

КОМИТЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО РЫБОЛОВСТВУ  
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)

---

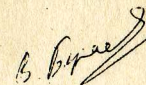
На правах рукописи  
УДК 597.08.553.591.4.5

БУГАЕВ ВИКТОР ФЕДОРОВИЧ

АЗИАТСКАЯ НЕРКА  
ONCORHYNCHUS NERKA (WALBAUM)  
(пресноводный период жизни, структура локальных стад,  
динамика численности)

Специальность - 03.00.10 - ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук



Москва - 1994



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Нерка - один из особо ценных видов тихоокеанских лососей. Наиболее многочисленна по тихоокеанскому побережью Северной Америки, где воспроизводится в среднем 80-85 % всех запасов нерки; на долю Азии приходится, соответственно, 20-15 % (Forrester, 1987).

Нерка - очень интересный, хорошо структурированный и дифференцируемый по отдельным популяциям вид, и многие теоретические задачи рационального использования тихоокеанских лососей могут быть, в известной мере, решены на нем. Еще Л.С.Берг (1948) подчеркивал неординарность и высокую структурированность нерки, выделяя у нее отдельные формы.

Нерка - один из наиболее изученных видов рыб. Число научных публикаций по ней уже превысило 10 тысяч. Хорошая изученность нерки также способствует использованию этого вида в качестве модельного для разработки, решения и совершенствования фундаментальных теоретических проблем в ихтиологии. Понятно, что теоретические вопросы воспроизводства, роста, межгодовой и географической изменчивости структуры, дифференциации популяций, динамики численности, рационального использования - в популяциях лососей и других рыб легче решать на хорошо изученных объектах, к которым, без сомнения, относится и нерка.

Однако изученность разных популяций нерки неодинакова. Наибольшее число опубликованных работ в настоящее время посвящено нерке наиболее крупных или небольших модельных водоемов. Многие второстепенные популяции, имеющие местное промысловое значение, в настоящее время еще изучены явно недостаточно, что не позволяет пока создать стройную модель биологии и динамики численности популяций нерки в пределах ее ареала. Этому препятствует отсутствие единой методологии и программы изучения этого вида, которые бы объединяли и координировали усилия ученых различных стран, хотя в этом направлении в последние 10-15 лет заключаются соглашения и делаются попытки координации работ между учеными Канады, России, США и Японии.



Работа выполнена в Камчатском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО) Комитета РФ по рыболовству (г.Петропавловск-Камчатский).

Официальные оппоненты:

- Доктор биологических наук С.П.Воловик
- Доктор биологических наук Л.Б.Кляшторин
- Доктор биологических наук Г.Г.Новиков

Ведущее учреждение - Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова Российской Академии наук

Защита \_\_\_\_\_ часов  
логи Д.1  
института  
10714  
ВНИРО  
С ди  
Автс  
Уче  
Спе  
кан

4 г. в  
о ихтио-  
тельском  
:  
17,  
ВНИРО.  
афьева



Численность популяций тихоокеанских лососей (особенно видов с длительным пресноводным периодом жизни - нерка, чавыча, кижуч, сима) определяется численностью и выживаемостью молоди, преимущественно в первый год ее жизни в реке, или озере (Никольский, 1974; Burgner, 1991). Поэтому, лососевые рыбы, как типичные представители северных экосистем, могут служить индикатором их состояния и объектами экологического мониторинга и прогноза (Савваитова, 1989). В современных условиях, актуальность периодической оценки общей изученности наиболее важных промысловых видов рыб (в данном случае нерки) возрастает.

Имеющиеся в настоящее время обобщения по биологии нерки (Nanamura, 1966; Foerster, 1968; Burgner, 1991), не ликвидируют дефицита современной информации об особенностях биологии азиатской нерки прежде всего потому, что они написаны специалистами по нерке американского региона и авторы не располагали какими-либо значительными первичными материалами по нерке Азии.

По нерке азиатского побережья имеющиеся сводные работы были посвящены только нерке отдельных локальных стад (Крохин, Крогиус, 1937; Крогиус и др., 1969; Коновалов, 1980; Бирман, 1986; Крогиус и др., 1987) и их авторы не ставили своей целью дать сравнительной общей картины, биологии и структуры локальных стад нерки в этом регионе<sup>1</sup>).

1) Под термином "локальное стадо" мы подразумеваем популяцию или группу популяций любого вида лососей, к которым применима единая тактика или стратегия промысла (Кузнецов, Мина, 1982), приуроченных к строго определенным нерестилищам и местам обитания в пресных водах (озеро, река, приток реки). Рыбы всего бассейна реки образуют локальное стадо данного водоема, которое может состоять из ряда локальных стад второго порядка и т.д. Последние, если их особи имеют сходную биологию в течение пресноводного периода жизни, объединены нами в группировки локальных стад второго порядка. Ниже, для простоты изложения, в некоторых случаях будем говорить о "стадах" и "группировках".

Цель и задачи исследования. Основная цель настоящей работы - на фоне широкого многостороннего анализа структуры стад азиатской нерки (от Южных Курильских островов до Чукотки - рис.1, 2), основанного на собственных многолетних исследованиях, подробно рассмотреть особенности пресноводного периода жизни, структуру и динамику численности стад нерки рек Камчатка и Озерная, в отдельные годы дающих до 90-95 % всего улова нерки в Азии. То есть, основная цель - это показать общую картину биологии данного вида в регионе.

При выполнении работы были поставлены следующие задачи:

- Изучить пространственную структуру стад нерки р.Камчатка и Озерная.

- С целью уточнения методики определения продолжительности пресноводного периода жизни, по структуре чешуи определить сезонные ритмы и особенности сезонного роста роста сеголетков и годовиков нерки в бассейне р.Камчатка и оз.Курильское (р.Озерная).

- Охарактеризовать скат и провести анализ многолетних возрастных, размерно-весовых, половых и др. характеристик смолтов нерки, мигрирующих из оз.Азабачье (нагуливается 50-70 % всей молоди нерки бассейна р.Камчатка) и оз.Курильское.

- Рассмотреть особенности питания молоди нерки в бассейне р.Камчатка, ее пищевых конкурентов, а также получить представление об особенностях питания молоди нерки в оз.Курильское.

- По анализу структуры чешуи молоди и производителей нерки изучить межгодовую изменчивость роста в зависимости от кормовых и температурных условий в главных выростных водоемах азиатской нерки - оз.Азабачье и оз.Курильское.

- Выяснить межгодовую изменчивость зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. нерки р.Камчатки, как показателя, используемого для идентификации стад и группировок стад 2-го порядка, отражающего межгодовую изменчивость кормовых условий для молоди.



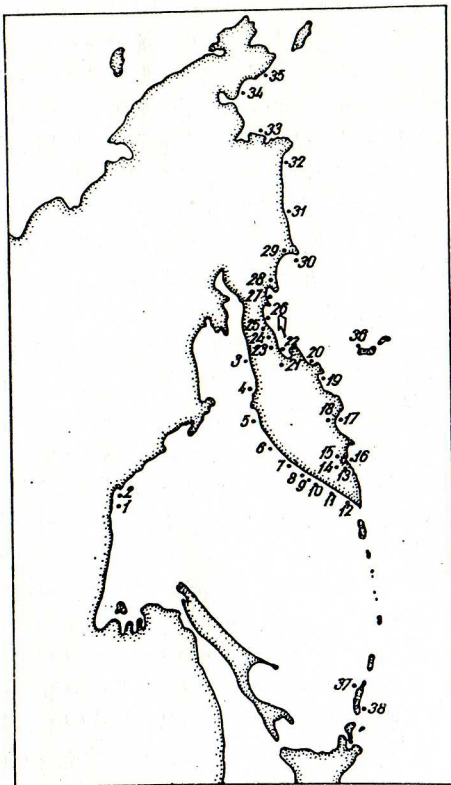


Рис.1. Основные районы воспроизводства, места сбора производителей и половозрелых особей азиатской нерки.

- 1 - р.Охота, 2 - р.Кухтуй, 3 - р.Палана, 4 - р.Тигиль,
- 5 - р.Хайрюзова, 6 - р.Ича, 7 - р.Крутогорова, 8 - р.Воровская,
- 9 - р. Кихчик, 10 - р.Утка, 11 - р.Большая, 12 - р.Озерная (оз.Курильское),
- 13 - оз.Дальнее (бас.р.Паратунка), 14 - оз.Ближнее (бас.р.Паратунка),
- 15 - р.Авача, 16 - р.Лиственичная, 17 - р.Тихая, 18 - р.Кроноцкая (оз.Кроноцкое),
- 19 - р.Камчатка, 20 - р.Столбовая, 21 - р.Маламвайм, 22 - р.Хайлюля,
- 23 - р.Ивашка, 24 - р.Карага, 25 - р.Тымлат, 26 - р.Кичига,
- 27 - р.Авьяваям, 28 - р.Култушная, 29 - р.Апука,
- 30 - р.Ананापильген, 31 - р.Укэляят, 32 - р.Майнопильген,
- 33 - р.Туманская, 34 - р.Сеутакан (оз.Сеутакан), 35 - р.Аччен (оз.Аччен),
- 36 - р.Саранная (оз.Саранное), 37 - р.Сопочная (оз.Сопочное),
- 38 - р.Урумбет (оз.Красивое).

