

УДК 597.552.511-135(282.257.21)

В.Ф. Бугаев, Г.В. Базаркин, Д.П. Погорелова*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

ОБРАЗОВАНИЕ «ЛОЖНЫХ ГОДОВЫХ КОЛЕЦ» НА ЧЕШУЕ МОЛОДИ КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH* В ОЗ. КУРАЖЕЧНОМ (КАМАКОВСКАЯ НИЗМЕННОСТЬ — БАССЕЙН Р. КАМЧАТКА)

В оз. Куражечном (низовья р. Камчатка), где нерест аборигенного кижуча отсутствует, в период весенне-летнего паводка (в середине мая — июле) мигрируют сеголетки транзитного кижуча без чешуи и с чешуей. У особей, имеющих чешую, в связи со сменой нагульного водоема возможно образование на чешуе дополнительных зон сближенных склеритов (ЗСС) — дополнительные ЗСС 1-го типа. Возобновление сезонного роста и образование годовых ЗСС (годовых колец) на чешуе годовиков и более старшей молодежи кижуча, зимовавших в оз. Куражечном, наблюдается в начале мая — конце второй декады мая (у некоторой части рыб может происходить в начале июня). Результаты анализа структуры чешуи молоди кижуча (возраста 1+ и 2+) в оз. Куражечном выявили, что у особей в этом водоеме после хорошо дифференцируемого последнего годового кольца в конце июля — августе и позже возможно образование дополнительных ЗСС (дополнительные ЗСС 2-го типа). Изучение скорости формирования склеритов у молоди кижуча возраста 1+ в оз. Куражечном на сборах 2001 г. показало, что в период 13.06–05.07.2001 г. один склерит формировался за 9,18 сут, а 05–23.07.2001 г. — за 7,86 сут (в среднем — за 8,52 сут).

Ключевые слова: возраст, годовики кижуча, чешуя, склериты, годовые кольца, дополнительные структуры — ложные годовые кольца.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-77-92.

Bugaev V.F., Bazarkin G.V., Pogorelova D.P. Formation of «false annual rings» on scales of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in Lake Kurazhechnoye (Kamakovskaya lowland — Kamchatka River basin) // Izv. TINRO. — 2019 — Vol. 198. — P. 77–92.

During spring-summer flood (in mid May — July), transit underyearlings of coho salmon, having or having no scales, migrate to Lake Kurazhechnoye at the lower Kamchatka River, where resident coho salmon never spawn. In this case, additional zones of closely-spaced sclerites (ZCS) can be formed on their scales because of feeding change (additional ZCS of the 1st type). Seasonal growth restarts and annual zone of close sclerites (annual ring) forms

* Бугаев Виктор Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; Базаркин Герман Валерьевич, младший научный сотрудник, e-mail: bazarkin.g.v@kamniro.ru; Погорелова Диана Петровна, научный сотрудник, e-mail: pogorelova.diana@list.ru.

Bugaev Victor F., D..Biol., leading researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18 Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: bugaev.v.f@kamniro.ru; Bazarkin German V., researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18 Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: bazarkin.g.v@kamniro.ru; Pogorelova Diana P., researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18 Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, e-mail: pogorelova.diana@list.ru.

in May (or in early June for a part of juveniles) on scales of yearlings and elder coho salmon wintered in Lake Kurazhechnoye. In late July — August or sometimes later, other additional ZCS could form on the scale of juvenile coho salmon (ages 1+ and 2+) in the lake (additional ZCS of the 2nd type) because of their switching to feeding by fish (ninespine stickleback *Pungitius pungitius*, threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*, and smelt *Hipomesus olidus*). Rate of the sclerites forming was examined for the coho juveniles of age 1+ in Lake Kurazhechnoye in 2001 and evaluated as 8.52 days/sclerite, on average (one sclerite was formed in 9.18 days between June 13 — July 5 but in 7.86 days between July 5–23).

Key words: age, coho yearling, scale, sclerite, annual ring, false annual ring.

Введение

На п-ове Камчатка в пределах среднего и нижнего течения р. Камчатка, на участке примерно в 80–150 км от впадения в море, находится огромное разнообразие пойменных озер. В целом они именуются как озера Камаковской низменности. Эта часть бассейна ограничена с запада старыми разрушенными вулканами Харчинским и Заречным, с севера крупным вулканом Шивелуч, с юга огромным вулканическим массивом группы Ключевских вулканов. Низменность с востока словно дамбой прикрыта горным хребтом Кумроч. Река Камчатка через узкое ущелье в этом хребте, так называемые Верхние Щеки, прорывается к своему последнему приустьевому участку [Ресурсы..., 1966; Куренков, 2005; Бугаев, Кириченко, 2008].

В начале четвертичного периода Камаковская низменность являлась ложем большого холодноводного озера. В более позднее время, после того как воды р. Камчатка прорезали хребет Кумроч, озеро обсохло и только наиболее глубокие впадины в его ложе остались заполненными водой [Куренков, 2005; Бугаев, Кириченко, 2008].

Озеро Куражечное расположено в верхней части озер Камаковской низменности напротив пос. Ключи (рис. 1). Устье верхней реки — протоки Павловской, по которой воды р. Камчатка в паводок частично текут в озеро, находится приблизительно на 117-м километре от устья р. Камчатка; а устье нижней протоки, по которой воды из оз. Куражечного изливаются в р. Камчатка, — приблизительно на 107-м километре от устья этой реки.

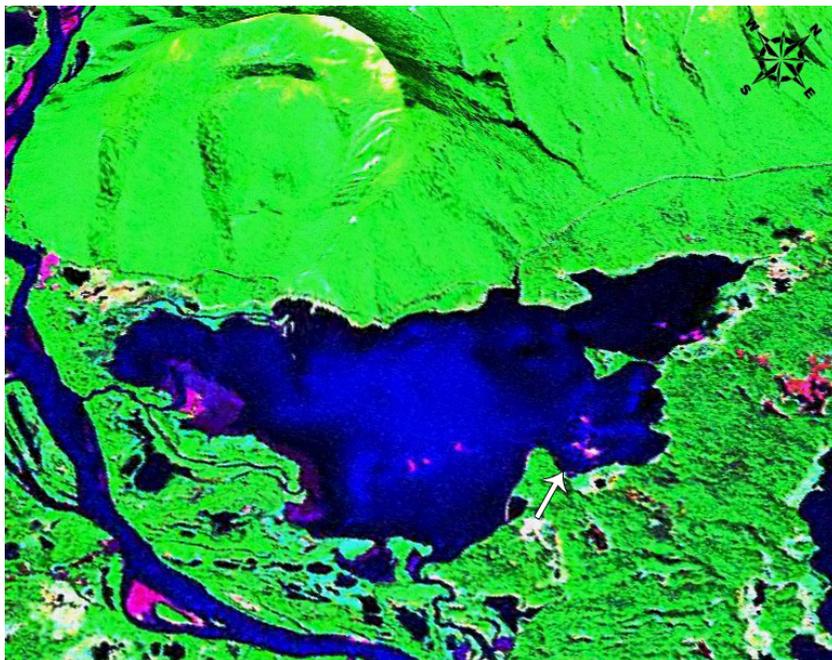


Рис. 1. Озеро Куражечное (в левой части рисунка — р. Камчатка); на заднем плане — Харчинский хребет [по: Бугаев, Кириченко, 2008]. Стрелкой указано место сбора проб

Fig. 1. Lake Kurazhechnoye (Kamchatka River to the left) and Kharchinsky Ridge on the background [from: Бугаев, Кириченко, 2008]. Arrow — the sampling site

Большинство озер Камаковской низменности, в том числе и оз. Куражечное, имеют много общих черт в своей морфологии и гидрологическом режиме. Все они мелководны, наибольшие глубины в межень обычно не превышают 2,0–3,5 м, а преобладающие — 1,2–1,8 м. Донные грунты озер врезаются в коренные берега долины или расположены у моренных холмов, встречаются песчаные и галечные грунты.

