

УДК 597.553.2(282.257.21)

DOI: 10.15853/2072-8212.2020.57.51-70

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРЕСНОВОДНОГО ВОЗРАСТА КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH* Р. ЛИСТВЕННИЧНОЙ (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА) В 2014–2018 ГГ.

В.Ф. Бугаев, О.В. Фролов



Вед. н. с., д. б. н.; инженер; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел.: 8 (4152) 41-27-01, 42-19-94. E-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; frolov.o.v@kamniro.ru

ВОЗРАСТ, ЧЕШУЯ, СКЛЕРИТЫ, ПОЛОВОЗРЕЛЫЕ РЫБЫ, МОЛОДЬ КИЖУЧА, ПРЕСНОВОДНЫЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ, ДЛИНА ТЕЛА, МАССА ТЕЛА, ПЛОДОВИТОСТЬ

Река Лиственничная протекает через одноименное озеро и впадает в бухту Лиственничную, расположенную на юго-восточном побережье п-ова Камчатка. Ее общая длина составляет 15 км (в бассейн реки входят участки: р. Верхняя Лиственничная, оз. Лиственничное, р. Нижняя Лиственничная). Кижуч нерестится в р. Верхняя Лиственничная и, преимущественно, в р. Нижняя Лиственничная. Данных о том, что молодь кижуча из верхней реки частично (или полностью) нагуливается до ската в море в оз. Лиственничном, из-за отсутствия соответствующих работ до настоящего времени нет. В пресноводной зоне чешуи половозрелого кижуча р. Лиственничной до 50–70% случаев отмечается наличие ложных годовых колец, что существенно затрудняет определение пресноводного возраста. Средний возрастной состав половозрелого кижуча р. Лиственничной в 2015–2017 г., собранного у устья реки, показал подавляющее доминирование возрастной группы 2.1 — 79,9% (при встречаемости рыб возраста 1.1 — 2,0%, 3.1 — 18,1%). Высокая встречаемость сеголетков кижуча в июле–сентябре (228 экз. в уловах за два года) в 130 м от устья реки дает основание предполагать возможность выноса их в море, но в возвратах половозрелых рыб особи возраста 0.1 встречены не были.

THE FRESHWATER AGE DETERMINATION OF COHO SALMON *ONCORHYNCHUS KISUTCH* IN THE LISTVENNICHNAYA RIVER, SOUTH-EASTERN KAMCHATKA, IN 2014–2018

Victor F. Bugaev, Oleg V. Frolov

Leading Scientist, Dr. of Science (Biology); Engineer; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”) 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Tel.: +7 (4152) 41-27-01, 42-19-94. E-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; frolov.o.v@kamniro.ru

AGE, SCALE, SCLERITES, MATURATY AND JUVENILE COHO SALMON, FRESHWATER PERIOD OF LIFE, BODY LENGTH, BODY WEIGHT, FECANDITY

The Listvennichnaya River follows through the lake of the same name before emergence into the Bay Listvennichnaya on the southeastern coast of Kamchatka peninsula. The total length of the river is 15 kms (Verkhnyaya Listvennichnaya River + Listvennichnoye Lake + Nizhnaya Listvennichnaya River). Coho salmon spawn in both rivers. There are no any research data about partly (or totally) feeding juvenile coho salmon from the upper river in Listvennichnoye Lake before migration to the sea. Presence of false annual rings in the freshwater zone of scale of mature coho salmon of the Listvennichnaya River can be seen in 50–70% individuals, what makes reading the freshwater age more complicated. Averaged for 2015–2017 the group 2.1 dominated (79.9%) in the age composition of mature coho salmon collected in 130 m from the mouth of the Listvennichnaya River (1.1 – 2.05, 3.1 – 18.1%). High frequency of coho salmon underyearlings (228 individuals in the catches for 2 years) in 130 m from the river mouth in July–September makes us to suggest emerging the fish into the sea, but there were no individuals aged 0.1 in spawning runs.

Кижуч относится к особо ценным видам тихоокеанских лососей. В Азии наибольшее количество кижуча добывается на Камчатке (практически во всех реках западного и восточного побережий) (Грибанов, 1948; Зорбиди, 2010).

Кижуч принадлежит к видам тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни (SandercocK, 1991; Черешнев и др., 2002; Зорбиди, 2010; Бугаев, Ярош, 2014а; Бугаев и др., 2019а; и др.): основная масса азиатских рыб проводит в пресной воде 2 (реже — 1 и 3) года. До

95–98% особей кижуча созревают после одной зимовки в море и в конце лета – осенью в массе идут на нерест. Возврата половозрелого кижуча от ската сеголетками исследователи не отмечали.

Исходя из современных взглядов на рост рыб (Никольский, 1974; Мина, 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Ваганов, 1978; Бугаев, 1995; и др.), напомним, что сезонные ритмы роста в пресноводный и морской периоды жизни проявляются на чешуе рыб в образовании годовых колец (годовых зон сближенных склеритов — годовых ЗСС). К их появлению

ведет возобновление роста после его остановки в определенное время года, которая в пресных водоемах у молоди тихоокеанских лососей длится до 5–7 месяцев и более. По принятой классификации, отметки на регистрирующих структурах у рыб (в нашем случае — ЗСС на чешуе), образующиеся в период уже начавшегося сезонного роста, считаются дополнительными образованиями (дополнительные ЗСС).

Проведенные исследования сезонного роста молоди кижуча в бассейне р. Большой (Бугаев, Ярош, 2014а; Бугаев и др., 2019б) и бассейне р. Камчатки (Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019а; Бугаев, Базаркин, 2019) показали, что пресноводный период у молоди кижуча в разных водоемах может проходить как при нижней, так и верхней границах температурного оптимума для этого вида, который принимается в пределах 11,8–15,8 °С (Weber Scannel, 1992).

В подавляющем большинстве рек западного побережья Камчатки среднемесячные температуры воды в июне–сентябре находятся в пределах 8–12,5 °С. Но вот среди рек восточного побережья, из-за наличия в их бассейнах озер (разных площадей и глубин), встречаются водотоки или отдельные их участки, где молодь кижуча какой-то период нагуливается при температурах 12–16 °С и выше, т. е. ближе к верхней границе оптимальных температур для этого вида.

В пресноводный период жизни у молоди лососей длина, масса тела, количество склеритов и радиусы чешуи высоко достоверно коррелируют между собой (Clutter, Whitesel, 1956; Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007; Лозовой, Карпенко, 2017; и др.). Судя по структуре чешуи, в естественных условиях годовые приросты рыб, нагуливавшихся в водоемах с более высокими оптимальными температурами воды, заметно превышают таковые у особей, нагуливавшихся в условиях более низких. Формирование больших годовых приростов может складываться как на фоне высокого темпа роста, достигающего своих наибольших значений в период максимальных температур и высокой кормовой обеспеченности, так и расширения пределов периода сезонного роста (как в его начале, так и конце) (Мина, 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Ваганов, 1978; Бугаев, 1995; и др.).

После изучения сезонного роста молоди кижуча р. Большой (Бугаев и др., 2019а), где молодь этого вида в июле–сентябре нагуливается в усло-

виях нижней границы температурного оптимума для этого вида (в среднем 10–12,3 °С) и р. Камчатки (Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019б; Бугаев, Базаркин, 2019), в старицах и пойменных озерах которой в июле–августе молодь кижуча обитает в условиях, приближающихся к верхней границе оптимальных температур (16 °С и выше), авторы статьи провели исследования пресноводного периода жизни кижуча бассейна р. Лиственничной, где (по первоначальной оценке) сезонный нагул молоди кижуча достаточно долго происходит в условиях верхней границы температурного оптимума воды для этого вида.

Настоящее исследование важно и интересно прежде всего с точки зрения совершенствования методики определения пресноводного возраста у тихоокеанских лососей, и в частности кижуча, структура чешуи которого иногда образует просто немыслимые сочетания многочисленных зон роста, годовых и дополнительных зон сближенных склеритов при продолжительности пресноводного периода два (реже один или три) года.

Как показывает практический опыт первого автора статьи, при определении возраста в популяциях кижуча из рек (в бассейнах которых имеются озера) часто оценки продолжительности пресноводного периода на 50–70% и более относятся к сложным случаям. В свою очередь, в популяциях кижуча из рек, где нет значительных озер, структура чешуи особей значительно проще (только до 5–15% могут относиться к сложным случаям) и, в итоге, оценки возраста получаются несравненно точнее.

Предлагаемая работа хорошо иллюстрирована, а в подрисуночных подписях приведены обширные комментарии. Имеющиеся примеры анализа оценки возраста (даже иногда спорные варианты) в конечном итоге будут способствовать повышению и совершенствованию общей методики оценки возраста рыб в водоемах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы сборы молоди, а также половозрелого кижуча, пойманного в нижнем течении р. Нижняя Лиственничная (в 130 м от ее впадения в Тихий океан) в 2014–2018 гг. (рис. 1). Влияние приливов и осолонение воды отмечено только на первых 8–10 м от устья реки.

Ширина р. Нижняя Лиственничная в районе лова молоди и половозрелых лососей (рис. 1) —

около 50 м, средняя глубина — 1–1,5 м. Измерение температуры в реке проводили по возможности ежедневно (независимо от дат сбора материалов) три раза в сутки в месте лова (рис. 2): в 9, 15 и 21 час в поверхностном слое воды.

Все годы лов молоди лососей в нижнем течении р. Нижняя Лиственничная проводил О.В. Фролов (иногда с сотрудниками КамчатНИРО), осуществляя его пассивным способом с наступлением темноты в 23:30–01:00 час. Для этого верхний конец 15-метрового малькового невода (ячей — 5 мм, высота стенки — 4 м) закрепляли в 4–5 м от берега с помощью груза. Выпустив невод по течению, нижний его конец закрепляли на берегу. После 30-минутной экспозиции верхнюю часть невода подтягивали к берегу и, замкнув выход для молоди, весь невод вытаскивали на берег. Обычно делали две экспозиции невода.

Лов половозрелых особей кижуча осуществляли 50-метровой сетью из моноволокна с ячейей 60–65 мм. Стандартный биологический анализ проводили на месте лова. Чешую у молоди и производителей кижуча брали выше боковой линии между спинным и жировым плавниками (Clutter, Whitesel, 1956). Чешую производителей кижуча помещали в чешуйные книжки.

Пойманную молодь лососей фиксировали в 10%-м растворе формалина и передавали для обработки в лабораторию КамчатНИРО. У рыб измеряли длину и массу тела, набирали препараты чешуи, определяли пол, анализировали содержимое желудка.

Чешую фиксированной в формалине молоди кижуча набирали на медицинские предметные стекла. При анализе размерно-массовых характеристик и структуры чешуи молоди тихоокеанских

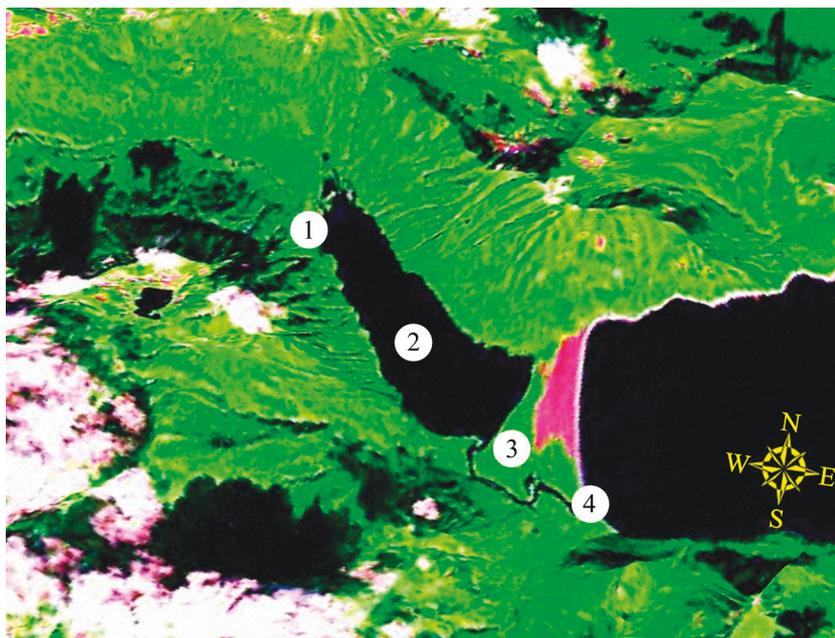


Рис. 1. Бассейн р. Лиственничной: с левой стороны береговой перемычки оз. Лиственничное, с правой — бухта Лиственничная (левую среднюю и нижнюю часть фотографии занимают тени от гор) (по: Бугаев, Кириченко, 2008). 1 — устье р. Верхняя Лиственничная, 2 — оз. Лиственничное, 3 — исток р. Нижняя Лиственничная, 4 — место лова молоди и половозрелых рыб (устье р. Нижняя Лиственничная)
Fig. 1. The watershed of the Listvennichnaya River: Listvennichnoye Lake is to the left from the isthmus, Listvennichnaya Bay – to the right (middle left and lower parts of the photo – the shadow of the mountains) (according to Бугаев, Кириченко, 2008). 1 – estuary of Verkhnyaya Listvennichnaya River, 2 – Listvennichnoye Lake, 3 – source of Nizhnaya Listvennichnaya River, 4 – sampling point (estuary of Nizhnaya Listvennichnaya River)



Рис. 2. Нижнее течение р. Лиственничной (стрелочкой указано место лова молоди и половозрелых рыб)
Fig. 2. The lower part of the Listvennichnaya River (the arrow marks the point of sampling juvenile and adult fish)

лососей, из-за отсутствия достоверных различий, все исследователи не подразделяют материалы на самцов и самок. Просмотр чешуи вели под микроскопом МБС-1 (объектив — 4–7, окуляр — 8). Для фотографирования чешуи использовали видеокамеру фирмы Levenhuk Model C510.

