	0,03	0	50

Таблица 18

Частоты встречаемости вариантов количества жаберных лучей и лучей в грудных плавниках с левой стороны тела в выборках анадырской кеты в 1999 г.

Район	Дата	Варианты									
		Жаберные лучи					Лучи в грудных плавниках				
		12	13	14	15	16	13	14	15	16	17
Анадырский лиман, район г. Анадырь	20.07.	0,02	0,16	0,48	0,30	0,04	0,02	0,10	0,52	0,34	0,02
	22.07.	0,13	0,13	0,47	0,24	0,03	0	0,03	0,60	0,37	0
	23.07.	0,04	0,18	0,54	0,22	0,02	0	0,02	0,56	0,36	0,06
	28.07.	0,08	0,16	0,36	0,28	0,12	0	0,04	0,46	0,36	0,14
	29.07.	0,02	0,24	0,42	0,32	0	0	0,08	0,44	0,38	0,10
	02.08.	0,04	0,16	0,34	0,44	0,02	0	0	0,56	0,40	0,04
	05.08.	0	0,15	0,50	0,28	0,07	0	0,08	0,44	0,43	0,05
	06.08.	0,04	0,08	0,46	0,28	0,14	0	0	0,60	0,36	0,04
	11.08.	0,04	0,12	0,40	0,40	0,04	0	0,06	0,26	0,58	0,10
	12.08.	0	0,12	0,52	0,30	0,06	0	0,04	0,32	0,60	0,04
17.08.	0,04	0	0,52	0,36	0,08	0	0	0,56	0,40	0,04	
Р. Анадырь, район с. Усть- Белая	05.08.	0	0,22	0,36	0,36	0,06	0	0	0,08	0,70	0,22
	07.08.	0,06	0,14	0,56	0,24	0	0	0,06	0,20	0,52	0,22
	11.08.	0	0,10	0,56	0,26	0,08	0	0,22	0,48	0,22	0,08
	15.08.	0,04	0,10	0,52	0,30	0,04	0,04	0,10	0,30	0,44	0,12
	18.08.	0	0,02	0,34	0,44	0,20	0	0	0,20	0,42	0,38
19.08.	0,02	0,10	0,46	0,30	0,12	0	0,02	0,36	0,52	0,10	
Р. Анадырь, район с. Марково	02.08.	0,08	0,28	0,46	0,14	0,04	0	0,28	0,48	0,24	0
	06.08.	0,04	0,38	0,44	0,14	0	0	0,10	0,70	0,20	0
	14.08.	0,06	0,28	0,48	0,14	0,04	0,02	0,34	0,56	0,08	0
	19.08.	0,04	0,40	0,38	0,16	0,02	0,04	0,44	0,44	0,08	0
	24.08.	0,06	0,30	0,58	0,06	0	0	0,30	0,52	0,18	0

Таблица 19

Уровень флуктуирующей асимметрии счетных признаков в выборках анадырской кеты в 1994 г.

Район	Дата	Жаберные лучи	Жаберные тычинки	Лучи в грудных плавниках	Лучи в брюшных плавниках
Анадырский лиман, коса Саломатова	11.07.	0,89	0,93	0,26	0,16
	19.07.	0,81	0,44	0,44	0,19
	24.07.	0,70	0,87	0,17	0,07
	30.07.	0,90	0,77	0,32	0,19
	05.08.	0,80	0,80	0,15	0,25
	07.08.	0,86	0,52	0,45	0,17
	10.08.	0,95	0,55	0,15	0,10
	14.08.	0,96	0,92	0,42	0,25
	16.08.	0,74	0,74	0,21	0,08
	19.08.	0,83	0,63	0,31	0,20
	22.08.	0,78	0,48	0,35	0,13
	24.08.	0,77	0,73	0,27	0,13
27.08.	0,60	0,47	0,21	0,07	

Таблица 20

Уровень флуктуирующей асимметрии счетных признаков в выборках анадырской кеты в 1995 г.