Термический режим озер Камаковской низменности в значительной степени определяется своеобразными климатическими условиями этой части долины р. Камчатка, которой свойственна значительно большая континентальность климата по сравнению с приморскими районами. Благодаря малым глубинам озера низменности после вскрытия, которое обычно наступает во второй половине мая, быстро прогреваются, причем температура воды бывает тем выше, чем меньше проточность озера.

Так, например, в озерах Куражечное, Харчинское, Каменское температура воды в июне–августе в некоторые годы достигает 22–24 °С, в то время как в основном русле р. Камчатка обычно не превышает 15 °С. Малые глубины и значительная ветровая экспозиция обуславливают равномерное распределение температуры воды по вертикали. Разница температур поверхностных и придонных вод обычно не превышает 2 °С, и только в зонах выхода ключевых вод может наблюдаться резкая стратификация, вызываемая подтеканием холодных ключевых вод под теплую озерную [Куренков, 2005].

Зимой (ледостав начинается обычно в конце октября — начале ноября) некоторые мелкие озера, не связанные с рекой, промерзают до дна, что ведет к гибели зимующей рыбы и многих донных беспозвоночных. Толщина льда обычно превышает 1 м. В озерах, принимающих в себя грунтовый сток, небольшое пространство между льдом и дном озера заполняется ключевыми водами, имеющими несколько более высокую, чем в реке, температуру и большую прозрачность. Летом прозрачность озерной воды невелика, в период сильного цветения синезеленых водорослей она обычно не превышает 0,7 м, весной и осенью повышается до 1,5 и даже 2,0 м.

Кислородный режим озер в зимний период зависит от степени их проточности, но, как правило, заморы здесь сравнительно редки и наблюдаются преимущественно в малых озерах центральной части низменности.

По данным И.И. Куренкова [2005], фитопланктон большинства озер перед вскрытием их представлен сравнительно малочисленными диатомеями *Surirella robusta*, *Girosigma acuminatum*, *Campylodiscus* sp. и несколькими видами *Navicula*. При распалении льда и начинающемся прогреве озерных вод часто наблюдается вспышка численности *Asterionella formosa*, в некоторых озерах — *Synedra ulna*, *Tabellaria fenestrata*. В меньших количествах встречается *Diatoma vulgare*. Несколько позже развивается *Melosira italica*.

С начала июля и в течение всего лета встречаются в сравнительно малых количествах, часто одиночными колониями или клетками, зеленые водоросли — *Pediastrum duplex*, *Volvox globator*, *Scenedesmus quadricauda*, одиночные нити *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp. и др. Весьма значительное развитие *Microspora* sp. наблюдается в некоторых озерах в августе.

Наиболее многочисленна в озерах синезеленая водоросль *Anabaena spiroides*, появляющаяся в июне и достигающая максимума развития во второй половине июля. В это время озера «цветут», приобретая интенсивную зеленую окраску [Куренков, 2005].

По данным И.И. Куренкова [2005], список видов зоопланктона, встреченных в озерах Камаковской низменности, содержит 8 копепод (Copepoda), 9 кладоцер (Cladocera), 18 колловраток (Rotatoria). Кроме того, в планктоне часто встречаются гидрокарини и личинки хирономид ранних возрастных стадий. Наиболее обычным и многочисленным (по биомассе) представителем ракового планктона является *Cyclops kolensis*, встречающийся практически во всех озерах. Кроме него, ведущая роль в биомассе зоопланктона принадлежит и другим ракообразным — *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris* и в некоторые годы *Leptodora kindti*.

Бентос озер Камаковской низменности представлен в основном личинками хирономид и мелкими моллюсками. Наиболее богаты бентосом озера северной части

поймы, получающие дополнительные биогенные добавки с грунтовыми водами из пролювиального шлейфа вулкана Шивелуч [Куренков, 2005].

Нерестовый фонд на данном отрезке р. Камчатка (80–150 км) и в самих озерах невелик. Нерестилища приурочены к выходам грунтовых вод у бортов долины, где имеются лимно- и реокрены.

В бассейне оз. Куражечного в свое время десятками (до одной-двух сотен) экземпляров нерестилась ранняя и поздняя нерка и единично (десятками) поздняя форма кижуча. Уже в 1970–1990-х гг. в оз. Куражечном А.Г. Остроумов [1982; персональное сообщение] вообще не отмечал нереста никаких видов тихоокеанских лососей.

Весь лабиринт пойменных озер низменности имеет большое значение для первичного нагула транзитной молоди лососей (чавычи, кеты, нерки, кижуча и др.), распределяющейся по бассейну реки и мигрирующей к устью р. Камчатка, а также для воспроизводства успешно акклиматизированных здесь серебряного караса и амурского сазана, использующих значительные кормовые ресурсы района [Бугаев, 1995; Куренков, 2005; Бугаев и др., 2007; и др.].

Обловы показали [Бугаев и др., 2007], что, несмотря на отсутствие в современное время нереста нерки и кижуча в оз. Куражечном, их молодь в безледный период (зимой не ловили) в заметных количествах встречается в ряде мест этого водоема. Причем с изменением уровня воды места скопления молоди лососей частично меняют дислокацию и встречаются в тех районах, где при низких уровнях воды они не держатся. Заселение оз. Куражечного, вероятно, происходит в летний период во время паводка через Павловскую протоку на 117-м километре р. Камчатка, а эвакуация уже подросшей и перезимовавшей молоди — через вытекающую из озера протоку, впадающую ниже в р. Камчатка на 107-м километре.

Цель настоящей работы — оценка сезонных изменений структуры чешуи молоди кижуча, нагуливавшегося в оз. Куражечном, с целью уточнения сроков возобновления сезонного роста особей (образование годовых колец на чешуе) и идентификации дополнительных образований на чешуе, не являющихся годовыми кольцами («ложных годовых колец»). Данное исследование будет способствовать уточнению методики определения пресноводного возраста кижуча р. Камчатка.

Материалы и методы

Сезонные ритмы роста в пресноводный и морской периоды жизни проявляются на чешуе рыб в образовании годовых колец (годовых зон сближенных склеритов — годовых ЗСС). К их появлению ведет возобновление роста после его остановки в определенное время года, которая в пресных водоемах у молоди тихоокеанских лососей длится до 5–7 мес. и более. По принятой классификации [Никольский, 1974; Мина, 1976; Ваганов, 1978; Бугаев, 1995; и др.], отметки на регистрирующих структурах у рыб (в нашем случае ЗСС на чешуе), образующиеся в период уже начавшегося сезонного роста, считаются дополнительными образованиями.

Материалом для настоящего исследования послужили сборы молоди кижуча, приведенные Г.В. Базаркиным в бассейне оз. Куражечного в 2000–2001 гг. и находящиеся в архиве КамчатНИРО. Лов молоди осуществляли мальковым закидным неводом с размером ячеи 5 мм. Пойманную молодь сразу после поимки фиксировали в 10 %-ном формалине, и дальнейшую обработку проводили в условиях лаборатории. Чешую у молоди брали выше боковой линии между спинным и жировым плавниками [Clutter, Whitesel, 1956].

Чешую фиксированной в формалине молоди кижуча набирали на медицинские предметные стекла. При анализе размерно-массовых характеристик и структуры чешуи молоди тихоокеанских лососей, из-за отсутствия достоверных различий, все исследователи не подразделяют материалы на самцов и самок. Просмотр чешуи вели под микроскопом МБС–1 (объектив — 4–7, окуляр — 8). Для фотографирования чешуи использовали видеокамеру фирмы «Levenhuk» Model C510.

Статистическая обработка материалов [Лакин, 1990] проведена в среде «Windows» в программе «Excell».

