

УДК 597-113.4.08:591.478

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ НАГУЛА МОЛОДИ НЕРКИ В ОЗЕРЕ КУРИЛЬСКОЕ НА СТРУКТУРУ ЧЕШУИ, РАЗМЕРЫ ПОКАТНИКОВ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ПОКОЛЕНИЙ

Л. В. Миловская



Дана характеристика сезонной и межгодовой изменчивости условий нагула молоди нерки, прослеженных по температуре воды и пищевой обеспеченности. Число склеритов (ЧС) и межсклеритное расстояние (МР), как показатели, отражающие темп роста, зависят от характера сочетания температуры воды и пищевой обеспеченности. Влияние этих факторов на структуру чешуи как первого, так и второго года роста описывается нелинейной зависимостью. Интенсивность и продолжительность второго года роста, регистрируемые по МР и ЧС, определяют длину и массу тела покотников доминирующей возрастной группы 2+ и влияют на их выживаемость в ранний морской период. Интенсивность роста зависит также от численности родителей. Покотники с наиболее интенсивным ростом типичны для поколений низкой численности и характеризуются средней и высокой выживаемостью. Для поколений от нереста высокой численности характерны покотники с низкой и средней интенсивностью роста. Длина их может изменяться от малой до высокой, но масса тела — от малой до средней. Выживаемость таких поколений обычно колеблется от низкой до средней.

L. V. Milovskaya. Effects of juvenile sockeye salmon feeding conditions in Kurilskoye lake in scale structure, smolt size and generation survival // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 8. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2006. P. 166–187.

It has been characterized the seasonal and the interannual variability of juvenile sockeye salmon feeding conditions monitored from water temperature and food supply. Number of sclerites (SN) and intersclerital distance (ID) as indicators of growth rate depend on character of water temperature/food supply pattern. Effect of these two factors in scale structure as in the first, as in the second year of juvenile growth has been described by none linear correlation. The intensity and the duration of the second year growth, revealed from ID and SN, determine smolt length and weight in dominant age group 2+ and survival in early marine period. Growth intensity also depends on of parental abundance. Smolts demonstrating most intense growth are typical for low abundant generations and also showing mediate and high survival. Smolts in generations from high abundant parental stocks are characterized with low and mediate intensity of growth. Their length can vary from small to high, but body weight — from small to mediate. Survival of such generations usually varies from low to mediate.

Озеро Курильское расположено близ южной оконечности полуострова Камчатка и относится к наиболее глубоким водоёмам Евразии. Площадь водосбора составляет 304 км², площадь зеркала — 79,25 км², длина озера — 12,6 км, средняя ширина 6,31 км, объём — 14,6 км³, средняя глубина — 184 м, максимальная — 316 м (Пономарёв и др., 1986). Ихтиологические наблюдения проводятся непрерывно с 1940 г., гидрологические — с 1942 г., гидробиологические — с 1950 г., гидрохимические — с 1980 г.

Озеро является нерестово-нагульным водоемом крупнейшего на азиатском материке озерновского стада нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.), величина заходов которой варьировала от 0,26 до 6,0 млн шт. Нерест начинается с начала июля и продолжается до февраля, а массовый проход с сентября по ноябрь (Егорова, 1970а, 1970б). Основная масса личинок выходит из грунта в июне–июле (Егорова, 1970а; Селифонов, 1970б). Мальки после рассасывания желточного мешка питаются в основном личинками амфибиотических насекомых и частично зоопланктоном,

потребляя науплиусов и младших копеподитов *Cyclops scutifer* (Введенская, 1995; Введенская, Травина, 2001). С июня по конец августа молодь первого года роста проводит в литорали, далее рост осуществляется в пелагиали (Селифонов, 1970б). Рост сеголеток в пелагиали продолжается в среднем с августа до середины третьей декады октября (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 1991). Сезон активного роста годовиков и двухгодовиков начинается в среднем с июня и прекращается в середине октября–начале декабря. (Бугаев, Дубынин, 1991). В пелагиали молодь питается в основном пелагическими ракообразными *C. scutifer* и *Daphnia longiremis* и в период вылета амфибиотических насекомых — их куколками и имаго (1988; Введенская, Травина, 2001). Глубина обитания пелагических ракообразных в озере Курильское связана с возрастом — чем старше особи, тем более глубоко они располагаются. Наиболее глубоко обитают яйценосные самки *C. scutifer* и *D. longiremis*, вертикальные миграции которых наименее выражены. Молодь

нерки в поисках доступного корма приспособилась к вертикальным миграциям ракообразных и также их совершает, но гораздо меньшей амплитуды. Молодь нерки летом в светлое время суток нагуливается на глубинах от 10 до 80 м (Николаев и др., 1982). В сумеречное время, когда происходит интенсивный откорм, ядро молоди держится в диапазоне глубин 8–40 м и более рассеянно, чем в светлое время суток (Николаев, 1988). Пелагическая молодь нерки младшего возраста держится в приповерхностных слоях, а более старшая нагуливается глубже (Robinson, Barraclough, 1978). По данным А.С. Николаева (1988), после откочёвки в августе сеголеток в пелагиаль также существовало в дневное время вертикальное расслоение стай разновозрастной молоди.

Нагул в пелагиали продолжается 1–3 года (Селифонов, 1975). Основная масса покатников скатывается на третий год в возрасте 2+ (Егорова, 1967; Селифонов, 1975; Дубынин, 1986; Дубынин, Бугаев, 1988). От условий нагула в пелагиали зависит масса тела покатников, влияющая на их выживаемость (Ricker, 1962; Koenings and Burkett, 1987) и кратность возврата поколений (Ricker, 1962; Koenings and Burkett, 1987; Milovskaya et al., 1998).

Исследования структуры чешуи молоди нерки оз. Курильское проведены М.М. Селифоновым (1970а, 1970б), В.А. Дубыниным и В.Ф. Бугаевым (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 1991, 1999, 2000, 2002; Бугаев и др., 1989, 1995; Дубынин, Бугаев, 1988, 2004) и посвящены рассмотрению влияния температуры, наличия или отсутствия ледостава, численности и биомассы зоопланктона, а также численности родителей на структуру чешуи.

Изменчивость темпа роста и качественных показателей молоди нерки в пелагиали оз. Курильское зависит как от генетических факторов (Варнавская, Дубынин, 1987), так и от условий нагула, которые, в свою очередь, определяются численностью и биомассой кормовых организмов (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 1991, 1999, 2000; Бугаев и др., 1989; Бугаев и др., 1995; Дубынин, Бугаев, 1988; Milovskaya et al., 1998), температурой воды (Селифонов, 1970б; Дубынин, Бугаев, 1988; Бугаев, Дубынин, 2000), наличием или отсутствием ледостава (Селифонов, 1970б; Бугаев, 1981, 1991, 1995; Бугаев, Дубынин, 1991) и численностью отнерестовавших рыб (Крогиус, 1961; Селифонов, 1974; Дубынин 1986; Дубынин, Бугаев, 1988; Бугаев, Дубынин, 1999, 2000, 2002).

В.Ф. Бугаев и В.А. Дубынин проанализировали сроки образования склеритов у молоди нерки в

зависимости от наличия или отсутствия ледостава, времени разрушения ледяного покрова с учетом температуры воды, глубины нагула и численности основного кормового объекта — *C. scutifer* (Бугаев, 1981, 1991, 1995; Бугаев, Дубынин, 1991). Приросты краевой зоны чешуи молоди нерки в озере Курильское могут быть больше в годы без ледостава (Селифонов, 1970б), но наличие льда не является основным фактором, влияющим на количество склеритов (Бугаев, 1995).

Для молоди озерновской нерки выявлена достоверная зависимость между температурой на глубине 10 м и величиной линейного прироста молоди в год ската для периода 1957–1968 гг. (Селифонов, 1970б). Анализ связи между числом склеритов и градиентами температуры на разных глубинах по отдельным периодам и сезонам показал ограниченное влияние температуры на темп роста молоди нерки в озере (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2000; Дубынин, Бугаев, 1988). Достоверная связь межгодовой изменчивости структуры центральной части чешуи с температурными условиями отсутствует (Бугаев и др., 1989). Это понятно, так как нельзя ожидать высоких коэффициентов корреляции между приростом молоди за целый год и температурой за определённый месяц, поскольку рост связан с температурными условиями всего сезона (Крогиус, 1961).

Анализ связи численности и биомассы ракообразных с количеством склеритов у покатников нерки возраста 2+ показал наличие связи за отдельные месяцы летне-осеннего нагула (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2000; Бугаев и др., 1989, 1993, 1995). Ряд авторов (Крохин, 1958; Егорова и др., 1961; Селифонов, 1970б) для характеристики кормовой базы текущего года использовали численность науплиусов *C. scutifer* предшествующего года, полагая, что науплиусы практически не выедаются и могут характеризовать кормовые условия следующего года.

Целью данной работы является оценка общего характера влияния условий нагула на формирование структуры чешуи как показателя размеров и выживаемости поколений нерки оз. Курильское.

Для реализации поставленной цели необходимо решение следующих задач:

1. Характеристика сезонной и межгодовой изменчивости условий нагула молоди нерки в оз. Курильское.

2. Выявление комплексного влияния температуры воды и пищевой обеспеченности на основе среднегодовых характеристик на среднее число

склеритов и среднее межсклеритное расстояние на чешуе молоди озерновской нерки.

3. Оценка возможности использования структурных показателей чешуи как показателя выживаемости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для анализа комплексного влияния термических и трофических условий нагула на структуру чешуи молоди нерки доминирующей возрастной группы 2+ использованы опубликованные данные по структуре чешуи (среднему числу склеритов, среднему межсклеритному расстоянию отдельно для первого и второго года жизни), длине и массе тела покотников (Дубынин, Бугаев, 1988, табл. 2; Дубынин, Бугаев, 2004, табл. 1; Бугаев, 1995, табл. 28 и 65; Селифонов, 1970а — табл. 2 и 3), данные по численности отнерестовавших рыб и величине возврата, а также данные по среднегодовой пищевой обеспеченности и среднегодовой температуре воды.

Записи вертикальных профилей температуры воды и отбор проб зоопланктона проводили ежемесячно (1–2 раза в месяц, за исключением периодов становления и разрушения льда) в центральной части пелагиали озера в слое 0–200 м.

На основании записей вертикальных профилей температуры воды в озере в слое 0–200 м рассчитывали среднюю температуру наиболее динамичного слоя 0–100 м, являющегося зоной обитания молоди нерки и ядра популяций кормовых ракообразных. По средней температуре слоя 0–100 м рассчитывали среднемесячную и среднегодовую температуру.

Пробы зоопланктона обрабатывали по стандартной методике: определяли видовой состав, у ракообразных — численность по возрастным группам, плодовитость, долю самок от общего числа половозрелых. Биомассу (B) *C. scutifer* и *D. longiremis* рассчитывали на основании массы особей отдельных возрастных стадий (Куренков, 1975). Далее рассчитывали среднемесячную и среднегодовую биомассу ракообразных.

Продукцию (P) ракообразных определяли по уравнению, предложенному Г.Г. Винбергом, Э.А. Шушкиной и Г.А. Печень (1965) для популяций с растянутым периодом размножения в более развёрнутом виде, где численность копепоидных стадий разделена на две группы — младших копепоидов (I–III стадии) и старших копепоидов (IV–V стадии) (Крогиус и др., 1987).

Для *C. scutifer*:

$$P = \left(\frac{q}{De} N_i x F + \frac{k_{I-III} - n}{Dn} N_n + \frac{k_{IV-V} - k_{I-III}}{Dk_{I-III}} N_{kI-III} + \frac{i - k_{IV-V}}{Dk_{IV-V}} N_{kIV-V} \right) dt \quad (1)$$

где q , n , k_{I-III} , k_{IV-V} , i — средняя индивидуальная масса соответствующих стадий (яиц, науплиусов, копепоидов и взрослых, мг);

N_i , N_n , N_{kI-III} , N_{kIV-V} — численность соответствующих стадий, экз./м³;

De — интервал между кладками, в сутках;

Dn , Dk_{I-III} , Dk_{IV-V} — продолжительность развития науплиусов и копепоидов, в сутках;

x — отношение числа самок к общему числу половозрелых;

F — плодовитость, яиц/яйценосную самку;

dt — период времени между пробами, в сутках.

P — продукция, мг/м³.