Район	Дата	Жаберные лучи	Жаберные тычинки	Лучи в грудных плавниках	Лучи в брюшных плавниках
Анадырский лиман, район г. Анадырь	12.07.	0,90	0,78	0,68	0,34
	18.07.	0,50	0,78	0,61	0,11
	26.07.	0,92	0,99	0,43	0,14
	30.07.	0,97	0,63	0,20	0,17
	31.07.	0,54	0,58	0,42	0,21
	02.08.	0,80	0,55	0,30	0,15
	03.08.	1	0,54	0,19	0,12
	08.08.	0,81	0,50	0,31	0,13
	09.08.	0,79	0,42	0,38	0,13
	10.08.	0,79	0,50	0	0,05
	12.08.	0,82	0,73	0,25	0,02
	14.08.	0,87	0,58	0,30	0,1
	19.08.	0,65	0,48	0	0
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	31.07.	0,52	0,95	0,29	0,14
	05.08.	0,64	0,81	0,31	0,24
	10.08.	0,82	0,68	0,39	0,24
	15.08.	0,53	0,58	0,36	0,29
	19.08.	0,41	0,68	0,37	0,33
Р. Анадырь, район с. Марково	15.08.	0,55	0,73	0,57	0,40
	18.08.	0,60	0,54	0,51	0,30
	19.08.	0,70	0,70	0,5	0,35
	20.08.	0,85	0,70	0,55	0,50

Таблица 21

Уровень флуктуирующей асимметрии счетных признаков в выборках анадьрской кеты в 1996 г.

Район	Дата	Жаберные лучи	Жаберные тычинки	Лучи в грудных плавниках	Лучи в брюшных плавниках
Анадьрский лиман, район г. Анадьрь	18.07.	0,64	0,22	0,16	0,08
	20.07.	0,60	0,34	0,18	0,04
	27.07.	0,78	0,38	0,18	0,02
	01.08.	0,88	0,22	0,10	0,02
	04.08.	0,74	0,20	0,04	0,02
	05.08.	0,68	0,64	0,70	0,46
	12.08.	0,68	0,42	0,06	0,12
Р. Анадьрь, район с. Усть-Белая	06.08.	0,72	0,88	0,16	0,72
	12.08.	0,72	0,81	0,23	0,13
	16.08.	0,80	0,84	0,58	0,30
	21.08.	0,52	0,83	0,54	0,27

Таблица 22

Уровень флуктуирующей асимметрии счетных признаков в выборках анадьрской кеты в 1997 г.

Район	Дата	Жаберные лучи	Жаберные тычинки	Лучи в грудных плавниках	Лучи в брюшных плавниках
Анадьрский лиман, район г. Анадьрь	30.07.	0,68	0,79	0,62	0,13
	04.08.	0,84	0,60	0,42	0,12
	07.08.	0,44	0,476	0,20	0,158
	10.08.	0,82	0,78	0,30	0,20
	15.08.	0,63	0,80	0,36	0,10
	22.08.	0,76	0,84	0,30	0,06
	25.08.	0,63	0,81	0,44	0,103
Р. Анадьрь, район с. Усть-Белая	02.08.	0,74	0,70	0,26	0,30
	05.08.	0,86	0,90	0,40	0,24
	08.08.	0,64	0,68	0,12	0,14
	14.08.	0,82	0,94	0,28	0,14
	22.08.	0,58	0,68	0,10	0,04

Таблица 23

Уровень флуктуирующей асимметрии счетных признаков в выборках анадьрской кеты в 1998 г.

Район	Дата	Жаберные лучи	Жаберные тычинки	Лучи в гр. плавниках	Лучи в бр. плавниках
1	2	3	4	5	6
Анадьрский лиман, район г. Анадьрь	23.07.	0,96	0,98	0,82	0,34
	28.07.	0,86	0,96	0,84	0,64
	03.08.	0,70	0,82	0,74	0,55

Продолжение таблицы 23

1	2	3	4	5	6
Анадырский лиман, район г. Анадырь	08.08.	0,74	0,96	0,82	0,60
	13.08.	0,78	0,92	0,80	0,58
	18.08.	0,82	0,90	0,82	0,56
Устье р. Анадырь	31.07.	0,64	0,90	0,54	0,36
	07.08.	0,74	0,66	0,38	0,22
	19.08.	0,98	0,96	0,60	0,14
	20.08.	0,84	0,88	0,58	0,14
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	28.07.	0,91	0,90	0,80	данные отсутствуют
	06.08.	0,96	0,90	0,44	
	10.08.	0,86	0,98	0,82	
	15.08.	0,77	0,98	0,88	
	17.08.	0,86	0,80	0,94	

Таблица 24

Уровень флуктуирующей асимметрии счетных признаков в выборках анадырской кеты в 1999 г.