Статистическая обработка материалов (Лакин, 1990) выполнена в среде Windows в программе Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде чем приступить непосредственно к анализу имеющихся материалов, рассмотрим некоторые физико-географические показатели и краткую рыбохозяйственную характеристику р. Лиственничной.

Река Лиственничная протекает через одноименное озеро и впадает в бух. Лиственничную, расположенную на юго-восточном побережье п-ова Камчатка (рис. 1). Ее общая длина составляет 15 км (в бассейн реки входят участки — р. Верхняя Лиственничная, оз. Лиственничное, р. Нижняя Лиственничная). Ниже, в тексте статьи, если речь идет о бассейне р. Лиственничная, авторы подразумевают, что сюда входят все перечисленные участки реки.

В бассейне р. Лиственничной имеется шесть озер общей площадью 2,3 км²; самое крупное из них — оз. Лиственничное (Ресурсы., 1966). Пресноводное. Находится в узкой горной долине и имеет ледниково-фиордовое происхождение. От моря отделено валунно-галечной перемычкой шириной около 1 км (рис. 1).

Оз. Лиственничное стало достаточно известным на Камчатке после того, как сотрудники КамчатНИРО (Куренков, Куренков, 1988) предложили удобрить (фертилизировать) минеральными удобрениями его акваторию. Предполагали, что после фертилизации в нем произойдет заметное увеличение численности нерки.

Площадь бассейна оз. Лиственничного — 66,0 км², акватория — 2,2 км²; средняя глубина — 16,2 м; максимальная глубина — 28,0 м; объем — 0,036 км³. Время оборачиваемости водных масс немного более одного года, т. е. весьма значительно. Донный грунт озера — это почти повсеместно илистый песок с редкими остатками листьев ольхи и березы. Озеро димиктично, эпилимнион достигает глубины 7–10 м с температурой на поверхности 16–18 °С. Вода слабокислая (рН — 6,7–7,0),

гидрокарбонатного класса. Содержание кислорода в летний период близко к полному насыщению по всей глубине (Куренков, Куренков, 1988).

Если после фертилизации оз. Лиственничного в 1980 г. в силу сложившихся естественных природных процессов влияние фертилизации казалось бесспорным и перспективным (Куренков, Куренков, 1988), то в дальнейшем некоторые исследователи (Лепская, 2006; Лепская и др., 2007) пришли к выводу о невозможности сделать однозначные выводы о влиянии фертилизации на экосистему оз. Лиственничного.

Из-за близкого расположения и низкой высоты над уровнем моря некоторые мощные волны цунами, в принципе, могут частично захлестывать оз. Лиственничное. Так, 5 ноября 1952 г. высота волны цунами в районе этого озера достигала более 5 м (Пийц, 2006), но результаты этого воздействия из-за отсутствия наблюдений неизвестны.

По численности на нерестилищах бассейна р. Лиственничной доминируют кета (0,67–0,73 тыс. шт.), горбуша (0,57–0,63) и кижуч (0,33–0,38). Помимо этих видов в реке воспроизводится небольшое стадо нерки (0,17–0,20 тыс. шт.), молодь которой нагуливается до ската в озере (Остроумов, 1984, 1985; А.В. Маслов, персональное сообщение). Судя по отдельным экземплярам молоди чавычи в пробах, в бассейне р. Лиственничной в единичных количествах нерестится и чавыча.

Всего в бассейне р. Лиственничной ниже озера нерестится до 84–87% от всех производителей этого вида. Основу составляет ранняя форма кижуча (до 87–91%), остальные рыбы относятся к поздней форме (Остроумов, 1984).

В настоящее время промышленный лов лососей бассейна р. Лиственничной полностью запрещен. Ограниченный отлов половозрелого кижуча в научных целях для биологического анализа половозрелых рыб обычно проводят в приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная (в 130 м от устья) с начала третьей декады июля, а заканчивают в третьей декаде сентября.

Сезонный ход температуры в месте лова в приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная представлен на рис. 3. Обращает на себя внимание, что наиболее высокие температуры в реке приходятся на конец июня – конец сентября (с максимумами в середине августа). Кроме того, для р. Нижняя Лиственничная характерны значительные суточ-

ные колебания температур в наиболее теплый период, достигающие 5–7 °С и более. Самые высокие суточные температуры, как правило, приходятся на 15:00 ч (рис. 3).

Высокие температуры, в известной мере, объясняются тем, что в реку осуществляется сток теплых поверхностных вод из оз. Лиственничного, а также тем, что р. Нижняя Лиственничная имеет разливы и заводи, что ведет в те-

плые дни к дополнительному прогреву воды в реке.

В приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная ловятся сеголетки, годовики и двухгодовики кижуча, но наиболее многочисленными в пробах были сеголетки и годовики. В данном случае, они и послужили объектом исследования, т. к. для анализа двухгодовиков желательна еще дополнительное накопление имеющихся материалов (табл. 1).

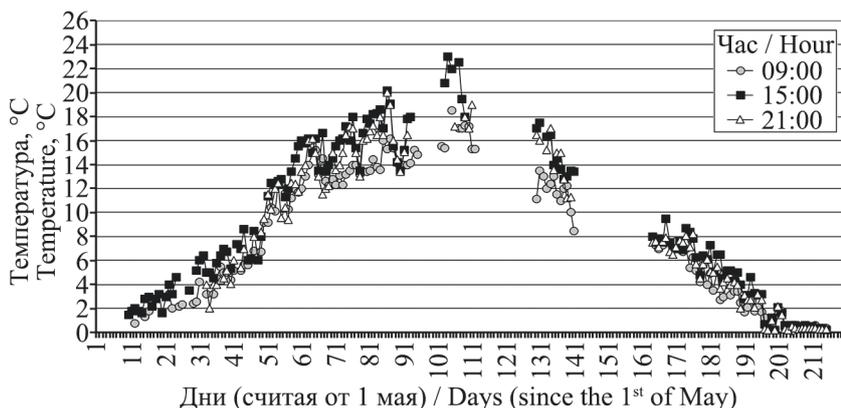


Рис. 3. Сезонный ход температуры воды в месте лова в нижнем течении р. Лиственничной, °С: май 2012 г. (1–31), июнь 2012 г. (32–61), июль 2012 г. (62–92), август 2012 г. (93–123), сентябрь 2012 г. (124–154), октябрь 2011 г. (155–185), ноябрь 2011 г. (186–220)
Fig. 3. The seasonal dynamics of the water temperature at the sampling point in the lower part of the Listvennichnaya River, °C: May 2012 (1–31), June 2012 (32–61), July 2012 (62–92), August 2012 (93–123), September 2012 (124–154), October 2011 (155–185), November 2011 (186–220)

Таблица 1. Длина, масса тела и число склеритов в зонах роста чешуи сеголетков, годовиков и двухгодовиков кижуча в нижнем течении р. Лиственничной в 2014–2018 гг.
Table 1. The body length, weight and number of sclerites in the growth zones of scales of underyearling, yearling and two-years-old coho salmon in the lower part of the Listvennichnaya River in 2014–2018

Дата вылова Date of sampling	Число рыб Number of fish	Длина тела, мм Body length, mm		Масса тела, г Body weight, g		Число склеритов, первая зона роста* Number of sclerites (the first zone of growth)		Число склеритов, крайняя зона роста* Number of sclerites (the edge zone of growth)	
		Пределы Range	Средняя M+m	Пределы Range	Средняя M+m	Пределы Range	Средняя, M+m	Пределы Range	Средняя M+m
Без ЗСС, возраст 0+ / No ZCS, the age 0+									
15.07.2017	10	37–63	49,50±3,14	1,86–4,53	1,96±0,38	–	–	–	–
31.07.2017	10	36–71	47,00±3,31	1,30–5,95	1,78±0,50	–	–	–	–
15.08.2017	41	32–60	42,00±0,96	1,41–3,46	1,11±0,10	–	–	–	–
15–16.09.2017	48	36–72	49,81±1,50	0,81–3,39	1,87±0,18	–	–	–	–
30.09.2017	31	37–82	50,65±2,15	0,76–6,88	2,03±0,27	–	–	–	–
10.8.2018	11	44–72	56,36±1,91	0,92–3,70	2,48±0,27	–	–	–	–
30.08.2018	36	38–84	60,08±1,82	0,57–8,10	3,19±0,30	–	–	–	–
15.09.2018	36	42–86	55,22±1,25	1,20–5,00	2,36±0,15	–	–	–	–
30.09.2018	15	53–74	62,73±1,72	2,57–5,69	3,58±0,28	–	–	–	–
Одна ЗСС, возраст 1+ / One ZCS, the age 1+									
07.08.2014	16	73–115	96,19±3,15	5,1–21,1	12,89±1,23	6–11	8,81±0,46	4–8	6,63±0,27
15.08.2014	18	72–97	86,83±2,13	5,7–13,6	9,33±0,75	4–9	6,39±0,33	4–9	7,28±0,38
16.07.2015	18	62–90	70,61±1,73	3,0–10,0	4,98±0,38	7–12	9,44±0,29	0–2	1,61±0,14
02.08.2015	27	59–102	79,48±2,21	2,8–16,5	7,29±0,67	6–12	9,30±0,32	2–5	3,78±0,15
01.09.2015	34	62–121	97,91±2,75	3,5–24,1	13,54±1,00	5–14	9,53±0,40	6–10	7,44±0,18
15.07.2017	40	62–103	81,20±1,80	5,7–15,0	7,98±0,49	4–14	8,05±0,34	4–8	5,47±0,20
31.07.2017	14	74–105	88,07±3,29	6,3–16,9	10,43±1,15	6–14	9,36±0,55	2–7	5,00±0,36
15.08.2017	7	74–91	82,43±2,58	5,6–11,6	8,01±0,87	3–9	5,86±0,80	3–9	6,29±0,86
15–16.09.2017	5	76–111	85,20±7,13	6,3–18,3	9,13±2,41	4–10	6,25±1,17	7–11	9,00±0,71
30.09.2017	10	88–114	96,10±3,66	9,7–20,1	13,46±1,34	6–8	6,30±0,45	6–12	10,10±0,60
10.08.2018	5	77–88	82,40±1,91	6,1–9,6	7,56±0,69	5–8	6,20±0,58	4–5	4,60±0,25
30.09.2018	3	76–84	80,33±2,34	5,8–7,8	6,83±0,60	5–6	5,67±0,34	8–9	8,67±0,34
Две ЗСС, возраст 2+ / Two ZCS, the age 2+									
15.07.2017**	7	95–124	103,29±6,74	12,0–26,9	16,81±3,14	4–6	4,71±0,36	3–4	3,43±0,30
10.08.2018**	4	80–108	90,50±6,11	7,0–17,9	10,55±2,50	3–8	5,00±0,81	2–6	4,00±0,81

*Число склеритов у молоди возраста 0+ не приводим (см. пояснения в тексте). **Число склеритов во второй зоне роста: 15.07.2017 — 8–15 (11,14±1,05); 10.08.2018 — 8–9 (8,25±0,25) склеритов.
*The number of sclerites in juvenile fish 0+ is not represented (explanations in text). **The number of sclerites in the second zone of growth: 15.07.2017 — 8–15 (11.14±1.05); 10.08.2018 — 8–9 (8.25±0.25) sclerites.

На рис. 4 приведены температуры воды в приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная по 5-дневкам в 2017–2018 гг. в периоды сборов основных материалов по молоди кижуча, а также в 2019 г. Этот рисунок свидетельствует, что с конца первой декады июля и до конца сентября здесь наблюдались утренние температуры в 09:00 не менее 10 °С.