Продукция *D. longiremis* рассчитывалась по тому же методу:

$$P = \left(\frac{W_o}{D_q} N_q + \sum \frac{W_{i+1} - W_i}{D_i} N_i \right) dt, \quad (2)$$

где W_o — масса яйца, W_i — масса дафнии в i -й стадии, мг;

N_q — количество яиц (плодовитость, умноженная на численность дафний в половозрелом возрасте), экз./м³;

D_q — время инкубации, в сутках;

D_i — время развития в i -й стадии, в сутках;

N_i — численность дафний в i -й стадии, экз./м³;

dt — период времени между пробами, в сутках;

P — продукция, мг/м³.

Для копепоидов *C. scutifer* I–III стадий учитывали среднюю температуру слоя 0–100 м, для яиц, науплиусов и копепоидов IV–V стадий *C. scutifer* и *D. longiremis* — среднюю температуру слоя 0–200 м.

Продолжительность развития и весовые приросты ракообразных, в зависимости от температуры, взяты из работ И.И. Куренкова (1975, 2005). Определяли продукцию ракообразных на каждую дату, далее рассчитывали месячную и годовую продукцию как для каждого вида, так и общую продукцию.

Для расчета продукции за 1975–1983 гг., для которых отсутствовали первичные материалы за отдельные месяцы, не позволявшие оценить годовую величину продукции, но имелись данные по среднегодовой биомассе и температуре воды, использовали уравнение регрессии, предложенное В.П. Максименко (Миловская, Максименко, 2001):

$$P = \alpha + \beta e^{\gamma T} - \delta B^{-\eta}, \quad (3)$$

где $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \eta$ — постоянные коэффициенты, которые оценивали по имеющимся данным о биомассе ракообразных (B), их продукции (P) и температуре воды (T).

Значения параметров 3 уравнения:

	α	β	γ	δ	η
<i>C. scutifer</i>	60,23072	1581,994	-10,1405	-1,45980	1,213730
<i>D. longiremis</i>	49,96744	0,000008	3,887931	-23,0287	1,138305

Теоретические данные модели хорошо соответствуют данным, полученным за этот же период по первичным материалам за 17 лет (для *C. scutifer*: $r = 0,990$; $n = 17$; $p < 0,001$; для *D. longiremis*: $r = 0,991$, $n = 17$; $p < 0,001$).

Элиминированную биомассу ($B_{\text{элим}}$, мг/м³) определяли суммированием среднегодовой биомассы (B , мг/м³) и её прироста — годовой продукции (P , мг/м³) за предшествующий год (n) и вычитанием среднегодовой биомассы (B) текущего года ($n+1$):

$$B_{\text{элим}}(n) = B(n) + P(n) - B(n+1). \quad (4)$$

Из-за отсутствия сведений по абсолютной численности молоди нерки разных возрастных групп использовали косвенную оценку. Количество нагуливающейся молоди характеризовали через численность родителей за два смежных года ($E1E2$), потомство которых нагуливалось одновременно в возрасте 0+ и 1+. Подобный подход применяется при оценке количества молоди и пищевой обеспеченности (Ricker, 1954; Burgner et al., 1969; Бугаев, Дубынин, 1999; Milovskaya, 2002a, 2002b). Естественно, связь между численностью родителей и потомством нелинейная, что наглядно отражает зависимость между численностью родителей (E) и численностью потомства, выраженной через численность возврата (R) (рис. 1). Однако у нерки, воспроизводящейся в озере Курильское, с ростом численности родителей до 3 млн. экз. связь имеет линейный характер и все изменения численности родителей в целом будут пропорциональны изменениям численности скатившейся молоди, так как в море резких изменений численности не происходит.

Пищевая обеспеченность рассчитывалась по величине элиминированной биомассы кормового зоопланктона ($B_{\text{элим}}$) и сумме пропущенных на нерест производителей за два смежных года ($E1E2$):

$$УПО = B_{\text{элим}} / (E1E2), \quad (5)$$

где $B_{\text{элим}}$ — биомасса элиминированных особей пелагических ракообразных, мг/м³;

$E1E2$ — сумма пропущенных на нерест производителей за два смежных года, тыс. экз.;

УПО — пищевая обеспеченность, выраженная в условных единицах (УПО), мг/(м³ 1 тыс. экз).

Анализ результатов проводился с использованием статистических методов (пакет STATISTICA) и Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Сезонная изменчивость условий нагула

Реализация потенциальных возможностей роста зависит от условий среды. Из множества абиотических и биотических факторов, влияющих на скорость физиологических процессов, единственным контролирующим фактором, задающим ритм процессов, является температура (Fry, 1957, 1971 цит. по Бретт, 1983). Повышение температуры обуславливает увеличение темпа роста только в том случае, если сопровождается возрастанием потребления пищи на величину большую, чем необходимо для удовлетворения энергетических потребностей на неизбежное увеличение основного обмена и возможное повышение активности. Если же температура воды повышается без соответствующего увеличения потребления пищи, темп роста неизбежно уменьшается, даже до нуля (Бретт, 1983). Эффективность усвоения пищи зависит от температуры воды, по мере снижения рациона оптимальная температура роста уменьшается (Brett et al., 1969).

Работы Дж. Р. Бретта с коллегами (Бретт, 1983; Бретт и Гроувс, 1983; Brett et al., 1969) показали комплексность влияния температурных и кормовых условий, а также освещённости на рост молоди нерки, при котором освещённость является направляющим, температура — контролирующим (обуславливает скорости обменных процессов), а пища — возможным лимитирующим фактором.

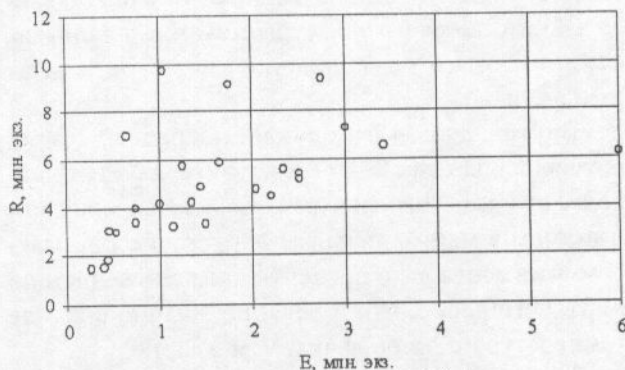


Рис. 1. Связь численности родителей (E) с численностью потомства (R) от нереста 1972–1997 гг.

Свет может быть стимулятором и депрессором роста рыб: стимулирующее воздействие оказывает увеличивающаяся длина дня, угнетающее — сокращающаяся длина (Мина, Клевезаль, 1976). Изменение освещённости влияет не только на двигательную активность рыб, но и на успешность поимки кормовых объектов в условиях разной освещённости и длительность процесса охоты, зависящей от длины светового дня. Молодь нерки обнаруживает пищу с помощью хеморецепции (McBride et al., 1962), а для захвата объекта использует зрение (Хиатт, 1983), поэтому успех поимки жертвы зависит от освещённости. Сумеречная освещённость является нижним порогом для эффективного визуального обнаружения пищи (Blaxter, 1970). Величина освещённости, необходимая для питания рыб, закономерно уменьшается с ростом, то есть зрительные возможности с возрастом повышаются (Волкова, 1973, 1984). По мере развития зрительной рецепции молодь способна расти в условиях более короткого светового дня, но медленнее.

Для характеристики типичных сезонных условий нагула в озере использованы данные по продолжительности светового дня, косвенно характеризующие освещённость, среднемесячной температуре слоя 0–100 м, среднемесячной биомассе и месячной продукции кормовых ракообразных (рис. 2).

Средняя продолжительность светового дня возрастает с января по июнь и начинает сокращаться с июля по декабрь. Но на освещённость влияет интенсивность циклонической деятельности через развитие облачного покрова и ветровое воздействие. При наличии волнения освещённость в нижних горизонтах снижается. На освещённость также влияет прозрачность воды, зависящая от количества взвешенного и растворенного органического вещества, и наличие или отсутствие ледостава в зимне-весенний период. Поэтому, несмотря на стабильную сезонную динамику продолжительности светового дня, существуют вариации как сезонной, так и межгодовой изменчивости освещённости.

Внутригодовая изменчивость средней температуры воды слоя 0–100 м характеризуется наиболее низкими значениями в феврале–апреле с минимумом в марте, плавным нарастанием до максимума в сентябре и последующим снижением по март. Интересно, что в декабре обычно средняя температура в озере выше, чем в июне.

Типичная внутригодовая изменчивость биомассы и продукции ракообразных характеризуется наличием весенне-летнего минимума в июне и

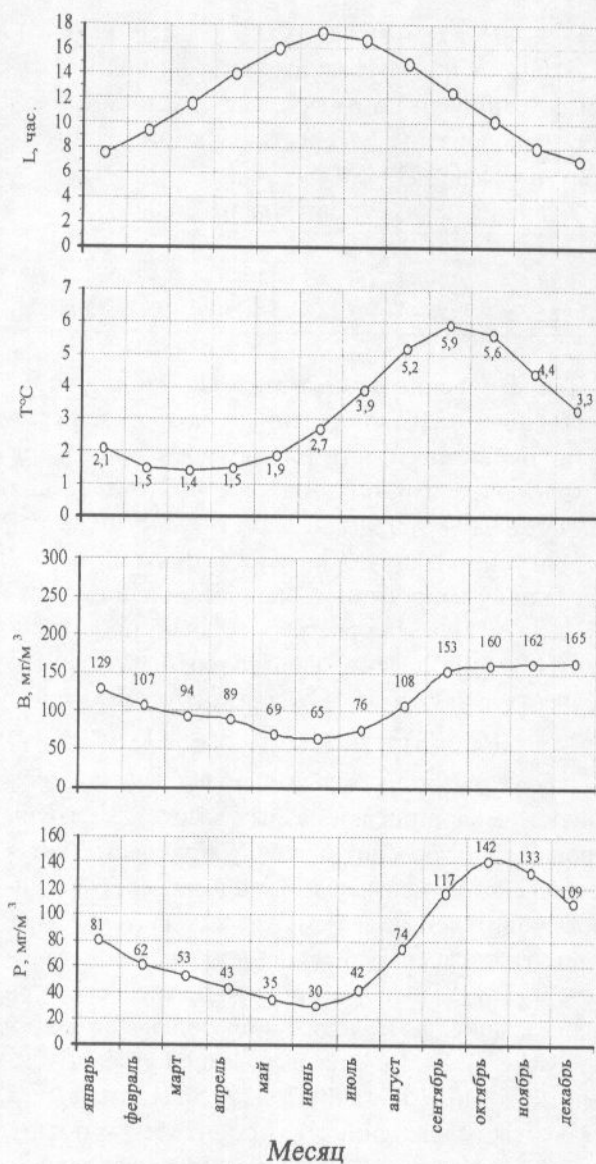


Рис. 2. Характеристика типичных условий сезонного нагула молоди нерки в озере Курильское, прослеженная по продолжительности светового дня (L , ч.), температуре воды в слое 0–100 м (T , °C), биомассе (B , мг/м³) и продукции (P , мг/м³)

осеннего максимума (для биомассы — сентябрь–декабрь, а для продукции — октябрь). Величина значений и сроки могут сдвигаться в зависимости от конкретных условий года. Величины среднегодовой биомассы и годовой продукции связаны тесной зависимостью с их значениями за октябрь (для биомассы $r = 0,947$; $n = 21$; $p < 0,001$ и для продукции $r = 0,932$; $n = 21$; $p < 0,001$). Также следует акцентировать внимание на величинах биомассы и продукции в декабре, характеризующих последующую зимовку молоди.

За весь период наблюдений за отдельными факторами среды (для температуры — 1942–2000 гг., для биомассы и продукции — 1950–2000 гг.) наи-

более резкие внутригодовые и межгодовые колебания наблюдались в 1970–2000 гг., в пределы которых укладывается весь ряд их изменений. Разброс минимальных и максимальных значений среднемесячных показателей за отдельные месяцы 1970–2000 гг. велик, хотя среднегодовые показатели могут не характеризоваться экстремальными значениями. Амплитуда относительных отклонений от среднегодовой среднемесячной температуры в период внутригодового минимума (март) составляла $\pm 71\%$, в период гидрологического лета (сентябрь) от -29 до $+19\%$ и для декабря — от -48 до $+52\%$. Относительные отклонения для биомассы и продукции ракообразных ещё более велики. В июне диапазон отклонений биомассы составлял от -96 до $+206\%$, в октябре — $\pm 86\%$ и в декабре — от -88 до $+160\%$. В июне диапазон отклонений продукции составлял от -80 до $+225\%$, в октябре — от -77 до $+142\%$ и в декабре — от -75 до $+122\%$.

