

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ПО РЫБОЛОВСТВУ

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ

На правах рукописи
УДК 597.553.4 639.238 (282.257.12)

КОРОТАЕВ Юрий Александрович

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ И
ПРОМЫСЛОВое ЗНАЧЕНИЕ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ**

03.00.10 – ихтиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 2002

Работа выполнена в лаборатории проходных и пресноводных рыб Чукотского отделения Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (ЧукотГИНРО)

Научный руководитель: Доктор биологических наук

А.Н. МАКОЕДОВ

Официальные оппоненты: Доктор биологических наук

Д.Б. КЛЯШТОРИН

кандидат биологических наук

А.В. ФОМИН

Ведущая организация: Межведомственная ихтиологическая

Комиссия, г. Москва

Защита диссертации состоится « 22 » марта 2002 г. в « _____ » часов на заседании диссертационного совета по ихтиологии Д 307.004.01. во Всероссийском НИИ рыбного хозяйства и океанографии по адресу: 107 140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17а

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии.

Автореферат разослан « 5 » марта 2002 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук

Т.Б. Агафонова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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

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

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

Перечисленный выше круг проблем в основном и предопределил актуальность проведенных исследований, а также цель и задачи выполненной работы.

Цель исследования. Формирование адекватных представлений об особенностях популяционной биологии кеты, размножающейся в реках бассейна Анадырского лимана.

Задачи исследования. 1. Оценить влияние гидрологических характеристик Анадырского водного бассейна на формирование внутривидовой структуры и численности поколений кеты.

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

3. По комплексу признаков оценить уровень дифференциации анадырской кеты внутри нерестового бассейна и в смешанных морских уловах.

4. Оценить перспективы промысла анадырской кеты, исходя из предложенных прогнозных оценок состояния ее запасов.

Положения, вынесенные на защиту. 1. Влияние гидрологического режима и топографии нерестовых участков на формирование внутривидовой структуры и численности анадырской кеты. 2. Изменение биологических показателей анадырской кеты на протяжении истории изучения. 3. Зависимость уровня темпоральной дифференциации анадырской кеты от численности производителей. 4. Особенности внутривидовой организации анадырской кеты. 5. Сведения по биологии и экологии морфогенетическому состоянию стад кеты различного происхождения в морской период жизни. 6. Предложения по оптимизации промысла анадырской кеты.

Научная новизна результатов исследований. Впервые при исследовании анадырской кеты наряду с традиционными ихтиологическими методиками использованы оригинальные методики, базирующиеся на учете дискретных вариантов пятнистости тела рыб (популяционная фенетика), а также счетных признаков и показателей флукугирующей асимметрии.

Установлено, что особенности временной дифференциации анадырской кеты в прутьевых участках тесно связаны с динамикой ее численности: резко выраженная по комплексу фенетических признаков темпоральная гетерогенность свидетельствует о дефиците производителей, зашедших для нереста в данном году.

Предложена схема популяционной организации анадырской кеты, разработанная на основе изучения особенностей структуры чешуи производителей. Речная зона на чешуе может выступать в качестве маркера группировок, воспроизводящихся на участках, расположенных на разном удалении от устья и имеющих разный гидрологический режим.

Показано, что кета, выгулкаемая с японских рыболовных заводов, в отличие от российской кеты естественно происходит, характеризу-

ется низким уровнем фенетического разнообразия и более высокой долей рыб с отклонениями от билатеральной симметрии ряда счетных признаков.

Практическая ценность. Кета бассейна Анадырского лимана составляет основу рыбного хозяйства Чукотки, что свидетельствует о высокой практической ценности исследований, направленных на изучение популяционной организации и оптимизацию промысла анадырской кеты.

Установлена зависимость величины улова на усигие (средний вылов на один ставной невод в сутки) от численности нерестового стада и используется ЧукотТИПРО для учета зашедших на нерест производителей анадырской кеты в процессе оперативного регулирования промысла. Использование результатов работ в прогнозных целях позволило снизить ошибку прогнозирования вылова кеты Анадырского бассейна в 1996-2000 гг. до 3 % (при нормативе в 25 %). Выявленные особенности темпоральной гетерогенности стада при различных уровнях численности также использованы в ходе оперативного регулирования промысла кеты в акватории Анадырского лимана.

Показано, что ежегодное позднее открытие берегового промысла приводит к децентрализации популяционной организации анадырской кеты и отрицательно влияет на воспроизводство.

На примере анадырского стада охарактеризованы экономические потери Российской стороны от снижения численности и весовых показателей природных популяций кеты по азятскому побережью, обусловленные проводимыми в Японии крупномасштабными мероприятиями по искусственному воспроизводству вида.

Апробация результатов работы. Материалы диссертации были представлены на Первом конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997); конференциях молодых ученых ТИНРО-центра «Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов» (Владивосток, 1997, 1999); Региональной научной конференции «Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения» (Магадан, 1998); на коллоквиумах и семинарах лаборатории популяционной биологии рыб Научно-исследовательского центра «Чукотка» ДВО РАН (Анадырь); на коллоквиумах и семинарах лаборатории проходных и пресноводных рыб Чукотского отделения ТИНРО-центра (Анадырь); ученых советах ЧукотТИПРО.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 12 работ, в том числе 3 монографии.

Структура и объем работы. Диссертация представлена в виде рукописи и включает следующие разделы: Введение; главы 1. Краткое описание и история изучения анадырской кеты; 2. Материал и методы исследований; 3. Пресноводный период жизни; 4. Популяционная организация анадырской кеты; 5. Морской период жизни; 6.хозяйственное использование анадырской кеты; Выводы; Список литературы; Приложение.