Результаты и их обсуждение

По наблюдениям в 1976–1978 гг. [Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007] в летний период в оз. Куражечном встречаются годовики нерки, которые зимовали в нем, мигрировав туда в середине мая — июне-июле предыдущего года преимущественно без чешуи. Одновременно с молодью нерки в неводных уловах присутствует и молодь кижуча (судя по размерам, годовики и в значительно меньшем количестве двухгодовики).

В целом возобновление сезонного роста (формирование годовых колец на чешуе) у годовиков нерки и кижуча в озерах нижнего течения р. Камчатка (Куражечное, Низовцево, Курсин) происходит несколько ранее или в период полного вскрытия этих озер от ледяного покрова в конце первой декады мая — начале июня. Возобновление сезонного роста еще до вскрытия озер объясняется тем, что часть молоди лососей мигрирует к вскрывшимся участкам этих озер [Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007]. Оптимальной температурой воды для нагула молоди нерки и кижуча считается 15–16 °С [Бретт, 1983].

Возобновление сезонного роста у молоди нерки в оз. Куражечном происходит в конце мая — первых числах июня [Бугаев, 1995]. По материалам из совместных проб было замечено, что у молоди кижуча в краевой зоне чешуи (в «плюсе») число склеритов почти всегда несколько больше, чем у одновозрастных особей нерки. Последнее может быть следствием того, что сезонный рост у молоди кижуча и формирование годовых колец на ее чешуе происходит на несколько дней раньше, чем у молоди нерки, или того, что скорость формирования склеритов у молоди кижуча несколько выше, чем у нерки. Кроме того, молодь кижуча более толерантна к низким температурам, чем особи нерки.

В таблице по результатам сборов представлены длина тела и число склеритов в зонах пресноводного роста чешуи молоди кижуча оз. Куражечного в 2000–2001 гг. У молоди кижуча с одной ЗСС на чешуе в краевой зоне чешуи («плюсе») в 2001 г. происходило увеличение числа склеритов в каждой последующей пробе. Одновременно с 13.06 по 23.07.2001 г. наблюдалось увеличение размеров тела рыб. Все это свидетельствует о наличии сезонного роста у этой группы рыб, которые, без сомнения, являются годовиками. К сожалению, особи с двумя ЗСС на чешуе в 2001 г. присутствовали только в первой пробе и о динамике изменений краевой зоны чешуи у них в этом году ничего сказать нельзя.

В 2000 г. в пробах присутствовала молодь кижуча в основном с двумя ЗСС на чешуе (см. таблицу), но никаких закономерностей, связанных с изменением числа склеритов в «плюсе», в последующих пробах не прослеживалось. Размеры тела рыб изменялись бессистемно.

Изучение скорости формирования склеритов у молоди кижуча возраста 1+ из оз. Куражечного на сборах 2001 г. показало (см. таблицу), что в период 13.06–05.07.2001 г. один склерит формировался за 9,18 сут, а 05–23.07.2001 г. — за 7,86 сут (в среднем — за 8,52 сут).

По данным Г.В. Базаркина [2003], у годовиков кижуча из оз. Курсин в период 09.06–01.07.2001 г. один склерит формировался за 13,40 сут; 01–21.07.2001 г. — за 5,89 сут, а 21.07–30.08.2001 г. — за 6,98 сут (в среднем — за 8,76 сут).

Средняя температура воды в июне-августе 2001 г. в оз. Курсин в местах поимки молоди колебалась в пределах 9,3–19,2 °С (в среднем — 15,6 °С) [Базаркин, 2003].

Используя материалы Г.В. Базаркина [2003], по данным повторного изучения скорости формирования склеритов у молоди кижуча возраста 1+ из оз. Курсин на сборах 2001 г. было выяснено [Бугаев, Погорелова, наст. том], что в период 09.06–01.07 один склерит формировался за 15,60 сут, 01–21.07 — за 7,52 сут, а 21.07–30.08 — за 7,94 сут (в среднем — за 10,35 сут). Последнее (10,35 сут) — это более длительная продолжительность формирования одного склерита, чем показал по объединенным за 2001–2002 гг. средним данным Г.В. Базаркин [2003], — 7,33 сут, поэтому в данном вопросе нужны уточнения.

В нижнем течении р. Большой один склерит у особей кижуча разных возрастов в среднем формируется в довольно сходные сроки: у сеголеток (в июле — первой половине сентября) — за 11,3 сут, у годовиков (в июне — первой половине сентября) — за 10,1 сут, у двухгодовиков (в июне-июле) — за 11,2 сут [Бугаев, Ярош, 2014].

Длина тела и число склеритов в зонах пресноводного роста чешуи молоди кижуча с одной и двумя ЗСС на чешуе в оз. Куражечном в 2000–2001 гг. Body length and the number of scale sclerites in the zones of freshwater growth for juvenile coho salmon with one or two zones of closely-spaced sclerites from Lake Kurazhechnoye in 2000–2001

Дата вылова, температура воды	Число рыб	Длина тела, мм		Первая зона роста чешуи		Вторая зона роста чешуи		Краевая зона роста чешуи («плюс»)	
		Пределы	Средняя ± ошибка	Пределы	Средняя ± ошибка	Пределы	Средняя ± ошибка	Пределы	Средняя ± ошибка
Одна ЗСС									
26.06.2000, 17,0 °С	7	83–103	91,14 ± 3,16	6–11	8,43 ± 0,61	–	–	2–7	4,43 ± 0,75
13.06.2001, 16,9 °С	23	48–122	78,74 ± 3,73	5–15	9,13 ± 0,61	–	–	0–6	2,87 ± 0,37
05.07.2001, 19,4 °С	35	60–102	83,51 ± 2,04	4–13	6,77 ± 0,39	–	–	3–8	5,74 ± 0,23
23.07.2001, 24,0 °С	10	90–125	104,40 ± 3,62	5–10	7,70 ± 2,44	–	–	7–9	7,70 ± 0,21
Две ЗСС									
26.06.2000, 17,0 °С	33	75–113	90,30 ± 1,61	3–11	6,97 ± 0,33	3–10	4,97 ± 0,30	0–7	2,70 ± 0,32
13.07.2000, 14,7 °С	18	68–128	98,67 ± 4,19	4–12	6,94 ± 0,57	3–11	7,06 ± 0,50	0–5	2,00 ± 0,34
07.08.2000, 18,4 °С	13	74–109	89,31 ± 3,12	4–9	5,46 ± 0,45	8–15	6,15 ± 0,55	0–4	2,62 ± 0,42
23.08.2000, 18,4 °С	14	78–112	93,29 ± 2,51	5–10	6,64 ± 0,41	4–10	7,00 ± 0,57	0–4	1,57 ± 0,29
13.06.2001, 16,9 °С	16	96–144	113,69 ± 2,98	4–13	7,87 ± 0,58	7–17	11,81 ± 0,81	2–6	4,06 ± 0,33

Высокую скорость формирования одного склерита у молоди кижуча оз. Куражечного по сравнению с результатами, полученными для особей кижуча из бассейна р. Большой [Бугаев, Ярош, 2014], прежде всего можно объяснить более высокими летними температурами в озере, чем в реке.

В нижнем течении р. Большой в июне-августе 2007–2011 гг. (среднее за все годы) она находилась в пределах 8,9–11,9 °С (в среднем — 10,8 °С). В оз. Куражечном температура воды была значительно выше: средняя температура воды в июне-августе — начале сентября 2000–2001 гг. в этом водоеме в местах поймки молоди была 14,7–24,0 °С (в среднем — 18,4 °С).

Но высокие температуры воды в оз. Куражечном вряд ли были неблагоприятными для нагула молоди кижуча. Учитывая, что она была поймана в непосредственной близости от ручья, впадающего в озеро (температура в устье за период ловов колебалась в пределах 8–9 °С), все приведенное выше позволяет считать, что молодь кижуча, которая используется в наших исследованиях, до поймки жила в достаточно приемлемых условиях, так как у дна находился более холодный подстилающий слой воды ручья и молодь имела возможность выбирать температуру нагула самостоятельно.