В июне, в условиях наибольшей продолжительности светлого времени суток, мальки ещё практически не питаются. В июле они находятся на литорали озера и в нерестовых реках и начинают активно питаться, а в августе откочевывают в пелагиаль. Нагул сеголеток в пелагиали происходит при сокращающейся продолжительности светового дня с 17,5 часов (середина июля) до 9,5 часов (конец октября), увеличивающейся температуре воды и биомассе кормового зоопланктона. Средняя продолжительность активного нагула молоди первого года роста начиная со времени активного питания в литорали (конец июня–начало июля) и позднего в пелагиали (до третьей декады октября) составляет около 120 дней при средней продолжительности светового дня за данный период в 14 ч. Сравнительно высокая температура воды и биомасса ракообразных в ноябре и декабре создают условия для более продолжительного сезона роста сеголеток. Однако поскольку они обладают менее развитым зрением по сравнению с рыбами более старшего возраста, то в условиях снижения освещённости раньше прекращают рост.

Последующее увеличение продолжительности дня и переход через 12-часовую границу освещённости в середине марта мало влияет на рост годовиков из-за низкой температуры воды. Рост продолжительности дня до максимума в июне происходит на фоне снижения биомассы ракообразных до внутригодового минимума, характерного для июня, и повышения температуры воды (переход

обратной стратификации на прямую также происходит обычно в июне). Условия питания молоди в озере при нарастающей продолжительности дня из-за низкой биомассы кормового зоопланктона в это время неудовлетворительные, за исключением 1985–1986 и 1988 гг., когда наблюдалась высокая биомасса ракообразных в весенний и летний периоды. Дальнейший нагул годовиков и двухгодовиков проходит в условиях сокращающейся продолжительности дня до 10,5 ч. (если рост прекращается в середине октября) или до 7 ч. (если рост прекращается в начале декабря) и возрастающей по октябрь температуры воды и биомассы кормового зоопланктона. Продолжительность активного нагула молоди второго года роста больше и в среднем составляет от 137 суток (при нагуле от начала июня до середины октября при средней продолжительности светового дня в 15 ч.) и до 193 суток (при нагуле по начало декабря и средней продолжительности светового дня в 13 ч.). Средняя продолжительность активного нагула молоди второго года роста составляет 165 суток при средней продолжительности светового дня в 14 ч.

Температура воды, биомасса и продукция зоопланктона в озере могут оставаться высокими до ноября–декабря. Сравнительно высокая температура обуславливает повышенную скорость обменных процессов, для обеспечения которых требуется большее количество пищи. В то же время успешность поимки кормовых объектов ограничивается низкой освещённостью, что вызывает угнетение роста. Но молодь второго года роста более конкурентоспособна по сравнению с сеголетками, к тому же обладает более развитым зрением и ей требуется меньший уровень освещённости для успешной охоты; потребление более крупных кормовых организмов снижает энергетические затраты, а также увеличивает калорийность пищи. Поэтому основной рост покатников доминирующей возрастной группы 2+ наблюдается во второй год нагула.

Типичные параметры среды обуславливают усреднённую характеристику сезонных условий, прослеженную по среднегодовым значениям для каждого месяца, которые влияют на рост молоди нерки и отражаются на строении чешуи, благодаря чему возможна её идентификация. Специфические сезонные условия каждого года оказывают влияние на характер роста молоди нерки. В озере насыщение воды кислородом всегда высокое (Уколова, Свириденко, 2002) и не лимитирует обмен рыб.

Межгодовая изменчивость условий нагула молоди нерки

Исследования условий нагула молоди нерки только на основании внутригодовой изменчивости недостаточно для анализа влияния факторов среды на рост молоди нерки. Необходимо рассмотреть межгодовую изменчивость температурных и кормовых условий.

Численность науплиусов, не выедаемых молодь нерки и характеризующих, по мнению ряда исследователей, кормовую базу следующего года (Крохин, 1958; Егорова и др., 1961; Селифонов, 1970б), не может быть характеристикой пищевой обеспеченности. По численности науплиусов *C. scutifer* нельзя судить о биомассе циклопов, тем более о состоянии кормовой базы. Например, в дофертилизационный (1970-е годы) и постфертилизационный (1990-е годы) периоды средняя численность науплиусов была близкой (5,93 тыс. экз./м³ и 5,43 тыс. экз./м³ соответственно), а средняя биомасса *C. scutifer* различалась в 4,6 раза (161 мг/м³ и 35 мг/м³ соответственно). В 1970-х гг. меньшее количество науплиусов обуславливало и меньшую численность копепоидитных стадий циклопов, но вследствие минимального выедания их молодь нерки большее количество особей доживало до старших копепоидитных стадий и обеспечивало высокую биомассу при малой численности науплиусов.

У озерновской нерки для отдельных месяцев обнаружена связь между числом склеритов у покатников возраста 2+ и средней численностью ракообразных. Для *C. scutifer* коэффициенты ранговой корреляции по Спирмену варьировали в первый год роста от +0,103 до +0,653 и во второй год от +0,407 до +0,635; для *D. longiremis* изменялись в первый год роста от -0,054 до +0,747 и во второй год от +0,230 до +0,676 при исключении данных за 1979 и 1985 гг. как нетипичных (Бугаев, 1995; Бугаев и др., 1989, 1995). Таким образом, связь могла быть и отрицательной и положительной, в целом за сезон связь не прослеживалась. Следует отметить, что численность *C. scutifer* не является характеристикой пищевой обеспеченности, так как не учитывает количество потребителей. Близкая численность копепоидитов наблюдалась в 1975–1979 гг. (9,1 тыс. экз./м³) и в 1985–1989 гг. (9,2 тыс. экз./м³), хотя численность нагуливающейся молоди в сравнимые 5-летия могла различаться практически в 3 раза (средняя численность отнерестовавших рыб в 1975–1979 гг. составляла 0,90 млн экз., а в 1985–1989 гг. — 2,66 млн экз.).

Для оценки межгодовой изменчивости условий нагула использовали среднегодовую температуру слоя 0–100 м, среднегодовую биомассу и годовую продукцию пелагических ракообразных, а также численность родителей за два смежных года, поколения которых нагуливались одновременно в возрасте 0+ и 1+ (рис. 3). Поэтому о численности молоди судим по сумме смежных заходов производителей нерки. Применение в качестве характеристики среднегодовой средней температуры воды в слое 0–100 м обусловлено как наличием вертикальных миграций молоди нерки, так и динамичностью водных масс. Кроме того, использовали такую интегральную характеристику, как среднегодовая условная пищевая обеспеченность — УПО.

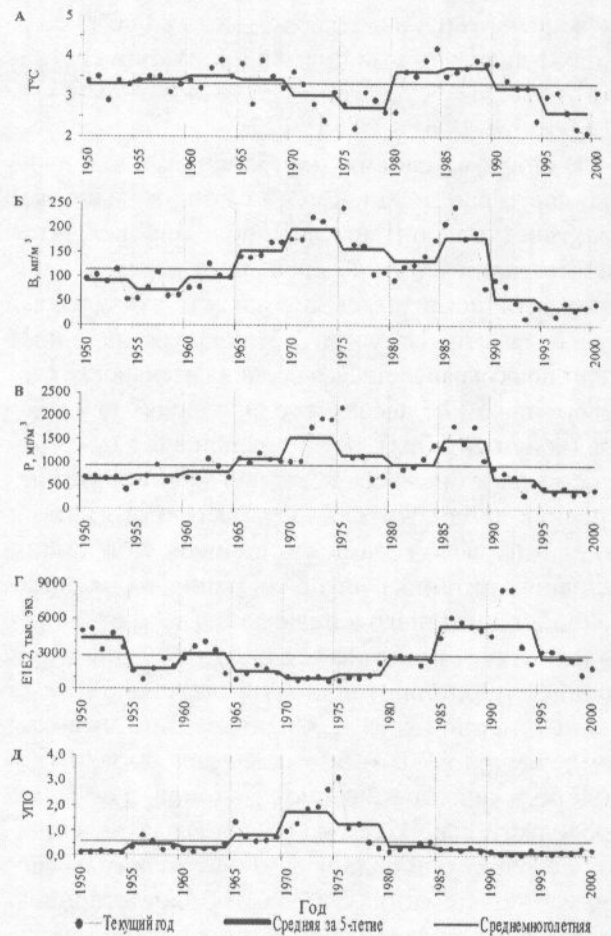


Рис. 3. Межгодовая изменчивость условий нагула молоди нерки:

А — среднегодовая температура воды (Т°С) в слое 0–100 м; Б — биомасса ракообразных (В, мг/м³); В — продукция ракообразных (Р, мг/м³); Г — сумма смежных пропусков производителей (E1E2, тыс. экз.), поколения которых нагуливались одновременно в возрасте 0+ и 1+; Д — пищевая обеспеченность молоди, выраженная в условных единицах (УПО).

Примечание. Среднепоголетняя для А и Г рассчитана за 1942–2000 гг., а для остальных показателей — за 1950–2000 гг.

В 1950-е годы температура воды колебалась на уровне среднемноголетней величины, а биомасса ракообразных была ниже среднемноголетней, как и продукция. Вследствие повышения температуры воды во второй половине 1950-х гг. продукция ракообразных возросла. Численность смежных заходов производителей нерки во второе 5-летие резко снизилась, что привело к увеличению пищевой обеспеченности потомства.

В 1960-е годы в целом температура воды превышала среднемноголетнюю, хотя во второй половине наметилась тенденция к снижению. На протяжении десятилетия биомасса и продукция ракообразных увеличивались и во второй половине 1960-х годов превысили среднемноголетние величины. Численность заходов нерки в смежные годы в первой половине 1960-х годов находилась на уровне среднемноголетней, а во второй половине значительно сократилась, в результате возросла пищевая обеспеченность.

В 1970-е годы последовательное снижение температуры воды замедляло скорость развития ракообразных. Биомасса и продукция ракообразных в первой половине 1970-х годов были высокими, но суммарный пропуск производителей нерки за два смежных года – минимальным, что обусловило наиболее высокую пищевую обеспеченность молоди. Прирост биомассы даже при низкой температуре воды превышал убыль от выедания вследствие недоиспользования корма потомством от минимальной численности родителей. Во второй половине 1970-х годов дальнейшее снижение температуры воды и начавшийся подъём численности нерки послужили причиной снижения уровня биомассы ракообразных. Её прирост при низкой температуре уже был недостаточным для восполнения убыли от выедания, и пищевая обеспеченность потомства резко сократилась.

В 1980-е годы высокая температура воды, особенно во второй половине, привела к интенсификации продукционных процессов в пелагиали и повлекла рост биомассы ракообразных, максимум которых был отмечен во второй половине десятилетия. Это произошло на фоне увеличения численности заходов нерки. В 1980-х гг. в целом прирост биомассы вследствие повышения температуры воды превышал убыль от выедания, благодаря чему биомасса достигла уровня, характерного для периода минимальной численности нерки (1970-е гг.). Но значительное увеличение пропусков на нерест и численности потомства вызвало последовательное снижение пищевой обеспеченности.

В 1990-х годах началось снижение температуры воды, биомассы, продукции и элиминированной

биомассы ракообразных и пищевой обеспеченности молоди нерки до уровня, не имеющего аналога за весь ряд наблюдений (с 1950 г.). Причиной снижения пищевой обеспеченности молоди нерки в первом 5-летии явилось беспрецедентное увеличение заходов и, соответственно, потомства. Во второй половине 1990-х гг. численность производителей понизилась, но пищевая обеспеченность потомства продолжала оставаться на крайне низком уровне из-за замедленного темпа воспроизводства ракообразных вследствие низкой температуры воды.

В озере Курильское пищевая обеспеченность молоди нерки зависит прежде всего от численности родителей. Наличие отрицательной связи между количеством нагуливающейся молоди и биомассой ракообразных типично для нерковых водоёмов с ограниченной нагульной ёмкостью (Крогиус и др., 1987; Погодаев, 1993; Koenings and Burkett, 1987; Kyle et al., 1988; Milovskaya et al., 1998). Вторым по значимости фактором является температура воды, от которой зависит скорость воспроизводства биомассы кормового зоопланктона.