Работа изложена на 130 страницах машинописного текста, включает 59 таблиц (в том числе 42 - в Приложении) и 28 рисунков. Список использованной литературы состоит из 165 наименований отечественных и зарубежных авторов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во Введении изложена суть изучаемой проблемы, ее актуальность, определены цели и задачи исследования, отмечена научная новизна и практическая ценность полученных результатов.

Глава 1. КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ И ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ

Приведены данные по распространению, расположению нерестилищ и численности кеты в реках бассейна Анадырского лимана - Анадыре, Великой, Канчалане и их притоках. Дано краткое описание анадырской кеты. Приведены сведения по истории изучения кеты Анадырского бассейна (с конца 19 в.). Изложены существующие представления об ее популяционной организации.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для изучения биологии и популяционных особенностей анадырской кеты собран в 1994-1999 гг. в следующих районах Анадырского бассейна: Анадырском лимане (коса Саломатова и район г. Анадырь); устье р. Анадырь; среднем течении р. Анадырь в районе с. Усть-Белая (приустьевой участок р. Белой, 300 км от устья Анадыря); среднем течении р. Анадырь в районе с. Марково (нерестилища, 600 км от устья Анадыря). Исследования морского периода жизни кеты проведены в северо-западной части Берингова моря и Анадырском заливе, а также в северо-западной части Тихого океана вдоль побережья Восточной Камчатки в 1997 и 1999 гг. на судах СРТМ "Серышево" и РПД "Эколасифик". Всего изучено 154 выборки кеты (около 8580 экз.).

При береговом лове, в зависимости от района и условий, орудиями служили ставные и закидные невода и ставные жаберные сети, в ходе морского контрольного лова использованы дрейфтерные сети.

Полный биологический анализ выборки проведен по методике И.Ф. Правдина (1966) и включал измерение длины тела рыбы (по Смитту) с точностью до 0,5 см, определение веса с точностью до 10 г, взятие чешуйной пробы (под спинным плавником выше боковой линии), определение абсолютной плодовитости. Возраст определен по чешуе с помощью бинокляра МБС-10 при увеличении 16х с дублированием у части экземпляров по отолитам.

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

Для выявления особенностей популяционной гетерогенности анадырской кеты и дифференциации нагульных и преднерестовых скоплений вида в море у проивозодителей учитывали 14 признаков: частоты встречаемости с левой стороны тела и флукутирующую асимметрию (ФА) счетных структур (жаберных лучей, жаберных тычинок, лучей в парных плавниках), а также дискретные варианты окраски на теле. В последнем случае использовали методику, ранее апробированную на кете из водоемов материкового побережья Охотского моря и охотоморского побережья Камчатки (Макоедов, Вачевская, 1992; Макоедов, Овчинников, 1992). Сравнение частот встречаемости счетных признаков и вариантов окраски проведено с помощью критерия, предложенных Л.А. Животовским (1982). Величину показателя флукутирующей асимметрии (ФА) определили согласно рекомендации Р.В. Казакова с соавторами (1989): по сумме отклонений, отнесенной к числу рыб в выборке.

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

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

Глава 3. ПРЕСНОВОДНЫЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

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

Рассмотрены гидрологические и климатические условия, сформировавшиеся в бассейне р. Анадырь. Оценено влияние на выживаемость икры, формирование численности стада высоты зимнего расхода воды, количества осадков, продолжительность стада паводковых вод, колебаний уровня воды в летний период и др. факторов.

Особое внимание уделено характеристике района Марковской котловины (среднее течение р. Анадырь), где нерестится большая часть анадырской кеты. В этом районе пойма реки представлена сложной сетью из меандрирующих проток, рукавов, стариц и сухих русел, функционирую-

ших лишь в паводок; фарватер реки ежегодно меняет свое направление. Границы нерестовых участков непостоянны: в результате паводков нерестовые участки замыкаются аллювиальными отложениями, возникают в новых местах. Следствием непостоянства границ нерестовых участков может быть повышенная смертность икры и эмбрионов в зимнее время, особенно при резких падениях уровня воды.

3.2. Биологические особенности анадырской кеты

Нерестовый ход. В 1994-1999 гг. нерестовый ход кеты в Анадырском лимане ежегодно начинался в первой декаде июля и продолжался до конца сентября-средины октября, при этом подавляющее большинство производителей мигрировало с конца июля до второй декады августа включительно. Массовый ход кеты в среднем течении р. Анадырь проходил с конца июля до начала сентября. Обычно в течение лета наблюдаются 2-3 пика численности в динамике нерестового хода, которые не всегда четко выражены.

Возрастной состав производителей. Определение возраста одно-временно по чешуе и отолитам свидетельствует о наличии у анадырской кеты нескольких возрастных групп: от 2+ до 5+; доля рыб в возрасте 2+ и 5+ обычно не превышает 10-15%. Для анадырской кеты типично минимальное число склеритов в первой летней зоне роста чешуи по сравнению с кетой, нерестящейся южнее (Бирман, 1968; Иванков и др., 1997; Коротав, Харитонов, 1998). Наблюдается соответствие между числом склеритов у рыб разных возрастных классов и темпом линейно-весового роста.

По информации И.А. Черешнева с соавторами (2001), обобщивших данные по возрастному составу анадырской кеты с 1938 г. по настоящее время, происходит «старение» стада. По сравнению с периодом 1938-1982 гг., в 1983-1999 гг. уменьшилась доля рыб возраста 2+ и 3+, но возросла доля рыб возраста 4+ и 5+, что привело к увеличению среднего возраста с 2,20-3,57 (3,03) лет в первый период до 2,91-3,77 (3,42) лет во второй.