В дальнейшем, безусловно, будут еще попытки изучения скорости формирования склеритов у молоди кижуча в оз. Куражечном. До появления новых данных при определении даты формирования годового кольца на чешуе авторы исходили из того, что один склерит у нагуливающихся в озере годовиков кижуча формируется за 8,52 сут.

В 2000 г. было поймано мало молоди кижуча с одной ЗСС на чешуе (годовиков). По приросту склеритов в краевой зоне чешуи (в «плюсе») у этой молоди, равному 4,43 склерита (26.06.2000 г.), было определено (см. таблицу), что годовое кольцо у данных особей сформировалось 38 сут назад (при продолжительности формирования одного склерита 8,52 сут), что приходится на конец второй декады мая — 19.05.2000 г.

У особей с двумя ЗСС на чешуе (см. таблицу) по приросту склеритов в краевой зоне чешуи (в «плюсе»), равному 2,70 склерита (26.06.2000 г.), было определено, что годовое кольцо сформировалось 23 сут назад (при продолжительности формирования одного склерита 8,52 сут), что соответствует началу первой декады июня — 03.06.2000 г.

Таким образом, получается, что в 2000 г. возобновление сезонного роста у более мелкой молодежи кижуча с одной ЗСС на чешуе, по сравнению с более крупными особями с двумя ЗСС на чешуе, произошло раньше.

По материалам 2001 г. (см. таблицу) по приросту склеритов в краевой зоне чешуи (в «плюсе») у молодежи кижуча с одной ЗСС, равному 2,87 склерита ($n = 23$), на 13.06.2001 г. было определено, что годовое кольцо у нее сформировалось 24 сут назад (средняя скорость 8,52 сут), что соответствует концу второй декады мая — 20.05.2001 г.

У молодежи кижуча оз. Куражечного с двумя ЗСС на чешуе прирост склеритов в «плюсе» 13.06.2001 г. составил 4,06 склерита ($n = 16$). При имеющихся данных о том, что один склерит у молодежи кижуча в среднем формируется за 8,52 сут, получается, что годовое кольцо у них образовалось 35 сут назад, или 09.05.2001 г., т.е. в конце первой декады мая.

Полученные результаты позволяют предположить, что в 2001 г. (по сравнению с 2000 г.) у более старшей молодежи кижуча (крупных размеров), зимовавшей в оз. Куражечном, наблюдалось более раннее возобновление сезона роста, чем у более мелкой. Последнее могло быть обусловлено специфическими миграциями крупной молодежи, гидрологическими условиями, сложившимися на акватории мелкого оз. Куражечного, и уровнями воды в р. Камчатка в мае — начале июня 2000 г.

Безусловно, это предположение нуждается в проверке, так как авторы пока не располагают наблюдаемыми данными о скорости формирования склеритов у двухгодовиков кижуча из оз. Куражечного. Но следует напомнить, что у годовиков и двухгодовиков кижуча в низовьях р. Большой скорости формирования склеритов довольно близки, хотя у годовиков продолжительность формирования одного склерита меньше — 10,1 сут против 11,2 сут [Бугаев, Ярош, 2014].

Не обсуждая пока возрастной состав особей, рассмотрим краевую зону чешуи молодежи кижуча, пойманной в оз. Куражечном в летний период 2000–2001 гг.

В целом годовые кольца у молодежи кижуча имеют более высокую четкость, чем у нерки. Прекращению сезонного роста у кижуча предшествует период роста склеритов, в который они формируются все более и более сближенно. Возобновившийся сезонный рост хорошо отражается на чешуе молодежи кижуча сразу же формированием склеритов с более широкими межсклеритными расстояниями [Бугаев и др., 2007].

Как видно на рис. 2–5, 13.06.2001 г. у молодежи кижуча после самой крайней ЗСС (годового кольца) в «плюсе» уже имелись 3–5 склеритов нового возобновленного роста. При принятии средней скорости формирования одного склерита у годовиков кижуча за 8,52 сут такой прирост вполне возможен при возобновлении сезонного роста в середине мая — в период вскрытия озера.

На рис. 2–4 привлекает внимание то, что ЗСС, принимаемая авторами за годовое кольцо, достаточно широка и состоит из 5–6 склеритов. Более того, в некоторых случаях (рис. 5) совершенно однозначно прослеживается наличие двух ЗСС, разделенных одним-двумя более широкими склеритами. Последнее позволяет предполагать (рис. 5), что имеющееся годовое кольцо сформировалось уже после расположенной ближе к центру ЗСС, сформировавшейся еще до окончания сезона роста в предыдущем 2000 г., т.е. дополнительной ЗСС. Исходя из этой посылки можно предполагать, что широкие годовые кольца на рис. 2–4 могут быть обусловлены близким расположением дополнительной и годовой ЗСС (сдвоенными ЗСС).

Такое же широкое последнее годовое кольцо наблюдается и у более крупной молодежи, пойманной 13.06.2001 г. (рис. 6). Число склеритов в «плюсе» у этой особи 5 подобно таковому у рыб, представленных на рис. 2–5.

Материалы 26.06.2001 г. (рис. 7–9) подтверждают наличие дальнейшего роста в краевой зоне чешуи в более поздней пробе по сравнению с ранней (13.06.2001 г.). В пробе, собранной 07.08.2008 г. (рис. 10), также наблюдается увеличение числа склеритов в краевой зоне чешуи, следующее после годовой ЗСС (годового кольца).

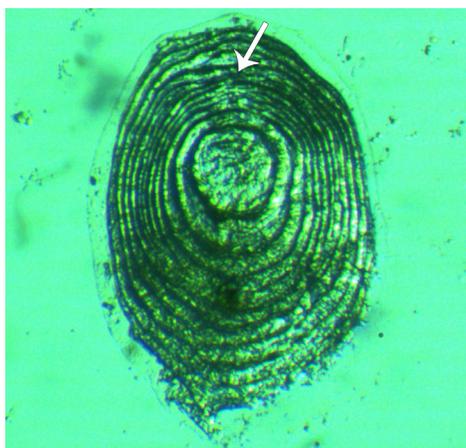


Рис. 2. Озеро Куражечное, кижуч, 13.06.2001, АС — 80 мм, самец, возраст 1+. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо. Вероятнее всего, сеголетка кижуча мигрировала в озеро без чешуи. В краевой зоне наблюдаются 3 склерита «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период

Fig. 2. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on June 13, 2001: АС — 80 mm, male, age 1+. The zone of closely-spaced sclerites represents the annual ring, so the underyearling supposedly had migrated to the lake having no scales. Three sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period

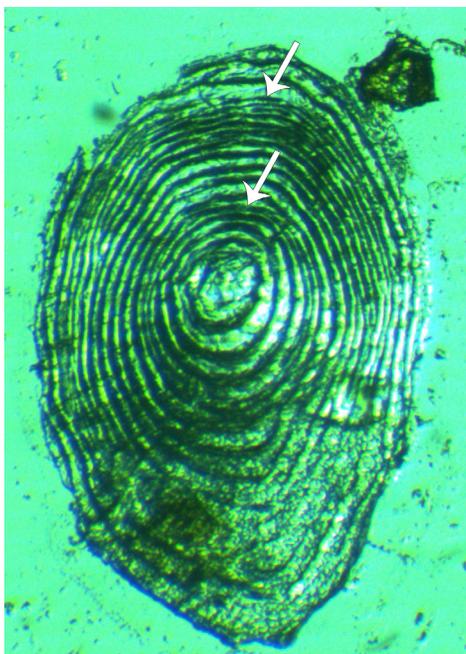


Рис. 3. Озеро Куражечное, кижуч, 13.06.2001, АС — 94 мм, самец, вероятный возраст 1+. Вторая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, первая ЗСС (менее четкая) — дополнительная (ее образование произошло после миграции особи из р. Камчатка в оз. Куражечное). В краевой зоне наблюдаются 3 склерита «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период