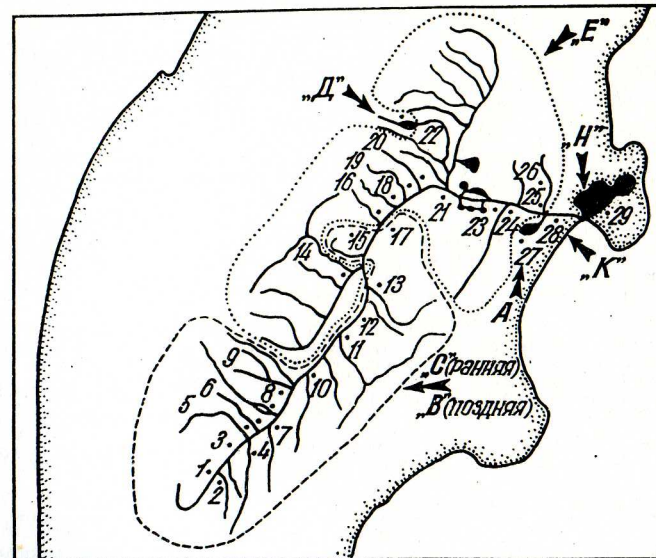


Рис.2. Локальные стада и группировки локальных стад нерки 2-го порядка, выделяемые в бассейне р.Камчатка.

- 1 - р.Камчатка у с.Пушино, 2 - р.Кашкан, 3 - р.Камчатка у с.Шаромы,
- 4 - р.Кавыча, 5 - р.Андреановка, 6 - р.Жупанка, 7 - р.Вахвина (Валагина),
- 8 - р.Кирганик, 9 - р.Кимитина, 10 - р.Китильгина, 11 - р.Шапина, 12 - реокрен "р.Николка",
- 13 - р.Толбачик, 14 - р.Быстрая-Козыревка, 15 - р.Шехлун, 16 - р.Крерук,
- 17 - лимнокрен "оз.Ушковское", 18 - р.Крюки, 19 - р.Половинная,
- 20 - р.Белая, 21 - р.Еловка, 22 - оз.Двухюрточное, 23 - р.Большая Хапица,
- 24 - р.Малая Хапица, 25 - р.Радуга, 26 - оз.Низовцево (бас.р.Радуга),
- 27 - оз.Азабачье, 28 - оз. Курсин, 29 - р.Солдатская (бас. оз.Нерпичье).



- С учетом результатов анализа структуры чешуи всей азиатской нерки и учетом факторов, влияющих на формирование структуры чешуи молоди из рек Камчатка и Озерная, разработать методические аспекты определения продолжительности пресноводного периода жизни у нерки.

- Изучить географическую и, где это возможно, межгодовую изменчивость структуры стад азиатской нерки (возраст, длина, вес, плодовитость и др.).

- Показать основные особенности динамики численности наиболее значительных стад азиатской нерки.

- Изложить перспективы естественного и искусственного воспроизводства азиатской нерки.

Научная новизна. Данная диссертация является первой обобщающей сводкой по основным чертам биологии 38 локальных стад азиатской нерки. На многолетних материалах рассмотрена межгодовая изменчивость структуры и численности двух крупнейших стад нерки - р.Камчатка и р.Озерная.

Разработан и апробирован подход комплексного изучения биологии и экологии пресноводного периода жизни нерки по анализу сезонного и межгодового роста структуры чешуи, линейного роста особей, формированию дополнительных образований на чешуе, анализу миграций и зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp.

На примере р.Камчатка, изучена пространственная организация сложноструктурированного стада нерки, что позволило выделить в бассейне этой реки ряд стад и группировок стад нерки 2-го порядка, отличающихся особенностями биологии и динамики численности. Это меняет теоретические принципы рационального использования запасов нерки данной реки.

Рассмотрены широтные градиенты и межгодовые колебания ряда структурных характеристик азиатской нерки.

Показаны конкретные примеры эндогенного и экзогенного влияния на рост молоди нерки, что углубляет теоретические представления об особенностях роста рыб.

Обсуждены теоретические возможности управления численностью основных стад азиатской нерки с помощью режима рацио-

нальной регуляции численности и фертилизации водоемов.

Практическая значимость работы:

- Даны рекомендации по рациональному использованию запасов азиатской нерки.

- Разработана оригинальная методика прогнозирования нерки р.Камчатка, основанная на суммировании колебаний численности структурных компонентов всего стада нерки бассейна р.Камчатка.

- Разработаны практические рекомендации по определению возраста нерки, основанные на анализе особенностей роста особей, и впервые определена возрастная структура подавляющего большинства стад азиатской нерки.

- Приведен большой фактический материал по структурным характеристикам производителей наиболее важных стад азиатской нерки.

- В случае искусственной фертилизации выростных водоемов нерки, предложено использовать структуру чешуи в качестве индикатора условий нагула до ската.

- Определены обоснованные перспективы искусственного и естественного воспроизводства азиатской нерки.

Апробация работы. Основные положения диссертации многократно докладывались на коллоквиумах Отдела лососевых рыб и отчетных ежегодных сессиях Камчатского отделения ТИНРО (ныне КамчатНИРО) и ТИНРО (г.Владивосток), кафедре ихтиологии МГУ (1983), биологической станции "Радуга" ДВО АН СССР (1982, 1991), на двух Всесоюзных совещаниях по лососевым рыбам (Ленинград, 1983; Тольятти, 1988), Всесоюзной конференции по теории формирования численности и рационального использования промысловых рыб (Москва, 1982), Всесоюзном совещании по биологическим проблемам Севера" (Магадан, 1983), Всесоюзном совещании "Вид и его продуктивность в ареале" (Свердловск, 1984), шести международных совещаниях (Южно-Сахалинск, 1978, 1989; Нанаймо, Канада, 1985, 1987; Анкоридж, США, 1989; Петропавловск-Камчатский, 1991).

Публикации. По теме диссертации опубликовано и сдано в



печатать 53 научные работы общим объемом 31 п.л. Помимо этого, в настоящее время в печати находится монография "Азиатская нерка" объемом 30 п.л., одновременно издающаяся на русском и английском языках в России и Канаде.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 12 глав, заключения, основных выводов, списка литературы включающего 713 названий отечественных и зарубежных авторов - Том I. В работе имеется 134 рисунка, 71 таблица, приложение (30 таблиц) - Том II. Общий объем рукописи 835 стр. Структура автореферата в основном соответствует структуре диссертации (объединены некоторые разделы и подразделы 8-11 глав).

#### СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

##### ГЛАВА 1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ НЕРКИ

Нерка воспроизводится в реках, впадающих в Тихий океан, от южнокалифорнийской р.Кламатч до северной части Берингова моря в Северной Америке и от севера о.Хоккайдо до северной части Берингова моря в Азии; в реках бассейна Японского моря она отсутствует (Берг, 1984; Nikita, 1962; Foerster, 1968, Черешнев, 1990).

Продолжительность пресноводного периода жизни у проходной нерки колеблется от 0+ до 3+ (чаще 1+ - 2+) лет, морского 1+ - 4+ (чаще 3+ ) лет (Крогиус, Крохин, 1956; Burgner, 1991 и др.). Образует карликовую и жилую формы, созревающие без выхода в море в возрасте 2+ - 6+ лет (Куренков, 1979; Крогиус и др., 1987; Burgner, 1991).

##### ГЛАВА 2. СТРУКТУРА ВИДА У НЕРКИ

В настоящее время вид эволюционистами рассматривается состоящим из множества популяций (субъединиц), которые играют роль "единиц эволюции" - совокупностей особей, выступающих в процессе эволюции как нечто целое (Dobzhansky, 1950, 1955, 1970; Шварц, 1967; Майр, 1968; Тимофеев-Рессовский и др., 1973; Шапошников, 1974; Мина, 1980).

Виды, по Ф.Добжанскому (Dobzhansky, 1950, 1970), распадаются на комплексы "менделевских популяций" (Wright, 1931)

разной иерархии - подвиды, расы, локальные популяции разных рангов. Менделевская популяция - это то сообщество особей вида, размножающегося половым путем, внутри которого происходит спаривание, т.е. имеется общий генофонд (Dobzhansky, 1970); эволюционные процессы, происходящие в любой ее части, способны влиять на судьбу целого (Dobzhansky, 1955).

Мы присоединяемся к точке зрения (Мина, 1980), что иерархия менделевских популяций в понимании Ф.Добжанского (Dobzhansky, 1950, 1955, 1970) наиболее полно соответствует ситуациям, наблюдаемым в природе.

Наиболее крупной популяционной единицей является вид, а наиболее мелкой - совокупность особей, которая в отдельные периоды своего существования может быть представлена даже семьей или парой производителей. Популяции верхней иерархии более устойчивы во времени и репродуктивно более изолированы, чем нижней.

"Популяция" - термин, имеющий в первую очередь эволюционно-генетический смысл. Под стадом целесообразно понимать популяцию или группу популяций, к которым применяется единая тактика или стратегия промысла (Кузнецов, Мина, 1982).

Нерка в пределах ареала имеет прерывистое распространение и представлена локальными стадами (изолятами), существование которых в настоящее время никем не оспаривается (Foerster, 1968; Коновалов, 1971, 1980; Смирнов, 1975; Burgner, 1991).

По срокам и стадиям размножения у нерки в ряде случаев выделяют сезонные расы, перерыв между сроками нереста которых обычно составляет 15-20 дней: раннюю (весеннюю) и позднюю (летнюю).

