

ISSN 2072-8212

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии*

*Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography*

**ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
РЕСУРСОВ КАМЧАТКИ
И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
ТИХОГО ОКЕАНА**

Научный рецензируемый журнал

**Выпуск 63
2021**

**THE RESEARCHES OF THE AQUATIC
BIOLOGICAL RESOURCES
OF KAMCHATKA
AND THE NORTH-WEST PART
OF THE PACIFIC OCEAN**

Scientific peer-reviewed journal

**Vol. 63
2021**



Главный редактор: д.б.н. Ю.П. Дьяков, главный научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)
Зам. редактора: д.б.н. А.В. Бугаев, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин, зав. издательством Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)

Редакционная коллегия:

- д.б.н. А.М. Орлов, главный научный сотрудник Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (Москва, Россия),
д.б.н. Т.И. Булгакова, главный научный сотрудник, ФГБНУ «ВНИРО» (Москва, Россия),
д.б.н. А.М. Токранов, директор КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. В.И. Карпенко, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. А.М. Бурдин, старший научный сотрудник КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. П.А. Балыкин, главный научный сотрудник ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону, Россия),
д.б.н. А.М. Каев, главный научный сотрудник Сахалинского филиала ВНИРО («СахНИРО») (Южно-Сахалинск, Россия),
д.б.н. Т.А. Ключкова, доцент кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.т.н. О.М. Лапшин, ООО «АКВАРОС» (Москва, Россия),
д.б.н. О.А. Юнев, ведущий научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия),
к.б.н. Е.А. Шевляков, зав. отделом Тихоокеанского филиала ВНИРО («ТИПРО») (Владивосток, Россия),
к.б.н. С.Л. Рудакова, вед. научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.т.н. М.Н. Коваленко, советник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Н.Ю. Шпигальская, руководитель Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. М.В. Коваль, вед. научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Е.В. Лепская, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. А.И. Варкентин, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. С.И. Корнев, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.физ.-мат.н. И.М. Белкин, Университет Род-Айленда (США).

УДК 639.2.053.7(268.4)

Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Научный рецензируемый журнал. Вып. 63. 2021. 110 с.

Объектами исследований являются морские анадромные и пресноводные рыбы, промысловые беспозвоночные, морские млекопитающие, а также условия обитания видов. Рассматриваются проблемы структуры сообществ, дифференциации популяций, ихтиологии, экологии, трофологии, физиологии, гидробиологии, паразитологии, гидрологии и гидрохимии, рыбного хозяйства и экономики. Включенные в журнал работы будут интересны ихтиологам, гидробиологам, экологам, паразитологам, студентам биологических факультетов вузов, работникам рыбохозяйственных организаций, а также всем, кто связан с освоением, охраной и воспроизводством биологических ресурсов северо-западной части Тихого океана.

The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. Scientific peer-reviewed journal. Vol. 63. 2021. 110 p.

The objects of the researches made include marine, anadromous and freshwater fish species, commercial invertebrates, marine mammals and the habitats. The issues analyzed concern the structure of the communities, the differentiation of the populations, fish biology, ecology, trophology, physiology, hydrobiology, parasitology, hydrology and hydrochemistry fisheries and economics have analyzed. The articles selected in this collection are expected to be interesting for a wide circle of fish biologists, hydrobiologists, ecologists, students of high school and many other people working in the fishery institutions, i.e. to everyone whose activity might be connected to the exploration, protection and sustainable management of the aquatic biological resources in the north-west part of the Pacific Ocean.

СОДЕРЖАНИЕ

Вып. 63, 2021

От ответственного редактора тематического выпуска

Лепская Е.В. К 80-летию Озерновского наблюдательного пункта КамчатНИРО на Курильском озере 5

Оригинальные научные статьи

Коломейцев В.В., Лепская Е.В. Изменчивость гидрометеорологических условий в бассейне озера Курильского (Камчатка) в летний период 1976–2020 гг. и связь с глобальными климатическими индексами 9

Лепская Е.В., Носова И.А. Структура планктона на нерестилищах нерки бассейна Курильского озера (по материалам 1974 г.) 30

Миловская Л.В. Биомасса бентоса на литоральных и ключевых нерестилищах озера Курильского в период низкой численности нагуливающейся молоди нерки в 1974 г. 43

Лепская Е.В., Бонк Т.В. Особенности питания *Daphnia longiremis* Sars в пелагиали Курильского озера в условиях структурной перестройки фитопланктона 50

Носова И.А., Лепская Е.В. Особенности питания разновозрастной молоди нерки на литорали и в пелагиали озера Курильского (Камчатка) по материалам 1967 и 1972 г. 59

Дубынин В.А., Лепская Е.В., Кириллова Е.А. Методика визуального учета производителей нерки, заходящих на нерест в озеро Курильское (Камчатка) 73

Дубынин В.А., Кириллова Е.А. Результаты учета малочисленных видов тихоокеанских лососей на рыбоучетном заграждении в истоке р. Озерной (Западная Камчатка) 82

Рудакова С.Л., Бочкова Е.В., Дубынин В.А., Мюге Н.С., Батс Б., Брейта Р.Б., Кюраф Г. Особенности циркуляции вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани в популяции нерки оз. Курильского (Камчатка) 89

CONTENTS

Vol. 63, 2021

From the executive editor of the special issue

Ekaterina V. Lepskaya. To the 80th anniversary of the Ozernovsky observation station of KamchatNIRO on the Kurile Lake 5

Full Articles

Vladimir V. Kolomeytsev, Ekaterina V. Lepskaya. Variations of hydrometeorological conditions in the basin of Kurile Lake (Kamchatka) in summer period for 1976–2020 and connection with global climatic changes 9

Ekaterina V. Lepskaya, Irina A. Nosova. Plankton structure in the spawning grounds of the Kurile Lake sockeye salmon (based on materials collected in 1974) 30

Ludmila V. Milovskaya. The biomass of benthos on the littoral and spring spawning grounds of Kurile Lake in the period of low abundance of foraging juvenile sockeye salmon in 1974 43

Ekaterina V. Lepskaya, Tatyana V. Bonk. Specifics of pelagic feeding by *Daphnia longiremis* Sars in the Kurile Lake in terms of structural transformation of phytoplankton 50

Irina A. Nosova, Ekaterina V. Lepskaya. Feeding habits of juvenile sockeye salmon of different ages in the Kurile Lake pelagial (Kamchatka) on the data for 1967 and 1972 59

Vladimir A. Dubynin, Ekaterina V. Lepskaya, Elizaveta A. Kirillova. Method of quantitative visual assessment of abundance of sockeye salmon spawners running to Kurile Lake (Kamchatka) for reproduction 73

Vladimir A. Dubynin, Elizaveta A. Kirillova. Results of quantitative count of not numerous species of pacific salmon at the fish enumeration facility in the headwaters of the Ozernaya River (Western Kamchatka) 82

Svetlana L. Rudakova, Elena V. Bochkova, Vladimir A. Dubynin, Nikolai S. Muge, Bill Batts, Rachel B. Breyta, Gael Kurath. Particular qualities of infectious hematopoietic necrosis virus circulation in the sockeye population at Kurile Lake (Kamchatka) 89



Фото Алексея Маслова

К 80-ЛЕТИЮ ОЗЕРНОВСКОГО НАБЛЮДАТЕЛЬНОГО ПУНКТА КАМЧАТНИРО НА КУРИЛЬСКОМ ОЗЕРЕ

Данный выпуск журнала является тематическим. Он посвящен 80-летию научного наблюдательного пункта КамчатНИРО на оз. Курильском — колыбели нерки или красной (*Oncorhynchus nerka*) бассейна р. Озерной, крупнейшего стада этого вида тихоокеанских лососей в Азии.

Нерка — один из наиболее ценных и валютоёмких видов тихоокеанских лососей. В 2001–2021 гг. береговые уловы озерновской нерки равнялись в среднем за год 19,3 тыс. т, составляя 62,3% улова этого вида на Камчатке.

Первые данные о биологии и экологии нерки озерновского стада были получены в экспедициях, организованных в сентябре–ноябре 1932 г. и весной и осенью 1933 г. Фаиной Владимировной Крогиус и Евгением Михайловичем Крохиным на озеро Курильское. Результаты этих экспедиций изложены в четвертом выпуске Трудов Тихоокеанского комитета, выпущенном в 1937 г.

В состав Трудов вошла объемная сводка по биологии красной и условиям ее воспроизводства в оз. Курильском (Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka*) в его бассейне // Тр. Тихоокеан. комитета. Вып. IV. М.-Л.: Академия наук СССР. С. 3–165). Здесь же отдельными статьями были опубликованы первые данные о видовом составе, распределении и количественных оценках зоопланктона (Акатова Н.А. 1937. К познанию зоопланктона Курильского озера // Тр. Тихоокеан. комитета. Вып. IV. М.-Л.: Академия наук СССР. С. 167–176) и фитопланктона (Воронихин Н.Н. 1937. Фитопланктон Курильского озера // Тр. Тихоокеан. комитета. Вып. IV. М.-Л.: Академия наук СССР. С. 177–188) оз. Курильского.

«Однако путем экспедиционных исследований невозможно было выяснить причины колебаний эффективности естественного воспроизводства лососей и дать характеристику динамики их численности, то есть получить материалы для составления прогноза» (*Лагунов И.И.* 1968. Обзор научных рыбохозяйственных исследований, проведенных на Камчатке за годы Советской власти // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 3–13). Поэтому в 1940 г. для учета проходящей на нерест нерки примерно в 9–12 км от истока р. Озерной было построено рыбоучетное заграждение (РУЗ). Оно ежегодно монтировалось в районе Кутхиных Батов, а в 1967 г. было перенесено в исток р. Озерной.

Стационарный наблюдательный пункт был организован годом позже. В 1941 г. Приказом № 21 от 14 марта по Камчатской станции ВНИРО (ныне Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО)) на берегу Курильского озера в истоке р. Озерной была организована Курильская рыбоводно-биологическая лаборатория (ныне Озерновский наблюдательный пункт) (Нерка Курильского озера — справочное пособие для любителей нерки. 2010. Петропавловск-Камчатский: Новая книга. 20 с.).

Изначально изучение нерки включало в себя просчет рыб, проходящих на нерест в озеро, сбор данных о биологии этих рыб (длина, масса тела, половой состав, плодовитость, возраст), оценку качества покатной молоди, смолтов (длина, масса тела, возраст), выживаемости икры и личинок в гнездах. Кроме этого, проводили оценку кормовой базы молоди нерки в озере, собирая данные о численности и биомассе зоопланктона, количестве доминирующей в фитопланктоне диатомеи — мезоциры, а также данные о термическом режиме озера.

Со временем спектр научно-исследовательских работ расширился. В конце 1970-х годов изучали вертикальное и горизонтальное распределение молоди нерки в пелагиали озера, были начаты кариологические исследования нерки. В 1980-е годы — популяционно-генетические, а с 2003 г. — вирусологические и паразитологические.

В 1980 г. был организован комплексный мониторинг озерной экосистемы, включавший регулярный сбор данных по термическому и гидрохимическому режиму озера, бактерио-, фито- и зоопланктону, первичной продукции фитопланктона и бактериальной деструкции, гидрометеонаблюдения на оборудованной площадке и гидропосту. Также большое внимание уделялось применению гидроакустических методов, которые в настоящее время вышли на новый уровень, позволяющий проводить учет нерестовых рыб и оценивать количество молоди, нагуливающейся в озере.

С 2016 г. научно-исследовательские работы в бассейне Курильского озера приобрели сезонный характер и в настоящее время проводятся только в летний период.

В течение 80 лет комплексных исследований нерки стада р. Озерной накоплен гигантский массив разнородных данных. Часть из них, небольшая, опубликована. А большинство до сих пор остаются в отчетах, в дневниках и журналах наблюдений или теряются в потоке времени. Так, например, случилось с результатами учета других видов тихоокеанских лососей на РУЗ.

В настоящий выпуск журнала включены также первые и единственные результаты исследований литорального планктона, первые данные о питании молоди нерки на литорали, а также первые данные о бентосе литоральных биотопов оз. Курильского.

В этих публикациях старались максимально сохранить авторский стиль и структуру работы в соответствии с уровнем знаний и взглядов на предмет времени проведения исследований.

Приношу всемерную благодарность всем, кто на протяжении многих лет самоотверженно собирал бесценные данные на Курильском озере.

Екатерина Лепская,
ответственный редактор выпуска,
зав. лабораторией рыбохозяйственной
экологии КамчатНИРО



TO THE 80TH ANNIVERSARY OF THE OZERNOVSKY OBSERVATION STATION OF KAMCHATNIRO ON THE KURILE LAKE

This issue of the magazine is thematic. It is dedicated to the 80th anniversary of the KamchatNIRO scientific observation station on the Kurile Lake – the cradle of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Ozernaya River basin, the biggest stock of this species of Pacific salmon in Asia.

Sockeye salmon is one of the most valuable and currency-profitable species of Pacific salmon. In 2001–2021 coastal catches of the Ozernaya River sockeye salmon were averaged 19.3 thousand tons per year, what was 62.3% of the catch of this species in Kamchatka.

First data on the biology and ecology of sockeye salmon stock of the Ozernaya River were obtained during expeditions organized in September–November 1932 and in the spring and autumn of 1933 by Faina Vladimirovna Krogus and Evgeny Mikhailovich Krokhin to the Kurile Lake. The results of these expeditions were published in the fourth edition of the Pacific Committee Proceedings in 1937.

The content of the Proceedings included a large essay about biology of sockeye salmon and conditions of its reproduction in the Kurile Lake (Krokhin E.M., Krogus F.V. 1937. Essay on the Kurile Lake and biology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in its basin // Proceedings of the Pacific Committee. Issue IV. M.-L.: Academy of Sciences of the USSR. Pp. 3–165.). It also included particular articles with the first data on the species composition, distribution and quantitative evaluation of zooplankton (Akatova N.A. 1937. To the knowledge about zooplankton of the Kurile Lake // Proceedings of the Pacific Committee. Issue IV. M.-L.: Academy of Sciences USSR. P. 167–176) and phytoplankton (Voronikhin N.N. 1937. Phytoplankton of the Kurile Lake // Proceedings of the Pacific Committee. Issue IV. M.-L.: Academy of Sciences of the USSR. P. 177–188) of the Kurile Lake.

“It was impossible, however, to find out the reasons for the fluctuations in the efficiency of the natural reproduction of sockeye salmon and to characterize the dynamics of their numbers only through expeditionary research to obtain materials for making a forecast” (*Lagunov I.I.* 1968. Review of scientific fisheries research conducted in Kamchatka during the years of Soviet period // *Izvestiya TINRO*, vol. 64, pp. 3–13). Therefore, in 1940, a fence for counting spawners (RUZ) to evaluate spawnin escapement from the Ozernaya River to the lake was built approximately in 9–12 km from the river source. It was mounted annually in vicinity of Kutkh’ Baty, and in 1967 it was moved upper the stream, no far from the source of the river.

A stationary observation station was organized in 1941. By Order No. 21 issued in March 14 for the Kamchatka station of VNIRO (now the Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO)) the fish breeding and biological laboratory “Kurilskaya” (now the Ozernovsky observation station) was organized on the shore of the Kurile Lake not far from the river source (Sockeye salmon of the Kurile Lake – a reference guide for sockeye salmon lovers. 2010. Petropavlovsk-Kamchatsky: Novaya Kniga. 20 p.).

Initially, the study of sockeye salmon implied counting the fish entered the laketo spaw, collecting the data on the biology of these fish (body length and weight, sex composition, fecundity, age), assessment of the quality of downstream juveniles, smolts (body length, weight, age), survival of eggs and larvae in nests. In addition, there were researches of the condition of juvenile sockeye salmon for-age base in the lake, collecting data on the abundance and biomass of zooplankton, the amount of the dominant phytoplankton diatom melosira, as well on the thermal regime of the lake.

Over time, the range of the research work has expanded. In the late 1970s, the vertical and horizontal distribution of sockeye salmon juveniles in the pelagial of the lake was studied, and karyological studies of sockeye salmon were started, in the 1980s – population-genetic, and from 2003 – virological and parasitological ones.

In 1980, a comprehensive monitoring of the lake ecosystem was organized, which included regular collecting data on the thermal and hydrochemical regime of the lake, bacterio-, phyto- and zooplankton, primary production of phytoplankton and bacterial destruction, hydrometeorological observations at an equipped site and a gauging station. Also, much attention was paid to the use of hydroacoustic methods, which have now reached a new level, which makes it possible to count spawning fish and estimate the number of juveniles feeding in the lake.

Since 2016, the research work in the Kurile Lake basin has become seasonal and is currently carried out only in the summer.

During 80 years of the complex studies of sockeye salmon stock of the Ozernaya River has accumulated a gigantic pool of various data. A part has been published, but most still remain in reports, in diaries and journals of regular observations, or are lost in the flow of time. So, for example, it happened with the results of counting individuals of the other Pacific salmon species at RUZ.

This issue contains, among other things, the first and only results of studies of littoral plankton, the first data on the feeding of juvenile sockeye salmon in the littoral, as well as the first data on the benthos of the littoral biotopes of the Kurile Lake.

We tried to save author’s style and structure of the texts as much as possible in accordance with the level of knowledge and views on the subject of the time of research.

My deepest gratitude to all colleagues who selflessly collected invaluable data on the Kurile Lake for many years.

Ekaterina Leps kaya,
executive editor of the thematic issue,
head Laboratory of fishery ecology,
KamchatNIRO

УДК 551.58 (551.583.1)

DOI: 10.15853/2072-8212.2021.63.9-29

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В БАСЕЙНЕ ОЗЕРА КУРИЛЬСКОГО (КАМЧАТКА) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД 1976–2020 ГГ. И СВЯЗЬ С ГЛОБАЛЬНЫМИ КЛИМАТИЧЕСКИМИ ИНДЕКСАМИ

В.В. Коломейцев, Е.В. Лепская



Вед. спец.; зав. лаб., к. б. н.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)
683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел.: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: kolomeytsev.v.v@kamniro.ru

*КУРИЛЬСКОЕ ОЗЕРО, ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, ЛИНЕЙНЫЕ ТРЕНДЫ,
КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ СВЯЗИ, АМПЛИТУДНЫЕ СПЕКТРЫ, КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИНДЕКСЫ*

Проведена характеристика гидрометеорологических условий в летний сезон за период с 1976 по 2020 гг. Получены статистические оценки временных рядов всего гидрометеорологического массива данных, собранных на наблюдательном пункте КамчатНИРО, расположенном в истоке р. Озерной, вытекающей из оз. Курильского. Проведен анализ линейных трендов. Рост температуры воздуха в бассейне оз. Курильского и на ГМС Озерная, а также температуры воды в р. Озерной оценивается более высокими темпами, по сравнению с глобальными тенденциями. Значимые корреляционные связи обнаружены между температурными характеристиками. Коэффициенты корреляции между температурой воздуха на оз. Курильском и на ГМС Озерная, а также температурой воды в р. Озерной возрастают от 0,3 в июне до 0,6–0,8 в августе и в среднем за сезон. Между другими параметрами связи оказались заметно слабее, а значимые получены единично. Выявлены стабильные значимые корреляции между температурными характеристиками и глобальными температурными индексами. Значимые линейные связи также получены между индексом WP, характеризующим низкочастотную изменчивость в атмосфере в западной части Тихого океана, и целым рядом параметров для различных месяцев и в среднем за сезон. В результате спектрального анализа выявлено, что на 95%-м доверительном интервале значимой оказалась только спектральная гармоника межгодового колебания суммарного за сезон количества осадков с периодом 2,2 года.

VARIATIONS OF HYDROMETEOROLOGICAL CONDITIONS IN THE BASIN OF KURILE LAKE (KAMCHATKA) IN SUMMER PERIOD FOR 1976–2020 AND CONNECTION WITH GLOBAL CLIMATIC CHANGES

Vladimir V. Kolomeytsev, Ekaterina V. Lepskaya

Leading Specialist; Head of Lab., Ph. D. (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research
Institute of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”)
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18
Ph.: +7 (4152) 41-27-01. E-mail: kolomeytsev.v.v@kamniro.ru

*KURILE LAKE, HYDROMETEOROLOGICAL CONDITIONS, LINEAR TRENDS, CORRELATIONS,
AMPLITUDE SPECTRA, CLIMATIC INDICES*

Description of summer hydrometeorological conditions is provided for the period from 1976 to 2020. Statistical evaluations of the time series of the entire hydrometeorological dataset collected at the KamchatNIRO observation station ashore of the Ozernaya River emerge from Kurile Lake have been obtained. Analysis of linear trends has been accomplished. Revealed rise of the air temperature at the Ozernaya meteorostation and Kurile Lake and of the water temperature in the Ozernaya River is reckoned higher compared global trends. The correlations found between temperature characteristics were significant. The correlation coefficients between the air temperature at the Ozernaya meteorostation and Kurile Lake either water temperature in the Ozernaya River demonstrate increase averaged for season and from 0.3 in June to 0.6–0.8 in August. The rest of the parameters correlated weaker, and there were few significant ones. Stable significant correlations were revealed between temperature characteristics and global temperature indices. Also linear correlations between the WP index, characterizing low-frequency variability in the atmosphere in the West Pacific, and a number of parameters averaged for the season or in different months were meaningful. Spectral analysis with confidence interval of 95% revealed only the spectral harmonics of interannual fluctuations in the amount of precipitation for the season with a period of 2.2 years as significant.

Изменчивость климата влияет на колебания гидрометеорологических и биологических условий в глобальном, региональном и локальном масштабах. Поэтому понимание направленности и выявление связей и закономерностей этой изменчи-

вости всегда актуально, в том числе в приложении к бассейнам нерестово-нагульных озер Камчатки.

Несмотря на то, что Курильское озеро относится к локальному пространственному масштабу, его значение в экономике Камчатского края (рыбохо-

зяйственная, туристская, культурно-просветительская деятельность) расширяет его масштабную значимость до регионального уровня и выше. В первую очередь, это связано с его биологическим предназначением в природе. В озере нерестится и нагуливается крупнейшее в Азии стадо нерки.

Котловина озера представляет собой обширную кальдеру обрушения с глубиной около 300 м, образованную в результате нескольких вулканических взрывов (Брайцева и др., 1965).

Гидрометеорологические наблюдения в бассейне оз. Курильского начаты в 1940 г. По мере накопления данных было показано влияние температуры воды в озере на видовую структуру фитопланктона (Лепская, 2004), выявлены положительная направленность трендов температуры воздуха в разные сезоны, цикличность поступления осадков в озерном бассейне, а также периоды выхолаживания и прогрева озерных вод (Лепская, 2006; Лепская, Маслов, 2009). Однако причины обнаруженных явлений до настоящего времени не рассматривались.

Целью настоящей работы является характеристика гидрометеорологических условий в бассейне Курильского озера и оценка их временных трендов за период современных регулярных наблюдений, а также исследование связей между межгодовыми вариациями гидрометеорологических параметров в летний период и глобальных и региональных климатических индексов на основе корреляционного анализа. Основные задачи связаны с расчетом параметров тренда, коэффициентов корреляции, спектральных плотностей и амплитуд и их значимости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для статистического анализа послужили данные измерений на оборудованной метеорологической площадке и водомерном посту на наблюдательном пункте КамчатНИРО, расположенном в районе истока р. Озерной, а также результаты измерения температуры воды на стандартной станции в гидрологическом центре озера. Метеоплощадка находится в координатах $51^{\circ}29'$ с. ш., $157^{\circ}02'$ в. д. на высоте 104 м над уровнем моря (Тарасов и др., 1984; Николаев, Николаева, 1991). Комплекс исследованных в работе показателей включал в себя температуру воздуха, количество атмосферных осадков и скорость ветра. Гидроло-

гические наблюдения за уровнем и температурой воды в реке проводили на водомерном посту, также расположенном в истоке р. Озерной. Наблюдения проводили ежедневно в три синоптических срока: 9:00, 15:00 и 21:00 ч. Далее по этим значениям находили средние за сутки значения, а из них — средние значения по месяцам летнего календарного сезона. Исключением здесь является количество осадков, которое рассчитывали путем суммирования. После этого рассчитывали аномалии относительно климатической нормы 1981–2010 гг. (Руководящие рекомендации ВМО., 2017).

Измерения температуры воды в оз. Курильском проводили один–три раза в месяц на центральной станции, приуроченной к центральной глубоководной части озера (гидрологический центр) (Лепская, 2006). В работе использованы данные по средневзвешенным значениям в верхнем 100-метровом слое.

Дополнительно были привлечены данные по температуре воздуха с гидрометеорологической станции Росгидромета в пос. Озерновском (ГМС Озерная) за тот же период. Станция расположена на юго-западном побережье Камчатки в координатах $51^{\circ}29'$ с. ш., $156^{\circ}29'$ в. д.; высота над уровнем моря — 28 м, международный синоптический индекс — 32594.

Расчет статистических характеристик временных рядов проводили по всей длине исследуемых выборок, а для сравнения аномалий гидрометеорологических параметров с климатическими индексами использовали базовый период 1981–2010 гг.

При характеристике межгодовой изменчивости параметров экстремальные значения выделяли следующим образом: ниже 5-го перцентиля (отрицательные экстремумы) и выше 95-го перцентиля (положительные экстремумы). Таким образом, были найдены 5%-й и 95%-й экстремумы и референтный интервал между этими экстремумами для каждого параметра по рассматриваемому ряду лет. Следует отметить, что в ВМО (Всемирная метеорологическая организация) нет строгих единых указаний по классификации данных наблюдений и, в частности, выделению экстремальных значений, однако одной из рекомендаций служит использование перцентилей (квинтилей) для широкого круга задач (The Role of Climatological..., 2007).

Одним из ключевых вопросов, связанных с межгодовой изменчивостью гидрометеорологиче-

ских параметров, является оценка величины линейного тренда. Основные соотношения и формулы взяты из работы (Бендат, Пирсол, 1974). Модель линейного тренда выражается уравнением:

$$y = b \times x + a$$

Коэффициенты тренда определялись по стандартным уравнениям регрессионного анализа (методом наименьших квадратов). Статистическую значимость трендов проверяли с помощью *t*-статистики и критерия Фишера.

При проведении корреляционного анализа уровень значимости коэффициентов выборочной корреляции принимался за $p = 0,05$. Проверка статистической значимости коэффициентов проводилась по стандартной методике с использованием *t*-критерия Стьюдента (Брукс, Карузертс, 1963):

$$t_{N-2} = r \frac{\sqrt{N-2}}{\sqrt{1-r^2}}.$$

По данной формуле задается эмпирическая версия коэффициента, которая является оценкой теоретического значения. Поскольку число наблюдений (длина исследуемых временных рядов) в работе составило от 37 до 45 лет, то величины значимых коэффициентов корреляции на 95%-м уровне значимости возрастали от 0,29 до 0,32 по мере уменьшения длины ряда.

Спектральный анализ проводили для временных рядов средних за сезон значений гидрометеорологических параметров посредством быстрого Фурье-преобразования. Теоретическую основу и алгоритмы расчета можно найти у С.Л. Марпл-мл. (1990), К.Н. Вишератин (2007) и во многих других источниках. Значимость полученных спектров проводили методом Монте-Карло с генерацией 2000 случайных рядов нормально распределенного шума с такой же длиной и дисперсией, как у наших рядов (Вишератин, Карманов, 2008).

Для оценки влияния и вклада крупномасштабных процессов в атмосфере и океане в межгодовую изменчивость гидрометеорологических параметров в бассейне оз. Курильского были использованы данные о временной динамике некоторых глобальных и региональных климатических индексов. Стоит отметить, что в последние десятилетия появилось большое количество зарубежных и отечественных работ, в которых проводится попытка связать климатические индексы и морские биологические ресурсы, в том числе и для дальневосточных морей России и северо-западной

части Тихого океана. Однако здесь стоит согласиться с Г.В. Хеном и др. (2019а), что в большинстве работ климатические индексы используются механически, зачастую без понимания, какие атмосферные или океанические процессы и явления они характеризуют, подбором наиболее приемлемых статистических связей.

Основными принципами получения атмосферных индексов являются либо вычисление аномалий давления или геопотенциала относительно базовых климатических норм, либо разложение полей на эмпирические (естественные) ортогональные функции (ЕОФ). Океанические индексы получены тем же способом, но с использованием температуры поверхности или высоты уровня моря. Характеристика основных групп климатических индексов в русскоязычном варианте приводится на официальном портале Единой государственной системы информации об обстановке в Мировом океане (ЕСИ-МО, <http://data.oceaninfo.ru/applications/indexes/index.jsp>). Подробный литературный обзор климатических индексов и описание природных процессов и явлений, которые они характеризуют, а также современные результаты анализа связей этих индексов с гидрометеорологическими условиями в дальневосточном регионе России, представлены в работах Г.В. Хена и др. (2019а, 2019б) и И.Д. Ростова и др. (2017, 2018, 2020).

В настоящей работе были использованы следующие климатические индексы:

1. **Nino 3.4 — Эль-Ниньо — Южное колебание (El Nino — Southern Oscillation, ENSO)**. Индекс **Nino 3.4** является одним из широко используемых индексов для описания явления Эль-Ниньо / Ла-Нинья и представляет собой аномалию температуры поверхности экваториальной части Тихого океана для района 5° ю. ш. – 5° с. ш., 120° – 170° з. д. по данным HadISST4. Аномалии рассчитаны относительно периода 1981–2010 гг. Явление проявляется в отклике в климатической системе планетарного масштаба.

Источник: http://www.esrl.noaa.gov/psd/gcos_wgsp/Timeseries/Nino34/.

2. **АО — Арктическое колебание (Arctic Oscillation)**. Индекс Арктического колебания характеризует изменчивость в поле приземного давления в Северном полушарии, представляет собой одну из оценок дальних связей (teleconnection patterns) и выражен первой модой разложения на эмпирические ортогональные функции среднемесячных по-

лей аномалии геопотенциальных высот изобарической поверхности 1000 гПа от 20 до 90° с. ш. В частности, его характер и величина определяются аномалией давления в Арктике по отношению к аномалии на более южных (средних) широтах (Thompson, Wallace, 1998). Полученный временной ряд нормализован относительно базового периода 1979–2000 гг. Ввиду того, что значительная вариабельность этого индекса приходится на холодный период года, Арктическое колебание приземного давления относят к зимним явлениям, хотя расчеты индекса выполняются для всех месяцев.

Источник: https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/daily_ao_index/ao.shtml.

3. PDO — Тихоокеанское декадное колебание (Pacific Decadal Oscillation). Индекс Тихоокеанского декадного колебания был введен в середине 1990-х годов при исследовании связи продуктивности лососей на побережье Северной Америки и климата северной части Тихого океана (Mantua et al., 1997). Данный индекс представляет собой первую моду разложения на эмпирические ортогональные функции поля среднемесячной аномалии температуры поверхности Тихого океана от 20° с. ш. до его северных окраин, таким образом, он отражает термическое состояние вод этого региона. Само явление заключается в выявленных колебаниях индекса с фазами 20–30 лет и сопутствующими особенностями распределения аномалии ТПО в Северной Пацифике. Однако ввиду обширных пространственных масштабов колебания его влияние распространяется далеко за пределы региона.

Источник: <https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/pdo/>.

4. PNA — Тихоокеанский/Североамериканский индекс (Pacific/North American Pattern). Один из индексов, характеризующий дальние связи атмосферных процессов в отдельных районах, является одной из наиболее заметных мод низкочастотной изменчивости во внетропических регионах Северного полушария. Описывает четыре центра в средней тропосфере (Wallace, Gutzler, 1981). Один из них расположен возле Гавайских островов (20° с. ш., 160° з. д.), второй — над северной частью Тихого океана (45° с. ш., 165° з. д.), третий — над провинцией Альберта в Канаде (55° с. ш., 115° з. д.), а четвертый — над побережьем Мексиканского залива в США (30° с. ш., 85° з. д.). Представляет собой нормализованную аномалию геопотенциальных высот изобарической поверх-

ности 500 гПа относительно базового периода 1981–2010. PNA характеризует конфигурацию геопотенциального поля средней тропосферы северной части Тихого океана и Северной Америки.

Источник: ftp://ftp.cpc.ncep.noaa.gov/wd52dg/data/indices/pna_index.tim.

5. WP — Западно-Тихоокеанский индекс (West Pacific Pattern). Западно-Тихоокеанский индекс — еще одна характеристика дальних связей в атмосфере Северной Пацифики. В данном случае он оценивает наибольшую низкочастотную изменчивость поля геопотенциальных высот изобарической поверхности 500 гПа для двух удаленных районов, для которых обнаруживаются ярко выраженные области с противоположными знаками аномалии. Такими в исследуемом поле оказались район над зал. Шелихова и район в субтропической зоне Тихого океана у Юго-Восточной Азии.

Для понимания последствий Западно-Тихоокеанского колебания, обратимся к работе Г.В. Хена и др. (2019б). Так, положительная фаза (высокое давление на севере и низкое на юге) сопровождается ослаблением Алеутского минимума и ослаблением восточноазиатского струйного течения на западе северной части Тихого океана. В случае отрицательной фазы колебания — картина обратная. Положительная фаза Западно-Тихоокеанского колебания сопровождается более высокими температурами в южных широтах западной части северной половины Тихого океана как зимой, так и весной, а также пониженными — над Восточной Сибирью в любое время года. В высоких широтах северной части Тихого океана во все времена года интенсивность осадков выше среднего, а в центральной части — ниже среднего, особенно зимой и весной. Индекс рассчитывается первой модой при разложении поля геопотенциальных высот на эмпирические ортогональные функции. Нормализован относительно базового периода 1981–2010.

Источник: ftp://ftp.cpc.ncep.noaa.gov/wd52dg/data/indices/wp_index.tim.

6. NPGO — Индекс колебания субтропической циркуляции в Северной Пацифике (North Pacific Gyre Oscillation). Индекс NPGO представляет собой вторую главную компоненту изменчивости высоты поверхности моря в северной части Тихого океана при разложении на EOF. В отечественных работах используется мало, однако, например, зарубежными исследователями были выявлены значимые корреляции NPGO с ранее необъяснимыми колебаниями

солености, питательных веществ и хлорофилла, измеренных в ходе долгосрочных наблюдений в Калифорнийском течении и в зал. Аляска. Индекс был введен Emanuele Di Lorenzo et al. (2008) и использовался в основном для исследований колебания интенсивности центральной и восточной ветвей круговорота. Колебания индекса NPGO вызваны региональными и бассейновыми вариациями ветрового апвеллинга и горизонтальной адвекции — важнейшими процессами, определяющими соленость и концентрацию питательных веществ. Колебания концентрации питательных веществ вызывают сопутствующие изменения в количестве фитопланктона и могут вызывать аналогичную изменчивость на более высоких трофических уровнях. Таким образом, NPGO является надежным индикатором колебаний механизмов, управляющих динамикой планктонной экосистемы.

Источник: <http://www.o3d.org/npgo/>.

7. HadCRUT5 и HadSST4 — Глобальные индексы температуры. Глобальные индексы температуры являются важнейшим индикатором изменения климата. Широко распространены несколько глобальных индексов температуры, например такие, как GISTEMP (Goddard Institute for Space Studies Surface Temperature) и HadCRUT (Hadley Centre and the Climatic Research Unit). Несмотря на различия в методиках расчета, применяемых в различных мировых климатических центрах, аномалии приземной температуры над континентами рассчитываются на базе стационарных метеорологических данных, тогда как основным источником данных температуры поверхности океана являются спутники.

В нашей работе мы использовали глобальный индекс температуры **HadCRUT5**, который рассчитывается на основе среднемесячных объединенных аномалий приземной температуры воздуха (**CRUTEM5**) и температуры поверхности океана (**HadSST4**) в узлах регулярной сетки $5^\circ \times 5^\circ$. Аномалии рассчитываются относительно базового периода 1961–1990 гг.

Источник: Met Office Hadley Centre and the Climatic Research Unit at the University of East Anglia: <https://www.metoffice.gov.uk/hadobs/hadcrut5/>.

Для всех индексов проводилась выборка среднемесячных значений за июнь, июль и август, а также рассчитывались средние за сезон значения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гидрометеорологические наблюдения в бассейне оз. Курильского начали проводить с 1941 г. Первые наблюдения включали в себя комплекс измерений температуры воздуха, направления и скорости ветра, уровня и температуры воды в р. Озерной, визуальные наблюдения за облачностью и ледоставом. Во второй половине 50-х гг. регулярные наблюдения прекратились и были возобновлены лишь со второй половины 70-х гг. При этом полностью наблюдениями (либо не сохранились данные) не были охвачены 1949, 1955–1956 гг. и период с 1969 по 1974 гг. С 1980 г. к измеряемым параметрам добавились количество атмосферных осадков и температура воды в озере. В настоящей работе мы принимаем к анализу наиболее полный ряд данных (без больших пробелов), который начинается с 1976 г. Но для информации считаем полезным привести в таблице 1 средние значения гидроме-

Таблица 1. Средние характеристики гидрометеорологических параметров в летние месяцы на оз. Курильском за период наблюдений 1941–1968 гг.

Table 1. Averaged monthly hydrometeorological parameters at Kurile Lake in summer over the period 1941–1968

	Температура воздуха, °C Air temperature	Температура воды в реке, °C Water temperature in the river	Уровень воды, см Water level, cm	Скорость ветра, м/с Wind speed, m/s
Июнь / June				
<i>N</i>	25	18	11	12
<i>m</i>	7,7	3,8	45	2,7
<i>s</i>	1,2	0,5	17	0,5
Июль / July				
<i>N</i>	25	18	11	12
<i>m</i>	11,4	4,9	72	2,3
<i>s</i>	1,2	0,4	20	0,3
Август / August				
<i>N</i>	25	18	11	12
<i>m</i>	12,4	7,0	49	2,3
<i>s</i>	1,3	1,4	17	0,6
В среднем за сезон / Averaged seasonal				
<i>N</i>	25	18	11	12
<i>m</i>	10,5	5,2	55	2,4
<i>s</i>	1,1	0,7	12	0,3

Примечание: *N* — количество лет наблюдений за период 1941–1968 гг.; *m* — среднее значение; *s* — стандартное отклонение
Note: *N* — the number of years analyzed for the period 1941–1968; *m* — averaged value; *s* — standard deviation

теорологических характеристик за период наблюдений с 1941 до 1968 гг., несмотря на то, что они не будут использованы в дальнейшем анализе. С первичными данными наблюдений можно также ознакомиться в архиве Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»).

Обобщенная характеристика гидрометеорологических условий в бассейне оз. Курильского и линейных трендов их межгодовой изменчивости представлена в таблице 2.

Характеристика гидрометеорологических условий на оз. Курильском в летний сезон

Июнь. Размах среднемесячных значений температуры воздуха в июне в бассейне оз. Курильского составил 5,5 °С — от 5,6 (1985 г.) до 11,1 (2012 г.) °С, а среднее многолетнее значение за период 1976–2020 гг. — 8,3 °С при $s = 1,3$ °С. Кроме 2012 г., экстремально высокие значения, находившиеся за пределами референтного интервала, с отклонением от климатической нормы на 2,4 и

Таблица 2. Характеристики и тенденции межгодовых изменений гидрометеорологических параметров в летние месяцы на оз. Курильском за период наблюдений 1976–2020 гг.

Table 2. Statistical results and linear trends of the year-to-year behavior of hydrometeorological parameters at Kurile Lake in summer for the observation period 1976–2020

Параметр / Parameter	<i>N</i>	<i>m</i>	<i>s</i>	<i>R</i> ²	КЛТ	<i>p</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>t_a</i>	<i>t_b</i>	<i>F</i>
Июнь / June											
Температура воздуха / Air temperature	44	8,3	1,3	0,04	0,21	0,171	7,818	0,021	20,081	1,392	1,937
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	37	3,0	0,7	0,02	0,09	0,146	2,747	0,009	10,286	0,872	0,760
Температура воды в реке River water temperature	44	4,4	0,7	0,34	0,33	0,000	3,681	0,033	19,975	4,657	21,686
Уровень воды / Water level	45	71	13	0,01	0,95	0,536	68,295	0,095	16,921	0,624	0,390
Осадки / Precipitation	40	37	26	0,16	8,95	0,010	14,282	0,895	1,546	2,710	7,347
Скорость ветра / Wind speed	39	3,8	1,2	0,02	0,12	0,128	3,466	0,012	8,542	0,786	0,618
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	45	6,2	0,8	0,29	0,33	0,000	5,445	0,033	26,472	4,193	17,580
Июль / July											
Температура воздуха / Air temperature	45	12,0	1,1	0,03	0,15	0,251	11,617	0,015	33,671	1,163	1,352
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	38	4,2	1,0	0,02	0,12	0,354	3,855	0,012	10,829	0,939	0,883
Температура воды в реке River water temperature	44	6,0	1,0	0,19	0,33	0,003	5,271	0,033	19,002	3,144	9,886
Уровень воды / Water level	45	82	15	0,00	0,32	0,857	81,127	0,032	17,359	0,182	0,033
Осадки / Precipitation	40	57	53	0,14	16,97	0,016	13,325	1,697	0,707	2,520	6,351
Скорость ветра / Wind speed	40	2,7	0,9	0,07	0,18	0,112	2,283	0,018	7,511	1,625	2,642
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	45	9,8	0,9	0,21	0,33	0,002	9,066	0,033	35,561	3,374	11,385
Август / August											
Температура воздуха / Air temperature	45	12,9	1,1	0,11	0,29	0,026	12,200	0,029	36,827	2,312	5,346
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	39	5,5	0,8	0,01	0,06	0,547	5,371	0,006	21,948	0,608	0,369
Температура воды в реке River water temperature	44	9,1	2,0	0,28	0,82	0,000	7,195	0,082	13,594	4,084	16,680
Уровень воды / Water level	45	57	12	0,01	1,06	0,444	59,001	–0,106	16,226	–0,772	0,597
Осадки / Precipitation	40	77	48	0,03	6,58	0,317	60,269	0,658	3,314	1,013	1,026
Скорость ветра / Wind speed	39	3,1	1,2	0,04	0,19	0,223	2,641	0,019	6,330	1,241	1,539
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	45	11,4	1,1	0,18	0,34	0,003	10,574	0,034	35,916	3,076	9,460
В среднем за сезон / Averaged seasonal											
Температура воздуха / Air temperature	44	11,1	1,0	0,10	0,13	0,039	10,552	0,023	37,586	2,129	4,533
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	36	4,2	0,7	0,01	0,01	0,613	4,046	0,005	14,391	0,510	0,260
Температура воды в реке River water temperature	44	6,5	1,1	0,37	0,50	0,000	5,379	0,050	20,553	4,987	24,867
Уровень воды / Water level	45	70	10	0,00	0,01	0,840	69,531	0,007	22,151	0,058	0,003
Осадки / Precipitation	40	171	81	0,22	10,81	0,002	88,037	3,243	3,194	3,292	10,836
Скорость ветра / Wind speed	38	3,2	1,0	0,04	0,15	0,206	2,821	0,015	8,555	1,287	1,656
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	45	9,1	0,8	0,35	0,34	0,000	8,338	0,034	45,025	4,835	23,378

Примечание: *N* — количество месяцев и сезонов наблюдений за период 1976–2020 гг., для которых рассчитывались значения; *m* — среднее значение; *s* — стандартное отклонение; *R*² — коэффициент детерминации; КЛТ — коэффициент наклона линейного тренда за 10 лет; *a*, *b* — коэффициенты линейного уравнения тренда вида $y = a + bt$; *p* — уровень значимости тренда; *t_a* — критерий Стьюдента для коэффициента *a*; *t_b* — критерий Стьюдента для коэффициента *b*; *F* — значимость уравнения по критерию Фишера. Жирным шрифтом выделены значимые оценки при уровне $p < 0,05$

Note: *N* — the number of months and seasons analyzed for the period 1976–2020 and used for evaluation; *m* — average value; standard deviation; *s* — determination coefficient; КЛТ — bias coefficient of the linear trend for 10 years; *a*, *b* — coefficients of the linear equation of the trend $y = a + bt$; *p* — trend significance level; *t_a* — Student's test for coefficient *a*; *t_b* — Student's test for coefficient *b*; *F* — equation significance by Fisher's criterion. Bold font marks significant values at the level $p < 0,05$

2,8 °С, наблюдали в 1977 и 2014 гг. соответственно (рис. 1А). Приближенная к экстремальным значениям температура воздуха (аномалия 1,9–2,2 °С) отмечалась в 1996, 1998, 2009 и 2013 гг. Отрицательные экстремумы, когда значения температуры были ниже нормы на 2,0 °С, помимо 1985 г. наблюдались в 1982 и 2001 гг.

Средняя за июнь температура воды в верхнем 100-метровом слое озера в период с 1980 по 2020 гг. варьировала от 1,2 (1999 г.) до 4,1 (1984 г.) °С, в среднем составив 3,0 °С при $s = 0,7$ °С. Кроме 1984 г., экстремальный максимум также был от-

мечен в 2007 г. со значением аномалии 1,1 °С (рис. 1Б). Низкие значения наблюдали в 1980 г. и в целую группу лет 1994–2000 гг., отклонения от нормы в эти годы зачастую составляли от минус 1,0 до минус 1,5 °С, а наиболее экстремальными из них оказались 1999 и 2000 гг.

Температура воды в реке имела несколько больший размах значений, чем в верхнем слое озера 0–100 м, и изменялась от 2,6 (1990 г.) до 6,0 (1997 г.) °С. Среднее за период исследований значение составило 4,4 °С при $s = 0,7$ °С. Значимые на 5%-м уровне положительные экстремумы с

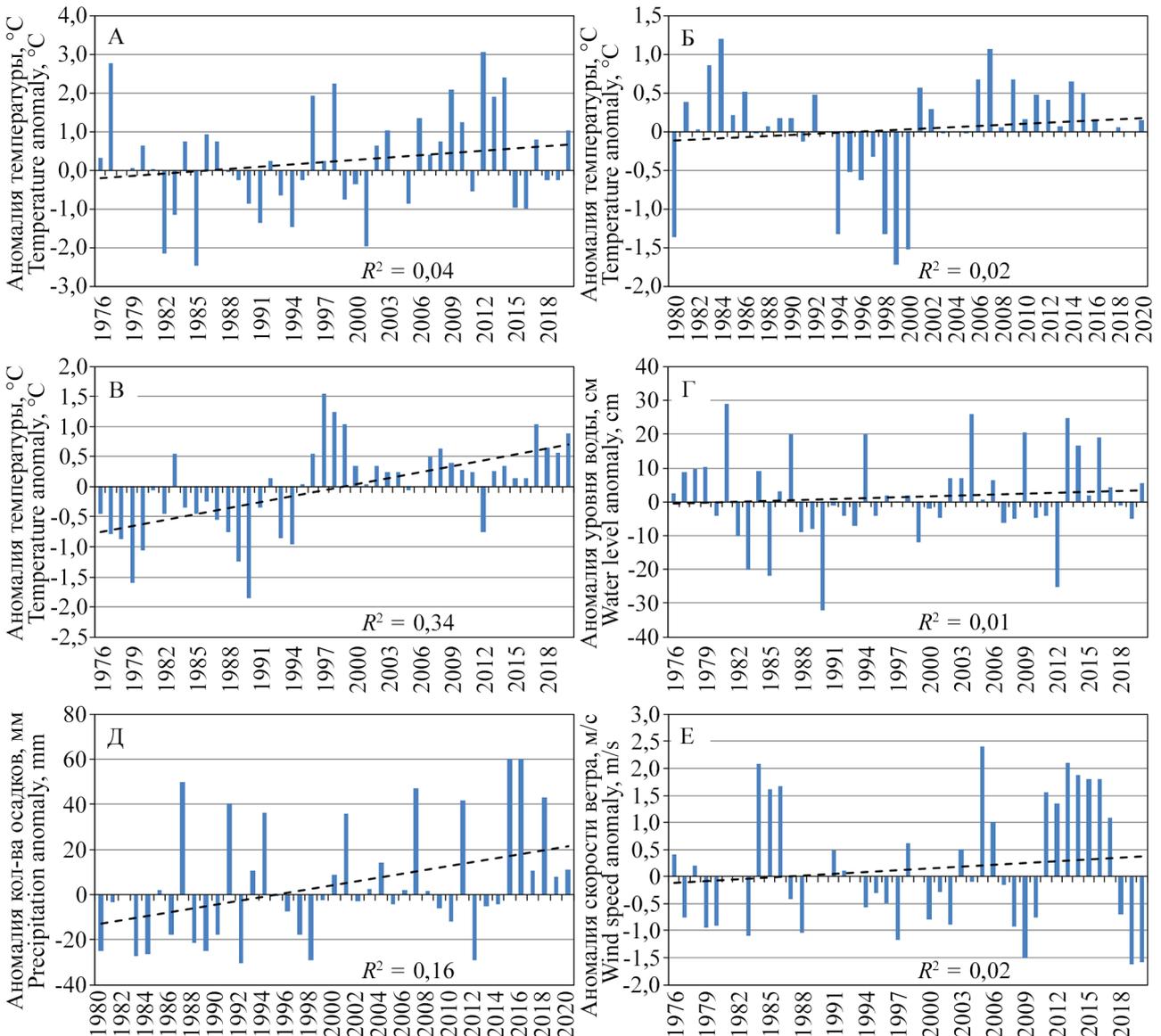


Рис. 1. Многолетний ход средних за июнь аномалий гидрометеорологических параметров на оз. Курильском относительно периода 1981–2010 гг.: А — температура воздуха; Б — температура воды верхнего 100-метрового слоя оз. Курильского; В — температура воды в реке; Г — уровень воды в реке; Д — суммарное количество атмосферных осадков; Е — скорость ветра. Пунктирные линии — линии линейного тренда
 Fig. 1. The year-to-year behavior of the June mean anomalies of hydrometeorological parameters at Kurile Lake vs. the period 1981–2010: А – the air temperature; Б – the water temperature in the upper 100 m layer of the lake; В – the water temperature in the river; Г – the water level in the river; Д – the total precipitation; Е – the wind speed. The dashed lines mark linear trends

аномалией 1,0–1,5 °С наблюдали в 1998, 1999 и 2017 гг. (рис. 1В). Обращает на себя внимание тот факт, что в конце 1990-х годов температура воды в реке находилась в противофазе с температурой воды в озере. Также относительно высокое значение аномалии, составившее 0,9 °С, было отмечено и в 2020 г. Экстремально отрицательные отклонения от нормы, помимо отмеченного выше 1990 г., наблюдались в 1979 и 1989 гг. и составили минус 1,6 и минус 1,3 °С соответственно.

Межгодовые колебания среднего за июнь уровня воды в р. Озерной составили от 37 до 98 см. Среднепогодное значение оценивается в 70 см при стандартном отклонении 13 см. Экстремально высокий уровень, превышающий 94 см, был отмечен в 1981, 2004 и 2013 гг. (рис. 1Г). Самый низкий уровень составил 37 см в 1990 и 44 см в 2012 гг.

Количество суммарных за июнь осадков изменялось в диапазоне от 2 (1992 г.) до 93 (2015 и 2016 гг.) мм, в среднем за период 1980–2020 гг. составив 37 мм при $s = 26$ мм. Экстремально высокие значения суммы осадков наблюдали только в 2015 и 2016 гг. Также относительно высокие значения отмечены в 1987, 1991, 1994, 2001, 2007, 2011 и 2018 гг., при этом имело место двукратное превышение климатической нормы 1980–2010 гг. Существенные отрицательные аномалии были характерны для первой половины исследуемого периода (1980–1998 гг.) и в 2012 г. Помимо экстремальных минимумов в 1992, 1998 и 2012 гг., сумма осадков ниже 10 мм (аномалии минус 25–30 мм) была в 1980, 1983, 1984 и 1989 гг. (рис. 1Д).

Среднемесячная скорость ветра изменялась в течение периода 1976–2020 гг. от 2 до 6 м/с. Среднее за весь период значение составило 3,7 м/с при $s = 1,2$ м/с. Относительно высокая скорость ветра зарегистрирована в 1984–1986, 2005 и 2011–2017 гг., когда аномалии превышали 1,5 м/с (рис. 1Е). Экстремальные максимумы среднемесячных значений пришлось на 1984, 2005 и 2013 г. и превышали климатическую норму на 2,1–2,4 м/с, что соответствует $\sim 2s$. Самые большие отрицательные отклонения от нормы были отмечены в 2009, 2019 и 2020 гг., когда они составили около 1,5 м/с.

Июль. Средняя за июль температура воздуха в бассейне оз. Курильского за период 1976–2020 гг. составила 12,0 °С при $s = 1,1$ °С, варьируя от 9,8 (1985 г.) до 14,7 (2013 г.) °С. Высокими значениями, с отклонением от климатической нормы на 2 °С и более, характеризовался июль в 1977–1978, 2003,

2008 и 2013 гг. (рис. 2А). Экстремально низкие значения температуры воздуха, когда аномалии достигали минус 1,5–2,0 °С, отмечены в 1979, 1985 и 2004 гг.

Температура воды верхнего 100-метрового слоя озера в 1980–2020 гг. изменялась от 2,0 (2010 г.) до 6,5 (2017 г.) °С. Среднее за этот период значение составило 4,2 °С при $s = 1,0$ °С. Среди лет с высокими значениями температуры заметно выделяется 2017 г., когда аномалия температуры составила 2,5 °С. Кроме этого, экстремально положительные аномалии со значениями 1,4 °С наблюдали в 1984 и 2001 гг., относительно высокие значения также отмечены в 1986 и 2006 гг. Экстремально отрицательное отклонение от нормы, помимо 2010 г., составившее минус 1,9 °С, зарегистрировано в 1999 г. Низкие значения также пришлось на 1994, 1998 и 2000 гг. (рис. 2Б).

Температура воды в реке характеризовалась размахом значений 4,1 °С — от 4,3 в 1976 г. до 8,4 °С в 1998 г., а в среднем за период 1976–2020 гг. составила 6,0 °С при $s = 1,0$ °С. Экстремально высокие значения, превышающие норму на 1,9 °С и более, кроме 1998 г., наблюдали в 2003 и 2014 гг. (рис. 2В). Низкие относительно нормы температуры в основном преобладали в первую половину исследуемого периода, а во второй половине низким значением отличался 2012 г., когда аномалия температуры составила минус 1,5 °С.

Средний за июль уровень воды в реке в период с 1976 по 2020 гг. варьировал от 47 до 115 см, в среднем составив 82 см при $s = 15$ см. Экстремально высокие значения, превышающие 110 см, а аномалии — 30 см, отмечали в 1976, 1997 и 2016 гг. (рис. 2Г). Минимальный уровень с аналогичной по величине и противоположной по знаку аномалией зарегистрирован в 1981 г., значимые отрицательные экстремумы также отмечали в 2010 и 2019 гг.

Количество осадков в июле в среднем за период 1980–2020 гг. составило 57 мм, а стандартное отклонение — 53 мм. Значения в течение периода изменялись от 0 (2003 г.) до 295 (2016 г.) мм. Помимо 2016 г., экстремально высоким количеством осадков отличался и следующий, 2017 г. (173 мм) (рис. 2Д). Минимальными значениями характеризовались указанные выше 2003 и 2008 гг. с величиной суммы осадков 6 мм (аномалия –38 мм).

Среднепогодная скорость ветра в июле за период 1976–2020 гг. составила 2,7 м/с при $s = 0,9$ м/с. На протяжении исследуемого периода

значения варьировали от 1,3 в 2019 г. до 5,8 м/с в 2005 г. Кроме этих экстремумов, высокие значения, характеризующиеся отклонением от нормы на 1,3–1,7 м/с, наблюдали в 2006, 2013 и 2015 гг. (рис. 2Е). Июль с низкой скоростью ветра, когда аномалии достигали минус 1,3–1,4 м/с, пришелся на 1976, 1980 и 2008 гг.

Август. Среднеголетняя температура воздуха в августе составила 12,9 при $s = 1,1$ °С. Ее значения за весь исследуемый период изменялись от 10,3 (1985, 2002 гг.) до 15,6 (2016 г.) °С, при этом наибольшие положительные максимумы со значениями аномалии 2,0–3,0 °С отмечали в последнее

десятилетие: в 2012, 2013 и 2016 гг. (рис. 3А). Близкая к этим значениям температура также зарегистрирована в 1977 г. Кроме абсолютного минимума в 1985 и 2002 гг., экстремально низкая температура воздуха, характеризовавшаяся отклонениями от нормы на минус 1,5–2,0 °С, была в 1976 и 1984 гг.