С учетом дневного прогрева (рис. 3) можно предполагать, что максимальные суточные температуры в названный период составляли 14–15 °С и более. То есть молодь кижуча в 2017–2018 гг. порядка трех месяцев нагуливалась при температурах воды в зоне верхних значений оптимальных температур для молоди кижуча (Weber Scannel, 1992).

Рассмотрим рост сеголетков кижуча. В.И. Грибанов (1948) установил, что 25.07.1935 первый склерит у сеголетков кижуча из кл. Тундрового (бассейн р. Паратунки) был сформирован при длине молоди 42 мм, а при длине 40 мм склеритов еще не было.

Другие исследователи (Зорбиди, Полинцев, 2000; Зорбиди, 2010) установили, что образование центральной площадки на чешуе (она не оконтурена первым склеритом) у сеголетков кижуча происходит при средней длине 38 мм. Данных о длине, при которой происходит образование первого склерита, у вышеназванных специалистов нет.

На сеголетках кижуча р. Большой (в 30 км от устья) было показано, что формирование первого склерита (ограничивающего центральную площадку) происходит при средней длине 38 мм (Бугаев, Ярош, 2014а).

Литературные данные свидетельствуют (Лозовой, Карпенко, 2017; Бугаев, Базаркин, 2019), что

у сеголетков кижуча, нагуливающих при более высоких температурах и стациях со слабым течением или отсутствии его, закладка чешуи и формирование первого склерита происходит при меньших размерах, чем в местах, где температуры воды ниже и течение достаточно быстрое.

По наблюдениям А.П. Лозового и В.И. Карпенко (2017), в бассейне р. Коль у более мелких сеголетков кижуча из заливных лугов и стариц образование первого склерита происходило при длине 19 мм, а у более крупных из протоков и русла р. Коль — при длине 29 мм (разница в размерах — 10 мм).

По данным В.Ф. Бугаева и Г.В. Базаркина (2019), сравнительный расчет по линиям регрессии между средней длиной тела и числом склеритов на чешуе сеголетков кижуча в районе пос. Мильково в искусственной хорошо прогреваемой старице с поверхностными температурами воды до 19 °С (25.08.1986) и протоке р. Камчатки (25.08.1987) с температурами порядка 12,7 °С показал, что у рыбок из старицы образование первого склерита произошло при средней длине 24,72 мм, а у таких из протоки — 33,34 мм (разница в размерах — 8,62 мм).

Так как в нижнем течении р. Нижняя Лиственничная молодь кижуча нагуливается в условиях верхней границы оптимальных температур, в данной работе авторы предполагали дополнить имеющиеся факты о раннем образовании чешуи (Лозовой, Карпенко, 2017; Бугаев, Базаркин, 2019) наблюдениями еще в р. Нижняя Лиственничная.

К сожалению, во время биологического анализа молоди кижуча оператор самостоятельно решил не делать препараты для оценки наличия чешуи у

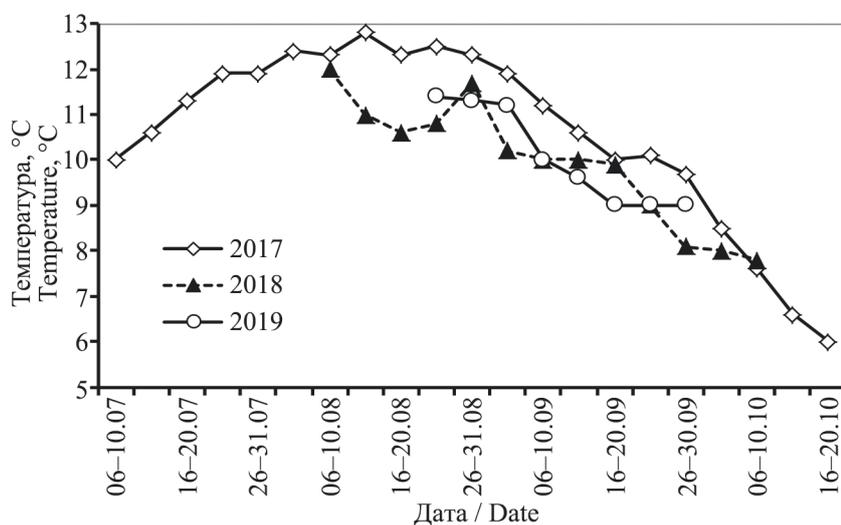


Рис. 4. Температура воды по 5-дневкам в 09:00 в нижнем течении р. Лиственничной (в месте лова молоди лососей) в 2017–2019 гг., °С
Fig. 4. The water temperature by the intervals of 5 days at 09:00 in the lower part of the Listvennichnaya River (at the juvenile salmon sampling point) in 2017–2019, °С

мелких особей длиной 32–40 мм. В результате у части наиболее мелких рыб не оказалось чешуйных препаратов, а только длина и масса тела. Последнее не позволяло авторам провести работу в задуманном ранее варианте. Тем не менее и на имеющихся материалах все же удалось сделать достаточно важные и достоверные выводы.

На рис. 5 и рис. 6 представлено соотношение между длиной тела (АС) и числом склеритов у сеголетков кижуча из р. Нижняя Лиственничная в июле–августе и сентябре 2017 г. и в августе–сентябре 2018 г.

Как видно из рис. 5 (расчет по линиям регрессии), в июле–августе 2017 г. образование первого склерита произошло при длине 27 мм, а в сентябре — 33 мм; в августе 2018 г. — при длине 27 мм, а сентябре — 31 мм. Сильное сближение значений в 2018 г. можно объяснить тем, что в период 15–25.08.2018 имело место значительное падение температуры воды в р. Нижняя Лиственничная, вполне сопоставимое с температурами воды в сентябре данного года (рис. 4).

Тем не менее полученные результаты достаточно наглядно подтверждают выводы предыду-

щих исследователей (Лозовой, Карпенко, 2017; Бугаев, Базаркин, 2019), что при более высоких температурах нагула у молоди кижуча в нижнем течении р. Нижняя Лиственничная образование первого склерита происходит при меньших размерах, чем, например, у сеголетков кижуча р. Большой, нагуливающих при более низких температурах (Бугаев, Ярош, 2014а).

Обратимся к анализу биологических показателей и структуры чешуи годовиков кижуча (табл. 1). Как уже это многократно рассчитывали по чешуе молоди нерки (Бугаев, 1995, 2018) и кижуча (Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019а; и др.), на имеющихся материалах за 2014–2015 гг. авторы по приросту склеритов в краевой зоне чешуи («плюсе») рассчитали продолжительность формирования одного склерита.

Продолжительность формирования одного склерита во второй год жизни у годовиков кижуча из р. Нижняя Лиственничная удалось отследить только на ограниченных материалах, собранных в 2014–2015 гг. (табл. 1).

Изучение продолжительности формирования одного склерита показало, что за период 07.08–

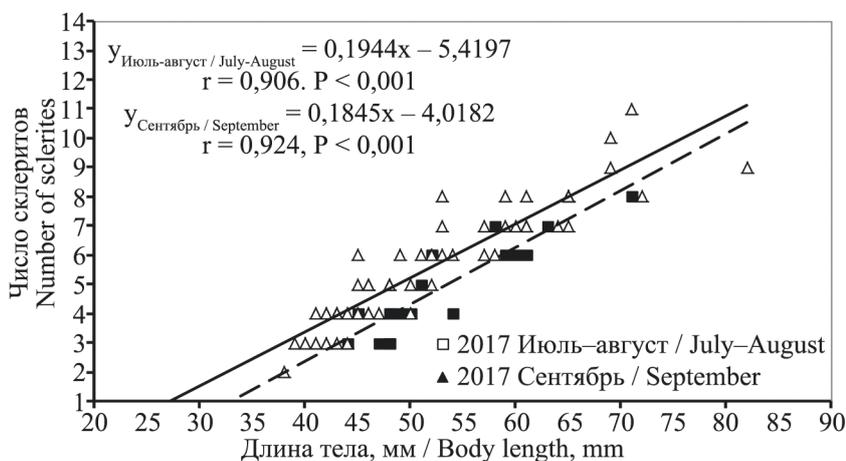


Рис. 5. Соотношение между длиной тела (АС) и числом склеритов у сеголетков кижуча р. Лиственничной в июле–августе и сентябре в 2017 г.
Fig. 5. The ratio between the body length (AC) and the number of sclerites in coho salmon underyearlings in the Listvennichnaya River in July–August and September of 2017

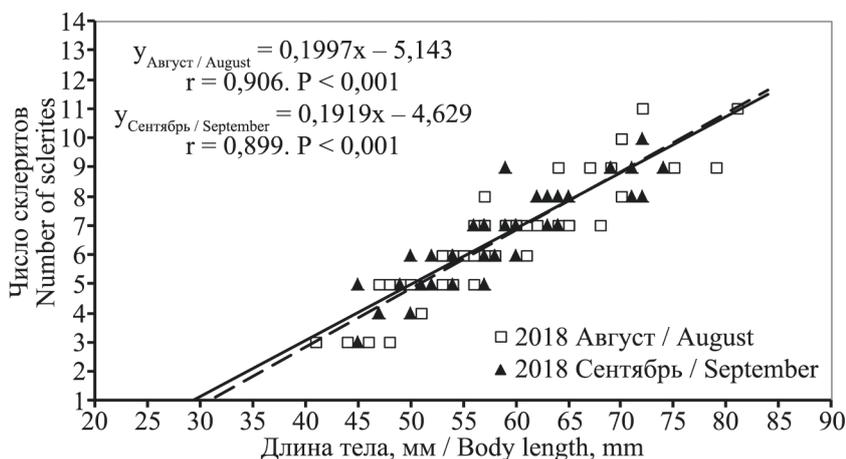


Рис. 6. Соотношение между длиной тела (АС) и числом склеритов у сеголетков кижуча р. Лиственничной в августе и сентябре в 2018 г.
Fig. 6. The ratio between the body length (AC) and the number of sclerites in coho salmon underyearlings of the Listvennichnaya River in August and September of 2018

15.08.2014 (табл. 1) один склерит у годовиков кижуча (возраст 1+) в приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная формировался за 12,20 сут. Оценка этого показателя за период 16.07–02.08–01.09.2015 (табл. 1) констатировала, что у годовиков кижуча один склерит формировался за 7,84–8,20 сут. Таким образом, средняя продолжительность формирования одного склерита в р. Нижняя Лиственничная составила 9,41 сут ($n = 3$). Полученные значения вполне сопоставимы с таковыми для годовиков кижуча из рек Большая и Камчатка (Бугаев, Ярош, 2014а; Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019а; и др.).

Принимая во внимание, что один склерит у годовиков кижуча р. Нижняя Лиственничная по материалам 2014–2015 гг. формировался в среднем за 9,41 сут, то (по данным табл. 1 — прирост в «плюсе») можно считать, что формирование первого годового кольца в исследованных образцах молоди приходится на начало июня. Эти сроки близки к таковым годовиков кижуча в нижнем течении рек Большая и Камчатка (Бугаев, Ярош, 2014а; Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019а, 2009б; и др.).

В 2017–2018 гг. такие расчеты провести не удалось, в известной мере из-за того, что интервалы между отдельными пробами были очень большими. В результате встречающиеся годовики в проводимые сроки лова явно принадлежали к разным совокупностям, если судить об этом по числу склеритов в краевой зоне чешуи (в «плюсе») (табл. 2). Тем не менее в дальнейшем, если пробы молоди брать чаще — через 8–10 суток, то, вероятнее всего, удастся добиться приемлемых результатов, как это было уже сделано ранее у нерки (Бугаев, 1995) и кижуча в других водоемах (Бугаев, Ярош, 2014а; Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019а, 2009б; и др.).

На рис. 7–10 представлена чешуя годовиков кижуча, собранных 16.07–02.08–01.09.2015 и 30.09.2017 гг. Как можно видеть, 16.07.2015 в краевой зоне чешуи наблюдается 3, 02.08.2015 — 6, 01.09.2015 — 8–9 и 30.09.2017 — 11–12 широких склеритов. Но, как показывают результаты анализа имеющихся материалов, у молоди кижуча практически всегда число ЗСС на чешуе не соответствует таковому, наблюдающемуся в пресноводной зоне чешуи у половозрелых рыб.

Прежде всего следует отметить, что структура чешуи молоди кижуча из р. Нижняя Лиственнич-

ная (здесь могут присутствовать особи и из других районов бассейна р. Лиственничной) в имеющихся сборах (рис. 7–10) значительно отличается от таковой центральной части чешуи половозрелых рыб (рис. 11–19). Материалы по молоди кижуча из приустьевой зоны р. Нижняя Лиственничная (табл. 2) отражают только некоторую часть (в зависимости от даты вылова — небольшую или достаточно весомую) пресноводного периода жизни кижуча бассейна р. Лиственничной.