Район	Дата	Жаберные лучи	Жаберные тычинки	Лучи в грудных плавниках
Анадырский лиман, район г. Анадырь	20.07.	0,96	0,99	0,58
	22.07.	0,73	0,63	0,45
	23.07.	0,86	0,58	0,38
	28.07.	0,82	0,84	0,46
	29.07.	0,76	0,56	0,52
	02.08.	0,88	0,99	0,36
	05.08.	0,85	0,52	0,42
	06.08.	0,94	0,84	0,38
	11.08.	0,60	0,42	0,18
	12.08.	0,66	0,54	0,42
Р. Анадырь, район с. Усть-Белая	17.08.	0,72	0,68	0,12
	05.08.	0,58	0,70	0,64
	07.08.	0,88	0,84	0,80
	11.08.	0,86	0,98	0,70
	15.08.	0,72	0,99	0,58
	18.08.	0,99	0,76	0,94
Р. Анадырь, район с. Марково	19.08.	0,78	0,99	0,54
	02.08.	0,91	0,60	0,60
	06.08.	0,79	0,56	0,38
	14.08.	0,98	0,34	0,40
	19.08.	0,74	0,66	0,34
	24.08.	0,64	0,42	0,30

Таблица 25

Критерий идентичности (D) между выборками ксты из Анадьрского лимана (коста Саломатова) разного времени нерестового хода в 1994 г. по вариантам счетных признаков с левой стороны тела

Номера выборки	Даты выборки	Номера выборов																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12					
1	11.07.																	
2	19.07.	3,96																
3	24.07.	12,47	9,31															
4	30.07.	10,74	8,74	21,65*														
5	05.08.	0,2	15,4	21,65*	25,82*													
6	07.08.	7,07	14,4	13,51	32,96*	17,81												
7	10.08.	14,93	19,24	17,66	23,24*	18,84	18,28											
8	14.08.	10,65	7,45	5,65	16,55	19,37	12,29	18,41										
9	16.08.	5,12	5,65	11,4	16,92	14,78	15,33	11,06	15,47									
10	19.08.	8,37	7,82	13,67	12,69	19,4	14,59	15,99	7,57	10,71								
11	22.08.	19,69*	25,97*	18,77	47,01*	25,33*	15,8	19,90*	22,08*	24,47*	27,09*							
12	24.08.	0,26	8,1	10,74	23,97*	19,48	13,8	20,74*	6,35	15,96	11,89	22,65*						
13	27.08.	9,79	12,17	15,28	25,19*	20,85*	23,21*	17,1	14,1	16,26	14,23	24,29*	14,00					

Примечание. * Здесь и в таблицах 26-30 различия достоверны при уровне значимости 0,05

Таблица 26
 Критерий идентичности (I) между выборками андырской ксты разного времени перестого хода в 1995 г. по вариантам
 счетных признаков с левой стороны тела

Номера выборки	Даты выборки	Номера выборов																				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	12.07.	Андырский лиман																				
2	18.07.	32,3*																				
3	26.07.	37,7*	24,7*																			
4	30.07.	18,2	23,6*	27,0*																		
5	31.07.	14,5	18,3	20,6*	8,3																	
6	02.08.	18,5	18,6	17,4	8,3	8,1																
7	03.08.	54,5*	23,1*	40,8*	33,4*	22,5*	27,2*															
8	08.08.	18,5	23,4*	26,5*	5,3	10,4	7,1	27,9*														
9	09.08.	23,5*	30,4*	35,3*	11,7	24,7*	17,2	49,0*	6,3													
10	10.08.	31,5*	21,8*	37,9*	19,6	24,5*	22,2*	23,0*	25,5*	27,3*												
11	12.08.	17,6	29,7*	36,6*	14,3	20,0*	15,5	48,9*	9,8	8,5	24,9*											
12	14.08.	17,6	14,5	43,7*	15,9	9,3	11,3	29,5*	8,4	23,2*	26,2*	18,1										
13	19.08.	26,0*	40,1*	40,4*	25,7*	24,7*	21,3*	41,0*	13,4	17,4	32,2*	9,8	24,5*									
14	31.07.	23,8*	25,0*	16,4	22,4*	22,0*	19,4	44,7*	18,9	20,3*	36,2*	27,2*	27,3*	37,3*								
15	05.08.	64,8*	49,4*	67,7*	45,3*	48,1*	31,0*	88,3*	30,6*	50,2*	59,6*	33,5*	45,8*	33,2*	36,2*							
16	10.08.	52,1*	48,4*	70,1*	34,1*	37,6*	32,4*	77,3*	19,6	39,2*	42,1*	25,6*	36,4*	23,1*	41,1*	18,9						
17	15.08.	64,0*	56,1*	83,8*	47,9*	50,8*	38,7*	86,7*	34,5*	40,9*	68,0*	23,5*	57,4*	28,3*	47,1*	32,8*	21,2*					
18	19.08.	78,1*	39,1*	91,1*	50,5*	47,6*	40,0*	69,2*	32,3*	16,1	43,5*	32,4*	60,6*	37,3*	53,7*	61,2*	39,4*	12,8				
19	15.08.	27,2*	11,0	24,2*	18,3	21,0*	12,0	20,6*	15,5	23,5*	19,9*	24,2*	26,9*	34,8*	22,9*	38,7*	38,0*	39,0*	37,2*			
20	18.08.	20,8*	31,2*	51,7*	12,2	19,5	16,1	46,4*	6,6	17,3	30,7*	21,4*	16,3	29,7*	29,1*	60,4*	52,7*	97,8*	53,7*	19,2		
21	19.08.	22,8*	26,2*	49,1*	26,3*	20,5*	17,6	50,9*	9,5	16,4	45,9*	20,3*	21,0*	33,7*	31,4*	63,6*	62,3*	72,9*	51,0*	17,6	5,3	
22	20.08.	31,6*	18,6	43,3*	19,2	18,8	12,2	32,7*	8,8	14,6	15,3*	9,9	24,1*	52,6*	29,9*	36,8*	58,8*	99,8*	51,1*	8,5	12,3	16,2