Температура воды в верхнем 100-метровом слое озера в августе в среднем за 1980–2020 гг. составила 5,5 °С при $s = 1,2$ °С. Значения варьировали в диапазоне 3,8–6,7 °С. Повышенные относительно нормы значения преобладали с 1981 по 1990 гг. (за исключением 1985 г.) и во второй половине иссле-

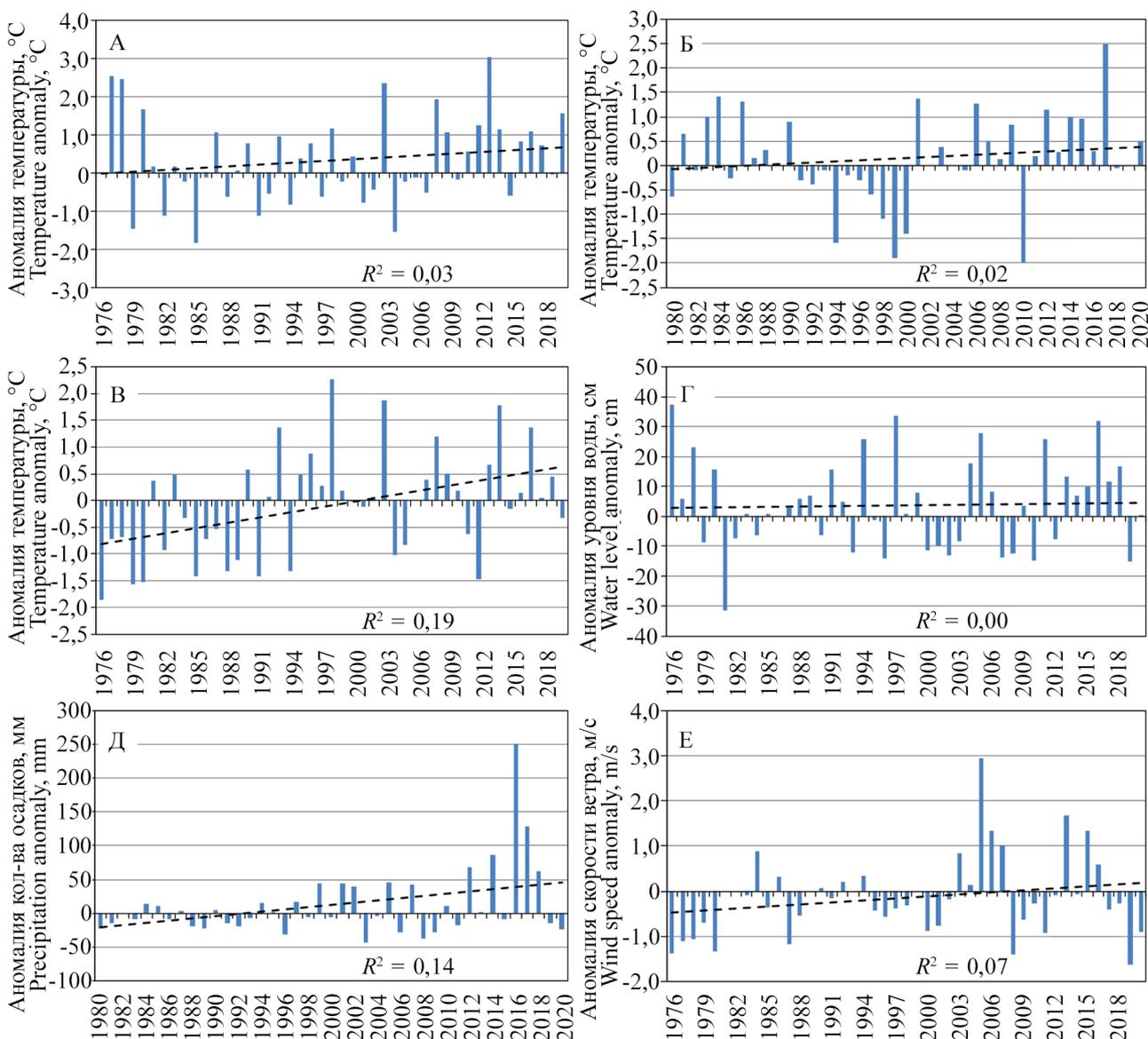


Рис. 2. Многолетний ход средних за июль аномалий гидрометеорологических параметров на оз. Курильском относительно периода 1981–2010 гг.: А — температура воздуха; Б — температура воды верхнего 100-метрового слоя оз. Курильского; В — температура воды в реке; Г — уровень воды в реке; Д — суммарное количество атмосферных осадков; Е — скорость ветра. Пунктирные линии — линии линейного тренда
 Fig. 2. The year-to-year behavior of July mean anomalies of hydrometeorological parameters at Kurile Lake vs. the period 1981–2010: А – the air temperature; Б – the water temperature of the upper 100 m layer of the lake; В – the water temperature in the river; Г – the water level in the river; Д – the total precipitation; Е – the wind speed. Dashed lines mark linear trends

дованного периода (рис. 3Б). Экстремальные случаи, когда температура воды в озере превышала норму на 1,0 °C и более, пришлось на 1984, 2002 и 2012 гг. Низким фоном температуры характеризовался период с 1993 по 2000 гг., когда отрицательные отклонения от нормы несколько раз достигали минус 1,0–1,5 °C. Также низкими значениями по этому показателю отличался 2005 г.

Размах значений среднемесячной температуры воды в реке в августе за период исследований составил 7,5 °C — от 5,2 в 1976 г. до 12,7 °C в 2013 г., а среднее значение — 9,1 °C при $s = 2,0$ °C. Высокая

температура, превышающая норму на 2,0 °C и более (с максимальным значением аномалии 3,9 °C в 2013 г.), отмечена, в основном, в последние 15 лет, а именно в 2008, 2012, 2013, 2016, 2017 и 2019 гг. (рис. 3В). Также относительно высокие значения были в 1977 и 1998 гг. Низкие значения, напротив, преобладали в первую половину исследованного периода, аномалии достигали минус 2,0–3,6 °C в 1976, 1978–1980, 1985, 1987, 1988, 1992 и 1994 гг.

Средний уровень воды в реке в августе за весь исследуемый период составил 57 см при $s = 12$ см. Межгодовые изменения значений происходили

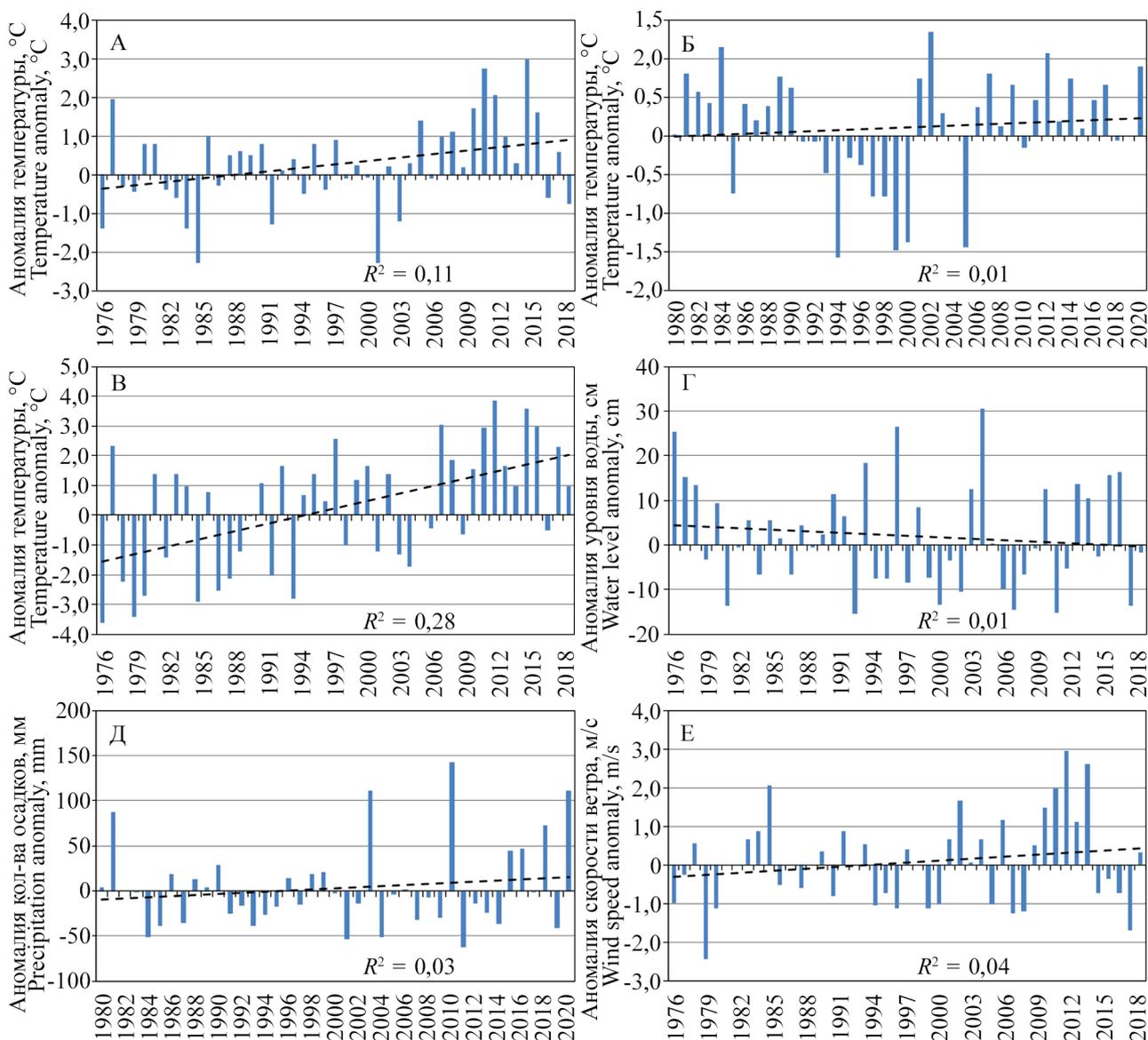


Рис. 3. Многолетний ход средних за август аномалий гидрометеорологических параметров на оз. Курильском относительно периода 1981–2010 гг.: А — температура воздуха; Б — температура воды верхнего 100-метрового слоя оз. Курильского; В — температура воды в реке; Г — уровень воды в реке; Д — суммарное количество атмосферных осадков; Е — скорость ветра. Пунктирные линии — линии линейного тренда

Fig. 3. The year-to-year behavior of August mean anomalies of hydrometeorological parameters at Kurile Lake vs. the period 1981–2010: А – the air temperature; Б – the water temperature of the upper 100 m layer of the lake; В – the water temperature in the river; Г – the water level in the river; Д – the total precipitation; Е – the wind speed. Dashed lines mark linear trends

в пределах от 39 (1993, 2012 гг.) до 85 см (2005 г.). Кроме 2005 г., значимый экстремально высокий уровень, превышающий норму на 25 см и более, наблюдали в 1976 и 2005 гг. (рис. 3Г). Низкий уровень воды с отклонениями от нормы на минус 14–16 см был отмечен в 1981, 1993, 2001, 2008, 2012 и 2019 гг.

Сумма количества осадков в августе в среднем за 1980–2020 гг. составила 77 мм при $s = 48$ мм, изменяясь в течение этого периода от 12 до 218 мм. Экстремальные положительные отклонения от нормы, превышающие 110 мм, наблюдали в 2003, 2010 и 2020 гг. (рис. 3Д). Низкие значения, менее 25 мм (аномалия ниже минус 50 мм), были отмечены в 1984, 2001, 2004 и 2011 гг.

Средняя за август скорость ветра в период с 1976 по 2020 гг. варьировала от 0,6 до 6,0 м/с, в среднем составив 3,1 м/с при $s = 1,2$ м/с. Высокие значения, превышающие норму на 2 м/с, наблюдали в 1985, 2012, 2013 и 2015 гг. (рис. 3Е). Ветер с экстремально низкими значениями скорости отмечен в 1979 и 2019 гг., отклонения относительно нормы составили минус 2,4 и 1,7 м/с соответственно.

В среднем за сезон. Средняя за летний календарный сезон температура воздуха за период 1976–2020 гг. составила 11,1 °С при $s = 1,0$ °С, а величина размаха значений соответствовала 4,6 °С — от 8,6 (1985 г.) до 13,2 °С (1977 г.). Экстремальные положительные аномалии, составившие 2,3 °С, были отмечены в 2012 и 2013 гг., а минимальные — в 1982 и 2001 гг.: 9,5 и 9,8 °С соответственно. Следует отметить, что в последние 15 лет существенно преобладали повышенные значения (рис. 4А).

Температура воды в верхнем 100-метровом слое озера в период 1980–2020 гг. изменялась в пределах от 2,4 (1999 г.) до 5,4 °С (1984 г.), в среднем составив 4,2 °С при $s = 0,7$ °С. Положительные экстремумы со значением аномалии 0,9 °С также выделяются в 2001 и 2012 гг. (рис. 4Б). Отрицательные экстремальные отклонения от нормы минус 1,5 °С и минус 1,4 °С наблюдали в 1994 и 2000 гг. соответственно. В целом, в межгодовом ходе температуры воды озера очевидно наличие двух теплых периодов: в первые десять лет и во второй половине исследуемого периода, а между ними в 1994–2000 гг. в верхнем слое озера наблюдались относительно холодные условия.

Температура воды в реке в среднем за летние месяцы в 1976–2020 гг. составила 6,5 °С при $s = 1,1$ °С, а ее межгодовой размах — 4,2 °С: от 4,3 °С

в 1979 г. до 8,5 °С в 1998 г. Отрицательные экстремумы были также отмечены в 1976, 1980 и 1994 гг., значения аномалии составили минус 2,0, минус 1,8 и минус 1,7 °С соответственно (рис. 4В). Экстремальными положительными отклонениями характеризовались 2008, 2013 и 2017 гг., когда значения превышали норму на 1,6–1,8 °С. Отметим также, что в межгодовой изменчивости температуры воды в реке отчетливо прослеживается положительная тенденция.

Уровень воды в реке изменялся от 51 (2012 г.) до 89 (1976 и 1994 гг.) см, а средняя величина за 1976–2020 гг. составила 70 см при $s = 10$ см. Изменчивость этого параметра носила в большей степени случайный характер (рис. 4Г). Другие положительные экстремумы (более 86 см, а аномалия относительно климатической нормы — 19–20 см) также наблюдали в 1997, 2004 и 2005 гг. Отрицательные экстремумы отмечены в 1990 (55 см), 1993 (56 см) и 2019 (56 см) гг., значения уровня в эти годы составили 55–56 см, а его аномалии — минус 11–12 см. Близкими к этим значениям, но входящими в референтный интервал, оказались 2007 и 2008 гг.

На межгодовое изменение суммарного за сезон количества осадков существенное влияние оказал абсолютный экстремальный максимум в июле 2016 г. (295 мм). В среднем за сезон этот год также характеризовался наибольшим значением, составившим 509 мм (рис. 4Д). Минимальная за 1980–2020 гг. величина 85 мм зарегистрирована в 1992 г. Среднее за исследуемый период суммарное летнее количество осадков составило 151 мм при $s = 48$ мм. Экстремальную положительную аномалию количества осадков, кроме 2016 г., наблюдали только в 2018 г. (328 мм). Относительно высокими значениями характеризовались также 2010 и 2017 гг., величина отклонений составила 142 и 139 мм соответственно. Экстремально низкий уровень значений 88 мм был отмечен в 1984 и 2009 гг.

Средняя за сезон скорость ветра в течение 1976–2020 гг. варьировала в пределах от 1,5 (2019 г.) до 5,4 (2013 г.) м/с, среднее за весь период значение составило 3,2 м/с при $s = 1,0$ м/с. Другие значимые положительные экстремумы наблюдали в 2005 и 2015 гг., аномалии скорости составили 1,9 и 2,0 м/с соответственно. Отрицательный экстремум со значением аномалии минус 1,4 м/с был отмечен в 1979 г., а близкие к этому уровню значения (минус 1,1–1,2) отмечались также в 1980, 2008 и 2009 гг. (рис. 4Е).

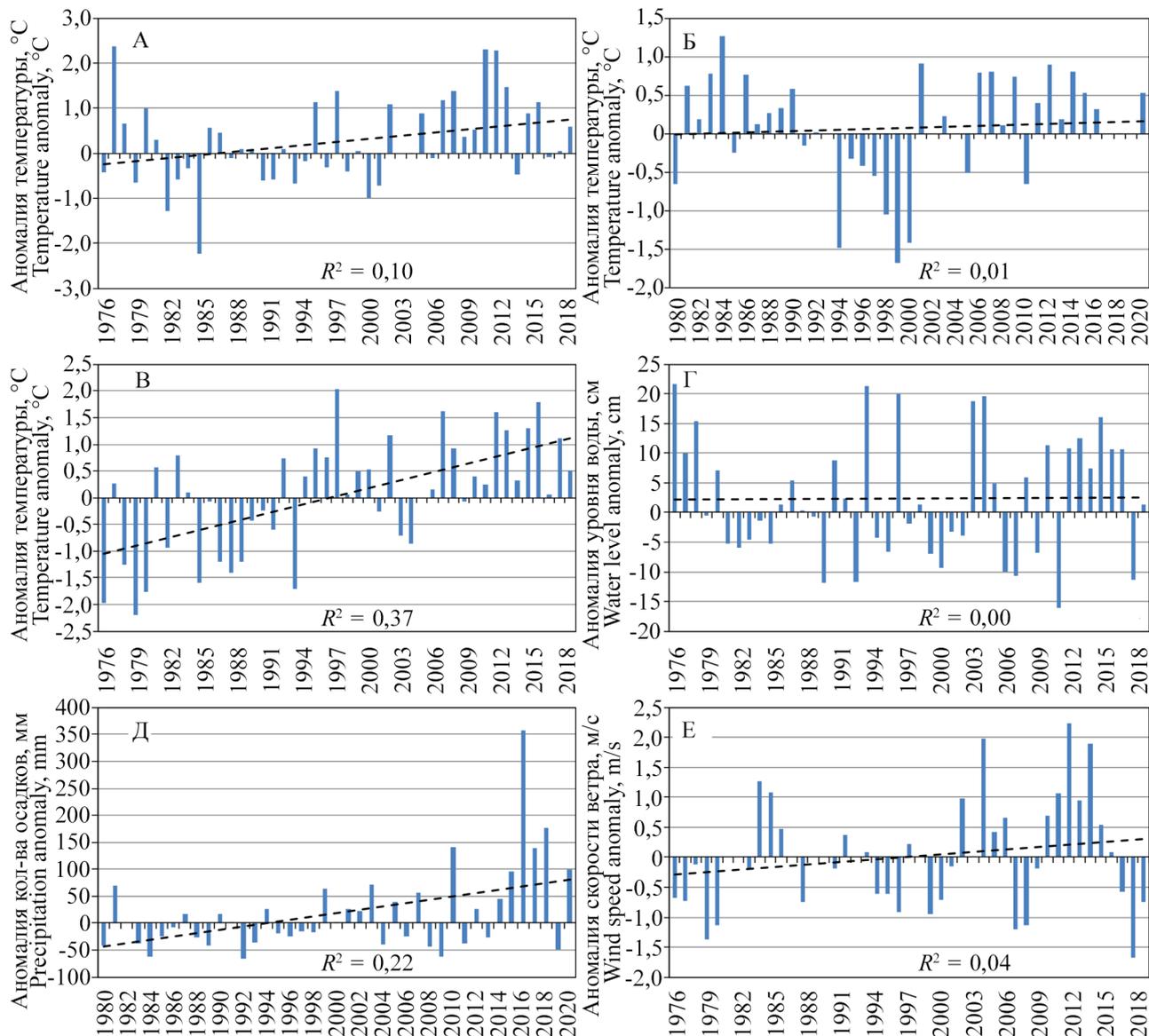


Рис. 4. Многолетний ход средних за летний календарный сезон аномалий гидрометеорологических параметров на оз. Курильском относительно периода 1981–2010 гг.: А — температура воздуха; Б — температура воды верхнего 100-метрового слоя оз. Курильского; В — температура воды в реке; Г — уровень воды в реке; Д — суммарное количество атмосферных осадков; Е — скорость ветра. Пунктирные линии — линии линейного тренда
 Fig. 4. The year-to-year behavior of mean summer season anomalies of hydrometeorological parameters at Kurile Lake vs. the period 1981–2010: А – the air temperature; Б – the water temperature of the upper 100 m layer of the lake; В – the water temperature in the river; Г – the water level in the river; Д – the total precipitation; Е – the wind speed. Dashed lines mark linear trends

Характеристика трендов временных рядов

На предварительном этапе анализа временного хода гидрометеорологических параметров и их аномалий для описания общих тенденций межгодовой изменчивости на выбранном временном интервале были проведены оценки линейного тренда. Представленные в таблице 2 коэффициенты наклона линейных трендов (КЛТ) являются характеристикой скорости изменения среднемесячных и средних за сезон значений соответствующих параметров. Также в таблице приведены оценки значимости коэффициентов линейного

тренда (критерий Стьюдента) и уравнения тренда в целом (критерий Фишера). Таким образом, из всех линейных трендов (28 уравнений), для которых проводили оценку, значимыми оказались чуть менее половины — 13 уравнений линейного тренда, при этом все они оказались положительными. Этот результат подтверждает выводы о потеплении как в бассейне оз. Курильского, так и на юге Камчатки в целом, сделанные ранее (Лепская, 2006; Лепская, Маслов, 2009; Шкаберда, 2014).

На всех интервалах осреднения (средние за июнь, июль, август и за летний сезон) значимыми

оказались тренды температуры воды в р. Озерной и температуры воздуха на ГМС Росгидромета в пос. Озерновском. Также значимыми были тренды температуры воздуха в бассейне оз. Курильского в августе и в среднем за сезон и количества осадков в июне, июле и в среднем за сезон.

Многолетний линейный рост суммарного количества осадков характеризовался коэффициентами 8,95 в июне, 16,97 в июле и 10,81 мм / 10 лет в целом за сезон. Доля линейного тренда в общую дисперсию данных оценивается в 16, 14 и 22% соответственно.

Коэффициент роста температуры воды в р. Озерной в среднем за летний сезон составил 0,50 °C / 10 лет, а наибольший вклад в него внес тренд температуры воды в августе — 0,82 °C / 10 лет, в то время как в июне и июле он составил 0,33 °C / 10 лет. Доля линейного роста температуры в суммарной дисперсии изменялась по месяцам следующим образом: 34, 19 и 28% для июня, июля и августа соответственно. В среднем за сезон оценка вклада выше, чем в отдельные месяцы, и составляет 37%.

Полученные оценки линейного тренда температуры воды в реке хорошо согласуются и соизмеримы по величине с трендовой составляющей роста температуры воздуха на ГМС Озерная. Так, коэффициенты роста на последней составили 0,33 °C / 10 лет для июня и июля и 0,34 °C / 10 лет для августа и для сезона в целом. При этом вклад линейного тренда в общую дисперсию последовательно по месяцам понижался от 29% в июне до 18% в августе, а при сезонном осреднении его величина оказалась заметно выше, составив 35%.

Значимые коэффициенты линейного роста температуры воздуха в бассейне оз. Курильского равнялись 0,29 °C / 10 лет для августа и 0,13 °C / 10 лет для летнего сезона, а их доля в общей межгодовой изменчивости оценивается в 10 и 11% соответственно.

Все полученные нами оценки линейных трендов для различных температурных характеристик, соответствующих принятому уровню значимости, укладываются в современные представления о глобальной и региональной тенденции роста температуры. Так, например, согласно И.Д. Ростову и др. (2017), значимые коэффициенты линейного тренда температуры воздуха и воды на прибрежных гидрометеорологических станциях Охотского моря для теплого сезона изменялись в диапазо-

не 0,22–0,53 °C / 10 лет. Максимальный рост значений отмечен в южных районах моря. Совокупно по всем ГМС, а также по данным реанализа для всей акватории моря, величина КЛТ для теплого сезона составила 0,34 и 0,44 °C / 10 лет соответственно. Эта величина сопоставима с результатами оценки межгодовой изменчивости аналогичных параметров для северной части Японского моря и Дальневосточного региона в целом (Ростов и др., 2016, 2018, 2020).

Из относительно современных исследований климата Камчатки следует отметить работу О.А. Шкаберда (2014). По результатам этих исследований, выполненных на основе анализа данных о температуре воздуха с действующих гидрометеорологических станций Камчатки, было выявлено, что темпы роста значений в целом по всей Камчатке в летние месяцы составили 0,24, 0,13 и 0,11 °C / 10 лет для июня, июля и августа соответственно. Период исследований в этой работе ретроспективно смещен относительно нашей выборки и относится к 1951–2009 гг. Полученные нами величины роста температуры на оз. Курильском и ГМС Озерная даже превысили темпы роста, полученные О.А. Шкаберда. Тем не менее следует учесть допущение, что в нашей работе мы использовали данные до 2020 г.

В условиях современных тенденций глобального потепления рассмотрим линейный тренд использованного в настоящей работе климатического индекса HadCRUT5, который отражает информацию о температуре поверхности Земли в глобальном масштабе. Индекс представляет собой набор данных с привязкой к 5-градусной сетке аномалий температуры поверхности относительно базового периода 1961–1990 годов.

Значения коэффициентов линейного тренда для HadCRUT5 составили 0,18 °C / 10 лет в июне и июле, 0,20 °C / 10 лет в августе и 0,19 °C / 10 лет за теплый сезон. Вклад трендовой составляющей в суммарную межгодовую вариабельность температуры оказался довольно высоким и оценивается в 81–85% с максимумом для средних за сезон значений. Сопоставляя с полученными нами трендами роста температуры воды в р. Озерной и температуры воздуха на ГМС Озерная, очевидна хорошая согласованность в характере тенденций, но заметно и существенное превышение (почти в два раза) темпов потепления в бассейне оз. Курильского по сравнению с глобальным масштабом.

Резюмируя анализ полученных нами значимых трендов температуры для бассейна оз. Курильского и ГМС Озерная, отметим высокие значения линейного долговременного роста температуры относительно Камчатки в целом и глобальной тенденции.

Корреляции между гидрометеорологическими параметрами

Корреляционный анализ, проведенный между рядами гидрометеорологических параметров, показал, что значимая линейная зависимость существует на всех исследуемых интервалах осреднения лишь между температурой воздуха на оз. Курильском и ГМС Озерная (табл. 3). Величина коэффициентов корреляции в течение летнего сезона возрастала с каждым месяцем от 0,34 в июне до

0,79 в августе, а в среднем за сезон коэффициент составил 0,64.

В большинстве случаев (за исключением июня) прослеживалась тесная связь между температурой воздуха и температурой воды в реке. Так, коэффициент корреляции между температурой воздуха на оз. Курильском и температурой воды в реке в июле и августе составил 0,43 и 0,64 соответственно. Между рядами сезонного осреднения он равнялся 0,51. Для рядов температуры воздуха на ГМС Озерная и температуры воды в реке значимая линейная связь характеризовалась коэффициентами корреляции 0,49, 0,65 и 0,62 для июля, августа и в среднем за сезон соответственно.

Линейные зависимости между другими метеорологическими параметрами были либо не-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между гидрометеорологическими параметрами на оз. Курильском в летние месяцы за период наблюдений 1976–2020 гг.
Table 3. Correlations between time-series of hydrometeorological parameters at Kurile Lake in summer for the observation period 1976–2020

Параметр (аномалии) Parameter (anomalies)	$T_{\text{возд.}} / T_{\text{air}}$	$T_{\text{оз.}} / T_{\text{lake}}$	$T_{\text{р.}} / T_{\text{river}}$	Уровень Water level	Осадки Precipitation	Скорость ветра Wind speed
Июнь / June						
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	0,08	1,00				
Температура воды в реке River water temperature	0,20	–0,07	1,00			
Уровень воды / Water level	0,32	0,02	0,15	1,00		
Осадки / Precipitation	–0,41	0,07	0,08	0,30	1,00	
Скорость ветра / Wind speed	–0,01	0,29	–0,10	0,08	0,08	1,00
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	0,34	0,17	0,19	0,08	0,08	–0,01
Июль / July						
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	0,17	1,00				
Температура воды в реке River water temperature	0,43	0,11	1,00			
Уровень воды / Water level	0,01	–0,10	–0,34	1,00		
Осадки / Precipitation	–0,01	0,19	0,05	0,33	1,00	
Скорость ветра / Wind speed	–0,14	0,18	0,12	0,15	0,19	1,00
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	0,60	0,27	0,49	–0,01	0,22	0,20
Август / August						
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	0,11	1,00				
Температура воды в реке River water temperature	0,64	0,29	1,00			
Уровень воды / Water level	–0,14	–0,39	–0,41	1,00		
Осадки / Precipitation	0,07	0,03	0,03	–0,05	1,00	
Скорость ветра / Wind speed	–0,02	0,14	0,11	0,03	0,04	1,00
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	0,79	0,29	0,65	–0,21	0,19	0,03
В среднем за сезон / Averaged seasonal						
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	0,15	1,00				
Температура воды в реке River water temperature	0,51	0,17	1,00			
Уровень воды / Water level	0,08	–0,25	–0,21	1,00		
Осадки / Precipitation	0,08	–0,03	0,21	0,22	1,00	
Скорость ветра / Wind speed	0,09	0,28	0,11	0,17	0,15	1,00
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	0,64	0,31	0,62	–0,11	0,23	0,31

Примечание: Жирным шрифтом выделены значимые оценки при уровне значимости $p > 0,05$
Note: Bold font marks significant values at the level $p > 0,05$

значимыми, либо находились на границе уровня значимости. В частности, к последним можно отнести следующие связи: уровня воды в реке и температуры воздуха в бассейне оз. Курильско-го в июне ($r = -0,34$); уровня и температуры воды в р. Озерной ($r = -0,32$) и уровня и количества атмосферных осадков ($r = 0,33$) в июле. Несколько более тесные линейные связи ($r = -0,39 \dots -0,41$) наблюдали между температурой воздуха и количеством осадков в июне, уровнем воды в реке и температурой воды в верхнем 100-метровом слое озера и температурой воды в реке.

Корреляции между гидрометеорологическими параметрами и климатическими индексами

В таблице 4 представлены коэффициенты корреляции между гидрометеорологическими параметрами и климатическими индексами. Не обнаружено значимых линейных связей с индексами Nino3.4 и NPGO. По одному значимому коэффициенту корреляции было найдено при сопоставлении временных рядов температуры воды в озере и индекса Арктического колебания ($r = -0,33$) и температуры воздуха на ГМС Озерная и Тихоокеанского/Североамериканского индекса ($r = -0,36$). Однако значения коэффициентов оце-

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между временными рядами гидрометеорологических параметров в летние месяцы на оз. Курильском и климатическими индексами за период наблюдений 1976–2020 гг.
Table 4. Correlations between the time-series of hydrometeorological parameters at Kurile Lake in summer and the climatic indices for the observation period 1976–2020

Параметр (аномалии) Parameter (anomalies)	Nino3.4	AO	PDO	NPGO	WP	PNA	HadSST4	HadCRUT5
Июнь / June								
Температура воздуха / Air temperature	-0,04	-0,12	-0,12	0,17	-0,23	-0,20	0,20	0,22
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	0,14	-0,33	0,20	0,01	-0,36	0,18	0,12	0,06
Температура воды в реке River water temperature	0,05	-0,25	-0,02	-0,03	-0,46	0,23	0,58	0,56
Уровень воды / Water level	0,15	0,08	0,11	-0,08	0,05	-0,23	0,13	0,11
Осадки / Precipitation	0,29	0,05	-0,11	-0,10	0,16	-0,13	0,34	0,39
Скорость ветра / Wind speed	-0,11	0,01	-0,02	-0,01	0,11	-0,06	0,03	0,04
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	-0,04	-0,13	-0,14	0,04	-0,32	-0,36	0,49	0,50
Июль / July								
Температура воздуха / Air temperature	-0,03	-0,14	-0,21	0,13	-0,01	-0,20	0,19	0,27
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	0,24	-0,01	0,20	-0,05	0,02	0,14	0,16	0,17
Температура воды в реке River water temperature	-0,01	-0,00	0,09	-0,09	-0,29	0,25	0,46	0,46
Уровень воды / Water level	0,19	-0,11	0,01	-0,07	0,06	-0,05	0,06	-0,04
Осадки / Precipitation	-0,01	0,22	-0,05	-0,01	-0,23	0,08	0,37	0,35
Скорость ветра / Wind speed	0,00	0,25	0,19	-0,21	-0,37	0,15	0,22	0,14
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	-0,13	0,12	-0,33	0,14	-0,15	-0,13	0,45	0,47
Август / August								
Температура воздуха / Air temperature	-0,08	-0,15	-0,44	0,04	-0,11	-0,09	0,36	0,43
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	0,06	-0,12	-0,02	0,22	-0,24	0,11	0,13	0,20
Температура воды в реке River water temperature	-0,02	-0,02	-0,28	0,05	-0,48	0,07	0,54	0,61
Уровень воды / Water level	0,17	0,04	0,19	-0,16	0,21	0,09	-0,08	-0,15
Осадки / Precipitation	-0,23	0,00	-0,14	-0,09	-0,08	0,01	0,21	0,26
Скорость ветра / Wind speed	-0,02	-0,06	-0,07	0,11	0,05	0,11	0,11	0,15
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	-0,12	-0,11	-0,40	-0,07	-0,14	-0,09	0,44	0,52
В среднем за сезон / Averaged seasonal								
Температура воздуха / Air temperature	-0,05	-0,22	-0,25	0,18	-0,20	-0,07	0,33	0,36
Температура воды в озере, 0–100 м Lake water temperature, 0–100 m	0,15	-0,23	0,17	0,07	-0,34	0,14	0,08	0,08
Температура воды в реке River water temperature	0,02	-0,16	-0,08	-0,02	-0,70	0,19	0,63	0,65
Уровень воды / Water level	0,23	0,08	0,12	-0,14	0,26	-0,11	0,05	-0,02
Осадки / Precipitation	-0,03	0,23	-0,07	-0,09	-0,34	0,16	0,51	0,54
Скорость ветра / Wind speed	0,00	0,04	0,03	-0,03	-0,10	-0,02	0,14	0,15
Температура воздуха на ГМС Озерная Air temperature at the Ozernaya station	-0,12	-0,02	-0,31	0,07	-0,38	-0,02	0,58	0,61

Примечание: Жирным шрифтом выделены значимые оценки при уровне значимости $p > 0,05$
Note: Bold font marks significant values at the level $p > 0,05$

ниваются практически на границе уровня значимости.

Относительно слабые, но значимые линейные связи прослеживались между индексом PDO и температурой воздуха на ГМС Озерная в июле и августе — коэффициенты корреляции составили 0,31–0,40. Наиболее сильная связь с PDO со значением коэффициента минус 0,44 оказалась для температуры воздуха в бассейне оз. Курильского в августе. Данная зависимость показывает обратную связь между этими показателями, т. е. рост значений температуры воздуха соответствует понижению индекса PDO, другими словами, отрицательной фазе PDO, и наоборот. Физически это объясняется особенностями распределения аномалии ТПО в отрицательную или положительную фазы. Так, при положительных фазах PDO вдоль Северной Америки появляется полоса теплых вод, тогда как в остальных частях северной части Тихого океана, включая обширную центральную область, преобладают отрицательные аномалии температуры. Отрицательная фаза показывает преобладание положительных аномалий во всей северной части Тихого океана, и только у побережья Северной Америки наблюдаются холодные условия.

Намного чаще значимые линейные связи обнаруживаются между WP и температурными характеристиками на оз. Курильском и ГМС Озерная. Так, наиболее тесная связь прослеживается для температуры воды в реке в июне и августе, $r = -0,46$ и $-0,48$ соответственно. В среднем за сезон коэффициент корреляции и вовсе составил минус 0,70, таким образом, вклад индекса WP в общую изменчивость температуры воды в реке оценивается величиной около 50%.

В июне и в среднем за сезон значимыми, но заметно меньше по величине, оказались парные коэффициенты корреляции между временными рядами индекса WP и температуры воды в озере и температуры воздуха на ГМС Озерная ($r = -0,32$... $-0,38$). Кроме того, единичные значимые относительно слабые связи между этим индексом и скоростью ветра в июле ($r = -0,37$), а также суммарным количеством осадков за летний сезон ($r = -0,34$).

В соответствии с таблицей 4, все значимые коэффициенты корреляции с индексом WP имеют отрицательный знак, т. е. при понижении значений индекса наблюдается рост гидрометеорологических параметров, и наоборот. Физический смысл

данной связи описывают в своей работе Барнстон и Ливезей (Barnston, Livezey, 1987). В положительную фазу WP повышенное атмосферное давление наблюдается в районе Камчатки относительно района западной тропической части Тихого океана. Это сопровождается ослаблением струйного течения над Восточной Азией. В отрицательную фазу колебания наблюдается обратная картина. Положительная фаза WP сопровождается более высокими температурами в южных широтах западной части северной половины Тихого океана зимой и весной, а также пониженными — над северо-восточной окраиной материка в любое время года. В высоких широтах северной части Тихого океана во все времена года интенсивность осадков выше среднего, а в центральной части — ниже среднего, особенно зимой и весной.

Полученные значимые отрицательные корреляции подтверждаются также другими исследователями. В частности, схожие оценки были получены в работах О.А. Шкаберда (2014) и И.Д. Ростова и др. (2017).

Корреляционный анализ временных рядов гидрометеорологических параметров и глобальных индексов температуры HadSST4 и HadCRUT5 также во многих случаях показал наличие тесных линейных связей. Для всех исследуемых интервалов осреднения значимыми оказались коэффициенты корреляции между индексами и температурой воды в р. Озерной и температурой воздуха на ГМС Озерная. Диапазон значений коэффициентов между HadSST4 и температурой воды в р. Озерной находился в диапазоне от 0,46 в июле до 0,63 в среднем за сезон, а между тем же индексом и температурой воздуха на ГМС Озерная — 0,44 в августе и 0,58 в среднем за сезон. Схожей величиной коэффициентов корреляции оцениваются связи тех же гидрометеорологических параметров с индексом HadCRUT5 (табл. 4). Положительные связи свидетельствуют о согласованности роста температуры в исследуемом нами районе с глобальными тенденциями.

Интересным результатом также являются значимые связи, полученные на основе анализа рядов глобальных температурных индексов и количества осадков в июне и июле и температуры воздуха в бассейне оз. Курильского в августе и в среднем за сезон. Однако значения коэффициентов корреляции оказались существенно ниже и характеризовались значениями 0,34–0,39 и 0,33–0,43 соответственно.

Спектральный анализ межгодовых колебаний средних за летний сезон гидрометеорологических параметров

Амплитудные спектры, полученные в результате проведенного спектрального анализа, представлены на рисунке 5. Из всех гармоник статистически значимой на доверительном интервале 95% оказалась лишь одна — спектральная мода суммарного количества осадков с периодом 2,2

года. Амплитуда двухлетних колебаний количества осадков составила около 31 мм.

Квазидвухлетние колебания в метеорологии связывают со средними и высокочастотными атмосферными волнами (Дзердзеевский, 1975). Это яркий пример высокочастотных квазирегулярных изменений атмосферы Земли на межгодовых масштабах. Они модулируют планетарные волны и оказывают влияние на атмосферную ситуацию

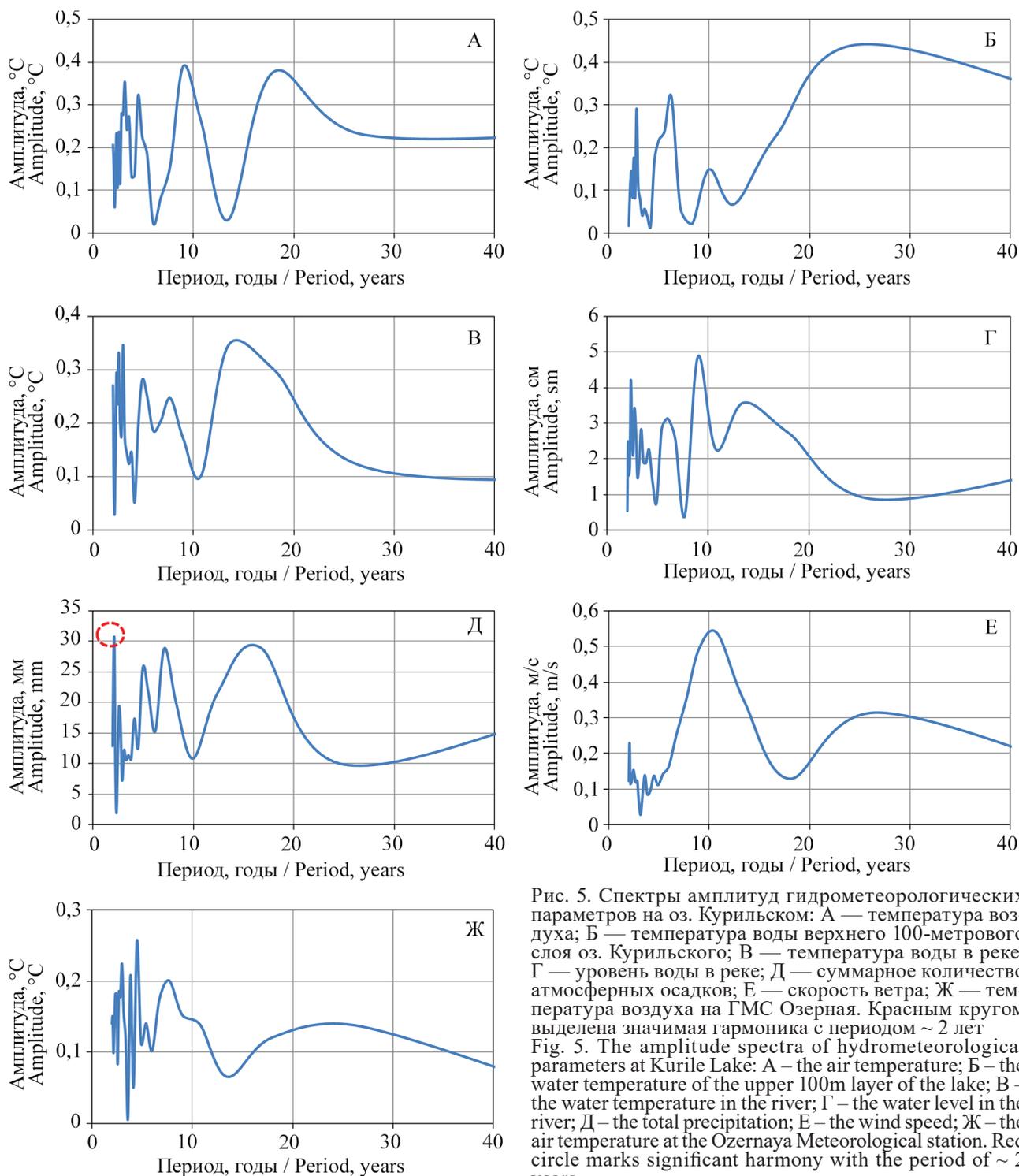


Рис. 5. Спектры амплитуд гидрометеорологических параметров на оз. Курильском: А — температура воздуха; Б — температура воды верхнего 100-метрового слоя оз. Курильского; В — температура воды в реке; Г — уровень воды в реке; Д — суммарное количество атмосферных осадков; Е — скорость ветра; Ж — температура воздуха на ГМС Озерная. Красным кругом выделена значимая гармоника с периодом ~ 2 лет

Fig. 5. The amplitude spectra of hydrometeorological parameters at Kurile Lake: А — the air temperature; Б — the water temperature of the upper 100m layer of the lake; В — the water temperature in the river; Г — the water level in the river; Д — the total precipitation; Е — the wind speed; Ж — the air temperature at the Ozernaya Meteorological station. Red circle marks significant harmony with the period of ~ 2 years

умеренных широт, воздействуют на общую циркуляцию в атмосфере, а также взаимодействуют с таким важным для системы «океан–атмосфера» явлением, как Эль-Ниньо. Накоплены многочисленные свидетельства о наличии квазидвухлетних колебаний характеристик атмосферы Земли (Хайруллина, Астафьева, 2011).

Мощные пики амплитудного спектра также отмечаются у гармоник с периодом 3 года для температуры воздуха на ГМС Озерная и температуры воды в р. Озерной (бассейн оз. Курильского) с амплитудами колебаний 0,22 и 0,35 °C соответственно. Доверительный интервал полученной цикличности составил 82 и 89%.

Для целого ряда проанализированных гидрометеорологических параметров обнаруживаются спектральные пики с периодами между 2 и 3 лет. К таким можно отнести уровень воды в реке (2,3 года), температуру воды в озере (2,8 года), температуру воздуха на ГМС Озерная (2,4 года). Однако значимость этих событий снижается до 76–86%.

Выделяется из всех гидрометеорологических параметров скорость ветра, для которой максимальная гармоника соответствует периоду 9–10 лет (рисунок 5Е), а ее значимость оценивается доверительным интервалом 79%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате обработки и обобщения гидрометеорологических данных, полученных на Озерновском наблюдательном пункте КамчатНИРО на оз. Курильском за весь исторический период исследований, проведена характеристика гидрометеорологических условий в летний период года. Получены статистические оценки временных рядов всего гидрометеорологического массива данных.

Анализ линейных трендов выявил значимые коэффициенты наклона линии тренда для температурных показателей и суммы количества атмосферных осадков. При этом во всех случаях они имели положительный знак. Рост температуры воздуха в бассейне оз. Курильского и на ГМС Озерная, а также температуры воды в реке оценивается более высокими темпами относительно глобальных тенденций, но с меньшим вкладом линейного тренда в общую дисперсию данных. Так, по нашим данным, коэффициенты линейного тренда изменяются от 0,13 °C / 10 лет (средняя за сезон температура воздуха на оз. Курильском) до

0,82 °C / 10 лет (средняя за август температура воды в р. Озерной), а в среднем 0,37 °C / 10 лет, в то время как глобальные температурные индексы характеризуются значениями 0,18–0,20 °C / 10 лет.

Наиболее тесные значимые линейные связи между гидрометеорологическими параметрами отмечены для температурных характеристик. Коэффициенты корреляции между температурой воздуха в бассейне оз. Курильского и на ГМС Озерная, а также температурой воды в р. Озерной возрастали от 0,3 в июне до 0,6–0,8 в августе и в среднем за сезон. Между другими параметрами связи оказались заметно слабее, а значимые из них встречались единично.

При сопоставлении межгодовых колебаний гидрометеорологических параметров и климатических индексов выявлены стабильные значимые корреляции между температурными характеристиками и глобальными температурными индексами. Также значимые линейные связи относительно стабильно отмечались между индексом WP, характеризующим низкочастотную изменчивость в атмосфере в западной части Тихого океана, и целым рядом параметров для различных месяцев и в среднем за сезон.

Спектральный анализ показал, что на 95%-м доверительном интервале значимой оказалась только спектральная гармоника межгодового колебания суммарного за сезон количества осадков с периодом 2,2 года.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность всем, кто принимал участие в сборе гидрометеорологического материала на оз. Курильском. Федеральной службе по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Росгидромет) — за предоставление метеорологических данных с гидрометеорологической станции Озерная в открытом доступе в рамках международной программы по обмену данными Всемирной метеорологической организации. А также Центру климатического прогнозирования (Climate Prediction Center), Национальному центру по прогнозированию окружающей среды (NCEP), Национальному центру атмосферных исследований (NCAR) Национального управления океанических и атмосферных исследований (NOAA) США и Hadley Centre (UK MetOffice) and the Climatic Research Unit (University of East Anglia) Великобритании за регулярно обновляемые дан-

ные о климатических индексах на открытых ресурсах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бендат Дж., Пирсол А.* 1974. Измерение и анализ случайных процессов. М: Мир, 464 с. (*Bendat J.S., Piersol A.G.* 1971. *Random Data Analysis and Measurement Procedures*. New York: Willey-Intersciences, 407 p.)
- Брайцева О.А., Краевая Т.С., Шеймович В.С.* 1965. О происхождении Курильского озера и пемз этого района // *Вопр. географии Камчатки*. Вып. 3. С. 49–57.
- Брукс К., Карузерс Н.* 1963. Применение статистических методов в метеорологии. Л.: Гидрометеопиздат, 382 с.
- Вишератин К.Н.* 2007. Межгодовые вариации и тренды среднезональных рядов общего содержания озона, температуры и зонального ветра // *Изв. РАН. Физика атмосферы и океана*. Т. 43. № 4. С. 502–520.
- Вишератин К.Н., Карманов Ф.И.* 2008. Практические методы оценивания спектральных параметров / Учеб. пособие. Обнинск: Обнинский гос. тех. ун-т атомной энергетики, 60 с.
- Дзердзевский Б.Л.* 1975. Общая циркуляция атмосферы и климат. М.: Наука, 286 с.
- Лепская Е.В.* 2004. Многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона озера Курильское и определяющие ее факторы // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 7. С. 79–87.
- Лепская Е.В.* 2006. Тенденция климатических изменений в районе оз. Курильское (Южная Камчатка). Влияние температуры воздуха на термический режим водоема / *Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России*: Матер. Дальневост. регион. конф., посвящ. памяти А.П. Васьковского и в честь его 95-летия (Магадан, 28–30 ноября 2006 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 232–236.
- Лепская Е.В., Маслов А.В.* 2009. Долгосрочные изменения гидрометеорологической обстановки в бассейне озера Курильского (Камчатка) и особенности трансформации «рыбного» фосфора в озерной экосистеме // *Изв. ТИНРО*. Т. 158. С. 293–302.
- Марпл-мл. С.Л.* 1990. Цифровой спектральный анализ и его приложения: Пер. с англ. М.: Мир, 584 с.
- Николаев А.С., Николаева Е.Т.* 1991. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // *Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа*. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 1. С. 3–17.
- Ростов И.Д., Дмитриева Е.В., Воронцов А.А.* 2017. Тенденции климатических изменений термических условий прибрежных районов Охотского моря за последние десятилетия // *Изв. ТИНРО*. Т. 191. С. 176–195.
- Ростов И.Д., Дмитриева Е.В., Воронцов А.А.* 2018. Тенденции климатических изменений термических условий в прибрежных акваториях западной части Берингова моря и прилегающих районах за последние десятилетия // *Изв. ТИНРО*. Т. 193. С. 168–182.
- Ростов И.Д., Дмитриева Е.В., Рудых Н.И., Воронцов А.А.* 2020. Климатические изменения термических условий окраинных западной части Тихого океана // *Метеорология и гидрология*. № 3. С. 44–57.
- Ростов И.Д., Рудых Н.И., Ростов В.И., Воронцов А.А.* 2016. Тенденции климатических и антропогенных изменений морской среды прибрежных районов России в Японском море за последние десятилетия // *Изв. ТИНРО*. Т. 186. С. 163–181.
- Руководящие рекомендации ВМО по расчету климатических норм (ВМО-№ 1203). 2017. 32 с.
- Тарасов В.И., Карюхин А.А., Пономарев В.П., Васильев А.В., Гончарова Т.И., Козюрин Н.Т.* 1984. Результаты гидрометеорологических наблюдений на оз. Курильском в сезоне 1983 г. (март–декабрь) // *Комплексные гидрометеорологические и гидрохимические исследования озера Курильского / Отчет по хозяйственной теме № 58/83 за 1983 год*. Под рук. В.И. Тарасова. Владивосток: ДВГУ. Т. 1. 151 с.
- Хайруллина Г.Р., Астафьева Н.М.* 2011. Квазидвухлетние колебания в атмосфере Земли. Обзор: наблюдение и механизмы формирования. М.: ИКИ РАН, 60 с.
- Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д.* 2019а. Основные климатические индексы для северной части Тихого океана: природа и история (литературный обзор) // *Изв. ТИНРО*. Т. 197. С. 166–181.
- Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д.* 2019б. Изменчивость и взаимосвязь основных климатических индексов для северной части Тихого океана: тренды, климатические сдвиги, спектры, корреляции // *Изв. ТИНРО*. Т. 199. С. 163–178.
- Шкаберда О.А.* 2014. Современные тенденции изменения климата Камчатки. Дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток: ДВФУ. 234 с.
- Barnston A.G., Livezey R.E.* 1987. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmo-

spheric circulation patterns // *Mon. Wea. Rev.* Vol. 115. P. 1083–1126.

Di Lorenzo E., Schneider N., Cobb K.M., Chhak K., Franks P.J.S., Miller A.J., McWilliams J.C., Bograd S.J., Arango H., Curchister E., Powell T.M., Rivere P. 2008. North Pacific Gyre Oscillation links ocean climate and ecosystem change // *Geophys. Res. Lett.* Vol. 35, L08607. doi: 10.1029/2007GL032838

Mantua N.J., Hare S.R., Zhang Y., Wallace J.M., Francis R.C. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production // *Bull. Amer. Meteor. Soc.* Vol. 78. No. 6. P. 1069–1079.

The Role of Climatological Normals in a Changing Climate. 2007. WMO/TD No. 1377; WCDMP No. 61. Edited by: Omar Baddour and Hama Kontongomde. World Meteorological Organization, Geneva. 129 p.

Thompson D.W.J., Wallace J.M. 1998. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields // *Geophys. Res. Lett.* Vol. 25. No. 9. P. 1297–1300. doi: 10.1029/98GL00950

Wallace J.M., Gutzler D.S. 1981. Teleconnections in the geopotential height field during the Northern Hemisphere winter // *Mon. Weather Rev.* Vol. 109. No. 4. P. 784–812.

REFERENCE

Bendat J.S., Piersol A.G. Random Data Analysis and Measurement Procedures. New York: Wiley-Intersciences, 1971, 407 p.

Braytseva O.A., Krayevaya T.S., Sheymovich V.S. On the origin of Kurile Lake and pumice in this area. *Voprosy geografii Kamchatki*, 1965, issue 3, pp. 49–57. (In Russian)

Brooks K., Carruthers N. *Primeneniye statisticheskikh metodov v meteorologii* [Application of statistical methods in meteorology]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1963, 382 p.

Visheratin K.N. Interannual variations and trends in zonal mean series of total ozone, temperature, and zonal wind. *Izvestiya. Atmospheric and Oceanic Physics*, 2007, vol. 43, no. 4, pp. 461–479.

Visheratin K.N., Karmanov F.I. *Prakticheskiye metody otsenivaniya spektralnykh parametrov. Uchebnoye posobiye* [Practical methods for estimating spectral parameters. Tutorial]. Obninsk: Obninskiy gos. tekhn. un-t atomnoy energetiki, 2007, 60 p.

Dzerdzheyevskiy B.L. *Obshchaya tsirkulyatsiya atmosfery i klimat* [General atmospheric circulation and climate]. Moscow: Nauka, 1975, 286 p.

Lepskaya E.V. Many-years dynamics of phytoplankton stock abundance and biomass in the lake Kurilskoye and determining factors. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2004, vol. 7, pp. 79–87. (In Russian)

Lepskaya E.V. Tendency of climatic changes in the area of the lake Kuril (South Kamchatka). Influence of air temperature on the thermal regime of a reservoir. *Geology, geography and biological diversity of the North-East of Russia: Mater. Far East. region. conf., dedicated in memory of A.P. Vaskovsky and in honor of his 95th birthday* (Magadan, November 28–30, 2006). Magadan: SVNTs FEB RAS, 2006, pp. 232–236. (In Russian)

Lepskaya E.V., Maslov A.V. Long-term changes of hydrometeorological conditions in the basin of Kurilskoye Lake (Kamchatka) and features of “fish” phosphorus transformation in the lacustrine ecosystem. *Izvestiya TINRO*, 2009, vol. 158, pp. 293–302. (In Russian)

Marple Jr. S.L. Digital spectral analysis and its applications. Moscow: Mir, 1990, 584 p.

Nikolaev A.S., Nikolaeva E.T. Some aspects of the limnological classification of sockeye salmon lakes in Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1991, vol. 1, pp. 3–17. (In Russian)

Rostov I.D., Dmitrieva E.V., Vorontsov A.A. Tendencies of climatic changes for thermal conditions in the coastal areas of the Okhotsk Sea in last decades. *Izvestiya TINRO*, 2017, vol. 191, pp. 176–195. (In Russian)

Rostov I.D., Dmitrieva E.V., Vorontsov A.A. Tendencies of climate changes for thermal conditions in the coastal waters of the western Bering Sea and adjacent areas in the last decades // *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 193, pp. 168–182. (In Russian)

Rostov I.D., Dmitrieva E.V., Rudykh N.I., Vorontsov A.A. Climatic changes in thermal conditions of marginal seas in the Western Pacific. *Russian Meteorology and Hydrology*, 2020, vol. 45, no. 3, pp. 169–178.

Rostov I.D., Rudykh N.I., Rostov V.I., Vorontsov A.A. Tendencies of climatic and anthropogenic changes of the marine environments in the coastal areas of Russia in the Japan Sea for the last decades. *Izvestiya TINRO*, 2016, vol. 186, pp. 163–181. (In Russian)

Rukovodyashchiye rekomendatsii VMO po raschetu klimaticheskikh norm [WMO Guidelines for the Calculation of Climate Normals (WMO-No. 1203)]. 2017, 32 p.