Fig. 3. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on June 13, 2001: АС — 94 mm, male, approximate age 1+. The second from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the less clear first from the center zone of closely-spaced sclerites is the additional ring formed in the time of migration from the Kamchatka River to Lake Kurazhechnoye. Three sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period

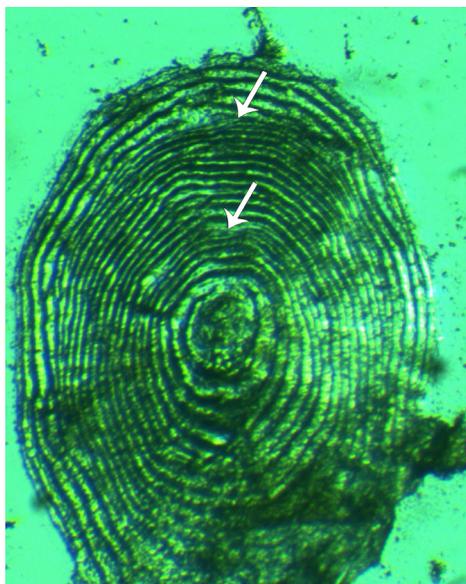


Рис. 4. Озеро Куражечное, кижуч, 13.06.2001, АС — 117 мм, самка, вероятный возраст 1+. В краевой зоне наблюдаются 4–5 склеритов «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период. Первая ЗСС (от центра) — дополнительная, вторая ЗСС — годовое кольцо

Fig. 4. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on June 13, 2001: АС — 117 mm, female, approximate age 1+. The second from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the first from the center zone of closely-spaced sclerites is the additional ring formed in the time of migration from the Kamchatka River to Lake Kurazhechnoye. Four-five sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period

Рис. 5. Озеро Куражечное, кижуч, 13.06.2001, АС — 112 мм, самка, вероятный возраст 2+. В краевой зоне наблюдаются 3 склерита «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период. Первая и третья ЗСС (от центра) — годовые кольца, вторая ЗСС — дополнительная

Fig. 5. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on June 13, 2001: АС — 112 mm, female, approximate age 2+. The first and third from the center zones of closely-spaced sclerites are the annual rings, the second from the center zone of closely-spaced sclerites is the additional ring. Three sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period

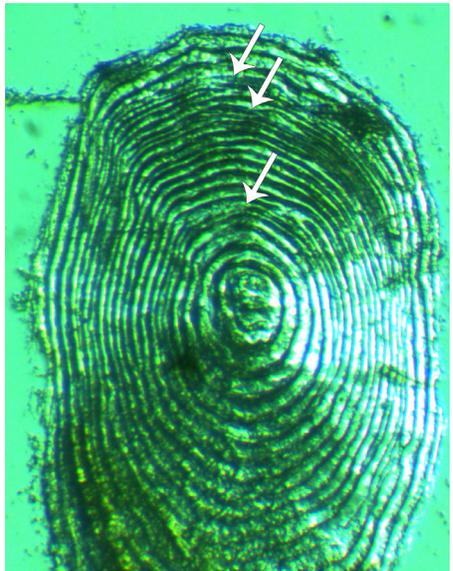


Рис. 6. Озеро Куражечное, кижуч, 13.06.2001, АС — 144 мм, самка, вероятный возраст 2+. В краевой зоне наблюдаются 4 склерита «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период. Вторая и третья ЗСС (от центра) — годовые кольца, первая ЗСС — дополнительная

Fig. 6. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on June 13, 2001: АС — 144 mm, female, approximate age 2+. The first and third from the center zones of closely-spaced sclerites are the annual rings, the second from the center zone of closely-spaced sclerites is the additional ring. Four sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period

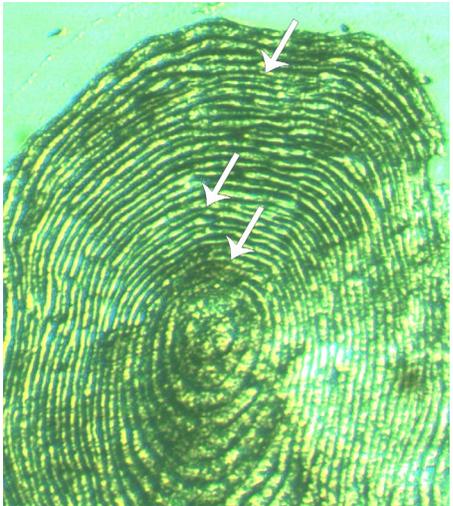
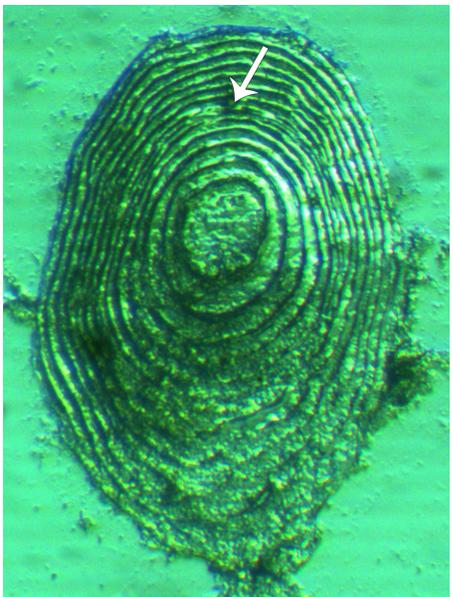


Рис. 7. Озеро Куражечное, кижуч, 26.06.2000, АС — 89 мм, самец, возраст 1+. В краевой зоне наблюдаются 7 склеритов «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо

Fig. 7. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on June 26, 2000: АС — 89 mm, male, age 1+. The zone of closely-spaced sclerites represents the annual ring. Seven sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period



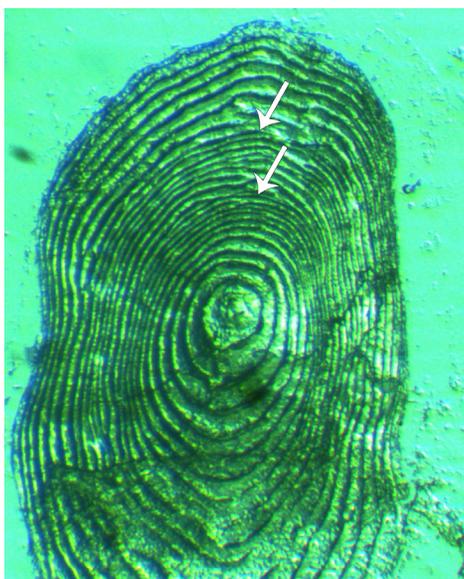


Рис. 8. Озеро Куражечное, кижуч, 26.06.2000, АС — 122 мм, самец, вероятный возраст 2+. В краевой зоне наблюдаются 8 склеритов «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период. Первая и вторая ЗСС — годовые кольца

Fig. 8. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on June 26, 2000: АС — 122 mm, male, approximate age 2+. Both zones of closely-spaced sclerites represent the annual rings. Eight sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period

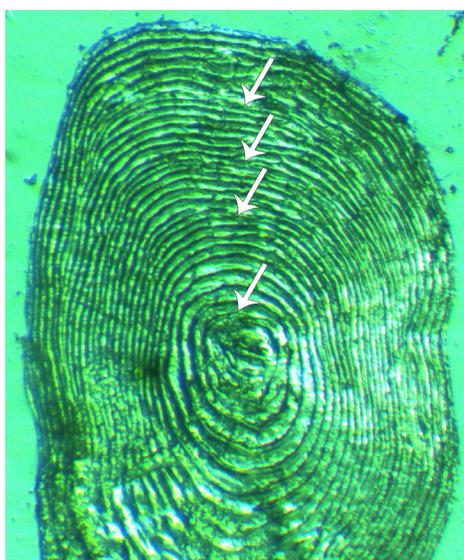


Рис. 9. Озеро Куражечное, кижуч, 26.06.2000, АС — 129 мм, самка, вероятный возраст 2+. В краевой зоне наблюдаются 6 склеритов «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период. Вторая и четвертая ЗСС — годовые кольца, первая и третья ЗСС (от центра) — дополнительные зоны (подробно см. в тексте)