Для нерки мы рассматриваем сезонные расы как структурные компоненты локальных стад разной степени сложности, подобно тому, как это делает С.М.Коновалов (1972, 1980). Основанием, на наш взгляд, может служить то, что четко различающиеся сезонные расы нерки, ввиду крайней малочисленности одной из них, наблюдаются не у всех стад первого порядка (Егорова, 1970; Коновалов, 1980) и могут практически сводиться к одной у нескольких стад более низких порядков (Остроумов, 1975;



Бугаев, 1986), а также существование нескольких форм поздней сезонной расы (Берг, 1948; Остроумов, 1965; Смирнов, 1975). Например, из-за низкой численности, ранняя сезонная раса у нерки р.Озерная выделена только в последнее время (Варнавская, 1988). Допускается возможность скрещивания сезонных рас у нерки в годы экстремально высокой численности рыб (Бугаев, 1986).

В последнее время появились новые данные в пользу точки зрения, что сезонные расы у нерки являются компонентами локальных стад. Об этом свидетельствует образование сезонных рас у акклиматизированной в Новой Зеландии проходной нерки, трансформировавшейся в кокани (жилую форму) и сформировавшую сезонные расы только после постройки плотины и образования водохранилища в бассейне реки, через 18-25 поколений после акклиматизации (Grainoth, 1987). Другой факт - существование и соотношение сезонных рас нерки в реках определяется прежде всего наличием подходящих нерестилищ, различающихся средними температурами инкубации икры (Brannon, 1987). С последним хорошо согласуется выявленная нами прямая корреляция между площадью нерестилищ каждой сезонной расы и численностью этих рас в бассейнах ряда азиатских рек (материалы диссертации).

Рассматривая вопрос о подразделенности отдельных локальных стад нерки в пространстве, мы считаем (Бугаев, 1987), что в каждом частном случае к нему следует подходить конкретно, так как существуют локальные стада, приуроченные к системам крупных рек с локальными стадами, воспроизводящихся в притоках второго и т. д. порядков; небольших самостоятельных рек и крупных озер (часто с системой стад).

У локальных стад нерки С.М.Коновалов (1972, 1975, 1980) выделяет "субизоляты" - самовоспроизводящиеся группировки отдельных нерестилищ.

Не отвергая понятий о субизоляте как о популяции низшего ранга, ряд биологов не разделяют выводов о структуре субизолята в интерпретации С.М.Коновалова (1975, 1980) и считают, что в этой области еще нужны дополнительные исследования (Яржомбек, Кляшторин, 1980; Мина, Гриценко, 1981; Бугаев, 1987).

### ГЛАВА 3. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АЗИАТСКОЙ НЕРКИ

В этой главе рассматривается история изучения азиатской нерки со времени опубликования книги С.П.Крашенинникова "Описание земли Камчатки" (1755) и до наших дней. Наиболее значительный вклад в исследования нерки некоторых азиатских стад внесли: И.Б.Бирман, Ф.В.Крогиус, Е.М.Крохин, И.И.Куренков и другие.

### ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом для настоящего исследования послужили сборы молоди и производителей нерки, выполненные автором, сотрудниками Камчатского, Сахалинского и Магаданского отделений ТИНРО и Камчатрыбвода в 1972-1991 гг., а также первичные архивные материалы за более ранние годы.

Для характеристики биологических показателей азиатской нерки в пределах района исследований (рис.1, 2) были использованы данные биологического анализа порядка 5000 (с учетом нерки рек Камчатка и Озерная - 28000) экз. производителей нерки.

В целях выяснения биологии нерки р.Камчатка и разработки критериев дифференциации структурных элементов этого стада, за 1975-1991 гг. собрано около 5000 экз. молоди (из 23 районов) и 8500 экз. производителей нерки (из 29 районов).

По оз.Азабачье для характеристики смолтов, скатывающихся из озера, собрано и обработано за 1979-1991 гг. 1235, а по оз. Курильское за 1975-1991 гг. - 6573 экз. смолтов нерки. В эти же годы в результате траловых работ на акватории оз.Азабачье собрано 6100, а оз.Курильское - 4200 экз. молоди нерки разных возрастов.

Большое внимание в наших работах уделено изучению структуры чешуи половозрелых рыб и молоди нерки, т. к. у тихоокеанских лососей она служит основой для выяснения некоторых вопросов биологии и разработки критериев дифференциации популяций. Подробно методика сбора и анализа приведена в наших работах (Бугаев, 1978, 1984, 1986 и др.).

На зараженность плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp.



просмотрено 6000 производителей и 8300 экз. молоди нерки из бассейна р. Камчатка (главным образом из оз. Азабачье).

Изучение биологии трехиглой колюшки (пищевого конкурента нерки) в бассейне р. Камчатка было проведено в 1984-1989 гг. Для анализа было собрано около 3000 экземпляров трехиглой колюшки жилой и проходной форм из 14 районов реки.

Особенности питания молоди нерки в бассейне р. Камчатка и оз. Курильское отражает анализ содержимого желудков 1026 экз. молоди нерки. Помимо этого, в бассейне р. Камчатка (оз. Азабачье) изучено питание 790 экз. трехиглой колюшки, 57 - девятииглой колюшки и 99 - малоротой корюшки.

Материалы о температуре воды и гидробиологические пробы, характеризующие численность зоопланктона в озерах Азабачье и Курильское, собраны сотрудниками Азабачинского и Озерновского наблюдательных пунктов Камчатского отделения ТИНРО.

#### ГЛАВА 5. АНАДРОМНАЯ МИГРАЦИЯ

Время захода азиатской нерки в нерестовые водоемы по нашим и литературным данным (Крогиус, Крохин, 1956; Куренков, 1970; Никулин, 1975; Черешнев, 1981; Иванков, 1984) в разных частях региона колеблется от середины мая до конца сентября.

#### ГЛАВА 6. ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТ РАЗМНОЖЕНИЯ И СРОКИ НЕРЕСТА

Нерестилища нерки располагаются в местах выходов грунтовых вод на мелководных рек, ключах, лимнокренах (небольших ключевых озерах), литорали озер (Крохин, 1960; Остроумов, 1965-1989; Смирнов, 1975; Яржомбек, Кляшторин, 1980; Леман, 1988).

Изученность нерестилищ азиатской нерки в настоящее время неодинакова. Наиболее хорошо этот вопрос решен на Камчатке. По результатам многолетних аэро- и наземных исследований А.Г. Остроумова (1975) в пределах Камчатской области (полуостров Камчатка и Корьякское нагорье) 50-70 % нерки нерестится в озерах и 50-30 % в реках.

Наиболее продолжителен в Азии нерест нерки в бассейне оз. Курильское, который начинается с конца июля-начала августа и продолжается до конца января-начала февраля, при массо-

вом нересте с сентября по ноябрь (Егорова, 1977), а по данным Н.В. Варнавской (1988), нерест нерки здесь начинается даже в середине-начале июля.

В бассейне р. Камчатка нерест нерки начинается с конца июня и продолжается в основной части бассейна до конца сентября. Массовый нерест ранней нерки приходится на вторую-третью декаду июля-первые числа августа, а поздней - вторую-третью декаду августа-начало сентября.

В работе по материалам А.Г. Остроумова (архив КамчатНИРО) обобщены данные о сроках нереста нерки в реках: Палана, Тигиль, Хайрюзова, Ича, Крутогорова, Воровская, Кихчик, Утка, Большая, Авача, Лиственичная, Столбовая, Маламваям, Хайлюля, Ивашка, Карага, Тымлат, Кичига, Абяваям, Култушная, Лпука, Анаваям и ряду других, сведения о сроках нереста нерки в которых были опубликованы ранее (Остроумов, 1970, 1972, 1975; Куренков, 1970; Смирнов, 1975; Черешнев, 1981).

#### ГЛАВА 7. ВЫРОСТНЫЕ ВОДОЕМЫ

Одним из основных факторов, лимитирующих распространение нерки в Азии в целом, является наличие в бассейнах рек (где воспроизводится нерка) озер, служащих местом нагула молоди нерки до ската в море. Именно наличие в бассейне р. Камчатка оз. Азабачье, а в бассейне р. Озерная - оз. Курильское, обусловили высокую численность нерки этих стад.

Как было выяснено исследованиями И.И. Куренкова (1978), большинство озер, в которых нагуливается молодь нерки до ската, можно разделить на две основные группы:

Для экосистем пелагиали первой группы - мелких озер, имеющих глубину до 13-18 м, характерны виды ракообразных, которые при осеннем похолодании выпадают из планктона и проводят зиму в диапаузе на дне водсема. Это обстоятельство резко изменяет кормовые условия для молоди нерки, которая является активным планктонофагом как летом, так и зимой.

В экосистемах пелагиали второй группы - глубоких озер, ракообразные представлены в основном зупелагическими формами, которые зимой из планктона не выпадают, а только снижают свою численность и несколько задерживаются в развитии. В



очень глубоких озерах некоторые из них могут образовывать экологические группы (когорты), различающиеся по характеру их жизненных циклов.

Если глубина озера превышает 13-18 м., то, как правило, в нем преобладают *Cyclops scutifer* и *Daphnia longiremis* (*Daphnia galeata*).

По архивным и литературным данным, в работе рассматриваются гидрологические и гидробиологические характеристики наиболее важных, а также наиболее изученных, нагульных озер нерки в Азии: Курильское, Кроноцкое, Дальнее, Азабачье и Нерпичье. Приведены сведения по морфометрическим показателям 23 озер, где обитает азиатская нерка.