- Tarasov V.I., Karyuhin A.A., Ponomarev V.P., Vasiliev A.V., Goncharova T.I., Kozyurin N.T. Results of hydrometeorological observations on the Lake Kurilskoye in the 1983 season (March–December). Integrated hydrometeorological and hydrochemical studies of the Kurilskoye Lake. *Report on the economic contract topic no. 58/83 for 1983*. Vladivostok: DVGU, 1984, vol. 1, 151 p.
- Khayrullina G.R., Astafyeva N.M. *Kvazidvukhletniye kolebaniya v atmosfere Zemli. Obzor: nablyudeniya i mekhanizmy formirovaniya* [Quasi-biennial oscillations in the Earth's atmosphere. Review: observation and formation mechanisms]. Moscow: IKI RAN, 2011, 60 p.
- Khen G.V., Ustinova E.I., Sorokin Y.D. Principal climate indices for the North Pacific: nature and history (a review). *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 197, pp. 166–181. (In Russian)
- Khen G.V., Ustinova E.I., Sorokin Y.D. Variability and interrelation of the basic climate indices for the North Pacific: trends, climate shifts, spectra, correlations. *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 199, pp. 163–178. (In Russian)
- Shkaberda O.A. *Sovremennyye tendentsii izmeneniya klimata Kamchatki. Dissertatsiya kandidata geograficheskikh nauk* [Current trends in climate change in Kamchatka. The dissertation of the candidate of geographical sciences]. Vladivostok: DVFU, 2014, 234 p.
- Barnston A.G., Livezey R.E. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns. *Mon. Wea. Rev.*, 1987, vol. 115, pp. 1083–1126.
- Di Lorenzo E., Schneider N., Cobb K.M., Chhak K., Franks P.J.S., Miller A.J., McWilliams J.C., Bograd S.J., Arango H., Curchister E., Powell T.M., Rivero P. North Pacific Gyre Oscillation links ocean climate and ecosystem change. *Geophys. Res. Lett.*, 2008, vol. 35, L08607. doi: 10.1029/2007GL032838
- Mantua N.J., Hare S.R., Zhang Y., Wallace J.M., Francis R.C. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 1997, vol. 78, no. 6, pp. 1069–1079.
- The Role of Climatological Normals in a Changing Climate. WMO/TD No. 1377; WCDMP No. 61. Edited by: Omar Baddour and Hama Kontongomde. World Meteorological Organization, Geneva, 2007, 129 p.
- Thompson D.W.J., Wallace J.M. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophys. Res. Lett.*, 1998, vol. 25, no. 9, pp. 1297–1300. doi: 10.1029/98GL00950
- Wallace J.M., Gutzler D.S. Teleconnections in the geopotential height field during the Northern Hemisphere winter. *Mon. Weather Rev.*, 1981, vol. 109, no. 4, pp. 784–812.

Статья поступила в редакцию: 19.05.2021
 Одобрена после рецензирования: 14.09.2021
 Статья принята к публикации: 17.09.2021

УДК 639.28:265.53

DOI: 10.15853/2072-8212.2021.63.30-42

СТРУКТУРА ПЛАНКТОНА НА НЕРЕСТИЛИЩАХ НЕРКИ БАССЕЙНА КУРИЛЬСКОГО ОЗЕРА (ПО МАТЕРИАЛАМ 1974 Г.)**Е.В. Лепская, И.А. Носова***

Зав. лаб., к. б. н.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya.e.v@kamniro.ru
*Ст. н. с., к. б. н.; Камчатское отделение ТИНРО с 1972 по 1987 гг.

КУРИЛЬСКОЕ ОЗЕРО, ЛИТОРАЛЬНЫЕ И РЕЧНЫЕ НЕРЕСТИЛИЩА, ПЛАНКТОН, ВИДОВОЙ СОСТАВ, КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, СЕЗОННОСТЬ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Приведены результаты исследования таксономической, размерной и вертикальной структуры литорального планктона на озерных, речных и ключевых нерестилищах оз. Курильского. Обсуждается сезонная и локальная изменчивость планктона этих биотопов, главными компонентами которого являлись ракообразные пелагического комплекса (*Cyclops scutifer*, *Daphnia longiremis*) и личинки хирономид, преимущественно мелкоразмерные.

PLANKTON STRUCTURE IN THE SPAWNING GROUNDS OF THE KURILE LAKE SOCKEYE SALMON (BASED ON MATERIALS COLLECTED IN 1974)**Ekaterina V. Lepskaya, Irina A. Nosova***

Head of Lab., Ph. D. (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO") 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Ph.: +7 (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya.e.v@kamniro.ru
*Senior Scientist, Ph. D. (Biology); Kamchatka Branch of TINRO from 1972 to 1987

KURILE LAKE, LITTORAL AND RIVER SPAWNING GROUNDS, PLANKTON, SPECIES COMPOSITION, QUANTITATIVE CHARACTERISTICS, SEASONALITY, DISTRIBUTION

Results of a study of the taxonomic, size and vertical structure of littoral plankton in the lake, river and spring spawning grounds of the Kurile Lake are presented. Seasonal and local variability of plankton in these biotopes, where the main components were pelagic crustaceans (*Cyclops scutifer*, *Daphnia longiremis*) and chironomid larvae, mostly small-sized ones, are discussed.

Биология молоди нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum оз. Курильского в период ее раннего литорального нагула на момент проведения данной работы была мало изучена. Первая попытка количественно оценить роль планктонной и бентосной составляющей в питании разновозрастных сеголетков нерки на литорали была предпринята И.А. Носовой в 1972 г. (Носова, Лепская, настоящий выпуск).

Проведенные в тот момент исследования выявили приоритетную роль пелагического планктона, циклопов и дафний, в питании сеголетков нерки (красной) на литорали, изменения размерной структуры пищевого спектра по мере увеличения длины рыб. Кроме этого впервые было отмечено, что в период литорального нагула сеголетки нерки могут испытывать недостаток пищи из-за конкуренции с колюшкой и молодью гольцов.

Цель настоящей работы — оценка структуры планктона на литоральных, речных и ключевых

нерестилищах оз. Курильского, выполненная по материалам 1974 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для данной работы был собран в период с 10 июня по 19 сентября 1974 г. на литоральных нерестилищах нерки Курильского озера, а также на речных и ключевых нерестилищах как в бассейне озера, так и в бассейне р. Озерной (рис. 1).

Пробы планктона собирали на нерестилищах в подповерхностном (глубина до 10 см) и в придонном слоях с глубины до 0,9 м. Описание станций приведено в тексте.

Пелагический/поверхностный планктон на мелководье был отобран методом зачерпывания и отцеживания 100 л воды через сеть Апштейна (газ № 61). Придонный планктон собирали сачком с прямоугольным входным отверстием 15×20 см и длиной фильтрующего конуса 60 см из ситного газа № 47.

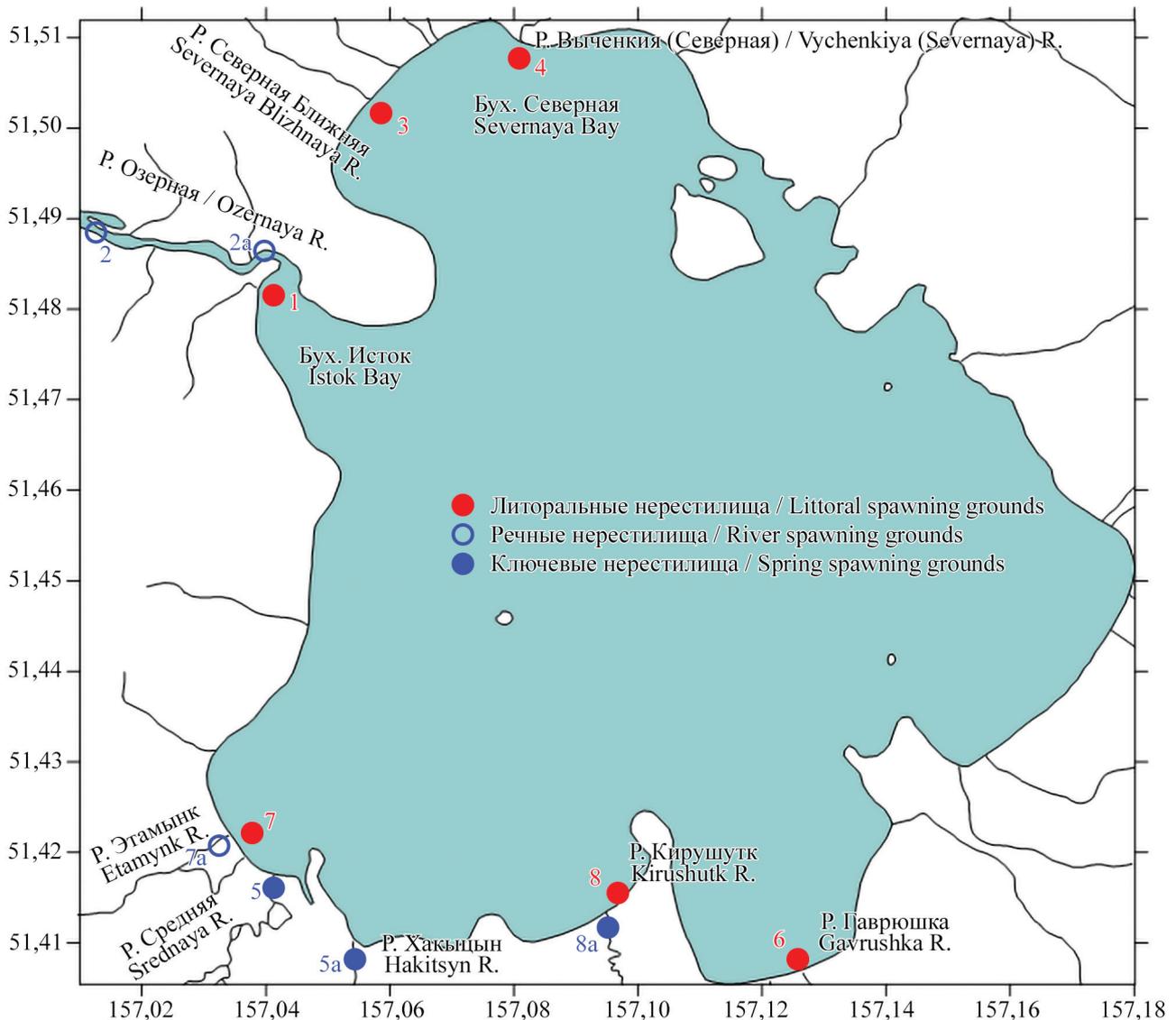


Рис. 1. Схема станций отбора проб сеголетков нерки и планктона в бассейне оз. Курильского и р. Озерной в июне–сентябре 1974 г. (описания станций даны в тексте)
 Fig. 1. The scheme of juvenile sockeye salmon and plankton sampling stations in the Kurile Lake and Ozernaya River basin in June–September 1974. (Station descriptions are given in the text)

Фиксация и обработка планктонных проб проведены по общепринятой методике (Киселев, 1969). Биомассу ракообразных и хирономид определяли взвешиванием соответствующих групп. Общее количество обработанных планктонных проб — 64.

Определение планктонных рачков провели до вида (в редких случаях до рода); личинок и имаго насекомых — до отряда или до рода; личинок хирономид — по возможности до вида (Константинов, 1950; Панкратова, 1970).

Температуру воды измеряли в поверхностном слое.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типизация нерестилищ красной в бассейне р. Озерной была предложена Ф.В. Крогиус и

Е.М. Крохиным (1937). Первое место по площади (600–900 тыс. м²) (Остроумов, 1970) и количеству нерестящейся рыбы занимают озерные, литоральные, нерестилища. Они были и наиболее полно охвачены настоящими исследованиями.

Сюда вошли два нерестилища бух. Северной (станции 3 и 4). Литоральные нерестилища в южной части озера в заливах р. Гаврюшки и р. Кирушутк (станции 6 и 8) и западные — литораль близ устья р. Этамынк и в бух. Исток (станции 7 и 1).

На втором месте по площади стоят нерестилища верхнего течения р. Озерной — около 150 тыс. м² (Остроумов, 1970). На одном из них (станция 2) проводились постоянные наблюдения. На других речных (станция 5) и ключевых (станции 5а, 8а),

а также на литорально-речном (станция 7а) нерестилищах сборы были эпизодические.

Температура воды на озерных нерестилищах колебалась от 5 до 8 °С в июне и июле, в августе и сентябре была немного выше, на отдельных участках достигая 10–11 °С (табл. 1).

Биоценологическая характеристика нерестилищ нерки

В планктоне на озерных, речных и ключевых нерестилищах были найдены ракообразные и хирономиды. Среди ракообразных отмечены как представители озерного пелагического комплекса — *Cyclops scutifer* (циклоп); *Daphnia longiremis* (дафния), так и типичные представители мелководных биотопов: *Alona* sp., *Bosmina* sp., *Acanthocyclops* sp., *Microcyclops* sp. и обитатели придонного слоя — хидорусы (*Chaedorus* sp.), остракоды (ракушковые раки), гарпактициды.

Озерная литораль

Станция 1, литоральное нерестилище в бух. Исток, ближайшее к истоку р. Озерной. Площадь нерестилища 6–15 тыс. м² (Остроумов, 1970).

Грунт — крупный и мелкий галечник, иногда с обрастаниями. Местами заиленный песок.

Значительная мелководность участка обуславливала довольно высокий прогрев воды: от 7,2 до 9,0 °С (табл. 1). Снижению температуры воды до 6,0 °С в середине июля предшествовало резкое недельное похолодание. Наряду с молодью красной в этом районе было отмечено обилие мелких гольцов и колюшки.

Основу биомассы планктона в пробах с незначительным количеством рачков составляли самые мелкие личинки хирономид, с размером головной

капсулы 0,05–0,15 мм (табл. 2). При этом размерные группы личинок хирономид I и II соответствовали I возрастной стадии большинства видов этих животных, а личинки хирономид размерных групп III–IV — в большинстве случаев, II возрастной стадии. Общая численность личинок хирономид в планктоне этого нерестилища исчислялась 200–500 экз./м³, а биомасса — 9–27 мг/м³ при максимальном значении во второй половине сентября.

Постоянно численно преобладали рачки (1–29 тыс. экз./м³), 85–99% от их количества составляли циклопы. В середине июля увеличилась численность дафний.

В начале августа 90,9% численности циклопов составили науплиусы. Также было много коловраток и экзувиев куколок хирономид.

Биомасса ракообразных на этом нерестилище была, как правило, выше биомассы хирономид. Хотя в целом биомасса кормового планктона невелика.

Станция 3 — большое нерестилище в литорали озера, захватывающее южную часть бух. Северной (Северное Ближнее). Длина нерестилища до 1500 м, общая площадь 30–37 тыс. м² (Остроумов, 1970).

Грунт — крупногалечный, с обрастаниями, участками мелкая галька и слабозаиленный песок. Глубина отбора проб 0,3–0,5 м.

Обычная температура воды в июне–июле — около 6,0 °С, в августе–сентябре — 10,0–12,0 °С (табл. 1).

В первой половине июня на этом нерестилище кроме молоди нерки обитала также молодь гольца.

В планктоне личинки хирономид составляли относительно большую биомассу (до 500 мг/м³), но только в июне — начале июля (табл. 3).

Таблица 1. Температура воды (поверхность) на нерестилищах нерки оз. Курильского летом и осенью 1974 г. (прочерк означает отсутствие данных)
Table 1. Water (surface) temperature in sockeye salmon spawning grounds in the Kurile Lake in summer and autumn 1974 (a dash means no data)

Месяц / Month Номер половины Which half	Июнь / June		Июль / July		Август / August		Сентябрь / September	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Станции, озерная литораль / Stations, lake littoral								
1	—	7,2	—	6,0	7,4	—	—	9,0
3	5,8	—	5,8	6,4	11,0	—	9,5	—
4	—	—	4,8	6,2	6,5	—	—	—
6	—	5,2	5,8	5,5	—	7,5	8,1	7,4
7	—	—	6,9	9,1	—	10,0	—	—
8	—	—	6,8	—	—	11,2	—	—
Станции, речные и ключевые нерестилища / Stations, river and spring spawning grounds								
2	8,4	4,8	—	5,2	7,0	6,6	—	7,8
5	—	4,0	—	12,0	—	—	6,0	—
7а	—	—	—	—	—	—	5,6	—
8а	—	—	—	7,0	—	—	—	—

С июля по сентябрь в литоральном планктоне численно преобладали ракообразные, в августе–сентябре выше была и их биомасса. Постоянным и сравнительно многочисленным компонентом являлась дафния. Придонные рачки на этой станции

малочисленны и редки в планктоне. Видовой комплекс ракообразных идентичен озерному.

Личинки хирономид размерных групп I–II составляли, как обычно, около 90% их общей численности, но в июле и августе было относительно ве-

Таблица 2. Динамика численности (N), биомассы (B) и соотношение таксономических и размерных групп (% от биомассы соответствующей таксономической группы) кормового зоопланктона на станции 1 (озерная литораль, бух. Исток) оз. Курильского в 1974 г. (прочерк означает отсутствие организма в пробе)
Table 2. Dynamics of the number (N) and biomass (B), and the ratio between taxonomic and size groups (% in the biomass of certain group) of forage zooplankton at the station 1 (lake littoral, Istok Bay) in the Kurile Lake in 1974 (dash means no organisms in the sample)

Дата / Date		29.06		17.07		01.08		19.09	
Горизонт* / Horizon*		А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Ракообразные / Crustaceans									
N, экз./м ³ (ind./m ³)		3000	3350	1114	7420	2290	29390	2000	4600
B, мг/м ³ (mg/m ³)		8,2	38,6	37,9	55,8	32,4	45,2	14,4	49,6
Соотношение групп животных, % / Animal group ratio, %									
Циклопы** Cyclops**	1	90,0	69,8	39,8	73,6	98,8	99,3	72,6	34,7
	2	1,3	1,4	–	–	–	–	10,4	52,2
	3	7,0	22,4	6,5	11,8	0,4	–	0,5	3,9
Дафнии / Daphnias		1,7	5,0	52,8	11,8	0,4	0,25	13,5	1,3
Хидорусы / Chidoruses		–	–	0,9	2,8	0,4	0,25	–	7,4
Гарпактициды / Harpacticides		–	1,4	–	–	–	0,2	–	0,5
Личинки хирономид / Chironomid larvae									
N, экз./м ³ (ind./m ³)		560	250	540	440	330	300	1900	275
B, мг/м ³ (mg/m ³)		19,5	14,9	27,0	19,6	21,4	17,1	61,6	9,2
Размерные группы личинок хирономид***, соотношение, % Chironomid larvae size groups***, ratio, %									
I		80,4	32,0	64,8	63,6	39,4	45,0	94,7	90,9
II		1,8	60,0	27,8	36,4	36,4	55,0	4,2	9,1
III		1,8	8,0	3,7	–	21,2	–	1,1	–
IV		–	–	3,7	–	3,0	–	–	–
B _{общая} , мг/м ³ / B _{total} , mg/m ³		27,2	53,5	64,9	75,4	53,8	62,3	76,0	58,8

*А — поверхность воды (water surface), Б — придонный горизонт (demersal horizon)

**1 — науплиусы и копеподиты стадий I–II / nauplii and copepodites of stages I–II; 2 — копеподиты стадий III–IV / copepodites of stages III–IV; 3 — копеподиты V стадии, половозрелые самцы и самки / copepodites of stage V, mature males and females

***Размерные группы личинок хирономид — ширина головной капсулы, мм / Chironomid larvae size groups — width of head capsule, mm: I — 0,05–0,09; II — 0,10–0,14; III — 0,15–0,19; IV — 0,20–0,29; V > 0,30

Таблица 3. Динамика численности (N), биомассы (B) и соотношение таксономических и размерных групп (% от биомассы соответствующей таксономической группы) кормового зоопланктона на станции 3 (озерная литораль, бух. Северная, южная часть, Северное Ближнее) оз. Курильского в 1974 г. (прочерк означает отсутствие организма в пробе)

Table 3. Dynamics of the number (N) and biomass (B), and the ratio between taxonomic and size groups (% in the biomass of certain group) of forage zooplankton at the station 3 (lake littoral, Severnaya Bay, southern part, Severnoye Blizhneye) in the Kurile Lake in 1974 (dash means no organisms in the sample)

Дата / Date		14.06		02.07		18.07		14.08		13.09
Горизонт* / Horizon*		А	А	Б	А	Б	А	Б	Б	
Ракообразные / Crustaceans										
N, экз./м ³ (ind./m ³)		2100	50 200	33 300	2020	3880	2600	12 100	6730	
B, мг/м ³ (mg/m ³)		40,3	582,3	291,0	7,5	33,4	24,4	146,0	79,5	
Соотношение групп животных, % / Animal group ratio, %										
Циклопы Cyclops	1	38,1	63,1	71,5	89,1	70,8	61,5	43,4	60,9	
	2	38,1	2,8	5,4	–	9,6	19,3	28,9	14,9	
	3	4,8	31,9	23,1	5,0	11,6	7,7	18,6	1,5	
Дафнии / Daphnias		19,0	1,4	–	5,9	7,1	11,5	2,9	22,7	
Хидорусы / Chidoruses		–	0,8	–	–	0,9	–	6,2	–	
Личинки хирономид / Chironomid larvae										
N, экз./м ³ (ind./m ³)		4500	5400	10 150	230	1400	100	700	–	
B, мг/м ³ (mg/m ³)		239,0	180,0	486,5	12,2	50,7	0,7	54,0	–	
Размерные группы личинок хирономид, соотношение, % / Chironomid larvae size groups, %										
I		48,9	33,3	31,0	52,2	50,0	–	21,4	–	
II		42,2	33,3	55,2	34,8	30,4	100	50,0	–	
III		8,9	13,0	13,8	13,0	10,7	–	21,4	–	
IV		–	5,6	–	–	7,1	–	7,2	–	
V		–	14,8	–	–	1,8	–	–	–	
B _{общая} , мг/м ³ / B _{total} , mg/m ³		279,3	762,3	777,5	19,7	84,1	25,1	200,0	79,5	

*Обозначения как в табл. 2 (Designations as in table 2)

лико количество личинок размерных групп III–V, что позволило определить их видовую принадлежность. Преобладали виды рода *Orthocladius*, чаще других встречался *Cricotopus algarum*, немногочисленны были *Thiemmanniella* sp., *Syndiamesa nivosa*, *Eukiefferiella* sp., *Tanitarsus* gr. *gregarius*.

По средней биомассе литорального планктона Северное Ближнее нерестилище занимает второе место после нерестилища р. Озерной.

Станция 4 — озерное нерестилище, расположенное на литорали бух. Северной, восточнее устья р. Выченки (Северное Дальнее) (рис. 1). Протяженность его около 1000 м, площадь — 100–150 тыс. м² (Остроумов, 1970).

Грунт — песок с мелким галечником, а также мелкие и крупные камни, поросшие нитчатыми зелеными водорослями.

Глубина в местах взятия проб — 0,3–0,5 м. Температура воды в июле и августе колебалась в пределах 4,8–6,5 °С (табл. 1).

В планктоне личинки хирономид составляли значительную биомассу лишь в середине июня (табл. 4). В июле в литоральном планктоне отмечены личинки таких видов хирономид, как *Syndiamesa nivosa* и *Eukiefferiella* sp.

Со второй половины июля по количеству и биомассе доминировали циклопы и дафнии озерного пелагического комплекса, как в поверхностном, так и в придонном слоях воды. При этом дафнии присутствовали постоянно, хотя и в небольшом количестве.

К середине августа численность и биомасса циклопов (в основном науплиусов и мелких копеподитов) резко возросла. Тогда как доля хирономид в общей биомассе планктона в этот момент была минимальной.

В планктоне также в небольшом количестве найдены коловратки, преимущественно *Asplanchna*, единично ракушковые раки (остракоды), хидорусы. Только в июне — олигохеты и отдельные экземпляры водяных клещей.

В целом, обилие и масса кормовых организмов с середины июня до середины августа значительно ниже, чем на нерестилище у южного берега бух. Северной (Северное Ближнее нерестилище).

Станция 6 — озерное нерестилище, расположенное в открытом заливе р. Гаврюшки, в его западной части. Площадь нерестилища 110 тыс. м², протяженность до 1500 м (Остроумов, 1970).

Грунт галечно-песчаный, местами крупные слабообросшие нитчатыми водорослями камни.

Пробы отбирали на глубинах от 0,2 до 0,6 м.

Температура воды на протяжении периода наблюдений изменялась в пределах 5,2–8,1 °С (табл. 1).

В планктоне с конца июня до середины июля преобладали личинки хирономид размерных групп I–II. В конце июля появились мелкие личинки *Thienemanniella* sp., составлявшие до 50% от числа всех личинок хирономид, а в августе они сформировали основу хирономидного планктона. Численно в планктоне этого литорального участ-

Таблица 4. Динамика численности (N), биомассы (B) и соотношение таксономических и размерных групп (% от биомассы соответствующей таксономической группы) кормового зоопланктона на станции 4 (озерная литораль, бух. Северная, северная часть, Северное Дальнее) оз. Курильского в 1974 г. (прочерк означает отсутствие организма в пробе)

Дата / Date		14.06	02.07		22.07		11.08	
Горизонт* / Horizon*		A	A	Б	A	Б	A	Б
Ракообразные / Crustaceans								
N, экз./м ³ (ind./m ³)		1770	8260	3910	1840	3100	49 580	68 050
B, мг/м ³ (mg/m ³)		7,7	13,7	8,0	16,3	24,1	186,9	265,8
Соотношение групп животных, % / Animal group ratio, %								
Циклопы Cyclops	1	89,3	99,3	97,2	76,1	77,4	97,8	94,4
	2	2,8	—	—	—	5,6	2,0	5,5
	3	3,4	0,2	1,3	16,3	9,8	0,15	—
Дафнии / Daphnias		4,5	0,5	1,5	7,6	7,2	0,05	0,1
Личинки хирономид / Chironomid larvae								
N, экз./м ³ (ind./m ³)		2210	100	520	240	310	40	70
B, мг/м ³ (mg/m ³)		144,7	5,1	30,0	12,4	12,0	1,6	3,5
Размерные группы личинок хирономид, соотношение, % / Chironomid larvae size groups, ratio, %								
I		24,4	70,0	38,5	62,5	80,7	75,0	57,2
II		61,1	20,0	57,7	29,3	16,1	25,0	35,7
III		13,6	10,0	1,9	4,1	3,2	—	7,1
IV		0,9	—	1,9	4,1	—	—	—
B _{общая} , мг/м ³ / B _{total} , mg/m ³		152,4	18,8	38,0	28,7	36,1	188,5	269,3

*Обозначения как в табл. 2 (Designations as in table 2)

ка постоянно доминировали ракообразные, а точнее младшие возрастные группы циклопа. Также часто встречались дафнии и прибрежные хидорусы (табл. 5). Соотношение биомассы рачков и личинок хирономид было близким к 1, с некоторым преобладанием в июле хирономид, а августе–сентябре — ракообразных.

Отметим, что в литоральном планктоне от 12 июля были обильны коловратки озерного пелагического комплекса — 8 видов и численностью 6000 экз./м³. Единично отмечены водяные клещи.

Станция 7 — литораль озера близ устья р. Этамынк (рис. 1). Протяженность нерестилища по обе стороны устья реки 1100 м, площадь 22–24 тыс. м² (Остроумов, 1970).

Грунт — песок с гравием, ил.

Глубина взятия проб от 0,4 до 0,9 м. Температура воды в июне–августе от 7 до 10 °С.

Сбор проб планктона проводили только на тех станциях, где в каждый конкретный момент обитала молодь нерки. Так как в сентябре на литоральном нерестилище, ст. 7, молоди нерки не обнаружили, то пробу планктона собрали в речном заливчике, отделенном от озера узкой косой, т. е. на **станции 7а**. В данном месте дно песчаное с небольшим заилением. Глубина отбора проб 0,4 м.

На озерной литорали (ст. 7) в планктоне в июле–августе численно преобладали рачки, а по массе — личинки хирономид (табл. 6).

На этой же станции в конце июля в пробах поверхностного и придонного литорального планктона найдены в большом количестве экзувии куколок хирономид, много коловраток, мелкие и крупные олигохеты, единично босмины и гарпактициды.

В каждую дату наблюдений на станциях отмечали вылеты хирономид. В июле (3 и 22) об этом событии судили по многочисленным экзувиям куколок в планктоне, а августе и сентябре — по массовому появлению имаго и наличию куколок в пробах планктона.

Станция 8 — озерное литоральное нерестилище к востоку от устья р. Кирушутк (южная часть озера).

Протяженность нерестилища 1250 м, площадь 25–37 тыс. м² (Остроумов, 1970).

Грунт — незаиленный песок.

Пробы взяты 12 июля и 17 августа на глубине 0,4–0,6 м при температуре воды 6,8 и 11,2 °С. В августе здесь наблюдали большие скопления трехиглой колюшки.

В июле в поверхностном планктоне было довольно много личинок хирономид I стадии (табл. 7).

В июльской пробе доминировали планктонные ракообразные, составляя 93% биомассы литорального планктона в поверхностном слое и 98% в придонном. Большую часть (87%) биомас-

Таблица 5. Динамика численности (N), биомассы (B) и соотношение таксономических и размерных групп (% от биомассы соответствующей таксономической группы) кормового зоопланктона на станции 6 (озерная литораль, возле устья р. Гаврюшка) оз. Курильского в 1974 г. (прочерк означает отсутствие организма в пробе)
Table 5. Dynamics of the number (N) and biomass (B), and the ratio between taxonomic and size groups (% in the biomass of certain group) of forage zooplankton at the station 6 (lake littoral, near the Gavryushka River mouth) in the Kurile Lake in 1974 (dash means no organisms in the sample)

Дата / Date		27.06		12.07		28.07		16.08		13.09
Горизонт* / Horizon*		А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	Б
Ракообразные / Crustaceans										
N, экз./м ³ (ind./m ³)		8520	4060	4080	1700	2310	1050	8500	25 280	13 100
B, мг/м ³ (mg/m ³)		19,9	20,3	32,8	16,0	13,0	3,0	37,8	115,4	47,6
Соотношение групп животных, % / Animal group ratio, %										
Циклопы Cyclops	1	96,2	81,3	73,5	50,8	69,3	95,7	94,1	91,9	91,6**
	2	—	3,7	7,4	11,8	26,0	—	4,7	5,9	7,6
	3	1,4	6,2	8,3	19,4	—	1,0	—	0,1	—
Дафнии / Daphnias		1,2	1,5	2,2	1,2	1,3	1,4	0,5	0,5	0,2
Хидорусы / Chidoruses		1,1	6,6	8,6	8,8	3,4	1,9	0,7	1,6	0,4
Гарпактициды / Harpacticides		0,1	0,7	—	—	—	—	—	—	0,2
Личинки хирономид / Chironomid larvae										
N, экз./м ³ (ind./m ³)		160	370	1080	650	260	100	110	465	220
B, мг/м ³ (mg/m ³)		6,8	21,8	63,0	37,5	18,9	5,9	6,6	41,4	14,5
Размерные группы личинок хирономид, соотношение, % / Chironomid larvae size groups, ratio, %										
I		68,8	37,8	46,3	46,5	26,9	50,0	45,4	32,3	34,1
II		31,2	48,7	37,0	46,5	53,9	35,0	27,3	26,9	40,9
III		—	13,5	14,8	5,4	11,5	10,0	27,3	21,5	22,7
IV		—	—	1,9	1,6	7,7	5,0	—	19,3	2,3
B _{общая} , мг/м ³ / B _{total} mg/m ³		26,7	42,1	95,8	53,5	31,9	8,9	44,4	156,8	62,1

*Обозначения как в табл. 2 (Designations as in table 2)

**Единично *Microcyclops* sp. (Singularly *Microcyclops* sp.)

сы планктонных рачков формировали дафнии: 207,5 мг/м³ в поверхностном слое и 68,7 мг/м³ в придонном.

В июле над поверхностью воды наблюдали обильное роение имаго хирономид, очевидно, связанное с их массовым вылетом. Вероятно, этим объясняется нахождение в придонном

планктоне исключительно мелких личинок хирономид.

Речные нерестилища

Станция 2 — это речное нерестилище, расположенное в излучине р. Озерной, примерно в 3 км от истока реки.

Таблица 6. Динамика численности (N), биомассы (B) и соотношение таксономических и размерных групп (% от биомассы соответствующей таксономической группы) кормового зоопланктона на станции 7 (озерная литораль, возле устья р. Этамынк) и станции 7а (залив в устье р. Этамынк) оз. Курильского в 1974 г. (прочерк означает отсутствие организма в пробе)

Table 6. Dynamics of the number (N) and biomass (B), and the ratio between taxonomic and size groups (% in the biomass of certain group) of forage zooplankton at the station 7 (lake littoral, near the Etamynk river mouth) in the Kurile Lake in 1974 (dash means no organisms in the sample)

Станция / Station		7 (озерная литораль) (lake littoral)					7а (р. Этамынк) (Etamynk R.)		
Дата / Date		03.07		22.07		17.08		11.09	
Горизонт* / Horizon*		А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Ракообразные / Crustaceans									
N, экз./м ³ (ind./m ³)		670	1530	670	2680	5500	27 380	—	240
B, мг/м ³ (mg/m ³)		8,7	31,9	2,9	14,9	13,0	84,3	—	1,3
Соотношение групп животных, % / Animal group ratio, %									
Циклопы Cyclops	1	64,2	39,2**	83,0***	85,9***	97,7	96,4	—	—
	2	—	—	10,4	—	—	2,2	—	33,3
	3	26,9	26,2	—	0,8	—	0,2	—	—
Дафнии / Daphnias		8,9	33,3	6,0	13,1	1,6	1,2	—	—
Хидорусы / Chidoruses		—	1,3	—	—	—	—	—	6,7
Гарпактициды / Harpacticides		—	—	—	0,2	0,7	—	—	—
Личинки хирономид / Chironomid larvae									
N, экз./м ³ (ind./m ³)		430	1800	100	120	90	2250	240	3240
B, мг/м ³ (mg/m ³)		21,0	112,5	3,0	10,6	4,3	141,0	12,8	168,8
Размерные группы личинок хирономид, соотношение, % / Chironomid larvae size groups, ratio, %									
I		58,1	33,3	100	12,5	—	93,3	41,7	45,7
II		34,9	47,2	—	50,0	—	—	58,3	53,1
III		7,0	19,5	—	33,3	—	—	—	1,2
IV		—	—	—	4,2	—	6,7	—	—
В _{общая} , мг/м ³ / В _{total} , mg/m ³		29,7	144,4	5,9	25,5	17,3	225,3	12,8	170,1

*Обозначения как в табл. 2 (Designations as in table 2)

**Единично *Acanthocyclops* sp. (Singularly *Acanthocyclops* sp.)

***Единично *Microcyclops* sp. (Singularly *Microcyclops* sp.)

Таблица 7. Динамика численности (N), биомассы (B) и соотношение таксономических и размерных групп (% от численности соответствующей таксономической группы) кормового зоопланктона на станции 8 (озерная литораль, восточнее устья р. Кирушутк) оз. Курильского в 1974 г. (прочерк означает отсутствие организма в пробе)

Table 7. Dynamics of the number (N) and biomass (B), and the ratio between taxonomic and size groups (% in the biomass of certain group) of forage zooplankton at the station 8 (lake littoral, eastward from the Kirushutk River mouth) in the Kurile Lake in 1974 (dash means no organisms in the sample)

Дата / Date		12.07		17.08	
Горизонт* / Horizon*		А	Б	А	Б
Ракообразные / Crustaceans					
N, экз./м ³ (ind./m ³)		10 680	3780	630	30
B, мг/м ³ (mg/m ³)		237,2	78,5	4,8	0,3
Соотношение групп животных, % / Animal group ratio, %					
Циклопы Cyclops	1	52,4	57,6**	69,8	0,3
	2	1,9	2,6	25,4	—
	3	5,6	5,3	1,6	16,7
Дафнии / Daphnias		39,3	34,5	32	—
Гарпактициды / Harpacticides		0,9	—	—	—
Личинки хирономид / Chironomid larvae					
N, экз./м ³ (ind./m ³)		360	30	30	30
B, мг/м ³ (mg/m ³)		16,8	0,9	1,0	1,2
Размерные группы личинок хирономид, соотношение, % / Chironomid larvae size groups, ratio, %					
I		66,7	100,0	100,0	41,7
II		22,2	—	—	58,3
III		11,1	—	—	—
В _{общая} , мг/м ³ / В _{total} , mg/m ³		254,3	79,4	5,8	1,5

*Обозначения как в табл. 2 (Designations as in table 2)

**Единично *Microcyclops* sp. (Singularly *Microcyclops* sp.)

Грунт — песок и гравий, камни, обросшие нитчаткой.

Пробы брали в сравнительно глубоком заливчике (0,4–1,0 м). Температура воды в июне–сентябре колебалась в пределах 4,8–8,4 °С (табл. 1).

Вместе с молодью красной здесь в заметных количествах ловилась и молодь кижуча.

В планктоне по массе и по численности преобладали: в июне — личинки хирономид, в июле — ракообразные, в августе — снова личинки хирономид, в сентябре — ракообразные (табл. 8).

Среди последних доминировали циклопы, в середине июля — взрослые особи (самцы), позднее — науплии и копеподиты последовательно от I до III стадии. Обилие планктонных ракообразных в типично речной стадии объяснялось, по видимому, обильным выносом озерного планктона и благоприятными условиями для его развития в этом и подобных ему речных заливах.

В начале августа 99,9% биомассы циклопов в поверхностной пробе составляли науплиусы. Также было много коловраток: 7000 экз./м³. Немногочисленными были нематоды.

Во второй половине августа в планктоне (даже у поверхности) наблюдалось редкое обилие придонных и прибрежных рачков (*Microcyclops*, копеподиты гарпактицид, хидорусов и *Alona* sp.).

В начале августа состоялся массовый вылет хирономид, о чем свидетельствовало большое количество экзувиев куколок хирономид как в поверхностном слое, так и у дна.

В истоке р. Озерной в мелководном заливе (**станция 2а**), почти отшнурованном от русла реки, 10 июня также собрали пробы поверхностного и придонного планктона. Позже после прохождения паводка этот биотоп высох. В момент сбора проб глубина в заливе составила 0,3–0,5 м, температура воды 13,2 °С. Дно залива было сложено заиленным песком. Визуально кроме мальков нерки наблюдали большие скопления откармливаемой молоди гольца и разноразмерных колюшек. Из беспозвоночных обильны были личинки и куколки хирономид.

Ключевые нерестилища

Станция 5а расположена в протоке р. Хакыцын, примерно на 1 км выше устья реки (рис. 1). Грунт в месте отбора проб — заиленный песок, глубина — 0,3–0,5 м. Температура воды 4 °С.

Станция 5 расположена в р. Средней (рис. 1), в которой площадь ключевых нерестилищ составляет 6 тыс. м² (Остроумов, 1970). Грунт в месте отбора проб — гравий, мелкий песок, ил. Глубина в месте отбора проб 0,2–0,5 м. Суточные и сезон-

Таблица 8. Динамика численности (N), биомассы (B) и соотношение таксономических и размерных групп (% от биомассы соответствующей таксономической группы) кормового зоопланктона на станции 2 (р. Озерная) в 1974 г. (прочерк означает отсутствие организма в пробе)
Table 8. Dynamics of the number (N) and biomass (B), and the ratio between taxonomic and size groups (% in the biomass of certain group) of forage zooplankton at the station 2 (Ozernaya River) in 1974 (dash means no organisms in the sample)

Дата / Date		12.06		28.06		16.07		01.08		18.08		18.09
Горизонт* / Horizon*		А		Б		А		Б		А		Б
Ракообразные / Crustaceans												
N, экз./м ³ (ind./m ³)		4020	860	500	14 130	14 560	9510	9200	190	2030	2567	
B, мг/м ³ (mg/m ³)		4,2	1,6	0,5	246,2	252,6	24,3	14,1	3,5	15,6	165,5	
Соотношение групп животных, % / Animal group ratio, %												
Циклопы Cyclops	1	99,5	93,0	100	53,8	50,8	97,8	98,9	42,1	7,4**	45,6	
	2	—	5,8	—	—	—	2,1	—	10,5	24,6	21,8	
	3	—	1,2	—	43,9	44,0	—	—	21,2	23,6	1,6	
Дафнии / Daphnias		—	—	—	2,3	5,1	0,1	—	5,3	—	0,6	
Хидорусы / Chidoruses		0,25	—	—	—	0,1	—	1,1	10,5	39,4	0,3	
Гарпактициды / Harpacticides		0,25	—	—	—	—	—	—	10,5	5,0	0,1	
Личинки хирономид / Chironomid larvae												
N, экз./м ³ (ind./m ³)		14 800	810	12 350	530	2570	610	9900	130	12 300	50	
B, мг/м ³ (mg/m ³)		467,0	31,3	406,0	23,2	133,5	44,9	371,1	10,6	925,0	3,1	
Размерные группы личинок хирономид, соотношение, % / Chironomid larvae size groups, ratio, %												
I		94,6	80,2	93,1	69,8	48,6	32,8	82,8	23,1	31,7	50,0	
II		5,4	17,3	6,5	24,5	46,7	44,3	15,2	61,5	52,0	40,0	
III		—	2,5	0,4	5,7	4,7	13,1	2,0	—	8,1	10,0	
IV		—	—	—	—	—	9,8	—	15,4	5,7	—	
V		—	—	—	—	—	—	—	—	2,5	—	
B _{общая} , мг/м ³ / B _{total} , mg/m ³		480,2	32,9	406,5	269,4	386,1	69,2	385,2	14,1	940,6	168,6	

*Обозначения как в табл. 2 (Designations as in table 2)

**Единично *Microcyclops* sp. (Singularly *Microcyclops* sp.)

ные колебания температуры в мелководной речке довольно велики (табл. 1).

В планктоне ключевых нерестилищ по численности и биомассе доминировали личинки хирономид (табл. 9).

Так, на ст. 5а в июне их особенно много в толще воды, у поверхности. Преобладали размерные группы III–V *D. insignipes*. Ракообразные были весьма малочисленны: почти отсутствовали циклопы, чаще встречались придонные гарпактициды. Биомасса рачков составляла около 0,3–6% от общей биомассы планктона.

На станции 5, напротив, как в июле, так и в сентябре доминировали мелкие личинки хирономид стадий I–II.

Во время наблюдений на обеих станциях происходил интенсивный вылет хирономид, предположительно рода *Trissocladius*. Так, 17 июня на ст. 5а количество личинок в пробах было невелико, но было собрано много куколок и имаго, 22 июля в планктоне на ст. 5 в массе попадались экзвивии куколок хирономид.

В июле на ст. 5 в поверхностном слое типичный планктон отсутствовал. Из ракообразных в это время были обнаружены только гарпактициды. В сентябре в поверхностном планктоне появились науплиусы и копеподиты циклопов стадий I–II. Немногочисленными были гарпак-

тициды (*Bryocamptus* sp.) и редкими водяные клещи.

В придонном планктоне в июле на этой же станции были найдены дафнии (70 экз./м³) и единично хидорусы, а в сентябре — единичные нематоды.

Станция 8а — ключевое нерестилище в старице приустьевом участка р. Кирушутк (рис. 1).

Грунт — заиленный песок, пемзовая галька. Глубина в месте отбора проб 0,4 м.

Кроме молодежи нерки многочисленными были молодь кижуча и трехглая колюшка.

В планктоне не найдены циклопы и дафнии. Единично отмечены мелкие гарпактициды, нематоды, олигохеты, водяные клещи, а также коловратки и диатомовые водоросли.

Отметим, что личинки хирономид в основном найдены в поверхностном слое, в придонном их было в 2,5 раза меньше (табл. 7).

Темпоральная и пространственная изменчивость структуры планктона на нерестилищах

Биоценологическое описание нерестилищ, приведенное выше, показало, что планктон на нерестилищах формируется беспозвоночными трех экологических групп. Первая — планктонные ракообразные (циклопы и в меньшей степени дафнии), они же основа пелагического планктона.

Таблица 9. Динамика численности (N), биомассы (B) и соотношение таксономических и размерных групп (% от биомассы соответствующей таксономической группы) кормового зоопланктона на станциях 5 и 5а (ключевые нерестилища) оз. Курильского в 1974 г. (прочерк означает отсутствие организма в пробе)
Table 9. Dynamics of the number (N) and biomass (B), and the ratio between taxonomic and size groups (% in the biomass of certain group) of forage zooplankton at the stations 5 and 5a (spring spawning grounds) in the Kurile Lake in 1974 (dash means no organisms in the sample)

Станция / Station		5а (р. Хакыцын) (Khakytyn R.)		5 (р. Средняя) (Srednyaya R.)			8а (р. Кирушутк) (Kirushutk R.)		
Дата / Date		17.06		22.07		11.09		28.07	
Горизонт* / Horizon*		A	B	A	B	A	A	B	
Ракообразные / Crustaceans									
N, экз./м ³ (ind./m ³)		1890	600	20	100	840	—	—	
B, мг/м ³ (mg/m ³)		5,3	0,3	0,4	3,2	5,2	—	—	
Соотношение групп животных, % / Animal group ratio, %									
Циклопы Cyclops	1**	84,7	100	—	—	23,8	—	—	
	2	4,2	—	—	—	—	—	—	
Дафнии / Daphnias		—	—	—	70	—	—	—	
Гарпактициды / Harpacticides		8,5	—	100	20	10,7	—	—	
Хидориды / Chidorides		2,6	—	—	10	65,5	—	—	
Личинки хирономид / Chironomid larvae									
N, экз./м ³ (ind./m ³)		2450	730	100	590	1625	100	40	
B, мг/м ³ (mg/m ³)		260,5	84,0	14,2	48,5	100,0	8,1	2,3	
Размерные группы личинок хирономид, соотношение, % / Chironomid larvae size groups, ratio, %									
I		36,7	27,6	60,0	16,9	55,4	20,0	50,0	
II		12,3	20,7	30,0	42,4	38,5	50,0	25,0	
III		34,7	24,1	—	33,9	6,1	20,0	25,0	
IV		12,2	20,7	—	6,8	—	10	—	
V		4,1	6,9	10,0	—	—	—	—	
B _{общая} , мг/м ³ / B _{total} , mg/m ³		265,8	84,3	14,6	51,7	105,2	8,1	2,3	

*Обозначения как в табл. 2 (Designations as in table 2)

***Cyclops* sp.

Вторая — ракообразные придонного комплекса (гарпактициды, остракоды, хидорусы). Третья — представители донной онфауны — личинки хирономид.

Основными группами беспозвоночных, формирующих литоральный планктон, были ракообразные пелагического планктона и личинки хирономид (рис. 2).

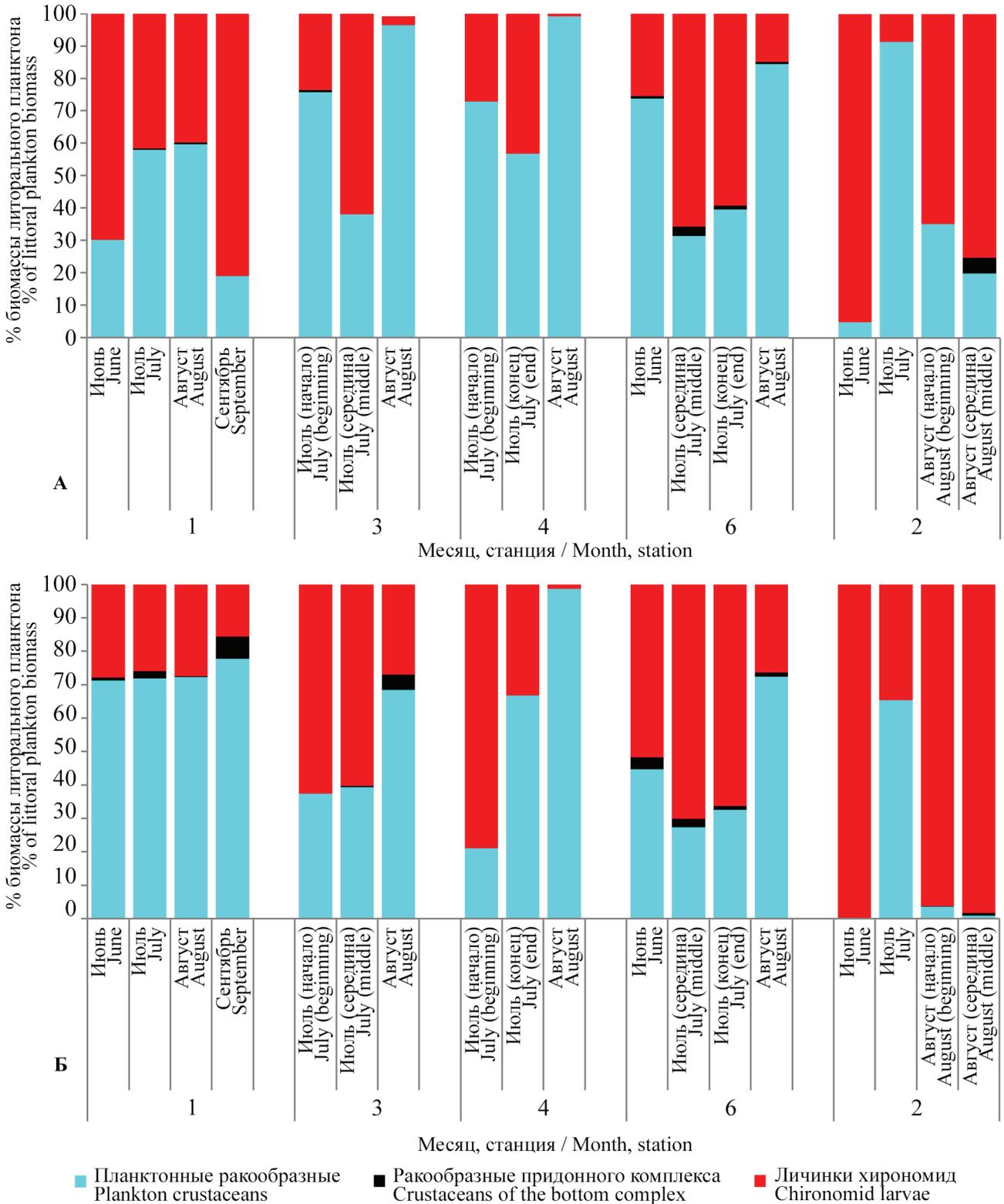


Рис. 2. Сезонная изменчивость структуры биомассы планктона на литоральных (станции 1, 3, 4, 6) и речном (станция 2) нерестилищах в поверхностном слое (А) и в придонном (Б) на нерестилищах нерки оз. Курильского в 1974 г.
 Fig. 2. Seasonal variability of the structure of plankton biomass at the littoral (stations 1, 3, 4, 6) and river (station 2) spawning grounds of sockeye salmon in the surface (A) and bottom (B) layers of the Kurile Lake in 1974

В сезонной изменчивости долей облигатных (пелагический планктон) и факультативных (личинки хирономид) планктеров в биомассе литорального планктона в поверхностном и придонном слоях нет общей закономерности. На станции в бух. Исток (ст. 1) и в бух. Северной (станции 3, 4) изменения доли пелагического планктона в поверхностном слое происходили асинхронно изменениям в придонном слое. Но на литорали в южной части озера (ст. 6) и в р. Озерной (ст. 2) сезонная изменчивость структуры биомассы литорального планктона в поверхностном слое была синхронизирована с таковой в придонном. На ли-

торальных станциях 3, 4 и 6 доля пелагического планктона была больше в поверхностном слое. На ст. 1 в бух. Исток, напротив, в придонном. В р. Озерной как в поверхностном, так и в придонном слое по биомассе преобладали личинки хирономид.

Характерная черта литорального планктона — значительная (40–99%, средняя 75% в поверхностном и 81% в придонном слоях) доля науплиусов и младших копепоидитных стадий в общей биомассе планктонных ракообразных (рис. 3). Эта размерная группа циклопов поступает в значительном количестве из пелагиали, где науплиусы и млад-

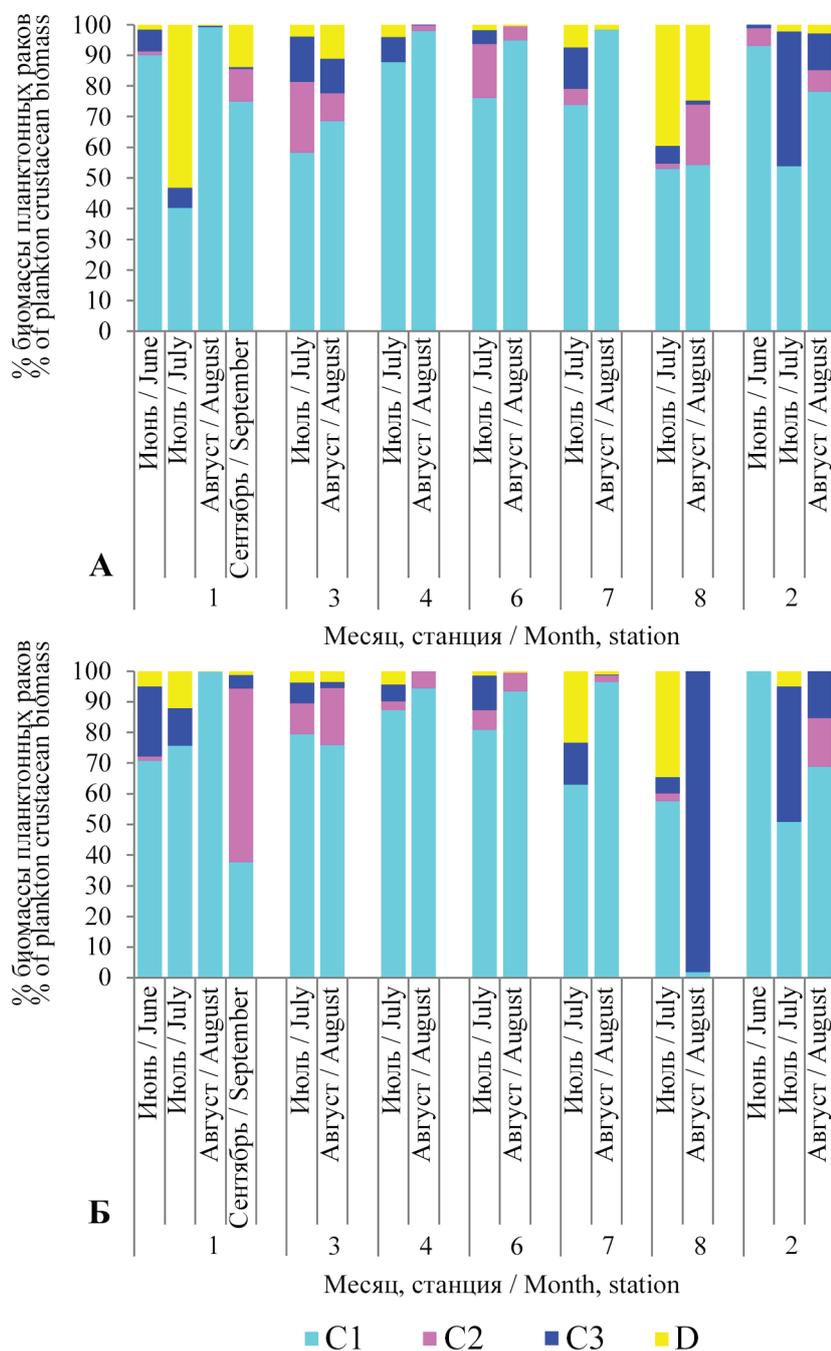


Рис. 3. Структура биомассы планктонных ракообразных в поверхностном слое (А) и придонном (Б) на литоральных (станции 1, 3, 4, 6) и речном (станция 2) нерестилищах нерки оз. Курильского в 1974 г.

(C1 — науплиусы и копепоидиты стадий I–II; C2 — копепоидиты стадий III–IV; C3 — копепоидиты стадии V и половозрелые самцы и самки (*Cyclops scutifer*); D — дафнии (*Daphnia longiremis*))

Fig. 3. Structure of plankton crustacean biomass in the surface (A) and demersal (B) layers at the littoral (stations 1, 3, 4, 6) and river (station 2) spawning grounds of sockeye salmon in the Kurile Lake in 1974

C1 – nauplii and copepodites of stages I–II; C2 – copepodites of stages III–IV; C3 – copepodites of stage V and mature males and females (*Cyclops scutifer*); D – daphnias (*Daphnia longiremis*)

шие копеподиты населяют в основном верхнюю 50-метровую толщу (Носова, 1963).

При этом доля этой группы может быть максимальной в июне, минимальна в июле, вновь достигая в августе значений начала лета. Пример тому — литоральная станция в бух. Исток (ст. 1) и ст. 2 в р. Озерной. На других литоральных станциях (3, 4, 6, 7, 8) суммарная доля науплиусов и младших копеподитов увеличивается от июля к августу. Доля старших копеподитных стадий, половозрелых циклопов, а также дафний максимальна, как правило, в июле (рис. 3).

В планктоне среди личинок хирономид как на литоральных (станции 1, 3, 4, 6, 8), так и на речном (станция 2) нерестилищах доминировали личинки размерных групп I–II (рис. 4).