Влияние условий нагула на структуру чешуи молоди нерки

Известно, что рост животных определяется совокупным влиянием ряда внешних и внутренних факторов, а характер годовых слоёв на регистрирующих структурах зависит от интенсивности процессов биосинтеза в организме (Мина, 1967). Факторы внешней среды оказывают разное воздействие на интенсивность линейного роста рыбы и роста чешуи (Ваганов, 1978). Это зависит от возраста рыб, местонахождения водоёма, вида рыб и локальных условий обитания. В.Е. Ваганов (1978), анализируя влияние факторов на число склеритов и ширину межсклеритного расстояния на чешуе рыб, указывал как на прямое влияние кормовых условий, так и на зависимость от температуры воды. Г.В. Никольский (1974) считал, что число склеритов является фенотипическим признаком и отражает влияние внешних условий на рост рыб. Согласно другой точке зрения, количество склеритов в пресноводной зоне чешуи нерки отдельных субизолятов жёстко детерминировано для каждой возрастной группы (Коновалов и др., 1971; Коновалов, 1980).

М.М. Селифонов (1970а) считал, что количество склеритов, а также годовые приросты в целом изменяются очень мало, поэтому структура центральной части чешуи может считаться устойчивым признаком, характерным для стада нерки

р. Озерная. Сопоставление данных М.М. Селифонова (1970а) с результатами более поздних наблюдений (Бугаев, 1995; Дубынин, Бугаев, 2004) показало большой диапазон межгодовой изменчивости числа склеритов (рис. 4). Большая вариабельность обусловлена изменениями условий нагула, происходившими в 1970–2000 гг. В озере Курильское число склеритов (ЧС) и межсклеритное расстояние (МР) связаны слабой нелинейной зависимостью (рис. 5), более выраженной в первый год роста. С ростом ЧС до определённого предела увеличивается МР; при дальнейшем возрастании ЧС связь нарушается. Увеличение числа склеритов указывает на большую продолжительность сезона роста. При увеличении продолжительности сезона роста возрастает изменчивость условий роста. Несбалансированность условий отражается на скорости роста и вызывает диспропорцию между числом склеритов и величиной межсклеритного расстояния, в то время как у нерки, выращиваемой на рыбоводных заводах, где условия выращивания более стабильны и отсутствует трофическое лимитирование, рост ЧС обычно сопровождается увеличением МР.

Для выяснения общего характера комплексного влияния термических и трофических условий нагула на структуру чешуи молоди нерки использованы усреднённые за год данные по числу склеритов, межсклеритному расстоянию первого и вто-

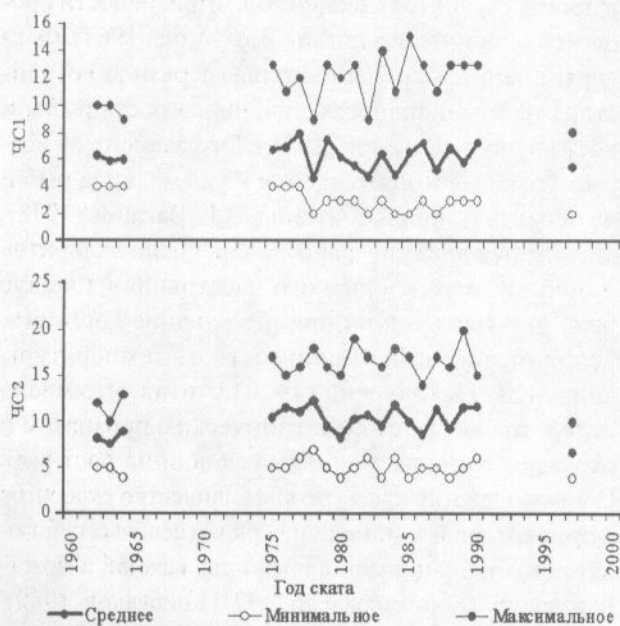


Рис. 4. Изменение среднего числа склеритов (ЧС) у покатников возраста 2+ в первый (ЧС1) и второй (ЧС2) годы роста. Примечание. Использованы данные М.М. Селифонова (1970а), В.Ф. Бугаева (Бугаев, 1995) и В.А. Дубынина (Дубынин, Бугаев, 2004)

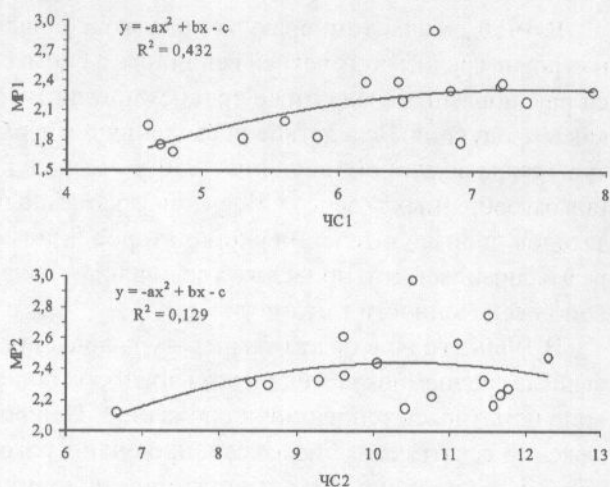


Рис. 5. Связь числа склеритов с межсклеритным расстоянием в первый и второй годы роста.

Обозначения: ЧС1 и МР1 — показатели структуры чешуи первого года, ЧС2 и МР2 — соответственно, второго года роста

рого года жизни, длине и массе тела покатников возраста 2+, по среднегодовой температуре воды и среднегодовой пищевой обеспеченности. Данные М.М. Селифонова (1970а) при дальнейшем анализе не использовали из-за отсутствия сведений по межсклеритному расстоянию, но в диапазон изменчивости условий нагула, существовавших в период 1970–2000 гг., укладываются характеристики первой половины 1960-х гг. Для характеристики значений, с учётом типа распределения, рассчитаны квантили. Первая квантиль (диапазон низких значений) и третья квантиль (диапазон высоких значений) охватывают по 25%, средний диапазон значений охватывает 50% случаев (табл. 1).

Совместное влияние трофических и термических условий нагула на ЧС и МР первого (рис. 6) и второго года роста (рис. 7) сильное. Для максимальной пищевой обеспеченности (3,126), наблюдавшейся в 1975 г., показатели ЧС и МР учитывались при расчётах — это покатники ската 1976 г. (второй год роста) и ската 1977 г. (первый год роста). Наибольший интерес представляло бы включение данных по ЧС и МР для 1991–1993 гг., характеризовавшихся минимальной пищевой обеспеченностью, но опубликованные сведения отсутствуют.

В первый год роста (рис. 6) ЧС возрастало по мере увеличения температуры воды за счёт увеличения продолжительности сезона роста. Большое ЧС также закладывалось при высокой пищевой обеспеченности. Высокая пищевая обеспеченность характерна для поколений низкой численности, и в условиях отсутствия внутривидовой конкуренции молодь могла выбирать места с оптимальной температурой, что увеличивало продол-

Табл. 1. Градации значений среднегодовой средней температуры воды в слое 0–100 м (Т°С), среднегодовой пищевой обеспеченности (УПО), среднего числа склеритов (ЧС), среднего межсклеритного расстояния (МР), общего числа склеритов за два года (ОЧС), длины (L) и массы (W) тела покатников возраста 2+, количества отнерестовавших рыб (E) и кратности возврата (R/E)

Показатели		Параметры									
		Условия нагула		Характеристики чешуи				Характеристики покатников		E, млн. экз.	R/E
				Первый год роста		Второй год роста		ОЧС	L, мм		
Уровни	Т°С	УПО	ЧС1	МР1	ЧС2	МР2					
Низкий	<3,2	<0,184	<5,5	<1,85	<9,7	<2,25	<16,1	<90,1	<7,0	<0,62	<2,29
Средний	3,2–3,5	0,184–0,606	5,5–6,8	1,85–2,35	9,7–1,4	2,25–2,47	16,1–17,1	90,1–99,0	7,0–9,0	0,62–2,10	2,29–5,25
Высокий	>3,5	>0,606	>6,8	>2,35	>11,4	>2,47	>17,1	>99,0	>9,0	>2,10	>5,25
Средняя	3,3	0,566	6,2	2,14	10,3	2,39	16,5	94,9	8,1	1,46	4,24
Медиана	3,3	0,299	6,4	2,21	10,5	2,33	16,5	94,0	7,8	1,05	3,41
Пределы	2,1–4,2	0,076–3,126	4,6–7,9	1,69–2,91	6,7–2,3	2,12–2,98	12,1–19,0	72,0–110,0	3,5–12,6	0,26–6,0	1,04–17,61
Число лет наблюдений	9	51	17	16	17	17	17	9	6	61	8

Примечание. Использованы данные В.А. Дубынина по среднему числу склеритов и среднему межсклеритному расстоянию (Дубынин, Бугаев, 1988; Дубынин, Бугаев, 2004; Бугаев, 1995) и архивные данные по численности отнерестовавшей нерки, кратности возврата её поколений, среднегодовой температуре воды и расчётные данные по среднегодовой пищевой обеспеченности.

жительность сезона роста. Наибольшее МР формировалось при высокой пищевой обеспеченности и также возрастало в тёплые годы при пищевой обеспеченности выше среднемноголетней. Судя по характеру расположения поверхности, при высокой температуре воды и высокой пищевой обеспеченности должно формироваться наибольшее ЧС, но малое МР, хотя такое сочетание условий в озере не встречалось. При низкой пищевой обеспеченности и низкой температуре воды (плохие условия нагула) ЧС и МР малы.

Во второй год роста характер комплексного влияния пищевой обеспеченности и температуры на ЧС и МР меняется (рис. 7). Наибольшее ЧС закладывалось в двух случаях – в тёплые годы за счёт увеличения продолжительности сезона роста либо при высокой пищевой обеспеченности (УПО > 0,606). Как уже упоминалось, высокая пищевая обеспеченность характерна для поколений низкой численности, и молодь могла выбирать места с оптимальной температурой, что увеличивало продолжительность сезона роста. Малое ЧС характерно для низкой температуры воды при пищевой обеспеченности ниже среднемноголетней (0,566). МР увеличивалось с повышением пищевой обеспеченности и достигало максимума при наиболее высокой УПО. Малое МР характерно для широкого диапазона температур на фоне низкой и средней пищевой обеспеченности, когда пищевая обеспеченность не соответствовала потребности организма при существующей температуре, что приводило к снижению интенсивности роста.

Представляет интерес рассмотрение условий, приводящих к образованию зон сближенных скле-

ритов (ЗСС). Само название указывает на малое межсклеритное расстояние между склеритами, что отражает снижение скорости роста. Для нерки можно использовать МР для сравнения средней скорости роста отдельных возрастных групп (Fukuwaka, Kaeriyama, 1997). Рассмотрение механизма комплексного влияния температуры и пищевой обеспеченности, наряду с анализом известных публикаций по этой проблеме (Бугаев, 1976, 1981, 1983, 1986; 1995; Бугаев и др., 1989, 1993, 1995; Бугаев, Дубынин, 1991, 1999, 2000, 2002; Дубынин, Бугаев, 1988, 2004; Fukuwaka, Kaeriyama, 1997), позволяет утверждать, что зона сближенных склеритов (ЗСС) всегда отражает угнетение роста. Дополнительная ЗСС отражает временное угнетение роста. Угнетение роста может быть вызвано несоответствием уровня обеспеченности пищей при данной температуре воды, когда увеличение температуры воды не сопровождается экспоненциальным увеличением пищевой обеспеченности (Бретт, 1983), сокращением периода активного питания из-за ухудшения освещённости, наличием сильной внутривидовой конкуренции. Указанные факторы могут действовать как по отдельности, так и в комплексе. Данный вывод согласуется с точкой зрения Е.К. Суворова (1940), что ЗСС большей частью проявляются весной или даже летом и соответствуют периоду пониженного питания. Временное угнетение роста, приводящее к формированию дополнительной ЗСС, также может иметь место во время миграции молоди при поиске благоприятных мест для откорма. Г.В. Никольский (1974) отмечал, что смена мест обитания может