## ГЛАВА 8. ПРЭСНОВОДНЫЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ КРУПНЕЙШИХ АЗИАТСКИХ СТАД НЕРКИ - р.КАМЧАТКА и р.ОЗЕРНАЯ

### 8.1. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА НЕРКИ р.КАМЧАТКА

В результате анализа строения чешуи молоди и производителей нерки, зараженности ее паразитом-индикатором *Diphyllbothrium* sp., изучения миграций молоди и особенностей ее роста в бассейне р. Камчатка (рис.2) нами впервые были выделены следующие стада и группировки стад 2-го порядка (Бугаев, 1986, Бугаев, 1987):

1. Группировка стад притоков верхнего и среднего течения р.Камчатка, молодь которых скатывается в море сеголетками ("С").

2. Группировка стад притоков верхнего и среднего течения р.Камчатка, молодь которых первый год жизни проводит в районе нерестилищ и скатывается в море на следующий год ("В").

3. Группировка стад притоков нижнего и частично среднего течения р.Камчатка, молодь которых сеголетками мигрирует на нагул в оз.Азабачье и скатывается в море на следующий год ("Е").

4. Стадо оз.Азабачье, молодь которого нагуливается совместно с молодь группировки "Е" и проводит в озере в основном две зимы ("А").

5. Стадо оз.Двухюрточное, молодь которого живет в озере в основном два года ("Д").

6. Стадо солонатоводного оз.Нерпичье и группировка локальных стад из притоков нижнего течения р.Камчатка, молодь которых мигрирует на нагул в оз.Нерпичье (в уловах разделенные названных структурных компонентов невозможно); молодь стада и группировки проводит в озере одну зиму ("Н").

7. Стадо оз Курсин, молодь которого живет в озере в основном один год ("К").

Нам также удалось впервые показать (Бугаев, 1986), что все стада и часть перечисленных группировок имеют раннюю (весеннюю) и позднюю (летнюю) сезонные расы нерки ("Е", "А", "К", "Н", "Д"). Некоторые группировки представлены практически одной сезонной расой: группировка "С" - только ранней, "В" - только поздней; в целом, район их размножения совпадает. Для нерки р.Камчатка мы рассматриваем сезонные расы как структурные компоненты локальных стад 2-го порядка.

Наиболее многочисленной в бассейне р.Камчатка является группировка "Е", в меньшей степени - "С" и стадо "А". За период наблюдений 1957-1983 гг. доля группировки "Е" была в среднем 40,4 %, "С" - 25,9 %, "А" - 16,2 %, "В" - 9,1 %, "Н" - 4,8 %, "Д" - 3,5 %, "К" - 0,1 % от всей численности отнерестившихся рыб (Бугаев, Остроумов, 1986; Бугаев, 1987).

По нашим данным (Бугаев, 1981, 1982, Бугаев, 1987) основным выростным водоемом для нерки в бассейне р.Камчатка является оз.Азабачье, расположенное в нижнем течении реки (рис.2), где нагуливается до 50-70 % всей молоди нерки бассейна р.Камчатка. В отличие от оз.Азабачье, где нагуливается до ската в море основная масса всей молоди нерки р.Камчатка, полученные данные свидетельствуют о небольшом значении солонатоводного оз.Нерпичье (крупнейший водоем на всем Северо-Востоке Азии) для нагула молоди нерки из притоков р.Камчатка (Бугаев, 1984).

### 8.2. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА НЕРКИ р.ОЗЕРНАЯ

В отличие от нерки р.Камчатка, нерест и нагул которой рассредоточен по притокам и ряду озер реки, воспроизводство нерки р.Озерная практически все сосредоточено в бассейне одного оз.Курильское. Небольшое оз.Этамынк, из которого выте-



кает р.Этамынк, впадающая в оз.Курильское, является вторым нерестово-нагульным водоемом нерки в бассейне р.Озерная, но численность нерки оз.Этамынк очень мала и практически не может быть сопоставима с численностью нерки оз.Курильское (Остроумов, 1970; Бугаев, 1976). В бассейне р.Озерная существуют две сезонные расы нерки, но одна из них (ранняя) составляет только около 1-2% (Варнавская, 1988), в связи с чем долгие годы существовало представление об однородности и отсутствии сезонных рас у нерки оз.Курильское.

### 8.3. СЕЗОННЫЕ РИТМЫ РОСТА

Сезонные ритмы роста проявляются на чешуе рыб в образовании годовых зон сближенных склеритов (ЗСС) - годовых колец. К их появлению ведет возобновление роста после его остановки в определенное время года (Чугунова, 1959; Бирман, 1968; Бугаев, 1981). ЗСС, образующиеся в течение сезона роста, считаются дополнительными.

Наиболее точные данные о возрасте рыб можно получить, проводя систематические наблюдения за их ростом с учетом его сезонных ритмов (Мина, 1976; Мина, Клевезаль, 1976).

Наши исследования впервые показали (Бугаев, 1981), что даты образования первого годового кольца на чешуе молоди нерки в бассейне р.Камчатка обнаруживают связь с улучшением световых условий, которые в незамерзающих водоемах определяются зимне-весенним увеличением продолжительности светового дня, а в замерзающих - временем расплывания ледяного покрова. В зависимости от типа водоема, его географического расположения, гидрометеорологических условий года даты образования первого годового кольца могут колебаться от начала февраля (в ключевых водоемах) до начала июля (в озерах). В реках у нерки годовые кольца на чешуе закладываются раньше, чем в озерах, но значительно позднее, чем в ключах. В небольших мелководных водоемах и реках в момент их вскрытия на чешуе нерки обычно отмечается наличие годовых колец, а в крупных глубоких озерах их закладка у большинства особей начинается через 10-15 дней (Бугаев, 1981).

Дальнейшее развитие наших исследований (Бугаев, 1991;

Бугаев, Дубынин, 1991) выявило, что молодь нерки оз.Курильское отличается от особей оз.Азабачье более продолжительным периодом возобновления роста после сезонной остановки. В оз.Азабачье смолты и остающаяся на дальнейший нагул молодь возобновляет рост практически одновременно, в оз.Курильское в самую последнюю очередь возобновляет рост молодь, не скатывающаяся в текущем году.

Оценка сроков окончания сезона роста по приростам в краевой зоне чешуи у нагуливающейся молоди оз.Азабачье возраста 1+ и по числу склеритов во второй год на следующий год у смолтов возраста 2+ показала, что рост особей прекращается в начале сентября-начале октября, почти за 2-1,5 месяца до заморзания озера; окончание роста молоди оз.Курильское возраста 1+ и 2+ приходится на середину октября-начало декабря - за 3-2 месяца до заморзания озера (Бугаев, Дубынин, 1991).

Образование дополнительных зон сближенных склеритов на чешуе молоди нерки в бассейне р.Камчатка и р.Озерная чаще связано со сменой экологии в результате ее миграций с мест рождения в выростные водоемы или с их сменой в течение сезона роста (Бугаев, 1976, 1981, 1986).

Впервые в истории исследований нерки, нам удалось показать наличие истинного компенсационного роста у особей этого вида (Бугаев, 1984). Так, у молоди нерки с двумя ЗСС на чешуе в бассейне оз.Азабачье в год ската в море один склерит формируется в среднем за 6,3 суток, а у остающейся на дальнейший нагул молоди с одной ЗСС - 12,2 суток.

Увеличение скорости формирования склеритов у молоди нерки с двумя ЗСС на чешуе в бассейне оз.Азабачье сопровождается увеличением расстояний между склеритами по сравнению с таковыми у остающейся на дальнейший нагул молоди с одной ЗСС, имеющей меньшую скорость формирования склеритов. В год миграции в море, молодь наиболее крупных размеров скатывается из оз.Азабачье в основном до возобновления роста, а у молоди меньших размеров, судя по структуре чешуи, наблюдается рост, темп которого выше, чем темп роста скатившейся крупной молоди в предыдущий год, т.е. темп роста "нормально" росших особей более крупного размера. Это является основным призна-



ком истинного компенсационного роста (Мина, Клевезаль, 1976). Помимо оз.Азабачье компенсационный рост отмечен для поздней нерки из притоков верхнего течения р.Камчатка, молодь которых до ската в море нагуливается в районе нерестилищ. Является ли наблюдаемый компенсационный рост "истинным", на настоящем этапе исследований сказать невозможно. Можно полагать, что наблюдающиеся у тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом "эстуарные" зоны в значительном числе случаев могли иметь "пресноводное" происхождение, а формирование этих зон обусловлено компенсационным ростом в год ската молоди в море (Бугаев, 1984, Бугаев, 1987).

#### 8.4. СКАТ. КАЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СМОЛТОВ НЕРКИ, МИГРИРУЮЩИХ В МОРЕ ИЗ ОЗ.АЗАБАЧЬЕ И ОЗ.КУРИЛЬСКОЕ

Сравнительный анализ ската, проведенный в настоящей диссертации, показал, что скат молоди нерки из оз.Курильское происходит преимущественно в июне-июле - несколько раньше ската особей из оз.Азабачье (обычно в июле), но динамика ската имеет некоторые общие черты. В годы, когда у нерки оз.Курильское наблюдается два хорошо выраженных пика ската (например, 1979, 1991 гг.), у нерки оз.Азабачье также наблюдается два пика ската, что свидетельствует об однонаправленном действии климатических условий в годы ската. Нами также рассмотрены размерно-весовые характеристики смолтов нерки, мигрирующих из оз.Азабачье и оз.Курильское, которые обнаруживают значительную межгодовую изменчивость роста, связанную с условиями нагула. Так, в 1975-1991 гг. средние размеры смолтов оз.Курильское возраста 2+ были в пределах 93,1-109,4 мм; стада "А" в 1979-1992 гг. возраста 2+ - 76,6-103,9 мм, группировки "Е" возраста 1+ - 77,6-97,7 мм.