В середине июля доля таких личинок в общей биомассе хирономидной личиночной фракции составляла 82–93% в поверхностном слое и 80–99% в придонном. Через месяц на тех же станциях размах колебаний в содержании личинок этой группы увеличился. В поверхностном слое их доля

в общей биомассе личинок хирономид составила 72–100%, а в придонном — 60–100%. При этом в середине июля содержание мелких личинок хирономид было выше в придонном слое практически на всех станциях, за исключением ст. 3. В середине августа, напротив, большее или в единичном случае равное содержание мелких личинок было приурочено к поверхностному слою (рис. 4).

Очевидно, что изменения структуры биомассы планктона на нерестилищах связаны с сезонной фенологической динамикой и гидрологическими особенностями в момент наблюдений.

В планктонных пробах с нерестилищ в небольшом количестве встречались мелкие водяные клещи, мелкие олигохеты и нематоды, редко ногохвостки и единично нимфы веснянок и личинки поденок (до 1 мм длиной), в массе коловратки комплекса озерного планктона. Из этого списка лишь клещи и ногохвостки являются более или менее постоянными (а ногохвостки — редкими, но многочисленными) компонентами пищи молоди нерки на литорали.

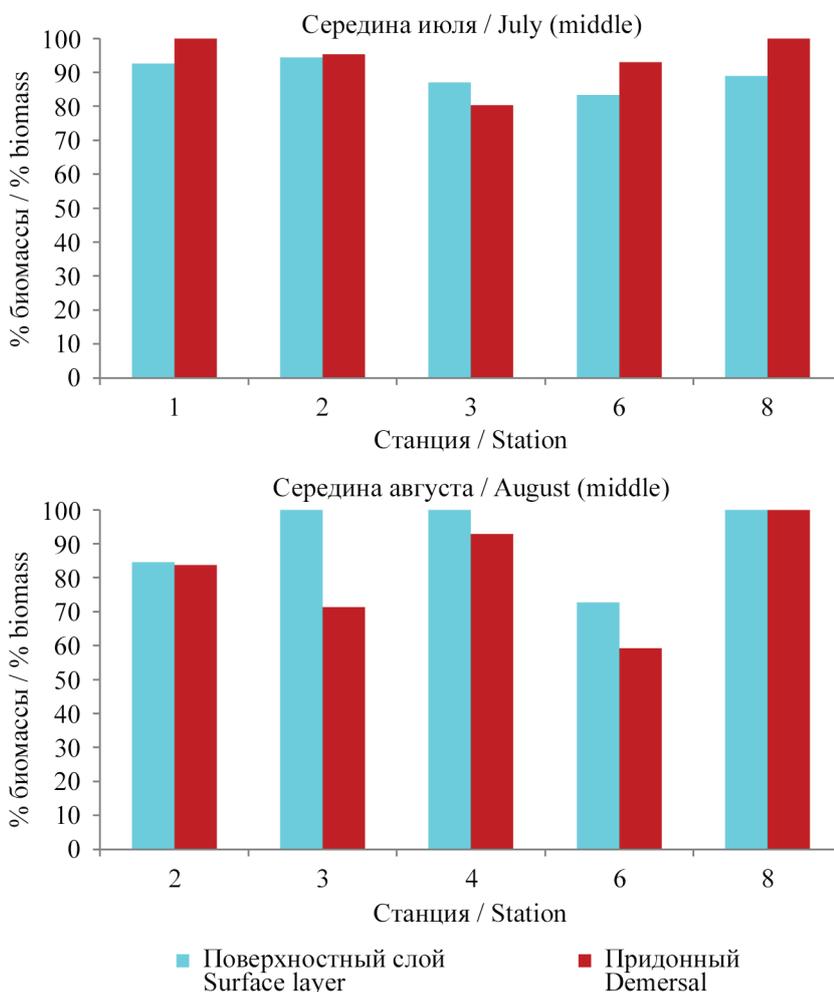


Рис. 4. Сезонное распределение биомассы мелких личинок хирономид размерных групп I–II (% от общей биомассы личинок хирономид в планктоне) на литоральных (станции 1, 3, 4, 6, 8) и речном (станция 2) нерестилищах оз. Курильского в 1974 г. (выборка за близкие даты каждого месяца)

Fig. 4. Seasonal distribution of small chironomid larvae of size groups I–II (% of total chironomid larvae biomass in the plankton) on littoral (stations 1, 3, 4, 6, 8) and riverine (station 2) spawning grounds in Kurile Lake (data set for adjacent dates for each month)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования планктона на нерестилищах разного типа в бассейне оз. Курильского и р. Озерной выявили следующее. Главными компонентами планктона на нерестилищах являлись облигатные планктонные ракообразные пелагического озерного комплекса (циклопы и дафнии на разных этапах жизненного цикла) и личинки хирономид. Вклад каждой из этих групп в формирование планктонной биомассы на нерестилищах изменялся в зависимости от фенологии, гидрологических условий и, вероятно, от количества потребителей. В планктоне в массе были найдены только мелкоразмерные личинки хирономид, преимущественно I-й и в меньшей степени II-й размерной группы. Хотя способность личинок хирономид совершать значительные вертикальные миграции в толще воды, становясь элементами планктона, была доказана серией полевых экспериментов (Mundie, 1959).

В период исследований значительную, часто основную долю в биомассе планктона на нерестилищах, как в поверхностном, так и в придонном слоях составляли ракообразные пелагического озерного комплекса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л.: Наука. 658 с.
- Константинов А.С. 1950. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945/49 гг. Т. 1. С. 147–288.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной в его бассейне // Тр. Тихоок. Комитета. Т. IV. С. 5–154.
- Носова И.А. 1963. Вертикальное распределение зоопланктона Курильского озера // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 151–167.
- Носова И.А., Лепская Е.В. 2021. Особенности питания разновозрастной молоди нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) на литорали и в пелагиали озера Курильского (Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 63. С. 59–72.
- Остроумов А.Г. 1970. Результаты аэровизуального учета и аэросъемки красной и ее нерестилищ в бассейне оз. Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 13–32.

Панкратова В.Я. 1970. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) // Определители по фауне СССР. Т. 102. Л.: Наука. С. 1–344.

Mundie J.H. 1959. The diurnal activity of the larger invertebrates at the surface of Lac La Ronge Saskatchewan // *Canadien J. Zool.* Vol. 37. P. 945–956.

REFERENCES

- Kiselev I.A. *Plankton morey i kontinental'nykh vodoyemov. T. 1. Vvodnyye i obshchiye voprosy planktonologii* [Plankton of the seas and continental water bodies. T. 1. Introductory and general questions of planktonology]. Leningrad: Nauka, 1969, 658 p.
- Konstantinov A.S. Chironomids of the basin of the river. Amur and their role in the nutrition of Amur fish. *Trudy Amurskoy ikhtiologicheskoy ekspeditsii 1945/49 gg.*, 1950, vol. 1, pp. 147–288. (In Russian)
- Krokhin E.M., Krogius F.V. Outline of the Kurile Lake and the biology of the Red in its basin. *Trudy Pacific Committee*, 1937, vol. IV, pp. 5–154. (In Russian)
- Nosova I.A. Vertical distribution of zooplankton in Kurile Lake. *Izvestiya TINRO*, 1963, vol. 64, pp. 151–167. (In Russian)
- Nosova I.A., Lepskaya E.V. Feeding habits of juvenile Sockeye Salmon of different ages in the Kurile Lake Pelagial (Kamchatka) on the data for 1972. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2021, vol. 63, pp. 59–72. (In Russian)
- Ostroumov A.G. Results of aerovisual count and aerial photography of sockeye salmon and its spawning grounds in the basin of Kurile Lake // *Izvestiya TINRO*. 1970, vol. 78. P. 13–32.
- Pankratova V.Ya. *Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Orthoclaadiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Opredeliteli po faune SSSR* [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Orthoclaadiinae of the fauna of the USSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Identifiers for the fauna of the USSR]. Vol. 102. Leningrad: Nauka, 1970, pp. 1–344.
- Mundie J.H. The diurnal activity of the larger invertebrates at the surface of Lac La Ronge Saskatchewan. *Canadien J. Zool.*, 1959, vol. 37, pp. 945–956.

Статья поступила в редакцию: 19.09.2021

Одобрена после рецензирования: 15.10.2021

Статья принята к публикации: 01.12.2021

УДК 639.28:265.53

DOI: 10.15853/2072-8212.2021.63.43-49

БИОМАССА БЕНТОСА НА ЛИТОРАЛЬНЫХ И КЛЮЧЕВЫХ НЕРЕСТИЛИЩАХ ОЗЕРА КУРИЛЬСКОГО В ПЕРИОД НИЗКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ НАГУЛИВАЮЩЕЙСЯ МОЛОДИ НЕРКИ В 1974 Г.

Л.В. Миловская



Доцент, к. б. н.; Камчатский государственный технический университет (КамчатГТУ)
683003 Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35
Тел.: 8 (4152) 30-79-48. E-mail: 19lvmil@gmail.com

МОЛОДЬ НЕРКИ, ЛИТОРАЛЬНЫЕ НЕРЕСТИЛИЩА, КЛЮЧЕВЫЕ НЕРЕСТИЛИЩА, БЕНТОС,
ХИРОНОМИДЫ, БИОМАССА

В 1974 г. впервые был охарактеризован качественный и количественный состав организмов бентоса на литоральных и ключевых нерестилищах озера Курильского. Для литоральных и ключевых нерестилищ озера характерны грунты, состоящие из перемежающихся участков гальки или гравия (чистых или с обрастаниями) с постоянной примесью песка, местами заиленного. На ключевых нерестилищах рек Средняя и Кирушутк заиленность грунтов выражена сильнее по сравнению с озерными нерестилищами. На всех рассмотренных нерестилищах доминировали хирономиды из группы *Cricotopus* aff. *algarum*. Среди литоральных нерестилищ в середине июля большей величиной биомассы бентоса характеризовались район истока р. Озерной, Северное Ближнее и Северное Дальнее нерестилища, низкая биомасса отмечалась в зал. Гаврюшка и в районе устья р. Этамьнк. Ключевые нерестилища значительно отличались между собой: максимальная биомасса бентоса, представленная практически хирономидами, была характерна для р. Средней, минимальная биомасса — для р. Кирушутк.

THE BIOMASS OF BENTHOS ON THE LITTORAL AND SPRING SPAWNING GROUNDS OF KURILE LAKE IN THE PERIOD OF LOW ABUNDANCE OF FORAGING JUVENILE SOCKEYE SALMON IN 1974

Ludmila V. Milovskaya

Associate professor, Ph. D. (Biology); Kamchatka State Technical University (KamchatGTU)
683003 Petropavlovsk-Kamchatsky, Klyuchevskaya Str., 35
Ph.: +7 (4152) 30-79-48. E-mail: 19lvmil@gmail.com

JUVENILE SOCKEYE SALMON, LITTORAL SPAWNING GROUNDS, SPRING SPAWNING GROUNDS,
BENTHOS, CHIRONOMIDS, BIOMASS

Characteristics of qualitative and quantitative composition of benthos organisms on littoral and spring spawning grounds of Kurile Lake was given for the first time in 1974. Grounds of the littoral and spring spawning grounds typically consist of intermitting plots of pebble or gravel (clean or covered by biocrust) with permanent sand component, sometime silty. The silt component in the spring spawning grounds in the rivers Srednaya and Kirushutk is more impressive comparing to the lake spawning grounds. Chironomids of the group *Cricotopus* aff. *algarum* dominated in all sites. In the mid of July the highest biomass of the benthos among the littoral spawning grounds was near the head of the Ozerneya River, at Severnoye Blizhneye and Severnoye Dalneye spawning grounds, the lowest biomass was in the Gavryushka Bay and near the Etamynek River mouth. Spring spawning grounds were extensively different: maximum biomass of the benthos, which almost totally consisted of chironomids, was typically recorded in the Srednaya River, minimum biomass — in the Kirushutk River.

Озеро Курильское является одним из крупнейших нерестово-выростных водоемов Камчатки для нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum. Физико-географическая характеристика озера и первое описание озерновской нерки даны в известной работе Е.М. Крохина и Ф.В. Крогиус (1937). С 1940 г. начался ежегодный мониторинг за заходами производителей нерки (Егорова, 1967; Селифонов, 1975), с 1950 г. стали проводиться исследования зоопланктона. И.А. Носовой были впервые начаты исследования питания молоди нерки, ею охарактеризован жизненный цикл основного кормового организма (*Cyclops scutifer* Sars) молоди нерки в пела-

гический период нагула (Носова, 1972) и дано общее описание второго кормового объекта (*Daphnia longiremis* Sars) (Носова, 1988). Молодь при переходе на активное питание в литорали потребляет как бентосные организмы, так и ракообразных пелагического комплекса (Носова, Лепская, 2021).

В 1974 г. были проведены первые исследования бентических сообществ литорали и ключевых стадий. Материалы по количественному и качественному составу бентоса в свое время не публиковались, потребность в публикации возникла в настоящее время для сравнительной оценки био-

массы бентоса на нерестилищах нерки в разные периоды численности молоди, а также для последующей оценки нагульной емкости Курильского озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы отбирали на литоральных и ключевых нерестилищах оз. Курильского в июне и июле 1974 г. (рис. 1).

Бентос собирался бентометром Леванидова в нашей модификации площадью захвата $1/20 \text{ м}^2$ (основание $20 \times 25 \text{ см}$ и высотой 30 см). Три стенки

каркаса были обтянуты газом № 49, к четвертой стенке пришит мешок из этого же газа. Бентометр опускали на дно и осторожно, не взмучивая воду, собирали в мешок верхний слой грунта с донными организмами. После сцеживания и промывки грунт помещали в емкость для последующего разбора. Пробы брали на глубинах $0,3\text{--}0,7 \text{ м}$ с периодичностью $10\text{--}15$ дней. После выборки беспозвоночных фиксировали 4%-м формалином для последующего определения и после установления постоянного формалинового веса взвешивали. Всего было собрано 22 пробы.

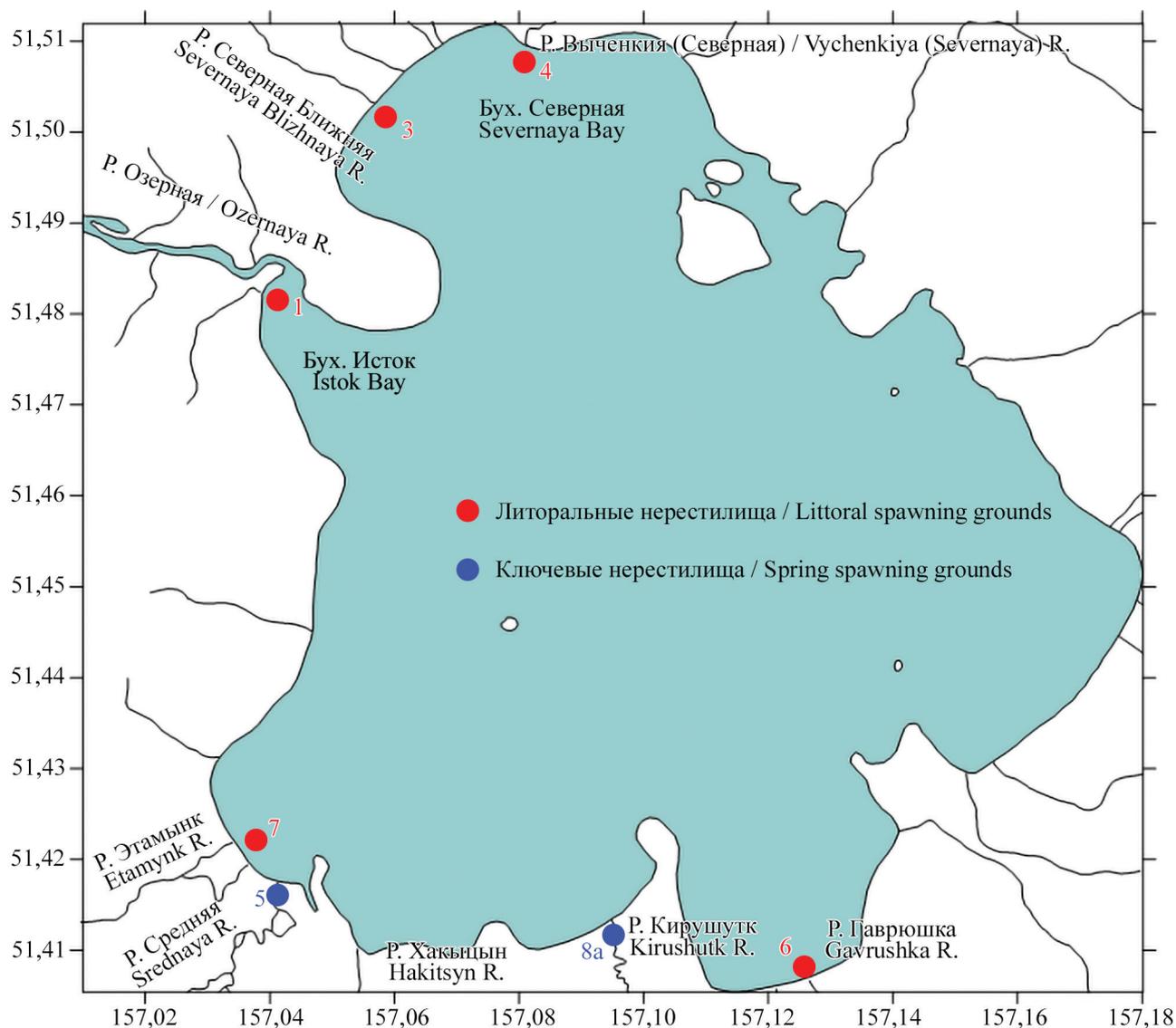


Рис. 1. Расположение станций взятия проб бентоса в Курильском озере:

Fig. 1. The distribution of benthos sampling stations in the Kurile Lake:

- 1 — литоральное нерестилище вблизи истока р. Озерная / littoral spawning ground near the head of the Ozer'naya River;
- 3 — литоральное нерестилище вблизи устья р. Северная Ближняя (Северное Ближнее нерестилище) / littoral spawning ground near the Severnaya Blizhnaya river mouth (Severnoye Blizhneye spawning ground);
- 4 — литоральное нерестилище восточнее устья р. Выченкия (Северное Дальнее нерестилище) / lake littoral to the east of the Vychenkiya river mouth (Severnoye Dalneye spawning ground);
- 5 — ключевое нерестилище на р. Средней / spring spawning ground in the Srednaya R.;
- 6 — литоральное нерестилище в зал. Гаврюшка / littoral spawning ground in the Gavrushka Bay;
- 7 — литоральное нерестилище близ устья р. Этамьнк / littoral spawning ground near the Etamynk river mouth;
- 8a — ключевое нерестилище на р. Кирушутк / spring spawning ground in the Kirushutk River

Бентос разбирали по группам. Организмы каждой группы просчитывали и взвешивали на торсионных весах с точностью до 1 мг. Хирономиды определяли в основном до рода, редко до группы видов. Определение проведено по определителям А.А. Черновского (1949) и В.Я. Панкратовой (1970).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика условий воспроизводства кормовой базы на нерестилищах

Выходы грунтовых вод в литорали и на ключевых нерестилищах характеризуются пониженным содержанием кислорода и бикарбонатов, более низкими значениями рН и повышенным содержанием диоксида углерода и кремнекислоты (Павельева, Ларионов, 1979; Крохин, Крогиус, 1937). В зиму 1973/74 озеро замерзло, вскрылось в конце июня.

Уровень трофии Курильского озера испытывает долгопериодные колебания в зависимости от поступления биогенов, прежде всего фосфора, с телами производителей нерки. Период депрессии озерновского стада нерки наиболее был выражен в середине 1970-х годов, когда заходы производителей нерки были особенно малочисленны (260 тыс. в 1973 г. и 460 тыс. в 1974 г.). Летом 1974 г. на нерестилищах находились, до откочевки в августе в пелагиаль, сеголетки нерки от нереста 260 тыс. производителей в 1973 г., когда отнерестилось минимальное количество рыб за весь период наблюдений. По данным Е.Б. Павельевой и Ю.В. Ларионова (1979), в 1970-е годы озеро имело олиготрофный статус.

Молодь нерки после рассасывания желточного мешка нагуливается, в среднем, три месяца в литорали (Селифонов, 1975). По данным Т.Л. Введенской, в питании молоди нерки на литорали оз. Курильского, независимо от района, наиболее важную роль играют личинки, куколки и имаго хирономид, а также других амфибиотических насекомых. Самыми выедаемыми кормовыми организмами литорали являются хирономиды (Введенская, 1995).

Анализ состава бентосных беспозвоночных на разных глубинах показал исключительное значение литорали для откорма молоди нерки на ранних этапах нагула в оз. Курильском. Бентос сублиторали и профундали непригоден для питания молоди нерки, так как его формируют олигохеты и

остракоды, которых молодь не использует в пищу (Введенская, Травина, 2001).

Смертность нерки наиболее высока в первые 2,5 месяца после выклева из икры. М.М. Селифонов рассчитал, что смертность молоди нерки в литоральный период жизни колеблется от 19,9 до 91,0% и в среднем составляет 81,4% (Селифонов, 1975). Затем, по мере увеличения размеров рыб, она снижается. К концу августа сеголетки нерки откочевывают в пелагиаль и переходят на питание зоопланктоном (Носова, 1972).

В бассейне оз. Курильского существует три типа нерестилищ: озерные (749 000 м²), расположенные в литорали озера; речные (125 800 м²), расположенные в реках, впадающих в озеро; ключевые (31 650 м²) (Остроумов, 1970). Промежуточное положение занимают нерестилища в верхнем течении р. Озерной (148 500 м²), которые по химизму воды и термическому режиму аналогичны озерным нерестилищам (Крохин, Крогиус, 1937).

Первостепенное значение по площади и количеству нерестующих рыб имеют озерные нерестилища, которые занимают участки литорали от уреза воды до глубины 1,5–2,0 м (Остроумов, 1970).

Общая характеристика биомассы бентоса на нерестилищах

Для нерестилищ оз. Курильского характерны грунты, состоящие из перемежающихся участков гальки или гравия (чистых или с обрастаниями) с постоянной примесью песка, местами заиленного. С такими грунтами связана группа видов, обитающих на твердом субстрате среди камней и между обрастаниями водорослей, обычно в прибойной зоне озера — это литореофилы *Cricotopus* aff. *algarum*, *Diamesa* gr. *insignipes*, виды рода *Orthocladius*. На песчаных грунтах встречаются псаммореофилы рода *Eukiefferiella*, со слабо заиленными грунтами связаны *Pseudodiamesa nivosa* (Goetghebuer), виды родов *Psectrocladius* и *Trissocladius*. На ключевых нерестилищах (р. Средняя и р. Кирушутк) заиленность грунтов выражена сильнее по сравнению с озерными, поэтому большее распространение имеют представители родов *Trissocladius* и *Psectrocladius*. На р. Кирушутк встретился типичный пелофил — *Odontomesa* sp. На всех рассмотренных нерестилищах самым массовым видом являлся *Cricotopus* aff. *algarum*.

Литоральные нерестилища

Станция 1 — литоральное нерестилище в заливе близ истока р. Озерной, находится в прибойной зоне озера. Грунт галечный, иногда с обрастаниями, вперемешку с песком, местами заиленным. Температура воды во время взятия проб (12:00–14:00 ч) снизилась от 7,2 °С 29.06 до 6,0 °С 17.07 после недельного похолодания. Пробы брались на глубине 0,4–0,5 м. Биомасса бентоса возрастала к середине июля за счет роста биомассы хирономид и массового появления ручейников. Основной группой бентического комплекса на данном нерестилище являлись хирономиды, составлявшие более 71% по биомассе. Соотношение основных групп отражено в табл. 1.

Станция 3 — литоральное Северное Ближнее нерестилище расположено в южной части Северной бухты сразу за мысом Пуломынк. Протяженность нерестилища составляет 600 м, ширина около 20 м. Грунт крупногалечный с обрастаниями и участками заиленного песка. Пробы брались 02.07 и 18.07 в 12:00–14:00 ч на глубине 0,3–0,5 м при температуре 5,8 °С (02.07) и 6,4 °С (18.07). В середине июля планарии и личинки ручейников на этой станции не были обнаружены, в целом проба от 18 июля заметно богаче (табл. 1).

Станция 4 — литоральное Северное Дальнее нерестилище, расположено близ устья р. Выченкия (р. Северная). Грунт представлен галечником и песком с обрастаниями нитчаткой. Температура воды во время взятия проб (14:00 ч) колебалась от 4,8 °С (02.07) до 6,2 °С (22.07), пониженная температура, по сравнению с другими нерестилищами, была обусловлена значительным стоком талых вод. Биомасса бентоса испытывала значительные

колебания в течение июля. Так, массовое вылупление личинок хирономид отмечалось в середине июля, в третьей декаде их биомасса вдвое уменьшилась, что можно объяснить выеданием рыбами; доминирующим видом оставался *Cricotopus* aff. *algarum*. (табл. 1).

Станция 6 — литоральное нерестилище в зал. Гаврюшка, расположено восточнее м. Тугумынк, в открытом заливе близ места впадения р. Гаврюшки. Нерестилище длиной 1200 м, шириной 50 м (Островов, 1970). Грунт галечно-каменистый с обрастаниями и отдельными участками песка. Пробы брались трижды: 27.06, 12.07 и 28.07 на глубине 0,4–0,7 м при температуре 5,2 °С, 5,8 °С и 5,5 °С в 12:00–14:00 ч. Основными группами были хирономиды и олигохеты, биомасса хирономид в течение июля последовательно возрастала (табл. 1).

Станция 7 — литоральное нерестилище, расположенное близ устья р. Этамынк. Нерестилище длиной 750 м и шириной около 20 м расположено в прибойной зоне озера, грунт галечный с отдельными участками заиленного песка. Пробы отбирались 03.07 и 22.07 на глубине 0,3–0,4 м в 12:00–14:00 ч при температуре 6,9 °С и 9,1 °С. Среди литоральных нерестилищ на данном участке отмечена наиболее высокая температура. В пробах присутствовали хирономиды и олигохеты, остальные группы были представлены единично или отсутствовали (табл. 1).

Ключевые нерестилища

Станция 5 — ключевое нерестилище, расположенное на р. Средней с гравийным грунтом и заиленным песком. Проба бралась 22.07 в 15:00 ч на глубине 0,4 м. Прогрев воды был значительно выше озерной (12 °С). На этом ключевом нерести-

Таблица 1. Состав и биомасса (мг/м² (%)) бентоса на литоральных станциях оз. Курильского в 1974 г.
Table 1. The composition and biomass (mg/m² (%)) of benthos on the littoral stations of Kurile Lake in 1974

Станция Station	Дата Date	Состав бентоса / Benthos composition							Общая биомасса Total biomass
		Личинки хирономид Chironomid larvae	Олигохеты Oligochaetes	Личинки мух Fly larvae	Личинки ручейников Trochoptera larvae	Планарии Planaria	Клещи Hydracarina	Нематоды Nematodes	
1	29.06	1450 (71,4)	520 (25,6)	60 (93)	—*	—	—	—	2030
	14.07	2980 (71,3)	12 (0,2)	180 (4,3)	1008 (24,2)	+**	+	—	4180
3	02.07	1360 (100)	—	—	—	—	—	—	1360
	18.07	5250 (84,2)	730 (11,7)	250 (4,1)	—	—	+	+	6230
4	02.07	+	140 (100)	—	—	—	—	—	140
	14.07	1430 (50)	1230 (43)	48 (91,7)	—	100 (3,5)	—	52 (1,8)	2860
	22.07	690 (92)	60 (8)	—	—	—	—	—	750
6	27.06	270 (87,1)	40 (12,9)	+	—	+	—	+	310
	12.07	310 (88,6)	40 (11,4)	+	—	+	—	+	350
	28.07	480 (100)	—	+	—	+	—	+	480
7	03.07	150 (88,2)	20 (11,8)	—	—	—	—	—	170
	22.07	640 (49,6)	650 (50,4)	—	—	—	—	—	1290

*Отсутствие организма в пробе / No organism in the sample

**Единичное присутствие / Sporadic presence

лище наблюдалась наибольшая биомасса (15 200 мг/м²) за счет биомассы хирономид, доля олигохет составляла всего 0,45% общей биомассы (табл. 2).

Станция 8а — ключевое нерестилище в старице приустьевом участке р. Кирушутк. Грунт представлен пемзой галькой и заиленным песком. Пробы брались 12.07 и 22.07 на глубине 0,4–0,5 м при температуре 6,8 °С и 9,1 °С соответственно. Бентос отличался очень низкой биомассой и бедным составом с первоначальным преобладанием олигохет и последующим доминированием мелких хирономид (табл. 2).

Для сравнения величины биомассы на нерестилищах разного типа для сопоставимости использовали данные за вторую декаду июля (рис. 2).

Среди литоральных нерестилищ наибольшей величиной биомассы бентоса характеризовалось нерестилище Северное Ближнее (ст. 3). Далее — район истока р. Озерной (ст. 1) и нерестилище Северное Дальнее (ст. 4), низкая биомасса отмечалась в зал. Гаврюшка (ст. 6). На всех литоральных станциях основу биомассы составляли личинки хирономид. На нерестилищах в бух. Северной заметный вклад в формирование биомассы бентоса

внесли олигохеты, а в истоке р. Озерной — личинки ручейников.

Рассмотренные ключевые нерестилища диаметрально отличались друг от друга: нерестилище на р. Средней (ст. 5) характеризовалось минимальной биомассой бентоса, представленной единичными личинками хирономид, а на нерестилище на р. Кирушутк (ст. 8) отмечена максимальная биомасса бентоса. На обоих нерестилищах в основе биомассы были олигохеты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований, проведенных в 1974 г., впервые был охарактеризован качественный и количественный состав организмов бентоса на литоральных и ключевых нерестилищах Курильского озера.

Основу биомассы бентоса на протяжении двух летних месяцев как на литоральных, так и в большей степени на ключевых нерестилищах составляли личинки хирономид. На более прогреваемых и более заиленных (относительно других литоральных нерестилищ) нерестилищах в б. Северной заметный вклад в биомассу бентоса вносили олигохеты.

Таблица 2. Состав и биомасса бентоса на ключевых нерестилищах
Table 2. The composition and biomass of benthos on spring spawning grounds

Состав сообщества / Benthos composition	12.07.1974		22.07.1974	
	мг/м ² / mg/m ²	%	мг/м ² / mg/m ²	%
Станция 5 / Station 5				
Личинки хирономид / Chironomid larvae	—*	—	15 200	99,55
Олигохеты / Oligochaetes	—	—	70	0,45
Общая биомасса на ст. 5 / Total biomass on the station 5	—	—	15 270	100
Станция 8а / Station 8а				
Личинки хирономид / Chironomid larvae	10	1,6	220	100
Олигохеты / Oligochaetes	610	98,4	—	—
Общая биомасса на ст. 8 / Total biomass on the station 8	620	100	220	100

*В пробе не обнаружен / Not detected in the sample

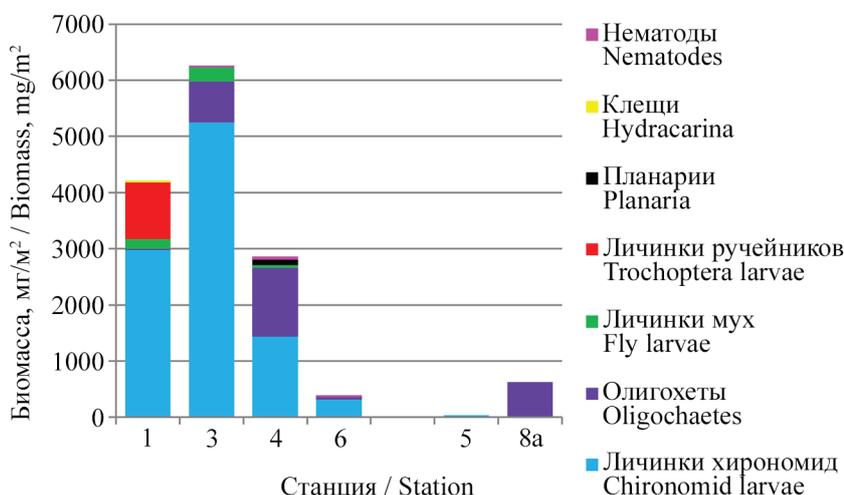


Рис. 2. Биомасса и структура биомассы бентоса на литоральных (станции 1, 3, 4, 6) и ключевых (станции 5 и 8а) нерестилищах оз. Курильского в середине июля 1974 г.
Fig. 2. Biomass and structure of benthos biomass on littoral (stations 1, 3, 4, 6) and spring-brook (stations 5 and 8a) spawning grounds of Kurile Lake in mid-July 1974

Значительная доля в биомассе бентоса личинок ручейников на станции в истоке р. Озерной связана с притоком этих реофильных организмов из речных стадий.

Вклад остальных животных в формирование биомассы бентоса на рассмотренных нерестилищах оз. Курильского был незначительным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенская Т.Л. 1995. Питание сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) на мелководье некоторых озер Камчатки // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 3. С. 145–147.

Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2001. Роль донной фауны беспозвоночных озера Курильское в питании молоди нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 518–524.

Егорова Т.В. 1967. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* Walbaum бассейна р. Озерной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 19 с.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне / Тр. Тихоокеанского Комитета. Т. IV. Курильское озеро. М.-Л.: АН СССР. 165 с.

Носова И.А. 1972. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере: Автореф. дис. ... канд биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.

Носова И.А. 1988. Биология и динамика численности *Daphnia longiremis* Sars в озере Курильском / Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток. ТИНРО. С. 38–50.

Носова И.А., Лепская Е.В. 2021. Особенности питания разновозрастной молоди нерки на литорали и в пелагиали озера Курильского (Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 63. С. 59–72.

Остроумов А.Г. 1970. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 78. Магадан. С. 17–32.

Павельева Е.Б., Ларионов Ю.В. 1979. Продукция органического вещества в оз. Курильском // Журнал общей биологии. Т. 15. № 5. С. 689–697.

Панкратова В.Я. 1970. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР. Diptera, Chironomidae = Tendipedidae. Л.: Наука. 344 с.

Селифоносов М.М. 1975. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 23 с.

Черновский А.А. 1949. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.-Л.: АН СССР. 186 с.

REFERENCES

Vvedenskaya T.L. Feeding of underyearlings of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walb.) in the shallow waters of some lakes in Kamchatka. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 1995, issue 3, pp. 145–147. (In Russian)

Vvedenskaya T.L., Travina T.N. Role of the benthic invertebrate fauna of Kurile Lake in the diet of juvenile sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Journal of ichthyology*, 2001, vol. 41, no. 4, pp. 518–524. (In Russian)

Yegorova T.V. *Osnovnyye zakonomernosti, opredelyayushchiye dinamiku chislennosti krasnoy Oncorhynchus nerka Walbaum basseyna r. Ozerney. Avtoreferat dissertatsii kand. biol. nauk* [The main regularities determining the population dynamics of the red *Oncorhynchus nerka* Walbaum in the basin of the river Ozerney. Abstract of the dissertation of Cand. biol. sciences]. Vladivostok, 1967, 19 p.

Krokhin E.M., Krogus F.V. Outline of Kurile Lake and the biology of the Red in its basin. *Trudy Pacific Committee*, 1937, vol. IV, 165 p. (In Russian)

Nosova I.A. *Biologiya, dinamika chislennosti i produktsiya Cyclops scutifer Sars v Kurilskom ozere. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Biology, population dynamics and production of *Cyclops scutifer* Sars in Kurile Lake. Abstract of the thesis dis. cand. biol. sciences]. Moscow: VNIRO, 1972, 25 p.

Nosova I.A. Biology and population dynamics of *Daphnia longiremis* Sars in Kurile Lake. *Problems of fertilization of salmon lakes in Kamchatka*. Vladivostok: TINRO, 1988, pp. 38–50. (In Russian)

Nosova I.A., Lepskaya E.V. Feeding habits of juvenile sockeye salmon of different ages in the Kurile Lake pelagial (Kamchatka) on the data for 1972. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2021, issue 63, pp. 59–72. (In Russian)

Ostroumov A.G. Results of aerial visual accounting and aerial photography of the Red Red and its spawn-

ing grounds in Kurile Lake. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 78, pp. 13–32. (In Russian)

Pavelyeva E.B., Larionov Yu.V. Production of organic matter in Kurile Lake. *Journal of General Biology*, 1979, vol. 15, no. 5, pp. 689–697.

Pankratova V.Ya. *Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Orthoclaadiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Opredeliteli po faune SSSR* [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Orthoclaadiinae of the fauna of the USSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Identifiers for the fauna of the USSR]. Vol. 102. Leningrad: Nauka, 1970, pp. 1–344.

Статья поступила в редакцию: 29.10.2021

Одобрена после рецензирования: 17.10.2021

Статья принята к публикации: 06.12.2021

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ *DAPHNIA LONGIREMIS* SARS В ПЕЛАГИАЛИ КУРИЛЬСКОГО ОЗЕРА В УСЛОВИЯХ СТРУКТУРНОЙ ПЕРЕСТРОЙКИ ФИТОПЛАНКТОНА

Е.В. Лепская, Т.В. Бонк



Зав. лаб., к. б. н.; зав. сектором; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya@list.ru

ОЗ. КУРИЛЬСКОЕ, *DAPHNIA LONGIREMIS*, СПЕКТР И ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ, ФИТОПЛАНКТОН, ВИДОВАЯ СТРУКТУРА, СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА, ПОРОГОВАЯ БИОМАССА

Прямыми наблюдениями изучено питание *Daphnia longiremis* Sars в оз. Курильском (Южная Камчатка) в условиях структурной перестройки фитопланктона в 2008 г. Спектр питания дафний отражает изменения видовой структуры фитопланктона. Интенсивность потребления дафниями фитопланктона, сформированного на 99,8% диатомовыми водорослями, зависит от биомассы фитопланктона. Предполагается, что при значениях биомассы фитопланктона (планктонных диатомей) менее 48 мгС/м³ дафнии испытывают дефицит пищи, если он не компенсируется планктонными бактериями и детритом.

SPECIFICS OF PELAGIC FEEDING BY *DAPHNIA LONGIREMIS* SARS IN THE KURILE LAKE IN TERMS OF STRUCTURAL TRANSFORMATION OF PHYTOPLANKTON

Ekaterina V. Lepskaya, Tatyana V. Bonk

Head of Lab., Ph. D. (Biology); Head of section; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO") 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Ph., fax: +7 (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya@list.ru

KURILE LAKE, *DAPHNIA LONGIREMIS*, FEEDING INTENSITY AND FOOD SPECTRUM, PHYTOPLANKTON, SPECIES STRUCTURE, SEASONAL DYNAMICS, THRESHOLD BIOMASS

Direct observations were used to study feeding by *Daphnia longiremis* Sars in the Kurile Lake (South Kamchatka) in terms of structural transformation of phytoplankton in 2008. Spectrum of the daphnia's food reflects transformations in phytoplankton species structure. Daphnia's consumption intensity of phytoplankton, where 99.8% were diatom cells, depends on the phytoplankton biomass. It is suggested, that daphnias meet deficient in food when the values of the phytoplankton (plankton diatoms) biomass are less than 48 mgC/m³ and no compensation of plankton bacteria or detritus.

Автотрофные компоненты планктона, в числе которых состоят и планктонные микроводоросли, напрямую (пастбищное питание) или через микробильную петлю обеспечивают пищей планктонных животных, в частности ракообразных.

В оз. Курильском в зоопланктонном сообществе численно и по биомассе доминирует веслоногий рачок *Cyclops scutifer* Sars. Второй по численности вид — представитель ветвистоусых ракообразных *Daphnia longiremis* Sars (Миловская, Бонк, 2004; Бонк, Травин, 2008). Эти два рачка формируют кормовую базу молоди нерки во время ее пресноводного нагула (Носова, 1986, 1988).

Ранее проведенные исследования питания показали, что дафнии — это типичные планктонные фильтраторы. Основу пищи рачков составляют фитопланктон, бактерии, детрит, а также простейшие (Монаков, 1998). Установлено, что пресновод-

ные фильтраторы способны дробить колонии водорослей (Крючкова, Рыбак, 1980; Крючкова, 1989).

Питание доминирующего в планктоне озера циклопа исследовано довольно подробно (Монаков и др., 1972; Носова, 1972; Лепская, Бонк, 2004, 2007; Лепская и др., 2005), тогда как о питании дафний, в частности о роли фитопланктона в нем, известно гораздо меньше.

Так, И.А. Носова считала, что кормовая база дафний в оз. Курильском ограничена бактериопланктоном и растительным детритом (Носова, 1986). Не располагая сведениями о пищевой обеспеченности дафний в озере, И.А. Носова использовала данные о сезонной динамике биомассы мелозиры (= *Aulacoseira subarctica*), предположив, что существует прямая связь этого показателя с продукцией бактериопланктона и обилием взвешенного органического вещества (Носова, 1988).

Сравнение внутригодовой динамики роста дафний, их средней плодовитости с биомассой мезозоиры показало, что максимальные суточные приросты дафний совпадали с периодами повышения их плодовитости и соответствовали изменениям биомассы мезозоиры (Носова, 1988).

Л.В. Миловская пришла к выводу, что трофический фактор сильно влияет на плодовитость дафний в оз. Курильском. При этом трофические условия дафний оз. Курильского автор оценивала с одной стороны по поступлению карбоната фосфора (предполагая, что чем выше приток фосфора с рыбой, тем лучше развит бактериопланктон), с другой — по биомассе *Aulacoseira subarctica* из сетных проб (Миловская, 2015). В этой же работе есть упоминание о нахождении в кишечниках дафний обломков *Aulacoseira*, иногда в большом количестве. Однако вышеупомянутые авторы не проводили оценку роли непосредственно фитопланктона в питании дафний оз. Курильского.

Исходя из этого, цель настоящей работы — исследование питания планктонных ракообразных *D. longiremis* оз. Курильского в условиях сезонных изменений флористической и видовой структуры фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования питания дафний оз. Курильского отбирали из проб зоопланктона, собранных сетью Джели (диаметр входного отверстия 18 см, шаг ячеек фильтрующего конуса 90 мкм) 22 апреля, 15 июля, 30 августа и 19 сентября 2008 г. на стандартной станции в центре озера. Основанием для выбора стало различие проб за указанные даты по видовой структуре фитопланктона. Всего было исследовано 4 зоопланктонные пробы, в которых протестировано 82 взрослые особи *D. longiremis* приблизительно одного размера средней массой 0,061 мг.

Для изучения состава пищи просматривали кишечники рачков, предварительно выделенные из тщательно промытых в дистиллированной воде особей. Образцы на предметном стекле фиксировали в пламени спиртовки, помещали в оптическую среду “Mountmedia” с коэффициентом преломления 1,7 и просматривали в световом микроскопе “Olympus” при 40-кратном и 100-кратном увеличении. Для получения репрезентативных выборок, как правило, просматривали не менее 20 экземпляров дафний. При исследовании питания дафний методом прямого подсчета пищевых частиц в ки-

шечнике возникли некоторые трудности. Стенки кишечника у дафний плохо просветлялись при приготовлении препаратов. Плотное сбитое содержимое кишечника также иногда недостаточно хорошо просветлялось, в связи с чем учет пищевых частиц был неполным. В кишечниках дафний большинство створок диатомей находили в виде мелких обломков, что затрудняло подсчет количества потребленных организмов, но не мешало таксономической идентификации обнаруженных микроводорослей. Бесструктурная масса в хорошо просветленных кишечниках была определена как детрит.

Пищевой спектр дафний характеризовали по частоте встречаемости пищевого объекта, подразумеваемая под этим количество рачков, в которых был найден конкретный пищевой объект, или долю таких рачков (в %) от количества накормленных особей.

Интенсивность питания фитопланктоном характеризовали величиной индекса потребления, рассчитанного для планктонных водорослей:

$$f = \frac{w \times 10000}{W},$$

где f — индекс потребления; w — восстановленная масса пищевого комка; W — масса организма (Методическое пособие., 1974). Масса дафний вычислена согласно весу отдельных размерных групп, рассчитанных И.И. Куренковым (Куренков, 1970). Массу пищевого комка рассчитывали исходя из клеточных объемов водорослей, найденных в кишечнике (табл. 1), с учетом их количества.

Видовую структуру фитопланктона оценивали по индексу разнообразия Шеннона (H), который рассчитывали по формуле:

$$H = \frac{-\sum n_i}{N \ln \left(\frac{n_i}{N} \right)},$$

где n_i — оценка значимости каждого вида, N — сумма оценок значимости (Одум, 1986).

Численность и биомассу фитопланктона определяли методом прямого счета, принятым для фитопланктона камчатских озер (Сорокин, Павельева, 1972), в пробах воды, отобранных в те же даты и на той же станции, что и зоопланктон, батометром с 12 горизонтов в слое 0–200 м.

Количественные характеристики фитопланктона рассчитали как средневзвешенные значения для слоя 0–200 м, в котором обитает большая часть популяции *Daphnia longiremis* озера (Миловская, 2015; Бонк, 2018).

Таблица 1. Клеточные объемы (V , $\mu\text{м}^3$) диатомовых водорослей, найденных в пище дафний и в планктоне оз. Курильского в 2008 г.

Table 1. Volumes of diatom cells (V , $\mu\text{м}^3$) observed in daphnias or in the plankton in the Kurile Lake in 2008

Таксон / Taxon	V	Таксон / Taxon	V
<i>Aulacoseira subarctica</i>	476	<i>Synedra cf. tenera</i>	28
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	972	<i>Synedra ulna</i>	170
<i>Stephanodiscus</i> sp.	109	<i>Synedra</i> sp.	25
<i>Cyclotella tripartita</i>	240	<i>Ahnanthes</i> sp.	100
<i>Cyclotella pseudostelligera</i>	39	<i>Diatoma elongatum</i>	320
<i>Fragilaria capucina</i>	94	<i>Nitzschia</i> sp.	100
<i>F. intermedia</i>	94	<i>Navicula</i> sp.	110
<i>Fragilaria</i> sp.	192	<i>Cymbella</i> sp.	150
<i>Stausosira construens</i>	52	<i>Gomphonema</i> sp.	110
<i>Synedra cf. tabulata</i>	91	<i>Cocconeis placentula</i>	90

Биомасса фитопланктона приведена в углеродных единицах. Содержание органического углерода в клетках принимали равным 0,1 (Бульон, 1983).

Видовые названия приняты в соответствии с видовым списком водорослей оз. Курильского (Лепская, 2002).

Для математической обработки данных использовали программу Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовая структура фитопланктона

Видовая структура фитопланктона в 2008 г. изменялась от весны к осени (рис. 1).

В апреле в фитопланктоне численно доминировали диатомеи рода *Stephanodiscus*. При этом доминантным по численности видом был мелко-

клеточный *Stephanodiscus* sp., а крупноклеточный *S. alpinus* занимал субдоминантное положение при численности (232 кл./мл), втрое меньшей *Stephanodiscus* sp. (648 кл./мл) и вдвое — *A. subarctica* (466 кл./мл).

В июле в фитопланктоне доминирующим по численности видом стала *A. subarctica* (1173 кл./мл), субдоминантом первого порядка — *S. alpinus* (817 кл./мл), второго — *C. tripartita* (110 кл./мл), *Stephanodiscus* sp. в пробах фитопланктона найден не был.

В августе видовая структура фитопланктона значительно усложнилась. В планктоне численно доминировала *C. tripartita* (942 кл./мл). *A. subarctica* заняла положение субдоминанта первого порядка (653 кл./мл). В это же время резко возросла численность «недиатомовых» (333 кл./мл), *Fragilaria-*

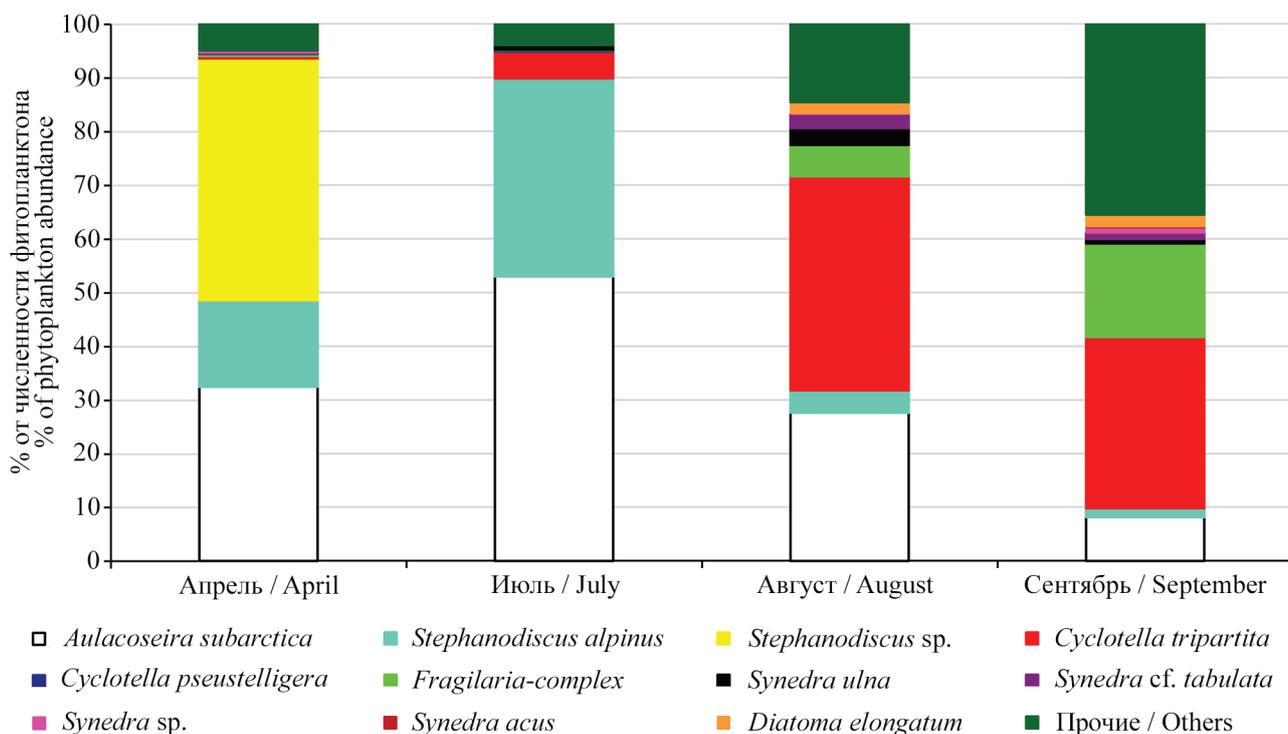


Рис. 1. Видовая структура фитопланктона центральной пелагиали оз. Курильского в 2008 г.

Fig. 1. The structure of the phytoplankton species in central pelagial of the Kurile Lake in 2008

complex (137 кл./мл), *S. ulna* (74 кл./мл), *S. cf. tabulata* (63 кл./мл), *D. elongatum* (48 кл./мл). Наряду с этим численность *S. alpinus*, доминировавшего ранее, уменьшилась в 10 раз и составила 98 кл./мл.

В сентябре видовая структура фитопланктона вновь изменилась. Численность диатомовых, среди которых доминировала *C. tripartita* (905 кл./мл), была сравнима с численностью «недиатомовых» (977 кл./мл). В группу субдоминантов первого порядка входили *Fragilaria*-complex (493 кл./мл) и *A. subarctica* (231 кл./мл). Численность *D. elongatum* увеличилась до 61 кл./мл, а *S. alpinus* — уменьшилась вдвое по сравнению с августом и составила 46 кл./мл. Меньше в планктоне стало также представителей рода *Synedra*, особенно крупноклеточного вида *S. ulna* (25 кл./мл). При этом в заметном количестве (28 кл./мл) появилась мелкая, как правило прикрепленная пучками к детритным комочкам, *Synedra* sp.

Индекс Шеннона, характеризующий в нашем случае видовое разнообразие фитопланктона, был минимальным весной и максимальным в августе (табл. 2).

Пик биомассы при наименьшем разнообразии фитопланктона пришелся на июль.

Пищевой спектр

Для циклопов оз. Курильского показано, что частота встречаемости пищевых объектов, которую оценивали по количеству рачков (или их доли от общего количества рачков с пищей), независимо от числа конкретной пищевой частицы (целые створки или панцири диатомовых или их фрагменты), найденной в пищеварительном тракте, отражает видовую структуру планктонного альгоценоза (Лепская, Бонк, 2007). В литературе есть

данные, что для дафний это утверждение также верно (Монаков, 1998).

Весной, летом и осенью постоянным компонентом пищи дафний были диатомовые водоросли *A. subarctica*, *S. alpinus* и *C. tripartita*. Частота встречаемости *A. subarctica* была максимальной в июле, когда она численно доминировала в фитопланктоне (рис. 1). Частота встречаемости *S. alpinus*, напротив, была максимальной в моменты его низкой численности в апреле и августе. У 16% дафний он также был обнаружен и в сентябре, когда доля его в фитопланктоне не превышала 2%. *C. tripartita* присутствовала в кишечниках 80% дафний в августе и сентябре, когда этот вид диатомовых доминировал по численности. В апреле и июле частота встречаемости этой диатомеи у дафний была заметно меньше: 11 и 51% соответственно. В течение всего периода наблюдений дафнии потребляли представителей родов *Fragilaria* и *Synedra*, хотя и понемногу (рис. 2–6).

В апреле численно доминировавший в фитопланктоне *Stephanodiscus* sp. был отмечен у 25% питающихся дафний. В середине и конце лета, а также в начале осени этот вид диатомовых у рачков не был обнаружен. Сезонный характер носило также потребление дафниями диатомовой водоросли *D. elongatum*, которая была найдена у 29% рачков в июле, когда в планктоне (батометрические пробы) ее не отмечали, и в августе при численности 48 кл./мл. Вероятно, в середине лета этот вид диатомовых только начал развиваться в ограниченном водном слое и не попал в пробы при батометрическом облове. Тогда как дафнии, совершая активные вертикальные миграции в толще воды от поверхности до 200 м, осваивали новые кормовые объекты раньше, чем последние в массе распространялись в толще воды.

Таблица 2. Некоторые параметры, характеризующие среду обитания, фитопланктон и питание дафний в оз. Курильском в 2008 г.

Table 2. Some of indices characterizing environment, phytoplankton and feeding by *Daphnia* in the Kurile Lake in 2008

Параметр / Index	Месяц / Month			
	Апрель April	Июль July	Август August	Сентябрь September
Индекс Шеннона Shannon Diversity Index	1,27	1,05	1,63	1,60
Биомасса фитопланктона, мгС/м ³ Phytoplankton biomass, mgC/m ³	52,2	141,0	77,1	48,4
Температура воды, средняя для слоя 0–200 м Water temperature, averaged in the layer 0–200 m	3,2	4,2	4,6	5,2
Относительное количество дафний с пустым кишечником, % Relative number of <i>Daphnia</i> with empty intestine, %	8	13	15	24
Количество таксонов в пище дафний, шт. Number of taxa in the food of <i>Daphnia</i> , pices.	12	8	15	6
Индекс потребления, ‰ Index of consumption	25	41	14	4,9

Количество таксонов микроводорослей в пище дафний изменялось в течение сезона наблюдений (табл. 2).

Их максимальное количество отмечено в августе, когда видовое разнообразие фитопланктона было наибольшим в летний период (рис. 1, табл. 2). Примечательно, что в апреле при незначительном видовом разнообразии фитопланктона в пище дафний помимо массовых для этого времени таксонов микроводорослей были найдены редко отмечаемые в пробах диатомовые из родов *Cocconeis*, *Navicula*, *Amphora*. В июле пища дафний состояла преимущественно из водорослей, составлявших в это время структурообразующий комплекс фитопланктона (рис. 1, табл. 2).

Минимум (6) таксонов микроводорослей в пище дафний в сентябре при большом разнообразии фитопланктона, объясняется, вероятно, снижением его биомассы до сезонного минимума (табл. 2).

Интенсивность питания (накормленность)

Интенсивность питания, как и показатель успешного потребления пищи, можно оценить по индексу потребления.