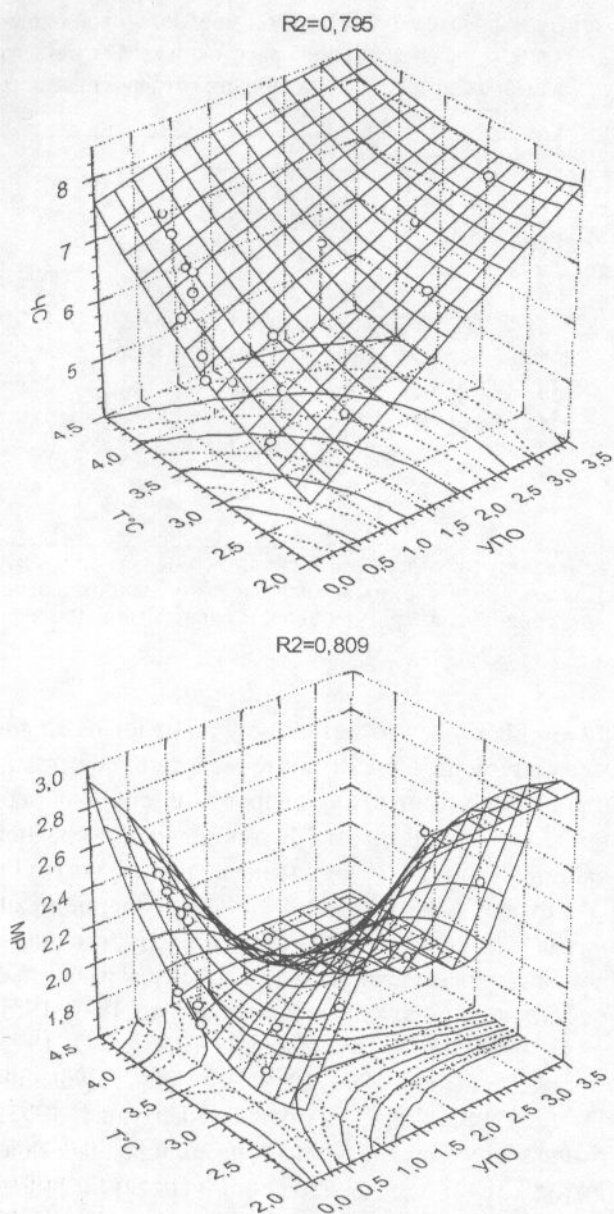


Рис. 6. Влияние среднегодовой пищевой обеспеченности (УПО) и среднегодовой температуры воды (Т, °C) на число склеритов (ЧС) и ширину межсклеритного расстояния (МР) у покатников нерки возраста 2+ в первый год роста

приводить к образованию дополнительных ЗСС на чешуе рыб. В более мелководных водоёмах, где изменчивость условий выражена сильнее, может возникать до четырёх ЗСС (Бугаев, 1995), отражающих ухудшение условий роста. В.Ф. Бугаевым (1992) при рассмотрении возрастной структуры нерки из бассейнов 27 рек и озёр Камчатки показано, что число ЗСС в центральной части чешуи производителей не отражает продолжительности пресноводного периода жизни, так как для определённой доли особей некоторых стад характерно образование дополнительных ЗСС.

Анализ межгодовой изменчивости условий нагула показал, что в озере Курильское сочетание вы-

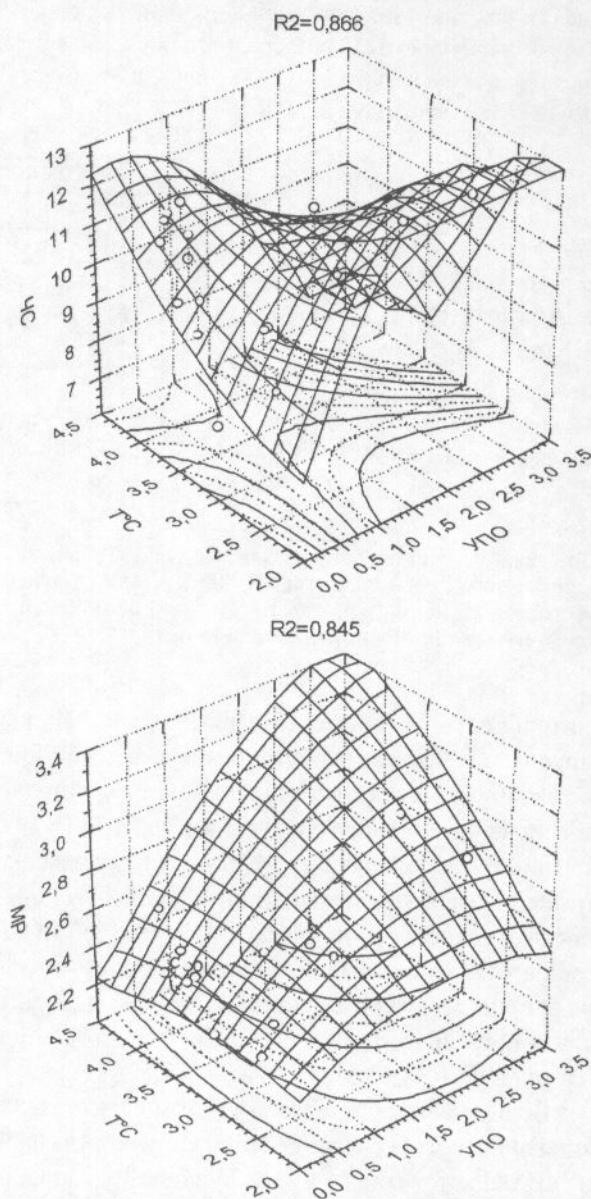


Рис. 7. Влияние среднегодовой пищевой обеспеченности (УПО) и среднегодовой температуры воды (Т, °C) на число склеритов (ЧС) и ширину межсклеритного расстояния (МР) у покатников нерки возраста 2+ во второй год роста

сокой пищевой обеспеченности (существующей при малой численности потомства от малочисленных заходов) и низкой температуры воды, характерное для 1970-х гг., формировало среднее и высокое ЧС при высоком МР.

К наиболее благоприятным условиям нагула, несомненно, могли бы быть отнесены годы с высокой пищевой обеспеченностью и высокой температурой воды, но такое сочетание условий на практике не встречалось. Теоретически оно могло бы иметь место у покатников возраста 2+ от нереста 1985–1988 гг., если бы на нерест заходило малое количество рыб, что повысило бы пище-

вую обеспеченность потомства. Повышение температуры воды и одновременное снижение пищевой обеспеченности усугубляло дефицит корма в указанные годы из-за повышения интенсивности обмена.

Плохие условия нагула характеризуются сочетанием низкой температуры воды и низкой пищевой обеспеченности. В таких условиях нагуливались покатники 1996–1999 гг., что привело к замедлению роста. Имеющиеся данные по покатникам возраста 2+ ската 1997 гг. подтверждают малое число склеритов и малое межсклеритное расстояние. Экстремально плохие условия нагула должны характеризоваться сочетанием максимальной температуры воды и минимальной пищевой обеспеченности, но в течение 1950–2000 гг. такое сочетание также не встречалось.

Рассмотрение комплексного влияния условий нагула на структуру чешуи молоди нерки на основе 17-летнего ряда показало несостоятельность представлений о постоянном количестве склеритов у молоди одной возрастной группы (Коновалов, 1980) или малой изменчивости ЧС у молоди озерновской нерки (Селифонов, 1970а). Но определённая норма количества склеритов существует, и обусловлена она диапазоном изменений температуры и освещённости, свойственных данному водоему.

Связь структуры чешуи с качественными характеристиками покатников и выживаемостью поколений

Темп роста первого года, прослеженный по регистрирующим структурам чешуи (ЧС и МР), практически не влияет на длину и массу тела покатников возраста 2+: имеется слабо выраженная тенденция связи числа склеритов с длиной и массой тела покатников и отсутствует связь для межсклеритного расстояния. Для второго года роста существует достоверная связь ЧС и МР с длиной и массой тела, причём ЧС более тесно связано с длиной, а МР — с массой тела. Связь между длиной тела и общим числом склеритов (ОЧС) за два года роста у покатников нерки в озере Курильское менее тесная (табл. 2), чем у молоди нерки из озёр Чилко, Култус и др. ($r = 0,998$) (Clutter, Whitesel, 1956). Расчёт коэффициентов ранговой корреляции между числом склеритов и длиной тела для всех возрастных групп молоди нерки оз. Курильское, проведённый В.А. Дубыниным и В.Ф. Бугаевым (Бугаев, 1995), также показал меньшую силу связи ($r_s = 0,830$). Рассмотрение биологических показателей молоди нерки в

Табл. 2. Значения коэффициентов корреляции (r) связи числа склеритов (ЧС) и межсклеритного расстояния (МР) в первый и второй годы роста с качественными характеристиками — длиной (L) и массой тела (W) покатников нерки возраста 2+

Характеристики	ЧС1	МР1	ЧС2	МР2	ОЧС
L, мм	0,352	0,072	0,671*	0,552*	0,825*
W, г	0,313	0,051	0,581*	0,680*	0,720*
n	17	16	17	17	17

Обозначения: ЧС1 — среднее число склеритов первого года роста; ЧС2 — среднее число склеритов второго года роста; ОЧС — общее число склеритов за два года роста; МР1 — среднее межсклеритное расстояние в первый год роста; МР2 — среднее межсклеритное расстояние во второй год роста; n — число лет наблюдений;

* — $p < 0,05$.

ранний морской период нагула выявило, что рыбы с одинаковым количеством склеритов могут отличаться по длине тела (Карпенко, 1998).

На росте чешуи и структуре годичного кольца отражается комплекс факторов, действие которых различно по интенсивности и продолжительности (Ваганов, 1978). Структура годичного кольца, обнаруживаемая кривой изменения межсклеритных расстояний (МР), кумулятивно отражает все изменения скорости роста рыб независимо от того, чем они вызваны (Ваганов, 1978). Более поздние исследования подтвердили, что МР может служить индикатором соматического роста (Fukuwaka, 1998); величину межсклеритного расстояния на чешуе можно использовать для сравнения средней скорости роста отдельных возрастных групп нерки (Fukuwaka, Kaeriyama, 1997).

Совместное влияние продолжительности второго года роста (характеризуемой по ЧС) и его скорости (характеризуемой по МР) на длину и массу тела покатников сильное (рис. 8). Максимальной длины покатники достигают, если во второй год наблюдался продолжительный рост средней интенсивности, а максимальной массы тела — при продолжительном росте высокой интенсивности.

Для анализа влияния условий нагула на формирование структуры чешуи (число склеритов и межсклеритное расстояние) и конечные результаты нагула — длину и массу тела покатников возраста 2+ использованы различные варианты сочетаний МР и ЧС (табл. 3) в соответствии с квантилями распределения. Градации значений температуры воды, пищевой обеспеченности, характеристик чешуи, качественных показателей покатников, количества отнерестовавших рыб и кратности их возврата представлены в табл. 1. Оказалось, что каждому предполагаемому варианту соответствует чешуя с определённым диапазоном МР и ЧС, отражаю-

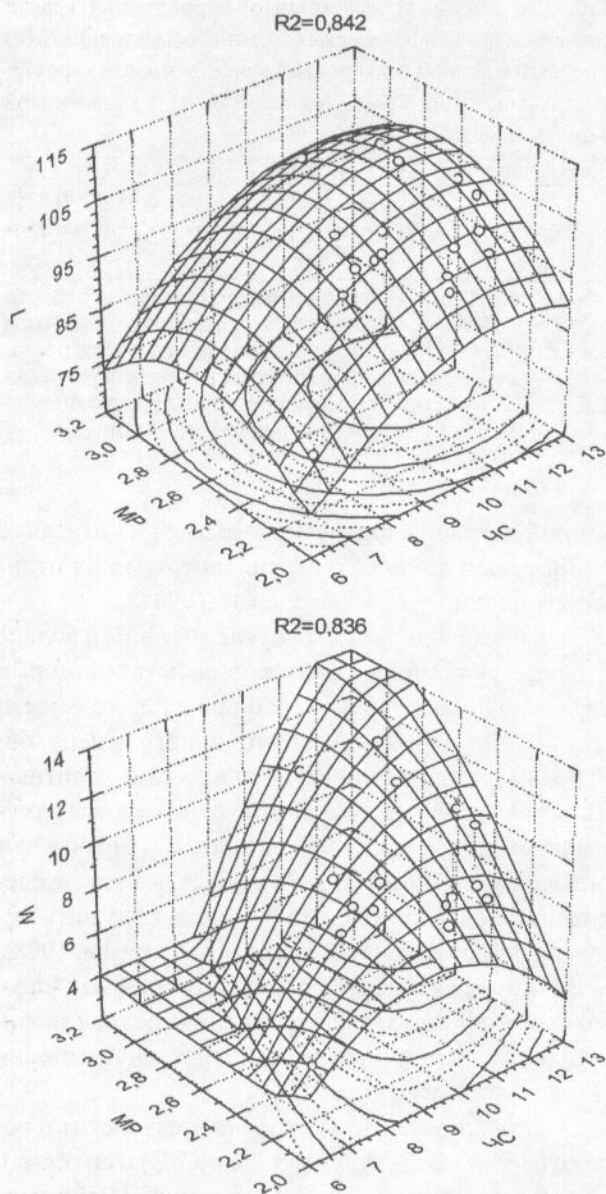


Рис. 8. Связь продолжительности (характеризуемой по ЧС) и скорости роста (характеризуемой по МР) второго года (возраст 1+) с длиной (L, мм) и массой (W, г) тела покатников возраста 2+

щая особенности роста конкретного года. Возможно существование 9 вариантов сочетаний МР и ЧС во второй год роста (табл. 3).