Из оз.Азабачье в подавляющем большинстве скатывается молодь с двумя ЗСС на чешуе. Молодь группировки "Е" скатывается из озера в возрасте 1+, стада оз.Азабачье - 2+. Покатники-годовики группировки "Е" имеют на чешуе две ЗСС (первая - дополнительная, вторая - годовое кольцо), покатники-двухгодовики стада оз.Азабачье в основном не имеют дополнительных

ЗСС на чешуе. По четкости ЗСС и в меньшей мере по числу склеритов в имеющихся зонах роста чешуи, зараженности плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. и числу жаберных тычинок предложена методика идентификации среди покатников рыб стада оз.Азабачье и группировки "Е".

Молодь нерки скатывается из оз.Курильское в основном в возрасте два года. Некоторое количество (в среднем несколько процентов) составляет молодь, скатившаяся через три года жизни в озере. В отдельные годы в значительных количествах встречаются годовики (Селифонов, 1970, 1974; Дубынин, Бугаев, 1988). Качественные показатели смолтов нерки зависят от обеспеченности кормом в оз.Курильское, что опосредованно связано с численностью нагуливающейся в озере молоди нерки.

#### 8.5. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ МОЛОДИ НЕРКИ В БАССЕЙНЕ Р.КАМЧАТКА, ЕЕ ПИЩЕВЫЕ КОНКУРЕНТЫ

Как свидетельствуют наши материалы и более ранние результаты других исследователей (Foerster, 1968; Белоусова, 1974; Смирнов, 1975) молодь нерки предпочитает питаться планктоном и потребляет другой корм только в случае его отсутствия или малых его концентраций.

Большое значение на выживаемость молоди нерки в пресноводный период жизни оказывают ее конкуренты в питании. Наиболее существенными из них является трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* - ее пресноводная жилая форма (Burgner et al., 1969; O'Neil, Niatt, 1987; результаты данной работы) и, в меньшей степени, малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Burgner et al., 1969; Белоусова, 1972; результаты данной работы).

В бассейне р.Камчатка проведены исследования биологии трехиглой колюшки (Бугаев, 1992), которые показали, что здесь широко распространены две формы трехиглой колюшки: жилая (морфа *leiurus*) и проходная (морфа *trachurus*).

Проведенное нами совместно с Т.Н.Травиной, Т.Л.Введенской, Л.А.Базаркиной, С.А.Травиным изучение пищевых взаимоотношений рыб (материалы диссертации), нагуливающих в пелагиали оз.Азабачье, позволяет уже сейчас высказать



определенные предположения по поводу причин изменений численности некоторых видов рыб в бассейне оз. Азабачье и р. Камчатка. Мы полагаем, что увеличение численности жилой формы трехиглой колюшки в оз. Азабачье, наблюдавшееся в 1984-1991 гг., связано со специализированным промыслом проходной формы в низовье р. Камчатка в 1979-1984 гг., который в 1985 г. прекратился из-за перелова. До перелова проходная форма трехиглой колюшки нерестилась в оз. Азабачье в значительных больших масштабах. Сеголетки *trachurus* в конце августа-сентябре в массе мигрируют из оз. Азабачье в море. Сеголетки двух форм трехиглой колюшки в озере имеют большую степень пищевого сходства. Можно предполагать, что до проведения специализированного промысла *trachurus*, высокая численность сеголетков этой формы за счет пищевой конкуренции в первое лето жизни подавляла и лимитировала увеличение численности *leirus*. Этим самым создавались более благоприятные кормовые условия для нагула молоди нерки (предпочитающей потреблять в пелагиали *Cyclops scutifer* и в отдельные периоды - *Daphnia galeata*).

Резкое увеличение численности *leirus* (также предпочитающей потреблять циклопов и дафний), наблюдаемое нами с 1984 г. и происходящее на фоне переполнения нерестилищ в бассейне оз. Азабачье в 1982-1985 гг. (молодь стада "А" и группировки "Е" находятся в конкурентных пищевых взаимоотношениях), могло, в совокупности, явиться одной из причин некоторого снижения современной численности нерки группировки "Е". Увеличение численности *leirus* не повлияло так значительно на численность нерки стада "А" по той причине, что численность последнего прежде всего лимитируется площадью нерестилищ нерки в бассейне оз. Азабачье.

#### 8.6. ПИТАНИЕ МОЛОДИ НЕРКИ В оз. КУРИЛЬСКОЕ

Проведенное нами совместно с Т.Л. Введенской и В.А. Дубининим исследование питания молоди нерки в бассейне оз. Курильское показало, что здесь она предпочитает питаться *Cyclops scutifer* и в отдельные периоды - *Daphnia longiremis*). Пищевые конкуренты у нерки здесь отсутствуют.

#### 8.7. МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОСТА НЕРКИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КОРМОВЫХ И ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ В ВЫРОСТНЫХ ВОДОЕМАХ (АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ЧЕШУИ)

Рост молоди нерки может быть охарактеризован по структуре ее чешуи более детально, чем по изменениям размерно-весовых характеристик, и исследования ее чешуи в настоящее время служат основой для целого ряда работ, посвященных биологии пресноводного периода ее жизни (Clutter, Whitesel, 1956; Селлифонов, 1970; Goodlad et al., 1974; Коновалов, 1980; Бугаев, 1981, 1984; Бугаев, 1987 и др.).

Проведенные нами (Бугаев, 1983; Бугаев и др., 1993) исследования впервые показали, что структура чешуи смолтов аборигенной (стадо "А") и транзитной (группировка "Е") молоди нерки, мигрирующей из оз. Азабачье, а также центральная часть чешуи производителей нерки стада "А", соответствующая росту молоди в течение пресноводного периода жизни, испытывает закономерные изменения, зависящие от уровня развития кормовой базы в озере, температуры воды и численности производителей-родителей. Наиболее высокая связь между числом склеритов на чешуе смолтов нерки стада "А" возраста 2+ в первый и второй годы жизни с численностью *Cyclops scutifer* обнаружена в сентябре, но и с численностью циклопов в октябре и ноябре, она также достаточно высока. Влияние численности циклопов на структуру чешуи смолтов группировки "Е" возраста 1+ значительно меньше, по сравнению с их влиянием на рост особей стада "А". На рост годовиков нерки стада "А" определенное влияние оказывает численность *Daphnia galeata* в августе-сентябре. На рост молоди группировки "Е" численность дафний оказывает гораздо меньшее влияние, по сравнению с численностью циклопов. Численность молоди нерки, нагуливающейся в бассейне оз. Азабачье, влияет в первую очередь на рост молоди стада "А". Рост особей нерки стада "А" и группировки "Е" в разные годы роста в летне-осенний период дифференцированно коррелирует с температурой воды в озере на разных горизонтах. Различия в степени взаимосвязи между структурой чешуи нерки (стада "А" и группировки "Е") и фак-



торами среды, вероятно, связано с дифференциацией мест нагула рыб в озере, как по глубинам, так и районам (Бугаев и др., 1993).

Нам также удалось впервые показать (Бугаев и др., 1989), что центральная часть чешуи производителей нерки оз.Курильское, соответствующая росту молоди в течение пресноводного периода жизни, испытывает закономерные изменения, зависящие от уровня развития кормовой базы и температуры воды в озере. Наиболее высокая связь между числом склеритов на чешуе особей возраста 2.2 и 2.3 (наиболее массовых возрастных групп) в первый и второй годы жизни обнаружена с численностью *Cyclops scutifer* в озере в августе-октябре. Последнее свидетельствует о том, что основной период роста молоди здесь приходится на это время. Связь между числом склеритов и температурами воды в озере носит подчиненный характер: значения коэффициентов корреляции рангов в этом случае значительно меньше, чем при сравнении с численностью циклопов. Изучение влияния температуры воды в озере на формирование межсклеритных расстояний (при подразделении на годы высокой и низкой численности молоди в озере) показало высокие достоверные корреляции с температурой воды на определенных глубинах. Межгодовая изменчивость термической стратификации вод оз.Курильское может влиять на рост молоди нерки. В условиях низкой численности циклопов в озере до некоторого предела молодь растет лучше при небольших градиентах температуры, но с увеличением численности циклопов выше этого предела она растет лучше при больших градиентах температуры воды.

Корреляционный анализ между числом склеритов в зонах роста чешуи смолтов нерки возраста 2+ и численностью циклопов в оз.Курильское показал наличие связи между этими переменными, но она была слабее, чем у производителей нерки оз.Курильское, рассмотренных выше. На фоне общей зависимости между численностью циклопов и числом склеритов в годовых зонах роста у молоди нерки мы выделили два уровня роста, связанных с численностью *Daphnia longiremis* в озере, которая рассматривается нами как "финишный" корм в конце сезона роста.