В сезонной динамике индекса потребления планктонных водорослей дафниями прослеживалась прямая зависимость

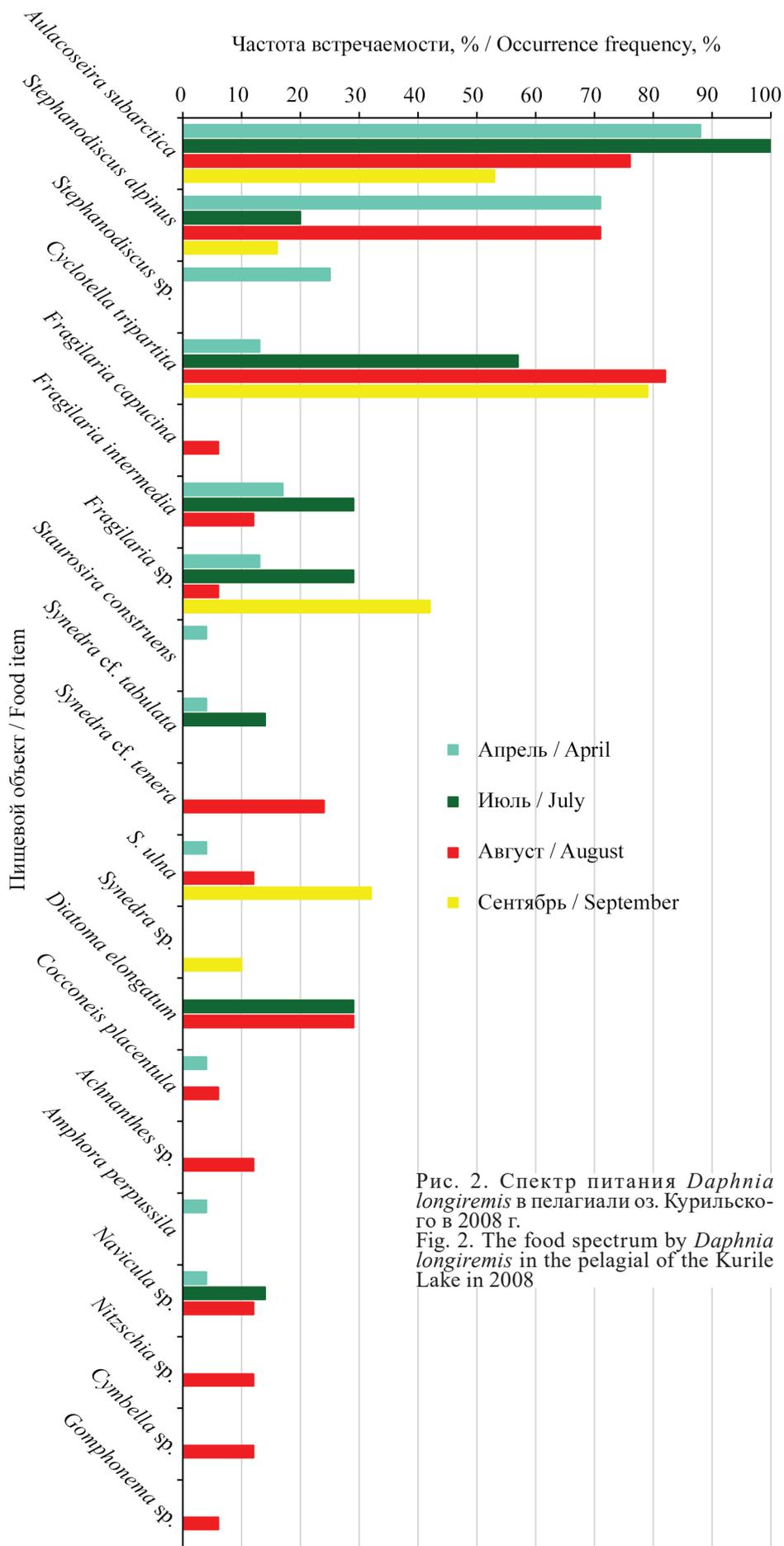


Рис. 2. Спектр питания *Daphnia longiremis* в пелагиали оз. Курильского в 2008 г.
Fig. 2. The food spectrum by *Daphnia longiremis* in the pelagial of the Kurile Lake in 2008

от биомассы фитопланктона (рис. 7А). Наиболее интенсивно дафнии потребляли фитопланктон при его максимальной биомассе в июле (табл. 2).

При этом усложнение структуры и, соответственно, увеличение видового разнообразия фитопланктона, которое сопровождалось уменьшением биомассы планктонных водорослей, демонстрирует обратное влияние на интенсивность потребления

фитопланктона дафниями. Что наглядно иллюстрируется обратной зависимостью величины индекса потребления от значений индекса Шеннона (рис. 7Б).

Интенсивность потребления диатомового планктона снижалась по мере прогрева озера. Однако это снижение пищевой активности кажущееся, так как одновременно с увеличением температуры воды снижалась биомасса фитопланктона,



Рис. 3. Кишечник дафнии, заполненный фрагментами колоний *Aulacoseira subarctica*
 Fig. 3. Daphnia's intestinum, filled by fragments of the colonies of *Aulacoseira subarctica*

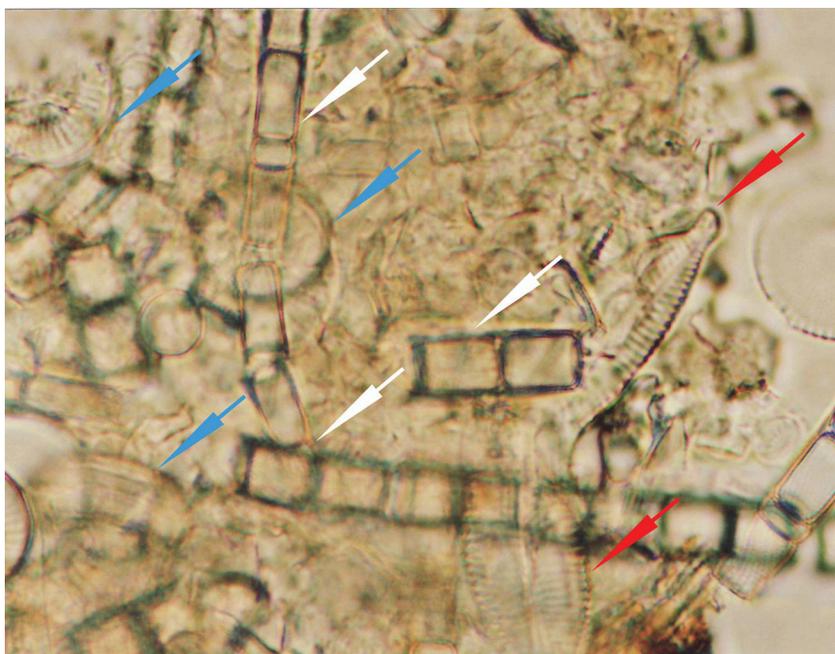


Рис. 4. Фрагмент кишечника дафнии. Стрелками указаны диатомовые водоросли: голубыми — *S. alpinus*, белыми — части колоний *A. subarctica*, красными — *Navicula* sp.
 Fig. 4. The fragment of daphnia's intestinum. Colored arrows mark diatom cells: blue — *S. alpinus*, white — parts of the colonies of *A. subarctica*, red — *Navicula* sp.

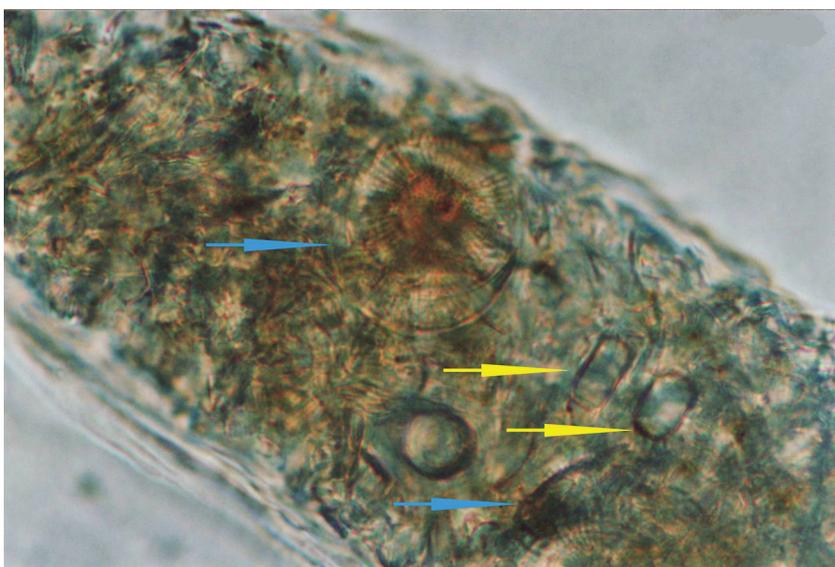


Рис. 5. Фрагмент кишечника дафнии, желтыми стрелками указан *Stephanodiscus* sp., голубыми — *S. alpinus*
 Fig. 5. The fragment of daphnia's intestinum, yellow arrows mark *Stephanodiscus* sp., blue — *S. alpinus*

которая формировалась на 99,8% диатомовыми водорослями.

По нашим данным, при минимальном значении биомассы фитопланктона (в нашем случае это 48 мгС/м^3) отмечен не только максимум рачков с пустыми кишечниками, в которых отсутствовали не только фрагменты диатомей, но и бесструктурная масса, отнесенная нами к детриту, но также минимальное значение индекса потребления фитопланктона (табл. 2). Вероятно, в сентябре 2008 г. пищевые потребности дафний в полной мере не удовлетворялись не только фитопланктоном, но и бактериально-детритным комплексом.

Величину биомассы фитопланктона 48 мгС/м^3 , сформированного диатомовыми водорослями, можно для популяции дафний оз. Курильского принять как пороговую, ниже которой трофические условия развития этих планктонных рачков в оз. Курильском характеризуются как неблагоприятные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Спектр питания дафний в оз. Курильском отражает изменения видовой структуры фитопланктона, который в этом водоеме формируется диатомовыми водорослями. Малочисленные или распреде-

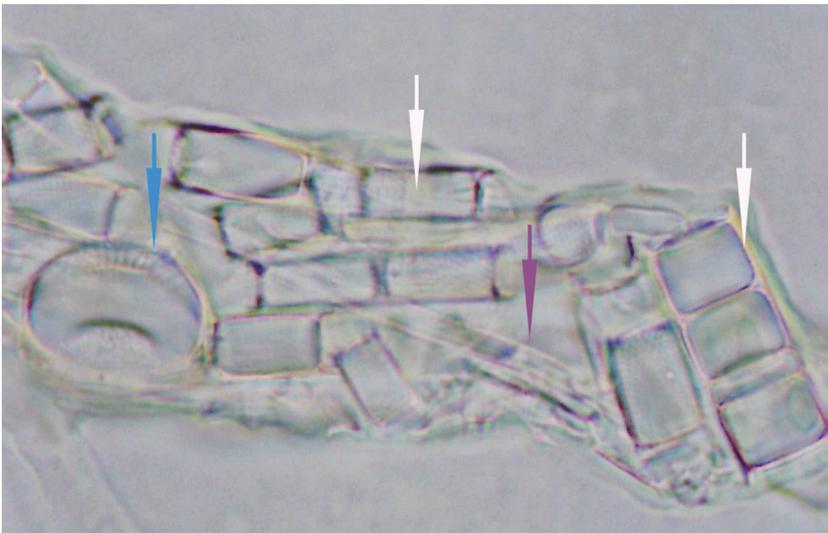


Рис. 6. Фрагмент кишечника дафнии. Белыми стрелками указаны части колоний *A. subarctica*, голубой — *S. alpinus*, фиолетовой — *Synedra cf. tenera*

Fig. 6. The fragment of daphnia's intestine. White arrows mark parts of the colonies of *A. subarctica*, blue — *S. alpinus*, violet — *Synedra cf. tenera*

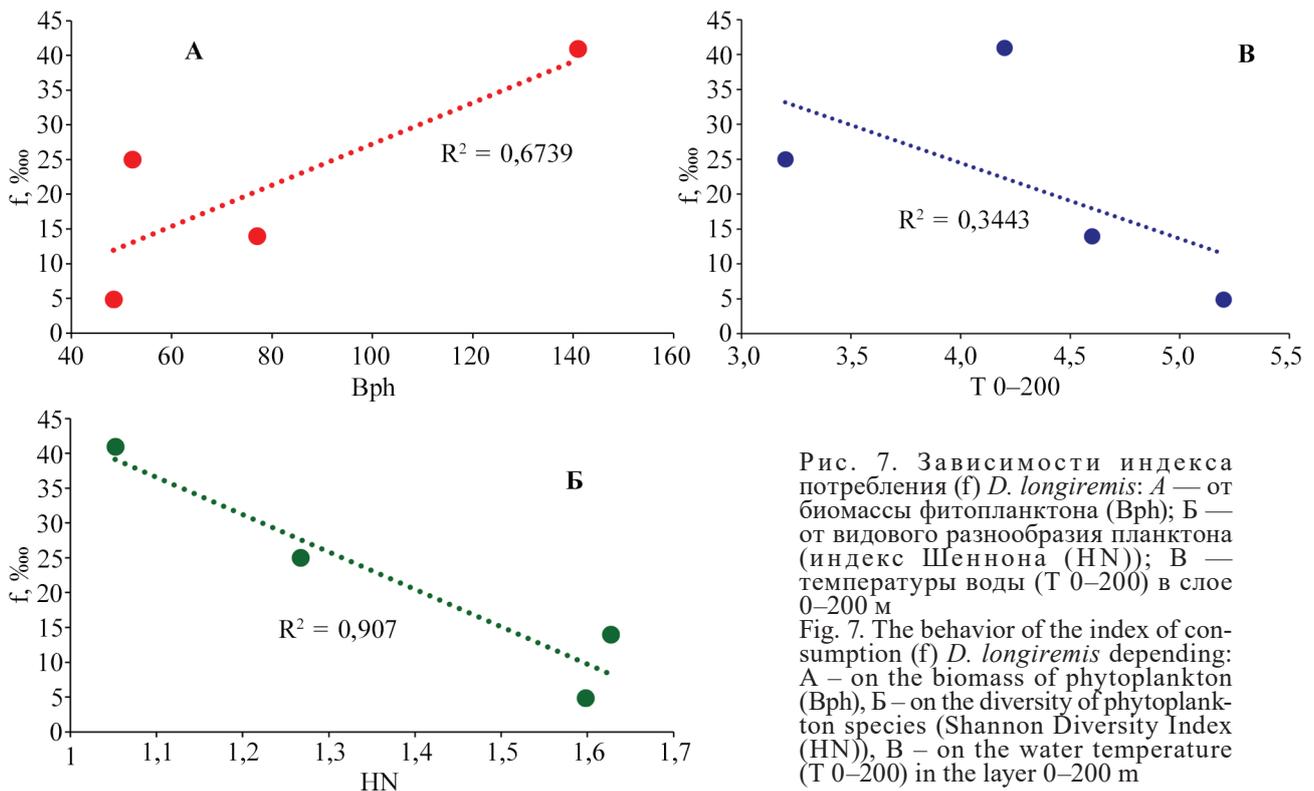


Рис. 7. Зависимости индекса потребления (f) *D. longiremis*: А — от биомассы фитопланктона (Bph); Б — от видового разнообразия планктона (индекс Шеннона (HN)); В — температуры воды (Т 0–200) в слое 0–200 м

Fig. 7. The behavior of the index of consumption (f) *D. longiremis* depending: А — on the biomass of phytoplankton (Bph), Б — on the diversity of phytoplankton species (Shannon Diversity Index (HN)), В — on the water temperature (Т 0–200) in the layer 0–200 m

ляющиеся в толще воды компактными скоплениями виды диатомей могут встречаться в пище дафний с относительно высокой частотой, но при этом не быть обнаруженными в планктонных пробах, отобранных батометром.

Интенсивность потребления водорослей дафниями в оз. Курильском зависит от биомассы фитопланктона при условии, что ее формируют диатомеи, и не зависит от прогрева воды. При значениях биомассы фитопланктона менее 48 мгС/м³ трофические условия популяции дафний в оз. Курильском можно оценить как неблагоприятные, если недостаток фитопланктона не компенсируется бактериально-детритным комплексом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бонк Т.В. 2018. Вертикальное распределение пелагических ракообразных в оз. Курильское в начале лета 2017 г. / Тез. III Междунар. конф. «Актуальные проблемы планктонологии» (24–28 сентября 2018 г., Зеленоградск, Калининградская обл.). С. 31–32.
- Бонк Т.В., Травин С.А. 2008. Питание пелагической молоди нерки в озере Курильском в 2005 г. (Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Сб. докл. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 279–283.
- Бульон В.В. 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука. 150 с.
- Крючкова Н.М. 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука. 124 с.
- Крючкова Н.М., Рыбак В.Х. 1980. К вопросу о взаимоотношениях фито- и зоопланктона / Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: Зоологич. ин-т АН СССР. С. 19–29.
- Куренков И.И. 1970. Биологический цикл и продукция *Daphnia longiremis* Sars в оз. Дальнем. Петропавловск-Камчатский. Архив КамчатНИРО. 52 с.
- Лепская Е.В. 2002. Особенности фито- и микропланктонного сообщества озера Курильское во второй половине 90-х годов XX века // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Сб. научн. тр. КамчатНИРО. Вып. 6. С. 55–66.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В. 2004. Влияние качества и количества пищи на рост и размножение *Cyclops scutifer* Sars в озере Курильское (Камчатка) / Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Матер. Междунар. конф. (6–9 сентября 2004 г., Петрозаводск, Республика Карелия). Петрозаводск. С. 82.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В. 2007. Спектр питания *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda) в лососевых нерестово-нагульных озерах Курильское и Паланское (Камчатка) // Биология внутренних вод. № 1. С. 13–22.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В., Носова И.А. 2005. К вопросу о пищевом поведении планктонного рачка *Cyclops scutifer* Sars озера Курильское (Камчатка) // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Матер. Междунар. науч. конф. (отв. ред. А.Б. Ручин). Саранск: Изд-во Мордовского ун-та. С. 132–133.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Миловская Л.В. 2015. Формирование численности *Daphnia longiremis* Sars в оз. Курильском (Южная Камчатка) / Сб. Матер. I Всерос. науч. конф. «Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов», посвящ. 100-летию со дня рожд. И.И. Куренкова (7–9 октября 2015 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 51–58.
- Миловская Л.В., Бонк Т.В. 2004. Состояние пелагического зоопланктонного сообщества озера Курильское в фертилизационный и постфертилизационный периоды (1980–2000 гг.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 7. С. 94–102.
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Типография Россельхозакадемии. 321 с.
- Монаков А.В., Носова И.А., Сорокин Ю.И. 1972. О питании *Cyclops scutifer* // Биология внутренних вод: Инф. бюллетень. Вып. 13. С. 27–31.
- Носова И.А. 1972. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Носова И.А. 1986. Межгодовые изменения в пелагическом планктоне озера Курильского. К проблеме фертилизации / Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: ДВГУ. С. 83–87.
- Носова И.А. 1988. Биология и динамика численности *Daphnia longiremis* Sars в озере Курильском / Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 38–50.
- Одум Ю. 1986. Экология: в 2-х т. Т. 2. М.: Мир. 376 с.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б. 1972. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 23 (26). С. 24–38.

REFERENCES

- Bonk T.V. Vertical distribution of pelagic crustaceans in Kurile Lake in early summer 2017. *III International Conference "Frontiers in Plankton Research". Abstracts*. Kaliningrad: AtlantNIRO, 2015, 236 p. (In Russian)
- Bonk T.V., Travin S.A. Feeding by pelagic juvenile sockeye salmon in Kurile Lake in 2005 (Kamchatka). *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2008, issue 4, pp. 279–283. (In Russian)
- Bouillon V.V. *Pervichnaya produktsiya planktona vnutrennikh vodoyemov* [Primary production of plankton in inland waters]. Leningrad: Science, 1983, 150 p.
- Kryuchkova N.M. *Troficheskiye vzaimootnosheniya zoo- i fitoplanktona* [Trophic relationships between zoo- and phytoplankton]. Moscow: Nauka, 1989, 124 p.
- Kryuchkova N.M., Rybak V.Kh. On the question of the relationship between phyto- and zooplankton. *Trophic relationships of freshwater invertebrates*. Leningrad: Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, 1980, pp. 19–29.
- Kurenkov I.I. *Biologicheskiy tsikl i produktsiya Daphnia longiremis Sars v oz. Dalnem* [Biological cycle and production of *Daphnia longiremis* Sars in the Lake Dalnye]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Arkhiv KamchatNIRO, 1970, 52 p.
- Lepskaya E.V. Features of the phyto- and microplankton community of Kurile Lake in the second half of the 1990s. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2002, vol. 6, pp. 55–66. (In Russian)
- Lepskaya Ye.V., Bonk T.V. Influence of food quality and quantity on the growth and reproduction of *Cyclops scutifer* Sars in Kurile Lake (Kamchatka). *Modern problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms*. Mater. International conf. (September 6–9, 2004, Petrozavodsk, Republic of Karelia). Petrozavodsk, 2004, 82 p.
- Lepskaya Ye.V., Bonk T.V. Feeding Spectrum of *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda) in Salmon Spawning and Foraging Kurile and Palanskoye Lakes (Kamchatka). *Inland Water Biology*, 2007, no. 1, pp. 13–22. (In Russian)
- Lepskaya E.V., Bonk T.V., Nosova I.A. On the issue of the feeding behavior of the planktonic crustacean *Cyclops scutifer* Sars of Kurile Lake (Kamchatka). *Actual problems of ecological physiology, biochemistry and genetics of animals*. Mater. International scientific conf. (responsible editor A.B. Ruchin). Saransk: Publishing House of the Mordovian University, 2005, pp. 132–133. (In Russian)
- Metodicheskoye posobiye po izucheniyu pitaniya i pishchevykh odnosheniy ryb v yestestvennykh usloviyakh* [Methodical manual for the study of nutrition and nutritional relations of fish in natural conditions]. Moscow: Nauka, 1974, 254 p.
- Milovskaya L.V. Formation of the abundance of *Daphnia longiremis* Sars in Kurile Lake (South Kamchatka). *Sat. Mater. I All-Russian scientific conf. "The current state and methods of studying the ecosystems of inland waters"*, dedicated 100th anniversary of the birth. I.I. Kurenkov (October 7–9, 2015). Petropavlovsk-Kamchatskiy: KamchatNIRO, 2015, pp. 51–58. (In Russian)
- Milovskaya L.V., Bonk T.V. State of pelagic zooplankton community in Kurile Lake during fertilization and post fertilization periods (1980–2000). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2004, vol. 7, pp. 94–102. (In Russian)
- Monakov A.V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of freshwater invertebrates]. Moscow, 1998, 321 p.
- Monakov A.V., Nosova I.A., Sorokin Yu.I. On the feeding of *Cyclops scutifer*. *Biology of inland waters. News bulletin*, 1972, issue 13, pp. 27–31. (In Russian)
- Nosova I.A. *Biologiya, dinamika chislennosti i produktsiya Cyclops scutifer Sars v Kurilskom ozere*. *Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Biology, population dynamics and production of *Cyclops scutifer* Sars in Kurile Lake. Abstract of the thesis dis. cand. biol. sciences]. Moscow: VNIRO, 1972, 25 p.
- Nosova I.A. Interannual changes in the pelagic plankton of Kurile Lake. *To the problem of fertilization*. Comprehensive studies of Kurile Lake. Vladivostok: FEGU, 1986, pp. 83–87. (In Russian)
- Nosova I.A. Biology and population dynamics of *Daphnia longiremis* Sars in Kurile Lake. *Problems of fertilization of salmon lakes in Kamchatka*. Vladivostok: TINRO, 1988, pp. 38–50. (In Russian)
- Odum Yu. *Ekologiya* [Ecology]. Vol. 2. Moscow: Mir, 1986, 376 p.
- Sorokin Yu.I., Paveleva E.B. On the quantitative characteristics of the ecosystem of the pelagial of Lake Dalnego in Kamchatka. *Trudy IBVV AN USSR*, 1972, issue 23 (26), pp. 24–38. (In Russian)

Статья поступила в редакцию: 20.10.2021

Одобрена после рецензирования: 29.10.2021

Статья принята к публикации: 03.12.2021

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ РАЗНОВОЗРАСТНОЙ МОЛОДИ НЕРКИ НА ЛИТОРАЛИ И В ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА КУРИЛЬСКОГО (КАМЧАТКА) ПО МАТЕРИАЛАМ 1967 И 1972 Г.

И.А. Носова*, Е.В. Лепская



* К. б. н., с 1972 по 1987 гг. — ст. н. с. Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») Зав. лаб., к. б. н.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18 Тел.: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya.e.v@kamniro.ru

КУРИЛЬСКОЕ ОЗЕРО, ЛИТОРАЛЬНАЯ И ПЕЛАГИЧЕСКАЯ МОЛОДЬ НЕРКИ, ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ

Проведено изучение питания разновозрастных сеголетков нерки в период литорального нагула в летне-осенний период 1972 г. на озерных и речных станциях. Также исследовали питание двух- и трехлетков нерки, выловленных в пелагиали. Установлено, что в питании молоди нерки из оз. Курильского возрастных групп 0+, 1+, 2+ как на литорали, так и в пелагиали постоянным и преобладающим компонентом был планктонный рачок *Cyclops scutifer*, доля которого составляла 33,3–99,6% от массы пищевого комка, количество съеденных рачков достигало 1700 экз. на 1 желудок. Молодь нерки питалась циклопами всех стадий развития, но с ростом молоди в питании возрастала доля организмов более крупного размера (копеподитов поздних стадий развития, половозрелых особей). Прочие пищевые компоненты были представлены личинками хирономид, которые имели наибольшее значение в питании сеголетков размером 26–30 мм, куколками хирономид и имаго воздушных насекомых. Накормленность сеголетков в озерной литорали (величина ИНЖ), состав их спектров питания свидетельствуют о том, что кормовые условия в различных местах обитания неоднородны.

FEEDING HABITS OF JUVENILE SOCKEYE SALMON OF DIFFERENT AGES IN THE KURILE LAKE PELAGIAL (KAMCHATKA) ON THE DATA FOR 1967 AND 1972

Irina A. Nosova*, Ekaterina V. Lepsкая

*Ph. D. (Biology); from 1972 to 1987 — Senior Scientist of Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO) Head of Lab., Ph. D. (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”) 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18 Ph.: +7 (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya.e.v@kamniro.ru

KURILE LAKE, LITTORAL AND PELAGIC JUVENILE SOCKEYE SALMON, FEEDING HABITS

A study was made of the nutrition of different-sized sockeye salmon underyearlings during the littoral feeding period in the summer-autumn period of 1972 on lake and river habitats. Diet of 2- and 3-year-old sockeye salmon individuals sampled in pelagic zone was analyzed also. It was found, that permanent and dominating component in the diet of the age groups 0+, 1+ and 2+ of juvenile sockeye salmon in the littoral and pelagic zones of Kurile Lake was plankton crustacean *Cyclops scutifer*: up to 1700 individuals per one stomach, making 33.3–99.6% of the stomach content. Juvenile sockeye salmon were feeding on the cyclops of various ontogenetic stages, the bigger were juvenile sockeye salmon individuals, the higher was the part of large copepodids of late stages, mature individuals. The other components of the diet included larval chironomids, which role was maximum in feeding of underyearlings with the body length 26–30 mm, pupal chironomids and imago aerial insects. Index of fullness of the underyearling stomach in the samples from the lake littoral and composition of the forage spectra indicated that condition of feeding were different in different habitats.

В озере Курильском (бассейн р. Озерной, Южная Камчатка) нерестится и нагуливается крупнейшее на сегодня в азиатской части ареала стадо нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). Несмотря на пристальное внимание и, соответственно, интенсивное изучение озерновской нерки как важнейшего элемента в экономике Камчатского края, отдельные аспекты ее биологии изучены недостаточно. В частности, это касается особенностей питания молоди нерки на различных этапах пресноводного нагула в озере.

Первые исследования питания разновозрастной и, соответственно, разновозрастной молоди нерки оз. Курильского были проведены А.И. Сынковой в 1942–1943 гг. (Сынкова, 1951). Проведенные исследования небольших, по словам автора, сборов материала по питанию позволили сделать лишь предварительные, хотя и интересные выводы. Так, в июне–августе сеголетки длиной 27 мм, нагуливаясь в прибрежной части озера, питались преимущественно личинками хирономид. Циклопы были найдены в пище лишь отдельных рыб.

В октябре–ноябре частота встречаемости личинок хирономид в пище молоди длиной 31–34 мм уменьшилась до 65%, а пелагических ракообразных — увеличилась до 100%.

По данным того же автора, из 24 экз. пелагической молоди (АС 46 мм), найденной в штормовом выбросе в апреле 1943 г., у 11 рыб желудка были пусты. Питавшиеся рыбы потребляли циклопов (в среднем 384 экз. на 1 желудок), дафний (в среднем 1,5 экз.). Только в одном желудке были обнаружены остатки хирономид и других насекомых.

При скате из озера двухгодовики нерки, по наблюдениям А.И. Сынковой, вновь перешли на питание воздушными насекомыми и личинками хирономид (Сынкова, 1951).

Позже Т.В. Егорова (Егорова, 1970) писала, что молодь нерки в верховьях р. Озерной «питается планктоном, в изобилии развивающимся у берегов, и бентосом... Основное место выкорма молоди красной в течение ее пресноводного периода нагула — Курильское озеро, а основной объект питания как в реке, так и в озере — зоопланктон и наиболее многочисленный его компонент *Cyclops scutifer* Sars. Зоопланктон составляет около 70% пищевого комка. В качестве дополнительного корма (30%) молодь поедает бентос, наземных насекомых и сненку». Во время изучения эмбриогенеза нерки оз. Курильского Т.В. Егорова отметила, что мальки длиной около 3,0 см питались мелкими личинками хирономид и планктонными организмами. Однако автор не указала количество, время и место поимки исследованной молоди, а также ее размерные группы.

В других нерестово-нагульных озерах нерки, например в оз. Азабачьем, сеголетки размером 27–30 мм питались в основном личинками хирономид, а в месте впадения притоков — также личинками ручейников и веснянок, воздушными насекомыми и иными организмами бентоса. Планктонных животных эти мальки не потребляли (Симонова, 1972).

В отличие от предыдущих исследований питания молоди нерки на литорали оз. Курильского, И.А. Носова в 1972 г. провела изучение не только питания различных размерных групп молоди нерки на литорали озера и в пелагиали, но и размерной структуры пищи, показала наличие зависимости размеров потребляемых молодь нерки пищевых объектов от размеров молоди, впервые выдвинула предположение о возможной пищевой

конкуренции молоди нерки, мелких гольцов и колюшки на литорали этого водоема.

К сожалению, эти материалы не были опубликованы, хотя и в настоящее время являются актуальными для понимания динамики изменений, происходящих в экосистеме оз. Курильского, и процессов становления численности озерновской нерки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для настоящего исследования был собран в период с 26 июля по 26 августа 1972 г. на трех литоральных озерных нерестилищах (станции 2, 3, 4) и на речном нерестилище (станции 1) в истоке р. Озерной. Пелагическая молодь собрана в бух. Исток (станция 5) 29 сентября 1967 г., когда скат уже закончился (рис. 1).

На литоральных и речной станциях (1–4) молодь рыб облавливали сачком или мальковым неводом на глубине 0,2–0,5 м. Пелагическую молодь отлавливали мальковым тралом (площадь входного устья 4 м², длина мешка из безузелковой дели с шагом ячеи 6 мм составила 6 м) в кутовой части бух. Исток над глубинами 50–60 м, ст. 5 (рис. 1). Глубина погружения трала 2,5–3,0 м.

Отловленных рыб фиксировали 4%-м формалином. Дальнейшая обработка: измерение длины тела по Смитту (АС) и взвешивание молоди; вскрытие и просмотр содержимого желудочно-кишечного тракта провели по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Руководство..., 1961).

Для дальнейшего анализа молодь распределили по возрастным и размерным (длина тела, АС, мм) группам. Всего отловлено и проанализировано 131 экз. молоди нерки, из них 3 экз. были с пустыми желудками (табл. 1).

Пищевой комок взвешивали на торсионных весах с точностью 1 мг. Содержимое желудка и кишечника рассматривали отдельно, определяли массу кормовых объектов и их количество, рассчитывали частоту встречаемости. Пищевой комок из желудка сортировали на планктонную (рачки планктонного комплекса — *Cyclops scutifer*, *Daphnia longiremis*) и непланктонную (личинки хирономид Chironomidae; ракообразные придонного комплекса — гарпактициды, хидориды; воздушные и наземные насекомые, олигохеты, нематоды) составляющие, массу каждой из которых устанавливали отдельно. В случае очень малой массы отдельных составляющих пищевого комка (< 1 мг) их соотношение определяли визуаль-

но, по объему. По полученным значениям массы пищевого комка рассчитывали общий индекс наполнения желудков (ИНЖ), который использовали как показатель накормленности рыб.

Массу пищи самых мелких сеголетков (25–27 мм), слишком малую для непосредственного взвешивания, определяли по восстановленным весам. На основе восстановленных весов кормовых объектов рассчитывали индексы потребления для

молоди данной размерной группы. Сохранность кормовых объектов, включая науплиальные стадии циклопов, у этих мальков была очень хорошей, поэтому мы полагаем, что рассчитанный вес пищи был близок к эмпирическому и рассчитанные индексы потребления сопоставимы с индексами наполнения более крупной молоди. Поэтому далее в работе для рыб всех размеров используем индекс наполнения желудков.

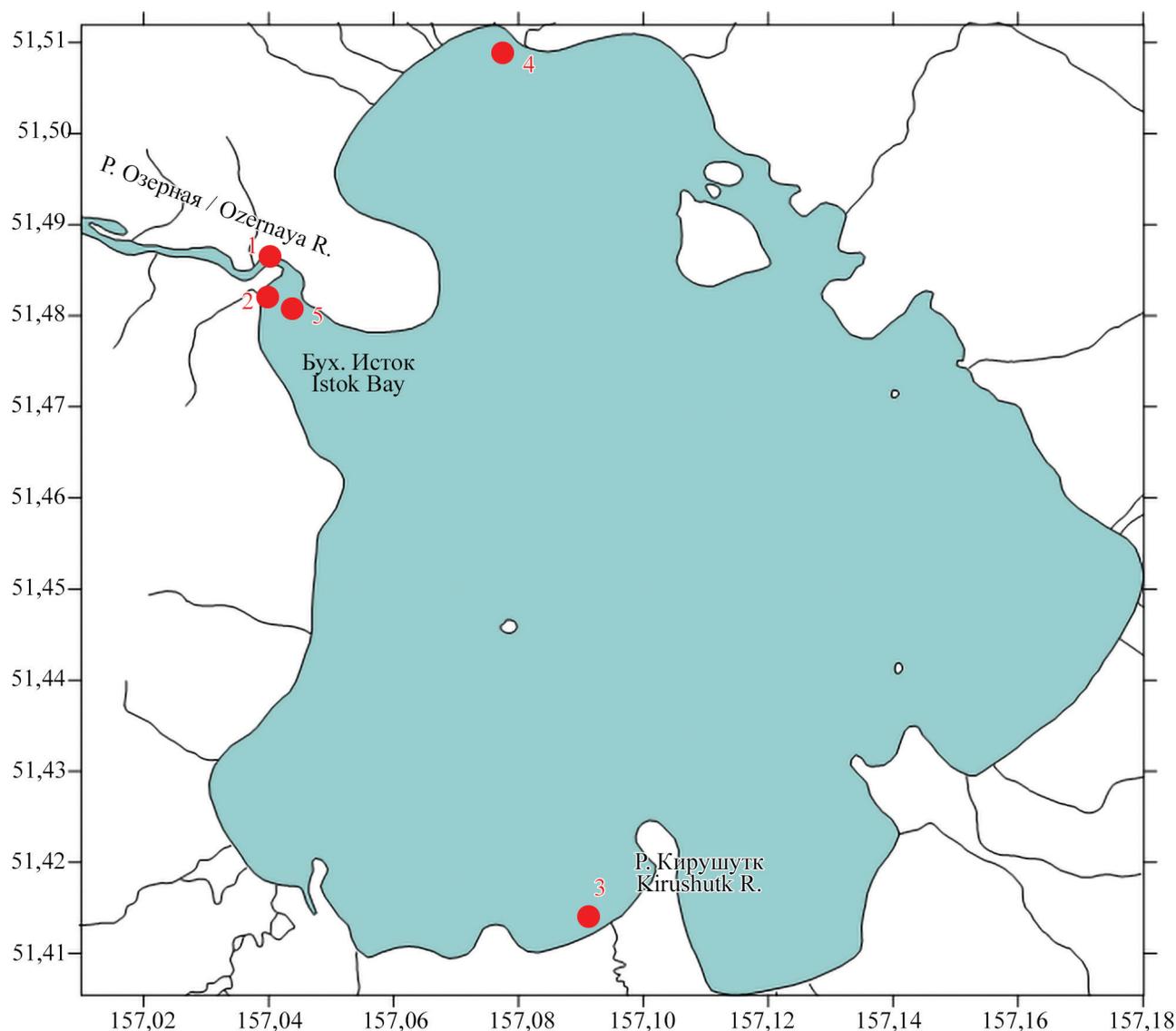


Рис. 1. Схема станций отбора проб молоди нерки на литорали и в пелагиали оз. Курильского в 1972 г.
 Fig. 1. The scheme of juvenile sockeye salmon sampling stations in the littoral and pelagic zones of Kurile Lake in 1972

Таблица 1. Распределение молоди нерки по станциям, возрастным и размерным группам (АС — длина тела)
 Table 1. Juvenile sockeye salmon distribution by stations, ages and AC length groups (AC – body length)

Возраст / Age	0+						1+	2+
	АС, mm		30	33,4–33,6	37,3	42,1		
№ станции / Station number	Количество рыб, экз. / Number of fish, ind.							
1	25–27	30						
2					21 (0)			
3				16 (0)				
4				17 (0)		23 (0)		
5							11 (0)	10 (0)

*В скобках указано количество рыб с пустыми желудками / The number of fish with empty stomachs is in the brackets

Для жизненных стадий планктонных копепод (*Cyclops scutifer*), доминирующих в планктоне оз. Курильского, значения восстановленных весов определены И.А. Носовой (табл. 2, 3), для дафний — И.И. Куренковым (1975). Вес личинок хирономид I и II стадии взят из работы В.Я. Панкратовой (Панкратова, 1970).

Непланктонные кормовые объекты подсчитывали во всем пищевом комке, планктонные, в зависимости от степени наполнения желудка и объема пищевого комка — также или в 1/5–1/30 части планктонного содержимого желудка.

Определение непланктонных организмов проведено по таксономическим группам (рангом не ниже отряда). У всех объектов измеряли длину тела, а у личинок хирономид — также ширину головной капсулы.

Подсчет составляющих планктонной пищи проведен по стадиям развития и размерным группам для оценки избирательности разноразмерной молоди в питании кормовыми объектами разной величины (Шорыгин, 1952).

В кишечнике подсчитывались только отдельные организмы микро- и макробентоса, а также куколки и имаго насекомых.

Молодь с пустыми желудками в расчетах не учитывали.

На станциях 3, 4 и 5 параллельно отлову молоди провели количественные сборы планктона малой сетью Джеди (газ № 61, объем проб 0,5 м³). Обработку планктонных проб провели по общепринятой методике (Киселев, 1969).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Спектр питания

Сеголетки (0+), нагуливающиеся на литорали озера и в истоке реки Озерной

Наиболее мелкие особи (размерная группа 25–27 мм, средняя длина 26,3 мм, средняя масса 124,1 мг), пойманные в конце июля в прибрежье истока р. Озерной (ст. 1), питались однообразной

пищей: их спектр питания включал пять компонентов, но по накормленности очень различались между собой (табл. 4). Величина ИНЖ у них варьировала от 1,7 до 416,5‰, составляя в среднем 92,3‰.

По частоте встречаемости в пище этой размерной группы сеголетков доминировали циклопы, обнаруженные в желудках 82% рыб. Они же составляли в среднем 57% от числа всех потребленных пищевых компонентов. Дафнии обнаружены в пище 55% рыб, но единично. Высокая частота встречаемости, до 100%, была характерна для личинок хирономид, хотя их содержание в желудках мальков в среднем составило 5,1% от общего количества съеденных организмов, а в кишечнике — 7,5%.

Относительно велик был процент пустых желудков (15,4%) и кишечника (30,8%). Молодь этой группы питалась смешанным кормом, состоявшим в основном из планктона (циклопы) и бентоса (личинок хирономид). Из числа накормленных рыб у четырех в желудках содержались преимущественно планктонные организмы, у пяти — бентосные. У остальных соотношение планктонной и бентосной составляющей в пище было близко к 1. В среднем по массе планктон в желудках молоди этой размерной группы составлял 51,8%, бентос — 48,2% (0,58 и 0,49 мг соответственно).

У всех обследованных рыб в желудках в большом количестве найдены науплиусы циклопов (до 500 экз.), в среднем 125 экз. на 1 желудок. Из них около 70% приходилось на долю мелких науплиусов. Многочисленными в пище были мелкие (I–II стадия) копеподиты: по 8–76 экз. в желудке. Более крупные старшие (III–V стадии) копеподиты встречались в пищевом комке в меньшем количестве (не более 2–8 экз. каждой стадии в одном желудке). Численность самцов и самок циклопов в желудках отдельных особей достигала 21 экз.

Среди хирономид, доминирующего по массе пищевого компонента, преобладали мелкие ли-

Таблица 2. Фактический сырой вес (W) старших возрастных стадий *Cyclops scutifer* оз. Курильского
Table 2. Actual raw weight (W) of the adult stages of *Cyclops scutifer* in Kurile Lake

Возрастная стадия (Ф) Stages of development	I	II	III	IV	V	♀	♀ov*	♂
W, mg	0,0045	0,007	0,011	0,017	0,027	0,046	0,050	0,030

*Яйценосные самки (egg-bearing females)

Таблица 3. Фактические диаметр/длина и сырой вес (W) яиц науплиусов *Cyclops scutifer* оз. Курильского
Table 3. Actual diameter/length and naupliar egg raw weight (W) of *Cyclops scutifer* in Kurile Lake

Стадия / Stage	Яйцо / Egg	Науплиусы / Nauplii	
Размер, мм / Size, mm	0,10	0,14	0,26
W, mg	0,0005	0,0006	0,0020

чинки I–II стадий. Их количество в пищеварительном тракте у отдельных особей достигало 40–45 экз.

Редкими и малочисленными в питании молоди этой размерной группы были разноразмерные (0,4–1,0 мм) дафнии, коловратки (1 экз. *Polyarthra* sp.) и хидориды.

Более крупная молодь (средняя длина 30 мм, масса 213,0 мг) была отловлена месяцем позже на этой же станции.

Среднее значение ИНЖ у этой молоди (109,4‰) было сопоставимо с тем, которое было определено для самой мелкой размерной группы (92,3‰). Количество пустых желудков — один.

Состав пищи в конце августа был более разнообразным (табл. 5).

Наибольшая частота встречаемости была характерна для планктона в питании сеголетков данной группы. Так, циклопы разных возрастных стадий оказались в пище 88% рыб, а дафнии — у 70,6%. Реже рыбы захватывали личинок и куколок хирономид: эти кормовые объекты были обнаружены в желудках 65% и 18% рыб соответственно.

Наряду с наибольшей частотой встречаемости, планктонная пища превалировала и по количеству захваченных объектов. Так, разновозрастные циклопы составили в среднем 56% от общего коли-

чества потребленных организмов в желудке одной рыбы, а дафнии — 5,1%. Тогда как личинки хирономид — всего 3,3%.

У трех сеголетков пищевой комок состоял исключительно из планктонных животных. У нескольких особей, напротив — только из бентосных организмов.

Средняя масса пищевого комка составила 2,33 мг. Около 70% его приходилось на долю планктонных организмов, среди которых циклопы доминировали по частоте встречаемости и по количеству на один желудок. При этом у отдельных рыб (3 экз.) желудки были наполнены преимущественно науплиусами (до 80, 120 и 200 экз.). У других сеголетков (3 экз.) в пище обнаружены лишь взрослые рачки (40, 80 и 100 экз. соответственно), в последних двух случаях это были яйценосные самки циклопов.

Интенсивное потребление яйценосных самок циклопов подтверждалось и нахождением непереваренных яиц в кишечниках молоди, где яйца сохранили прижизненную окраску и структуру.

В пище молоди этой группы (у трех экз.) также найдены дафнии, в среднем 45 экз. на одну рыбу. Среди них многочисленными были особи с яйцами и зародышами.

Таблица 4. Спектр питания сеголетков нерки (размерная группа 25–27 мм) в прибрежье истока р. Озерной, ст. 1, 26 июля 1972 г. (прочерк в таблице означает отсутствие данных)
Table 4. Forage spectrum of the underyearling sockeye salmon (the length group 25–27 mm) in the lake waters near the Ozernaya river mouth, station 1, June 26, 1972 (the dash in the table means no data)

Компонент пищи Forage component	Частота встречаемости, % Occurrence frequency, %	Среднее количество (N, экз.) и восстановленная масса (M, мг) организмов Average number (N, ind.) and reconstructed mass (M, mg) of organisms			
		в 1 желудке / in 1 stomach		N в 1 кишечнике N in 1 intestines	
		N	M		
Циклопы Cyclops	Науплиусы Nauplii	90,9	125,0	0,150	—
	Копеподиты I Copepodites I	72,7	21,0	0,095	—
	Копеподиты II Copepodites II	63,6	8,2	0,043	—
	Копеподиты III Copepodites III	63,6	2,2	0,024	—
	Копеподиты IV Copepodites IV	54,5	1,0	0,017	—
	Копеподиты V Copepodites V	27,2	0,5	0,014	—
	♂ ♀	63,6 36,4	1,8 1,8	0,054 0,083	— —
Дафния, размер, мм Daphnia, length, mm	0,4–0,6	9,1	0,1	0,001	—
	0,6–0,8	27,2	0,5	0,009	—
	0,8–1,0	27,2	0,4	0,018	—
Коловратки / Rotifers	9,1	0,1	—	—	
Хидориды / Hidorides	9,1	0,1	—	—	
Личинки хирономид, размер, мм Larval chironomids, length, mm	0,05–0,08	100	3,2	—	2,6
	0,10–0,17	54,5	1,7	—	4,6
	0,18–0,25	9,1	0,2	—	0,3

Большим разнообразием также характеризовалась и непланктонная часть пищи. Так, в единичных случаях отмечены олигохеты, гарпактициды, гидрокарины, куколки хирономид, наземные насекомые (имаго). Среди представителей бентоса по частоте встречаемости и доле от количества непланктонных компонентов в пищевом комке преобладали личинки хирономид, более крупных размеров, чем в конце июля. Количество их в желудке одной рыбы могло достигать 11–15 экз.

Еще более крупная молодь была отловлена в конце августа на литоральных нерестилищах в северной (возле устья р. Выченкия) (ст. 4) и южной (возле устья р. Кирушутк) (ст. 3) частях озера. Эти рыбы объединены в размерную группу 33,4–33,6 мм.

Средняя длина рыб, отловленных в северной части озера, составила 33,4 мм, средняя масса — 375,0 мг, в южной — 33,6 мм и 425,4 мг.

Рыбы из обеих выборок характеризовались высокой накормленностью. Величина ИНЖ рыб из южной части озера изменялась от 95,6 до 489,1‰ (среднее значение 188,6‰), из северной — от 72,9 до 322,8‰ (среднее значение 262,4‰). На основании того, что у молоди, пойманной и зафиксированной в интервале 14:00–16:30 часов,

пища присутствовала как в желудках, так и в кишечниках, можно сделать вывод, что в дневные часы молодь на литорали интенсивно питалась.

Спектры питания сеголетков, пойманных в северной и южной частях озера, приведены в таблицах 6 и 7 соответственно.

У рыб, нагуливавшихся на литорали в северной части озера, в среднем 72% массы пищевого комка составлял зоопланктон. У четырех особей желудка были заполнены исключительно планктоном. У шести особей планктон составлял 85–95% массы пищи в желудке. В среднем в желудке одной рыбы этой группы найдено 658,2 экз. разновозрастных циклопов, 2,1 экз. дафний.

В южной части озера доля планктона в пище сеголетков нерки в среднем составляла 83%. Величина ИНЖ планктонными организмами (циклопами и дафниями) в среднем составила 213‰. Среднее количество циклопов разных стадий в желудках рыб данной группы составляло 1060 экз., а дафний — 39 экз. Только у одной рыбы в пищевом комке преобладали организмы бентоса.

Основным объектом питания рыб данной размерной группы в северной и южной частях озера были циклопы, в основном науплиусы и младшие

Таблица 5. Спектр питания сеголетков нерки (средняя длина 30 мм) в прибрежье истока р. Озерной, ст. 1, 22 августа 1972 г. (прочерк в таблице означает отсутствие данных)
Table 5. Forage spectrum of underyearling sockeye salmon (average length 30 mm) near the Ozernaya river mouth, st. 1, August 22, 1972 (the dash in the table means no data)

Компонент пищи Forage component		Частота встречаемости, % Occurrence frequency, %	Среднее количество (N, экз.) и восстановленная масса (M, мг) организмов Average number (N, ind.) and reconstructed mass (M, mg) of organisms		
			в 1 желудке / in 1 stomach		N в 1 кишечнике N in 1 intestine
			N	M	
Циклопы Cyclops	Науплиусы Nauplii	52,9	48,6	0,058	—
	Копеподиты I–III Copepodites I–III	58,8	16,8	0,126	—
	Копеподиты IV–V Copepodites IV–V	47,2	13,1	0,288	—
	♂	31,3	9,0	0,270	—
	♀	47,2	17,4	0,791	—
Дафния, размер, мм Daphnia, length, mm	0,6–0,8	70,6	0,7	0,006	—
	0,8–1,0		1,6	0,030	—
	1,0–1,2		3,8	0,171	—
Коловратки / Rotifers		29,4	Единично Singly	—	—
Диатомеи планктонные Plankton diatoms		5,9	Единично Singly	—	—
Гарпактициды / Harpacticides		5,9	0,06	—	—
Олигохеты / Oligochaetes		5,9	<1	—	—
Водяные клещи / Hydracarina		5,9	0,06	—	—
Личинки хирономид, размер, мм Larval chironomids, length, mm	0,05–0,08	25,0	0,7	—	0,8
	0,10–0,17	62,5	2,0	—	0,8
	0,18–0,25	31,3	0,6	—	—
Куколки хирономид / Pupa chironomids		17,6	0,2	—	0,1
Имаго двукрылых / Imago diptera		5,9	0,06	—	0,06
Кладки яиц воздушных насекомых Air insect egg layings		11,8	—	—	—

Таблица 6. Спектр питания сеголетков нерки (средняя длина 33,4 мм) на литорали озера у устья р. Выченкия, ст. 4, 26 августа 1972 г. (прочерк в таблице означает отсутствие данных)
 Table 6. Forage spectrum of underyearling sockeye salmon (the length group 33.4 mm) in the lake littoral waters near the Vychenkiya river mouth, station 4, August 26, 1972 (the dash in the table means no data)

Компонент пищи Forage component		Частота встречаемости, % Occurrence frequency, %	Среднее количество (экз.) и восстановленная масса (мг) организмов Average number (ind.) and reconstructed mass (mg) of organisms		
			в 1 желудке / in 1 stomach		N в 1 кишечнике N in 1 intestinum
			N	M	
Циклопы Cyclops	Науплиусы Nauplii	100	406,8	0,488	–
	Копеподиты I Copepodites I	100	174,3	0,784	–
	Копеподиты II Copepodites II	100	194,3	1,360	–
	Копеподиты III Copepodites III	100	160,3	1,763	–
	Копеподиты IV Copepodites IV	88,2	78,3	1,331	–
	Копеподиты V Copepodites V	47,1	19,0	0,513	–
	♂	52,9	14,8	0,444	–
♀	47,1	17,2	0,791	–	
<i>Acanthocyclops</i> sp.		23,5	1,1	–	3,0
Дафния, размер, мм Daphnia, length, mm	0,6–0,8	17,7	1,0	0,009	–
	0,8–1,0	29,5	1,0	0,019	–
	1,0–1,2	5,9	0,1	0,005	–
Коловратки / Rotifers		5,9	Единично Singly	–	–
Гарпактициды / Harpacticides		11,8	0,1	–	0,2
Личинки хирономид / Larval chironomids		64,7	4,0	–	2,1
Куколки хирономид / Pupa chironomids		35,2	0,1	–	0,25
Имаго двукрылых / Imago diptera		11,8	0,05	–	0,05
Воздушные насекомые (пикадки) Air insects (leafhoppers)		41,2	0,25	–	0,8
Воздушные насекомые (прочие) Air insects (the other)		64,7	0,8	–	0,9

Таблица 7. Спектр питания сеголетков нерки (средняя длина 33,6 мм) на литорали озера у устья р. Кирушутк, ст. 3, 26 августа 1972 г. (прочерк в таблице означает отсутствие данных)
 Table 7. Forage spectrum of underyearling sockeye salmon (average length 33.6 mm) in the lake littoral waters near the Kiruchutk river mouth, station 3, August 26, 1972 (the dash in the table means no data)

Компонент пищи Forage component		Частота встречаемости, % Occurrence frequency, %	Среднее количество (экз.) и восстановленная масса (мг) организмов Average number (ind.) and reconstructed mass (mg) of organisms		
			в 1 желудке / in 1 stomach		N в 1 кишечнике N in 1 intestinum
			N	M	
Циклопы Cyclops	Науплиусы Nauplii	100	655,1	0,786	–
	Копеподиты I Copepodites I	100	265,3	1,194	–
	Копеподиты II Copepodites II	100	475,4	3,328	–
	Копеподиты III Copepodites III	100	153,1	1,684	–
	Копеподиты IV Copepodites IV	87,5	72,0	1,224	–
	Копеподиты V Copepodites V	37,5	23,5	0,635	–
	♂	37,5	40,4	1,212	–
♀	18,7	30,4	1,398	–	
Дафния, размер, мм Daphnia, length, mm	0,6–0,8	37,5	5,4	0,046	–
	0,8–1,0	43,7	15,4	0,291	–
	1,0–1,2	31,2	18,3	0,824	–
Коловратки / Rotifers		18,7	Единично Singly	–	–
Гарпактициды / Harpacticides		6,3	8,1	–	–
Водяные клещи / Hydracarina		6,3	0,5	–	–
Личинки хирономид / Larval chironomids		68,7	9,0	–	2,0
Куколки хирономид / Pupa chironomids		68,7	1,9	–	0,4
Воздушные насекомые / Air insects		12,5	–	–	0,1

стадии, преимущественно II копепоидная. Количество науплиусов в желудках отдельных особей в северной части озера достигало 700–800 экз., в южной — 1600–1800 экз.; копепоидов I–II стадии — 1400 и 2330 экз. соответственно. Яйца циклопов в желудках мальков из обеих выборок встречались в незначительном количестве.

На втором месте по значению в питании среди планктонных организмов была дафния, обнаруженная в пищевом комке у 53% рыб. В желудках четырех особей количество дафний достигало 100–160 экз., у двух других — 50 экз. Многочисленными были также яйца и зародыши дафний.

В желудках пяти сеголетков из северной части озера отмечены организмы придонного планктона, *Acanthocyclops* sp. (в среднем 15 копепоидов в одном желудке) и гарпактициды (единично).

Второстепенное значение по массе в пищевом комке имели личинки хирономид. Они в меньшей степени потреблялись молодью нерки в северной части озера. Хотя у одной рыбы в желудочно-кишечном тракте было обнаружено 55 личинок хирономид: 30 экз. в желудке, 25 экз. в кишечнике. В большем количестве личинки хирономид обнаружены в пищеварительном тракте молоди из южной части озера: до 44 и 66 (по 34 и 10; 56 и 13 в желудке и кишечнике соответственно).

В северной части озера значимую долю в питании по массе составляли наземные насекомые. Так, у 65% рыб в желудках найдены сносимые с берега организмы из цикадовых (отр. Hemiptera), до 5–7 экз.

Наиболее крупная молодь первого года жизни (средняя длина 37,3 мм и масса 479,8 мг) была отловлена в середине августа 1972 г. на литорали бух. Исток (ст. 2). В пищевом комке этих рыб обнаружены пелагический и придонный планктон, бентосные организмы, воздушные насекомые (табл. 8).

По частоте встречаемости на первом месте были личинки хирономид. Их потребляли 100% исследованных рыб. Планктонные организмы (циклопы) обнаружены в желудках 91% рыб.

Накормленность рыб была низкой, величина ИНЖ составила 107,2‰, изменяясь в пределах 28,5–248,2‰. В желудках шести рыб (28%) количественно преобладала планктонная пища. В желудках трех рыб (14%) планктон отсутствовал.

Планктонные организмы были сильно деформированы. Их плохая сохранность позволила учесть количество циклопов лишь в отдельных желудках.

Значение планктона по массе в питании молоди было невелико: величина ИНЖ, рассчитанная для планктонной составляющей пищевого комка у 15 рыб, составила 34,5‰. У этих особей масса планктона составляла в среднем 33% от массы пищевого комка, или 1,6 мг. В пищевом комке отдельных рыб значительная доля планктонной составляющей (по количеству) была представлена науплиусами; младшие копепоиды встречались в небольшом количестве. У других рыб — только старшие копепоиды и самки с яйцевыми мешками. Яйцами циклопов были набиты кишечники большей части рыб этой выборки.