Рассмотрим, как наиболее радикальные варианты (**Нн**, **Вн**, **Нв**, **Вв**) сопряжены с условиями нагула и размерно-массовыми характеристиками покатников¹. Поскольку пищевая обеспеченность является усреднённой оценкой для совместно нагуливающейся молоди возраста 0+ и 1+, необходи-

Табл. 3. Возможные варианты сочетаний межсклеритного расстояния (МР) и числа склеритов (ЧС) за второй (основной) год роста у покатников возраста 2+

Пределы		Диапазоны ЧС		
Диапазоны МР	Н	Нн (1997)	с Нс (1981, 1982)	в Нв (1989, 1990)
	С	Сн (1980, 1983, 1986, 1988)	Сс (1985)	Св (1984, 1987)
	В	Вн (1979)	в Вс (1975, 1977)	Вв (1976, 1978)

Примечания. 1. Градации МР и ЧС даны в соответствии с квартилями, характеризующими распределение (табл. 1). 2. Прописными буквами обозначены диапазоны МР (Н — низкий, С — средний и В — высокий). 3. Строчными буквами обозначены диапазоны ЧС (н — низкий, с — средний, в — высокий). 4. В скобках под вариантами указаны года ската покатников с данным сочетанием МР и ЧС. Жирным шрифтом выделены радикальные варианты.

мо учитывать также взаимовлияние поколений с учётом численности родителей² каждого поколения.

Вариант **Нн** — малое межсклеритное расстояние (Н) при малом числе склеритов (н) соответствует слабому росту малой продолжительности. Этот вариант реализован у покатников возраста 2+ 1997 г., качественные показатели (L и W) которых наиболее низкие, как и МР, ЧС и ОЧС. Покатники 1997 г. нагуливались в 1995 и 1996 гг. при низкой температуре воды и низкой пищевой обеспеченности в первый и второй годы роста. Данное поколение являлось многочисленным — от нереста в 1994 г. более 2 млн рыб. Крайне неблагоприятные термические и трофические условия двух лет нагула обусловили минимальную длину и массу тела за весь период наблюдений (с 1941 г.), которые не превышали значений, характерных для покатников возраста 1+. ОЧС за два года роста (12,1) намного превышало верхнюю границу диапазона числа склеритов первого года. Такое количество склеритов не могло образоваться за один год нагула при слабом росте малой продолжительности, то есть покатники 1997 г. имели возраст 2+, обычный для большей части скатывающейся молоди.

Вариант **Вв** — большое межсклеритное расстояние (В) при большом числе склеритов (в) характеризует интенсивный рост большой продолжительности в условиях высокой пищевой обеспеченности, но низкой температуре воды. Низкая температура воды способствовала эффективному использованию пищи на рост. За счёт ослабления

¹ При анализе различных вариантов во избежание повторения использованы данные табл. 1, дополненные сведениями, отсутствующими ранее в тексте.

² В тексте использованы данные В.Ф. Бугаева (1995) по численности родителей по 1991 г.

внутривидовой конкуренции за пищу (нагуливались поколения низкой численности) молодь имела возможность выбора оптимальных мест нагула с подходящими кормовыми и температурными условиями, что увеличивало продолжительность нагула. Этот вариант реализован у покатников 1976 и 1978 гг., которые имели большую длину и массу тела.

Покатники 1976 г. от нереста минимального количества производителей (0,26 млн рыб в 1973 г.) нагуливались в 1974 и 1975 гг. при низкой температуре воды и высокой пищевой обеспеченности в первый и второй годы роста. Сеголетками нагуливались в 1974 г. одновременно с годовиками малочисленного поколения от нереста в 1972 г. 0,45 млн рыб и во второй год роста — с сеголетками малочисленного поколения от нереста в 1974 г. 0,46 млн рыб. Наиболее интенсивный рост наблюдался во второй год нагула, в результате сформировалась чешуя с большим ЧС при большом МР. ОЧС за два года роста также было большим, как и длина тела покатников, а масса тела достигла максимума.

Покатники 1978 г. от нереста малой численности в 1975 г. (0,53 млн рыб) нагуливались в 1976 и 1977 гг. также при низкой температуре воды и высокой пищевой обеспеченности в первый и второй годы роста. Следует отметить, что температура воды в 1976 г. (2,2°C) была близка к зафиксированной минимальной (2,1°C). Из-за очень низкой температуры воды рост сеголеток был замедленным, несмотря на высокую пищевую обеспеченность. Условия второго года роста были гораздо благоприятнее — температура воды повысилась (хотя и оставалась в пределах низкого диапазона); при высокой пищевой обеспеченности и отсутствии конкуренции со стороны сеголеток от нереста в 1976 г. 0,40 млн рыб сформировалась чешуя с большим ЧС при большом МР. ОЧС за два года было средним за счёт короткого сезона роста в первый год. Покатники 2+ скака 1978 г. были крупными.

Вариант **Вн** — большое межсклеритное расстояние (В) при малом числе склеритов (н) предполагает интенсивный рост малой продолжительности. Этот вариант реализован у покатников 1979 гг. от нереста малой численности рыб (0,40 млн) в 1976 г. Сеголетками они нагуливались одновременно с годовиками малочисленного поколения (от нереста в 1975 г. 0,53 млн рыб) при низкой температуре и высокой пищевой обеспеченности. В первый год роста сформировалось большое ЧС при среднем МР. Второй год роста проходил совместно с сеголетками поколения средней чис-

ленности (от нереста 0,75 млн рыб в 1977 г.) в условиях более холодного года при средней пищевой обеспеченности. В годы с более низкой температурой воды сезон активного роста короче, а эффективность использования корма на рост из-за низкой температуры выше. Поэтому продолжительность сезона роста второго года была короткой, что отразилось низким ЧС, но интенсивность роста, судя по МР, — высокой. Нетипичность чешуи покатников 1979 г. отмечали В.Ф. Бугаев с коллегами (Бугаев и др., 1989). За два года роста ОЧС характеризовалось средней величиной; покатники имели среднюю длину и массу тела.

Вариант **Нв** — малое межсклеритное расстояние (Н) при высоком числе склеритов (в) предполагает слабый, но продолжительный рост. Увеличение продолжительности сезона активного роста само по себе предполагает наличие большей изменчивости факторов среды. Данному варианту соответствовали покатники 1989 г. и 1990 г.

Покатники 1989 г. от нереста высокой численности (2,35 млн в 1986 г.) нагуливались в 1987 и 1988 гг. при высокой температуре и среднем уровне пищевой обеспеченности. При высокой температуре молоди требуется большее количество пищи из-за усиления интенсивности обмена; существовавший средний уровень пищевой обеспеченности на фоне высокой температуры был недостаточен для обеспечения большей интенсивности роста. Высокий прогрев озера увеличил продолжительность сезона нагула. При увеличении продолжительности нагула возрастает внутригодовая изменчивость биомассы зоопланктона и освещённости (влияющей на успешность захвата пищи). Кроме того, рассматриваемое поколение в течение двух лет роста находилось в условиях сильной конкуренции за пищу: первый год роста проходил совместно с годовиками от нереста ещё более высокой численности (3,42 млн рыб в 1985 г.), а второй год — совместно с сеголетками от нереста в 1987 г. 3,0 млн рыб. За первый год сформировалось среднее ЧС при малом МР. За второй год роста в силу продолжительного нагула, обусловленного ещё более высокой температурой воды, образовалось большое ЧС при малом МР. Слабая интенсивность роста явилась следствием недостаточной пищевой обеспеченности, усугублявшейся сильной внутривидовой конкуренцией. За два года роста сформировалось высокое ОЧС. Длина и масса тела покатников возраста 2+ были средними.

Покатники 1990 г. от нереста высокой численности (3,0 млн рыб в 1987 г.) нагуливались при высокой температуре, среднем уровне пищевой

обеспеченности и сильной конкуренции за пищу на протяжении двух лет роста, то есть условия нагула аналогичны условиям роста предшествующего поколения. В первый год роста сеголетки нагуливались совместно с годовиками от нереста 2,35 млн рыб в 1986 г. при высокой температуре и средней обеспеченности пищей. Во второй год роста нагуливались совместно с сеголетками от нереста 2,05 млн рыб в 1988 г. также при высокой температуре и средней обеспеченности пищей; в течение продолжительного сезона роста у них сформировалось высокое ЧС и малое МР. За два года роста сформировалось большое ОЧС. Покатники имели большую длину и среднюю массу тела.

Рассмотрение основных вариантов сочетания МР и ЧС во второй год нагула показало, что наиболее резко отличаются по условиям роста и качественным показателям покатников варианты **Нн** и **Вв**. При слабом росте малой продолжительности формируется малое число склеритов при малом межсклеритном расстоянии (**Нн**), а покатники имеют минимальные длину и массу тела. При интенсивном росте большой продолжительности (**Вв**) формировалось наибольшее число склеритов при большом межсклеритном расстоянии; покатники имели большую длину и массу тела. В условиях озера Курильское наиболее интенсивный рост молоди нерки наблюдался при максимальной пищевой обеспеченности, характерной для поколений минимальной численности, когда благодаря практическому отсутствию внутривидовой конкуренции за пищу молодь имела возможность выбора оптимальных мест нагула с подходящими кормовыми и температурными условиями. Это обстоятельство увеличивало продолжительность и эффективность нагула.

Интересно также сопоставление вариантов **Вн** (большое МР и малое ЧС) и **Нв** (малое МР и большое ЧС). Интенсивный рост малой продолжительности (**Вн**) и слабый рост большой продолжительности (**Нв**) в итоге дают покатников с близкой длиной и практически совпадающей массой тела, хотя структура чешуи различна.

Существующие различные системы классификации пресноводной зоны чешуи нерки азиатских стад (Бугаев, 1995), бассейна р. Камчатка (Крогиус, 1970; Бугаев, 1995), бассейна оз. Азабачье (Камчатка) (Коновалов и др., 1971; Коновалов, 1980), бассейна оз. Курильское (Селифонов, 1970а) и бассейна р. Паратунка (Zaporozhets, Zaporozhets, 2000) учитывают гораздо большее число факторов. Используемый подход не является попыткой классификации типов пресноводной зоны чешуи нерки

оз. Курильское, но рассмотрение различных вариантов соотношения регистрирующих структур (МР и ЧС) помогает понять механизм комплексного влияния условий нагула на формирование качественных показателей молоди нерки.

Анализ связи всех вариантов соотношения МР и ЧС с размерно-массовыми характеристиками покатников возраста 2+ показал, что при отдельных вариантах сочетаний ЧС и МР существует несоответствие ОЧС с длиной и массой тела и оно обусловлено различиями условий нагула в годы роста (табл. 4). Изменчивость условий роста в первый и второй годы является причиной недостаточно тесной связи между длиной тела (L) и ОЧС в озере Курильское.

Полученные результаты подтверждают вывод, полученный для молоди р. Камчатка (Бугаев, 1986), что размеры молоди не могут служить основной характеристикой для определения её возраста.