Размерно-весовая характеристика и темп роста. Средний вес анадырской кеты в разные годы меняется от 2,8 до 4,2 кг. В 1995-2000 гг. в Анадырском лимане длина самок анадырской кеты варьировала в пределах 48-79 см, вес — 1,6-7,6 кг; самок — 48-71 см и 1,15-4,95 кг соответственно¹. В 1990-е годы, по сравнению с предыдущими, отмечено уменьшение размерно-весовых показателей производителей: если в конце 60-х-70-е годы вес в среднем составлял 3,8 кг, то в 80-е — 3,6 и в 90-е — 3,3 кг.

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

тельных этапах анадромной миграции преобладают, независимо от возраста, более мелкие рыбы. Анализ темпов весового роста производителей анадырской кеты показывает, что наибольший прирост происходит до пятилетнего возраста (4+), после этого темпы роста существенно замедляются.

Плодовитость. За период 1994-2000 гг. средние значения абсолютной плодовитости анадырской кеты варьировали в пределах 2,4-3,3 тыс. икр., крайние значения плодовитости составили 0,7 и 4,9 тыс. икр. В 2000 г. абсолютная плодовитость впервые за предыдущие 16 лет превысила среднемноголетнее значение¹. Однако в целом продолжается общая многолетняя тенденция снижения объемаемого показателя: если в конце 60-х-70-е годы средняя плодовитость анадырской кеты составляла около 3,4 тыс. икр., в 80-е годы — 3,0 тыс. икр., то в 90-е — уже 2,8 тыс. икр.

3.3. Внутривидовая дифференциация анадырской кеты

Темпоральная дифференциация на основании данных по учетным, популяционно-фенетическим признакам и флукутирующей асимметрии.

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

На рис. 1 линии соединяют те совокупности производителей анадырской кеты, между которыми нет достоверных различий ни по одному из исследованных признаков (дискретным вариантам пятнистости и счетных признаков, флукутирующей асимметрии счетных признаков). Нумерация выборков на рис. 1: а) Анадырский лиман: коса Саломатова (выборки № 1-13) и район г. Анадырь (14-26, 36-42, 47-53, 59-64, 74-84); б) устье р. Анадырь (65-68); в) среднее течение р. Анадырь, район с. Усть-Белая (300 км от устья Анадыря) (27-31, 43-46, 54-58, 69-73, 85-90); г) среднее течение р. Анадырь, район с. Марково (нерестовый лиман, 600 км от устья Анадыря) (32-35, 91-95).

В 1994 г. обнаружена плотная сеть линий между выборками (1-13) из Анадырского лимана, что может свидетельствовать о значительном перемешивании в уловах совокупностей производителей, которые в дальнейшем распределяются по рекам, впадающим в лиман (Анадырь, Великая, Канчалан), и их притокам (рис. 1). В 1995 г. связи между выборками (14-26) также отражают значительное сходство между совокупностями производителей, обитающих в лиманном участке (район г. Анадырь). В 1996 и 1997 гг. все без исключения выборки соответственно, 36-42 и 47-53), представлявшие рыб, отловленных на входе в пресноводный бассейн, отличались друг от друга хотя бы по одному из исследованных признаков. В 1998 и 1999 гг. картина временной гетерогенности анадыр-

¹ За 2000 г. использованы данные ЧукоТНИРО (Биологическая характеристика..., 2000)

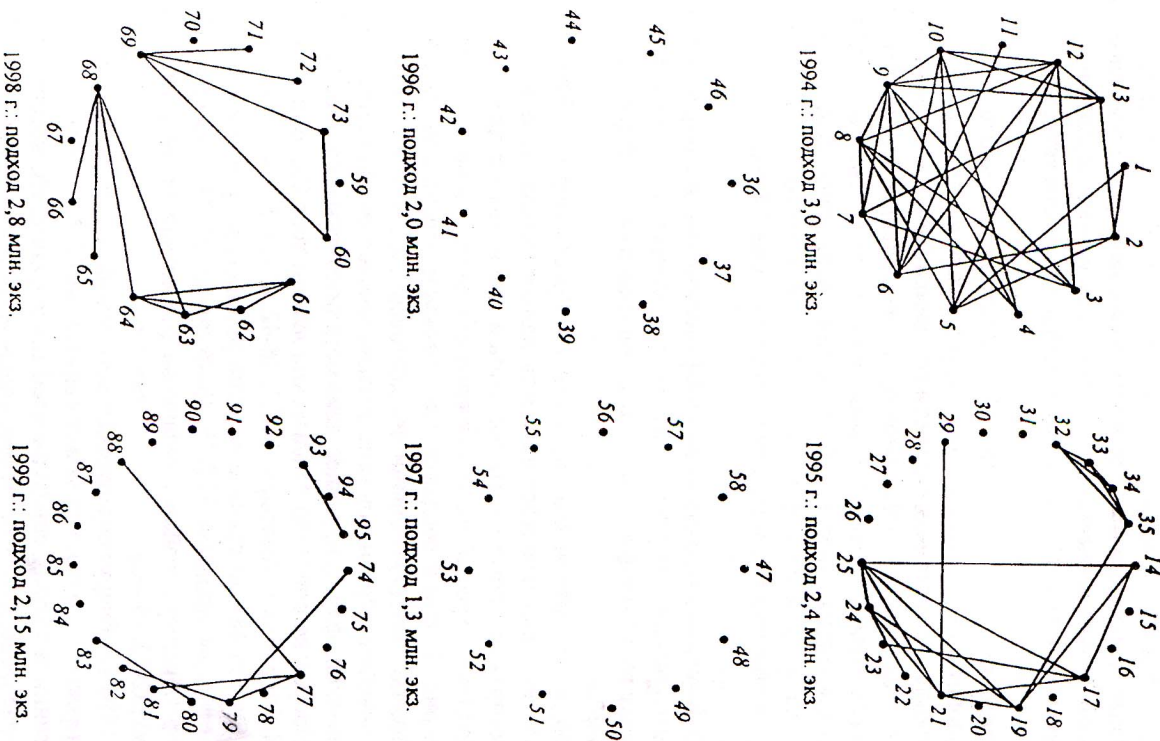


Рис. 1. Связи между совокупностями производителей анадырской кеты (1994-1999 гг.) разного времени нерестового хода при различном уровне численности, характеризующие сходство (по Животовскому, 1982) по 10-ти феноетическим признакам и 4-м — флукугирующей асимметрии. Нумерация выборов в тексте