#### 8.8. МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗАРАЖЕННОСТИ ПЛЕРОЦЕРКОИДАМИ *Diphyllbothrium* sp. НЕРКИ р.КАМЧАТКА

Результаты наших работ уточнили, что С.М.Коноваловым (1971) в морских уловах было выделено не только стадо нерки оз.Азабачье, но и особи группировки "Е", молодь которых нагуливается в оз.Азабачье и в структуре чешуи которых, помимо различий, имеется известное сходство. Как уже указывалось выше, общая численность этих двух групп рыб составляет 50-70 % молоди всего стада нерки р.Камчатка.Сделанное дополнение (Бугаев, 1982) является очень важным для исследования морского периода жизни нерки этой реки и расчета ее изъятия морским промыслом.

Проведенный нами в диссертации анализ зараженности смолтов нерки стада "А" и группировки "Е", мигрировавших из оз.Азабачье в 1979-1980 и 1984-1991 гг., а также производителей нерки стада оз.Азабачье за 1981-1991 гг. показали, что зараженность нерки плероцеркоидами в бассейне р.Камчатка изменяется прямо пропорционально численности циклопов в озере.

#### ГЛАВА 9. МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ПРЕСНОВОДНОГО ПЕРИОДА ЖИЗНИ У НЕРКИ

Анализ чешуи у молоди нерки показал, что во всех изучавшихся водоемах возобновление сезонного роста особей (формирование годовых колец) происходит раньше, чем закладка чешуи у сеголетков или, в редких случаях, возобновление роста особей и закладка чешуи у сеголетков совпадают по срокам. Таким образом, если в первой зоне роста число склеритов больше, чем во второй, то можно предполагать наличие здесь дополнительных зон сближенных склеритов (ЗСС) и в такой ситуации надо использовать другие методы анализа для идентификации истинного или ложного годового кольца. К таким методам анализа относится оценка четкости ЗСС, т. к. обычно годовые ЗСС более четкие, чем дополнительные. Точно также надо поступать в случаях, когда в третьей зоне роста число склеритов больше, чем во второй. Для определения продолжительности пресноводного периода жизни важна и оценка числа склеритов в краевой зоне чешуи в год ската в море. Так, если часть моло-



ди озерных стад может скатываться в море еще до возобновления сезонного роста - без годового кольца, то молодь речных стад без годового кольца никогда не скатывается, т.к. сроки миграции в море годовалой-трехгодовалой молоди речных и озерных стад у нерки в общем совпадают, а сезонный рост молоди в реках возобновляется раньше, чем в озерах. Поэтому, краевая зона чешуи с одной ЗСС и 5-6 склеритами у особей озерных стад может быть годовым приростом без годового кольца, а у особей речных стад - только новым приростом ("плюсом") после сезонной остановки роста в осенне-зимний период. Но если прирост в краевой зоне чешуи даже в 6-7 склеритов у нерки озерных стад визуально отличался увеличенным расстоянием между склеритами, по сравнению с предыдущей зоной, то такую ситуацию рассматривали не как прирост без годового кольца, а как прирост нового года - "плюс". Наши исследования показали, что увеличенное расстояние между склеритами в год пократной миграции является признаком истинного компенсационного роста, вероятно, контролируемого наследственными факторами. У нерки азиатских стад прирост в 6-7 склеритов в краевой зоне чешуи с признаками компенсационного роста встречаются довольно часто.

## Глава 10. СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ СТАД АЗИАТСКОЙ НЕРКИ

### 10.1. ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ

Впервые в истории изучения азиатской нерки нами была рассмотрена возрастная структура производителей 38 азиатских стад нерки. У нерки Западного побережья Камчатки преобладают особи возраста 1.3. Исключение составляют особи нерки р.Озерная и р.Палана, где преобладают производители с двумя пресноводными годами роста. У нерки Восточного побережья Камчатки возрастная структура в целом разнообразнее, но в речных стадах преобладают особи возраста 1.3. Основу возрастного состава нерки р.Камчатка из отечественных уловов составляют рыбы возраста 1.3 и, в меньшей мере, 2.3 и 0.3. У нерки одних и тех же стад и группировок наблюдаются различия в возрастном составе рыб из уловов плавных сетей в реке и морских ставных неводов, а также по срокам нерестового хода.

Возрастная структура рыб из уловов в некоторые годы существенно отличается от возрастной структуры репродуктивной части стада нерки р.Камчатка, что связано с влиянием промысла на его структуру. Определив соотношение численности производителей (Бугаев, 1982), отнерестившихся стад и группировок (на основе данных авиаучетов за период с 1957 г. и по настоящее время), зная их возрастной состав - мы получили возрастной состав репродуктивной части стада за многолетний период с 1957 г. Результаты работы меняют традиционное представление о возрастной структуре нерки р.Камчатка и в настоящее время успешно применяются при прогнозировании численности ее нерестовых подходов. Очень необычно по возрастному составу выделяются особи из р.Ананайльген (наши материалы), где встречается много рыб с четырьмя-шестью пресноводными годами роста. На возрастную структуру азиатской нерки могут влиять различные факторы (численность популяции, обеспеченность пищей, тип водоема и др.). В целом для азиатской нерки мы отмечаем отрицательную зависимость между средней продолжительностью пресноводного и морского периодов жизни.

### 10.2. РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ПЛОДОВИТОСТЬ

Анализ размерно-весовых характеристик половозрелой нерки в пределах района наших исследований, впервые проведенный в диссертации (от о.Итуруп до Восточной Чукотки), показал связь с географической широтой места расположения устья рек, где обитает нерка - к Северу размеры особей увеличиваются, хотя в некоторых случаях наблюдаются и отклонения.

Проведенный анализ межгодовой изменчивости длины и веса тела самцов и самок половозрелой нерки р.Озерная по наиболее многочисленным возрастным группам (2.1, 2.2, 2.3, 2.4, 3.2, 3.3) и численностью горбуши и нерки за период 1970-1991 гг. в некоторых случаях показал наличие достоверных связей. Наибольшее число достоверных связей длины тела особей было отмечено с численностью нерки р.Озерная. Во всех случаях все достоверные коэффициенты корреляции рангов Спирмена были отрицательными. Это свидетельствует о том, что увеличение чис-



ленности нерки и горбуши ведет к уменьшению размеров половозрелых рыб. После достижения очень высокой численности западнокамчатской горбуши и переполнения нерестилищ в 1983 г., с 1985 г. и по настоящее время изменилась численность четных и нечетных поколений западнокамчатской горбуши. В результате, численность стад западнокамчатской и восточнокамчатской горбуши начала колебаться в противофазе. С учетом этого мы рассмотрели межгодовую изменчивость размеров нерки р.Озерная по двум периодам. Для периода 1970-1984 гг. наиболее высокие отрицательные связи длины и веса тела отмечены с численностью западнокамчатской горбуши, в несколько меньшей степени - с численностью нерки р.Озерная и р.Камчатка. С численностью восточнокамчатской горбуши во всех случаях не отмечено наличие достоверных связей. Рассматривая период 1985-1991 гг., где мы располагаем очень коротким рядом наблюдений, мы также отметили в некоторых случаях наличие достоверных связей, как с численностью западнокамчатской (положительная), так и восточнокамчатской горбуши (отрицательная). Имеющиеся данные позволяют предположить, что численность западнокамчатской горбуши оказывает свое влияние на размеры нерки р.Большая, р.Камчатка и р.Хайлюля (материалы по другим рекам не рассматривали).

Анализ плодовитости показал, что средняя абсолютная плодовитость азиатской нерки прежде всего зависит от размеров самок. Рассмотрены изменения плодовитости и по отдельным возрастным группам.

#### ГЛАВА 11. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛОКАЛЬНЫХ СТАД АЗИАТСКОЙ НЕРКИ

Анализ динамики численности двух крупнейших азиатских стад нерки: р.Озерная и р.Камчатка, проведенный в данной работе, показал, что первое стадо в настоящее время имеет высокую численность, а второе - очень низкую.

В последние годы в бассейне р.Озерная (оз.Курильское) систематически наблюдается переполнение нерестилищ. Высокая численность этого стада обусловлена рядом причин: фертилизацией, улучшением условий выживаемости в море и снижением ин-

тенсивности японского промысла в море (Селифонов, 1985, 1988).

В бассейне р.Камчатка, из-за различий в биологии пресноводного периода жизни, выделяемые нами стада и группировки нерки 2-го порядка имеют специфичную, присущую только им динамику численности. Общая динамика численности нерки р.Камчатка рассматривается как сумма, колебаний численности составляющих ее компонентов. В бассейне оз.Азабачье периодически наблюдается переполнение нерестилищ производителями нерки, что неблагоприятно сказывается на динамике численности не только стада "А", но группировки "Е". Это объясняется тем, что особи стада "А" и группировки "Е" находятся в конкурентных пищевых взаимоотношениях (Вугаев, 1987).

Колебания численности второстепенных стад азиатской нерки на Камчатке характеризуются в основном сведениями о заполнении нерестилищ в связи с тем, что статистика вылова по отдельным рекам отсутствует. Нерка второстепенных стад Западной Камчатки обнаруживает синхронные колебания численности с неркой р.Озерная - увеличение численности нерки этой реки совпадает с увеличением численности нерки в небольших реках. Исключение составляет только стадо нерки р.Палана.

#### ГЛАВА 12. ПЕРСПЕКТИВЫ ЕСТЕСТВЕННОГО И ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА АЗИАТСКОЙ НЕРКИ

Численность стад проходной нерки в общем прямо пропорциональна размерам озер и лимитируется их глубиной (Koenings; Burket, 1987), которая в среднем должна быть не менее 13-18 м (Куренков, 1978), что объясняется необходимостью наличия устойчивой кормовой базы зоопланктона для молоди нерки в течение всего года. Высокая численность нерки р.Камчатка объясняется наличием в его бассейне оз.Азабачье, а в р.Озерная - оз.Курильское.