В целом продолжительность пресноводного периода жизни лососей хорошо иллюстрирует чешуя половозрелых рыб. В настоящей работе фотографии чешуи представлены от более ранних 31.07–20.08 (рис. 11–13) и до более поздних 01.09–25.09 сроков вылова рыб (рис. 14–19). Это, в известной мере, охватывает рыб более раннего и более позднего ходов. Как видно (рис. 11–19), число склеритов и число ЗСС в пресноводной зоне половозрелых рыб значительно отличается от таковых у молоди (рис. 7–10).

У половозрелого кижуча, пойманного в приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная (здесь присутствуют рыбы из всего бассейна р. Лиственничной), в пресноводной зоне чешуи число ЗСС значительно варьирует — от 1 до 5 (чаще встречаются особи с 3–4 ЗСС), хотя подавляющее большинство половозрелых рыб имеют продолжительность пресноводного периода жизни 2 года (табл. 3). Этот факт свидетельствует о наличии у кижуча бассейна р. Лиственничной дополнительных образований на чешуе — «ложных годовых колец».

В случае наличия у особей кижуча чешуи, миграции и распределение особей по новым местам нагула могут приводить к формированию на их чешуе дополнительных ЗСС — это ЗСС 1-го типа. Дополнительные ЗСС, образующиеся в течение сезона роста в период заметного улучшения кормовых условий нагула, — это ЗСС 2-го типа (Бугаев и др., 2007; Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019а; Бугаев, Базаркин, 2019; и др.).

Как свидетельствуют факты, в случае нереста кижуча в реках, притоках озер, его молодь частично может нагуливаться непосредственно в нерестовых притоках, литорали озер и мигрировать на нагул в другие, расположенные ниже (иногда — выше) по течению водоемы (Бугаев и др., 2007; Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019а; Бугаев, Базаркин, 2019; и др.).

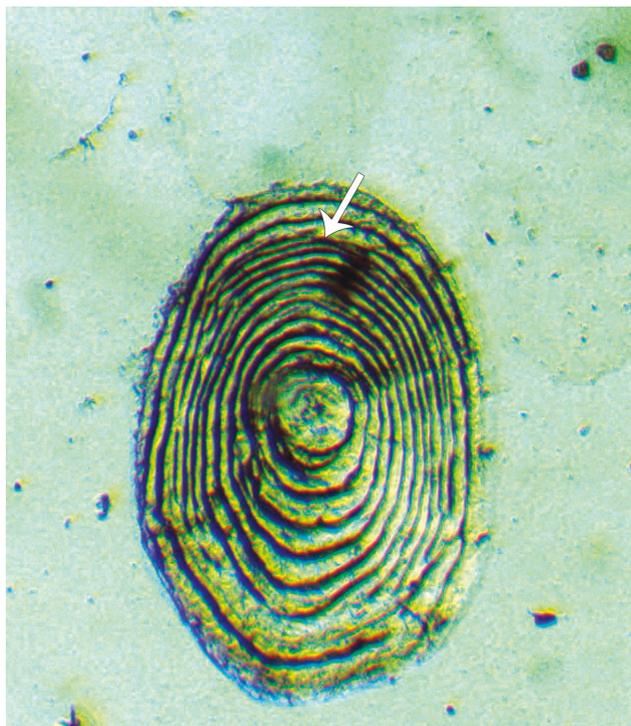


Рис. 7. Р. Лиственничная, кижуч, 16.07.2015, АС — 69 мм, самец, возраст 1+. Здесь и на рис. 8–11 стрелками указаны верхние границы ЗСС
Fig. 7. The Listvennichnaya R., coho salmon, 16.07.2015, АС – 69 mm, male, the age 1+. Hereinafter in figures 8–11 the arrows mark the upper edges of the ZCS (zones of closely – spaced sclerites)



Рис. 9. Р. Лиственничная, кижуч, 01.09.2015, АС — 101 мм, самка, возраст 1+. Первая ЗСС — дополнительная, вторая ЗСС — годовое кольцо
Fig. 9. The Listvennichnaya R., coho salmon, 01.09.2015, АС – 101 mm, female, the age 1+. The 1st ZCS (from the center) is additional, the 2nd ZCS is the annual ring

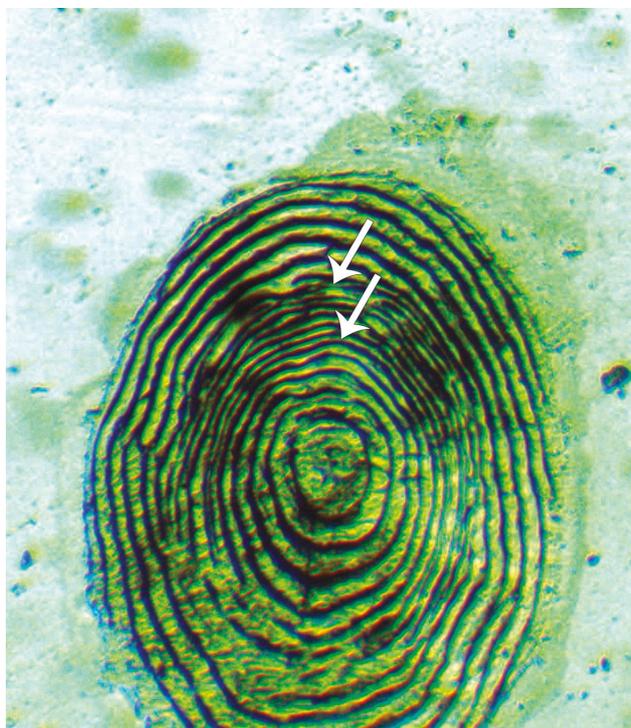


Рис. 8. Р. Лиственничная, кижуч, 02.08.2015, АС — 90 мм, самец, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — дополнительная ЗСС, вторая ЗСС — годовое кольцо.
Fig. 8. The Listvennichnaya R., coho salmon, 02.08.2015, АС – 90 mm, male, the age 1+. The 1st ZCS (from the center) is additional, the 2nd ZCS is the annual ring

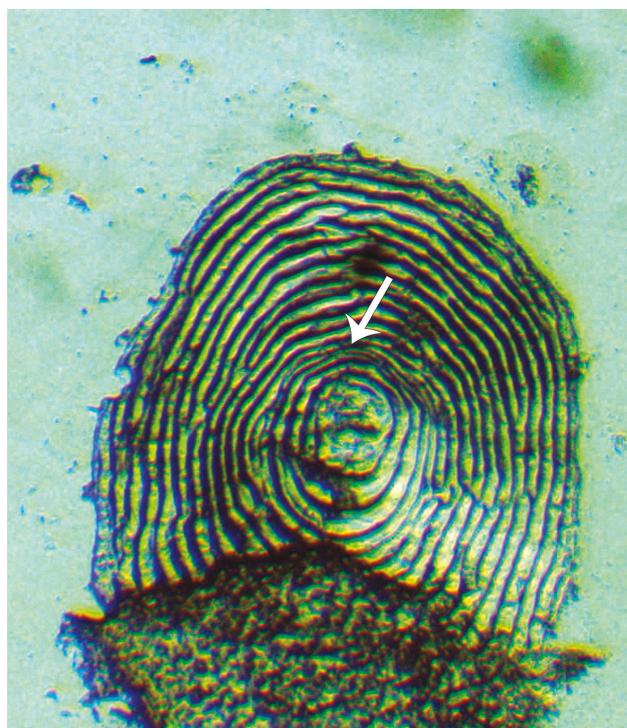


Рис. 10. Р. Лиственничная, кижуч, 30.09.2017, АС — 97 мм, самка, возраст 1+
Fig. 10. The Listvennichnaya R., coho salmon, 30.09.2017, АС – 97 mm, female, the age 1+

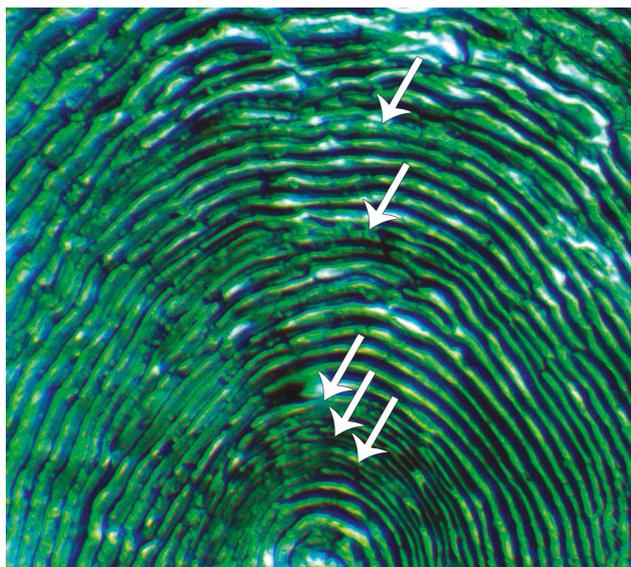


Рис. 11. Р. Лиственничная, кижуч, 31.07.2017, АС — 49 см, самец, вероятный возраст 2.1 (здесь и в рис. 12–18 стрелками указаны верхние границы ЗСС). 3-я и 5-я ЗСС являются годовыми (годовыми кольцами); остальные ЗСС — дополнительными (см. подробнее в тексте). В связи с тем, что на рис. 11 4-я ЗСС (возможное годовое кольцо) менее четкая, чем на рис. 12 (второе годовое кольцо), ее классифицировали как дополнительную ЗСС

Fig. 11. The Listvennichnaya R., coho salmon, 31.07.2017, AC — 49 cm, male, the age suggested is 2.1 (the arrows here and in the Fig. 12–18 mark the upper edge of the ZCS). The 3rd and the 5th ZCS are annual (the annual rings); the other ZCS are additional (details in text). In view that the 4th ZCS in the Fig. 11 is less clear (potential annual ring) comparing that in Fig. 12 (the second annual ring), the ZCS was classified as additional

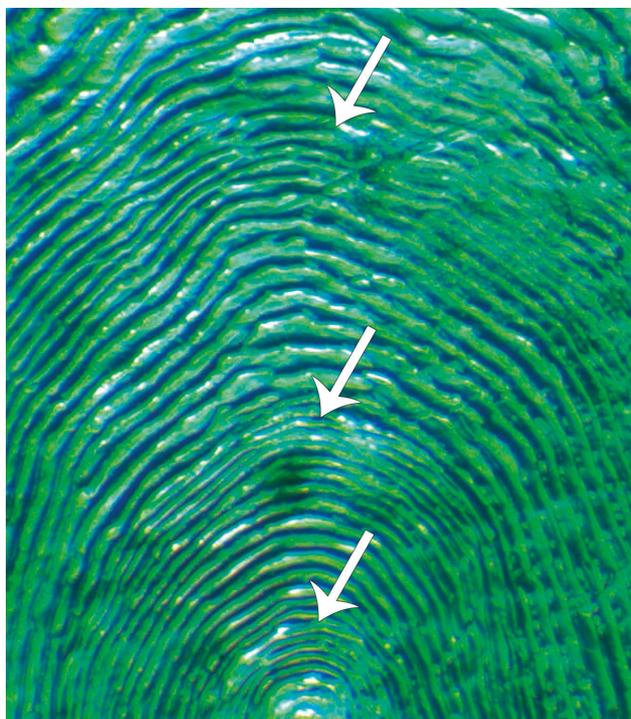


Рис. 12. Р. Лиственничная, кижуч, 10.08.2017, АС — 55 см, самка, возраст 3.1

Fig. 12. The Listvennichnaya R., coho salmon, 10.08.2017, AC — 55 cm, female, the age 3.1

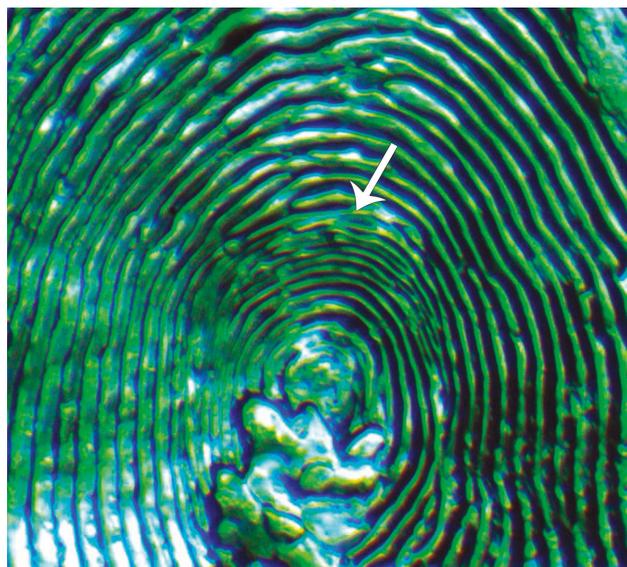


Рис. 13. Р. Лиственничная, кижуч, 20.08.2017, АС — 66 см, самец, возраст 1.1. Стрелкой обозначена годовая ЗСС (после нее наблюдается прирост 4–5 широких пресноводных склеритов, а далее — 10 склеритов, по расстоянию занимающих промежуточное положение между типичными пресноводными и типичными морскими склеритами). Рассуждать о том, что эти 10 склеритов имеют определенно пресноводное или морское происхождение, пока преждевременно. Нужны наблюдения