Критерий идентичности (I) между выборками анадырской кеты разного времени нерестового хода в 1996 г. по вариантам четырех счетных признаков с левой стороны тела

Номера выборки	Даты выборки	Номера выборов																			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10										
1	18.07.																				
2	20.07.	64,32*																			
3	27.07.	37,87*	22,84*																		
4	01.08.	21,23*	74,55*	40,93*																	
5	04.08.	28,88*	94,35*	53,75*	30,43*																
6	05.08.	35,19*	35,30*	26,79*	39,40*	72,59*															
7	12.08.	23,30*	81,05*	42,52*	21,91*	16,18	42,72*														
8	06.08.	26,77*	93,20*	50,53*	32,93*	43,63*	55,09*	40,89*													
9	12.08.	40,43*	127,50*	78,23*	57,42*	70,38*	38,93*	46,52*	36,15*												
10	16.08.	40,14*	90,71*	68,86*	61,12*	73,27*	52,98*	51,54*	30,48*	38,42*											
11	21.08.	20,92*	71,15*	41,71*	37,06*	51,95*	38,15*	38,46*	15,75	22,03*											

Критерий идентичности (I) между выборками анадырской кеты разного времени нерестового хода в 1997 г. по вариантам счетных признаков с левой стороны тела

Номера выборки	Даты выборки	Номера выборов																			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10										
1	30.07.																				
2	04.08.	52,91*																			
3	07.08.	57,36*	9,8																		
4	10.08.	72,75*	48,97*	72,07*																	
5	15.08.	64,60*	73,08*	62,21*	122,71*																
6	22.08.	64,32*	14,74	41,71*	20,92*	71,15*															
7	25.08.	37,06*	40,14*	73,27*	127,50*	22,03*	40,43*														
8	02.08.	56,54*	76,48*	48,08*	157,02*	101,70*	94,35*	24,48*													
9	05.08.	52,00*	38,76*	31,70*	105,55*	63,05*	61,12*	32,96*	44,94*												
10	08.08.	28,37*	55,73*	40,88*	125,64*	53,69*	20,74*	42,72*	22,35*												
11	14.08.	52,28*	46,04*	24,57*	118,46*	86,40*	19,69*	70,38*	45,13*	26,98*											
12	22.08.	78,82*	144,67*	98,73*	221,32*	145,08*	68,86*	22,84*	49,45*	65,12*											

Таблица 30

Критерий идентичности (I) между выборками аналитической кеты разного времени перестового хода в 1999 г. по пробам с четных признаков с левой стороны тела