Принципиально изменить ситуацию с увеличением численности нерки в Азии могло бы создание на базе оз.Кроноцкое стада проходной нерки, в бассейне которого воспроизводится стадо кокани (Куренков, 1977, 1979). Небольшая часть молоди кокани из оз.Кроноцкое скатывается в море в возрасте двух лет (Бу-



гаев, Куренков, 1985).

Вероятно, даже создание рыбоходов через пороги р.Кроноцкая со временем могло бы инициировать массовый скат молоди кокани в море, тем самым превратив часть жилой формы в проходную нерку (Куренков, 1977, 1979).

В сравнении со стадами нерки рек Камчатка и Озерная, численность всех других второстепенных стад азиатской нерки невысока, но среди них есть ряд стад нерки, которые в настоящее время или в перспективе представляют или могут представлять для промышленности интерес, имея местное промысловое значение. Это прежде всего на Камчатке нерка р.Большая, р.Палана, р.Култушная, р.Ананашильген, р.Паратунка, р.Лиственичная; в совокупности, группы рек Северо-Востока Камчатки и Олюторского района; некоторые водоемы Охотского побережья (р. Кухтуй, р.Охота), Чукотки (р.Туманская, р.Сеутакан, р.Аччен), Командорских (оз.Саранное) и Курильских островов (р.Урумпет).

Рациональное использование локальных стад нерки и других видов лососей прежде всего должно заключаться в регулировании пропуска и вылова, что достигается предварительным и оперативным прогнозом.

Существенно увеличить уровень воспроизводства некоторых стад азиатской нерки может фертилизация ряда озер. Положительный эффект фертилизации, совпавший с улучшением выживаемости в море, был продемонстрирован для нерки р.Озерная (Селифонов, 1986, 1988); оз.Азабачье, расположенного в нижнем течении р.Камчатка (Куренков, 1975; Бугаев, 1986; Бугаев, 1987), и в бассейне р.Камчатка в целом (Бугаев, 1987); оз.Лиственичное (Куренков, Куренков, 1988).

Первостепенной задачей в регулировании численности нерки р.Камчатка и фертилизации оз.Азабачье должно быть осуществление стабильного пропуска на нерест в оз.Азабачье 30-60 тыс. экз. нерки (после 100 тыс. производителей наблюдается снижение эффективности воспроизводства), что возможно только после построения на нижнем участке протоки Азабачьей рыбоучетного заграждения на базе которого надо организовать отлов рыбы.

Несколько повысить численность нерки р.Камчатка можно также за счет увеличения уровня воспроизводства нерки оз.Двуххрточное. На основании высоких норм роста, наблюдающихся стабильно в пресноводный период жизни у нерки оз.Двуххрточное (Бугаев, 1989), мы сделали вывод о недостатке нерестовых площадей для нерки в бассейне этого озера. Здесь возможно создание инкубаторов, откуда молодь нерки будет мигрировать на нагул в озеро.

Касаясь искусственного воспроизводства азиатской нерки, надо прежде всего подчеркнуть, что его расширенное развитие, как и в случае естественного воспроизводства, будет лимитироваться недостаточным количеством подходящих для нерки выростных озер.

По нашему мнению, в принципе, на небольших озерах, имеющих местное промысловое значение, возможно создание небольших рыбоводных заводов по типу расположенного на Аляске "Биг Лейк Хетчеры": икра инкубируется в искусственных условиях, молодь сеголетками выпускается в озеро, где растет до ската (Cluratch, Kyle, 1990). В связи с этим, в большинстве водоемов азиатской нерки необходимо провести рекогносцировочные исследования на предмет выяснения обеспеченности этих озер нерестилищами, пригодных для воспроизводства нерки. Те озера, где нерестовых площадей не хватает, можно рекомендовать для дальнейших исследований с целью выяснения их пригодности для нагула молоди нерки и возможной постройки инкубаторов.

В последнее время проводятся исследования с целью создания рыбоводных хозяйств, базирующихся на популяциях, скатывающихся в море акселерированных сеголетков нерки (Попова, Толстяк, 1986; Кляшторин, Смирнов, 1990; Кляшторин и др., 1990).

По результатам наших исследований (Бугаев, 1984, 1986, 1992) значительная часть молоди нерки р.Камчатка скатывается сеголетками. Ранее нами было сделано предположение (Бугаев, 1984), что резкое снижение уловов (численности) нерки р.Камчатка, наблюдающееся с начала 40-х годов, связано с осолонением оз.Нерпичье, расположенного в нижнем течении р.Камчатка. Осолонение озера произошло с начала 40-х годов и та-



ким оно остается по настоящее время.

По нашему мнению (Бугаев, 1984), в те периоды, когда оз. Нерпичье было пресным (Куренков, 1967, 1970), часть сеголетков нерки из популяций, молодь которых скатывается в море сеголетками, какое-то время нагуливалась в этом водоеме, т. к. оно в этот период имело более устойчивую кормовую базу для нагула молоди нерки. В результате, эффективность воспроизводства и уловы (численность) нерки р. Камчатка была выше.

Создание условий для опреснения оз. Нерпичье (устье р. Камчатка необходимо перенести несколькими километрами южнее нынешнего), вероятно, также может повысить численность нерки р. Камчатка.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе обобщены многолетние наблюдения по азиатской нерке, основу которых составили 20-летние результаты исследований автора. Потребность в таком обобщении была очевидна уже давно. Исследователи, сталкиваясь с необходимостью получить ряд сведений о биологии азиатской нерки, часто не могли этого сделать ввиду полного отсутствия данных. Иные материалы были давно устаревшими, а иногда и не сравнимыми из-за методических особенностей сбора и обработки.

Нерка Азии, в комплексе, представляет собой компонент экосистемы северной части бассейна Тихого океана, как и каждая из слагающих ее популяций. В интересах рыбного хозяйства, локальные стада азиатской нерки должны поддерживаться в таком состоянии, чтобы они возможно полнее использовали ресурсы среды обитания и сохраняли оптимальный с экономической точки зрения состав. Знание особенностей биологии вида позволяет хотя бы чисто теоретически представить возможные негативные последствия изменения популяционной структуры стад и препятствовать возникновению ситуаций, в которых вероятность этих негативных последствий особенно велика.

#### ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Общая численность азиатских стад нерки, от Восточной Чукотки на севере и до о. Итуруп на юге, в некоторые годы на 90-95 % определяется воспроизводством нерки в бассейнах рек

Камчатка и Озерная (оз. Курильское).

2. Сроки хода азиатской нерки в нерестовые водоемы в разных районах варьируют от середины мая до конца сентября и связаны с условиями воспроизводства этого вида в их бассейнах. Соотношение численности сезонных рас нерки (ранней и поздней) в водоемах тесно коррелирует с площадью нерестилищ каждой из сезонных рас.

3. В бассейне р. Камчатка исследовано 29 локальных стад нерки 2-го порядка. По сходству биологии пресноводного периода жизни некоторые стада 2-го порядка объединены в группировки локальных стад. В настоящее время в бассейне р. Камчатка осуществляется мониторинг трех группировок и четырех стад. В бассейне р. Озерная практически весь нагул молоди нерки до ската сосредоточен в одном оз. Курильское.

4. Сезонные ритмы роста молоди нерки (образование годовых колец на чешуе) тесно связаны с улучшением световых условий в водоемах, что в незамерзающих - определяет зимне-весенним увеличением продолжительности светового дня, а в замерзающих - датами расползания ледяного покрова. В целом, с увеличением глубины нагульного водоема, наблюдается увеличение продолжительности периода возобновления сезонного роста у молоди.

5. Установлено, что скорость линейного и весового роста молоди нерки тесно коррелирует со скоростью формирования склеритов на чешуе. В ключевых водоемах бассейна р. Камчатка один склерит на чешуе сеголетков и годовиков нерки формируется в среднем за 20,7, в старицах реки и озерах разных типов - за 12,2 суток; в оз. Курильское - у годовиков за 11,4, двухгодовиков - за 13,9 суток. На основе анализа структуры чешуи, у ряда стад азиатской нерки в год ската обнаружено наличие компенсационного роста, проявляющегося в увеличении скорости формирования склеритов и увеличении межсклеритных расстояний.

6. Межгодовые изменения темпа роста молоди нерки в бассейне р. Камчатка (оз. Азабачье) и р. Озерная (оз. Курильское) находятся в прямой связи от обеспеченности пищей и в обратной от численности молоди. Влияние температурных условий на



рост молоди нерки в озерных водоемах носит более сложный характер и часто зависит от степени стратификации вод в них.

7. Установлены наиболее характерные параметры возрастной структуры 38 локальных стад азиатской нерки. В речных стадах наиболее многочисленны особи возраста 1.3, в озерных - 2.3. Часть молоди нерки речных стад скатывается в море сеголетками (особи возраста 0.3 в ряде рек в среднем составляют 2-8 %, в некоторых реках в отдельные годы - до 60 %). В целом для нерки исследованного региона, увеличение средней продолжительности пресноводного периода жизни вызывает сокращение средней продолжительности морского.