Fig. 9. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on June 26, 2000: АС — 129 mm, female, approximate age 2+. The second and fourth from the center zones of closely-spaced sclerites are the annual rings, the first and third from the center zones of closely-spaced sclerites are the additional ring (see details in the text). Six sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period

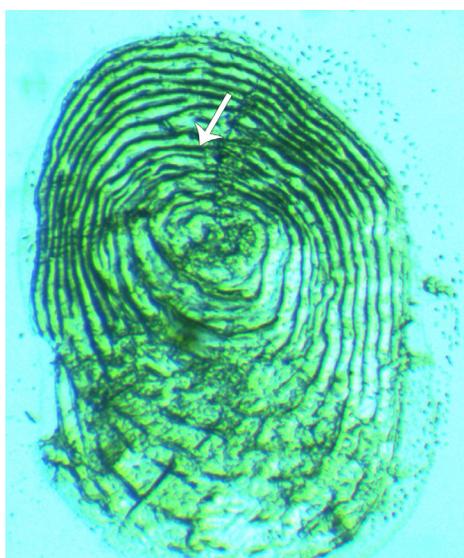


Рис. 10. Озеро Куражечное, кижуч, 07.08.2000, АС — 109 мм, самка, возраст 1+. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо. В краевой зоне наблюдаются 9 склеритов «нового» роста после его остановки в осенне-зимне-весенний период

Fig. 10. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on August 7, 2000: АС — 109 mm, female, age 1+. The zone of closely-spaced sclerites represents the annual ring. Nine sclerites of «new» growth were formed in the edge zone after the growth stopping during fall-winter-spring period

Но в последующей пробе 23.08.2001 г. начинают появляться рыбы с небольшими (2–3 склерита) приростами после последней ЗСС (рис. 11–13). Учитывая время сбора проб и определенные сроки образования годового кольца у молоди кижуча в оз. Куражечном (в начале мая — начале июня), без сомнения, можно считать, что появившиеся новые ЗСС относятся к дополнительным образованиям, сформировавшимся в конце июля — августе, т.е. они являются «ложными годовыми кольцами» (рис. 11–13).

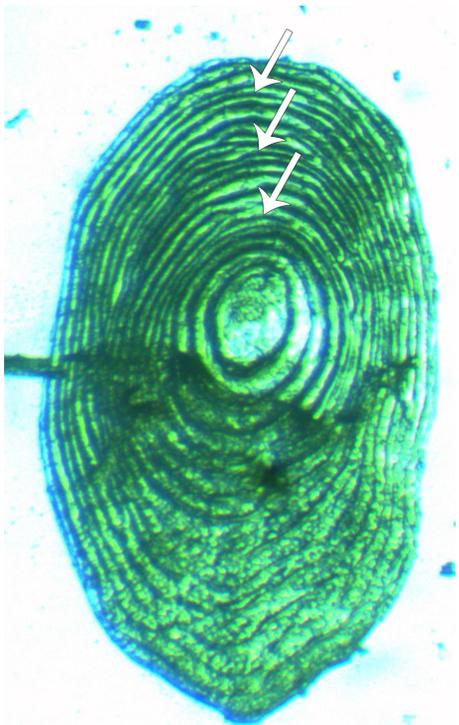
Рис. 11. Озеро Куражечное, кижуч, 23.08.2000, АС — 93 мм, самка, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная зона, образованная в связи с изменениями условий нагула в озере. В краевой зоне после дополнительной ЗСС наблюдаются 2 широких склерита

Fig. 11. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on August 23, 2000: AC — 93 mm, female, age 1+. The first from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the second from the center zone of closely-spaced sclerites is the additional ring formed because of change of feeding in the lake. Two wide sclerites were formed in the edge zone after the additional ring



Рис. 12. Озеро Куражечное, кижуч, 23.08.2000, АС — 101 мм, самка, вероятный возраст 1+. Вторая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, третья ЗСС — дополнительная зона, образованная в связи с изменениями условий нагула в озере. Первая ЗСС может быть как дополнительной ЗСС, образовавшейся в результате миграции из р. Камчатка в оз. Куражечное, так и годовым кольцом, если особь мигрировала в озеро без чешуи, — вопрос остается открытым. В краевой зоне после дополнительной ЗСС наблюдаются 2 широких склерита. В этой оценке возраста настораживает высокая четкость первой ЗСС (так как это дополнительное образование), а также небольшое число склеритов во второй зоне роста, что в среднем мало для «годового прироста»

Fig. 12. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on August 23, 2000: AC — 101 mm, female, approximate age 1+. The second from the center zone of closely-spaced sclerites is the annual ring, the third from the center zone of closely-spaced sclerites is the additional ring formed because of change of feeding in the lake. The first from the center zone of closely-spaced sclerites could be either additional ring formed in the time of migration from the Kamchatka River to Lake Kurazhechnoye or the annual ring if the fish had migrated to the lake having no scales. Two wide sclerites were formed in the edge zone after the additional ring. The first zone of closely-spaced sclerites is well-expressed that is not usual for additional rings; the number of sclerites in the second zone of growth is too few for annual increments



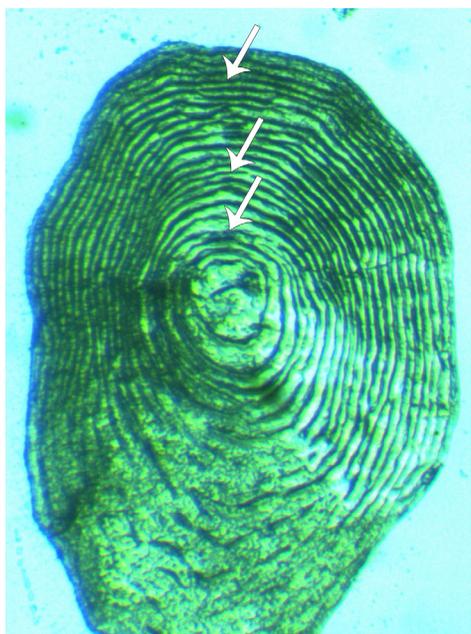


Рис. 13. Озеро Куражечное, кижуч, 23.08.2000, АС — 112 мм, самка, вероятный возраст 1+. Принимая во внимание дату вылова и прирост 2–3 широких склеритов после третьей ЗСС (от центра), ее следует считать дополнительной зоной. Далее вторую ЗСС следует считать годовым кольцом, а первую ЗСС — дополнительной зоной, образовавшейся после миграции сеголетки кижуча с чешуей в оз. Куражечное в 1999 г. В этой оценке возраста настораживает только то, что первая ЗСС (дополнительная) более четкая, чем вторая годовая ЗСС (годовое кольцо)

Fig. 13. Coho salmon caught in Lake Kurazhechnoye on August 23, 2000: AC — 112 mm, female, approximate age 1+. Taking into account the date of sampling and the increment of 2–3 wide sclerites after the third from the center zone of closely-spaced sclerites, the third zone should be reckoned as the additional one, the second zone of closely-spaced sclerites — as the annual ring, and the first zone of closely-spaced sclerites — as the additional ring formed after migration of coho underyearlings with scales to Lake Kurazhechnoye in 1999. The first zone of closely-spaced sclerites (additional) is clearer than the second zone (annual) that is unusual

Как уже было отмечено выше, в бассейне оз. Куражечного последние несколько десятков лет отсутствует нерест кижуча, а его молодь, по наблюдениям авторов, встречается в этом водоеме как постоянно присутствующий элемент ихтиофауны. Такое стабильное присутствие вида объясняется миграцией во время весенне-летнего паводка сеголеток нерки и кижуча (у последнего, возможно, в незначительном количестве и годовиков) из русла р. Камчатка через Павловскую (юго-западную) протоку в оз. Куражечное.