Таблица 8. Спектр питания сеголетков нерки (средняя длина 37,3 мм) на литорали в бух. Исток, ст. 2, 16 августа 1972 г. (прочерк в таблице означает отсутствие данных)
Table 8. Forage spectrum of underyearling sockeye salmon (average length 37.3 mm) in the Istok Bay littoral waters, station 2, August 16, 1972 (the dash in the table means no data)

Компонент пищи Forage component	Частота встречаемости, % Occurrence frequency, %	Среднее количество (экз.) и восстановленная масса (мг) организмов Average number (ind.) and reconstructed mass (mg) of organisms			
		в 1 желудке / in 1 stomach		N в 1 кишечнике N in 1 intestine	
		N	M		
Циклопы Cyclops	Науплиусы / Nauplii	42,8	–	<0,001	–
	Копепоиды Copepodites	52,3	–	0,003	–
	Взрослые / Adult	52,3	–	0,008	–
Дафнии Daphnias	47,6	Единично Singly	–	–	–
Хидориды / Chydoridae	28,6	0,3	–	–	0,7
Гарпактициды / Harpacticides	9,5	0,1	–	–	0,2
Двухвостки / Diplura	4,8	0,05	–	–	–
Личинки хирономид / Larval chironomids	100	4,0	–	–	>2,0
Куколки хирономид / Pupa chironomids	61,9	1,3	–	–	1,2
Водяные клещи / Hydracarina	52,3	0,8	–	–	>0,8
Воздушные насекомые, в т. ч. имаго двукрылых Air insects including imago diptera	4,8	0,05	–	–	–

Дафнии были найдены в пище 50% рыб. Их количество в желудке одной рыбы варьировало от 3–5 до 30–40 экз.

У мальков данной размерной группы непланктонная составляющая спектра питания включала личинок и куколок хирономид, воздушных и наземных насекомых. По количеству в пище преобладали личинки (в основном II стадия) хирономид — до 8–10 экз. в желудке и до 20 экз. в кишечнике. По массе — куколки хирономид и насекомые наземно-воздушного комплекса. Количество куколок хирономид в желудке одной рыбы достигало 7, 10 экз., а в кишечнике — 5, 7, 9 экз. Также мальки захватывали с поверхности воды насекомых, преимущественно двукрылых, количество которых в желудках рыб варьировало от 4–5 до 7–8 экз. В желудке одного малька с низкой накормленностью (ИНЖ 28,5‰) были найдены один водяной клещ (*Hydracarina*) и одна двухвостка (отр. *Diplura*).

Наиболее крупные сеголетки (средняя длина тела 42,1 мм, масса 858,7 мг), выловленные в конце августа 1972 г. на литорали озера у устья р. Выченкия (ст. 4, северная часть озера), характеризовались высокой накормленностью: ИНЖ варьировал от 25,3 до 346,7‰, составляя в среднем 219,7‰. Особи с пустыми желудочно-кишечными трактами в выборке отсутствовали.

Их спектр питания (табл. 9) по составу был сходным с таковым у более мелкой молоди, отловленной одновременно на этой же станции.

Наибольшей частотой встречаемости характеризовались организмы планктона (циклопы) — 80,9% и более, на втором месте были воздушные и наземные насекомые — 76,2 и 61,9% соответственно.

Средняя масса планктонных организмов в желудках сеголетков этой размерной группы составляла 12,1 мг (от 1,0 до 20 мг). Непланктонные кормовые объекты составляли в среднем 6,7 мг, или 35,6% массы пищевого комка. В желудках трех рыб содержался только планктон, у девяти особей планктон преобладал в пищевом комке (83–99% массы), у двух рыб планктонные компоненты в составе пищевого комка отсутствовали.

Основными кормовыми объектами были циклопы, копеподиты и взрослые рачки. Их количество в среднем на один желудок составляло 1084 экз., достигая в отдельных случаях 2920 или 3140 экз. Содержание науплиусов в пищевом комке этих сравнительно крупных сеголетков значительно снизилось у большинства рыб до 25–40 экз. У четырех мальков в желудках содержалось 200–400 науплиусов (в среднем 7% от общего количества циклопов). Малочисленными были копеподи-

Таблица 9. Спектр питания сеголетков нерки (средняя длина 42,1 мм) на литорали у устья р. Выченкия, ст. 4, 26 августа 1972 г. (прочерк в таблице означает отсутствие данных)
Table 9. Forage spectrum of underyearling sockeye salmon (average length 42.1 mm) in the littoral waters near the Vechenkiya river mouth, station 4, August 26, 1972 (the dash in the table means no data)

Компонент пищи Forage component		Частота встречаемости, % Occurrence frequency, %	Среднее количество (экз.) и масса (мг) организмов Average number (ind.) and mass (mg) of organisms		
			в 1 желудке / in 1 stomach		N в 1 кишечнике N in 1 intestine
			N	M	
Циклопы Cyclops	Науплиусы / Nauplii	80,9	82,8	0,099	—
	Копеподиты I Copepodites I	90,5	109,4	0,492	—
	Копеподиты II Copepodites II	90,5	184,6	1,292	—
	Копеподиты III Copepodites III	90,5	291,1	3,202	—
	Копеподиты IV Copepodites IV	90,5	225,8	3,839	—
	Копеподиты V Copepodites V	85,7	62,3	1,682	—
	♂ ♀	80,9 85,7	70,2 140,7	2,106 6,472	— —
<i>Acanthocyclops</i> sp.	4,8	0,26	—	—	
Дафнии / <i>Daphnias</i>	47,6	2,75	—	—	
Гарпактициды / <i>Harpacticides</i>	28,6	2,0	—	—	
Личинки хирономид / Larval chironomids	38,1	1,7	—	0,26	
Куколки хирономид / Pupa chironomids	4,8	0,22	—	—	
Имаго двукрылых / Imago diptera	19,1	0,22	—	—	
Воздушные насекомые (цикадки) Air insects (leafhoppers)	61,9	1,9	—	1,9	
Воздушные насекомые (прочие) Air insects (the other)	76,2	0,52	—	1,35	
Двухвостки / <i>Diplura</i>	4,8	—	—	0,04	

ты циклопов I–II стадий, преобладали копеподиты III–IV стадий.

Яйценозные самки циклопов практически отсутствовали как в пищевых комках молоди, так и в планктоне.

Дафнии в единичном количестве присутствовали в желудках у без малого половины рыб, при том что в пробе планктона они не обнаружены, что указывает на избирательность в питании данным объектом.

Придонный планктон (копеподиты гарпактицид, около 20 экз.) был найден в желудке только у одного малька.

Следует отметить, что на этом участке озерной литорали частота встречаемости непланктонных организмов в питании выше у молоди более крупной размерной группы. Расширение спектра питания более крупных особей происходило за счет потребления воздушных насекомых. Так, у 81% более крупных сеголетков в желудках встречались воздушные насекомые — по 7–8 (до 12) экз. в желудке. Это были в основном цикадки, захват которых с поверхности воды приурочен к массовому сносу с береговой растительности. Значитель-

но реже и в меньшем количестве в желудках рыб этой группы отмечены личинки хирономид — по 2–3 экз. в одном желудке.

Пелагическая молодь возраста 1+ и 2+

Накормленность пелагической молоди возраста 1+ и 2+, отловленной в конце сентября 1967 г., была низкой, особенно у трехлеток (табл. 10).

Спектр питания молоди нерки в пелагиали отличался от такового у молоди, отловленной в литорали. У 72% рыб в желудках содержался только пелагический планктон. Преобладали циклопы на старших стадиях развития. Дафнии найдены в желудках у 80% двухлеток и 90% трехлеток в количестве от нескольких экземпляров до нескольких десятков у молоди первой возрастной группы и по 150–200 экз. у молоди второй возрастной группы. В пище двухлеток редко попадались организмы придонного комплекса (хидориды и гарпактициды) и единично — личинки и куколки хирономид. У одной рыбы этой возрастной группы в желудке обнаружили 4320 экз. копеподитов гарпактицид.

Среди трехлеток отмечен лишь один случай поедания куколки хирономиды и три случая захвата воздушных насекомых.

Таблица 10. Биологические характеристики, спектр питания, количество (N, экз.) и восстановленная масса (M, мг) в 1 желудке (среднее) пелагической молоди, ст. 5, 29 сентября 1967 г.
Table 10. Biological characteristics, forage spectrum, number (N, ind.) and reconstructed weight (M, mg) of organisms in 1 stomach (averaged) of pelagic juvenile sockeye salmon, station 5, September 29, 1967

Возраст / Age		1+			2+		
Длина, мм / Length, mm		82,9			104,2		
Масса, мг / Weight, mg		6154,5			11 900,0		
ИНЖ, ‰ / Index of fullness		99,5			47,5		
Компоненты пищи Forage components		Частота встречаемости, % Occurrence frequency, %	N	M	Частота встречаемости, % Occurrence frequency, %	N	M
Циклопы Cyclops	Науплиусы Nauplii	30,0	+*	–	100	+	–
	Копеподиты I Copepodites I	100	150,6	0,678	100	47,5	0,214
	Копеподиты II Copepodites II	100	371,3	2,599	100	262,5	1,838
	Копеподиты III Copepodites III	100	768,1	8,449	100	610,0	6,710
	Копеподиты IV Copepodites IV	100	511,3	8,692	100	470,0	7,990
	Копеподиты V Copepodites V	100	151,2	4,082	100	165,5	4,469
	♂	100	377,5	11,325	100	367,5	11,025
	♀	100	897,0	41,262	100	570,0	26,220
Всего циклопов / In total cyclops			3227,0	77,087		2493,0	58,465
Дафнии, размер, мм Daphnias, length, mm	0,6–0,8	90,9	54,5	1,030	–	–	–
	0,8–1,0		26,5	1,193	80,0	15,0	0,675
Всего дафний / In total daphnias		–	81,0	–	–	15,0	–
Хидориды / Chydoridae		27,3	6,5	–	–	–	–
Гарпактициды / Harpacticidae		18,2	394,5	–	–	–	–
Личинки хирономид / Larval chironomids		9,1	0,1	–	–	–	–
Куколки хирономид / Pupa chironomids		9,1	0,2	–	10	0,1	–
Прочие насекомые / Other insects		–	–	–	10	0,3	–

*Единично / Singly

Избирательность питания

Для сеголетков разных размерных групп, а также двухлеток и трехлеток, отловленных в пелагиали, рассчитали индекс избирательности питания в отношении циклопов разных стадий развития и, соответственно, разного размера (табл. 11).

В питании сеголетков на ст. 3 (южная часть озера) значительную долю составляли половозрелые циклопы. Индекс избирательности по отношению к ним достигал 10,5.

Величина индекса избирательности по отношению к науплиусам и копеподам I–II стадии у более крупной молоди, выловленной на станциях 3 и 4, была заметно меньше по сравнению с молодью меньшего размера, выловленной одновременно. Величина индекса избирательности по отношению к взрослым циклопам и старшим копеподитным стадиям значительно выше у более крупной молоди. Например, по отношению к IV копеподитной стадии у молоди из размерной группы 33,4–33,6 мм величина индекса избирательности составляла 1,36–2,45, а у молоди размером 42,1 мм — 5,05–8,22 соответственно.

Пелагическая молодь обеих возрастных групп, особенно трехлетки, избегала питаться дафнией. Индекс избирательности дафнии для двухлеток и трехлеток составил 0,44 и 0,12 соответственно. Практически отсутствовали в пище науплиусы. Копеподиты всех стадий встречались в желудках пелагической молоди с частотой, близкой к 100%. Хотя количество съеденных копеподитов I–II стадий велико (до 540 экз. I стадии и до 930 экз. II стадии в одном желудке), у отдельных рыб индекс избирательности их меньше единицы (табл. 11).

Высокую избирательность пелагическая молодь проявляла к копеподам III и IV стадии. Наиболее предпочитаемыми объектами были сам-

цы и самки циклопов. Мелкими копеподами охотнее питались двухлетки, чем трехлетки.

Сравнительный анализ питания молоди

Наши данные подтвердили зависимость между размерами кормовых объектов и длиной тела молоди нерки, установленную Рикером (Ricker, 1937) для оз. Култус и Ф.В. Крогиус (Крогиус, 1949) для оз. Дальнего.

На фоне структурной однородности планктона на литорали и в пелагиали оз. Курильского потребление сеголетками науплиусов постепенно снижается от 77,4% от количества всех съеденных циклопов у самых мелких сеголетков (AC = 26 мм) до 8% у самых крупных (AC = 42,1 мм) и практически прекращается у пелагической молоди (AC = 80–100 мм). В пище самых мелких сеголетков преобладают науплиусы I–IV стадий, у сеголетков покрупнее (AC = 30 мм и более) — в основном крупные науплиусы, V–VI стадии.

Молодь нерки переходит от потребления мелких, младших копеподитов сначала на старшие стадии, а затем, уже в пелагиали, на питание преимущественно взрослыми циклопами (табл. 12).

С увеличением размера сеголетков в их питании возрастает доля более крупных личинок хириноид.

Отдельные случаи выборочного питания сеголетков (AC 30 и 37 мм) почти исключительно яйценосными самками циклопов в литоральных и речных прибрежных хорошо прогреваемых биотопах объясняются, вероятно, обилием этого вида пищи и, соответственно, более энергетически выгодным ее потреблением. С другой стороны, относительно невысокая частота встречаемости данного пищевого компонента у этой молоди может говорить о случайном потреблении такого вида

Таблица 11. Индексы избирательности разновозрастной и разноразмерной молоди нерки на литорали и в пелагиали оз. Курильского в отношении *Cyclops scutifer* (прочерк в таблице означает отсутствие данных)
Table 11. Selectivity index in juvenile sockeye salmon of different ages and length in the littoral and pelagic zones of Kurile Lake regarding *Cyclops scutifer* (the dash in the table means no data)

Станция / Station	3	4		5	
Длина рыб, мм / Fish length, mm	33,6	33,4	42,1	81,9	104,2
Масса рыб, мг / Fish weight, mg	425	375	850	6154	11 900
Науплиусы / Nauplii	1,41	0,80	0,15	—	—
Копеподиты / Copropodites	0,79	1,17	1,36	0,64	0,65
Взрослые / Adult	10,50	1,36	8,22	—	—
Самцы / Males	—	—	—	6,26	8,15
Самки / Females	—	—	—	7,13	5,74
Копеподиты I / Copropodites I	0,58	0,76	0,34	0,58	0,24
Копеподиты II / Copropodites II	1,16	0,94	0,65	0,42	0,36
Копеподиты III / Copropodites III	1,27	1,16	1,52	1,26	1,24
Копеподиты IV / Copropodites IV	1,36	2,45	5,05	4,00	4,50
Копеподиты V / Copropodites V	8,00	0,81	1,91	6,73	9,91

пищи из-за возможной пищевой конкуренции на данных биотопах.

Таким образом, планктонные ракообразные, в частности *Cyclops scutifer*, выступали основным кормовым объектом молоди нерки как в пелагиали озера, так и на литорали, и даже в верховье реки, до выхода молоди в озеро, т. е. в начальный период пресноводного нагула. При этом молодь потребляла циклопов на разных стадиях — от мелких науплиусов до половозрелых особей, самок и самцов. Науплиусы и копепоидиты служили стартовым кормом для мелкой молоди нерки. По мере роста в питании возрастало значение более крупных циклопов — копепоидитов III–IV стадии, половозрелых особей.

Сравнение спектров питания молоди нерки из разных участков Курильского озера показало, что состав потребляемых кормовых объектов в значительной степени зависит от обеспеченности пищей на каждом из них (на каждой станции) на момент отлова рыб. Так, индекс наполнения и значение по массе планктонной и непланктонной составляющих в питании нерки изменяется в зависимости от места поимки (табл. 13).

Потребление сеголетками непланктонной пищи (в абсолютных весовых единицах) растет

пропорционально увеличению их размеров и резко уменьшается у годовиков и более старших рыб. Масса планктонной части пищевого комка и, соответственно, частный индекс наполнения желудков сильно варьируют. Например, на станциях 1 и 2 интенсивность питания сеголетков планктоном ниже, чем на станциях 3 и 4.

Небольшие величины общего индекса наполнения и относительно небольшая доля планктонной пищи от массы пищевого комка, наличие пустых желудков, расширение спектра питания за счет дополнительных объектов в совокупности говорят о недостаточном обеспечении пищей сеголетков нерки в речном и литоральном прибрежье в истоке р. Озерной (ст. 1, 2). Вероятно, это объясняется интенсивным выеданием планктона и бентоса не только мальками нерки, но и молодью гольца и колюшкой, образующими здесь большие скопления.

Сравнительно мало молоди наблюдали на озерной литорали возле устья р. Кирушутк (южная часть озера, ст. 3), где биомасса планктона достигала 4224 мг/м³. О хорошей пищевой обеспеченности планктонной пищей сеголетков здесь свидетельствуют узкий спектр питания (в основном планктон) и высокая избирательность по отноше-

Таблица 12. Содержание копепоидитов *Cyclops scutifer* в желудках (% от общей их численности) разноразмерной молоди нерки оз. Курильского
Table 12. Content of *Cyclops scutifer* copepodites in stomachs (% in the total number) of juvenile sockeye salmon of same length in Kurile Lake

Длина тела молоди, мм / Juvenile body length, mm	26,3	33,4	33,6	42,1	81,9	104,2
Копепоидиты, стадии / Copepodites, stages	% от общей численности копепоидитов в пищевом комке % on total number of copepodites in food bolus					
I	57,5	26,5	25,0	10,7	4,7	1,9
II	22,5	29,5	44,8	17,0	11,5	10,5
III	6,1	24,4	14,5	26,6	23,8	24,5
IV	2,7	11,9	6,8	20,9	15,8	18,9
V	1,3	2,9	2,2	5,5	4,8	6,6
VI	9,9	4,8	6,7	19,3	39,4	37,6

Таблица 13. Индексы наполнения желудков и масса планктонной и непланктонной (прочие) пищи в желудках разноразмерной молоди нерки в разных местах поимки
Table 13. Indices of stomach fullness and weight of plankton or none-plankton (other) food in stomachs of juvenile sockeye salmon of different body length from different sampling stations

Станция / Station	1	3	4	2	4	5		
АС, мм / Length, mm	26,3	30,0	33,6	33,4	37,3	42,1	81,9	104,2
Индекс наполнения, ‰ Index of fullness, ‰	92,3	109,4	252,4	188,6	107,2	219,7	99,5	47,5
Масса пищи, мг / Food weight, mg								
Планктон / Plankton	0,52	1,63	9,15	4,8	1,6	12,1	57,0	54,0
Прочие кормовые объекты Other forage components	0,48	0,70	1,88	1,9	3,2	6,7	4,2	0,4
Содержание пищи, % от массы пищевого комка / Content of food, % in the food bolus weight								
Планктон / Plankton	51,8	69,9	82,9	71,8	33,3	64,4	93,1	99,6
Прочие кормовые объекты Other forage components	48,2	30,1	17,1	28,2	66,7	35,6	6,9	0,4

нию к циклопам поздних стадий развития, характеризующимся наиболее крупными размерами.

Двух- и трехлетки нерки, нагуливающиеся в пелагиали, питаются в основном планктоном.

Невысокие значения ИНЖ пелагической молоди старших возрастных групп, вероятно, обусловлены суточной ритмикой ее питания. По нашим наблюдениям, молодь интенсивно кормилась вечером, в предзакатное время, а ее лов провели в начале ночи, с 23:00 до 23:30. По-видимому, значительная часть пищи ко времени проведения обловов уже эвакуировалась из желудка в кишечник, что подтверждается высокой степенью наполнения кишечника по сравнению с желудками.

Из приведенных выше оригинальных и литературных данных следует, что спектр питания сеголетков нерки, обитающих в литорали оз. Курильского, отличался в разные годы наблюдений. По-видимому, это связано с изменением соотношения планктонной и непланктонной составляющих в кормовой базе молоди нерки, обусловленным как сезонными процессами в водоеме и фенологическими условиями в период отбора проб, так и флуктуациями численности планктонных и бентосных животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования установлено, что в питании молоди нерки из оз. Курильского возрастных групп (0+, 1+, 2+) постоянным и преобладающим компонентом был планктонный рачок *Cyclops scutifer*, доля которого составляла 33,3–99,6% от массы пищевого комка, количество съеденных рачков достигало 1700 экз. на 1 желудок.

Молодь нерки питалась циклопами всех стадий развития, но с ростом молоди в питании возрастала доля организмов более крупного размера (копепоидов поздних стадий развития, половозрелых особей). Примечательно, что при наличии самок с яйцами молодь нерки охотно потребляла их.

Прочие пищевые компоненты были представлены личинками хирономид, которые имели наибольшее значение в питании сеголетков размером 26–30 мм, куколками хирономид и имаго воздушных насекомых.

Накормленность сеголетков в озерной литорали (величина ИНЖ), состав их спектров питания свидетельствуют о том, что кормовые условия в различных местах обитания неоднородны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т.В. 1970. Размножение и развитие красной в бассейне реки Озерной // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 39–53.

Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л.: Наука. 658 с.

Крогиус Ф.В. 1949. Зависимость численности красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) от условий размножения и биологии молоди. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 16 с.

Куренков И.И. 1975. Жизненный цикл *Daphnia longiremis* Sars в оз. Дальнем, Камчатка // Изв. ТИНРО. Т. 97. С. 15–128.

Панкратова А.А. 1970. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР. Л.: Наука. 344 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: АН СССР. 244 с.

Симонова Н.А. 1972. Питание мальков красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) на нерестилищах и их кормовая база // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 179–189.

Сынкова А.И. 1951. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах // Изв. ТИНРО. Т. 34. С. 105–121.

Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в Каспийском море. М.: Пищепромиздат. 268 с.

Ricker W.E. 1937. The food and food supply of sockeye salmon in Cultus Lake // Journ. Board. of Canada. Vol. 3. No. 5. P. 450–468.

REFERENCES

Egorova T.V. Reproduction and development of red in the Ozernaya river basin. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 73, pp. 39–53. (In Russian)

Kiselev I.A. *Plankton morey i kontinental'nykh vodoyemov. T. 1. Vvodnyye i obshchiye voprosy planktonologii* [Plankton of the seas and continental water bodies. T. 1. Introductory and general questions of planktonology]. Leningrad: Nauka, 1969, 658 p.

Krogius F.V. Zavisimost chislennosti krasnoy (*Oncorhynchus nerka* Walb.) ot usloviy razmnnozheniya i biologii molodi. Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk [Dependence of the number of red (*Oncorhynchus nerka* Walb.) on the conditions of reproduction and biology of juveniles. Abstract dis. ... Dr. Biol. Sciences], 1949, 16 p.

Kurenkov I.I. Life cycle of *Daphnia longiremis* Sars in the Dalneye Lake, Kamchatka. *Izvestiya TINRO*, 1975, vol. 97, pp. 15–128. (In Russian)

Pankratova A.A. *Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Orthoclaadiinae fauny SSSR* [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Orthoclaadiinae of the fauna of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1970, 344 p.

Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Manual of Studies on Fishes]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost, 1966, 376 p.

Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya ryb v yestestvennykh usloviyakh [Guide to the study of fish nutrition in natural conditions]. Moscow: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1961, 244 p.

Simonova N.A. Feeding of red fry (*Oncorhynchus nerka* Walb.) on spawning grounds and their food supply. *Izvestiya TINRO*, 1972, vol. 82, pp.179–189. (In Russian)

Synkova A.I. On the feeding of Pacific salmon in Kamchatka waters. *Izvestiya TINRO*, 1951, vol. 34, pp. 105–121. (In Russian)

Shorygin A.A. *Pitaniye i pishchevyye vzaimootnosheniya ryb v Kaspiyskom more* [Feeding and feeding relationships of fish in the Caspian Sea]. Moscow: Pishchepromizdat, 1972, 268 p.

Ricker W.E. The food and food supply of sockeye salmon in Cultus Lake. *Journ. Board. of Canada*, 1937, vol. 3, no. 5, pp. 450–468.

Статья поступила в редакцию: 01.09.2021

Одобрена после рецензирования: 20.10.2021

Статья принята к публикации: 01.12.2021

УДК 597.552.511:57.084.2

DOI: 10.15853/2072-8212.2021.63.73-81

МЕТОДИКА ВИЗУАЛЬНОГО УЧЕТА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ НЕРКИ, ЗАХОДЯЩИХ НА НЕРЕСТ В ОЗЕРО КУРИЛЬСКОЕ (КАМЧАТКА)**В.А. Дубынин, Е.В. Лепская, Е.А. Кириллова****Гл. спец.; зав. лаб., к. б. н.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)**683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18**Тел.: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: dubynin.v.a@kamniro.ru***Ст. н. с., к. б. н.; Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН**119071 Москва, Ленинский пр-т, 33**Тел.: 8 (495) 954-75-53. E-mail: ekirillova@sevin.ru***МЕТОДИКА УЧЕТА, РЫБОУЧЕТНОЕ ЗАГРАЖДЕНИЕ, НЕРКА, ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ**

Впервые опубликована оригинальная методика учета тихоокеанских лососей на рыбоучетном заграждении, расположенном в истоке р. Озерной на научном наблюдательном пункте КамчатНИРО.

METHOD OF QUANTITATIVE VISUAL ASSESSMENT OF ABUNDANCE OF SOCKEYE SALMON SPAWNERS RUNNING TO KURILE LAKE (KAMCHATKA) FOR REPRODUCTION**Vladimir A. Dubynin, Ekaterina V. Lepskaya, Elizaveta A. Kirillova****Leading specialist; Head of Lab., Ph. D. (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”)**683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18**Ph.: +7 (4152) 41-27-01. E-mail: dubynin.v.a@kamniro.ru***Senior Scientist, Ph. D. (Biology), A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS**119071 Moscow, Leninskii prosp., 33**Ph.: +7 (495) 954-75-53. E-mail: ekirillova@sevin.ru***COUNTING TECHNIQUE, FISH COUNTING FACILITY, SOCKEYE SALMON, PACIFIC SALMON**

Original technique of counting Pacific salmon on fish counting facility located at the head of the Ozernaya River, at KamchatNIRO survey station, is presented for the first time.

Разовые экспедиции на лососевые водоемы Камчатки, проведенные в начале 1930-х годов для оценки рыбохозяйственного значения воспроизводящихся в них стад тихоокеанских лососей, привели к пониманию необходимости регулярных наблюдений за динамикой нерестового хода и объективной оценки численности рыб этих популяций. Важным направлением с точки зрения рационального рыболовства, которое включает в том числе понятие оптимального заполнения нерестилищ (Шевляков и др., 2019), была разработка методики учета производителей тихоокеанских лососей, заходящих в нерестовый водоем. В настоящее время для учета производителей и оценки заполнения нерестилищ применяются разнообразные методики, в т. ч. высокотехнологичные: аэровизуальные учеты с использованием пилотируемых и беспилотных летательных аппаратов (Остроумов, 1970; Шевляков и др., 2013; Запорожец, Запорожец, 2017), применение стационарных и мобильных гидроакустических систем (Дегтев и др., 2012; Малых и др., 2020), видеорегистрация с последующей расшифровкой. Но первым методом тотального учета тихоокеанских

лососей, заходящих в нерестовый водоем, был визуальный учет производителей наблюдателем на стационарном рыбоучетном заграждении (РУЗ).

Методика визуального учета с помощью РУЗ была разработана и внедрена в практику для оценки общей численности и определения темпоральной структуры нерестового хода нерки (*Oncorhynchus nerka*), заходящей в Курильское озеро (бассейн р. Озерной). Стадо нерки (так называемое «озерновское»), воспроизводящее в этом водоеме — крупнейшее в азиатской части ареала вида (Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2009).

Отметим, что существует и успешно применяется технически более простой способ учета идущих на нерест лососей, не требующий возведения стационарного сооружения, преграждающего путь рыбе: визуальный учет с вышки, установленной на берегу — “tower counts” (Woody, 2007). Однако очевидно, что точность такого метода учета тем ниже, чем шире русло и больше глубина реки и чем выше плотность скоплений рыб. Соответственно, в условиях р. Озерной его применение нецелесообразно.

Несмотря на то, что учет озерновской нерки ведется непрерывно более 80 лет, до настоящего времени не существует четкого регламента действий, представленного в виде методических рекомендаций. На протяжении всего периода наблюдений методические особенности учета тихоокеанских лососей устно передавались от исполнителя к исполнителю в рабочем порядке.

Вариант методики подсчета рыб, проходящих на нерест в оз. Курильское, изложенный в издании ВНИРО «Методические рекомендации по исследованиям тихоокеанских лососей» под редакцией М.К. Глубоковского и др. (2017), существенно расходится с оригинальной методикой, используемой на практике.

Цель настоящей работы — привести полное описание оригинальной методики учета тихоокеанских лососей на РУЗ и показать историю рыбоучетных исследований на оз. Курильском.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Место расположения рыбоучетного заграждения в р. Озерной, предназначенное для учета заходя-

щей на нерест в оз. Курильское нерки, было постоянно. За годы наблюдений его несколько раз перемещали ближе к истоку реки. Первое РУЗ было построено в 9–10 км от истока р. Озерной в 1940 г., чуть ниже места впадения в нее правого притока р. Каракульки. В этом месте русло реки разделено двумя островами на три протоки, в главной протоке было сооружено временное заграждение, прослужившее только один сезон.

В 1941 г. с организацией на оз. Курильском Курильской рыбоводно-биологической лаборатории (ныне Озерновский наблюдательный пункт КамчатНИРО) РУЗ установили в 5 км от истока р. Озерной в районе Кутхиных Батов (рис. 1, 2). В 1967 г. РУЗ перенесли еще ближе к истоку р. Озерной (Егорова и др., 1961; Егорова, 1977). В настоящее время расстояние от истока реки до РУЗ составляет 0,8 км.

Основу для РУЗ, представлявшую собой ряд бревенчатых крестовин, вбитых в дно реки от берега до берега (рис. 3), правила перед каждым учетным сезоном в начале лета. Собственно рыбоучетным заграждением это сооружение стано-

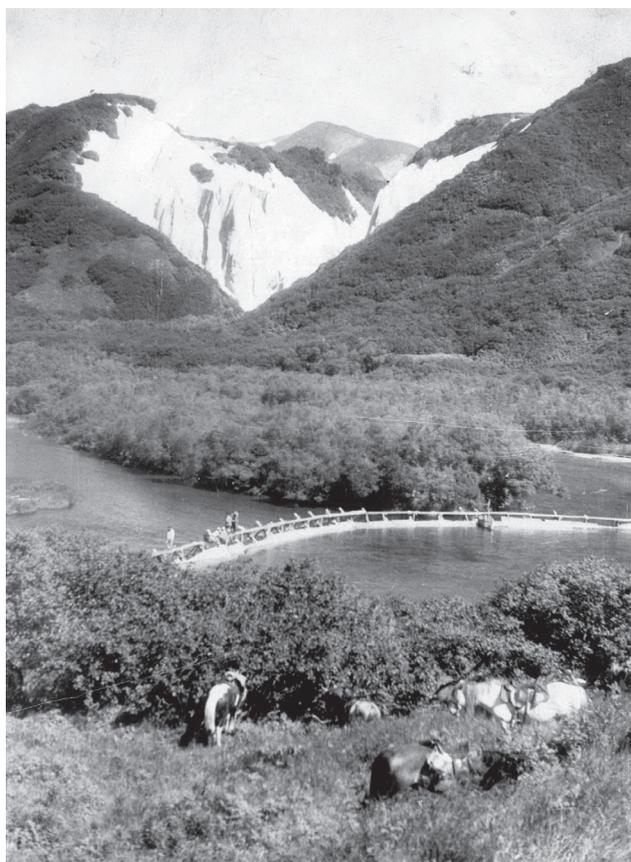


Рис. 1. РУЗ возле Кутхиных Батов (фото И.И. Лагунова, июль 1964 г., из архива И.И. Куренкова)
Fig. 1. Fish counting facility beside Kutkhiny Baty, July 1964 (photo by I.I. Lagunov from I.I. Kurenkov's archive)

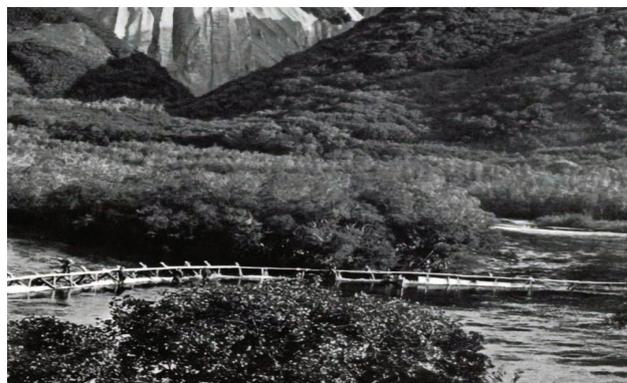


Рис. 2. РУЗ возле Кутхиных Батов (фото В.Е. Гиппенрейтера, лето 1966 г. (Гиппенрейтер, 1970))
Fig. 2. Fish counting facility beside Kutkhiny Baty, summer 1966. Photo by V.E. Gippenreiter (Gippenreiter, 1970)



Рис. 3. Основа для РУЗ до 1999 г. (фото В.А. Дубынина)
Fig. 3. Framework for fish counting facility near the outflow of the Ozeraya River until 1999 (photo by A.V. Dubynin)

вилось после того, как на поперечные рейки устанавливали специальные щиты-решетки, закрывающие проход рыб в оз. Курильское. Щиты изготавливали вначале из деревянных реек, потом из дюралевых трубок (рис. 4), далее из пластиковых труб и подгоняли на месте. В настоящее время РУЗ монтируют из щитов повышенной прочности, изготовленных из нержавеющей стали и полипропилена, усиленного стекловолокном.

В 1999 г. по инициативе Анатолия Георгиевича Коваленкова, директора Елизовского госпромхоза, основу для РУЗ реконструировали (рис. 5), и рыбоучетное заграждение обрело современный вид (рис. 6).

Длина современного РУЗ составляет порядка 150 м, и это самое крупное в мире подобное сооруже-

ние, предназначенное исключительно для учета заходящей на нерест нерки.

Подчеркнем, что РУЗ на р. Озерной является исключительно инструментом наблюдения подходов лососей и учета рыб. Ни в качестве инструмента регулирования пропуска в озеро, ни, тем более, орудия лова РУЗ на Курильском озере никогда не применялось. Такая практика была широко распространена в реках Кольского полуострова с 1964 по 1994 гг. с целью ограничения промыслового изъятия атлантического лосося *Salmo salar* (Пруссов, 2005). С 2009 г. и по настоящее время сооружения, называемые «РУЗ», применяются на базовых реках лососевых рыбоводных заводов Сахалинской области номинально для ограничения пропуска и недопущения заморов, а

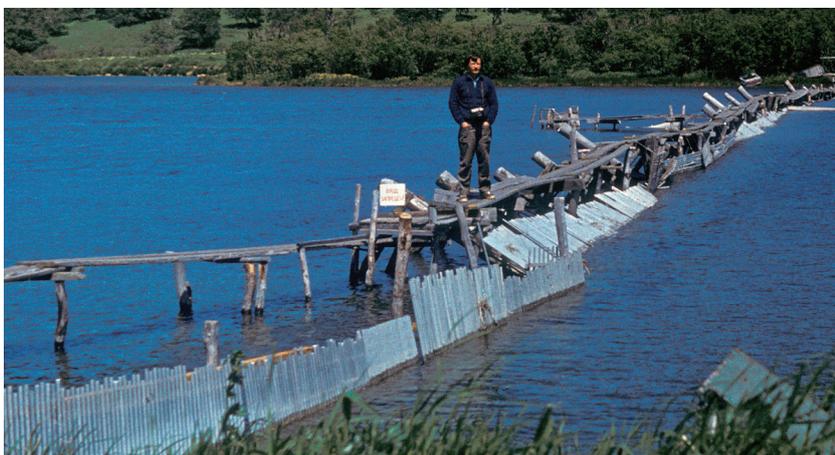


Рис. 4. РУЗ, оснащенный заградительными щитами из дюралевых трубок, возле истока р. Озерной, июль 1981 (фото А.В. Маслова)
Fig. 4. Fish counting facility near the outflow of the Ozernaya River equipped with barrier shields made of duralumin tubes, July 1981 (photo by A.V. Maslov)



Рис. 5. Основа для РУЗ с 1999 г. (фото А.В. Маслова)
Fig. 5. Framework for fish counting facility since 1999 (photo by A.V. Maslov)



Рис. 6. Частично установленное рыбоучетное заграждение возле истока р. Озерной, июнь 2010 г. (фото Е.В. Лепской)
Fig. 6. Partially installed fish counting facility near the outflow of the Ozernaya River, June 2010 (photo by E.V. Lepskaya)

также изъятия рыбы заводского происхождения, а реально — для тотального вылова заходящей в реку рыбы (Животовский, Смирнов, 2018; Радченко, 2018).

Добыча озерной нерки (одного из основных и особо ценных объектов промысла на Камчатке) ведется исключительно в море и в низовье р. Озерной ставными и закидными неводами. Рыба, дошедшая до РУЗ вблизи истока реки, не подвергается промысловому изъятию. А в силу расположения РУЗ на территории, имеющей статус особо охраняемой (Южно-Камчатский заказник), любительское и спортивное рыболовство также полностью исключены. При этом, в силу развития на Курильском озере экотуризма, с середины 1990-х гг. РУЗ получило второе предназначение — как средство просвещения, для наблюдения за рыбой и потребляющими ее хищниками «в режиме реального времени» (Завадская, Яблоков, 2013).

Методика учета тихоокеанских лососей на рыбоучетном заграждении

Обязательным условием для учета рыбы является отсутствие посторонних людей на РУЗ. При этом метеорологические условия не могут быть причиной отмены счета, за исключением экстремальных.

Лососей считают при прохождении их через специальные «окна» — отверстия в заградительных щитах РУЗ, снабженные запирающими щитами. Обычно монтируют четыре таких «окна». Нумерация «окон» идет от левого берега к правому. У каждого «окна» на поверхности воды устанавливают треугольник из досок, предназначенный для сглаживания водной ряби и создания благоприятных условий для визуального наблюдения («телевизор») (рис. 7).

Наблюдатель подходит к «окну» спокойным шагом за 3–5 минут до начала счета, чтобы рыба адаптировалась к присутствию движущегося объекта на РУЗ. Соблюдение этого правила особенно важно при малой численности рыб у РУЗ: при невысокой плотности скоплений рыбы раньше реагируют на источники вероятной опасности и избегают их (Griesinger, 1974).

Рыб считают с помощью ручных четырехрядных счетчиков (рис. 8). Счетчиком, находящимся в правой руке, считают всю нерку, проходящую через «окно»; счетчиком в левой руке — только травмированные особи.

Несмотря на то, что РУЗ в р. Озерной предназначено для учета нерки, прохождение через «окно» тихоокеанских лососей других видов регистрируют, их число запоминают и впоследствии делают соответствующие записи в карточки. Гольцов *Salvelinus* не учитывают.

В зависимости от интенсивности хода, нерку просчитывают «сплошным счетом» или «десяти-минутками». В первом случае проводится тотальный учет всех рыб, проходящих в «окна» РУЗ. Длительность открытия «окна» и, соответственно, счета, как правило, составляет 30 минут с интервалом 1 час. После окончания каждого счета «окно» закрывают.

Во втором случае «окно» после 10 минут наблюдения и счета не закрывают, обеспечивая беспрепятственный проход нерки к нерестовому во-



Рис. 7. Открытое «окно» в РУЗ и проходящая в него нерка (1 — отверстие в РУЗ; 2 — запирающий щит; 3 — «телевизор») (Fig. 7. Opened “window” in the fish counting facility and sockeye salmon, passing through the “window” (1 — opening in the fish counting facility; 2 — blocking shield; 3 — “monitor”))



Рис. 8. Счетчик для подсчета рыб на РУЗ (Fig. 8. Tally counter, used for counting fish at fish counting facility)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Расчет количества рыб, пропущенных через РУЗ

1. При «сплошном» счете для получения итоговой величины пропуска за день результаты каждого счета суммируют.
2. При счете «десятиминутками» вычисляют, сколько нерки прошло через РУЗ в данное «окно» за первый час (для этого складывают результаты первого и второго счетов и умножают сумму на 3). Затем сходным способом рассчитывают численность нерки, прошедшей через это «окно» за второй час (суммируют результаты второго и третьего счетов, сумму умножают на 3). Аналогичную процедуру проводят для каждого очередного часа. Суммируя данные за каждый час, определяют итоговую величину пропуска нерки через данное «окно» за день.
3. В случае, если счет через данное «окно» вели и «сплошным» счетом, и «десятиминутками», следует вычислить величину пропуска при счете каждым из способов отдельно, затем результаты расчетов сложить.
4. Если счет вели на нескольких «окнах», величину пропуска рассчитывают согласно изложенным выше алгоритмам, полученные результаты суммируют.
5. Аналогичные расчеты проводят отдельно для травмированной нерки и тихоокеанских лососей других видов, особенно если они встречаются в значимом количестве (десятки, сотни особей). В частности, в отдельные годы в Курильское озеро в значимом количестве проходит горбуша *O. gorbuscha* (Остроумов, 1985).

Последовательность действий на РУЗ.

Инструкция наблюдателю

Приступая к счету, сначала открыть «окно» максимально. В дальнейшем руководствоваться нижеизложенной инструкцией:

1. Если в течение первых 5 минут не пройдет ни одной нерки, «окно» закрыть. Данные записать в карточку (правая графа). Повторить счет через 1 час.
2. Если за первые 10 минут пройдет менее 300 экз. нерки, продолжить считать рыбу в течение полу часа (от начала счета). Затем закрыть «окно». Записать данные в карточку. Очередной счет начать через 1 час после окончания предыдущего — «сплошным» способом счета.

3. Если рыбы настолько много, что наблюдатель не успевает ее считать, нужно отрегулировать зазор «окна», ограничив число особей, единовременно проходящих в «окно». Подобрать подходящую величину зазора следует в течение первой минуты счета. Если в течение 10 минут (в эти 10 минут входит и 1 минута, которую затратили на регулирование зазора окна) пройдет 300 экз. нерки или больше, то следует перейти на счет «десятиминутками». В этом случае наблюдатель уходит с РУЗ, оставляя «окно» открытым.
4. Если при счете «десятиминутками», в очередной счет, через «окно» пройдет не менее 280 экз. нерки, то оставить «окно» открытым еще на один счет. При повторении такого результата в следующий счет, после его окончания «окно» закрыть. Если в очередной счет нерки за 10 минут пройдет менее 280 экз., «окно» закрыть сразу после этого счета. Новый счет начать через один час (см. пункт 1).
5. Во время рунного хода, когда у РУЗ скапливаются десятки и сотни тысяч производителей нерки, для их пропуска в течение светового дня одного «окна» недостаточно. Тогда открывают второе, а если нужно, то и третье, и четвертое «окна». В этом случае через 2 минуты после окончания счета на первом «окне» сразу открывают второе. В 2-минутный перерыв надо записать на черновик карточки данные предыдущего счета и перейти ко второму «окну».
6. Если во время счета «десятиминутками» на одном «окне» (но не во время первого счета) к РУЗ подошло крупное скопление нерки, и интенсивность хода явно возросла, то второе «окно» следует открыть только через 12 минут после окончания счета на первом, чтобы не возникло временной накладки при счете на двух «окнах» (см. последовательность счета «десятиминутками» выше).
7. Итоговые данные по пропуску за сутки, а также нарастающую величину пропуска ежедневно заносят в журнал и электронные таблицы в формате MS Excel.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уникальная методика учета нерки, приходящей на нерест в оз. Курильское, с помощью не менее уникального инструмента — рыбоучетного заграждения — вот уже на протяжении 80 лет по-

зволяет получать надежные данные о численности нерестового стада, используемые в прогнозировании динамики запаса и определении величины вероятного возврата.

Благодаря ежедневному учету производителей нерки на РУЗ уже с середины 1940-х годов появилась возможность оперативно регулировать величину промыслового изъятия и пропуска на нерестилища, устанавливая проходные дни — дни запрета промысла для рыбодобывающих предприятий. Об этом, опираясь на интервью с Виктором Викторовичем Азбелевым, заведовавшим Озерновским наблюдательным пунктом в 1941–1949 гг., писал Василий Федотов в своем эссе «Курильское озеро» (1949).

Следует отметить, что точность приведенной методики учета производителей нерки тщательно выверена. Так, например, Т.В. Егорова, занимавшаяся мониторингом стада нерки р. Озерной с 1950 по 1970 гг., установила, что: «Ошибка учета, которая определялась путем одновременного просчета сплошным и выборочным [«десятиминутками» — прим. авт.] методом, составляла $\pm 1-3\%$ » (Егорова, 1977). Величина возвратов, имеющих высокую достоверную связь с численностью родительских поколений (Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2009), подтверждает объективность методики учета и репрезентативность получаемых данных.

Однако визуальный учет травмированных особей нерки, очевидно, не в полной мере отражает их численность, т. к. небольшие по площади поражения, травмы (например, укусы миноги *Lethenteron* sp.), тем более расположенные на вентральной или вентролатеральной стороне тела, не заметны наблюдателю. Также очевидно, при визуальном учете невозможно выявить рыб, имеющих внутренние патологии. Тем не менее визуальный учет травмированных особей позволяет получить ценную информацию о межвидовых отношениях с морскими и наземными хищниками (по частоте встречаемости ран), о наличии браконьерского вылова или использования запрещенных орудий лова (следы обьячеивания жаберными сетями, застрявшие в теле крючки).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка. М.: Колос. 464 с.

Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 156 с.

Гиппенрейтер В.Е. 1970. К вулканам Камчатки. М.: Планета. С. 31.

Глубоковский М.К., Марченко С.Л., Темных О.С., Шевляков Е.А. 2017. Методические рекомендации по исследованиям тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО. 80 с.

Дегтев А.И., Шевляков Е.А., Малых К.М., Дубынин В.А. 2012. Опыт оценки численности молоди и производителей тихоокеанских лососей гидроакустическим методом на путях миграции в пресноводных водоемах // Изв. ТИНРО. Т. 170. С. 113–135.

Егорова Т.В. 1977. Нерестовый ход и сроки нереста нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Озерной // Вопр. ихтиологии. Т. 17. № 4 (105). С. 634–641.

Егорова Т.В., Крогиус Ф.В., Куренков И.И., Семко Р.С. 1961. Причины колебаний численности красной р. Озерной // Вопр. ихтиологии. Т. 1. № 3 (20). С. 439–447.

Животовский Л.А., Смирнов Б.П. 2018. Стратегия воспроизводства лососевых рыб в Сахалинской области / Современное состояние и перспективы развития лососевого хозяйства на Дальнем Востоке России: Матер. науч. конф. (Южно-Сахалинск, 7–8 ноября 2017 г.). Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 84–103. URL: <http://www.sakhniro.ru/userfiles/conference%207-8.11.2017/materials2017.pdf>

Завадская А.В., Яблоков В.М. 2013. Экологический туризм на особо охраняемых природных территориях Камчатского края: проблемы и перспективы. М.: Красанд. 240 с.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2017. Использование фото- и видеофиксации для оценки количества производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 47. С. 77–90.

Малых К.М., Демченко Д.В., Дубынин В.А., Коваленко М.Н. 2020. Оценка численности мигрирующих на нерест производителей нерки (*Oncorhynchus nerka*) стада р. Озерной гидроакустическим методом // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Т. 56. С. 63–73. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.56.63-73>

Остроумов А.Г. 1970. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 17–32.

Остроумов А.Г. 1985. Нерестовые озера Камчатки // Вопр. географии Камчатки. № 9. С. 47–56.

Прусов С.В. 2005. История рыболовства атлантического лосося в р. Поной, Кольский полуостров / Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 109–115.

Радченко В.И. 2018. Состояние запасов и промысла горбуши в местах ее массового искусственного воспроизводства в северной части Тихого океана / Современное состояние и перспективы развития лососевого хозяйства на Дальнем Востоке России: Матер. науч. конф. (Южно-Сахалинск, 7–8 ноября 2017 г.). Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 3–27. URL: <http://www.sakhniro.ru/userfiles/conference%207-8.11.2017/materials2017.pdf>

Федотов В. 1949. Курильское озеро / Камчатские рыбаки. Хабаровск: Дальневост. гос. изд-во. С. 155–172.

Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Островский В.И., Волобуев В.В., Каев А.М., Голубь Е.В., Барабанщиков Е.И., Голованов И.С. 2019. Ориентиры и оперативная оценка пропуска производителей на нерестилища как инструменты перспективного и краткосрочного управления запасами тихоокеанских лососей в реках дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Изв. ТИНРО. Т. 196. С. 23–62.

Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А., Малых К.М., Голубь Е.В., Голубь А.П., Каев А.М., Коваль М.В. 2013. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Бюллетень № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 36–57.

Griesinger D.W. 1974. The Phusics of Behavioral Systems // Behavioral Science. Vol. 19. № 1. P. 35–51.

Woody C.A. 2007. Tower counts / Salmonid Field Protocols Handbook: Techniques for Assessing Status and Trends in Salmon and Trout. P. 363–384.

REFERENCE

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., Maslov A.V., Dubynin V.A. *Ozernovskaya nerka (biologiya, chislennost, promysel)* [The Sockeye Salmon: Biology, Population Size and Fishing]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009, 156 p.

Gippenreyter V.Ye. *K vulkanam Kamchatki* [To the volcanoes of Kamchatka]. Moscow: Planeta, 1980, 31p. Glubokovskiy M.K., Marchenko S.L., Temnykh O.S., Shevlyakov Y.A. *Metodicheskiye rekomendatsii po issledovaniyam tikhookeanskikh lososey* [Guidelines for Research on Pacific Salmon]. Moscow: VNIRO, 2017, 80 p.

Degtev A.I., Shevlyakov E.A., Malykh K.M., Dubynin V.A. Results of quantitative assessment of juveniles and adults of pacific salmon by hydroacoustic method on their migration routes in freshwater ponds. *Izvestiya TINRO*, 2012, vol. 170. pp.113–135. (In Russian)

Egorova T.V. Spawning run and timing of spawning of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walb.) in the basin of the river Ozernoy. *Journal of Ichthyology*, 1977, vol. 17, no. 4 (105), pp. 634–641. (In Russian)

Egorova T.V., Krogus F.V., Kurenkov I.I., Semko R.S. Causes of fluctuations in the number of the red river Ozernoy. *Journal of Ichthyology*, 1961, vol. 1, no. 3 (20), pp. 439–447. (In Russian)

Zhivotovskiy L.A., Smirnov B.P. Strategy for the reproduction of salmon fish in the Sakhalin region. *Sovremennoye sostoyaniye i perspektivy razvitiya lososovogo khozyaystva na Dalnem Vostoke Rossii*: Mater. nauch. konf. (Yuzhno-Sakhalinsk, 7–8 noyabrya 2017 g.). Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2018, pp. 84–103. Zavadskaya A.V., Yablokov V.M. *Ekologicheskiy turizm na osobo okhranyayemykh prirodnykh territoriyakh Kamchatskogo kraya: problemy i perspektivy* [Ecological tourism in specially protected natural areas of the Kamchatka Territory: problems and prospects]. Moscow: Krasand, 2013, 240 p.

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Using the photo- and video records for assessment of pacific salmon escapement on migration routes and spawning grounds: some of methodical approaches. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2017, vol. 47, pp. 77–90. (In Russian)

Malykh K.M., Demchenko D.V., Dubynin V.A., Kovalenko M.N. The assessment of the adult escapement of the Ozernaya River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) with the hydroacoustic method. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the North-West Part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 56, pp. 63–73. (In Russian)

Ostroumov A.G. Results of aerial visualization and aerial photography of red and its spawning grounds

- in the basin of Lake Kurilsky. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 78, pp. 17–31. (In Russian)
- Ostroumov A.G. Spawning lakes of Kamchatka. *Voprosy Geographiyi Kamchatki*, 1985, no. 9, pp. 47–56. (In Russian)
- Prusov S.V. History of Atlantic salmon fishing in the river. Ponoï, Kola Peninsula. *Lososevidnyye ryby Vostochnoy Fennoskandii*. Petrozavodsk: KarNTS RAN, 2005, pp. 109–115. (In Russian)
- Radchenko V.I. State of stocks and fishery of pink salmon in places of its mass artificial reproduction in the North Pacific Ocean. *Sovremennoye sostoyaniye i perspektivy razvitiya lososevogo khozyaystva na Dalnem Vostoke Rossii: Mater. nauch. konf. (Yuzhno-Sakhalinsk, 7–8 noyabrya 2017 g.)*. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2018, pp. 3–27.
- Fedotov V. *Kurilskoye ozero. Kamchatskiye rybaki* [Kurile Lake / Kamchatka fishermen]. Khabarovsk, 1949, pp. 155–172.
- Shevlyakov E.A., Feldman M.G., Ostrovsky V.I., Volobuev V.V., Kaev A.M., Golub E.V., Barabanshchikov E.I., Golovanov I.S. Limits and operational evaluation of the spawners escapement to the spawning grounds as tools for prospective and short-term management of the pacific salmon stocks in the rivers of the Far-Eastern Fisheries Basin. *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 196, pp. 23–62. (In Russian)
- Shevlyakov Ye.A., Shubkin S.V., Dubynin V.A., Malykh K.M., Golub Ye.V., Golub A.P., Kayev A.M., Koval M.V. Methods for accounting for spawners of Pacific salmon in spawning grounds and migration routes to them. *Bulletin of the study of Pacific salmon in the Far East*, 2013, no. 8, pp. 36–57.
- Griesinger D.W. The Physics of Behavioral Systems. *Behavioral Science*, 1974, vol. 19. № 1. P. 35–51.
- Woody C.A. Tower counts. *Salmonid Field Protocols Handbook: Techniques for Assessing Status and Trends in Salmon and Trout*, 2007, pp. 363–384.

Статья поступила в редакцию: 04.03.2021

Одобрена после рецензирования: 24.05.2021

Статья принята к публикации: 20.10.2021

УДК 597.552.51:591.543.43:574.34

DOI: 10.15853/2072-8212.2021.63.82-88

РЕЗУЛЬТАТЫ УЧЕТА МАЛОЧИСЛЕННЫХ ВИДОВ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ НА РЫБОУЧЕТНОМ ЗАГРАЖДЕНИИ В ИСТОКЕ Р. ОЗЕРНОЙ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

В.А. Дубынин, Е.А. Кириллова*



Гл. спец.; вед. н. с., к. б. н.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)

683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18

Тел.: 8 (4152) 42-07-74. E-mail: kirillova@kamniro.ru

*Ст. н. с., к. б. н.; Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

119071 Москва, Ленинский пр-т, 33. Тел.: 8 (495) 954-75-53. E-mail: ekirillova@sevin.ru

ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ, ГОРБУША, КЕТА, КИЖУЧ, ЧАВЫЧА, НЕРКА, БИОЛОГИЯ, ВОСПРОИЗВОДСТВО, НЕРЕСТОВЫЙ ХОД, ДИНАМИКА И СРОКИ ХОДА, КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ УЧЕТ

Представлены результаты исследований нерестового хода и оценки численности видов тихоокеанских лососей (горбуши, кеты, кижуча и чавычи), собранные в процессе учета нерки на рыбоучетном заграждении в верховьях р. Озерной. Показано, что в отдельные годы численность других, помимо нерки, видов тихоокеанских лососей в Курильском озере может достигать значимых величин. Полученные данные дополняют известные сведения о биологии и экологии воспроизводства горбуши, кеты, нерки и чавычи.

RESULTS OF QUANTITATIVE COUNT OF NOT NUMEROUS SPECIES OF PACIFIC SALMON AT THE FISH ENUMERATION FACILITY IN THE HEADWATERS OF THE OZERNAYA RIVER (WESTERN KAMCHATKA)

Vladimir A. Dubynin, Elizaveta A. Kirillova*

Leading specialist; Leading Scientist, Ph. D. (Biology); Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO")

683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18

Ph.: +7 (4152) 42-07-74. E-mail: kirillova@kamniro.ru

*Senior Scientist, Ph. D. (Biology), A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS

119071 Moscow, Leninskii prosp., 33. Ph.: +7 (495) 954-75-53. E-mail: ekirillova@sevin.ru

PACIFIC SALMON, PINK SALMON, CHUM SALMON, COHO SALMON, CHINOOK SALMON, SOCKEYE SALMON, BIOLOGY, REPRODUCTION, SPAWNING RUN, DYNAMICS AND TIMING OF RUN, QUANTITATIVE ESTIMATION

Results of investigations of spawning run and quantitative assessment of Pacific salmon (pink salmon, chum salmon, coho salmon and chinook salmon) obtained during counting the sockeye salmon at fish enumeration facility in the headwaters of the Ozernaya River. It is revealed that abundance of various Pacific salmon species except sockeye salmon reaches significant values in some years in Kurile Lake. The presented data supplement knowledge about biology and reproductive ecology of pink salmon, chum salmon, coho salmon and chinook salmon.

Курильское озеро — основной нерестово-нагульный водоем для нерки *Oncorhynchus nerka* в бассейне р. Озерной (западной). Именно в озере и его притоках сосредоточены основные нерестилища этого вида (Крохин, Крогиус, 1937; Остроумов, 1985, 1999). Мониторинг озерновского стада ведут с 1940 г. Его ключевой составляющей является тотальный учет производителей, заходящих в озеро.

Однако нерка — не единственный вид тихоокеанских лососей, воспроизводящийся в бассейне р. Озерной. Помимо нее, в озерно-речную систему заходят для нереста горбуша *O. gorbuscha*, кета *O. keta*, кижуч *O. kisutch* и чавыча *O. tshawytscha* (Бугаев и др., 2009; Кириллова и др., 2014).