8. Выявлено увеличение средних размеров половозрелой нерки в широтном направлении с юга на север. Соответственно этому возрастает абсолютная плодовитость особей. Показано, что увеличение численности западнокамчатской горбуши в 1970-1984 гг. сопровождалось снижением, а в 1985-1991 гг. увеличением средних размеров (веса) тела нерки р.Озерная. Численность восточнокамчатской горбуши оказала свое отрицательное влияние на размеры (вес) нерки р.Озерная только в 1985-1991 гг.

9. Численность нерки р.Озерная и р.Камчатка в последние 10 лет находится на различном уровне: р.Озерная - на высоком, р.Камчатка - на низком. Снижение численности нерки в последнем случае связано с переполнением нерестилищ в бассейне оз.Азабачье (нагуливается 50-70 % всей молоди нерки р.Камчатка) в 1982-1985 гг., а также возрастанием в нем численности пищевого конкурента молоди нерки - жилой формы трехиглой колюшки.

10. Основным фактором, препятствующим искусственному широкомасштабному воспроизводству нерки в Азии, является малое количество в этом регионе нерестово-выростных озер, по сравнению с американским континентом.

11. Возможные пути увеличения численности азиатской нерки - это использование выростного потенциала оз.Кроноцкое для выращивания смолтов анадромной формы и искусственное опреснение солонатоводного оз.Нерпичье с целью увеличения его кормности для молоди.

#### ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для повышения эффективности воспроизводства и численности азиатской нерки необходимо ежегодно осуществлять оптимальный пропуск производителей во все основные районы нереста нерки в регионе. Эта мера особенно важна для стад нерки р.Камчатка и р.Озерная (оз.Курильское), составляющих основу улова нерки в Азии.

2. Регуляцию оптимальной численности производителей нерки в бассейне р.Камчатка следует осуществлять дифференцированно, в связи с тем, что нерка отдельных стад и группировок 2-го порядка имеет различную динамику численности. В настоящее время традиционный промысел в нижнем течении р.Камчатка, в известной мере, позволяет регулировать численность производителей нерки в притоках нижнего (группировка "Е"), верхнего и среднего течения реки (группировки "С", "В") и стаде оз.Азабачье (стадо "А"), которые имеют наиболее высокую численность и различаются сроками анадромной миграции.

3. Необходимо продолжать специализированный лов нерки в протоке оз.Азабачье (р.Камчатка), проводившийся по инициативе автора в 1985-1986 и 1993 гг. с целью предотвращения переполнения нерестилищ производителями в бассейне озера. Это явление наблюдается в бассейне оз.Азабачье неоднократно и помимо отрицательного воздействия на стадо "А" оно неблагоприятно влияет на уровень воспроизводства группировки "Е" (составляющей основу стада нерки р.Камчатка) молодь которой мигрирует в озеро сеголетками и нагуливается совместно с молодью аборигенной нерки.

4. Увеличению численности нерки р.Камчатка в целом могло бы способствовать опреснение оз.Нерпичье - крупнейшего солонатоводного водоема на всем Северо-Востоке Азии (искусственно осолоненного в 1943 г.).

5. Во всех озерных стадах азиатской нерки, где управляемый рациональный промысел позволяет с гарантией пропускать оптимальную численность производителей на нерестилища, можно рекомендовать искусственную фертилизацию озер. В настоящее время это наиболее актуально для нерки оз.Курильское.



6. В бассейнах небольших озер, имеющих местное промысловое значение, возможно создание рыбоводных хозяйств по типу расположенного на Аляске "Биг Лейк Хетчери": икра нерки инкубируется в искусственных условиях, сеголетки выпускаются в озеро, где молодь растёт до ската. В связи с этим, в большинстве водоемов азиатской нерки необходимо провести рекогносцировочные исследования на предмет выяснения обеспеченности нерки в этих озерах нерестилищами. В случае их недостатка - можно рекомендовать постройку инкубаторов. В дальнейшем, с совершенствованием биотехники воспроизводства возможна фертилизация таких озер.

7. Увеличению численности нерки в Азии может служить интродукция кокани (жилой нерки) в некоторые озера, вполне пригодные для воспроизводства этого вида, где проходная нерка и кокани по ряду причин (водопады, нет стока) отсутствует вообще.

8. Существенно изменить ситуацию с численностью нерки на Камчатке могло бы создание на базе стада кокани оз.Кроноцкое стада проходной нерки (Куренков, 1979). Однако эта проблема в настоящее время и, даже в перспективе, не может быть решена из-за того, что оз.Кроноцкое и вытекающая из него р.Кроноцкая находятся на территории Кроноцкого заповедника.

По теме диссертации опубликованы следующие основные работы:

Бугаев В.Ф. Об использовании структуры зон сближенных склеритов на чешуе в качестве критерия для дифференциации локальных группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р.Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1978. Т.18. Вып.5. С.826-836.

Бугаев В.Ф. О времени образования первого годового кольца на чешуе молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1981. Т.21. Вып.2. С.284-292.

Бугаев В.Ф. О молоди генеративно-реофильной формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), мигрирующей в озеро Азабачье из притоков реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1981. Т.21. Вып. 5. С.800-808.

Бугаев В.Ф. Зараженность плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp. нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) бассейна р.Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1982. Т.22. Вып.3. С.489-497.

Бугаев В.Ф. Отсутствие годового кольца на чешуе годовиков нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)(Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 1983. Т.23. Вып.1. С.154-156.

Бугаев В.Ф. Некоторые вопросы формирования чешуи нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)(Salmonidae) озера Азабачье (Камчатка) в пресноводный период жизни // Вопр. ихтиологии. 1983. Т.23. Вып.3. С.412-418.

Бугаев В.Ф., Карпенко В.И. Некоторые данные о скате и питании сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в устье реки Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1983. Т.23. Вып.6. С.1031-1034.

Бугаев В.Ф. Методика идентификации производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)(Salmonidae), вернувшихся от покатников-сеголеток в бассейн реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1984. Т.24. Вып.2. С.225-231.

Бугаев В.Ф. Роль солоноватоводного озера Нерпичье в нагуле молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)(Salmonidae) реки Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1984. Т.24. Вып.5. С.753-758.

Бугаев В.Ф. О скорости формирования склеритов и особенностях роста молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в бассейне р.Камчатка в год ската в море // Вопр. ихтиологии. 1984. Т.24. Вып.6. С.991-1002.

Бугаев В.Ф., Куренков С.И. Некоторые особенности структуры чешуи кокани оз.Кроноцкого // Вопр. географии Камчатки. 1985. Вып.9. С.116-119.

Бугаев В.Ф. О дополнительных зонах на чешуе и особенностях линейного роста молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1986. Т.26. Вып.1. С.87-93.

Бугаев В.Ф. Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1986. Т.26. Вып. 4. С.600-609.



Бугаев В.Ф. Возрастная структура нерки *Oncorhynchus nerka* реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1987. Т.27. Вып.4. С.627-636.

Бугаев В.Ф., Базаркин В.Н. О строении чешуи и росте молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз.Азабачье (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1987. Т.27. Вып.1. С.59-72.

Бугаев В.Ф., Николаева Е.Т. Некоторые данные о питании сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в бассейне р.Камчатка // Бюл. МОИП. 1987. Т.94. Вып.4. С.53-59.

Bugaev V.F. Scale Patterns and Biology of Juvenile Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Kamchatka River // In: Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1987. 96. P.36-43.

Bugaev V.F. Recommendation for rational exploitation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Kamchatka River // In: Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) Population Biology and Future Management. Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci. 1987. 96. P.396-405.

Ziuganov V.V., Golovatjuk G.Ju., Savvaitova K.A., Bugaev V.F. Genetically isolated sympatric forms of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Lake Azabachije (Kamchatka-Peninsula, USSR) // Envir. Biol. of Fish. 1987. 18(4). P.241-247.

Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Носова И.А. Межгодовая изменчивость структуры центральной части чешуи производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз.Курильское // Вопр. ихтиологии. 1989. Т.29. Вып.3. С.387-398.

Bugaev V.F. Scale patterns of commercial stocks of Asian sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // Effects of ocean variability on recruitment and an evaluation of parameters used in stock assesment models. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 108. P. 137-150.

Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г. О типах нерестилищ и размерах тела производителей нерки в бассейне р.Камчатки // Вопр. географии Камчатки. 1990. Вып.10. С.56-66.

Бугаев В.Ф. К вопросу о факторах, влияющих на возобновление сезонного роста у молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в озерах // В кн.: Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа, 1(1). 1991. Петропавловск-Камчатский. С.38-45.

Бугаев В.Ф., В.А.Дубынин. О сезонных ритмах роста и скорости формирования склеритов на чешуе молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в пресноводный период жизни в озерах Азабачье и Курильское (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1991. Том.31. Вып.3. С.423-432.

Бугаев В.Ф. Возрастная структура азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* и методические аспекты ее оценки // Вопр. ихтиологии. 1992. Т.32. Вып.3. С.36-51.

Бугаев В.Ф. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* р.Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1992. Т.32. Вып.4. С.71-82.

Бугаев В.Ф., Базаркина Л.А., Дубынин В.В. Межгодовая изменчивость роста чешуи транзитной и аборигенной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в зависимости от кормовых и температурных условий в оз.Азабачье (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1993. Т.33. Вып.5. С.651-658.

-----  
Подписано к печати 14/IV-94г.

Заказ 82

Объем 2,25л.д. Формат 60x84 1/16

Тираж 100

ТОО "Нерей", ВНИРО 107140, Москва, В.Красносельская, 17