Можно предполагать, что на следующий год в период весенне-летнего паводка основное количество перезимовавшей молоди скатывается в р. Камчатка через юго-восточную протоку, устье которой расположено на 10 км ниже по р. Камчатка от входа в Павловскую протоку. В свою очередь, в этот же период происходит заселение оз. Куражечного новыми мигрантами нерки и кижуча.

Результаты анализа структуры чешуи молоди кижуча в оз. Куражечном показали, что у особей в этом водоеме после хорошо дифференцируемого последнего годового кольца, формирующегося в начале мая — начале июня (см. рис. 2–10), возможно в конце июля — августе образование дополнительных ЗСС (2-го типа), которые могут исказить результаты определений возраста (см. рис. 11–13).

Как было показано для годовиков кижуча из литорали оз. Азабачье [Бугаев, Погорелова, в печати], образование дополнительных ЗСС на чешуе молоди кижуча во второй половине лета — осенью в этом водоеме, без сомнения, связано с сезонным изменением и улучшением характера питания.

По данным Ж.Х. Зорбиди [1970], годовики кижуча в литорали оз. Азабачье в августе переходят преимущественно на питание рыбой (на хищничество) — частота встречаемости 90,0 %, весовое значение рыбных компонентов в желудках — 90,2 %. В августе, по сравнению с июлем, возрастает общий индекс наполнения желудков. Чаще всего в пище встречаются девятиглая колюшка *Pungitius pungitius*, затем трехглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, изредка малоротая корюшка *Hipomesus olidus*; молодь лососей в содержимом желудков кижучей не обнаружена [Зорбиди, 1970].

Состав ихтиофауны в озерах Азабачье и Куражечное идентичен [Бугаев, Кириченко, 2008]. Вероятно, переход молоди кижуча в августе на хищничество происходит и в оз. Куражечном, так как все перечисленные выше виды-жертвы, обитающие в оз. Азабачьем, присутствуют и в оз. Куражечном.

Многие годы Севострыбвод проводил и проводит исследования ската молоди лососей (в том числе и кижуча) из некоторых притоков р. Камчатка (рек Жупанка, Николка, Старая Хапица и др.) в ее основное русло [Бугаев и др., 2007]. Было выяснено, что массовый скат сеголеток кижуча из р. Жупанка (расстояние от устья р. Камчатка 576 км) приходится на конец мая — июнь — начало июля; из р. Николка (расстояние от устья 379 км) — на апрель — середину мая; из р. Старая Хапица (расстояние от устья 74 км) — на середину второй декады июня — середину третьей декады июня [Бугаев и др., 2007].

Далее скатившаяся молодь расселяется по бассейну р. Камчатка, в заметных количествах мигрируя на нагул и зимовку в многочисленные пойменные озера-старичьи (выше поселков Долиновка, Таежный, «Дедова Юрта», «Кулпик» и др.), лимнокрен «оз. Ушковское», многочисленные пойменные озера Камаковской низменности и озера лагунно-лиманного происхождения в низовьях р. Камчатка (Азабачье, Курсин и др.). Исключая лимнокрен «оз. Ушковское» и оз. Азабачье [Остроумов, 1982], в перечисленных выше водоемах вообще отсутствует нерест кижуча, но его молодь присутствует в них круглогодично [Бугаев и др., 2007].

Заселение оз. Низовцево (в нем также нет нереста кижуча) сеголетками этого вида осуществляется из р. Радуга, в бассейне которой расположено озеро. В оз. Красиковском нерестится поздний кижуч [Остроумов, 1982]. Но миграция сеголеток кижуча из основного русла р. Радуга в оз. Красиковское, без сомнения, есть, так как озеро с рекой соединено короткой протокой длиной всего 150–200 м.

Напомним, что в экспериментальных условиях на молоди нерки было показано [Bilton, Robins, 1971a–c], что дополнительные ЗСС на чешуе молоди лососей могут формироваться только в случае улучшений условий нагула и не образуются на чешуе, если эти условия ухудшаются. Период голодания не отражается на чешуе молоди до тех пор, пока вновь не возникнут приемлемые условия для дальнейшего роста.

Миграции молоди лососей (имеющей чешую) из одного нагульного водоема в другой с целью улучшения условий нагула могут приводить к образованию дополнительных ЗСС на чешуе [Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007].

По низкой встречаемости первой дополнительной ЗСС на чешуе молоди нерки, пойманной в оз. Куражечном, установлено, что этот вид мигрирует в озеро в основном до образования чешуи [Бугаев, 1995]. Хотя у авторов отсутствуют прямые наблюдения по кижучу, по чешуе его годовиков из оз. Куражечного выяснено, что в отдельных пробах присутствует много особей с дополнительной (менее четкой) ЗСС, расположенной перед четкой ЗСС, принадлежность которой к «годовому кольцу» не вызывает сомнений. Поэтому в случае молоди кижуча из оз. Куражечного возможно образование как минимум двух дополнительных ЗСС, имеющих разное происхождение: первая — в связи с миграцией в водоем (1-й тип дополнительной ЗСС), вторая — в связи с изменением (улучшением) условий нагула в водоеме в конце июля — августе (2-й тип дополнительной ЗСС).

Ранее отмечено [Бугаев и др., 2007], что у части молоди кижуча из оз. Низовцево (расположенного в бассейне р. Радуга — притоке р. Камчатка), где его нерест отсутствует [Остроумов, 1982], но молодь встречается круглогодично, в конце июля — начале августа у сеголеток формируются дополнительные ЗСС. Связано ли их формирование с изменениями условий нагула после миграции сеголеток из основного русла р. Радуга в оз. Низовцево или уже с сезонными изменениями условий в самом водоеме, пока ответить невозможно.

В конце июня — начале июля перезимовавшие в оз. Низовцево смолты нерки и кижуча в массе покидают водоем. В конце июля — начале августа в уловах малькового невода в озере появляются сеголетки нерки и кижуча.

Если нерест нерки в оз. Низовцево существует, то появление сеголеток кижуча, который там не нерестится [Остроумов, 1982], можно объяснить их миграцией в водоем во время паводка. Более того, в протоке в конце июля — начале августа присутствуют сеголетки нерки с чешуей, без сомнения, скатывающиеся и мигрирующие на нагул в оз. Азабачье [Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007], но сеголеток кижуча В.Ф. Бугаев в 1976–1978 гг. среди скатывающихся сеголеток нерки не отмечал. Данный факт позволя-

ет считать, что заселение оз. Низовцево сеголетками кижуча уже произошло в период высокого паводка (в середине июня — середине июля), а сеголетки нерки мигрируют из озера позже (в конце июля — августе), когда уровни приближаются к очень низким.

Выводы

В оз. Куражечное (низовья р. Камчатка), где нерест аборигенного кижуча отсутствует, в период весенне-летнего паводка (в середине мая — июле) мигрируют сеголетки транзитного кижуча без чешуи и с чешуей.

У особей кижуча, имеющих чешую, в связи со сменой нагульного водоема возможно образование на ней дополнительных зон сближенных склеритов (дополнительные ЗСС 1-го типа).

Возобновление сезонного роста и образование годовых зон сближенных склеритов — годовых ЗСС (годовых колец) — на чешуе годовиков и более старшей молодежи кижуча, зимовавших в оз. Куражечном, наблюдается в начале мая — конце второй декады мая (у некоторой части рыб может происходить даже в начале июня).

Результаты анализа структуры чешуи молодежи кижуча (возраст 1+ и 2+) в оз. Куражечном выявили, что у особей в этом водоеме после хорошо дифференцируемого последнего годового кольца в конце июля — августе и позже возможно образование дополнительной ЗСС (дополнительные ЗСС 2-го типа).