Номера выборки	Даты выборки	Номера выборок																					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
1	20.07.																						
2	22.07.	41,4*																					
3	23.07.	24,4	19,0																				
4	28.07.	20,3	37,3*	17,1																			
5	29.07.	19,0	43,9*	18,7	25,3*																		
6	02.08.	24,6	26,3*	12,7	15,5	21,1																	
7	05.08.	10,5	42,7*	25,0*	22,5	16,5	27,0*																
8	06.08.	39,8*	26,1*	17,0	18,3	42,5*	14,1	36,0*															
9	11.08.	23,2	45,8*	27,3*	17,5	23,2	22,4	34,9*															
10	12.08.	19,6	40,4*	22,4	22,9	18,6	21,3	7,0	29,0*	18,4													
11	17.08.	33,8*	48,0*	38,4*	36,7*	46,5*	28,7*	31,2*	29,9*	38,1*	30,7*												
12	05.08.	56,6*	85,8*	54,3*	42,6*	44,2*	44,5*	37,5*	64,7*	29,3*	25,7*	63,2*											
13	07.08.	47,5*	68,3*	34,0*	29,5*	29,8*	40,8*	45,1*	51,3*	28,7*	34,8*	73,2*	48,3*										
14	11.08.	27,0*	65,7*	43,0*	33,6*	48,0*	54,7*	27,3*	55,5*	34,5*	40,3*	67,4*	81,4*	49,0*									
15	15.08.	22,6	48,6*	25,7*	16,7	29,0*	30,8*	27,7*	32,2*	17,8	24,8	51,4*	50,0*	14,9	26,7*								
16	18.08.	73,0*	99,4*	66,2*	37,3*	68,8*	51,7*	51,7*	43,8*	42,0*	43,2*	54,1*	36,2*	50,4*	66,1*	41,2*							
17	19.08.	45,1*	46,3*	32,1*	30,5*	49,4*	38,0*	32,5*	33,9*	20,3	31,8*	52,2*	50,1*	43,0*	30,5*	28,9*	43,5*						
18	02.08.	93,2*	110,1*	112,9*	121,9*	120,1*	144,9*	123,1*	146,0*	138,5*	142,5*	175,8*	196,0*	149,5*	101,2*	101,3*	208,1*	150,1*					
19	06.08.	98,4*	127,2*	123,1*	131,2*	103,8*	151,1*	122,9*	166,0*	144,4*	138,3*	192,9*	197,8*	141,5*	109,3*	115,3*	224,8*	176,9*	22,5				
20	14.08.	33,6*	46,7*	51,3*	58,2*	51,4*	72,9*	45,0*	80,6*	76,2*	65,5*	95,5*	126,8*	89,8*	44,5*	59,9*	144,5*	82,1*	58,5*	40,5*			
21	19.08.	41,8*	64,9*	61,7*	67,9*	60,8*	83,0*	64,3*	97,7*	74,8*	80,8*	121,9*	132,7*	100,0*	50,9*	67,4*	163,5*	95,4*	30,5*	28,9*	13,8		
22	24.08.	38,9*	46,5*	43,9*	66,6*	37,7*	71,4*	49,2*	81,8*	70,1*	62,7*	92,5*	121,2*	84,2*	66,3*	69,0*	160,9*	95,9*	69,1*	54,6*	20,6	25,0*	

Таблица 31

Критерий идентичности (I) между выборками ксты из Анадырского лимана (коса Саломатова) разного времени нерестового хода в 1994 г. по вариантам пятнистости на шести участках тела

Номера выборки	Даты выборки	Номера выборки															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12				
1	11.07.																
2	19.07.	9,33															
3	24.07.	12,99*	40,49*														
4	30.07.	20,64*	57,65*	11,69													
5	05.08.	3,13	3,26	9,49	11,7												
6	07.08.	8,67	6,9	7,71	6,92	3,36											
7	10.08.	20,58*	47,09*	8,57	4,27	12,80*	6,25										
8	14.08.	14,36*	10,64	10,07	5,82	7,06	1,85	3,72									
9	16.08.	29,97*	77,79*	12,46	10,8	21,49*	9,27	4,77	4,8								
10	19.08.	18,44*	24,06*	7,45	3,65	10,29	3,31	1,44	1,64	1,53							
11	22.08.	15,34*	18,93*	5,8	2,89	8,77	6,37	1,14	3,96	3,84	2,74						
12	24.08.	17,85*	13,90*	11,76	12,87*	10,04	3,61	9,09	1,18	9,79	4,55	6,73					
13	27.08.	5,3	2,49	6,4	4,66	1,47	4,09	7,53	5,99	10,23	6,65	5,9	7,99				

Примечание. * Здесь в в таблицах 32-36 различия достоверны при уровне значимости 0,05

Критерий идентичности (I) между выборками анальгесической кеты разного времени перестового хода в 1995 г.
по вариантам пятнистости на шести участках тела