Fig. 13. The Listvennichnaya R., coho salmon, 20.08.2017, AC — 66 cm, male, the age 1.1. The arrow marks the annual ZCS (4–5 large freshwater sclerites can be seen after, followed by 10 sclerites of intermediate character between typical freshwater and typical marine sclerites). Any discussion whether the sclerites are freshwater or marine is premature, more observations are required

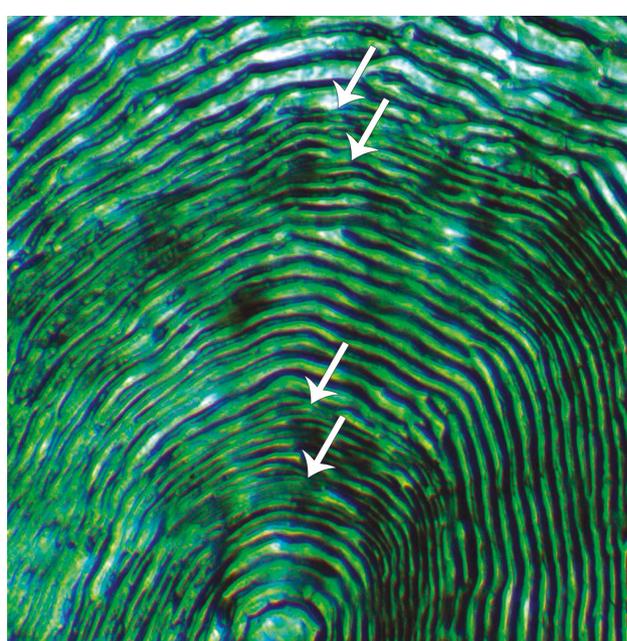


Рис. 14. Р. Лиственничная, кижуч, 01.09.2015, АС — 68 см, самка, возраст 2.1. 2-я и 4-я ЗСС являются годовыми (годовыми кольцами); остальные ЗСС — дополнительными (см. подробнее в тексте)

Fig. 14. The Listvennichnaya R., coho salmon, 06.09.2015, AC — 68 cm, female, the age 2.1. The 2nd and the 4th ZCS are annual (the annual rings); the other ZCS are additional (details in text).

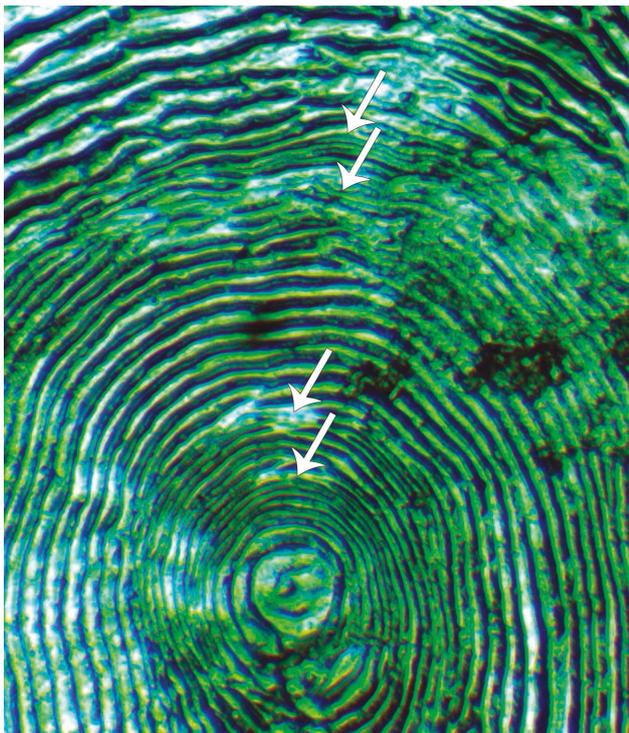


Рис. 15. Р. Лиственничная, кижуч, 01.09.2015, АС — 63 см, самка, возраст 2.1. 2-я и 4-я ЗСС являются годовыми (годовыми кольцами); остальные ЗСС — дополнительными (см. подробнее в тексте)
Fig. 15. The Listvennichnaya R., coho salmon, 01.09.2015, АС — 63 cm, female, the age 2.1. The 2nd and the 4th ZCS are annual (the annual rings); the other ZCS are additional (details in text)

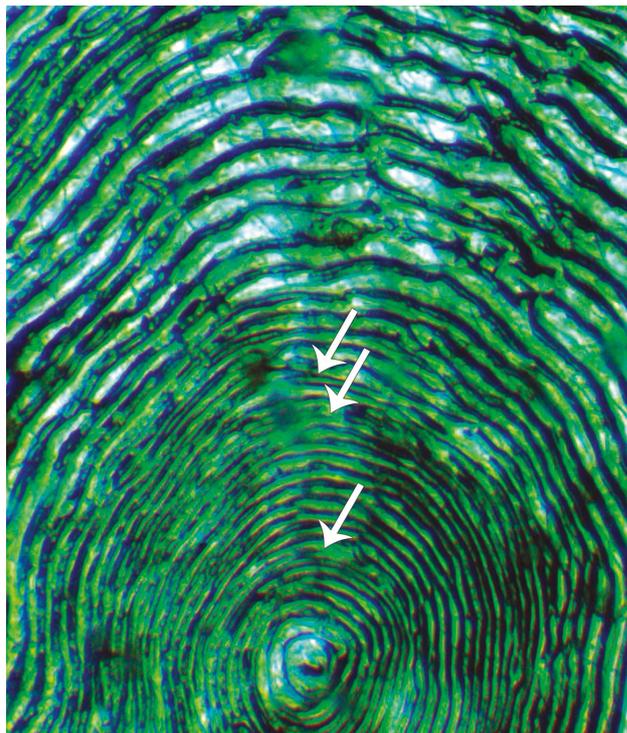


Рис. 17. Р. Лиственничная, кижуч, 15.09.2017, АС — 54 см, самка, возраст 2.1. 1-я и 3-я ЗСС являются годовыми (годовыми кольцами); 2-я ЗСС — дополнительная (см. подробнее в тексте)
Fig. 17. The Listvennichnaya R., coho salmon, 15.09.2017, АС — 54 cm, female, the age 2.1. The 1st and 3rd ZCS are the annual rings, the 2nd ZCS is additional (details are in text)

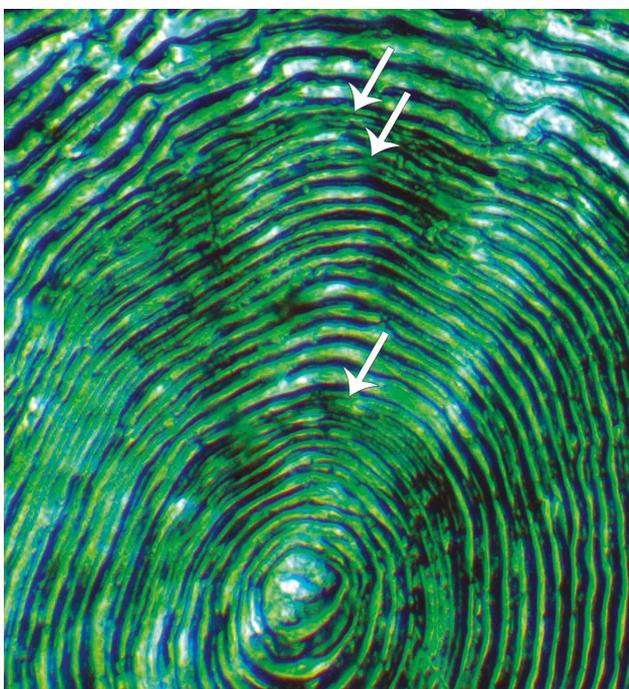


Рис. 16. Р. Лиственничная, кижуч, 01.09.2015, АС — 70 см, самец, возраст 2.1. 1-я и 3-я ЗСС являются годовыми (годовыми кольцами); 2-я ЗСС — дополнительная (см. подробнее в тексте)
Fig. 16. The Listvennichnaya R., coho salmon, 01.09.2015, АС — 70 cm, male, the age 2.1. The 1st and 3rd ZCS are the annual rings, the 2nd ZCS is additional (details are in text)

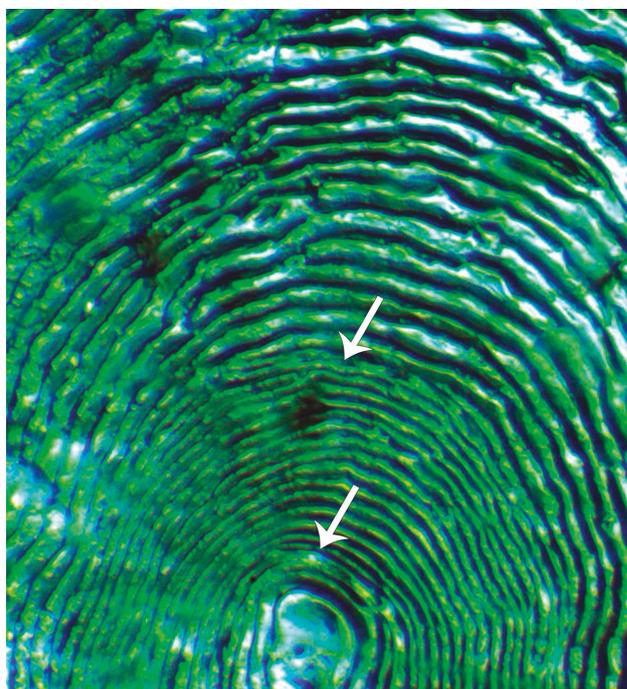


Рис. 18. Р. Лиственничная, кижуч, 25.09.2016, АС — 53 см, самка, возраст 2.1. 1-я и 2-я ЗСС — годовые кольца
Fig. 18. The Listvennichnaya R., coho salmon, 25.09.2016, АС — 53 cm, female, the age 2.1. The 1st and 2nd ZCS are the annual rings

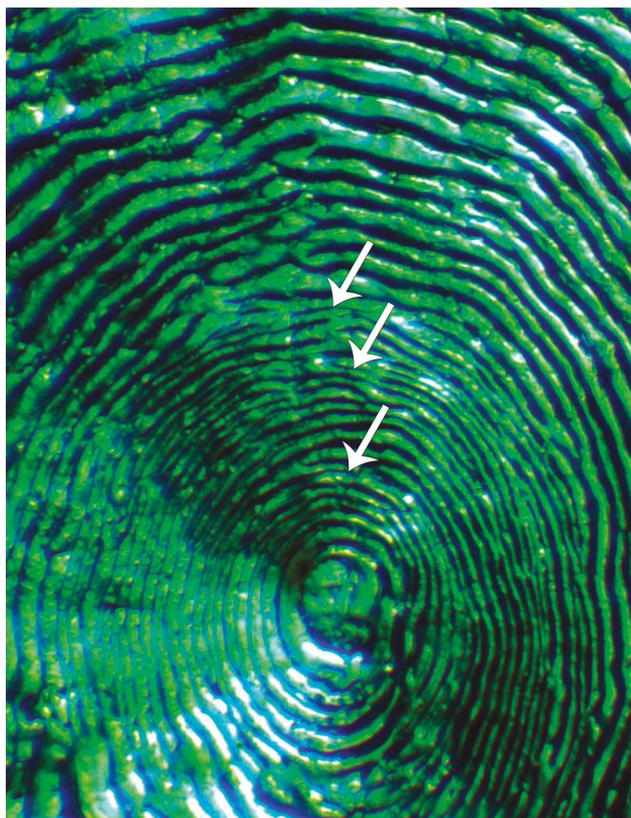


Рис. 19. Р. Лиственничная, кижуч, 25.09.2016, АС — 55,5 см, самка, возраст 2.1. 1-я и 3-я ЗСС — годовые кольца, 2-я ЗСС — дополнительная
 Fig. 19. The Listvennichnaya R., coho salmon, 25.09.2016, АС — 55.5 cm, female, the age 2.1. The 1st and 3rd ZCS are the annual rings, the 2nd is additional ZCS

Поэтому, даже несмотря на отсутствие непосредственных наблюдений, уже сейчас есть основания считать, что часть сеголетков кижуча из р. Верхняя Лиственничная может нагуливаться непосредственно в самой р. Верхняя Лиственничная, литорали оз. Лиственничного и, возможно, мигрировать на нагул сеголетками (или в более старшем возрасте) в р. Нижняя Лиственничная.