По аналогии с ситуацией в оз. Азабачьем [Бугаев, Погорелова, в печати, б] вероятный переход годовиков кижуча из оз. Куражечного в августе на питание рыбой (девятиглой, трехиглой колюшками и малоротой корюшкой) приводит к формированию в этот период на чешуе молодежи кижуча из этого водоема дополнительных ЗСС 2-го типа.

Изучение скорости формирования склеритов у молодежи кижуча возраста 1+ в оз. Куражечном на сборах 2001 г. показало, что в период 13.06–05.07 один склерит формировался за 9,18 сут, а 05–23.07 — за 7,86 сут (в среднем — за 8,52 сут).

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Авторы отлавливали минимально необходимое количество молодежи кижуча для биологического анализа. Ни одна лишняя рыба не была поймана. Информация о всех пойманных рыбах была включена в статью.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

В.Ф. Бугаев разработал концепцию исследования, провел просмотр всех препаратов чешуи, осуществил написание первой версии статьи, дальнейший ее критический пересмотр и редакцию. Кроме того, он осуществил фотографирование чешуи и совместно с Д.П. Погореловой статистическую обработку материалов.

Г.В. Базаркин один произвел все сборы молодежи кижуча в бассейне оз. Куражечного, набор препаратов чешуи для просмотра и совместно с Д.П. Погореловой провел биологический анализ молодежи.

Д.П. Погорелова, кроме того, на фотографиях чешуи определила границы зон роста и маркировала их, сделав иллюстрации к статье более наглядными.

Список литературы

Базаркин Г.В. Сезонные ритмы роста молодежи кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в оз. Курсин (Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 506–510.

Бретт Д.Р. Глава 5. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — С. 275–345.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.

Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др. Рыбы реки Камчатка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 494 с.

Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008. — 280 с.

Бугаев В.Ф., Погорелова Д.П. Образование «ложных годовых колец» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в оз. Курсин (нижнее течение р. Камчатка) // Наст. том.

Бугаев В.Ф., Погорелова Д.П. Образование ложного «годового кольца» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в литоральной зоне Тимофеевского залива оз. Азабачье (нижнее течение р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 20-й междунар. науч. конф. (в печати).

Бугаев В.Ф., Ярош Н.В. Рост чешуи молоди кижуча р. Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 62–84.

Ваганов Е.А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб : моногр. — Новосибирск : Наука, 1978. — 137 с.

Зорбиди Ж.Х. Питание молоди кижуча в некоторых водоемах Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 73. — С. 72–87.

Куренков И.И. Зоопланктон озер Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 178 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Мина М.В. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследований продуктивности рыб в пределах их ареалов. — Вильнюс : Моклас, 1976. — Ч. 2. — С. 31–37.

Никольский Г.В. Экология рыб : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.

Остроумов А.Г. Нерестовый фонд лососей р. Камчатки. Ч. 1. От устья р. Камчатки до устья р. Козыревки : промежуточный отчет / Архив КамчатНИРО. № 4461. — Петропавловск-Камчатский, 1982. — 71 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность / под ред. В.Ч. Здановича. — Л. : Гидрометиздат, 1966. — Т. 20 : Камчатка. — 257 с.

Bilton H.T., Robins G.L. Effects of feeding level on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1971a. — Vol. 28, № 6. — P. 861–868. DOI: 10.1139/f71-126.

Bilton H.T., Robins G.L. Effects of starvation, feeding, and light period on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1971b. — Vol. 28, № 11. — P. 1749–1755. DOI: 10.1139/f71-259.

Bilton H.T., Robins G.L. Response of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to prolonged periods of starvation // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1971c. — Vol. 28, № 11. — P. 1757–1761. DOI: 10.1139/f71-260.

Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales : Intern. Pac. Salmon Fish. Comm. — 1956. — Bull. 9. — 159 p.

References

Bazarkin, G.V., Seasonal growth rhythms in the juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) in Lake Kursin (Kamchatka), in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Yakovlevich Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2003, vol. 2, pp. 506–510.

Brett, J.R., Environmental factors and growth, in *Fish Physiology*, vol. 8: *Bioenergetics and Growth*, Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R., Eds., New York: Academic Press, 1979, vol. 10, pp. 599–675.

Bugaev, V.F., *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* (Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)), Moscow: Kolos, 1995.

Bugaev, V.F., Vronsky, B.B., Zavarina, L.O., Zorbidi, Zh.Kh., Ostroumov, A.G., and Tiller, I.V., *Ryby reki Kamchatka* (Fish of the Kamchatka River), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007.

Bugaev, V.F. and Kirichenko, V.E., *Nagul'no-nerestovyye ozera aziatskoy nerki (vkluychaya nekotoryye drugie vodoyemy areala)* (Feeding and Spawning Lakes for Asian Sockeye Salmon

Stocks (Including Several Additional Water Bodies in the Range), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2008.

Bugaev, V.F. and Pogorelova, D.P., Formation of “false annuli” on scales of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in Lake Kursin (lower reaches of the Kamchatka River), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019a (in press).

Bugaev, V.F. and Pogorelova, D.P., Formation of the “false annulus” on scales of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the littoral zone Timofeev Bay, Lake Azabachye (lower reaches of the Kamchatka River), in *Mater. 20-i Mezhdunar. nauchn. konf. “Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei”* (Proc. 20th Int. Sci. Conf. “Conservation of Biodiversity of Kamchatka and the Adjacent Seas”), 2019b (in press).

Bugaev, V.F. and Yarosh, N.V., Growth of scale for juvenile coho salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 62–84.

Vaganov, E.A., *Skleritogrammy kak metod analiza sezonnogo rosta ryb* (Scleritograms as a Method of Analysis of the Seasonal Growth of Fish), Novosibirsk: Nauka, 1978.

Zorbidi, Zh.Kh., Feeding of young *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) in some Kamchatka rivers and lakes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 73, pp. 72–87.

Kurenkov, I.I., *Zooplankton ozer Kamchatki* (Zooplankton of Kamchatka Lakes), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005.

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), 4th ed., Moscow: Vysshaya Shkola, 1990.

Mina, M.V., On the method of determining the age of fish in population studies, in *Tipovye metodiki issledovaniya produktivnosti ryb v predelakh ikh arealov* (Typical Methods for the Study of Productivity of Fishes within Their Ranges), Vilnius: Mokslas, 1976, part 2, pp. 31–37.

Nikol'skii, G.V., *Ekologiya ryb* (Fish Ecology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1974.

Ostroumov, A.G., *Nerestovyi fond lososei r. Kamchatki. Ch. 1. Ot ust'ya r. Kamchatki do ust'ya r. Kozyrevki: promezhutochnyi otchet* (The spawning pool of salmon in the Kamchatka River, part 1: From the mouth of the Kamchatka River to the mouth of the Kozyrevka River: interim report), Available from KamchatNIRO, 1982, Petropavlovsk-Kamchatsky, no. 4461.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 20: Kamchatka (Surface Water Resources of the USSR, Hydrological study, vol. 20: Kamchatka), Zdanovich, V.Ch., Ed., Leningrad: Gidrometioizdat, 1966.

Bilton, H.T. and Robins, G.L., Effects of feeding level on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971a, vol. 28, no. 6, pp. 861–868. doi 10.1139/f71-126

Bilton, H.T. and Robins, G.L., Effects of starvation, feeding, and light period on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971b, vol. 28, no. 11, pp. 1749–1755. doi 10.1139/f71-259.

Bilton, H.T. and Robins, G.L., Response of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to prolonged periods of starvation, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971c, vol. 28, no. 11, pp. 1757–1761. doi 10.1139/f71-260.

Clutter, R.I. and Whitesel, L.E., Collection and interpretation of sockeye salmon scales, *Bull. Int. Pac. Salmon Fish. Comm.*, 1956, vol. 9.

Поступила в редакцию 29.04.2019 г.

После доработки 22.05.2019 г.

Принята к публикации 26.07.2019 г.