№	Даты	Номера выборов																					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
1	12.07.																						
2	18.07.	19,3*																					
3	26.07.	11,9	6,33																				
4	30.07.	2,9	23,4*	13,6*																			
5	31.07.	30,6*	33,2*	36,7*	36,6*																		
6	02.08.	0,0	19,3*	11,9	2,9	30,6*																	
7	03.08.	0,7	33,3*	16,8*	6,7	43,5*	0,7																
8	08.08.	0,7	33,3*	16,8*	6,7	43,5*	0,7	0															
9	09.08.	12,7*	47,6*	27,3*	18,5*	64,6*	12,7*	15,3*	15,3*														
10	10.08.	6,0	1,9	1,8	4,9	23,4*	6,0	8,5	20,9*														
11	12.08.	4,0	33,7*	20,4*	7,0	49,4*	4,0	5,8	3,7	17,6*													
12	14.08.	5,8	6,6	6,9	4,8	33,5*	5,8	10,9	10,9	23,9*	1,0	12,1											
13	19.08.	14,8*	59,7*	49,1*	20,5*	25,8*	14,8*	27,1*	27,1*	32,4*	26,4*	19,5*	30,6*										
14	31.07.	2,1	25,7*	12,9*	5,6	34,3*	2,1	1,4	1,4	6,2	9,7	2,9	11,5	15,3*									
15	05.08.	2,2	58,5*	36,9*	8,9	56,5*	2,2	6,5	6,5	12,4	15,4*	1,7	16,7*	22,1*	2,9								
16	10.08.	2,5	63,0*	40,0*	14,3*	44,4*	2,5	5,9	5,9	20,4*	17,8*	8,1	23,1*	16,8*	2,4	7,5							
17	15.08.	12,9*	92,6*	53,5*	38,2*	82,6*	12,9*	19,5*	19,5*	5,2	29,8*	6,3	40,3*	48,0*	4,3	22,2*	27,4*						
18	19.08.	25,8*	113,2*	68,7*	63,8*	109,2*	25,8*	42,5*	42,5*	5,4	39,8*	13,3*	54,6*	77,8*	13,4*	51,1*	66,5*	9,5					
19	15.08.	16,0*	77,9*	60,9*	31,9*	46,4*	16,0*	26,2*	26,2*	25,4*	36,8*	16,8*	41,6*	9,5	13,5*	19,9*	14,0*	27,1*	47,7*				
20	18.08.	26,7*	117,3*	92,1*	53,3*	77,9*	26,7*	45,4*	45,4*	27,6*	53,2*	21,4*	61,6*	21,7*	21,0*	33,8*	31,3*	35,8*	55,8*	2,9			
21	19.08.	21,8*	107,3*	80,8*	44,2*	55,8*	21,8*	37,9*	37,9*	27,8*	45,6*	20,7*	55,9*	11,7	15,6*	30,4*	21,9*	36,5*	64,7*	1,1	4,3		
22	20.08.	11,3	60,1*	44,0*	21,8*	43,2*	11,3	16,8*	16,8*	15,3*	28,9*	10,1	31,8*	8,9	8,0	11,5	8,2	14,2*	28,3*	0,8	2,7	0,8	

Критерий идентичности (I) между выборками анадырской кеты разного времени нерестового хода в 1999 г. по вариантам пятнистости на шести участках тела

№	Даты	Номера выборки																				
		Анадырский тип												Район с. Усть-Белая								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	20.07.																					
2	22.07.	79,8*																				
3	23.07.	7,0	96,2*																			
4	28.07.	16,5*	95,8*	17,8*																		
5	29.07.	24,3*	111,6*	17,3*	4,9																	
6	02.08.	3,1	91,4*	5,5	6,7	11,2																
7	05.08.	11,4	72,7*	29,6*	34,4*	49,1*	17,4*															
8	06.08.	11,6	87,5*	22,6*	6,9	18,3*	6,6	13,7*														
9	11.08.	2,4	75,0*	15,9*	20,2*	33,1*	8,0	11,8	13,0*													
10	12.08.	16,6*	87,4*	34,2*	56,2*	72,5*	28,7*	6,3	31,8*	17,8*												
11	17.08.	2,7	61,3*	13,7*	21,6*	32,9*	7,8	5,5	11,4	4,1	10,8											
12	05.08.	2,7	85,6*	4,4	7,7	13,6*	0,7	18,0*	8,1	7,4	27,1*	6,4										
13	07.08.	27,4*	128,2*	23,2*	5,7	8,0	13,9*	49,1*	15,6*	35,5*	68,6*	34,1*	14,0*									
14	11.08.	12,4	107,9*	8,7	3,8	3,7	3,9	35,0*	12,2	19,9*	50,3*	19,9*	4,6	5,0								
15	15.08.	32,2*	119,8*	26,6*	8,4	11,5	18,1*	50,7*	17,4*	41,3*	70,8*	35,9*	17,1*	1,6	9,0							
16	18.08.	43,8*	146,3*	27,9*	12,7*	6,3	25,1*	77,9*	34,1*	55,3*	102,5*	56,1*	26,5*	9,2	11,5	11,4						
17	19.08.	46,3*	131,3*	42,0*	12,7*	16,9*	28,1*	59,3*	20,1*	55,4*	86,1*	48,8*	28,7*	6,3	18,2*	3,3	15,3*					
18	02.08.	21,6*	89,3*	15,5*	7,2	6,0	10,3	35,2*	13,2*	31,1*	57,2*	24,5*	11,8	13,4*	8,5	12,5	13,8*	15,3*				
19	06.08.	42,5*	136,6*	33,0*	10,7	11,9	25,2*	71,0*	27,5*	48,8*	98,4*	53,4*	27,1*	15,3*	17,1*	17,8*	6,3	17,8*	14,7*			
20	14.08.	34,8*	87,5*	33,2*	10,1	14,6*	21,0*	41,0*	13,4*	42,6*	68,0*	33,0*	21,7*	14,0*	17,7*	9,6	20,9*	6,9	5,6	19,1*		
21	19.08.	55,5*	129,9*	46,0*	12,7*	12,6*	34,7*	81,5*	31,8*	63,2*	114,3*	62,5*	35,8*	11,8	20,7*	10,7	7,1	8,1	16,6*	7,5	12,5	
22	24.08.	38,2*	123,4*	29,2*	6,1	5,5	20,9*	64,5*	22,5*	46,3*	91,5*	46,3*	22,0*	5,9	10,1	6,6	2,9	7,8	9,6	4,4	10,8	2,2