Основные нерестилища кеты и горбуши сосредоточены в среднем и нижнем течении р. Озер-

ной и ее притоках (Остроумов, 1999). Однако в отдельные годы горбуша в значимом количестве заходит на нерест в само озеро (Остроумов, 1985) и озерные притоки (Остроумов, 1999). Нерест горбуши и кеты в крупных притоках озера (реки Выченкия, Хакыцин и Этамынк) отмечен при аэровизуальных обследованиях (Остроумов, 1999). Нерестилища кеты в Курильском озере до настоящего времени не обнаружены. При этом случаи массового воспроизводства кеты в озерах (на Южных Курильских островах) известны и подробно описаны (Иванков, Броневский, 1974, 1975; Каев, Ромасенко, 2017). Кижуч нерестится в речных и озерных притоках, а его молодь до миграции в море либо созревания в пресной воде нагуливается в озере (Кириллова и др., 2014, 2021). Единичные

случаи нереста чавычи в верховье р. Озерной описаны В.Ф. Бугаевым с соавторами (2009).

Цель настоящей статьи — обобщить многолетние данные о сроках нерестового хода и относительной численности тихоокеанских лососей (за исключением нерки), заходящих в Курильское озеро (бассейн р. Озерной).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для проведения исследования послужили результаты учета тихоокеанских лососей на рыбоучетном заграждении (РУЗ) в истоке р. Озерной (в 48 км [Государственный водный реестр. URL: <http://textual.ru/gvr/>] от устья реки) в 2002–2020 гг. Материалы за более ранние годы оказались безвозвратно утерянными. Методика выполнения визуального учета рыб на РУЗ подробно изложена в работе В.А. Дубынина с соавторами (Дубынин и др., 2021).

Сведения о качественном составе тихоокеанских лососей р. Озерной (за исключением нерки) собраны на речных рыболовных участках (РЛУ) в 2008–2020 гг. Данные промысловой статистики, на основе которой оценены сроки и динамика нерестового хода, предоставлены Северо-Восточным филиалом ФГБУ «Главрыбвод» и Северо-Восточным территориальным управлением Росрыболовства (СВТУ ФАР). Данные по вылову осреднены по пятидневкам.

Накопление и статистическая обработка данных, а также визуализация результатов выполнены в программе MS Excel в соответствии с методами вариационной статистики (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вылов тихоокеанских лососей на речных РЛУ в р. Озерной характеризовался высокой межгодовой

изменчивостью (рис. 1). Как правило, величина изъятия горбуши не превышала 1000 т, кеты — 600 т. Наиболее урожайным для горбуши был 2012 год (более 3000 т), а для кеты — 2018 год (около 1600 т). В годы многочисленных подходов горбуши (2008–2012 и 2018 гг.) кета существенно уступала ей в численности, что отразилось на объемах вылова.

Численность кижуча относительно не высокая, а его вылов лишь в отдельные годы превышал 100 т (2013 и 2015 гг.). По мнению Ж.Х. Зорбиди (2010), численность кижуча на юго-западе Камчатки лимитирована малой площадью нерестилищ, отвечающих видоспецифическим требованиям к условиям воспроизводства. По нашему мнению, не менее значимым фактором является лимит нагульных акваторий для молоди этого вида (Кириллова и др., 2014, 2021).

Рассматриваемые виды тихоокеанских лососей на РУЗ в верховье р. Озерной регистрировались не ежегодно. Так, горбуша на РУЗ не была отмечена в 2011 и 2017 гг., кета — в 2006, 2007, 2011, 2012 гг. и в 2016–2019 гг. Кижуч на РУЗ был зарегистрирован только в 2005, 2009 и 2010 гг. Однако отсутствие данных не является достоверным показателем отсутствия вида в водоеме и может быть издержкой методики счета на РУЗ. Так, при невысокой численности других видов и массовых подходах нерки (рунном ходе), когда применяется способ счета, предполагающий длительное открытие «окон» в отсутствие наблюдателя (Дубынин и др., 2021), прочие виды могут быть не учтены. Кроме того, ко времени демонтажа РУЗ по завершении хода нерки (как правило, в начале сентября), продолжается подход в верховья реки других видов тихоокеанских лососей — например, кижуча.

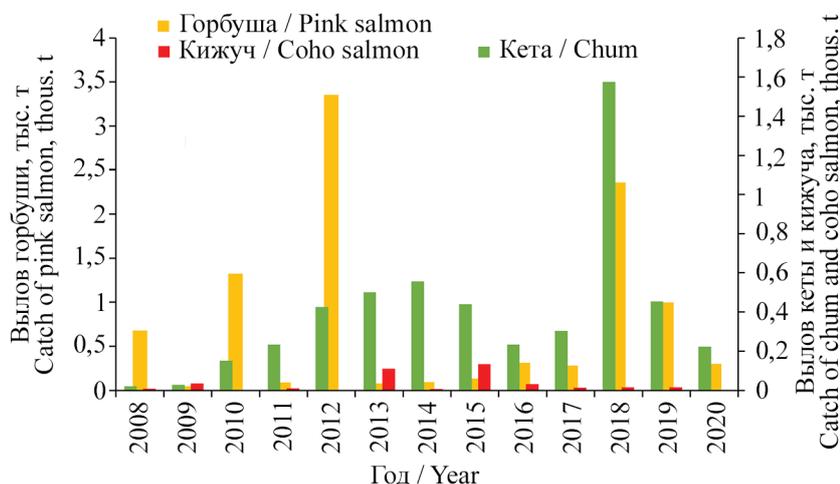


Рис. 1. Вылов горбуши, кеты и кижуча на речных РЛУ в низовье р. Озерной в 2008–2020 гг.
Fig. 1. The catch of pink, chum and coho salmon at riverine fishing areas in the lower reach of the Ozernaya River in 2008–2020

Сроки и динамика вылова горбуши, кеты, кижуча в р. Озерной и пропуск тихоокеанских лососей в Курильское озеро

Горбуша. Нерестовый ход горбуши и нерки (основного объекта добычи) близок по срокам (Шунтов, Темных, 2008). Данные промысловой статистики объективно отражают сезонную динамику подходов горбуши (рис. 2).

В уловах на речных РЛУ горбушу в значимом количестве обычно отмечают с III пятидневки июля. Тем не менее в годы высокочисленных поколений гонцы горбуши проходят в реку уже в начале июля. Наиболее интенсивный вылов горбуши происходит в VI пятидневку июля – III пятидневку августа, а максимальное изъятие приходится на I пятидневку августа (рис. 2).

Динамика захода горбуши в оз. Курильское, охарактеризованная на основе результатов учетов на РУЗ, соответствует динамике захода в реку: коэффициент корреляции r равен 0,64 при $p < 0,05$ (рис. 2).

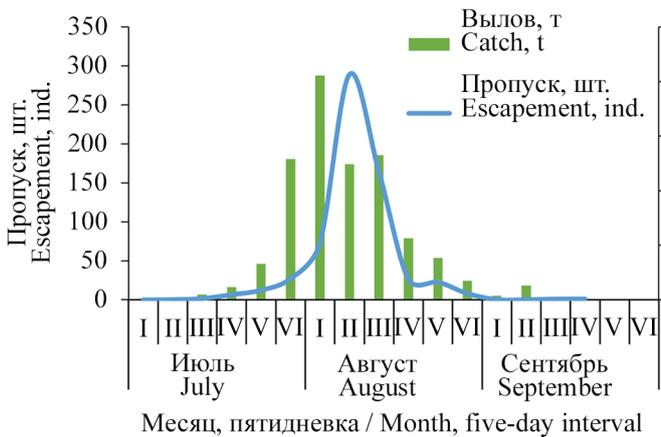


Рис. 2. Динамика вылова горбуши на речных РЛУ в низовье р. Озерной и пропуска через РУЗ в период с 2008 по 2020 гг. (осредненные данные)

Fig. 2. Dynamics of pink salmon commercial catch at riverine fishing areas in the lower reach of the Ozernaya River (averaged data) and escapement through fish counting facility in 2008–2020

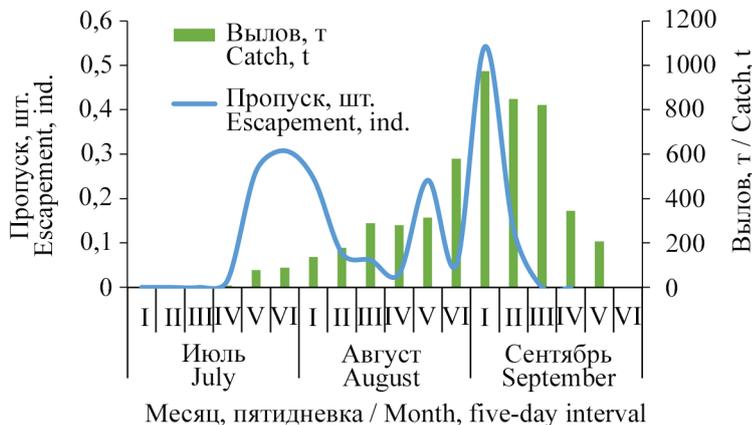


Рис. 3. Динамика вылова кеты на речных РЛУ в низовье р. Озерной и пропуска через РУЗ в период с 2008 по 2020 гг. в ряду нечетных лет (осредненные данные)

Fig. 3. Dynamics of chum salmon commercial catch at riverine fishing areas in the lower reach of the Ozernaya River (averaged data) and escapement through fish counting facility in 2008–2020

Представленные данные позволяют утверждать, что использование горбушей оз. Курильского в качестве нерестового водоема — это не проявление стрейнга, а закономерное явление. Так, известно, что горбуша раннего хода занимает нерестилища в верховьях рек (Шунтов, Темных, 2008). Закономерно ожидать, что особи, заходящие в р. Озерную раньше, будут подниматься на нерест в озеро и его притоки.

Согласно данным авиаучетов (Остроумов, 1999), горбуша заходит на нерест в крупные притоки озера — реки Выченкия, Хакицин и Этамьнк. Ее нерест на литорали озера наблюдали в 1940-е гг. (Остроумов, 1985). Потенциальную возможность воспроизводства горбуши в лимнических условиях подтверждают случаи ее нереста в других озерах Камчатки (Остроумов, 1985).

Кета. Ход кеты в р. Озерную начинается в середине июля, — в это время первые особи этого вида появляются в уловах на РЛУ в низовье реки. Объем вылова кеты нарастает поступательно и достигает максимума в первой половине сентября, а с IV пятидневки сентября резко идет на спад (рис. 3).

В среднемноголетней сезонной динамике хода кеты в Курильское озеро четко представлены три максимума: в конце июля, в V пятидневке августа и в первой половине сентября (рис. 3), которые соответствуют темпоральным группировкам (сезонным расам) кеты, воспроизводящимся в реках Западной Камчатки, — летней ранней, летней поздней и осенней (Кузищин и др., 2010). Эти группировки разобщены по срокам миграции и по местам воспроизводства, а их нерестилища различаются гидрологическими и геоморфологическими характеристиками (Кузищин и др., 2010).

Отсутствие связи между динамикой вылова кеты в нижнем течении и сроками ее хода в Курильское озеро (рис. 3), по-видимому, обусловлено тем, что в притоках Курильского озера воспроизводится только часть темпоральных группировок. Вероятно, что часть кеты позднего летнего и осеннего хода нерестится в самом озере, аналогично озерному экотипу кеты о-ва Кунашир (Иванков, Броневский, 1974, 1975; Каев, Ромасенко, 2017). Подтверждением этого предположения выступает поимка самки кеты (длина по Смитту 536 мм,

масса тела 1584 г, масса гонад 437 г) в брачном наряде (рис. 4), с текучими половыми продуктами (стадия зрелости гонад переходная между IV и V) на литорали Курильского озера. Особь была поймана 11 августа 2013 г. ставной сетью, выставленной у дна, на глубине около 5 м у юго-западного берега озера — напротив мыса, разделяющего бухты Исток и Этамынк, вдали от нерестовых притоков озера.

Кижуч. Заход кижуча в р. Озерную начинается в V пятидневку июля. До конца августа – начала сентября объемы его вылова поступательно нарастают (рис. 5). Наибольшее изъятие кижуча приходится на VI пятидневку августа – III пятидневку сентября, с максимумом в середине сентября. Во второй половине сентября интенсивность вылова снижается. Однако нерестовый ход кижуча продолжается до конца зимы. Так, по устному сообщению А.В. Маслова, в феврале 2007 г. кижуч без признаков брачного наряда был обнаружен в р. Этамынк.

Несмотря на то, что в низовье р. Озерной кижуч появляется в конце июля, проходящих в озе-



Рис. 4. Кета, пойманная на литорали Курильского озера 11 августа 2013 г. (фото Е.А. Кирилловой)
 Fig. 4. Chum salmon captured on August 11, 2013 in the littoral zone of Kurile Lake. (Photo by E.A. Kirillova)

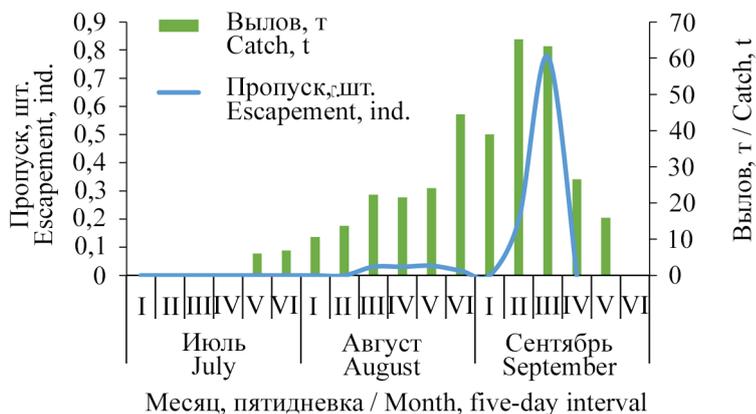


Рис. 5. Динамика вылова кижуча на речных РЛУ в низовье р. Озерной и пропуска через РУЗ в период с 2008 по 2020 гг. (осредненные данные)
 Fig. 5. Dynamics of coho salmon commercial catch at riverine fishing areas in the lower reach of the Ozernaya River (averaged data) and escapement through fish counting facility in 2008–2020

ро особей регистрируют с III пятидневки августа. В первой половине сентября интенсивность захода в озеро возрастает. В целом, сезонная динамика хода кижуча в оз. Курильское согласуется с динамикой его захода в реку.

Неравномерность интенсивности подхода кижуча в оз. Курильское обусловлена его внутривидовой структурой — наличием двух темпоральных группировок, ранней и поздней (Зорбиди, 2010), перекрывающихся по срокам хода, но дифференцированных по локализации нерестилищ. Вероятно, кижуч раннего хода занимает нерестилища в основном русле р. Озерной и ее притоках, а поздний заходит в озеро и поднимается в его притоки (Остроумов, 1999; Кириллова и др., 2021). Так, в 2012 и 2013 гг. половозрелых проходных особей кижуча ловили в VI пятидневке сентября — I пятидневке октября удебными орудиями вблизи устья одного из крупных озерных притоков — р. Этамынк (Кириллова и др., 2014, 2021). В 2020 г., также напротив устья р. Этамынк, в течение трех дней (01, 11 и 12 октября) была собрана репрезентативная выборка производителей кижуча. Согласно данным о сроках появления кижуча у РУЗ и у нерестовых притоков, этот вид тихоокеанских лососей проводит в озере около 10–15 суток.

Чавычу регистрировали у РУЗ крайне редко: 30 июля и 04 августа 2002 г., 07 и 13 августа 2003 г., 14 и 23 июля 2004 г., 03 августа 2005 г., 08 и 11 августа 2008 г. и 14 августа в 2009 г. Исключительно редкие случаи обнаружения чавычи в верховье реки являются следствием ее малой численности в р. Озерной. Известно, что реки Западной Камчатки в целом имеют меньшее значение для воспроизводства чавычи в регионе, а район основного воспроизводства западно-камчатской чавычи расположен севернее (Вронский, 1972). Так, согласно данным авиаучетов (Остроумов, 1999), редкие нерестовые площадки чавычи ранней формы расположены только в нижнем и среднем течении основного русла р. Озерной.

Единственная известная нерестовая площадка чавычи в верховье р. Озерной (Бугаев и др., 2009), по уточненным данным А.В. Маслова, расположена примерно в 250 м выше РУЗ, на излучине реки, у правого, подмываемого берега. Практически ежегодно на этом участке русла наблюдали нерест 3–7 особей чавычи (1–3 гнезда). По-видимому, на этом нерестилище воспроизводятся особи чавычи, регистрируемые на РУЗ в июле–августе. Сроки

подходов этих рыб соответствуют срокам нерестового хода чавычи поздней темпоральной формы (Вронский, 1983).

Примечательно, что нерестилище чавычи в верховье р. Озерной расположено на участке с разгрузкой грунтовых вод, что является крайне редким и нетипичным для вида, — до настоящего времени нерест чавычи на нерестилище с притоком грунтовых вод описан только в верхнем течении р. Паратунки (Восточная Камчатка) (Смирнов, 1958).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдения за ходом и учет других видов тихоокеанских лососей в процессе счета нерки на РУЗ в верховье р. Озерной, а также сопоставление полученных результатов с данными статистики промысла в низовье реки позволили получить новые сведения о биологии и экологии воспроизводства видов, обитающих в бассейне р. Озерной.

Показано, что горбуша, кета и кижуч, несмотря на значительно меньшую, относительно нерки, численность в озере, являются неотъемлемой составляющей ихтиофауны. Их воспроизводство в озерных притоках и в озере — особенность локальных популяций этих видов в бассейне р. Озерной, а не случайные явления, обусловленные стрессингом.

Анализ собственных и архивных данных о сроках захода в р. Озерную и подходах в верховье реки, а также локализации нерестилищ позволил охарактеризовать внутривидовую структуру кеты и кижуча: выявить наличие трех темпоральных форм у кеты и двух у кижуча, а также предположить наличие уникального озерного экотипа у кеты. Нерест малочисленной чавычи в верховье р. Озерной подтверждает непопулярную гипотезу о меньшей специализации вида к условиям воспроизводства.

Многочисленные (до десятков тысяч особей) подходы отдельных видов (горбуши) делают актуальным дополнение стандартного рыбохозяйственного мониторинга исследованиями межвидовых отношений в сообществе лососевых рыб в бассейне р. Озерной.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам и студентам профильных учебных заведений, в разные годы выполнявшим учет тихоокеанских лососей на рыбоучетном заграждении. Особую призна-

тельность выражаем П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за участие и помощь в сборе дополнительного материала по биологии кижуча и кеты в бассейне Курильского озера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 156 с.

Вронский Б.Б. 1972. Материалы о размножении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 12. № 2 (73). С. 293–308.

Вронский Б.Б. 1983. Сезонные расы чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha* Walb.) в бассейне р. Камчатки / Тез. докл. 10 Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. Магадан. С. 159.

Дубынин В.А., Лепская Е.В., Кириллова Е.А. 2021. Методика визуального учета производителей нерки, заходящих на нерест в озеро Курильское (Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 63. С. 73–81.

Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 306 с.

Иванков В.Н., Броневский А.М. 1974. Особенности биологии кеты, размножающейся на озерных нерестилищах // Управление и информация. Вып. 10: Математические методы в биологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 265–268.

Иванков В.Н., Броневский А.М. 1975. Кета размножается на озерных нерестилищах // Природа. № 2. С. 97–98.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2017. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: СахГУ. 124 с.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Малютина А.М., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2021. Жилой кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в азиатской части ареала. К вопросу о пресноводной компоненте в структуре вида // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 553–575. DOI: 10.31857/S0042875221050118

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. 2014. Изменения структуры ихтиофауны Курильского озера (Южная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 302–310.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоокеанского Комитета. Т. IV. Курильское озеро. М.-Л.: АН СССР. 187 с.

Кузищин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С., Стэнфорд Д.А. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 202–215.

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. 4-е изд., перераб. и дополн. М.: Высшая школа. 352 с.

Остроумов А.Г. 1985. Нерестовые озера Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып. 9. С. 47–56.

Остроумов А.Г. 1999. Нерестовое значение рек и озер Камчатской области и Корякского автономного округа (западное побережье). Петропавловск-Камчатский. КамчатНИРО. 92 с.

Смирнов А.И. 1958. Больше внимания воспроизводству запасов чавычи // Рыбное хозяйство. № 3. С. 8–12.

Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: ТИПРО-Центр. 481 с.

REFERENCE

Bugaev V.F., Maslov A.V., Dubynin V.A. *Ozernovskaya nerka (biologiya, chislennost, promysel)* [The Sockeye Salmon: Biology, Population Size and Fishing]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009, 156 p.

Vronsky B.B. Materials on the reproduction of Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) Kamchatka R. *Journal of Ichthyology*, 1972, vol. 12, no. 2 (73), pp. 293–308. (In Russian)

Vronsky B.B. Seasonal races of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha* Walb.) in the basin of the river Kamchatka. Abstract. report 10 All-Union. symp. “*Biologicheskkiye problemy Severa*”, Magadan, 1983, Part 2, 159 p. (In Russian)

Vladimir A. Dubynin, Ekaterina V. Lepskaya, Elizaveta A. Kirillova. Method of quantitative visual assessment of abundance of Sockeye salmon spawners running to Kurile Lake (Kamchatka) for reproduction. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2021, vol. 63, pp. 73–81. (In Russian)

Zorbidi Zh.Kh. *Kizhuch aziatskikh stad* [Silver salmon of Asian stocks]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2010, 306 p.

- Ivankov V.N., Bronevskiy A.M. Features of the biology of chum salmon breeding in lake spawning grounds. *Upravleniye i informatsiya*. Vladivostok: DVNTS AN SSSR, 1974, issue 10, pp. 265–268. (In Russian)
- Ivankov V.N., Bronevskiy A.M. Chum salmon breeds on lake spawning grounds. *Priroda*, 1975, no. 2, pp. 97–98. (In Russian)
- Kaev A.M., Romasenko L.V. *Gorbusha i keta ostrova Kunashir (struktura populyatsiy, vosproizvodstvo, promysel)* [Pink salmon and chum salmon on Kunashir Island (population structure, reproduction, fishing)]. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhGU, 2017, 124 p.
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kuzishchin K.V., Pavlov D.S., Malyutina A.M., Gruzdeva M.A. Resident coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Asian Part of range. Revisiting the freshwater component in the structure of the species. *Journal of Ichthyology*, 2021, vol. 61, no. 5, pp. 709–730.
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Pavlov D.S. Changes in the ichthiofauna of Kurilskoye Lake (Southern Kamchatka). *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2014, issue 6, pp. 302–310. (In Russian)
- Krokhin Ye.M., Krogus F.V. *Ocherk Kuril'skogo ozera i biologii krasnoy Oncorhynchus nerka (Walb.) v yego bassejne* [outline of the Kurile Lake and the biology of the red *Oncorhynchus nerka* (Walb.) in its basin]. Tr. Tikhoookeanskogo Komiteta, vol. IV, Kuril'skoye ozero. M.-L.: AN SSSR, 1937, 187 p.
- Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Savvaitova K.A., Pavlov D.S., Stanford J.A. Seasonal races of chum salmon *Oncorhynchus keta* and their interrelations in Kamchatka Rivers. *Journal of Ichthyology*, 2010, vol. 50, no. 2, pp. 159–173.
- Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics], Moscow: Vysshaya shkola, 1990, 352 p.
- Ostroumov A.G. Spawning lakes of Kamchatka. *Voprosy geografii Kamchatki*, 1985, issue 9, pp. 47–56. (In Russian)
- Ostroumov A.G. *Nerestovoye znachenie rek i ozer Kamchatskoy oblasti i Koryak'skogo avtonomnogo okruga (zapadnoye poberezhye)* [Spawning value of rivers and lakes of the Kamchatka Region and the Koryak Autonomous Okrug (western coast)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1999, 92 p.
- Smirnov A.I. More attention to the reproduction of chinook salmon. *Rybnoye khozyaistvo*, 1958, no. 3, pp. 8–12. (In Russian)
- Shuntov V.P., Temnykh O.S. *Tikhoookeanskiye lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* [Pacific salmon in marine and ocean ecosystems]. Vol. 1. Vladivostok: TINRO-Center, 2008, 481 p.

Статья поступила в редакцию: 10.10.2021
 Одобрена после рецензирования: 24.10.2021
 Статья принята к публикации: 12.11.2021

ОСОБЕННОСТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ВИРУСА ИНФЕКЦИОННОГО НЕКРОЗА ГЕМОПОЭТИЧЕСКОЙ ТКАНИ В ПОПУЛЯЦИИ НЕРКИ ОЗ. КУРИЛЬСКОГО (КАМЧАТКА)

С.Л. Рудакова, Е.В. Бочкова, В.А. Дубынин, Н.С. Мюге*, Б. Батс**, Р.Б. Брейта***, Г. Кюраф**



Зав. лаб., к. б. н.; вед. специалист; гл. специалист; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18. Тел./факс: 8 (4152) 241-27-01

E-mail: rudakova@kamniro.ru, bochkova.e.v@kamniro.ru, dubynin.v.a@kamniro.ru

*Начальник отд., к. б. н.; Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

107140 Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17. E-mail: mugue@mail.ru

**Вед. специалист, к. б. н.; зав. лаб. молекулярной генетики, к. б. н.;

Западный исследовательский центр рыболовства, Сиэтл, США

E-mail: bbatts@usgs.gov, rbjmax@uw.edu, gkurath@usgs.gov

***Вед. специалист, к. б. н.; Департамент микробиологии, Университет штата Орегон, США

E-mail: rbjmax@uw.edu

ВИРУС ИНФЕКЦИОННОГО НЕКРОЗА ГЕМОПОЭТИЧЕСКОЙ ТКАНИ, НЕРКА, ПРИРОДНЫЙ ОЧАГ ИНФЕКЦИИ, ПАТОГЕН, ХОЗЯИН, ЭПИЗОТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС

Многолетние (2004–2021 гг.) вирусологические исследования показали, что оз. Курильское является природным очагом вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHNV), в котором выработался и поддерживается гомеостаз. Филогенетические исследования продемонстрировали уникальность типичных изолятов IHNV в области midG, выделенных у нерки, что поддерживает гипотезу замкнутой циркуляции вируса в природном очаге оз. Курильского, без заноса из других водоемов Камчатки.

PARTICULAR QUALITIES OF INFECTIOUS HEMATOPOIETIC NECROSIS VIRUS CIRCULATION IN THE SOCKEYE POPULATION AT KURILE LAKE (КАМЧАТКА)

Svetlana L. Rudakova, Elena V. Bochkova, Vladimir A. Dubynin, Nikolai S. Mugue*, Bill Batts**, Rachel B. Breyta***, Gael Kurath**

Head of Lab., Ph. D. (Biology); Leading Specialist; Leading Specialist; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO")

683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18. Ph./fax: +7 (4152) 241-27-01

E-mail: rudakova@kamniro.ru, bochkova.e.v@kamniro.ru, dubynin.v.a@kamniro.ru

*Head of Dep., Ph. D. (Biology); Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography

107140 Moscow, Verhnyaya Krasnoselskaya, d. 17. E-mail: mugue@mail.ru

**Leading Specialist, Ph. D. (Biology); Head of Lab., Ph. D.; U.S.G.S. Western Fisheries Research Center Seattle, United States, 6505 NE 65th Street Seattle

E-mail: gkurath@usgs.gov; bbatts@usgs.gov

***Leading Specialist, Ph. D.; Department of Microbiology, Oregon State University, Corvallis, OR, United States, 2820 SW Campus Way, Corvallis, OR 97331

E-mail: rbjmax@uw.edu

INFECTIOUS HEMATOPOIETIC NECROSIS VIRUS, SOCKEYE SALMON, NATURAL FOCUS OF INFECTION, PATHOGEN, HOST, EPISOOTIC PROCESS

Long-term (2004–2018) virological studies have shown that the Kurile Lake is a natural focus of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV). A hypothesis about the survival of the virus as a species is discussed. The results of the phylogenetic analysis of the midG region showed that typical IHNV genetic sequences found in sockeye salmon from Kurile Lake are unique and have single mutations. This confirms the assumption that the lake is a closed system, and fish from other reservoirs were not brought into it.

Вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани (Infectious hematopoietic necrosis virus – IHNV) относится к сем. *Rabdoviridae*, роду *Novirhabdovirus*, является возбудителем инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHNV) — заболевания, наносящего большой экономический ущерб в аквакультуре. Международным эпизоо-

тическим бюро ИHN включен в Перечень болезней, которые необходимо контролировать на государственном уровне (Manual of Diagnostic., 2021).

Первый известный природный очаг IHNV был обнаружен в популяциях дикой нерки (*Oncorhynchus nerka*) в водоемах Северной Америки (50-е годы XIX в.). Впоследствии вирус стремительно

распространился по миру (его обнаружили в 21 стране) и адаптировался к другим видам лососей благодаря бурному развитию рыбководства, глобальной торговле производителями и икрой лососевых (Rucker et al., 1953; Watson et al., 1954). На тихоокеанском побережье России IHNV впервые выделили в 2001 г. у половозрелой нерки (*Oncorhynchus nerka*) из бассейна р. Большой, в котором расположены рыбководные заводы Камчатки (Рудакова, 2003).

В зарубежной литературе большое количество работ направлено на разностороннее изучение вируса, его филогению и связи с пространственным распространением, внутривидовой гетерогенностью патогена и его хозяина, факторов риска для распространения в аквакультуре (Wolf, 1988; Bootland, Leong, 1999; Dixon, 2016). В России в доступной литературе, в основном, описываются случаи выделения IHNV в рыбководных хозяйствах и разработка методов экспресс-диагностики заболевания (Апасова и др., 2009; Завьялова и др., 2017). Данных об изучении природных очагов вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани мы не нашли. Одна из причин, вероятно, в том, что в Северной Америке, где IHNV является эндемиком, уже не существует паразитарных систем IHNV – нерка, в которые бы не вмешался человек во время интенсивного развития аквакультуры и другой хозяйственной деятельности (Лихатович, 2004; McDaniel, 1994). Поэтому определить первоначальные природные очаги вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани и показать взаимодействие системы «паразит–хозяин» — задача достаточно трудная, но актуальная.

Оз. Курильское расположено в бассейне р. Озерной и является ее истоком (юго-западное побережье Камчатки). Этот нагульно-нерестовый водоем экономически самый важный на всем азиатском побережье Северной Пацифики. В его бассейне воспроизводится крупное стадо нерки, занимающее первое место по численности этого вида в Азии (Бугаев, Кириченко, 2008). Удаленность района, его нахождение на территории государственного природного заказника федерального значения «Южно-Камчатский» помогло уберечь озеро от создания рыбководных заводов (ЛРЗ) и интродукции в него нерки из других бассейнов. Поэтому мы рассматриваем бассейн оз. Курильского как вероятный природный очаг IHNV.

Вирусологическое тестирование популяции нерки и определение превалентности IHNV в оз. Курильском специалисты КамчатНИРО проводят с 2004 г., полученная информация позволила провести описательное моделирование распространения вируса на нерестилищах озера (Рудакова, 2008; Рудакова, Бочкова, 2013).

Представленные в статье данные по превалентности IHNV (по материалам 2004–2021 гг.) впервые дополнили результатами филогенетических исследований большого количества изолятов вируса, что помогло лучше понять механизм циркуляции и сохранения вируса как вида в природном очаге оз. Курильского.

Цель работы — рассмотреть особенности циркуляции IHNV в популяции нерки оз. Курильского, используя традиционные популяционно-экологические подходы и методы популяционной генетики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Вирусологическое тестирование

В 2004–2018 гг. и 2021 г. проводили вирусологическое обследование нерки в оз. Курильском. Всего исследовали 1239 половозрелых рыб и 240 сеголеток.

Половозрелых рыб отлавливали сетью на рыбоучетном заграждении (РУЗ) в истоке р. Озерной во время нереста на нерестилищах «Исток», «Баня», «бухта Северная», сеголеток — мальковым неводом на нерестилищах «Баня» и «бухта Северная».

Объем единовременной случайной выборки половозрелых рыб был не менее 30 экз. У всех половозрелых лососей органы (почка, селезенка) и овариальную жидкость (у самок) отбирали индивидуально непосредственно на месте вылова и транспортировали в термоконтейнере с хладагентом (+4–6 °С) в лабораторию. Время транспортировки и хранения не превышало 4 суток.

Объем единовременной случайной выборки молоди был 60 экз. Молодь помещали в емкости с аэрацией воды компрессором и доставляли в лабораторию живыми в день отлова. При вирусологическом тестировании молодь объединяли в пулы по 5 шт. (Сборник инструкций..., 1998).

Для исследований отбирали рыб с текучими половыми продуктами или уже отнерестившихся, так как, по литературным данным, вероятность выделения вируса у таких рыб повышается (Wolf, 1988).

Для заражения патматериалом перевиваемой линии клеток ЕРС (эпидермальные новообразования больного оспой карпа *Cyprinus carpio*) использовали модифицированную методику, разработанную в вирусологической лаборатории ВНИИПРХ (Сборник инструкций..., 1998). Вирус был идентифицирован как IHNV с помощью реакции нейтрализации (Сборник инструкций..., 1998) с использованием кроличьей антисыворотки (Дж. Кауфман, Департамент рыб и дикой природы Орегона, Корваллис, Орегон, США). С 2010 года идентификацию вируса также проводили с помощью полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР) (mid-G) (Troyer, Kurath, 2003). Супернатант с IHNV, полученный на клеточной линии после удаления дебриса, замораживали на $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ для дальнейшего секвенирования и филогенетических исследований.

Превалентность (P) рассчитывали по формуле (Власов, 2004):

$$P = D/n, \quad (1)$$

где D — число особей, у которых выделили IHNV, n — число обследованных особей.

Среднемноголетние значения превалентности IHNV (P_p) в популяции нерки оз. Курильского рассчитывали как среднее значение максимальной ежегодной превалентности IHNV (P) за 15 лет (2004–2018 гг.) за все даты обследований и отдельно по месяцам $P_{p(\text{за месяц})}$. Доверительный интервал (ДИ) для P_p находили по таблице «Значения 95% доверительного интервала для пропорций» (Дудников, 2004).

Методы молекулярной биологии

Провели филогенетическое типирование изолятов IHNV, выделенных от 70 рыб в разные годы и на разных нерестилищах оз. Курильского. Вирусный супернатант, полученный на перевиваемой линии клеток ЕРС, использовали в качестве матрицы для амплификации полимеразной цепи с обратной транскриптазой (RT-PCR) и нуклеотидного секвенирования области midG, как описано в статьях зарубежных исследователей (Troyer, Kurath, 2003; Garver et al., 2003, Batts et al., 2017). Ген G был выбран для анализа, поскольку известно, что гликопротеин играет важную роль в инициации инфекции, а область основания 303, называемая midG, обладает высокой гетерогенностью и содержит предполагаемые антигенные детерминанты (Nichol et al., 1995). Регион из 303

оснований, от нуклеотидов с 686 до 988 гена G IHNV (регистрационный номер U50401 в GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/U50401.1?report=genbank>) был секвенирован, как описано ранее (Emmenegger et al., 2000). Необработанные данные последовательности, полученной после секвенирования, редактировали с использованием программного обеспечения Sequencher 4.1 (Gene Codes Corporation), а файлы последовательностей выравнивали и анализировали с помощью программы MacVector 6.5.3 и программного обеспечения AssemblyLIGN 1.0/9 (International Biotechnologies, Inc.).

Филогенетические анализы выполнили с помощью PAUP* версии 4.0b (Swofford, 1998) с использованием 1000 начальных копий повторных данных. Последовательности IHNV mid-G камчатских изолятов проанализировали и сравнили с североамериканскими последовательностями IHNV из набора американской базы данных “Molecular Epidemiology of Aquatic Pathogens. Infectious Hematopoietic Necrosis Virus (MEAP-IHNV)” (<http://gis.nacse.org/ihnv/#>).

Для идентификации изолятов использовали «Универсальный указатель последовательности», или «USD», для генотипов midG — mGXXXg, где XXX — это присвоенное трехзначное число, идентифицирующее конкретную последовательность midG, а g указывает основную геногруппу U, M или L (https://gis.nacse.org/ihnv/help/ihnv/ihnv_fullstory.html) (Emmenegger et al., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При вирусологическом тестировании проб органов половозрелой нерки (во все годы исследований) и сеголеток (в 2007, 2009 и 2014 гг.) выявили наличие на перевиваемых линиях клеток ЕРС цитопатического эффекта (ЦПЭ). В реакции нейтрализации и ПЦР выделенные агенты были идентифицированы как вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани.

Превалентность IHNV у рыб варьировала в зависимости от месяца отбора проб и года исследований и изменялась от 0 до 0,7 (рис. 1, табл. 1). В 2019 и 2020 гг. отбор проб не проводили, а в 2021 г. превалентность IHNV составила 0,47.

Нерест нерки в бассейне оз. Курильского растянут во времени (Бугаев, 2011); чтобы проследить изменения превалентности IHNV на нерестилищах, отбор проб проводили ежемесячно с июля по

октябрь до 2014 г. Среднегодовое значение прева- лентности вируса в октябре было в два раза выше, чем в августе и сентябре (табл. 1). В июле IHNV вы- делили только в 2007 г.

В межгодовом аспекте самую низкую ($< 0,2$) прева- лентность отмечали в 2011, 2016 и 2017 годах (рис. 1), однако в эти годы отбор проб проводили только в августе и сентябре, а повышение прева- лентности, как правило, наблюдается в октябре (табл. 1). Высокие показатели прева- лентности IHNV ($P < 0,5$) регистрировали в 2007, 2009, 2010, 2012, 2013, 2014 и 2018 гг. (рис. 1), когда отборы проб проводили именно в октябре. Среднего- летнее значение прева- лентности IHNV в оз. Ку- рильском (данные 2004–2018 гг.) составило 0,42 (ДИ: 0,3; 0,56).

Значимо выше значений P_p прева- лентность вируса была в 2007, 2009 и 2012 гг., причем в 2007 г. она была самой высокой — 0,7. Одной из суще- ственных причин этого была, вероятно, экстре- мально высокая численность половозрелой нерки, зашедшей на нерест в оз. Курильское в 2007 г. По литературным данным, высокая плотность ско- плений чувствительных особей является одним из факторов успешной передачи патогена через воду от рыб-вирусоносителей (Reno, 1998). В 2007 г. вирус был выделен и у сеголеток, отлов- ленных в местах массового нереста половозрелых рыб-вирусоносителей, которые могли служить

источником заражения. Локальные естественные вспышки болезни, вероятно, являются одним из регуляторов численности в периоды экстремально высокого количества нерестящихся рыб, подобную картину наблюдали в США в оз. Чилко (Williams, Amend, 1976).

Таким образом, результаты многолетних ви- русологических тестирований половозрелой нерки и молоди не показали статистически значимой тенденции к изменению прева- лентности вируса в оз. Курильском во времени, что указывает на дли- тельную циркуляцию IHNV в системе патоген- хозяин, в которой выработался и поддерживается гомеостаз.

Далее представим результаты филогенетиче- ских исследований изолятов IHNV, выделенных у нерки в оз. Курильском, и сравним их с данными, полученными для других водоемов Камчатки и Северной Америки. Среди геногрупп IHNV в Се- верной Америке U имеет наименьшее генетиче- ское разнообразие в гене G — 1,6% нуклеотидов (1,8% аминокислот). Выдвигается гипотеза, что именно в этой группе находится общий предок IHNV, который был выявлен у нерки на Аляске и в штате Вашингтон в 50-е гг. прошлого века (Kurath et al., 2003).

Ранее проведенное филогенетическое типиро- вание показало, что изоляты IHNV с Камчатки и из Северной Америки идентичны или очень близ-

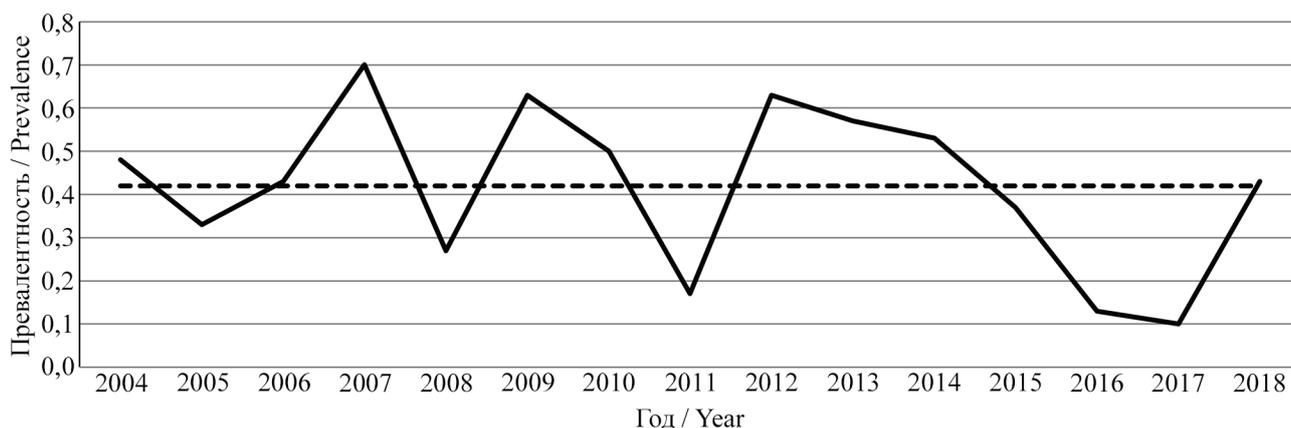


Рис. 1. Максимальная ежегодная (сплошная линия) и среднегодовое значение прева- лентности IHNV (P_p) (пунктирная линия) у половозрелой нерки из оз. Курильского в 2004–2018 гг. на всех обследованных нерестилищах
Fig. 1. The maximum annual (solid line) and the average long-term IHNV (P_p) prevalence (dotted line) in mature sockeye salmon of Kurile Lake in 2004–2018 in all spawning grounds examined

Таблица 1. Изменение прева- лентности IHNV у половозрелой нерки в оз. Курильском по месяцам исследований
Table 1. Dynamics of IHNV prevalence in mature sockeye salmon in Kurile Lake by months of the research period

Месяц / Month	Прева- лентность / Prevalence		
	P_{min}	P_{max}	P_p (за месяц)
Август / August	0	0,48	0,2
Сентябрь / September	0,1	0,5	0,25
Октябрь / October	0,29	0,63	0,47

Примечание: P_p (за месяц) — среднегодовое значение прева- лентности по месяцам
Note: P_p (in month) — long-term average prevalence by months

ки генетически и находятся в U-геногруппе (Rudakova et al., 2007). Поэтому можно предположить, что вирус у нерки в оз. Курильском циркулирует уже давно, а был впервые обнаружен только в 2004 г., когда начали проводить вирусологические исследования.

Наши результаты филогенетических исследований выявили генетические последовательности IHNV (midG223U; midG227U; midG321U), типичные только для нерки из оз. Курильского. Они являются уникальными и нигде больше в мире не встречались (<http://gis.nacse.org/ihnv/>). На Камчатке изоляты midG223U мы выделяли также и у производителей, вернувшихся на нерест к ЛРЗ Озерки (бассейн р. Большой), что, вероятно, связано с тем, что туда завозили оплодотворенную икру нерки из оз. Курильского (Рудакова, неопубликованные данные) (рис. 2).

В остальных водоемах и на ЛРЗ Камчатки, где выделили вирус у нерки и провели филогенетические исследования, типичных для оз. Курильского midG не обнаружили.

Сравнительный анализ изолятов IHNV оз. Курильского показал, что основной тип нуклеотидной последовательности вируса — midG223U — выделяли все 16 лет на разных нерестилищах озера. Четыре другие обнаруженные здесь после-

довательности IHNV имели по одной нуклеотидной замене — midG227U, midG321U, midG263U и midG364U — и могли быть результатом случайных мутаций, которые не закрепились в популяции (табл. 2). Причем первые две были уникальными и выделены только в оз. Курильском, а две последние выделяли ранее у нерки в США. Интересно, что midG263U, которая имеет одну несинонимичную замену нуклеотида, выделяли только один раз в 2013 г. в США, а midG264U, которая имеет тоже одну, но синонимичную замену нуклеотида, выделяли 5 раз (табл. 2).

Результаты филогенетического типирования дают основание для гипотезы, что оз. Курильское избежало интродукции в него нерки из других бассейнов и является закрытой системой, где циркулирует своя популяция IHNV.

Чтобы понять причины гомеостаза в паразитарной системе IHNV/нерка (далее «ПС») в бассейне оз. Курильского и уникальность большинства выделенных изолятов, проведем анализ функциональной организации ПС. Вирусы — облигатные паразиты, которые способны размножаться только в клетках хозяина (Wolf, 1988). Нерка после размножения на нерестилище погибает, таким образом, для дальнейшего сохранения IHNV как вида ему необходима смена хозяина. Выход вирус-

	'01	'02	'03	'04	'05	'06	'07	'08	'09	'10	'11	'12	'13	'14	'15
МН	143	143	144	144									320		271
МН		002													
GV		003													
GV		144													
LN			003	003	225	225	225	225	221	224	050	265	265		
LN			144	144	144								271	271	271
LN				222											
ОН	003		222	222		003	223			050	223	002	223	271	271
ОН				224											
LK				223	223	223	223	223	227	223	223	223	223	321	223
LK					227					263				271	
LK										264					
LL						224		226			226				
LD						144		221		221	271	221			
LA				144	220	044	144		144	002	002	223	265	265	265
LA										271	050			271	

Рис. 2. Временная шкала (2001–2015 гг.) расположения разных генетических типов камчатских изолятов IHNV (“USD”, для генотипов midG) в соответствии с местом отбора проб (Бассейн р. Большой: МН — Малкинский ЛРЗ; GV — р. Ганальский Вахтанг; LN — оз. Начикинское; ОН — ЛРЗ Озерки. Бассейн р. Озерной: LK — оз. Курильское. Бассейн р. Паратунки: LD — оз. Дальнее. Бассейн р. Камчатки: LA — оз. Азабачье. Бассейн р. Лиственничной: LL — оз. Лиственничное) (Batts et al., 2017)
 Fig. 2. The time scale (2001–2015) of the distribution of different genotypes of the IHNV isolates from Kamchatka (“USD”, for the genotypes midG) in relation to the sampling location (Bolshaya R. basin: МН – Malkinsky Salmon Hatchery; GV – Ganalsky Vakhtang R.; LN – Nachikinskoye Lake; ОН – Ozerki Salmon Hatchery. Ozernaya R. basin: LK – Kurile Lake. Paratunka R. basin: LD – Dalneye Lake. Kamchatka R. basin: LA – Azabach Lake. Listvennichnaya R. basin: LL – Listvennichnoye Lake) (Batts et al., 2017)

ных частиц происходит с овариальной и семенной жидкостью в воду во время нереста, а также из трупов погибших рыб, что обеспечивает выживание популяции вируса за счет его передачи:

1) неинфицированным половозрелым рыбам (Mulcahy et al., 1983);

2) чувствительным сеголеткам нерки предыдущей генерации (Рудакова, 2008);

3) в гнезде на поверхности икринок (Mulcahy, Pascho, 1985);

4) через донные отложения (Smith et al., 1978).

Таким образом, фаза циркуляции IHNV в природном очаге оз. Курильского начинается во время созревания первых производителей-вирусоносителей (середина июля) и заканчивается, вероятно, в декабре–январе, когда завершается массовый нерест, отсутствуют сеголетки на нерестилищах и температура воды опускается ниже 3 °С (Бугаев, Кириченко, 2008). По литературным данным, вирус передается от рыбы к рыбе через воду, заболевание с клиническими признаками и гибелью наблюдают только у молоди в период от рассасывания желточного мешка до возраста 4–6 месяцев (Wolf, 1988). Во время вспышки заболевания вирус выделяли у выжившей молоди на протяжении примерно двух месяцев после инфицирования (Wolf, 1988; Drolet, Chiou, 1995). Далее вирус невозможно выделить у молоди 1+...2+ и вплоть до момента созревания и возврата на нерест в пре-

сную воду (Meuys et al., 1990). Наши многолетние данные подтверждают эти выводы: у незрелых особей еще без брачной окраски, подошедших к озеру, нам удалось выделить вирус только у одной из 100 обследованных рыб.

Фазе циркуляции вируса посвящено много исследований, в том числе она подробно описана в обобщающих работах (Wolf, 1988; Bootland, Leong, 1999; Dixon, 2016). Далее следует фаза сезонной резервации IHNV с декабря по июль, когда для размножения вируса нет подходящих условий в природном очаге оз. Курильского. Мы согласны с мнением американских ученых (Bootland, Leong, 1999), что для IHNV, как и для других вирусов (например, бешенства и чумы), характерен процесс персистенции возбудителя в организме хозяина в неинфекционной форме, с последующим переходом в инфекционную. Вероятно, фаза резервации IHNV начинается после заражения и выживания сеголеток, когда вирус перестает размножаться в организме хозяина.

Мы предполагаем два пути его резервации:

1) После раздевания вируса в клетке-мишени хозяина происходит последовательное транскрибирование генов, образуются моноцистронные субгеномные РНК, экпированные и полиаденилированные (Kurath, 2014). Это еще не инфекционный вирус, а его отдельные компоненты. Возможно, в таком состоянии вирус может персистировать

Таблица 2. Отличия изолятов IHNV, выделенных у нерки оз. Курильского в 2004–2021 гг.
Table 2. Difference of the IHNV isolates obtained from sockeye salmon of Kurile Lake in 2004–2021

Универсальный указатель последовательности Generic sequence pointer	Возрастная группа рыб Age group	Год выделения When obtained	Другие места выделения (http://gis.nacse.org/ihnv/) Where else obtained	Замена нуклеотидов* Nucleotide substitution*
midG223U	Половозрелые Mature Сеголетки Underyearlings	2004–2018 и 2021 2007, 2014	Нет / Nowhere	0
midG227U	Половозрелые Mature Сеголетки Underyearlings	2005, 2008 2009	Нет / Nowhere	1
midG321U	Половозрелые Mature Сеголетки Underyearlings	2014 Не выделен Not obtained	Нет / Nowhere	1
midG263U	Половозрелые Mature Сеголетки Underyearlings	Не выделен Not obtained 2009	Половозрелая нерка, ЛРЗ штат Айдахо, США, 2013 г. — 1 изолят Mature sockeye salmon, SH in Idaho, US, 2013 – 1 isolate	1
midG264U	Половозрелые Mature Сеголетки Underyearlings	2009 Не выделен Not obtained	Половозрелая чавыча, ЛРЗ штат Вашингтон, США, 2013–2014 гг. — 5 изолятов Mature chinook salmon, SH in Washington, US, 2013–2014 – 5 isolates	1

Примечание: Замена нуклеотидов* — означает количество нуклеотидных замен на участке midG по отношению к изоляту midG223U

Note: Nucleotide substitution* – the number of nucleotide substitutions in the part midG relatively to the isolate midG223U

в клетках рыб до момента их полового созревания при возврате на нерестилище.

2) Вирус реплицируется и накапливается в тканях рыб, но иммунная система хозяина блокирует его активное размножение.

Данных о том, что запускает механизм сборки патогена и/или начала его активного размножения в доступной литературе не нашли; предполагаем, что он как-то связан с механизмом созревания половых продуктов у нерки.

Мы не поддерживаем гипотезы, что фаза резервации IHNV может проходить на поверхности икринки в нерестовых буграх или донных отложениях (Mulcahy, Pascho, 1985), поскольку для успешного заражения необходима большая концентрация вирусных частиц в определенном объеме воды. Так как вирус не может размножаться вне хозяина, то с декабря по июль происходит его рассредоточение по всему объему оз. Курильского (15,042 км³, по данным Николаева и Николаевой, 1991), и его концентрация становится очень низкой, даже при условии его выживания в течение восьми месяцев.

Если наша теория верна, то вирус находится в фазе резервации в среднем 4 года, сохраняясь в организме хозяина, и возвращается с ним в родной водоем, что обеспечивает постоянство уникальности его midG. Эта гипотеза подтверждается открытием, что генетические типы IHNV (U, M, L) связаны с их географическим распространением (Kurath et al., 2003). Логично предположить, что этот факт обусловлен хомингом тихоокеанских лососей — механизмом, обеспечивающим самосохранение от перенаселенности в реках и вырож-

дения (<https://www.rgo.ru/en/kamchatskoe-kraevoe-otdelenie/ob-otdelenii/stati/geoekologicheskaya-gipoteza-o-hominge>).

Так как вирус — облигатный патоген и всецело зависит от хозяина, проследим изменения в численности и биологических показателях популяции нерки. За продолжительную историю исследований нерки стада р. Озерной в динамике ее численности прослеживались и подъемы, и падения, связанные как с условиями роста рыб, так и с уровнем эксплуатации популяции промыслом. С 2006 г. популяция перешла на новый, более высокий, являющийся исторически максимальным с 1941 г. уровень численности. Средняя численность подходов в 2006–2020 гг. составляла примерно 11,9, а заходов производителей на нерест в оз. Курильское — 1,9 млн рыб, только в 2007 г. этот показатель был значительно выше среднего (около 5 млн рыб) (рис. 3).

Анализ количественных и качественных характеристик молоди и взрослой нерки не показал заметных отклонений от средних показателей в 2009, когда выявили мутации IHNV, идентичные американским (табл. 2). В этот год численность подхода производителей нерки к р. Озерной и захода рыб в оз. Курильское на нерест была значительно ниже среднееголетних значений (рис. 3). Длина и масса тела производителей в 2009 г. равнялась средним показателям, однако в целом за многолетний период происходит снижение этих показателей в популяции нерки (рис. 4).

В значениях биологических показателей и величине ската смолтов в 2006–2020 гг. не наблюдали существенных отклонений, они находились на

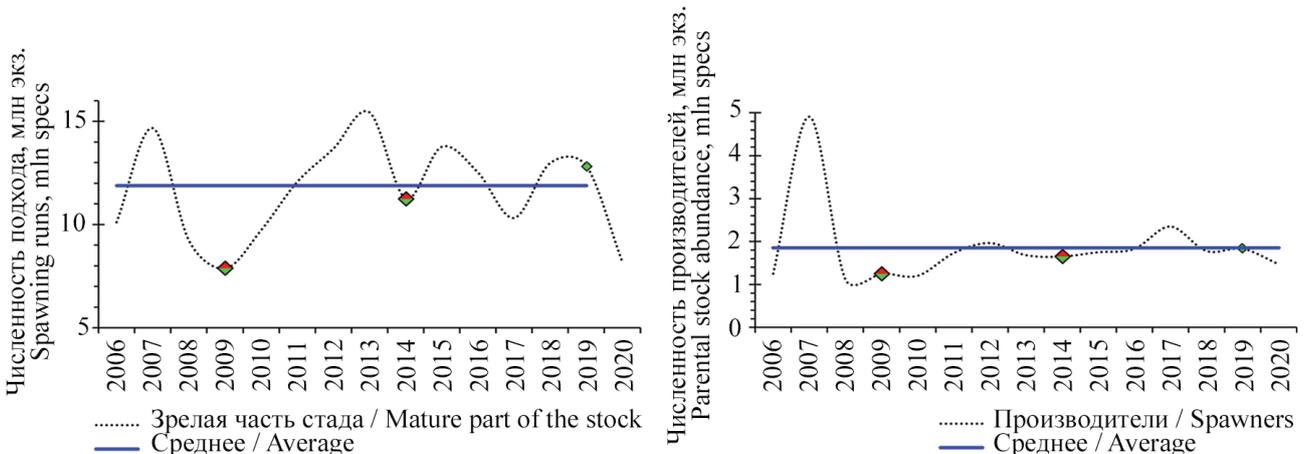


Рис. 3. Изменения численности подходов стада нерки р. Озерной (А) и заходов производителей на нерест в оз. Курильское (Б) в 2006–2020 гг.
Fig. 3. The dynamics of the Ozerneya River sockeye salmon spawning runs (A) and adult escapement into the Kurile Lake (Б) in 2006–2020

уровне среднеголетних значений. Таким образом, среднеголетняя превалентность паразита (IHNV) на уровне 0,42 в целом не оказывает негативного воздействия на популяцию хозяина, что является еще одним доказательством, что эта система в оз. Курильском находится в состоянии гомеостаза.

Анализ литературных данных показал, что в 2004–2020 гг. изменения температуры, уровень воды и прочее находились на среднеголетнем уровне (Лепская, Маслов, 2009; Коломейцев, Лепская, 2021), поэтому эти факторы окружающей среды, вероятно, способствовали стабильности популяции IHNV и гомеостазу системы «паразит–хозяин» в оз. Курильском.

В 2009 г. на нерестилище оз. Курильского впервые у половозрелых рыб и у сеголеток нерки, отловленных в один день, выявили разные мутации, в том числе аналогичные американским (табл. 2). Отметим, что молодь в 2009 г. относилась к поколению 2008 г., у которого был выделен IHNV типичного типа — midG223U. Что может означать, что IHNV, в том числе и с мутациями, передается именно от взрослой нерки сеголеткам через воду.