ской кеты значительно отличалась от наблюдавшейся в 1996 и 1997 гг. вновь проявились связи между группировками производителей, особенно тесно — между выборками середины нерестового хода из Анадырского лимана. По данным ЧукотТИНРО (Биологическая характеристика ..., 2000), в 2000 г. все выборки кеты из Анадырского лимана достоверно отличались друг от друга хотя бы по одному из исследованных признаков.

По данным учета численности нерестовых подходов кеты в Анадырском лимане, количество производителей составило: в 1994 г. — 3,0 млн. экз.; в 1995 г. — 2,4 млн. экз.; в 1996 г. — 2,0 млн. экз.; в 1997 г. — 1,3 млн. экз.; в 1998 г. — 2,8 млн. экз.; в 1999 г. — 2,15 млн. экз.; в 2000 г. — 1,7 млн. экз. Для оптимального заполнения нерестилищ необходимо около 2 млн. рыб. Близкая к оптимальной плотность кеты на нерестилищах (в районе с. Марково) была отмечена в 1995, 1998 и 1999 гг., в 1996, 1997 и 2000 гг. наблюдался дефицит производителей. В 1994 г. численность производителей была несколько выше оптимальной.

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

Дифференциация внутривидовых группировок на основании данных по структуре чешуи. У анадырской кеты на чешуе встречаются отчетливые ступенчатые склериты вокруг базальной пластинки — так называемая "речная зона" (Остроумов, 1967; Андреев, Никулин, 1977; Штудлюк, 1983б). Некоторые авторы (Андреев, Никулин, 1977) предлагали использовать их в качестве маркеров субопуляций кеты из разных притоков Анадыря. Речная зона характерна для кеты, скатывшейся с наиболее удаленных от моря нерестилищ, расположенных в верховьях р. Анадырь и его притоков. У особей, прошедших относительно короткий путь в пресной воде, речная зона на чешуе не образуется. В последнем случае речь идет о кете Великой, Канчалана, Танорера, нижнего течения р. Белой, бассейна оз. Красного.

Хотя наличие речной зоны на чешуе не является абсолютным маркером принадлежности рыбы к нерестовым группировкам верхнего течения Анадыря, тем не менее, вероятность появления ее на чешуе у рыб с более протяженным маршрутом ската значительно выше, чем у молоди с нижераположенных нерестилищ. Поэтому вполне допустимо использование данного признака для дифференциации производителей из различных участков бассейна.

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

Численность. Численность рыб с речной зоной в 1994-1998 гг. изменялась незначительно: от 140 до 170 тыс. особей (в среднем 155 тыс. \pm 10%). Подходы производителей кеты без речной зоны варьировали в более широких пределах: от 1160 до 2860 тыс. особей (в среднем 2010 тыс. \pm 57,7%). При этом существует обратное соотношение между обилием подходами кеты и долей рыб с речной зоной в Анадырском лимане (рис. 2). Наиболее низкая доля рыб с речной зоной на чешуе отмечена в Анадырском лимане. По мере продвижения кеты вверх по р. Анадырь процент рыб с данным состоянием признака увеличивается.

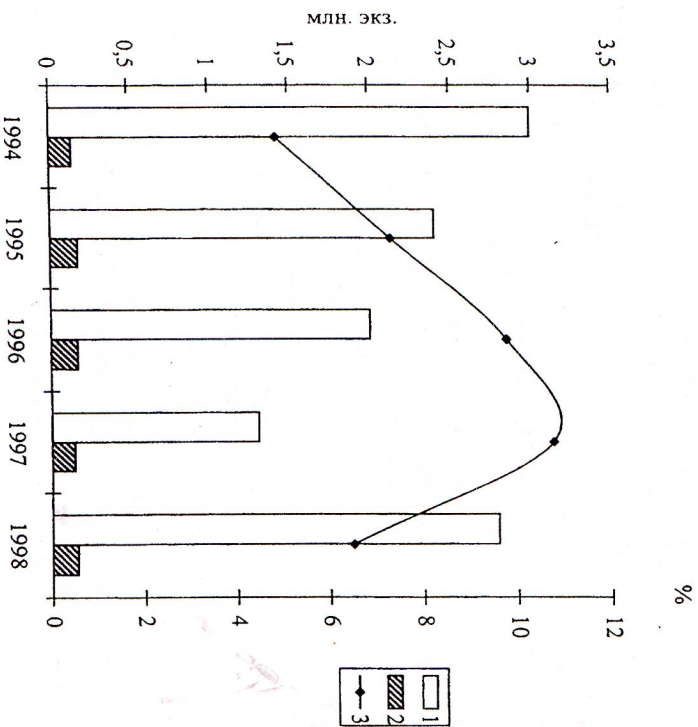


Рис. 2. Динамика численности анадырской кеты и доля рыб с речной зоной на чешуе в 1994-1998 гг. 1 — численность нерестового стада, млн. экз.; 2 — численность рыб с речной зоной на чешуе, млн. экз.; 3 — доля рыб с речной зоной на чешуе, %