Таблица 39

Достоверность различий между выборками анадьрской кеты разного времени нерестового хода в 1996 г. по уровню ФА счетных признаков

№ вы- борок	Да- ты	Номера выборок									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	18.07.	<i>Анадьрский лиман</i>							<i>Район с. Усть-Белая</i>		
2	20.07.	----									
3	27.07.	----	----								
4	01.08.	++	++	----							
5	04.08.	----	----	----	----						
6	05.08.	+++	+++	+++	+++	+++					
7	12.08.	----	----	----	----	----	+++				
8	06.08.	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++			
9	12.08.	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+		
10	16.08.	+++	+++	+++	+++	+++	----	+++	+++	+++	
11	21.08.	+++	+++	+++	+++	+++	----	+++	+++	+++	+

Таблица 40

Достоверность различий между выборками анадьрской кеты разного времени нерестового хода в 1997 г. по уровню ФА счетных признаков

№ вы- борок	Да- ты	Номера выборок										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	30.07.	<i>Анадьрский лиман</i>							<i>Район с. Усть-Белая</i>			
2	04.08.	----										
3	07.08.	++	+									
4	10.08.	++	----	+++								
5	15.08.	----	----	+++	----							
6	22.08.	++	----	+++	----	----						
7	25.08.	----	----	+++	----	----	----					
8	02.08.	+++	----	+++	----	----	+++	----				
9	05.08.	----	+++	+++	----	+	----	+	----			
10	08.08.	+++	+++	----	----	+++	----	+++	----	+++		
11	14.08.	+++	+++	+++	+++	----	----	----	+	----	+	
12	22.08.	+++	+++	----	++	++	----	+++	+++	+++	----	----

Таблица 41
 Достоверность различий между выборками анальгесической кеты разного времени нерестового хода в 1998 г.
 по уровню ФА счастных признаков

№ вы- борок	Да- ты	Номера выборки													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	23.07.	Анадырский лиман													
2	28.07.	----													
3	03.08.	++++													
4	08.08.	+--+													
5	13.08.	+--+													
6	18.08.	----													
7	31.07.	+*+*													
8	07.08.	++++	-+-												
9	19.08.	----	+*+*												
10	20.08.	----	----												
11	28.07.	---	----												
12	06.08.	---	+*+*												
13	10.08.	---	-+-												
14	15.08.	+*+*	-+-												
15	17.08.	-+-	----												

*Примечание. Данные по уровню ФА брюшных плавников отсутствуют

Таблица 42
 Достоверность различий между выборками шадарской ксты разного времени перестового хода в 1999 г.
 по уровню ФА сстных признаков

№	Да- ты	Номера выборов																				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	20.07.																					
2	22.07.	++*																				
3	23.07.	-*																				
4	28.07.	-*	+																			
5	29.07.	++																				
6	02.08.	-*	-*																			
7	05.08.	-*																				
8	06.08.	++	+																			
9	11.08.	++	+																			
10	12.08.	++	-*																			
11	17.08.	++	+																			
12	05.08.	++	+																			
13	07.08.	-*	+																			
14	11.08.	++	-*																			
15	15.08.	++	+																			
16	18.08.	++	++																			
17	19.08.	++	+																			
18	02.08.	+	-*																			
19	06.08.	-*																				
20	14.08.	-*	++																			
21	19.08.	++	-*																			
22	24.08.	++	-*																			