Характер второго года роста в целом определяет длину и массу тела покатников (рис. 9). Интенсивный рост большой и средней продолжительности (**Вв**, **Вс**) и средняя интенсивность роста большой продолжительности (**Св**) во второй год нагула приводит к появлению крупных покатников возраста 2+. Большее разнообразие условий нагула во второй год роста формировало покатников со средней длиной и массой тела: интенсивный рост малой продолжительности (**Вн**) или слабый рост большой продолжительности (**Нв**), слабый рост средней продолжительности (**Нс**) и средняя интенсивность роста как малой (**Сн**), так и большой продолжительности (**Св**). Плохие условия нагула приводили к угнетению роста и формированию мелких покатников. Наиболее ярким примером являются покатники 1997 г., характеризовавшиеся минимальными размерами, что было обусловлено низким темпом роста при малой его продолжительности (**Нн**).

Ранее Г.В. Никольским (1974) была описана изменчивость темпа роста молоди рыб в зависимости от численности популяции: темп роста особей в годы высокой численности популяции уменьшается, а в годы низкой численности – увеличивается. Рассмотрение связи МР и ЧС с численностью отнерестовавших рыб показало, что интенсивность роста (характеризуемая по МР) зависит от численности родителей ($y = ax^{-b}$; $R^2 = 0,629$; $n = 17$), а продолжительность роста (характеризуемая по ЧС) не зависит ($R^2 = 0,036$). Отсутствие связи для ЧС обусловлено тем, что продолжительность роста, помимо трофических условий, во многом зависит от абиотических факторов среды (температуры воды и освещённости).

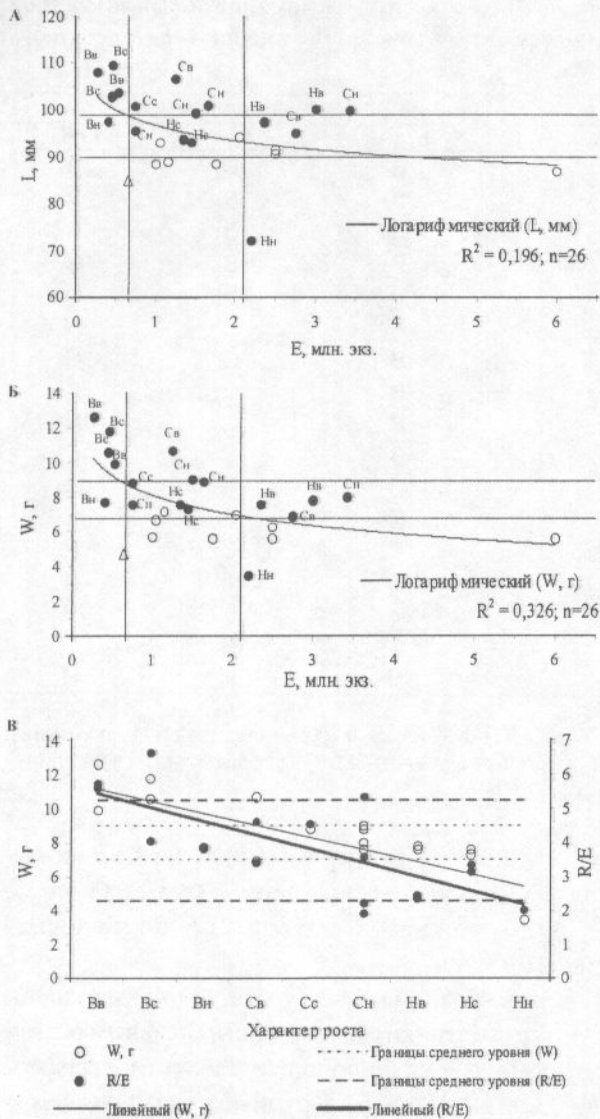


Рис. 10. Связь длины (L) и массы тела (W) покатников возраста 2+ с численностью родителей (E) (А–Б) и связь характера роста второго года с массой (W) тела покатников и кратностью возврата (R/E) поколения (В)

Примечания. 1. Характеристика диапазонов L , W , E и R/E дана в табл. 1.

2. На рис. 10А, Б заштрихованные точки соответствуют рассмотренным вариантам МР и ЧС второго года роста (представленным в табл. 3).

3. Светлые точки отражают данные за 1991–1996 и 1998–2000 гг., по которым отсутствуют опубликованные сведения по МР и ЧС. Треугольником обозначено поколение от нереста 1997 г. Горизонтальными и вертикальными линиями обозначены границы средних диапазонов W , L и E . На рис. 10В рассматриваются только опубликованные данные по характеру роста.

рации в море за счёт компенсаторного роста в условиях достаточной пищевой обеспеченности она быстрее росла и быстрее выходила из-под пресса хищников, поэтому дала высокую выживаемость. Е.А. Шевляков и В.А. Дубынин (2004) высказали предположение, что произошедшее во второй половине 1990-х годов сокращение численности во-

сточно-охотоморского минтая (в 6–8 раз) высвободило значительную часть кормовых ресурсов для молоди лососей и значительно увеличило выживаемость как молоди западно-камчатской нерки, так и других видов лососей в ранний морской период нагула. Данные траловых съёмок молоди лососей в море перед откочевкой на зимовку в открытые воды Тихого океана подтвердили это предположение (Karpenko et al., 2004).

Покатники от поколений нереста средней численности имели среднюю и низкую интенсивность роста при разной его продолжительности и характеризовались широким диапазоном длины и массы тела (рис. 10А, Б), зависящих от сочетания пищевой обеспеченности и температуры воды в годы роста. При средней массе тела выживаемость данных поколений (прослеженная по R/E) в основном средняя (рис. 10В).

Для поколений от нереста высокой численности характерны покатники со средней и низкой интенсивностью роста, независимо от продолжительности нагула. Длина их изменялась от малой до большой, но масса тела от малой до средней (рис. 10А, Б); кратность возврата таких поколений варьировала от низкой до средней (рис. 10В).

Большая вариабельность выживания в ранний морской период обусловлена в значительной мере трофическими условиями. Дифференциация по скорости роста нерки имеет генетическую основу. Исследование связи скорости роста с гетерозиготностью по локусу, кодирующему синтез аллозимов фосфоглюкомутазы, показало, что в оз. Курильское у мелких покатников возраста 2+ наблюдается дефицит гетерозигот, а у крупных — избыток (Варнавская, Дубынин, 1987). Степень реализации потенциальных возможностей роста зависит от условий среды, поэтому доля быстро-, средне- и медленно растущих рыб в популяции, возможно, изменяется в зависимости от их выживания.

Для поколений низкой численности характерны крупные покатники. При низкой численности пищевая обеспеченность обычно высокая и позволяет наиболее полно реализовывать потенциальные возможности роста молоди с большим количеством гетерозигот. Такая молодь имеет повышенную скорость роста (что отражает большое межклеточное расстояние). Крупные покатники после миграции имеют более высокую выживаемость в ранний морской период, в дальнейшем им требуется меньшее время для достижения половозрелости, что также увеличивает выживаемость. Увеличение доли быстрорастущих и раносозреваю-

щих рыб характерно для 1970-х гг., когда численность стада нерки была низкой (Селифонов, 1988; Milovskaya, Selifonov, 1994).

Для поколений высокой численности характерны средние и мелкие покатники. Среди них может находиться как молодь с избытком гетерозигот, для быстрого роста которой отсутствовали условия в пресноводный период жизни, так и молодь с дефицитом гетерозигот. Молодь с избытком гетерозигот при нагуле в озере в условиях низкой пищевой обеспеченности не может в полной мере реализовать возможности роста. В случае дефицита пищи такая молодь, вероятно, имеет более высокую смертность на самом раннем этапе жизни. Возможно, доля молоди с избытком гетерозигот в поколениях высокой численности снижается, так как быстрый рост требует более высокой пищевой обеспеченности. Но после ската, если она попадает в благоприятные пищевые условия, то за счет компенсаторного роста быстрее выходит из-под пресса хищников, в результате увеличивается её выживаемость. Покатники с дефицитом гетерозигот обладают медленным ростом, для обеспечения которого требуется меньшее количество пищи, и они начинают доминировать в поколениях высокой численности. После ската они продолжают медленно расти и в море, что приводит к увеличению срока достижения половозрелости. Это подтверждается данными М.М. Селифопова (1986) — при увеличении численности родителей в возврате снижается доля рыб возраста 2,2 и возрастает доля рыб возраста 2,3.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На материалах 1975–2000 гг. проведена оценка влияния условий нагула молоди озерновской нерки в первый и второй годы роста на регистрирующие структуры чешуи, качественные показатели покатников и кратность возврата производителей. Температура воды определяет продолжительность сезона нагула молоди. Пищевая обеспеченность молоди нерки зависит от биомассы ракообразных, её прироста (продукции), температуры воды (определяющей скорость прироста биомассы ракообразных) и количества родителей смежных лет нереста, потомство которых нагуливается одновременно в возрасте 0+ и 1+. Уровень пищевой обеспеченности молоди в пелагиали озера в большей степени зависит от численности родителей и, соответственно, их потомства, что указывает на ограниченную нагульную ёмкость водоёма.

Условия нагула влияют на рост молоди и отражаются на регистрирующих структурах чешуи —

числе склеритов и межсклеритном расстоянии. Количество склеритов отражает продолжительность сезона нагула. Совместное нелинейное влияние температуры воды и пищевой обеспеченности на число склеритов сильное: в первый год роста ($R^2 = 0,795$), во второй год ($R^2 = 0,866$). Ширина межсклеритного расстояния характеризует интенсивность роста; у молоди озерновской нерки межсклеритное расстояние положительно коррелирует с пищевой обеспеченностью и отрицательно — с температурой. Наибольшее межсклеритное расстояние формируется при высокой пищевой обеспеченности. Малое межсклеритное расстояние формируется, когда обеспеченность пищей не соответствует возросшей потребности организма при повышении температуры. Совместное нелинейное влияние трофических и термических условий нагула на скорость роста молоди (характеризуемое по межсклеритному расстоянию) сильное: в первый год роста ($R^2 = 0,809$), во второй год ($R^2 = 0,845$).

Интенсивность роста молоди зависит от численности родителей ($R^2 = 0,629$). На продолжительность роста численность родителей влияния практически не оказывает. Это обусловлено тем, что кроме трофических условий, продолжительность роста во многом зависит от абиотических факторов среды — температуры воды и освещённости.

Масса тела покатников основной доминирующей возрастной группы 2+ более тесно связана с пищевой обеспеченностью, нежели показатели структуры чешуи. Покатники с одинаковой массой тела могут иметь разное количество склеритов и разное межсклеритное расстояние в зависимости от соотношения температуры воды и пищевой обеспеченности. Характер первого года роста не влияет на размеры покатников, кроме случаев, когда условия нагула первого года намного благоприятнее условий второго года. Характер второго года роста определяет длину и особенно массу тела покатников, влияющую на их выживаемость в ранний морской период.