В 1996 и 1997 гг. в р. Анадырь возле с. Марково зафиксирована нетипично высокая доля рыб в стадии серебрянок, идущих на нерест в верховья. Доля рыб с речной зоной на чешуе в эти годы здесь также была наиболее высокой — 30,4 и 48,7% соответственно. При этом нерестилища в районе Марковской котловины, где воспроизводятся большая часть анадырской кеты, в 1996 и 1997 гг., по сравнению с другими годами, были заполнены крайне слабо. В 1997 г. в лимане учтено около 140 тыс. особей кеты с речной зоной на чешуе. По данным учета численности кеты на контрольных нерестилищах, в районе с. Марково в 1997 г. численность нерестилища производителей была примерно в 10 раз ниже оптимальной — на уровне 150 тыс. особей. Таким образом, несмотря на то, что численность кеты, не имеющей речной зоны на чешуе, в 1997 г. в районе Марково упала десятикратно, подход кеты с речной зоной был на уровне среднего многолетнего.

Такие колебания численности в репродуктивном центре и их отсутствие в группировках кеты верхнего течения р. Анадырь, по-видимому, обусловлены следующими причинами. Нерестилища кеты в верховьях р. Анадырь и его притоках приурочены преимущественно к выходам грунтовых вод. Эти выходы по отношению к определенному участку долины реки устойчивы и обеспечивают стабильный гидрологический режим, благоприятный для выживания икры и развития эмбрионов.

В районе Марковской котловины, где воспроизводятся большая часть (до 70%) кеты р. Анадырь (Евзеров, 1983), при меандрировании реки вследствие русловых процессов происходит перераспределение стока, замывание верхних входов на нерестилища, заливание и обсыхание нерестовых протоков, их отшнуровывание и т. п., что приводит к ежегодному смещению нерестилищ кеты. Нестабильный гидрологический режим в районе размножения «марковской» группировки, вероятно, является основной причиной существенных межгодовых флуктуаций ее численности. Известно, что в XIX столетии, когда отсутствовал промышленный лов анадырской кеты, годы с аномально низкой численностью мигрирующих производителей сопровождалась голодовками и даже частичной гибелью коренных жителей поселений по берегам Анадыря (Анадырский край, 1893; Гондатти, 1897; Дьячков, 1992; Жихарев, 1992).

Биологические параметры. Средние размеры, вес и абсолютная плодовитость кеты с речной зоной на чешуе выше, чем у рыб без нее. Так, средний вес самцов с речной зоной за 1994-1998 гг. составил 4,1 кг (колебания от 2,3 до 7,4 кг), без речной зоны — 3,6 (1,6-7,4) кг. Средний вес самок с речной зоной — 3,3 (2,2-4,7) кг, без речной зоны — 2,7 (1,2-4,5) кг. Вероятно, более крупные размеры производителей, имеющих речную зону на чешуе, определяются большей протяженностью миграционного пути вверх по течению. Если кета, нерестящаяся в районе с. Марково, про-

Ходит по реке 600-650 км, то расстояние до нерестилищ верхнего течения Анадыря составляет около 900-950 км.

Фенетическая изменчивость. В 1994-1998 гг. среди производителей анадырской кеты с речной зоной на чешуе доля рыб без пятен на исследованных участках тела была ниже, чем у рыб без речной зоны. По этим признакам между выборками рыб с речной зоной на чешуе и без нее, собранными в течение одного сезона, обнаружены статистически достоверные различия (табл. 1).

Таблица 1

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

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

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

Таким образом, речная зона на чешуе может выступать в качестве маркера группировок, воспроизводившихся на участках, расположенных на разном удалении от устья и имеющих различный гидрологический режим.

Генетическая гетерогенность анадырской кеты. При распределении выборки анадырской кеты в пространстве главных компонент изменчивости часто аллелей пяти ферментных локусов выборки из Анадырского лимана сформировали два обособленных кластера, один из которых совпал с выборками из района с. Марково (рис. 3). Наиболее удаленной от всех исследованных совокупностей кеты Анадырского бассейна в пространстве главных компонент оказалась выборка из р. Еропол - притока верхнего течения р. Анадырь. Также достаточно обособленно расположены выборки нерестовых группировок рек Бетая, Майн, Канчалан.

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

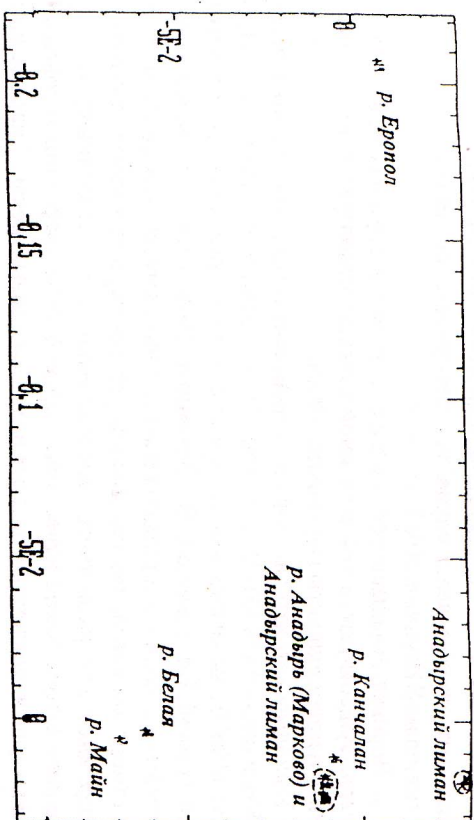


Рис. 3. Распределение выборок кеты из рек бассейна Анадырского лимана в пространстве главных компонент изменчивости аллельных частот пяти локусов. По оси абсцисс - первая компонента, по оси ординат - вторая компонента

При распределении в пространстве главных компонент выборки кеты из Анадырского лимана и устьевых участков рек Восточной Камчатки (кроме р. Авача) образовали единый кластер, тогда как совокупности, характеризующие группировки производителей отдельных нерестовых притоков, расположены достаточно обособленно. Выборки из рек Еропол, Майн, Бетая, Канчалан удалены от совокупностей кеты из других локальностей, в том числе Анадырского лимана и р. Анадырь (район с. Марково).