*Примечание. «+» — есть достоверные отличия, «-» — нет достоверных отличий соответственно по жаберным лучам, жаберным тылькам, лучам в грудных плавниках

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1 КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ И ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ	5
Глава 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	14
Глава 3 ПРЕСНОВОДНЫЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ	23
3.1. Гидрологические особенности р. Анадырь и их влияние на формирование численности поколений анадырской кеты	23
3.2. Биологические особенности анадырской кеты	29
3.2.1. Нерестовый ход	29
3.2.2. Нерест и развитие молоди до периода ската	30
3.2.3. Возрастной состав производителей	34
3.2.4. Размерно-весовая характеристика и темп роста	37
3.2.5. Плодовитость	42
3.3. Внутрипопуляционная дифференциация анадырской кеты	44
3.3.1. Темпоральная дифференциация на основании данных по счетным, популяционно-фенетическим признакам и флуктуирующей асимметрии	44
3.3.2. Дифференциация внутрипопуляционных группировок на основании данных по структуре чешуи	51
3.3.3. Генетическая гетерогенность анадырской кеты	61
Глава 4 ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ	67
Глава 5 МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ	71
5.1. Нагульные и преднерестовые миграции	71
5.2. Питание	74
5.3. Биологические особенности	74
5.3.1. Возрастной состав	74
5.3.2. Размерно-весовая характеристика	76
5.4. Дифференциация анадырской кеты в смешанных морских уловах на путях преднерестовых миграций	78

5.5. Взаимодействие природных и искусственно воспроизводимых стад кеты в Беринговом море	85
--	----

Глава 6

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ	87
--	----

6.1. История освоения	87
-----------------------------	----

6.2. Динамика численности подходов и прогнозные оценки на перспективу	89
---	----

6.3. Факторы, препятствующие рациональной организации промысла	94
--	----

6.4. Рекомендации по оптимизации промысла	99
---	----

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	99
-------------------------	----

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	102
--------------------------------	-----

ПРИЛОЖЕНИЕ	115
-------------------------	-----

CONTENS

PREFACE	3
Chapter 1	
BRIEF DESCRIPTION AND HISTORY OF LEARNING OF ANADYR BAY CHUM SALMON	5
Chapter 2	
MATERIAL AND METHODS OF RESEARCH	14
Chapter 3	
FRESHWATER PERIOD OF LIFE	23
3.1. Hydrological peculiarities of Anadyr River and their influence on forming of abundance of Anadyr Bay chum salmon generations	23
3.2. Biological peculiarities of chum salmon of the Anadyr Bay region	29
3.2.1. Spawning run	29
3.2.2. Spawn and development of juvenile to downstream migration	30
3.2.3. Age composition of spawners	34
3.2.4. Size-weight characteristic and growth rate	37
3.2.5. Fecundity	42
3.3. Intrapopulation differentiation of Anadyr Bay chum salmon	44
3.3.1. Temporary differentiation on grounds of data on accounts, population-phenetic signs and fluctuation asymmetry	44
3.3.2. Differentiation of intrapopulation groupings on grounds of data on scales structure	51
3.3.3. Genetic heterogenetion of Anadyr Bay chum salmon	61
Chapter 4	
POPULATION ORGANIZATION OF ANADYR BAY CHUM SALMON	67
Chapter 5	
SEA PERIOD OF LIFE	71
5.1. High-seas residence and pre-spawning migrations	71
5.2. Feeding	74
5.3. Biological peculiarities	74
5.3.1. Age composition	74
5.3.2. Size-weight characteristic	76
5.4. Differentiation of Anadyr Bay chum salmon in mixed sea catches on ways of pre-spawning migrations	78

5.5. Interaction of natural and reproducing by human being chum salmon stocks in the Bering Sea	85
Chapter 6	
ECONOMIC USE OF ANADYR BAY CHUM SALMON	87
6.1. History of mastery	87
6.2. Dynamics of abundance and forecast estimations on perspective	89
6.3. Factors impeding to rational organization of fishing	94
6.4. Recommendations on optimization of fishing	99
CONCLUSION	99
LIST OF LITERATURE	102
SUPPLEMENT	115

КОРОТАЕВ ЮРИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ
МАКОЕДОВ АНАТОЛИЙ НИКОЛАЕВИЧ
КОРОТАЕВА ОЛЬГА БОРИСОВНА

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ И
ПРОМЫСЛОВое ЗНАЧЕНИЕ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ**

Научное издание

ФГУП «Национальные рыбные ресурсы»
Журнал «Вопросы рыболовства»

Гарнитура «Таймс» Усл. печ. л. 6,2. Тираж 300 экз.