Можно также предполагать (версия нуждается в проверке), что осенью, в конце сезона нагула,

разновозрастная молодь кижуча, транзитная и от его нереста в р. Нижняя Лиственничная, по короткой р. Нижняя Лиственничная (1,5 км) начинает мигрировать на зимовку непосредственно в оз. Лиственничное. Примером может служить бассейн оз. Азабачьего, где молодь кижуча, все лето нагуливавшаяся в протоке Азабачьей (длина 11 км), в конце октября вся мигрирует в озеро на зимовку, оставляя всю протоку практически пустой до мая следующего года (многолетние наблюдения В.Ф. Бугаева).

При подсчете числа склеритов в годовых зонах роста чешуи (табл. 4) в эти зоны роста включали и дополнительные ЗСС, если они были. Например (рис. 11), в первой зоне роста (ограничена первой дополнительной ЗСС) — 5 склеритов, второй (ограничена второй дополнительной ЗСС) — 3 склерита, третьей (ограничена годовым кольцом) — 4 склерита. В результате получается, что в первый год роста прирост составил 12 склеритов. При подсчете числа склеритов во второй год роста (рис. 11) можно видеть, что прирост в четвертой зоне роста (после первого годового кольца) составил 8 (ограничена дополнительной ЗСС), а в пятой зоне роста (ограничена годовым кольцом) — 7 склеритов; таким образом получается, что во второй год роста прирост составил 15 склеритов, а прирост в год ската в «плюсе» оценили равным 4 склеритам.

Если взять чешую без дополнительных ЗСС в пресноводной зоне (рис. 12), то в первый год роста прирост составил 6–7 (ограничена годовым кольцом) склеритов, во второй — 14–15 (ограничен годовым кольцом), в третий год роста — 15 (ограничен годовым кольцом), а прирост в год ската в «плюсе» оценили равным 4–5 склеритам.

Таблица 2. Число зон сближенных склеритов (ЗСС) в пресноводной части чешуи половозрелого кижуча р. Лиственничной в 2015–2017 гг., %
 Table 2. The number of the zones of closely-spaced sclerites (ZCS) in the freshwater part of scale of mature coho salmon in the Listvennichnaya River in 2015–2017, %

Год нереста Year of spawning	Число зон сближенных склеритов (ЗСС) Number of the zones of closely-spaced sclerites (ZCS)					Число рыб Number of fish
	1	2	3	4	5	
2015	1,9	17,0	41,5	28,3	11,3	53
2016	–	8,1	48,7	32,4	10,8	37
2017	4,3	12,7	55,3	23,4	4,3	47

Таблица 3. Возрастной состав половозрелого кижуча р. Лиственничной в 2015–2017 гг., %
 Table 3. The age composition of mature coho salmon of the Listvennichnaya River in 2015–2017, %

Год нереста Year of spawning	Возраст / Age composition			Число рыб Number of fish
	1.3	2.3	3.3	
2015	3,8	94,3	1,9	53
2016	–	73,0	27,0	37
2017	2,1	72,4	25,5	47

Таблица 4. Число склеритов в годовых приростах пресноводной зоны чешуи половозрелого кижуча (самцы + самки) р. Лиственничной в 2015–2017 гг.
Table 4. The number of sclerites in the annual increments of freshwater scale zone of mature coho salmon (males + females) of the Listvennichnaya River in 2015–2017

Год Year	Возраст Age	Первый год First year		Второй год Second year		Третий год Third year		Плюс (год ската) Plus (year migrating)		Число рыб Number of fish
		Пределы Range	Средняя M±m	Пределы Range	Средняя M±m	Пределы Range	Средняя M±m	Пределы Range	Средняя M±m	
2015	1.1	15–19	17,00±2,00	–	–	–	–	0–1	0,50±0,50	2
–«–	2.1	5–20	10,74±0,48	9–20	15,24±0,40	–	–	–	2,82±0,27	50
–«–	3.1	7–7	7,00±0,00	12,0–12,0	12,00±0,00	15,0–15,0	15,00±0,00	1–1	1,00±0,00	1
2016	1.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
–«–	2.1	4–18	10,12±0,69	10–18	14,04±0,48	–	–	0–7	3,56±0,37	27
–«–	3.1	5–14	8,40±0,86	8–16	12,10±0,75	7–14	11,10±0,78	2–6	3,80±0,39	10
2017	1.1	9–9	9,00±0,00	–	–	–	–	5–5	5,00±0,00	1
–«–	2.1	5–12	10,24±0,38	10–18	14,50±0,38	–	–	0–6	3,21±0,27	34
–«–	3.1	6–13	9,33±0,62	10–17	12,08±0,76	7–13	8,67±0,72	0–6	2,25±0,51	12

Примечание. В пресноводный период жизни различий в числе склеритов и линейных приростов в годовых зонах у самцов и самок тихоокеанских лососей не отмечено (Clutter, Whitesel, 1956; и др.).
Note. No differences revealed in the number of sclerites and linear increments in the annual zones in males and females of Pacific salmon in the freshwater period of life (Clutter, Whitesel, 1956; and others).

Рассматривая структуру пресноводной зоны чешуи половозрелого кижуча бассейна р. Лиственничной, можно видеть, что если в первый год прирост составил 5–13 склеритов и на чешуе образовалась одна ЗСС (рис. 12–13, 16–19), то вопрос о статусе этой ЗСС не возникает — это годовая ЗСС (годовое кольцо).

Но достаточно часто имеющиеся ЗСС в первый год роста расположены довольно близко друг от друга (рис. 11, 15–16). В этом случае годовой ЗСС (годовым кольцом) является самая удаленная от центра ЗСС в первом годовом приросте, после которой появляются первые отчетливые широкие склериты нового сезонного роста. Остальные ЗСС являются дополнительными. Вопрос о причинах их появления следует считать пока открытым, нужны дополнительные исследования. Это могут быть ЗСС как 1-го, так и 2-го типа.

Во второй год роста также довольно часто встречаются две ЗСС (рис. 14–17, 19). Вероятно, это неслучайное событие и является характерной меткой для чешуи р. Лиственничной. Учитывая, что ЗСС 2-го типа у годовиков кижуча р. Камчатки образуются во второй половине лета – осенью (Бугаев, Погорелова, 2019; Бугаев и др., 2019а; Бугаев, Базаркин, 2019) и связаны с улучшением кормовых условий, то первую (из двух) ЗСС, расположенную ближе к центру, следует считать дополнительной ЗСС 2-го типа.

Следовательно, последующую ЗСС следует считать годовой (годовым кольцом), после которой на чешуе начинают присутствовать широкие склериты нового роста: рис. 11 — 5 склеритов; рис. 14 — сразу начинаются морские склериты; рис. 15 — 1 склерит; рис. 16 — сразу начинаются морские склериты;

рис. 17 — 4–5 склеритов; рис. 18 и 19 — сразу начинаются морские склериты). На рис. 12 дополнительных ЗСС нет — только одно годовое кольцо.

За 2017–2018 гг. среди молоди кижуча, пойманной в приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная в 130 м от ее устья, почти во всех пробах встречались его сеголетки (всего за два года поймано 228 сеголетков). Но возрастной состав производителей кижуча этой реки не показал присутствия рыб, вернувшихся от ската сеголетками (табл. 4).

Возможны два варианта развития событий: 1-й — в конце сезона роста сеголетки кижуча из р. Нижняя Лиственничная мигрируют от устья реки вверх против течения и даже мигрируют на зимовку в оз. Лиственничное; 2-й — сеголетки в конечном итоге скатываются в море, но там все погибают.

Исследователи (Черешнев и др., 2002; Бугаев и др., 2007; Зорбиди, 2010; и др.) возвратов от особей кижуча, скатившихся сеголетками, у половозрелых рыб не отмечают. Не отмечен скат непосредственно сеголетками и у кижуча в самом устье р. Камчатки, где существует влияние приливов и отливов (Бугаев и др., 2007).

В.И. Карпенко (персональное сообщение) в начале 1980-х гг. отмечал сеголетков кижуча в морской воде у устьев рек в зал. Карагинском. В.В. Волобуев и А.Ю. Рогатных (1982) также констатируют скат кижуча в небольшом количестве сеголетками, но о существовании от них возврата половозрелых рыб данных нет.

Число склеритов в годовых зонах роста чешуи тихоокеанских лососей зависит от продолжительности сезона роста. Если с расчетом дат возобновления сезона роста с помощью контроля за струк-

турой чешуи и скоростью формирования склеритов в настоящее время проблем не существует (Бугаев, 1995; Захарова, Бугаев, 2013; Бугаев, Ярош, 2014а, б; Бугаев и др., 2018, 2019а, б; и др.), то с определением сроков окончания сезона роста возникают большие трудности, т. к. требуется собирать ихтиологические пробы в конце октября – ноябре, когда на Камчатке в ряде районов начинает устанавливаться снежный покров и водоемы начинают замерзать. Иногда даже добравшись с большими трудностями до водоема, из-за наличия ледяного покрова материалы собрать просто невозможно.

При осеннем снижении суточных температур воды до 5–6 °С сезонный рост у молоди лососей прекращается или резко снижается (Бретт, 1983).

Даты замерзания водоема определяют крайнюю дату сбора проб, хотя еще какое-то время (до 15–20 сут и более) в некоторых водоемах, вероятно, наблюдается рост особей. Об этом свидетельствуют результаты обратного расчета дат окончания роста по структуре чешуи перезимовавших рыб, приросты склеритов в краевой зоне чешуи (в «плюсе») перед замерзанием и число склеритов в полных годовых зонах после возобновления сезона роста и образования годовых ЗСС («годовых колец») (Бугаев, 1995).

Прежде чем сопоставить приросты числа склеритов в зонах молоди кижуча (табл. 1) и половозрелых рыб (рис. 11–19, табл. 4), проанализируем данные о температурах воды (рис. 3) на предмет вероятного окончания сезона роста молоди лососей в нижнем течении р. Лиственничной.

Как можно видеть (рис. 3), в течение всего октября амплитуда колебаний суточных температур составляет около 3,0–3,5 °С, и даже в конце октября температура воды в 15:00 достигает порядка 5,5 °С. Факт наличия средних температур по пятидневкам в 09:00 в конце октября, равных 3–3,5 °С, подтверждают и материалы рис. 4. Но к 15:00 температуры, без сомнения (по аналогии с рис. 2), за счет дневного прогрева воздуха могли возрастать до 5,0–5,5 °С.

В табл. 4 представлены данные о числе склеритов в зонах роста пресноводной части чешуи половозрелого кижуча бассейна р. Лиственничной. Рассмотрим структуру чешуи самой массовой возрастной группы 2.1 (табл. 4). Приведенные материалы свидетельствуют, что в разные годы в первый год роста отмечено от 5–20 (в среднем 10,12–10,74), во второй — 9–20 (в среднем 14,04–15,24) склеритов.

Как видно из табл. 1, у годовиков кижуча 30.09.2017 число склеритов в «плюсе» в среднем составило 10,10 склеритов, а 30.09.2018 — 8,67 склеритов. Если условно принять, что в нижнем течении бассейна р. Лиственничной сезон роста заканчивается в конце октября, то за 30 сут у особей должно образоваться еще 3,2 склерита (при установленной продолжительности формирования одного склерита 9,41 суток). Таким образом, общий прирост склеритов у годовиков (табл. 1) к концу сезона роста должен был составить 13,30–10,99 склеритов, что несколько меньше, чем в приростах второго года у производителей возраста 2.1 (табл. 4).

Так как в настоящее время имеются только первые сведения о скорости формирования склеритов у годовиков кижуча из р. Нижняя Лиственничная (табл. 1), полученные результаты по этому вопросу нуждаются в уточнении, что даст более объективную картину сезонного роста молоди кижуча и других лососей в этой реке.

Но принимая во внимание, что часть бассейна р. Лиственничной и оз. Лиственничного находятся на самом берегу Тихого океана, из-за высокой теплоемкости морских вод осеннее похолодание в этом районе может быть значительно менее выражено, чем в водоемах, расположенных на значительном удалении от океана. В результате здесь возможно продолжение роста молоди лососей и в ноябре: последнее может увеличивать число склеритов в годовых зонах.

Исследования в приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная в июле–сентябре 2017–2018 гг. показали (Т.Л. Введенская, персональное сообщение), что у молоди кижуча возраста 0+ – 1+ – 2+ преобладающими пищевыми объектами были имаго наземных насекомых и икра лососей.

Кроме двух доминирующих пищевых таксонов большое значение имели и другие организмы: имаго хирономид, дождевые черви, гаммарусы, лососевые вши *Lepeophtheirus salmonis* и другие.