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

Таким образом, уточненные результаты генетико-биохимических исследований не подтверждают высказанное ранее мнение о низком уровне внутривидовой популяционной дифференциации анадырской кеты (Штундик, 1983а; Викторовский и др., 1986, 1989).

Глава 4. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ

Относительно популяционной организации анадырской кеты существуют две основные точки зрения:

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

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

У анадырской кеты не выявлено дифференциации на сезонные расы. А.Г. Карановский (1933), И.Д. Агапов (1941), Л.С. Берг (1948), А.Г. Остроумов (1967б) полагают, что по срокам нерестового хода она является легкой формой. По мнению С.В. Путивкина (1988, 1999), кета Анадырского бассейна по экологии размножения сходна с амурской осенней и североохооморской кетой, так как использует для нереста участки с выходами подземных вод различного генезиса (над- и подмерзлотных). По наблюдениям автора, места нереста анадырской кеты постоянны и совпадают с выходами подземных вод на всех нерестовых реках Анадырского лимана.

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

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

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

Однако, как было показано выше, в описываемом районе основные нерестилища кеты приурочены к местам с хорошо переработанной поймой в зоне таликов, как правило, на участках *мандрирующего* русла. Кета

нерестится здесь не только на стабильных выходах подземных вод, но и в подрусловом потоке, в т. ч. с примесью грунтовых вод поверхностного залегания (Штундюк, 1983б). Нерестилища непостоянны: в результате паводков они замываются аллювиальными отложениями, возникают в новых местах. Нестабильный гидрологический режим в районе размножения «марковской» группировки, вероятно, является основной причиной существенных межгодовых флуктуаций ее численности. Именно непостоянство границ нерестовых участков в районе Марковской котловины, препятствующее формированию устойчивой популяционной состава и, соответственно, устойчивой популяционной структуры, послужило Ю.В. Штундюку (1983а) основанием для предположения, что анадырская кета представляет собой популяцию, близкую к «панмиксной».

Вероятно, в районе Марковской котловины, где грунтовые, русловые, смешанные нерестилища расположены поблизости, один и тот же самец может спариваться с самками разных экологических форм. Возможно, этот процесс, обусловленный спецификой расположения и нестабильностью нерестовых участков в репродуктивном центре стады, а также короткое гидрологическое лето в северных широтах явились причинами отсутствия у анадырской кеты четко выраженных, дифференцированных по срокам нерестового хода, сезонных рас, которые хорошо известны в других бассейнах, например в Амуре.

Схему популяционной организации анадырской кеты в общем виде можно представить следующим образом. Все производители, захватывшие на нерест в реки Анадырского лимана, образуют стаду анадырской кеты, которое подразделяется на популяции рек Анадыря, Великой и Канчалана. Популяция кеты р. Анадырь представлена двумя экологическими формами, приуроченными к разным типам нерестилищ. Производители, нерестящиеся на выходах грунтовых вод, на ограниченной, но стабильной из года в год площади нерестилищ, образуют субопуляции притоков верхнего течения Анадыря (Еропол, Яблон, Пегледон, Мечерева, Янрайява-ам, Ваеги и др.). Кета, нерестящаяся в притоках нижнего и среднего течения (Танорер, Березовая, Осиновая), также образует соответствующие группировки субопуляционного ранга.

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

Глава 5. МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

Нагульные и преднерестовые миграции. Приведены данные о распределении и путях миграции кеты в морской период жизни.

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

По данным дрейфтерных съемок, в 1994-1995 гг. доля японской кеты в северной части Тихого океана и Беринговом море составляла около 60% (Кловач и др., 1996). По нашим данным, в июне-августе 1997 и 1999 гг. доля японской кеты колебалась от 15 до 80% и в среднем составляла также около 60%.

Биологические особенности. По материалам, полученным в 1999 г. у побережья Восточной Камчатки, у российской кеты, по сравнению с совместно нагуливавшейся японской, выше доля рыб старшего возраста (4+ и 5+), тогда как у последней, напротив, значительно доля рыб в возрасте 2+. Практически при одинаковой средней длине тела кета из рек русского побережья в среднем на 400 (самцы) - 230 (самки) г крупнее; вес тонад у последней также значительно выше, чем у кеты с рыболовных заводов Японии. В отдельных возрастных группах длина тела российской кеты чаще несколько ниже, чем японской, тогда как вес выше у российской.

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

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

чешуя; в первой легкой зоне чешуи - 23-38 склеритов. Особенности строения чешуи, высокая численность и биологические параметры указывают на то, что это кета, воспроизводимая на рыболовных заводах Японии.

По сравнению с японской, у российской кеты во всех исследованных выборках и на всех зонах ниже доля рыб без пятен (табл. 2), причем эти различия статистически достоверны. Более высокая доля рыб с пятнами в выборках российской кеты, по сравнению с японской, вероятно, связана с особенностями популяционной дифференциации группировок, нерестящихся в реках и воспроизводимых в заводских условиях. Существует мнение, что фенотипические признаки могут быть маркерами отдельных внутривидовых группировок, приуроченных к конкретным нерестовым участкам (Макеедов, Овчинников, 1992). Сложная популяционная организация позволяет "дикой" кете более полно использовать нерестовые площади и способствует поддержанию ее численности на оптимальном уровне. У кеты, разводимой в заводских условиях на протяжении столетий, популяционная структура намного проще. Отсутствие выраженных внутривидовых группировок определяется низким уровнем генетического разнообразия, и, соответственно, фенетической изменчивости, что проявляется, в частности, в крайне низкой доле рыб, имеющих пятна.