Высокая интенсивность роста характерна для поколений низкой численности. Покатники при этом, как правило, имеют большую длину и массу тела. Они обычно обеспечивают среднюю и высокую кратность возврата, что приводит к восстановлению численности стада. Покатники со средней и низкой интенсивностью роста характерны для поколений от нереста средней численности. Размеры их могут изменяться в широком диапазоне. При средней массе тела они дают среднюю кратность возврата. Для поколений от нереста высокой численности обычны покатники со средней и низкой интенсивностью рос-

та, длина которых может изменяться от малой до большой, а масса тела — от малой до средней. Поколения от нереста высокой численности обеспечивают среднюю и низкую кратность возврата.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает огромную признательность д.б.н. В.И. Карпенко, д.б.н. О.М. Запорожцу, д.б.н. Н.В. Кловач (ВНИРО), к.б.н. Б.Б. Вронскому, к.б.н. Е.Г. Погодаеву и к.б.н. Е.А. Шевлякову, к.б.н. А.В. Буслову за проявленный интерес, оказание помощи, дружеское участие и критические замечания и с.н.с. В.А. Дубынину — за многолетнее сотрудничество и помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бретт Дж.Р.* 1983. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. Пер. с англ. Под ред. У. Хоара, Д. Рендолла, Дж. Бретта. М.: Лёгк. и пищ. пром-сть. С. 275–345.
- Бретт Дж.Р., Гроувс Т.Д.Д.* 1983. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. Пер. с англ. Под ред. У. Хоара, Д. Рендолла, Дж. Бретта. М.: Лёгк. и пищ. пром-сть. С. 203–274.
- Бугаев В.Ф.* 1976. К вопросу о дифференциации субзолятот красной в бассейне оз. Курильское // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИПРО. Вып. 7. С. 88–101.
- Бугаев В.Ф.* 1981. О времени образования первого годового кольца на чешуе молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 2 (127). С. 284–292.
- Бугаев В.Ф.* 1983. Некоторые вопросы формирования чешуи нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) озера Азабачье (Камчатка) в пресноводный период жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 3. С. 412–418.
- Бугаев В.Ф.* 1986. О дополнительных зонах на чешуе и особенностях линейного роста молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 1. С. 87–93.
- Бугаев В.Ф.* 1991. К вопросу о факторах, влияющих на возобновление сезонного роста у молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в озёрах // Исслед. биол. и динамики численности промысл. рыб Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский. Вып. I. Ч. I. С. 38–45.
- Бугаев В.Ф.* 1992. Возрастная структура азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* и методические аспекты её оценки // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 3. С. 36–51.
- Бугаев В.Ф.* 1995. Азиатская нерка. М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.* 1991. О сезонных ритмах роста и скорости формирования склеритов на чешуе молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в пресноводный период жизни в озёрах Азабачье и Курильское (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 3. С. 423–432.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.* 1999. Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки (*Oncorhynchus nerka*), мигрирующих из оз. Курильского (р. Озерная) и оз. Азабачьего (р. Камчатка) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 126. Ч. II. С. 383–400.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.* 2000. Факторы, определяющие длину и массу тела смолтов нерки (*Oncorhynchus nerka*), мигрирующих из оз. Курильского (р. Озерная) и оз. Азабачьего (р. Камчатка). Анализ методом пошаговой регрессии // Докл. Рос.-америк. конф. по сохранению лососевых. Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей. Хабаровск. С. 35–49.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.* 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. Ч. II. С. 679–757.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Носова И.А.* 1989. Межгодовая изменчивость структуры центральной части чешуи производителей нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Курильское (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 387–398.
- Бугаев В.Ф., Базаркина Л.А., Дубынин В.А.* 1993. Межгодовая изменчивость роста чешуи транзитной и аборигенной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от кормовых и температурных условий в оз. Азабачье (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 5. С. 651–658.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Миловская Л.В.* 1995. О влиянии численности циклопов *Cyclops scutifer* и дафний *Daphnia longiremis* на рост молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Курильское // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 343–348.
- Ваганов Е.А.* 1978. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 137 с.

- Варнавская Н.В., Дубынин В.А. 1987. Уровень гетерозиготности по локусу фосфоглюкомутазы и его связь со скоростью роста у молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) на разных этапах жизненного цикла // Материалы III Всес. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. Генетич. исслед. морск. гидробионтов. М.: ВНИРО. С. 36–43.
- Введенская Т.Л. 1995. Питание сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) на мелководье некоторых озёр Камчатки // Исслед. биол. и динамики числ. промысл. рыб Камч. шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 3. С. 145–147.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2001. Роль донной фауны беспозвоночных озера Курильское в питании молоди нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 518–524.
- Винберг Г.Г., Печень Г.А., Шушкина Э.А. 1965. Продукция планктонных ракообразных в трёх озёрах разного типа // Зоол. журн. Т. 44. С. 114–119.
- Волкова Л.А. 1973. Влияние освещённости на доступность кормовых организмов некоторым рыбам оз. Байкал // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 4 (81). С. 709–722.
- Волкова Л.А. 1984. Экологические аспекты поведения рыб озера Байкал // Биологические ресурсы Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С. 217–235.
- Дубынин В.А. 1986. Связь размерно-весовых показателей покатной молоди с численностью поколений и производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Курильское (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 6. С. 1023–1026.
- Дубынин В.А., Бугаев В.Ф. 1988. Изменчивость качественных показателей смолтов нерки в связи с фертилизацией // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток. ТИНРО. С. 83–104.
- Дубынин В.А., Бугаев В.Ф. 2004. Качественные показатели смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* стада р. Озерная в 1965–1973 и 1991–2002 годы и особенности структуры пресноводной части чешуи рыб поколения 1994 года // Докл. IV науч. конф. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. (Петропавловск-Камчатский, 17–18 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 33–46.
- Егорова Т.В. 1967. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) бассейна р. Озерной // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 19 с.
- Егорова Т.В. 1970а. Размножение и развитие красной в бассейне р. Озерной // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 73. С. 39–53.
- Егорова Т.В. 1970б. Об отсутствии сезонных группировок у красной бассейна реки Озерной // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Магадан. Т. 78. С. 43–47.
- Егорова Т.В., Крогиус Ф.В., Куренков И.И., Семко Р.С. 1961. Причины колебаний численности красной р. Озерной // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 3. С. 439–447.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 237 с.
- Коновалов С.М., Ильин В.Е., Щербинин Г.Я. 1971. Особенности строения чешуи молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) локального стада озера Азабачьего. // Вопр. ихтиол. Т. 11. Вып. 1. С. 77–91.
- Крогиус Ф.В. 1961. О связях темпа роста и численности красной // Тр. совещания по динамике численности рыб. М. Изд-во АН СССР. С. 132–146.
- Крогиус Ф.В. 1970. О различных типах чешуи красной (*Oncorhynchus nerka* (Walb.)) в бассейне р. Камчатка и времени образования годового кольца // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 74. С. 67–80.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. 1987. Тихоокеанский лосось (нерка) в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). Л.: Наука, 200 с.
- Крохин Е.М. 1958. Колебания кормности оз. Курильского в связи с изменением численности красной, нерестующей в озере // Техн.-экон. бюл. Камч. совнархоза. № 6. С. 28.
- Куренков И.И. 1975. Жизненный цикл *Daphnia longiremis* Sars в оз. Дальнем (Камчатка) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 97. С. 115–128.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 178 с.
- Миловская Л.В., Максименко В.П. 2001. Способ реконструкции продукции ракообразных в Курильском озере (южная Камчатка) на основе данных

- по температуре водоёма и биомассе ракообразных. (Калининград, 16–23 сентября 2001 г.) // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. об-ва РАН. Т. 1. Калининград. С. 256–257.
- Мина М.В. 1967. Исследование зависимости между весом отолита (*sagitta*) и длиной особи в популяциях трески Баренцева и Белого морей // Биол. науки. № 9. С. 26–31.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Николаев А.С. 1988. Некоторые результаты исследований экологии вертикального распределения пелагической молоди нерки до и после фертилизации озера Курильского // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток. ТИНРО. С. 65–82.
- Николаев А.С., Максименко А.И., Дудников Ю.Ф. 1982. Эхометрическая съёмка молоди красной в оз. Курильском // Рыбн. хоз-во. № 4. С. 43–44.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 337 с.
- Носова И.А. 1972. Суточные миграции *Cyclops scutifer* (Copepoda, Cyclopoidea) в Курильском озере (Камчатка) // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 10. С. 1457–1467.
- Носова И.А. 1988. Биология и динамика численности *Daphnia longiremis* Sars в озере Курильском // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток. ТИНРО. С. 38–50.
- Погодаев Е.Г. 1993. Значение пресноводного периода в формировании цикличности поколений нерки (*Oncorhynchus nerka*) оз. Дальнего // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. II. Петропавловск-Камчатский. С. 107–116.
- Пономарёв В.П., Тарасов В.И., Минятов В.К. 1986. Водный баланс озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (южная Камчатка). Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 51–67.
- Селифонов М.М. 1970а. О структуре чешуи молоди красной Курильского озера // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 74. С. 94–100.
- Селифонов М.М. 1970б. Вопросы роста молоди красной озера Курильского // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 33–41.
- Селифонов М.М. 1974. Изменчивость роста молоди красной озера Курильского // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Петропавловск-Камчатский. Т. 90. С. 49–69.
- Селифонов М.М. 1975. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 23 с.
- Селифонов М.М. 1986. Характеристика современного состояния стада озерновской красной // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. С. 10–20.
- Селифонов М.М. 1988. Некоторые черты биологии и колебания численности нерки бассейна реки Озерной (Камчатка) // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток. ТИНРО. С. 114–129.
- Суворов Е.К. 1940. Основы общей ихтиологии. Ленинград: Издание Лен. гос. ун-та, 433 с.
- Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2002. Межгодовая динамика кислорода и биогенов в оз. Курильское в 1980–2000 гг. Исследования водных и биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 7–18.
- Хуатт К.Д. 1983. Стратегия питания // Биоэнергетика и рост рыб. Пер. с англ. Под ред. У. Хоара, Д. Рендолла, Дж. Бретта. М.: Лёгк. и пищ. промышленность. С. 70–111.
- Шевляков Е.А., Дубынин В.А. 2004. Влияние численности охотоморского минтая на состояние запасов западнокамчатских лососей // Тез. докл. IX Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (Мурманск, 19–21 октября 2004 г.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 140–141.
- Blaxter J.H.S. 1970. Light // In "Marine Ecology" (O. Kinne, ed.). Vol. 1, Part 1. Wiley. New York. P. 213–320.
- Brett J.R., Shelbourn J.E., Shoop C.T. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size // J. Fish. Res. Board Can. 26. P. 2363–2394.
- Burgner R.L., C.J. DiCostanzo, R.J. Ellis, G.Y. Harry, W.L. Hartman, O.E. Kerns, O.A. Mathisen and W.F. Royce. 1969. Biological studies and estimates of optimum escapements of sockeye salmon in the major river systems in southwestern Alaska // U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull. 67(2): 405–459.
- Clutter R.I., Whitesel L.E. 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales. Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. Bull. IX. New Westminster. B.C. Canada, 159 p.

- Fukuwaka M.* 1998. Scale and otolith patterns prove growth history of Pacific salmon. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. № 1. P. 190–198.
- Fukuwaka M. and M. Kaeriyama.* 1997. Scale analyses to estimate somatic growth in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. P. 631–636.
- Karpenko V.I., Kovalenko M.N., Erokhin V.G., Kislyakov V.P., Adamov A.A., Dekshstein A.V., Subbotin S.I., Smorodin V.P., and Kim E.D.* 2004. The use of special-purpose rope trawl 54.4/192 m for studying biology and of juvenile pacific salmon foraging in fall season. 14 p. // In NPAFC. Annual Report-2004.
- Koenings J.P. and R.D. Burkett.* 1987. Population characteristics of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) smolts relative to temperature regimes, euphotic volume, fry density, and forage base within Alaskan lakes / H.D. Smith, L. Margolis and C.C. Wood [ed.] Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Aquat. Sci. 96. P. 216–234.
- McBride J.R., Idler D.R., Jones E.E. and Tomlinson M.* 1962. Olfactory perception in juvenile salmon. I. Observations on response of juvenile sockeye to extracts of food // J. Fish. Res. Board Can. V. 19. P. 327–334.
- Kyle G.B., Koenings J.P., and Barret B.M.* 1988. Density-dependent, trophic level responses to an introduced run of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Frazer Lake, Kodiak Island, Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45. P. 856–867.
- Milovskaya L.V.* 2002a. The influence of climate changes and sockeye escapement on state of ecosystem in the Kurile Lake (south Kamchatka). NPAFC doc. 648. P. 11.
- Milovskaya L.V.* 2002b. The influence of climate changes on the ecosystem carrying capacity in Kurile Lake. // North Pacific Marine Science Organization. XI Annual Meeting. October 18–26, 2002. Qingdao, People's Republic of China. P. 120–121.
- Milovskaya L.V., M.M. Selifonov.* 1994. The influence of sockeye salmon abundance on forage base of spawning-rearing lakes of Kamchatka // Salmon Report Series 37. February 1994. Tokyo. P. 302–309.
- Milovskaya L.V., M.M. Selifonov, and S.A. Synyakov.* 1998. Ecological functioning of lake Kuril relative to sockeye salmon production // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. Vancouver, Canada. № 1. C. 434–442.
- Ricker W.E.* 1954. Stock and recruitment // J. Fish. Res. Board Can. 9. P. 559–623.
- Ricker W.E.* 1962. Comparison of ocean growth and mortality of sockeye salmon during their last two years // J. Fish. Res. Board Can. 19. P. 531–560.
- Robinson D.G., W.E. Barraclough.* 1978. Population estimates of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in a fertilized oligotrophic lake // J. Fish. Res. Board Can. (35)6. P. 851–860.
- Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V.* 2000. Using the coordinates of some character points of scales for differentiation of Pacific salmon stocks. N. Pac. Anadr. Fish comm. Bull. № 2. P. 325–329.