Питание молоди кижуча в 2017 и 2018 гг. отличалось незначительно по разнообразию и интенсивности потребления пищи. Рыбы с пустыми желудками встречались крайне редко, а величина съеденной пищи была всегда высокой. В 2017 г. средние индексы наполнения желудков изменялись в пределах 115,4–718,7‰ при максимальном значении 1473,8‰, в 2018 г. соответственно 139,9–489,3‰ и 1025,9‰ (Т.Л. Введенская, персональное сообщение).

В отличие от большинства камчатских рек, где температуры вод летом холоднее прилегающих морских акваторий, отмеченная выше особенность бассейна р. Лиственничной — достаточно высокий прогрев эпилимниона оз. Лиственничного (16–18 °С), прогрев р. Нижняя Лиственничная с разливами и заводами (до 14–23 °С) и прогрев морского побережья в июле–августе (до 12–14 °С — В.Г. Ерохин, персональное сообщение) — формирует термически выровненную систему с большим разнообразием кормовой базы: от типично пресноводной до смешанной в нижнем течении реки (с внесением приливами морской прибрежной фауны). Напомним, что в случае р. Нижняя Лиственничная влияние приливных вод незначительно — всего 8–10 м. Тем не менее это не исключает возможности динамичного выбора молодью лососей как температурного, так и кормового оптимумов в этой системе. Последнее, возможно, может являться дополнительным фактором, влияющим на структуру чешуи молоди лососей не только в пресноводный, но и в начале морского периодов жизни.

Примером этого может служить рис. 12, где на чешуе годовика кижуча после годового кольца сформировано 4–5 склеритов пресноводного нового роста («плюса»), плавно переходящих в 10 склеритов, по расстоянию занимающих промежуточное положение между типичными пресноводными и типичными морскими склеритами.

Подобная зона шириной 10–11 склеритов отмечена на рис. 17 (расположена сразу после пресноводной части чешуи) и шириной 6–7 склеритов (расположена сразу после «плюса») — на рис. 18.

Следует отметить, что такие «промежуточные» («эстуарные») зоны характерны в некоторые годы и для чешуи половозрелого кижуча р. Камчатки (Зорбиди, 2010; Бугаев и др., 2019; В.Ф. Бугаев, неопубликованные данные). Исследование «промежуточных» («эстуарных») зон кижуча бассейна р. Лиственничной не входит в задачи данного исследования.

Ранее в табл. 3 был приведен возрастной состав выловленных половозрелых рыб. В табл. 5 представлены биологические показатели (длина, масса

Таблица 5. Длина, масса тела и абсолютная плодовитость половозрелого кижуча р. Лиственничной в 2015–2017 гг. Table 5. The body length, weight and absolute fecundity of mature coho salmon in the Listvennichnaya River in 2015–2017

Год Year	Возраст Age	Длина тела, см Body length, cm		Масса тела, кг Body weight, kg		Плодовитость, шт. икр. Fecundity, eggs		Число рыб Sample size
		Пределы Range	Средняя, ошибка Mean, error	Пределы Range	Средняя, ошибка Mean, error	Пределы Range	Средняя, ошибка Mean, error	
Самцы / Males								
2015	1.1	61–61	61,00±0,00	2,95–2,95	2,95±0,00	–	–	1
–«–	2.1	48–71	61,39±1,13	1,62–4,90	3,24±0,19	–	–	26
–«–	3.1	53–53	53,00±0,00	1,88–1,88	1,88±0,00	–	–	1
–«–	Все возраста All ages	48–61	61,37±1,15	1,62–4,90	3,23±0,42	–	–	28
2016	1.1	–	–	–	–	–	–	–
–«–	2.1	55–70	62,00±1,49	2,15–5,30	3,25±0,28	–	–	15
–«–	3.1	57–67	62,33±1,30	2,48–4,33	3,40±0,54	–	–	3
–«–	Все возраста All ages	55–70	62,06±1,30	2,15–5,30	3,28±0,25	–	–	18
2017	1.1	65–65	65,00±0,00	4,11–4,11	4,11±0,00	–	–	1
–«–	2.1	49–69	59,69±1,63	1,56–5,05	3,07±0,26	–	–	18
–«–	3.1	54–71	61,67±2,40	2,00–5,60	3,51±0,51	–	–	6
–«–	Все возраста All ages	49–71	60,38±1,31	1,56–5,05	3,22±0,23	–	–	25
Самки / Females								
2015	1.1	63–63	63,00±0,00	3,12–3,12	3,12±0,00	5859–5859	5859±000	1
–«–	2.1	55–70	62,63±0,82	1,97–4,38	3,47±0,13	1949–4777	4038±174	23
–«–	3.1	–	–	–	–	–	–	–
–«–	Все возраста All ages	55–70	62,23±0,92	1,97–4,38	3,46±0,12	1949–5859	4114±183	24
2016	1.1	–	–	–	–	–	–	–
–«–	2.1	47–67	58,25±1,66	1,63–3,85	2,71±0,23	1849–5220	3423±394	12
–«–	3.1	60–64	62,14±0,60	3,04–4,01	3,42±0,12	3463–6923	4989±458	7
–«–	Все возраста All ages	47–67	59,68±1,14	1,63–4,01	2,97±0,17	1849–6923	4000±343	19
2017	1.1	–	–	–	–	–	–	–
–«–	2.1	58–66	61,91±0,70	2,62–4,10	3,46±0,11	1956–5724	3808±244	16
–«–	3.1	55–66	63,50±1,73	2,00–5,50	3,89±0,47	2875–4875	3428±378	6
–«–	Все возраста All ages	55–66	62,34±0,69	2,00–5,50	3,59±0,15	1956–5724	3704±257	22

тела и абсолютная плодовитость) половозрелого кижуча бассейна р. Лиственничной в 2015–2017 гг.

Если для нерки вопросов об определении продолжительности пресноводного периода до ската в море не возникало (определение возраста для публикации — Куренков, Куренков, 1988 — было проведено В.Ф. Бугаевым), то первая же попытка изучения возраста пресноводного периода жизни кижуча р. Лиственничной поставила много вопросов, на которые не всегда сейчас можно ответить.

У нерки, симы, кижуча и чавычи (нагуливающих практически весь пресноводный период в пределах нижних границ температурного оптимума) такое соответствие в числе ЗСС у молоди (смолтов) и половозрелых рыб, в целом, соблюдается (Бугаев, 1995; Захарова, Бугаев, 1913; Бугаев, Ярош, 2014а, б).

А вот у кижуча может наблюдаться еще одна принципиально иная ситуация. Различия в числе ЗСС и возрасте возникают, если основная часть молоди кижуча в год смолтификации (или начиная в предыдущие сезоны нагула до нее) в массе меняет места своего предыдущего обитания в поисках приемлемо хороших по температурным и кормовым условиям мест нагула. Такие станции возникают на короткое время (15–20 сут и более) и в некоторых случаях не один раз в течение сезона роста. Такое поведение позволяет в год ската резко увеличивать (наращивать) размеры и массу тела особей. Вероятнее всего, здесь имеет место эффект компенсационного роста (Мина, Клевезаль, 1976), но это необходимо доказывать прямыми наблюдениями.

Провести необходимые сборы материалов не просто, и их надо тщательно планировать, имея соответствующие орудия лова и плавсредства, позволяющие работать не только с берега, но и в некотором удалении от него, а также в местах озер и речных разливов, где классическое притонение невода просто невозможно. Это подтверждает отсутствие структур чешуи у молоди кижуча, сравнимых со структурой пресноводной зоны чешуи половозрелых рыб.

Интересной задачей на будущее, как считают авторы статьи, в настоящее время является раздельный сбор производителей кижуча с нерестилищ р. Нижняя Лиственничная и р. Верхняя Лиственничная, что позволит сделать первые выводы о популяционной организации кижуча бассейна р. Лиственничной. Другой важный вопрос — не-

обходимо уточнить продолжительность формирования одного склерита у молоди кижуча, нагуливающегося (помимо р. Нижняя Лиственничная) в других местах бассейна р. Лиственничной. И, наконец, в начале–середине июня последующих новых сезонов роста необходимо поймать смолтов кижуча в устье р. Нижняя Лиственничная. Выполнение этих задач позволит существенно уточнить методику определения возраста производителей кижуча этой реки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В конце июня – первой половине сентября температуры воды в приустьевой зоне р. Нижняя Лиственничная находятся на уровне 14–16 °С, а в августе достигают даже 20–23 °С. При этом для нижнего течения р. Нижняя Лиственничная характерны значительные суточные колебания температур в наиболее теплый период, в июле–сентябре, достигающие 5–7 °С и более. Максимальные суточные температуры, как правило, приходятся на 15:00. Высокие температуры в известной мере объясняются тем, что в реку осуществляется сток теплых поверхностных вод из оз. Лиственничного, а также тем, что в нижнем течении р. Нижняя Лиственничная имеются разливы и заводи, что ведет в теплые дни к дополнительному прогреву воды в реке.

Из-за высоких температур воды закладка первого склерита у сеголетков кижуча в июле–августе происходит при длине особей 27–31–33 мм, что является значительно меньшими размерами, чем в более холодноводных водоемах (38–42 мм).

Молодь кижуча в р. Нижняя Лиственничная, в силу особенностей геоморфологии русла реки, наличия выше по течению крупного озера и особенностей расположения нерестилищ этого вида, практически все лето и значительную часть осени (сентябрь) нагуливается в условиях, приближающихся к верхней границе оптимальных температур, находящихся в пределах 11,8–15,8 °С.

Средний возрастной состав половозрелого кижуча бассейна р. Лиственничной в 2015–2017 г., собранного у устья реки, показал подавляющее доминирование возрастной группы 2.1 — 79,9% (при встречаемости рыб возраста 1.1 — 2,0%, 3.1 — 18,1%). Высокая встречаемость сеголетков кижуча в июле–сентябре (228 экз. в уловах за два года) в 130 м от устья реки дает основание предполагать возможность выноса их в море, но в возвратах по-

ловозрелых рыб особи возраста 0.1 встречены не были.

Средняя длина (масса) тела особей кижуча бассейна р. Лиственничной всех возрастных групп в 2015–2016–2017 гг. составляла (соответственно): самцов — 61,37–62,06–60,38 см (3,23–3,28–3,22 кг); самок — 62,23–59,68–62,34 см (3,46–2,97–3,59 кг). Абсолютная средняя плодовитость самок — 4114–4000–3704 шт. икринок.

У половозрелого кижуча бассейна р. Лиственничной в пресноводной зоне чешуи число зон сближенных склеритов (ЗСС) значительно варьирует — от 1 до 5 (чаще встречаются особи с 3–4 ЗСС), хотя подавляющее большинство половозрелых рыб имеет продолжительность пресноводного периода жизни 2 года. Этот факт свидетельствует о наличии у кижуча бассейна р. Лиственничной дополнительных образований на чешуе — «ложных годовых колец».

У половозрелых особей наиболее многочисленной возрастной группы 2.1 число склеритов в среднем (по материалам за три года) в первый год равно — 10,37; во второй — 14,59 склеритов. Значительное число склеритов в годовых зонах пресноводной части чешуи кижуча свидетельствует о хороших условиях нагула рыб.

Средняя продолжительность формирования одного склерита у годовиков кижуча во второй половине июля – августе в нижнем течении (в приустьевой зоне) р. Нижняя Лиственничная составила 9,41 сут ($n = 3$). Полученные значения вполне сопоставимы с таковыми для годовиков кижуча из рек Большая и Камчатка. Тем не менее необходимо расширять базу имеющихся данных о продолжительности формирования одного склерита у молоди кижуча бассейна р. Лиственничной.

Питание молоди кижуча в 2017–2018 гг. отличалось незначительно по разнообразию и интенсивности потребления пищи. Рыбы с пустыми желудками встречались крайне редко, а величина съеденной пищи была всегда высокой. В 2017 г. средние индексы наполнения желудков изменялись в пределах 115,4–718,7‰ при максимальном значении 1473,8‰, в 2018 г. соответственно 139,9–489,3‰ и 1025,9‰.

Исследования в июле–сентябре 2017–2018 гг. показали, что у молоди кижуча возраста 0+ – 1+ – 2+ преобладающими пищевыми объектами были имаго наземных насекомых и икра лососей. Кроме двух доминирующих пищевых таксонов большое

значение имели и другие организмы: имаго хирономид, дождевые черви, гаммарусы, лососевые вши *Lepeophtheirus salmonis* и другие.