Таблица 2

Характеристики фенетической и фенотипической изменчивости кеты различного происхождения в Беринговом море в 1999 г.

Доля рыб без пятен на шести исследованных участках тела	Признаков на обеих сторонах тела	
	Росс.	Японс.
Участки тела	Росс.	Японс.
Рыло	0,87	1
Межглаз. отдел головы	0,79	0,99
Жабберные тычинки	0,71	0,94
Заблазняч. отдел головы	0,71	0,94
Лучи в грудных плавниках	0,80	0,98
Спинной плавник	0,80	0,98
Лучи в брюшн. плавниках	0,76	0,93
Жировой плавник	0,76	0,93
Хвостовой плавник	0,93	1
Количество экз.	600	550

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

В выборках японской кеты, по сравнению с российской, доля рыб с равными значениями признаков на обеих сторонах тела существенно снижена (табл. 2), то есть уровень флуктулирующей асимметрии высокий.

Выше отмеченные различия российской кеты естественного происхождения и японской кеты, воспроизводимой на рыболовных заводах, отражают особенности их жизненного цикла. У последней исчезла необходимость адаптироваться к условиям нерестовых водоемов, отбор производителей по форме тела происходит исключительно в морской период жизни. В этом случае рыба энергетически более выгодно имеет вытянутую, протонистую форму тела. Благодаря искусственному кормлению, молодь заводской кеты лучше растет. Более высокая выживаемость заводской молоди приводит к увеличению доли рыб с отклонениями от билатеральной симметрии, которые в естественных условиях имеют низкие шансы на выживание.

Взаимодействие природных и искусственно воспроизводимых стад кеты. Рассмотрим возможные последствия массового выпуска в море молоди заводской кеты, его влияние на популяцию вида, воспроизводимая в естественных условиях, на примере стада кеты бассейна Анадырского лимана, не имеющего заводского пополнения. В 40-80-е годы XX в. средний вес анадырской кеты составлял 3,7 кг, вылов в отдельные годы достигал 6,8 тыс. т при среднемолотнем в 3,5 тыс. т, численность нерестового стада достигала 8,3 млн. производителей. В 1990-е годы средний вес снизился до 3,2 кг, уловы - до 1,08-2,9 (в среднем - 1,7) тыс. т в год, численность нерестового стада не превышала 3 млн. особей. Как правило, при снижении численности лососей происходит увеличение их веса, связанное с улучшением обеспеченности пищей (Никольский, 1974; Бирман, 1985). Однако в данном случае наблюдается обратный процесс. По-видимому, происходит синхронное снижение весовых показателей, плодовитости и численности анадырской кеты на фоне «старения» стада (см. раздел 3.2) связано с обострением конкурентных взаимоотношений между природными и заводскими стадами в период совместного нагула в море.

В настоящий период существенно изменилась география размножения лососей. Если в начале XX в. нерестились на территории Японии кета обсеменяла 3 % азиатского вылова, то сейчас на рыболовных заводах Хоккайдо и Хонсю воспроизводится около 80 % азиатского улова кеты (Кляшторин, 2000). В районах нагула произошло замещение части «диких» лососей «пастбищными», однако, суммарная промысловая продукция Северной Пацифики осталась на неизменном историческом уровне - около 1 млн. тонн. Увеличение численности молоди лососей за счет заводской до уровня, близкого к историческому максимуму, не приводит к повышению смертности лососей, но замедляет их рост в океане, указывая на признаки пищевой конкуренции. Такое же явление известно как феномен «мельчания» горбуши в годы ее особо высокой численности (1. с.).

Глава 6. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНАДЫРСКОЙ КЕТЫ
История освоения. Приведены данные по истории потребительского рыболовства в Анадырском бассейне с конца XIX в., возникновении в этом районе промышленного рыболовства и его развития на протяжении XX в.

Динамика численности подходов и прогнозные оценки на перспективу. На протяжении XX в. можно проследить два периода высоких уловов анадырской стада кеты. Во второй половине 30-х-первой половине 40-х годов вылов в среднем составлял 5 211 т, в 80-е годы - 3 673 т в год. При этом в отдельные годы первой половины 40-х годов вылов приближался к 7 тыс. т, а в конце 80-х достигал 5 тыс. т. Тем не менее, в отдельные годы даже при высоких уловах происходило переполнение нерестилищ, так как подходы были очень многочисленными, а переработка мощностей оказывалась недостаточной.

В 50-70-е гг. произошло резкое снижение уловов анадырской кеты: среднегодовой вылов упал до 1 720 т, исторический минимум (примерно за 100 лет) отмечен в 1950 г., когда вылов составил всего 70 т. В указанный период снижение численности тихоокеанских лососей было характерно для всего Дальневосточного региона. Очередное снижение уловов анадырской кеты произошло в 90-х годах (в среднем - 1 699 т в год). Судя по данным рыбопромысловой статистики, в среднемолотнем плане стадо анадырской кеты не способно долго выдерживать промысловое изъятие свыше 2,5 тыс. т. Однако такая оценка ориентирована лишь на учетный вылов. Расчеты показывают, что, по крайней мере в течение последних шести лет, неучтенный вылов сопоставим с учетным.