Нагул нерки в море продолжается от одного года до пяти лет, после чего лососи возвращаются в оз. Курильское (р. Озерная) на нерест. Нерка р. Озерной в возвратах обычно представлена рыбами пяти возрастных группировок: 3+, 4+, 5+, 6+ и 7+ лет. Доминирует в возвратах нерка возраста 5+ (Бугаев, 2011). Таким образом, возврат основной массы рыб поколения 2008 г. был в 2014 г. (рыбы в возрасте 5+). Мы не обнаружили у них изолятов IHNV с мутациями, выявленными в 2009 г., но впервые обнаружили уникальную midG321U (табл. 2).

В целом многолетние филогенетические исследования изолятов IHNV показали, что наиболее типичным для озера является IHNV типа midG223U. Можно предположить два варианта возможных генетических изменений в midG вируса в оз. Курильском: 1) в популяции патогена периодически происходят случайные мутации, но она возвращается к наиболее стабильному обычному варианту midG223U; 2) внутривидовая гетерогенность плюс одна-две синонимичные нуклеотидные замены возбудителя имеют место, и в популяции циркулирует несколько типов, при доминировании midG223U.

Коренберг (2010) отмечал, что популяция возбудителя в природном очаге может иметь одновременно несколько вариантов определенного гена. Всем микроорганизмам в большей или меньшей мере свойственна клоная изменчивость, которая имеет адаптивный характер. Это позволяет микроорганизму быстро приспосабливаться к совершенно разным условиям внутренней среды его естественных хозяев, а также к прямому и косвенному воздействию факторов внешней среды. Известно, что гликопротеин IHNV играет важную роль в инициации инфекции и содержит предполагаемые антигенные детерминанты для успешного проникновения в клетку хозяина (Nichol et al., 1995). Существенные мутации вируса в этой области могут быть связаны с совершенствованием иммунного ответа хозяина.

Причины, вызвавшие мутации в изолятах IHNV в 2009 г., аналогичные американским, еще предстоит выяснить. По литературным данным, динамический полиморфизм генетической структуры популяции возбудителя — это нормальное явление, обеспечивающее природным очагам

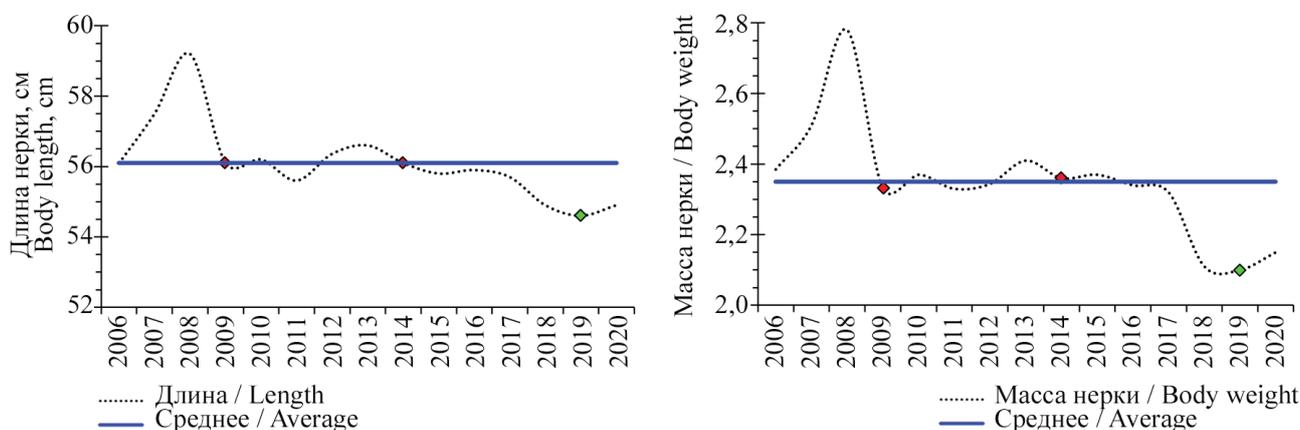


Рис. 4. Изменения средней длины и массы тела взрослой нерки р. Озерной в 2006–2020 гг.

Fig. 4. The dynamics of the average body length and weight of mature sockeye salmon in the Ozernaya R. in 2006–2020

большую устойчивость, в частности при усиливающемся воздействии факторов среды (Коренберг, 1983; Korenberg, 1989; Литвин, Коренберг, 1999).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние вирусологические исследования показали, что среднемноголетняя превалентность ИHNV в оз. Курильском составила 0,42 (ДИ: 0,3; 0,56) и не подвержена значительным годовым колебаниям, что указывает на гомеостаз паразитарной системы нерка-ИHNV. В пользу гомеостаза системы также говорит относительная стабильность среднемноголетних биологических показателей популяции нерки и высокие ее возвраты в р. Озерную.

У молоди на естественных нерестилищах возможны вспышки заболевания и гибель на отдельных локальных участках, когда численность половозрелых рыб и молоди достигает определенных пороговых значений. Таким образом, вирус может быть одним из факторов, поддерживающих оптимальную численность нерки в оз. Курильском.

Фаза циркуляции вируса в природном очаге оз. Курильского заканчивается при окончании действия благоприятных факторов среды и гибели большей части половозрелых рыб, очевидно в декабре каждого года. Далее следует фаза резервации ИHNV. Мы предполагаем, что в это время вирус сохраняется в организме переболевшей и выжившей молоди, которая уходит на нагул в море и возвращается на нерестилище в основной массе в возрасте 5+. Только после того как вирусоносители созревают, вирус можно вновь обнаружить в органах и тканях хозяина. Именно в это время запускается механизм его размножения, накопления и передачи чувствительным сеголеткам на нерестилище. И циклы повторяются.

Филогенетические исследования показали, что типичные генетические последовательности ИHNV, обнаруженные у нерки из оз. Курильского, являются уникальными. На основании чего мы предполагаем, что озеро является закрытой системой, в которую не завозили нерку из других водоемов.

В 2009 г. впервые за 16 лет исследований обнаружили мутации в популяции вируса оз. Курильского, аналогичные американским. В остальные годы в озере циркулировал генотип с единичными синонимичными заменами нуклеотидов в области midG. Биологические показатели половозрелых

рыб и молоди за период исследований находились на уровне среднемноголетних значений. Температурный режим и уровень воды в эти годы также не имели аномалий. Следовательно, эти факторы не могли играть решающей роли в мутациях вируса.

Многолетние данные вирусологического тестирования и филогенетических исследований популяции нерки оз. Курильского поддерживают гипотезу персистенции ИHNV в организме хозяина и возврата с ним на нерестилище. Дальнейшее изучение природного очага в оз. Курильском позволит понять, зависит ли внутривидовая гетерогенность ИHNV в области midG от генерации хозяина и других факторов окружающей среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны коллегам из КамчатНИРО и ВНИРО за помощь в отборе проб для вирусологических исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Апасова Л.Ю., Мороз Н.В., Рыбаков С.С., Еремеева Т.Б.* 2009. Очистка и концентрирование вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани лососевых рыб // Тр. Федер. центра охраны здоровья животных. Т. 7. С. 234–239.
- Бугаев В.Ф.* 2011. Азиатская нерка – 2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 380 с.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е.* 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 280 с.
- Дудников С.А.* 2004. Количественная эпизоотология: основы прикладной эпидемиологии и биостатистики. Владимир: Демиург, 460 с.
- Власов В.В.* 2004. Эпидемиология: Учеб. пособие для вузов. М.: Гэотар-Мед, 464 с.
- Завьялова Е.А., Дрошнев А.Е., Богданова П.Д., Булина К.Ю., Гулюкин М.Ч.* 2017. Анализ текущей эпизоотической ситуации по болезням рыб в России // Scientific light. № 2. С. 47–51.
- Коломейцев В.В., Ленская Е.В.* 2021. Изменчивость гидрометеорологических условий в бассейне озера Курильского (Камчатка) в летний период 1976–2020 гг. Связь с глобальными климатическими индексами // Исслед. водн. биол. ресурсов Кам-

чатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 63. С. 9–29.

Коренберг Э.И. 1983. Что такое природный очаг. М.: Знание, 64 с.

Коренберг Э.И. 2010. Природная очаговость инфекций: современные проблемы и перспективы исследований // Зоологич. журнал. Т. 89, № 1. С. 5–17.

Лепская Е.В., Маслов А.В. 2009. Долгосрочные изменения гидрометеорологической обстановки в бассейне озера Курильского (Камчатка) и особенности трансформации «рыбного» фосфора в озерной экосистеме // Изв. ТИНРО. Т. 158. С. 293–302.

Литвин В.Ю., Коренберг Э.И. 1999. Природная очаговость болезней: развитие концепции к исходу века // Паразитология. № 33 (3). С. 179–191.

Лихатович Дж. 2004. Лосось без рек. История кризиса тихоокеанских лососей. Владивосток: Изд-во «Дальний Восток». 376 с.

Николаев А.С., Николаева Е.Т. 1991. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский. Вып. 1, ч. 1. С. 3–17.

Рудакова С.Л. 2003. Некроз гемопоэтической ткани у производителей нерки и предполагаемые источники инфекции // Вопр. рыболовства. Т. 4, № 1 (13). С. 93–102.

Рудакова С.Л. 2008. Описательное моделирование распространения вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани в популяции нерки // Изв. ТИНРО. Т. 152. С. 140–152.

Рудакова С.Л., Бочкова Е.В. 2013. Современный подход к мониторингу превалентности вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHNV) в камчатских популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. рыболовства. Т. 14, № 3 (55). С. 496–509.

Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. 1998. Ч. 1. М.: Отдел маркетинга АМБагро. 310 с.

Batts B., Rudakova S., Bochkova E., Breyta R., Kurath G. 2017. Comparison of Russian IHNV Glycoprotein Sequences to Historical Virus Strains / 58th Western Fish Disease Workshop on June 20–22, 2017 at the Clearwater Resort, Suquamish, Washington. P. 45.

Bootland L.M., Leong J.C. 1999. Infectious hematopoietic necrosis virus // Woo P.T.K. and Bruno D.W. (eds.). Fish diseases and disorders.

Vol. 3: Viral, bacterial and fungal infectious CAB International. P. 57–112.

Dixon P. 2016. Epidemiological characteristics of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV): a review // Veterinary Research. Vol. 47 (1). P. 1–63.

Drolet B.S., Chiou P.P. 1995. Detection of truncated virus particles in a persistent RNA virus infection in vivo // Journal of Virology. № 69 (4). P. 2140–2147.

Emmenegger E.J., Meyer T.R., Burton T.O., Kurath G. 2000. Genetic diversity and epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus in Alaska // Diseases of Aquatic Organisms. Vol. 40. P. 163–176.

Garver K.A., Troyer R.M., Kurath G. 2003. Two distinct phylogenetic clades of infectious hematopoietic necrosis virus overlap within the Columbia River basin // Diseases of Aquatic Organisms. Vol. 55. P. 187–203.

Korenberg E.I. 1989. Population principles in research into natural focality of zoonoses // Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol. № 3. P. 301–351.

Kurath G. 2014. Molecular epidemiology and evolution of fish Novirhabdoviruses / G. Kurath / Rhabdoviruses: Molecular taxonomy, Evolution, Genomics, Ecology, Cytopathology and Control. Caister Academic Press. P. 89–117.

Kurath G., Garver K.A., Troyer R.M., Emmenegger E.J., Einer-Jensen K., Anderson E.D. 2003. Phylogeography of infectious hematopoietic necrosis virus in North America // Journal of General Virology. № 84. P. 803–814. doi 10.1099/vir.0.18771-0

Manual of Diagnostic Tests for Aquatic Animals. 2021. World Organisation for Animal Health (OIE). [Electronic resource]: URL: <https://www.oie.int/en/what-we-do/standards/codes-and-manuals/aquatic-manual-online-access> (дата обращения 08.06.2021)

McDaniel T.R. 1994. Alaska sockeye salmon culture manual / T.R. McDaniel, K.M. Pratt, T.R. Meyers, T.D. Ellison, J.E. Follett, J.A. Burke / Special fisheries report number Alaska Department of Fish and Game. Div. Commer. Fish., Manag. Develop. Alaska. 40 p.

Meyers T.R., Tomas J.B., Follett J.E., Saft R.R. 1990. Infectious hematopoietic necrosis virus: trend in prevalence and risk management approach in Alaskan sockeye salmon culture // Journal of Aquatic Animal Health. № 2. P. 85–98.

Mulcahy D., Pascho R.J. 1985. Vertical transmission of infectious hematopoietic necrosis virus in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum): isolation of virus from dead eggs and fry // Journal of Fish

- Diseases. № 8. P. 393–396. doi 10.1111/j.1365-2761.1985.tb00962.x
- Mulcahy D., Pascho R.J., Jenes C.K. 1983. Detection of infectious hematopoietic necrosis virus in river water and demonstration of waterborne transmission // *Journal of Fish Diseases*. № 6. P. 321–330.
- Nichol S.T., Rowe J.E., Winton J.R. 1995. Molecular epizootiology and evolution of the glycoprotein and non-virion protein genes of infectious hematopoietic necrosis virus, a fish rhabdovirus // *Journal of Virus Research*. № 38. P. 159–173.
- Reno P.W. 1998. Factors involved in the dissemination of disease in fish populations // *Journal of Aquatic Animal Health*. Vol. 10, Issue 2. P. 160–171.
- Rucker R.R., Whipple W.J., Parvin J.R., Evans C.A. 1953. A contagious disease of salmon possibly of virus origin. United States Fish and Wildlife Service Fishery Bulletin. Vol. 54. P. 35–46.
- Rudakova S.L., Kurath G., Bochkova E.V. 2007. Occurrence and Genetic Typing of Infectious Hematopoietic Necrosis Virus in Kamchatka Russia // *Diseases of Aquatic Organisms*. Vol. 75. P. 1–11.
- Smith E.M., Gerba C.P., Melnik J.L. 1978. Role of sediment in the persistence of enteroviruses in the estuarine environment // *Applied and Environmental Microbiology*. № 35. P. 685–689.
- Swofford D.L. 1998. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA. P. 56–76.
- Troyer R.M., Kurath G. 2003. Molecular epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus reveals complex virus traffic and evolution within southern Idaho aquaculture // *Diseases of Aquatic Organisms*. Vol. 55. P. 175–185.
- Watson S.W., Guenther R.W., Rucker R.R. 1954. A virus disease of sockeye salmon, interim report // *US Fish and Wildlife Service Special Scientific Report on Fisheries*. № 138. P. 1–36.
- Williams I.V., Amend D.F. 1976. A natural epizootic of infectious hematopoietic necrosis in fry of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Chilko Lake, British Columbia // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. № 33 (7). P. 1564–1567.
- Wolf K. 1988. Fish viruses and fish viral diseases // *U.S. Fish and Wildlife service*. Ithaca, London. 478 p.
- REFERENCE**
- Apasova L.Yu., Moroz N.V., Rybakov S.S., Yeremeyeva T.B. Purification and concentration of salmon infectious hematopoietic necrosis virus. *Trudy Federalnogo tsentra okhrany zdoroviya zhivotnykh*, 2009, vol. 7, pp. 234–239. (In Russian)
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka – 2 (Biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX – nachale XXI vv.* [Asian sockeye salmon – 2 (biological structure and population dynamics of local stocks in the late XX – early XXI centuries)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, 380 p.
- Bugayev V.F., Kirichenko V.Ye. *Nagulno-nerestovyye ozero aziatskoy nerki (vkluychaya nekotoryye drugiye vodoyemy areala)* [Feeding and spawning lakes of Asian sockeye salmon (including some other water bodies of the range)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008, 280 p.
- Dudnikov S.A. *Kolichestvennaya epizootologiya: osnovny prikladnoy epidemiologii i biostatistiki* [Quantitative epidemiology: fundamentals of applied epidemiology and biostatistics]. Vladimir: Demiurg, 2004, 460 p.
- Vlasov V.V. *Epidemiologiya: Ucheb. posobiye dlya vuzov* [Epidemiology: Proc. allowance for universities]. Moscow: Geotar-Med, 2004, 464 p.
- Zavyalova E.A., Droshnev A.E., Bogdanova P.D., Bulina K.Yu., Gulyukin M.I. Analysis of the current epizootic situation on fishes' diseases in Russia. *Scientific light*, 2017, no. 2, pp. 47–51. (In Russian)
- Kolomeyev V.V., Lepskaya E.V. Variations of hydrometeorological conditions in the basin of Kurile Lake (Kamchatka) in summer period for 1976–2020. Connection with global climatic changes. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2021, vol. 63, pp. 9–29. (In Russian)
- Korenberg E.I. *Chto takoye prirodnyy ochag* [What is a natural hearth]. Moscow: Znaniye, 1983, 64 p.
- Korenberg E.I. Natural foci of infections: current problems and prospects for research. *Zoologich. Zhurnal*, 2010, vol. 89, no. 1, pp. 5–17. (In Russian)
- Lepskaya E.V., Maslov A.V. Long-term changes of hydrometeorological conditions in the Basin of Kurilskoye Lake (Kamchatka) and features of “fish” phosphorus transformation in the lacustrine ecosystem. *Izvestiya TINRO*, 2009, vol. 158, pp. 293–302. (In Russian)
- Litvin V.Yu., Korenberg E.I. Natural foci of diseases: development of the concept by the end of the century. *Parasitology*, 1999, no. 33 (3), pp. 179–191. (In Russian)
- Likhatovich J. *Losos bez rek. Istoriya krizisa tikho-okeanskikh lososey* [Salmon without rivers. History

- of the Pacific Salmon Crisis]. Vladivostok, 2004, 376 p.
- Nikolaev A.S., Nikolaeva E.T. Some aspects of the limnological classification of sockeye salmon lakes in Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1991, vol. 1, pp. 3–17. (In Russian)
- Rudakova S.L. Necrosis of hematopoietic tissue in sockeye salmon producers and alleged sources of infection. *Problems of Fisheries*, 2003, vol. 4, no. 1 (13), pp. 93–102.
- Rudakova S.L. Descriptive model of the infectious hematopoietic necrosis virus distribution in a sockeye population. *Izvestiya TINRO*, 2008, vol. 152, pp. 140–152. (In Russian)
- Rudakova S.L., Bochkova E.V. A modern approach to the monitoring of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) in Kamchatka populations of sockeye *Oncorhynchus nerka* (Salmoniformes, Salmonidae). *Problems of Fisheries*, 2003, vol. 14, no. 3 (55), pp. 496–509. (In Russian)
- Sbornik instruktsiy po bor'be s boleznyami ryb. Ch. I* [Collection of instructions for combating fish diseases. Part 1]. Moscow: Marketing department of AMBagro, 1998, 310 p.
- Batts B., Rudakova S., Bochkova E., Breyta R., Kurath G. Comparison of Russian IHNV Glycoprotein Sequences to Historical Virus Strains / 58th Western Fish Disease Workshop on June 20–22, 2017 at the Clearwater Resort, Suquamish, Washington. P. 45.
- Bootland L.M., Leong J.C. Infectious hematopoietic necrosis virus // Woo P.T.K. and Bruno D.W. (eds.). *Fish diseases and disorders*. 1999. Vol. 3: Viral, bacterial and fungal infectious CAB International. P. 57–112.
- Dixon P. Epidemiological characteristics of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV): a review // *Veterinary Research*, 2016, vol. 47 (1). P. 1–63.
- Drolet B.S., Chiou P.P. Detection of truncated virus particles in a persistent RNA virus infection in vivo // *Journal of Virology*. 1995. № 69 (4). P. 2140–2147.
- Emmenegger E.J., Meyer T.R., Burton T.O., Kurath G. Genetic diversity and epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus in Alaska // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2000. Vol. 40. P. 163–176.
- Garver K.A., Troyer R.M., Kurath G. Two distinct phylogenetic clades of infectious hematopoietic necrosis virus overlap within the Columbia River basin // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2003. Vol. 55. P. 187–203.
- Korenberg E.I. Population principles in research into natural focality of zoonoses // *Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol.* 1989. № 3. P. 301–351.
- Kurath G. Molecular epidemiology and evolution of fish Novirhabdoviruses / G. Kurath / *Rhabdoviruses: Molecular taxonomy, Evolution, Genomics, Ecology, Cytopathology and Control*. Caister Academic Press. 2014. P. 89–117.
- Kurath G., Garver K.A., Troyer R.M., Emmenegger E.J., Einer-Jensen K., Anderson E.D. Phylogeography of infectious hematopoietic necrosis virus in North America // *Journal of General Virology*. 2003. № 84. P. 803–814. doi 10.1099/vir.0.18771-0
- Manual of Diagnostic Tests for Aquatic Animals. 2021. World Organisation for Animal Health (OIE). [Electronic resource]: URL: <https://www.oie.int/en/what-we-do/standards/codes-and-manuals/aquatic-manual-online-access> (дата обращения 08.06.2021)
- McDaniel T.R. Alaska sockeye salmon culture manual / T.R. McDaniel, K.M. Pratt, T.R. Meyers, T.D. Ellison, J.E. Follett, J.A. Burke / *Special fisheries report number Alaska Department of Fish and Game*. Div. Commer. Fish., Manag. Develop. 1994. Alaska. 40 p.
- Meyers T.R., Tomas J.B., Follet J.E., Saft R.R. Infectious hematopoietic necrosis virus: trend in prevalence and risk management approach in Alaskan sockeye salmon culture // *Journal of Aquatic Animal Health*. 1990. № 2. P. 85–98.
- Mulcahy D., Pascho R.J. Vertical transmission of infectious hematopoietic necrosis virus in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum): isolation of virus from dead eggs and fry // *Journal of Fish Diseases*. 1985. № 8. P. 393–396. doi 10.1111/j.1365-2761.1985.tb00962.x
- Mulcahy D., Pascho R.J., Jenes C.K. Detection of infectious hematopoietic necrosis virus in river water and demonstration of waterborne transmission // *Journal of Fish Diseases*. 1983. № 6. P. 321–330.
- Nichol S.T., Rowe J.E., Winton J.R. Molecular epizootiology and evolution of the glycoprotein and non-virion protein genes of infectious hematopoietic necrosis virus, a fish rhabdovirus // *Journal of Virus Research*. 1995. № 38. P. 159–173.
- Reno P.W. Factors involved in the dissemination of disease in fish populations // *Journal of Aquatic Animal Health*. 1998. Vol. 10, Issue 2. P. 160–171.
- Rucker R.R., Whipple W.J., Parvin J.R., Evans C.A. A contagious disease of salmon possibly of virus origin. *United States Fish and Wildlife Service Fishery Bulletin*. 1953. Vol. 54. P. 35–46.

- Rudakova S.L., Kurath G., Bochkova E.V. Occurrence and Genetic Typing of Infectious Hematopoietic Necrosis Virus in Kamchatka Russia // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2007. Vol. 75. P. 1–11.
- Smith E.M., Gerba C.P., Melnik J.L. Role of sediment in the persistence of enteroviruses in the estuarine environment // *Applied and Environmental Microbiology*. 1978. № 35. P. 685–689.
- Swofford D.L. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 1998. P. 56–76.
- Troyer R.M., Kurath G. Molecular epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus reveals complex virus traffic and evolution within southern Idaho aquaculture // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2003. Vol. 55. P. 175–185.
- Watson S.W., Guenther R.W., Rucker R.R. A virus disease of sockeye salmon, interim report. *US Fish and Wildlife Service Special Scientific Report on Fisheries*. 1954. № 138. P. 1–36.
- Williams I.V., Amend D.F. A natural epizootic of infectious hematopoietic necrosis in fry of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Chilko Lake, British Columbia // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1976. № 33 (7). P. 1564–1567.
- Wolf K. Fish viruses and fish viral diseases // *U.S. Fish and Wildlife service*. Ithaca, London. 1988. 478 p.

Статья поступила в редакцию: 15.11.2021

Одобрена после рецензирования: 08.12.2021

Статья принята к публикации: 17.10.2021

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Публикация статей для аспирантов бесплатна.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности предоставленного материала. Статьи, отклоненные редколлегией, повторно не принимаются и не рассматриваются.

Редколлегия журнала оставляет за собой право изменять название статей по согласованию с авторами, а также вносить сокращения и иные редакционные правки в рукопись.

Положение об ответственности авторов

Авторы гарантируют, что направленный для публикации материал не был ранее опубликован на русском языке, а также не находится на рассмотрении в другом журнале.

Авторы гарантируют, что в предоставляемом материале соблюдены все авторские права: среди авторов указаны только те, кто сделал значительный вклад в исследование, все заимствованные фрагменты (текстовые цитаты, таблицы, рисунки и формулы) процитированы корректно, с указанием источников, позволяющих идентифицировать их авторов.

Авторы осознают, что факты научной недобросовестности, выявленные как в процессе рецензирования, так и после публикации статьи (плагиат, повторная публикация, раскрытие защищенных данных), могут повлечь не только снятие статьи с публикации, но и уголовное преследование со стороны тех, чьи права будут нарушены в результате обнаружения текста.

Статьи авторов, которые не могут или не считают нужным нести ответственность за предоставляемые материалы, редакцией не рассматриваются.

Предоставление статей

В редакцию журнала направляются статьи обязательно и в электронном, и в печатном виде. На каждом листе печатного варианта — личная подпись автора и дата.

Электронные материалы должны содержать в отдельном виде следующие файлы:

— текстовый файл;

— файлы, содержащие иллюстрации (один рисунок — один файл. Графики — в формате PDF, таблицы — в формате Word, рисунки — TIF, JPEG, AI, EPS);

— файл с подрисуночными подписями.

Авторы обязаны сопровождать статью, направляемую в редакцию, двумя экземплярами подписанного соглашения о передаче авторского права (форма соглашения доступна для скачивания по ссылкам: http://www.kamniro.ru/soglasiye_avtor/ (статья с одним автором), http://www.kamniro.ru/soglasiye_soavtor/ (соавторство).

Исправленные после замечаний рецензентов материалы принимаются по электронной почте (pressa@kamniro.ru).

Общие требования к оформлению рукописей

Текст

При наборе текста статьи использовать редактор MS Word, шрифт Times New Roman.

В начале текстового файла должны быть указаны следующие данные:

— рубрикация статьи по УДК;

— заголовок статьи (латинское обозначение объекта приводится полностью);

— фамилия, имя и отчество автора/авторов;

— должность, научная степень автора, название научно-го учреждения, полный почтовый адрес, рабочий телефон/факс, электронный адрес. Если авторов несколько, и они работают в разных учреждениях, то названия, адреса и контактные данные учреждений приводятся в том порядке, в каком расположены фамилии авторов;

— ключевые слова;

— краткая аннотация (не более 1/2 страницы).

Далее в таком же порядке указываются сведения на английском языке.

Структура статьи должна быть выдержана в обязательном порядке и содержать разделы: введение, материал и методика, результаты и обсуждение, заключение, благодарности (при необходимости), список литературы.

В тексте и таблицах в числах десятичные знаки отделяются запятой.

Таксоны: род и вид набираются *курсивом*.

Знаки: градус, минута (3°C ; $46^{\circ}74'$ с. ш.), плюс-минус (\pm), процент (%), промилле (‰), процентицимилле (‰‰) и умножение (\times) набираются символами.

Иллюстративный материал

Все рисунки должны быть пронумерованы в последовательности, соответствующей упоминанию в статье, и номерами привязаны к подрисуночным подписям. Нумерация рисунков сквозная.

Для обозначения осей графиков, легенды, начертания формул на графиках применять размер шрифта 11, начиная с большой буквы (Длина, Вес, и т. д.), с указанием через запятую размерности (кг, м). Оси должны быть четко видны (не пунктиром). На рисунок наносятся только цифровые и буквенные обозначения, все остальные пояснения — в подрисуночной подписи.

В таблицах допускаются только горизонтальные линии. Вертикальные линии можно использовать в заголовках граф.

Графический материал в электронной версии принимается как сканированный, так и рисованный на компьютере в черно-белом или цветном исполнении (оригиналы сканируются в режиме «градации серого» для черно-белых и в цветовой модели RGB для цветных с разрешением не менее 300 dpi, но не более 450 dpi на дюйм, сохраняются в файл JPG, качество «наилучшее», базовое(!). При невозможности самостоятельного качественного сканирования оговорить с редакцией вариант предоставления оригинала.

Для растровых рисунков использовать формат TIF, JPEG (базовый) с разрешением 300 dpi, в режиме gray scale или RGB; векторные рисунки предоставляются в формате программы CorelDraw или в форматах EPS, AI.

Список литературы

В список литературы включаются только рецензируемые источники (статьи из научных журналов и монографии), используемые в тексте статьи. Если необходимо сослаться на статью в общественно-политической газете, текст на сайте или в блоге, следует поместить ссылку с информацией об источнике.

Ссылки на принятые к публикации, но еще не опубликованные статьи, должны быть помечены словами «в печати»; авторы должны получить от редакции, куда сдана статья, письменное разрешение для ссылки на такие документы и подтверждение того, что они будут опубликованы.

Информация из неопубликованных источников должна быть помечена ссылкой «неопубликованные данные/документы», авторы также должны получить письменное подтверждение от источника данных на использование таких материалов.

Список литературы составляется в алфавитном порядке; сначала источники на русском языке, затем — на иностранном. Указываются **только опубликованные** работы, отмеченные ссылками в тексте.

В списке литературы указываются фамилии всех авторов источника. В тексте, при ссылке на источник, в круглых скобках приводятся фамилия автора или двух авторов и год издания (Иванов, 1980; Иванов, Петров, 1980); если же авторов три и более, то приводится фамилия первого с пометкой «и др.» — для русских, «et al.» — для иностранных публикаций (Иванов и др., 1990; Ivanov et al., 1990).

Выходные данные источников литературы приводят в следующем порядке.

Для книг: фамилия и инициалы автора(ов) (*курсив*), год издания, название книги, место издания, издательство, количество страниц. Например:

Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 218 с.

Другие издательства: (М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 466 с.), (Новосибирск: Наука. 221 с.), (Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 1. 580 с.), (М.: Мир. 740 с.), и т. д.

Для тезисов, докладов, материалов: фамилия и инициалы автора(ов) (*курсив*), год издания, название тезисов, две косые линии, (если конференция тематическая, то тема конференции), где и когда докладывались, место издания, издательство, количество страниц. Например:

Трифорова И.С. 1998. Водоросли фитопланктона как индикаторы эвтрофирования // Тез. докл. II съезда Русского ботанического о-ва «Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков» (Санкт-Петербург, 26–29 мая 1998г.). СПб.: Ботанический ин-т РАН. Т. 2. С. 118–119.

... // Материалы IV науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-

Камчатский, 18–19 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 71–76.

Для статей из сборников и журналов: фамилия и инициалы автора(ов) (*курсив*), год издания, название статьи, две косые линии, название сборника трудов (раскрытое), том, выпуск (номер), страницы, DOI.

Леванидов В.Я. 1976. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Тр. Биол.-почв. ин-та. Т. 36 (139). С. 104–122. doi: (№)

Новиков Н.П. 1974. Рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть. 308 с.

Трувеллер К.А. 1979. Дифференциация популяции сельди *Clupea harengus* в Северном море по антигенам эритроцитов и электрофоретическим спектрам белков. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 153 с.

ФИО автора. Год. Название статьи // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 141. С. 229–239.

... // Гидробиол. журн. Т. 28. № 4. С. 31–39.

... // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 416–419.

... // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 21 (24). С. 285–294.

... // Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 308. С. 85–100.

... // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 261–269.

... // Журн. общ. биол. Т. XL. № 5. С. 689–697.

... // Альгология. Т. 12. № 2. С. 259–272.

... // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 12. С. 1851–1856.

... // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 128. С. 768–772.

... // Вестник МГУ. Биология, почвоведение. № 3. С. 37–42.

По всем возникающим вопросам обращаться в редакцию журнала:

683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18.

Тел.: (4152) 41-27-01. E-mail: pressa@kamniro.ru.

ИЗДАТЕЛЬСТВО КАМЧАТСКОГО ФИЛИАЛА ФГБНУ «ВНИРО» («КАМЧАТНИРО») ПРЕДЛАГАЕТ:



КамчатНИРО — 85 (1932–2017). Воспоминания. Стихи. Рассказы / Составители: В.Ф. Бугаев, М.В. Варкентин, Ю.А. Кудлаева. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 280 с.

Издание посвящено 85-летнему юбилею Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО, КО ТИНРО, КоТИРХ — аббревиатуры организации в разные годы). В альбом включены воспоминания и записки бывших и настоящих сотрудников института, их друзей и близких, рассказывающие об истории КамчатНИРО и направлениях исследований, знакомящие с коллективом и повседневной работой, отражающие романтику и трудности работы ихтиологов, гидробиологов, генетиков, паразитологов, вирусологов, зоологов, экологов и представителей других редких профессий.

Все научные сотрудники — талантливые люди, поэтому в издание включены также их стихи и рассказы. В одних случаях эти произведения связаны непосредственно с работой и окружающей природой, в других — посвящены романтике жизни на Севере, а известный генетик с мировым именем д. б. н. Н.В. Варнавская даже писала и публиковала научно-фантастические романы (его отрывок также представлен читателям).

Издание иллюстрировано исключительно черно-белыми архивными фотографиями, что усиливает эффект проникновения Прошлого в наши дни и повышает его достоверность. Использованы фотографии из лабораторных архивов, а также из частных собраний сотрудников КамчатНИРО: В.Ф. Бугаева, Т.Л. Введенской, М.А. Жилина, С.И. Корнева, И.И. Лагунова, А.В. Маслова, В.Ф. Севостьянова, О.В. Тимофеевой, С.А. Травина и других.

Открывает юбилейный альбом уникальная рукопись доктора биологических наук Фаины Владимировны Крогиус «Воспоминания о Камчатке и о создании научной работы» (1932–1985), найденная в 2016 г. в архиве Камчатского края и опубликованная впервые.

СОДЕРЖАНИЕ

От редактора 4

ВОСПОМИНАНИЯ

Крогиус Ф.В. Воспоминания о Камчатке и о создании научной работы (1932–1985) 8

Полутов И.А. Избранные главы из книги воспоминаний «Давным-давно» (1995) 33

Акулин В.Н. Моя Камчатка. Шестидесятые годы 47

Яцковский А.И. О камчатских ихтиологах: из книги «По горам и долинам Камчатки» (1959) 56

Корягина (Бирман) Н.И. Воспоминания детства и юности о папе и сотрудниках КО ТИНРО 59

Нестеров Г.А. Воспоминания о лаборатории... (2001) 64

Горчаков М.И. О камчатских ихтиологах: из книги «Цена каждого шага» (1974) 78

Введенская Т.Л. Воспоминания о десятилетнем счастье на оз. Кроноцком (1970–1979) 84

Жилин М.Я. Озёрные отшельники 100

Науменко Е.А. Полевые сезоны 108

Бугаев В.Ф. Один взгляд и три вылазки на оз. Этамынк 115

Дубынин В.А. На волне памяти... 127

Карпенко В.И. Первый рейс в КамчатНИРО по теме 145

Шагинян Э.Р. Лаборатории промысловых беспозвоночных — от создания до наших дней . 158

Кляшторин Л.Б. Озерновский наблюдательный пункт: 1985–1986 165

Виленская-Маркевич Н.И. Из книги «Воспоминания о камчатской жизни» (2007) 169

СТИХИ

Дьяков Ю.П. Избранная поэзия 192

Бугаев В.Ф. Избранные стихи из сборника «На окраине России» 200

РАССКАЗЫ

Басов Ю.С. Из книги «Дальневосточные рассказы» (2015) 210

Варнавская Н.В. Отрывок из научно-фантастического романа «Скоморох, бегущий по звёздам» (2011) 222

Егорова Т.В. Рыбное богатство Камчатки (1973) 228

Николаев А.С. Из сборника рассказов «Чудо каждого дня...» (1995) 234

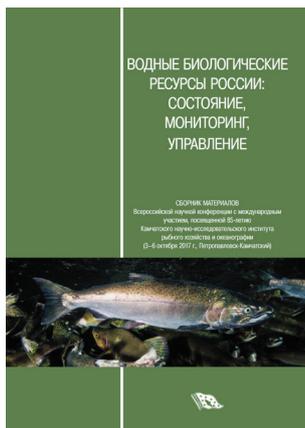
Николаев А.С. Запоздалый репортаж с Большерецкого тракта (2017) 243

Остроумов А.Г. Из сборника рассказов «По Камчатке — от мыса Лопатка до реки Хатырки» (1997) 246

Севостьянов В.Ф. Из сборника рассказов «Я в вечность торопился» (2006) 256

Челноков Ф.Г. «Покорение вулкана Камень» (1958) из книги «К вершинам Камчатки, России, планеты» 263

Чугунков Д.И. Рассказ «Камчатка – Канада» из сборника «Норд-ост» (1980) 273



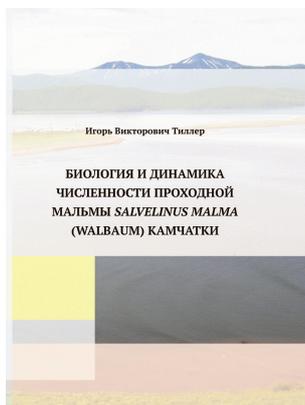
Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление.

Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 85-летию Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (3–6 октября 2017 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 398 с. — Научное электронное издание сетевого распространения: Размер файла 80Мб. Систем. требования: Intel; Microsoft Windows (XP, Vista, Windows 7,8, Mac OS); разрешение экрана не ниже 1024×768; PDF Reader.

DOI: 10.15853/978-5-902210-51-1. ISBN 978-5-902210-51-1

Сборник содержит материалы по следующим основным направлениям: воспроизводство и динамика запасов водных биологических ресурсов; методические аспекты мониторинга, оценки и прогнозирования состояния запасов водных биологических ресурсов, стратегии управления промыслом; популяционные и генетические исследования гидробионтов; условия среды обитания и экология гидробионтов; состояние и динамика водных сообществ в условиях возрастающего антропогенного воздействия; болезни гидробионтов и их профилактика; искусственное воспроизводство водных биологических ресурсов. Главный редактор — Ю.П. Дьяков, д. б. н., гл. н. с. КамчатНИРО.

Электронная версия доступна по ссылке: <http://www.kamniro.ru/files/2017.pdf>



Тиллер И.В. Биология и динамика численности проходной *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 96 с.

В монографии обобщены сведения, характеризующие биологию и динамику численности проходной мальмы Камчатки. Рассмотрены основные этапы жизненного цикла мальмы (сроки нереста, миграции, морской нагул). По материалам собственных исследований автором рассматриваются структура популяций и динамика ее элементов за многолетний период. Исследовано питание молоди мальмы в речной период жизни и взрослых рыб во время ската на морской нагул. Отмечено значительное потребление мальмой пократной молоди горбуши на северо-востоке Камчатки. Приведены данные о динамике вылова проходной мальмы на Камчатке. Проведена оценка смертности и состояния запасов этого вида на Камчатке.



Бугаев А.В. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. 416 с.

В представленной монографии рассмотрен заключительный этап морского периода жизни азиатских тихоокеанских лососей во время преднерестовых миграций в беринговоморских и тихоокеанских водах исключительной экономической зоны Российской Федерации (ИЭЗ РФ). Наблюдениями охвачен ряд 1995–2008 гг. В работе задействован массив многолетних данных, полученных в результате исследований, проводимых на дрейфтерных судах в юго-западной части Берингова моря и северо-западной части Тихого океана. В сборе материала принимали участие сотрудники многих рыбохозяйственных НИИ Дальнего Востока и Москвы. Всего в работе использованы данные показателей контрольных уловов и биологических анализов, полученные в результате 177 рейсов российских и японских дрейфтерных судов (7208 сетепостановок). Объектами исследований были пять видов тихоокеанских лососей — нерка, кета, горбуша, чавыча и кижуч. В процессе работы биоанализу подвергнуто около 140 тыс. рыб. Накопленная информация позволила

рассмотреть важнейшие жизненные критерии созревающих тихоокеанских лососей — пространственно-темпоральное распределение и динамику уловов, основные биологические показатели, питание, внутривидовую структуру преднерестовых скоплений, а также выявить основные факторы, определяющие характер их преднерестовых миграций. Систематизирован массив биологических данных на уровне рассматриваемого 14-летнего периода дрейфтерных наблюдений. Проведен сравнительный анализ полученной информации в связи с заметным ростом численности лососей, который был отмечен во всех регионах Северной Пацифики в начале 2000-х годов. В книгу включено много первичных данных, позволяющих их использовать в дальнейших исследованиях. Она адресована научным сотрудникам, занимающимся вопросами биологии морского периода жизни тихоокеанских лососей, экологам, студентам высших учебных заведений, работникам рыбохозяйственных предприятий и силовых структур, контролирующим воспроизводство и добычу лососей.



Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов. Сборник материалов Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Игоря Ивановича Куренкова (7–9 октября 2015 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. 235 с.

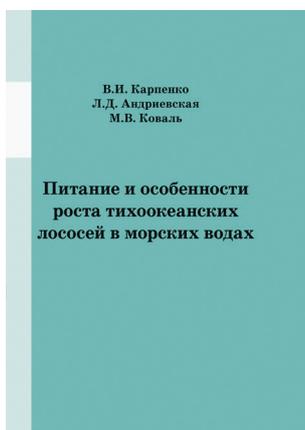
Один из основоположников пресноводной гидробиологии на Дальнем Востоке, Игорь Иванович был признанным ведущим специалистом в области изучения фаунистики лососевых нерестово-выростных водоемов. Он исследовал множество озер полуострова, и результатом стала уникальная работа — «Зоопланктон озер Камчатки». Изучение влияния вулканического тепла на биологическую продуктивность водных объектов воплотилось в идею фертилизации камчатских водоемов, которая затем была с успехом реализована, он также был «первооткрывателем» использования геотермальных вод при искусственном воспроизводстве лососей.

*В честь И.И. Куренкова назван один из видов веслоногих ракообразных (*Eurytemora kurenkovi*), встречающийся в устьях камчатских рек и прибрежных озерах, и малощетинковый червь (*Spirosperma kurenkovi*), обитающий в озерах полуострова Камчатка.*

В окрестностях оз. Кроноцкого высокогорное бессточное озеро Крокур увековечило имена двух известных ученых — Е.М. Крохина и И.И. Куренкова.

Сборник содержит материалы по следующим основным направлениям: методы изучения внутренних водоемов; результаты применения методов прямого учета численности и математического моделирования в исследованиях пресноводных биоресурсов; условия обитания гидробионтов в экосистемах внутренних водоемов: гидрология, гидрохимия и геоморфология; сезонная и многолетняя динамика функционирования сообществ внутренних водоемов; биоразнообразие и продуктивность экосистем внутренних водоемов; антропогенное воздействие и проблемы сохранения экосистем внутренних водоемов; рыбохозяйственное использование внутренних водоемов для целей промышленного и любительского (спортивного) рыболовства, акклиматизации и аквакультуры.

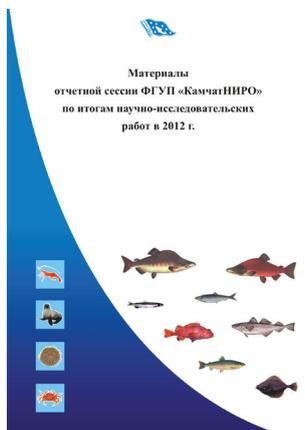
Электронная версия доступна по ссылке: www.kamniro.ru/publishing/kamniro/sovremennoe_sostoyanie_i_metody_izucheniya_ekosistem_vnutrennih_vodoemov



Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2013. 304 с.

Монография представляет собой обобщение накопленной в лаборатории морских исследований лососей ФГУП «КамчатНИРО» многолетней архивной информации, а также результатов собственных исследований питания и роста тихоокеанских лососей в морской период жизни. В течение 50-летнего периода изучения использована единая методика сбора, обработки и анализа трофологических материалов.

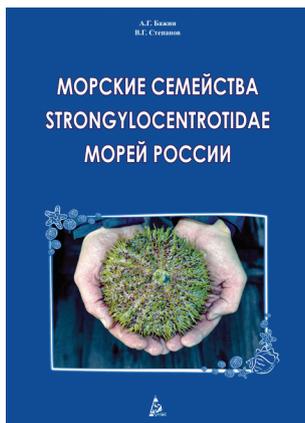
Описаны районы обитания лососей камчатских популяций и исследованы основные факторы среды, влияющие на их питание и рост в море. Для этого изучен состав пищи и оценены пищевые потребности пяти видов (горбуши, кеты, нерки, кижуча и чавычи) на отдельных этапах морского периода жизни. Изучена многолетняя динамика весового роста лососей, возвращающихся на нерест к побережью Камчатки. Исследованы межвидовые пищевые отношения лососей в море.



Материалы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2013. 367 стр.

В сборник включены материалы, отражающие результаты исследований ученых разных поколений. Отдельно представлены итоги работы всех лабораторий института в 2012 г.: обобщены данные, полученные в результате исследования морских промысловых рыб, тихоокеанских лососей, промысловых беспозвоночных, а также проведения биохимических, генетических, морфологических и учетных работ.

Сборник предназначен для специалистов рыбохозяйственных НИИ, рыбопромышленников, студентов профильных вузов, органов рыбоохраны.



Бажин А.Г., Степанов В.Г. **Морские семейства Strongylocentrotidae морей России.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. 196 с.

Монография посвящена описанию основных биологических особенностей морских ежей семейства Strongylocentrotidae морей России, их видового состава, распространения, морфологии и изменчивости, процессов размножения и развития, экологии. Кроме того, содержит материалы о практическом использовании, технологиях переработки и особенностях промысла морских ежей и о некоторых аспектах их использования в научных целях.

Книга адресована биологам, специалистам по добыче и обработке морского биологического сырья, а также студентам рыбохозяйственных, биологических и рыбопромысловых факультетов и всем, интересующимся природой моря.



Снюрреводный лов. Под общ. ред. к.т.н., доцента М.Н. Коваленко / Коваленко М.Н., Широков Е.П., Малых К.М., Сошин А.В., Адамов А.А. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. 168 с.

В монографии рассмотрены вопросы становления и современного состояния технологии снюрреводного лова с судов среднего, малого и малого маломерного классов на Камчатке. Работа представляет собой обобщение накопленной в лаборатории промышленного рыболовства ФГУП «КамчатНИРО» информации о снюрреводном лове, а также результатов собственных исследований. Предназначена для специалистов добычи, судоводителей, конструкторов и научных сотрудников, занятых на промысле и проведении научно-исследовательских работ при лове донных видов рыб снюрреводами с судов среднего, малого и малого маломерного флота, а также студентов, обучающихся по специальностям «Промышленное рыболовство» и «Промысловое судовождение».



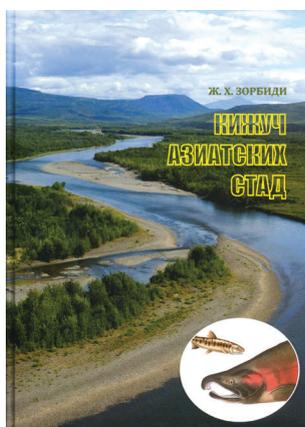
Дьяков Ю.П. **Камбалообразные (PLEURONECTIFORMES) дальневосточных морей России** (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2011. 428 с.

В монографии обобщены сведения о географической изменчивости фауны камбал в водоемах, омывающих дальневосточные берега России, изложены результаты исследования ее пространственной структуры. Рассмотрены особенности сезонного батиметрического и термического распределения представителей камбалообразных рыб в различных районах. Проведена классификация различных типов их распределения по глубинам. Установлено образование камбалами комплексов видов, местообитания которых характеризуются близкими глубинными и температурными условиями. Исследована географическая изменчивость сроков нереста у 56 видов камбалообразных рыб. Высказана гипотеза о наличии у камбал северной части Тихого океана двух адаптивных стратегий нереста. Построена общая концепция популяционной структуры тихоокеанского черного палтуса. Дана характеристика динамики численности популяций пяти массовых видов камбал восточной части Охотского моря. На основе ряда наблюдений построены математические модели популяционного роста численности и биомассы этих рыб, а также формирования численности их поколений в зависимости от некоторых популяционных и внепопуляционных факторов.



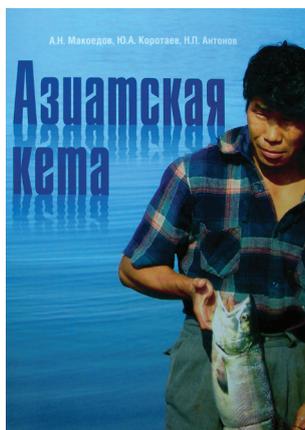
Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. **Шкала стадий зрелости гонад минтая.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2011. 92 с.

Минтай — наиболее значимый объект современного рыболовства в Дальневосточном регионе. На основании полученных авторами ранее результатов по исследованию особенностей полового созревания, оогенеза и сперматогенеза североохотоморского минтая приводится шкала стадий зрелости гонад минтая, включающая определение семи стадий, характеризующих развитие половых желез самок, и шести стадий — самцов. Дается описание величины и внешнего вида гонад, степени упругости, зернистости (самки), текучести семенной жидкости, ГСИ, состава и размеров ооцитов текущего фонда. Каждая выделенная стадия иллюстрируется характерным фотоизображением гонады в полости тела, извлеченной гонады, показаны вид ооцитов при просмотре с помощью бинокля и соответствующий стадии гистологический срез яичника и семенника. Также показаны изменения цвета и величины гонад в процессе созревания и нереста, характерные образы гонад разных стадий зрелости часто встречаемых оттенков цветов. Приводится словарь с пояснениями используемых терминов.



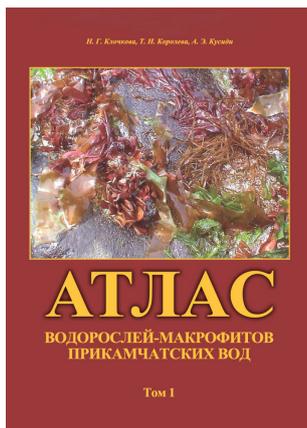
Зорбиди Ж.Х. **Кижуч азиатских стад.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2010. 306 с.

*В монографии обобщены сведения о характере промысла азиатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* в многолетнем аспекте и представлен ретроспективный анализ его особенностей за более чем 50-летний период. Приводятся данные официальной статистики берегового и японского морского промысла азиатского кижуча, сведения о вылове американских стад, результаты идентификации стад азиатского кижуча. Анализируются динамика численности, пропуск на нерестилища, состояние запасов в современный период и миграции кижуча в северо-западной части Тихого океана. Уточнены некоторые взгляды на характер его посткатадромных и преднерестовых миграций. По материалам собственных исследований и литературным источникам рассматриваются структура популяций и внутривидовая дифференциация кижуча, сроки нерестового хода, особенности нереста и экология развития в раннем онтогенезе, размерно-возрастной, половой состав нерестовых стад, качественные характеристики производителей и молоди. Выявлены изменения в структуре популяций кижуча, которые носят колебательный характер и, вероятно, вызваны не только изменениями условий среды, но и численностью самого вида. Особое внимание уделено результатам исследования биологии вида в естественных условиях. Представлены данные, характеризующие особенности экологии молоди кижуча в разных типах водоемов.*



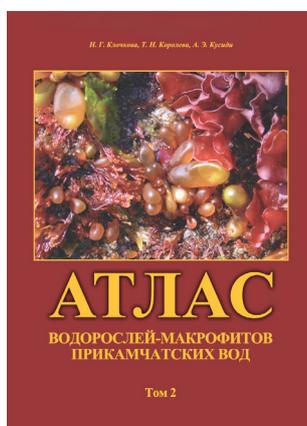
Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. **Азиатская кета.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 356 с.

Монографический обзор одного из наиболее ценных объектов рыболовства, кеты, в азиатской части ареала вида. Основное внимание сосредоточено на российских районах воспроизводства, поскольку более южные природные популяции кеты были почти полностью истреблены еще в начале XX века, отчего современный японский промысел ориентирован на лососей заводского происхождения. Приведены общая характеристика вида и основные этапы его изучения. Опираясь на собственные результаты исследований и литературные данные, подробно описана биология кеты из различных районов размножения. Рассмотрены особенности различных отрезков пресноводного и морского периодов жизни. Дана информация об истории развития и современном состоянии искусственного воспроизводства обсуждаемого вида тихоокеанских лососей. Рассмотрены абиотические, биотические, популяционные и антропогенные факторы, регулирующие численность и биомассу кеты. Приведены расчеты общей оценки выживаемости природных группировок данного вида. Большое внимание уделено вопросам, связанным с хозяйственным освоением азиатской кеты, и факторам, препятствующим рациональному ведению лососевого хозяйства в целом. Предложены рекомендации, направленные на устранение существующих недостатков.



Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. **Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 1.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 218 с.

Даны описание и цветные иллюстрации внешнего вида и мест произрастания 32 зеленых (отдел *Chlorophyta*) и 58 бурых (отдел *Phaeophyta*) водорослей, встречающихся в прикамчатских водах. Специальную часть книги предваряют описание основных особенностей организации представителей отделов и характеристика местообитаний. В описаниях к видам указаны вариации формы, размеров и цвета слоевищ, их самые характерные морфологические и анатомические особенности. В эколого-биологическую характеристику включена информация об условиях произрастания, в том числе и антропогенном влиянии, сезонном развитии, распространении и ценотической роли вида в пределах камчатского района. Иногда описание распространения водорослей дается более широко: в пределах всех морей российского Дальнего Востока или Мирового океана. Для промысловых и массовых видов указаны возможные направления практического использования. Завершают книгу краткие сведения по состоянию промысла ламинарии в прикамчатских водах и очерк о благотворном влиянии на здоровье человека морских водорослей и продуктов их переработки.



Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. **Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 2.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 304 с.

Даны описание и цветные иллюстрации внешнего вида и мест произрастания 132 видов красных водорослей (отдел *Rhodophyta*), встречающихся в прикамчатских водах. Специальную часть книги предваряет описание основных особенностей организации представителей отделов. В описаниях к видам указаны вариации формы, размеров и цвета слоевищ, их самые характерные морфологические и анатомические особенности. В эколого-биологическую характеристику включена информация об условиях произрастания, сезонном развитии, распространении и ценотической роли вида в пределах камчатского района. Иногда описание распространения водорослей дается более широко. Для промысловых и массовых видов указаны возможные направления практического использования. В книгу включены краткие рекомендации, касающиеся сбора водорослей на морском берегу и изготовления из них гербария и препаратов для изучения внутреннего строения растений.



Шагинян Э.Р. **Методические рекомендации по определению видового состава крабов и возможности их возвращения в среду обитания в прикамчатских водах.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 32 с.

Краткое пособие для определения видового состава, степени жизнедеятельности крабов, а также возможности их возвращения в естественную среду обитания при производстве промысловых, исследовательских работ, а также для оперативной оценки работниками природоохранных учреждений возможного ущерба при незаконном промысле. Кратко освещены вопросы размножения, питания, миграций и промысла основных промысловых крабов прикамчатских вод. Основное внимание уделено морфологическим особенностям рассматриваемых видов с целью их видовой идентификации в полевых условиях. Даются рекомендации по определению жизнеспособности крабов и целесообразности их выпуска в среду обитания. Пособие подкреплено хорошо выполненными иллюстрациями.

Для приобретения изданий необходимо выслать (факсом или электронной почтой) заявку, с указанием реквизитов, согласно которой будет выставлен счет на предоплату.

После оплаты счета заказанная литература отправляется почтой по указанному адресу.

Пересылка — за счет заказчика.

Адрес издательства Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»)

683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Тел.: (4152) 412-701

E-mail: kamniro@kamniro.ru

Научный рецензируемый журнал
**«Исследования водных биологических ресурсов Камчатки
и северо-западной части Тихого океана»**

Выпуск 63. 2021

ISSN 2072-8212

Журнал с 2010 года входит в Перечень ведущих рецензируемых научных изданий ВАК РФ.
С 29.12.2015 включен в новую редакцию Перечня

Главный редактор: Ю.П. Дьяков
Выпускающий редактор: Т.В. Борисова
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин
Корректор: Т.В. Борисова
Перевод на английский: А.А. Шурыгина

Номер свидетельства о регистрации СМИ — ПИ № ФС 77-77203, дата регистрации 08.11.2019,
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Адрес редакции:

683000 Камчатский край, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел./факс: (4152) 41-27-01. E-mail: kamniro@kamniro.ru, pressa@kamniro.ru

Учредитель:

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
Адрес учредителя: 107140 Москва, ул. Красносельская Верхн., д. 17.

Издатель:

Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
(«КамчатНИРО»)

Адрес издателя: 683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, д. 18.

Подписано в печать 13.12.2021. Дата выхода 27.12.2021, №4 (63), 2021. Формат 60×84/8. Печать офсетная.
Усл. печ. л.: 6,875. Заказ № КПО0-3422. Тираж 300 экз. Цена свободная.

Отпечатано в Типографии ООО «Камчатпресс».
Адрес: 683024 Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, д. 12а.