ЛИТЕРАТУРА

- Бретт Д.Р. 1983. Факторы среды и рост / В кн.: Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легк. и пищ. пром-сть. С. 275–345.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2018. О влиянии размеров смолтов нерки *Oncorhynchus nerka* на продолжительность формирования склеритов на чешуе при реализации компенсационного роста в год ската в море в оз. Азабачье (бассейн р. Камчатки) // Изв. ТИНРО. Т. 193. С. 88–98.
- Бугаев В.Ф., Базаркин Г.В. 2019. Образование «ложных годовых колец» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в верховьях, пойменных старицах и озерах среднего и нижнего течения р. Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 199. С. 64–82.
- Бугаев В.Ф., Базаркин Г.В., Погорелова Д.П. 2019а. Образование «ложных годовых колец» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в оз. Куражечном (Камаковская низменность — бассейн р. Камчатки) // Изв. ТИНРО. Т. 198. С. 77–92.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатки (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 494 с. + ил.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.
- Бугаев В.Ф., Мяжгих К.А., Погорелова Д.П. 2019. Структура чешуи анадромного трехгодовика кижуча *Oncorhynchus kisutch* из оз. Куражечного // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XX Междунар. науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 12–13 ноября 2019 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 25–29.
- Бугаев В.Ф., Погорелова Д.П. 2019. Образование «ложных годовых колец» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в оз. Курсин (нижнее течение р. Камчатки) // Изв. ТИНРО. Т. 198. С. 61–76.
- Бугаев В.Ф., Растягаева Н.А., Травина Т.Н. 2018. Вопросы сезонного роста молоди нерки

- Oncorhynchus nerka* р. Большой (Западная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. XVII–XVIII международных научных конференций. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 42–56.
- Бугаев В.Ф., Растягаева Н.А., Травина Т.Н. 2019б. О влиянии температуры воды на сезонный рост годовиков кижуча *Oncorhynchus kisutch* в нижнем течении р. Большой в 2007–2018 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 199. С. 49–63.
- Бугаев В.Ф., Ярош Н.В. 2014а. Рост чешуи молоди кижуча р. Большой (Западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 176. С. 62–84.
- Бугаев В.Ф., Ярош Н.В. 2014б. Рост чешуи молоди чавычи р. Большой (Западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 177. С. 139–151.
- Ваганов В.Б. 1978. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск: Наука. 115 с.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. 1982. Некоторые данные о структуре популяций кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря / Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 64–68.
- Грибанов В.И. 1948. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (биологический очерк) // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 43–101.
- Захарова О.А., Бугаев В.Ф. 2013. О продолжительности пресноводного периода жизни западнокамчатской симы *Oncorhynchus masou* // Изв. ТИНРО. Т. 175. С. 110–126.
- Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад: Моногр. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 306 с.
- Зорбиди Ж.Х., Польшцев Я.В. 2000. Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 5. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 80–93.
- Куренков И.И., Куренков С.И. 1988. Экспериментальная фертилизация оз. Лиственничного / Проблемы фертилизации лососевых озер. Владивосток: ТИНРО. С. 8–20.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия: учеб. пособие. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа. 352 с.
- Лепская Е.В. 2006. Фитопланктонное сообщество оз. Лиственничное в связи с проблемой фертилизации последнего / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. VII Междунауч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 28–29 ноября 2006 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 94–98.
- Лепская Е.В., Базаркина Л.А., Куренков И.И., Погодаев Е.Г., Бонк Т.В., Шубкин С.В., Охлопков О.К. 2007. Современное состояние планктонного сообщества оз. Лиственничное (Юго-Восточная Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. VII Междунауч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 28–29 ноября 2006 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 77–86.
- Лозовой А.П., Карпенко В.И. 2017. Особенности строения чешуи молоди кижуча в нижнем течении реки Коль (Западная Камчатка) в 2011 году // Вестник КамчатГТУ. № 42. С. 71–76.
- Мина М.В. 1976. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследований продуктивности рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас. Ч. 2. С. 31–37.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука. 292 с.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа. 1974. 367 с.
- Остроумов А.Г. 1984. Нерестовый фонд лососей рек Юго-Восточной Камчатки (от р. Авачи до р. Три Сестры) / Архив КамчатНИРО. № 4774. 64 с.
- Остроумов А.Г. 1985. Нерестовые озера Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып. 9. Петропавловск-Камчатский. С. 47–56.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. 1966. Под ред. В.Ч. Здановича. Камчатка. Т. 20. 260 с.
- Пийп Б.И. 2006. Дневники вулканолога Бориса Пийпа. М.: Петропавловск-Камчатский: ЛОГАТА. 160 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Clutter R.I., Whitesel L.E. 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales: Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. Vol. 9. 159 p.
- Sandercok F.K. 1991. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) / Pacific salmon life histories. Ed. C. Groot, L. Margolis. Vancouver. Canada. P. 395–445.
- Weber Scannell P.K. 1992. Influence of temperature on freshwater fishes: a literature review with emphasis on species in Alaska, Tech. Rep. № 91–1. Juneau,

Alaska Department of Fish and Game, Division of Habitat. 47 p.

REFERENCES

- Brett D.R. *Fakторы sredy i rost. Bioenergetika i rost ryb* [Environmental factors and growth. In the book]. Moscow, 1983, pp. 275–345.
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* [Asian Sockeye Salmon: Freshwater Life Period, Structure of Local Herds, and Population Dynamics]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.
- Bugaev V.F. On effect of the size of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* smolts on time of the scale sclerite forming during implementing of their compensatory growth in the year of migration to the sea from Lake Azabachye (Kamchatka River basin). *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 193, pp. 88–98. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-88-98. (In Russian)
- Bugaev V.F., Bazarkin G.V. Forming of false annual rings on scales of juvenile Coho Salmon *Oncorhynchus kisutch* in the upper reaches, floodplain old water bodies and lakes in the middle and lower reaches of the Kamchatka River. *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 199, pp. 64–82. doi 10.26428/1606-9919-2019-199-64-82. (In Russian)
- Bugaev V.F., Bazarkin G.V., Pogorelova D.P. Formation of “false annual rings” on scales of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in Lake Kurazhechnoye (Kamakovskaya lowland – Kamchatka River basin). *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 198, pp. 77–92. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-77-92. (In Russian)
- Bugaev V.F., Vronsky B.B., Zavarina L.O., Zorbidi Z.K., Ostroumov A.G., Tiller I.V. *Ryby reki Kamchatka* [Fish of the Kamchatka River]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007, 494 p.
- Bugaev V.F., Kirichenko V.E. *Nagulno-nerestovyye ozera aziatskoy nerki (vklyuchaya nekotoryye drugiye vodoyemy areala)* [Feeding and Spawning Lakes for Asian Sockeye Salmon Stocks (Including Several Additional Water Bodies in the Range)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008, 280 p.
- Bugaev V.F., Myagkikh K.A., Pogorelova D.P. Scale structure of anadromous Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* three-years-old in the Kurazhechnoye Lake (Kamchatka River waterched). *Materials of scientific conference “Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas”*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2019, pp. 25–29. (In Russian)
- Bugaev V.F., Pogorelova D.P. Formation of “false annual rings” on scale of juvenile Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in Lake Kursin (lower Kamchatka River). *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 198, pp. 61–76. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-61-76. (In Russian)
- Bugaev V.F., Rastyagaeva N.A., Travina T.N. Issues of seasonal growth of juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Bolshaya River (Western Kamchatka). *Reports of scientific conference “Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas”*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 42–56. (In Russian)
- Bugaev V.F., Rastyagaeva N.A., Travina T.N. On the problem of water temperature influence on seasonal growth of juvenile Coho Salmon *Oncorhynchus kisutch* in the lower reaches of the Bolshaya River in 2007–2018. *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 199, pp. 49–63. doi 10.26428/1606-9919-2019-199-49-63. (In Russian)
- Bugaev V.F., Yarosh N.V. Growth of scale for juvenile Coho Salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka). *Izvestiya TINRO*, 2014, vol. 176, pp. 62–84. doi 10.26428/1606-9919-2014-176-62-84. (In Russian)
- Bugaev V.F., Yarosh N.V. Growth of scale for juvenile chinook salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka). *Izvestiya TINRO*, 2014, vol. 177, pp. 139–151. doi 10.26428/1606-9919-2014-177-139-151. (In Russian)
- Vaganov V.B. *Skleritogrammy kak metod analiza sezonnogo rosta ryb* [Scleritograms as a method for analyzing the seasonal growth of fish]. Novosibirsk: Science, 1978, 115 p.
- Volobuev V.V., Rogatnykh A.Y. Some data on the structure of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) populations of the Continental Coast of the Sea of Okhotsk. *Biologiya presnovodnykh zhitovnykh Dalnego Vostoka* [Biology of freshwater animals of the Far East]. Vladivostok, 1982, pp. 64–68. (In Russian)
- Gribanov V.I. Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (biological sketch). *Izvestiya TINRO*, 1948, vol. 28, pp. 43–101. (In Russian)
- Zakharova O.A., Bugaev V.F. On duration of freshwater period of West Kamchatka masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Izvestiya TINRO*, 2013, vol. 175, pp. 110–126. doi 10.26428/1606-9919-2013-175-110-126. (In Russian)
- Zorbidi Z.K. *Kizhuch aziatskikh stad* [Coho salmon of Asian herds]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2010, 306 p.
- Zorbidi Z.K., Polyntsev Y.V. Biological and morphometric characteristics of juvenile Coho salmon *Oncorhynchus kisutch*

- rhynchus kisutch* (Walb.) Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2000, vol. 5, pp. 80–93. (In Russian)
- Kurenkov I.I., Kurenkov S.I. Eksperimentalnaya fertilizatsiya oz. Listvennichnogo. Problemy fertilizatsii lososevykh ozer [Experimental fertilization of the lake Listvennichnoye / Problems of salmon lakes fertilization]. Vladivostok: TINRO, 1988, pp. 8–20.
- Lakin G.F. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya Shkola, 1990. 352 p.
- Lepskaya E.V. Phytoplankton community of the Lake Listvennichnoye in connection with the problem of fertilization of the latter. *Materials of scientific conference “Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas”*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2006, pp. 94–98. (In Russian)
- Lepskaya E.V., Bazarkina L.A., Kurenkov I.I., Pogodaev E.G., Bonk T.V., Shubkin S.V., Okhlopkov O.K. The current state of the plankton community of the lake Listvennichnoye (South-East Kamchatka). *Materials of scientific conference “Conservation of Biodiversity in Kamchatka and the Adjacent Seas”*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2006, pp. 77–86. (In Russian)
- Lozovoy A.P., Karpenko V.I. Specifics of juvenile coho salmon scale structure in the lower part of the River Kol (West Kamchatka) in 2011 // *Vestnik KamchatGTU*, vol. 42, pp. 71–76. (In Russian)
- Mina M.V. *On the method of determining the age of fish in population studies. Tipovye metodiki issledovaniy produktivnosti ryb v predelakh ikh arealov* [Typical Methods for the Study of Productivity of Fishes within Their Ranges]. Vilnius: Mokslas, 1976, part 2, pp. 31–37.
- Mina M.V., Klevezal G.A. *Rost zhivotnykh* [Animal Growth]. Moscow: Science, 1976, 292 p.
- Nikolskii G.V. *Ekologiya ryb* [Fish Ecology]. Moscow: Vysshaya Shkola, 1974, 367 p.
- Ostroumov A.G. *Nerestovyy fond lososey yugo-vostochnoy Kamchatki (ot r. Avachi do r. Tri Sestry)* [Spawning fund for salmon in Southeastern Kamchatka (from the Avacha to the Tri Sestry)]. *Arhiv KamchatNIRO: Petropavlovsk-Kamchatsky*, no. 4774, 1984, 64 p.
- Ostroumov A.G. Spawning lakes of Kamchatka. *Voprosy geografii Kamchatki*, 1985, issue 9, pp. 47–56. (In Russian)
- Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost. T. 20: Kamchatka* [Surface Water Resources of the USSR, Hydrological study, vol. 20: Kamchatka]. Zdanovich, V.Ch. (Ed.). Leningrad: Gidrometeoizdat, 1966, 260 p.
- Piip B.I. *Dnevnik vulkanologa Borisa Piipa* [Diaries of volcanologist Boris Piip]. Moscow: Petropavlovsk-Kamchatsky: LOGATA, 2006, 160 p.
- Chereshnev I.A., Volobuyev V.V., Shestakov A.V., Frolov S.V. *Lososevidnyye ryby Severo-Vostoka Rossii* [Salmonid fishes of the North-East of Russia]. Vladivostok: Dalnauka, 2002, 496 p.
- Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales: *Int. Pacif. Salmon Fish. Comm.*, 1956, vol. 9, 159 p.
- Sandercock F.K. Life history of Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Pacific salmon life histories. Ed. C. Groot, L. Margolis. Vancouver. Canada, 1991, pp. 395–445.
- Weber Scannell P.K. Influence of temperature on freshwater fishes: a literature review with emphasis on species in Alaska, 1992, Tech. Rep. № 91–1. Juneau, Alaska Department of Fish and Game, Division of Habitat. 47 p.

Статья поступила в редакцию: 03.06.2020

Статья принята после рецензии: 25.08.2020