Лов кеты в Анадырском лимане традиционно проводят ставными неводами, расположенными в непосредственной близости от г. Анадырь и рыбообрабатывающей базы. Интенсивность промысла (количество выставляемых орудий лова) в бассейне Анадырского лимана за период с 1967 по 2000 гг. была наиболее высокой в 80-е годы - от 10 до 19 ставных и закидных неводов (в среднем 14,6). В 1994-1998 гг. промысел кеты вели с использованием 6-7 ставных неводов, в 1999 и 2000 гг. - четырех. По результатам контрольного лова, проводимого в последние годы, вылов за период пугины на один невод колеблется от 30 до 300 т и составляет в среднем около 150 т (0,04 млн. экз). Колесания величин улова на усилии (средний вылов на один ставной невод в сутки) довольно точно отражают изменение численности нерестового стада. Данная зависимость была использована в 1995-2000 гг. для учета зашедшей на нерест анадырской кеты.

Согласно проведенному учету, за период 1995-2000 гг. численность рыб, достигших нерестилищ, составляла: в 1995 г. - 1,8 млн., в 1996 - 1,6 млн., в 1997 г. - 1 млн., в 1998 г. - 2,2 млн., в 1999 - 1,8 млн. и в 2000 г. - 1,1 млн. особей. При этом в 1998 г. было отмечено значительное пере-

поднение нерестилищ, проявившиеся в перекапывании кетой нерестовых буртов на некоторых участках. В 1995 и 1999 г. плотность кеты на нерестилищах была близка к оптимальной, а в 1996, 1997 и 2000 гг. отмечен дефицит производителей. Таким образом, для заполнения нерестилищ в оптимальном режиме, вероятно, необходимо около 2 млн. особей кеты. Объем пропуска последних должен ежегодно корректироваться в зависимости от гидрологических условий в районах нерестилищ.

По данным Л.Б. Кляшторина (1996), в середине-конце 90-х годов XX в. у тихоокеанских лососей и некоторых других важных промысловых видов - сардины иваси, калифорнийской сардины и минтая - началось снижение численности, связанное с завершением очередного глобального цикла потепления. В целом, крупномасштабные флуктуации объема нерестового стада анадырской кеты коррелируют с ходом складенных долгопериодных изменений температурной аномалии, как это показано для ряда других стад тихоокеанских лососей (1. с.). На ближайшее десятилетие вылов анадырской кеты может быть аппроксимирован трендом ее уловов в 40-50-е годы. Вероятно, на период до 2005 г. подходы будут находиться на уровне около 70 % от среднепогодных. При существующем положении в рыбном хозяйстве Чукотки возможные объемы регламентировано вылова, скорее всего, сохранятся в интервале 1-1,5 тыс. т.

Факторы, препятствующие рациональной организации промысла. Рассмотрены последствия ежегодно повторяющегося позднего открытия промысла кеты в Анадырском лимане, неравномерного распределения промысловой нагрузки в процессе нерестового хода, непродуманной хозяйственной деятельности в бассейнах рек Анадырь и Канчалган (увеличение лесозаготовок, осушение озер), прекращения промысла морзявры и других факторов.

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

- 1) открытие промысла в Анадырском лимане с 10 июля при соблюдении равномерного распределения промысловой нагрузки (пропорционально численности мигрирующей кеты) в течение всего нерестового хода и мониторинге производителей в Анадырском лимане и в р. Анадырь;
- 2) для освоения ежегодно выделяемых объемов изъятия кеты в рамках промыслового лова вполне достаточно 5-6 ставных неводов, расположенных на разных сторонах Анадырского лимана;

3) организация мероприятий по снижению прессы со стороны морских млекопитающих. Для этого необходимо осваивать выделяемые ежегодно лимиты на добычу белухи (500 голов) и ларги (несколько тысяч голов) преимущественно в притоках рек Анадырь и Канчалган.

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

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

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

ВЫВОДЫ

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

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

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

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

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

чагана. Популяция кеты р. Анадырь представлена двумя экологическими формами, причисляемыми к разным типам нерестилищ. Производители, нерестящиеся на выходах грунтовых вод, на ограниченной, но стабильной из года в год площади нерестилищ, образуют субпопуляции притоков верхнего течения Анадыря. Кета, нерестящаяся в притоках нижнего и среднего течения, также образует соответствующие группировки субпопуляционного ранга.

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

7. Исследование генетической гетерогенности анадырской кеты не подтвердило высказанное ранее мнение о низком уровне ее внутривидовой дифференциации (Штундук, 1983а; Викторовский и др., 1986, 1989). При сравнении различного числа выборок кеты из рек Камчатки и Анадырского бассейна отчетливо проявилась обособленность по генным маркерам нерестовых совокупностей производителей анадырской кеты из Канчагана, Белой, Майна, Анадыря (район с. Марково), Еропола.

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

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

Список опубликованных по теме диссертации работ

1. Коротаев Ю.А. Сравнение методов оценки численности нерестовых стад тихоокеанских лососей на примере анадырской кеты // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. С. 43.
2. Коротаев Ю.А. Влияние гидрологических условий на воспроизводство анадырской кеты // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. С. 157.
3. Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б. О популяционной организации анадырской кеты // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов. Тез. докл. конф. молодых ученых. Владивосток: ТИПРО-центр, 1997. С. 113-114.

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

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

6. Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б. О темпоральной гетерогенности анадырской кеты при разном уровне численности // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. Тез. докл. конф. молодых ученых. Владивосток: ТИПРО-центр, 1999. С. 50-52.

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

8. Наумкин Д.В., Коротаев Ю.А., Попова Д.В. Тихоокеанские лососи Чукотки // Рыб. хоз-во. 2000. № 1. С. 43-44.

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

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

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

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