

УДК 597.552.51–147.8(282.257.21)

В.Ф. Бугаев, Г.В. Базаркин*Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18**ОБРАЗОВАНИЕ «ЛОЖНЫХ ГОДОВЫХ КОЛЕЦ»
НА ЧЕШУЕ МОЛОДИ КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH*
В ВЕРХОВЬЯХ, ПОЙМЕННЫХ СТАРИЦАХ И ОЗЕРАХ СРЕДНЕГО
И НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. КАМЧАТКА**

Исследована структура чешуи годовиков кижуча из некоторых районов нагула в бассейне р. Камчатка (от пос. Пушино — 685 км от устья — до оз. Нерпичьего — устье р. Камчатка). После выхода из грунта большая часть сеголеток кижуча вскоре начинает мигрировать из района нерестилищ, расселяться по р. Камчатка и занимать индивидуальные участки. Остающаяся часть рыб нагуливается и зимует в районе нерестилищ (в районе пос. Пушино — пос. Мильково). Много молоди кижуча остается на нагул и зимовку в подходящих для этого стациях в притоках р. Камчатка. В период весенне-летнего паводка (в середине мая — июле) в старицы верхнего и среднего течения р. Камчатка (в районе пос. Мильково, выше пос. Долиновка, выше пос. Таежного, «Дедова Юрта», «оз. Кулпик») и пойменные и лагунно-лиманские озера (Куражечное, Курсин и др.) мигрируют сеголетки транзитного кижуча без чешуи и с чешуей. В вышеперечисленных озерах и старицах нерест аборигенного кижуча отсутствует, но его молодь встречается круглогодично. Возобновление сезонного роста и образование годовых зон сближенных склеритов — годовых ЗСС (годовых колец) — на чешуе годовиков и более старшей молоди кижуча (зимовавших в пойменных озерах и старицах) наблюдается в начале мая — конце второй декады мая (у части рыб может происходить в начале июня). У особей кижуча, которые имеют чешую, в связи со сменой нагульного водоема в некоторых озерах возможно образование на чешуе дополнительных зон сближенных склеритов — дополнительных ЗСС (дополнительные ЗСС 1-го типа). У молоди кижуча возраста 1+ из стариц выше пос. Долиновка, выше пос. Таежного, «Дедова Юрта», «оз. Кулпик» и в протоке Азабачьей (в районе ручья Дьяконовского) после хорошо дифференцируемого годового кольца в конце июля — августе и позже возможно образование дополнительной ЗСС (дополнительные ЗСС 2-го типа). Этот процесс совпадает с сезонными изменениями характера питания молоди в водоемах. Ранее подобные дополнительные ЗСС 2-го типа были обнаружены у годовиков кижуча в озерах Куражечном, Курсин и Азабачьем.

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

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-64-82.

* 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.

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.

Bugaev V.F., Bazarkin G.V. Forming of false annual rings on scales of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the upper reaches, floodplain old water bodies and lakes in the middle and lower reaches of the Kamchatka River // *Izv. TINRO*. — 2019. — Vol. 199. — P. 64–82.

Structure of scales is investigated for coho salmon juveniles from several sites of their feeding in the Kamchatka River basin, from Pushchino (685 km from the river mouth) to Lake Nerpichye (at the mouth). The underyearlings begin their migrations over the river basin to individual plots soon after their emerging from nests, only part of them feed and winter at the spawning grounds (between Pushchino — Milkovo). A number of coho juveniles stay for feeding and wintering in the tributaries of the Kamchatka River, some of them migrate during spring–summer floods (mid May–June) to the old water bodies in its upper and middle reaches (near Milkovo, Dolinovka, Tazhny, Dedova Yurta, Lake Kulpik) and to the floodplain and lagoon–estuary lakes (Lake Kurazhechnoye, Lake Kursin, and others), having or yet having no scales. Aboriginal coho salmon never spawn in these floodplain water bodies, but the juveniles are observed there all the year round. After wintering, seasonal growth and forming a zone of closely-spaced sclerites of scale (ZCS) — annual ring start in early May or middle May (till early June for some individuals), both for coho yearlings and older juveniles. An additional ZCS (1st type) can be formed earlier on the coho scale in some lakes because of the feeding change. Besides, another additional ZCS (2nd type) can be formed on the scale of coho yearlings (1+) in the old water bodies at Dolinovka, Tazhny, Dedova Yurta, in the lakes Kulpik, Kurazhechnoye, Kursin, and Azabachye and in the Azabachya Channel (at the Dyakonovsky Brook) in late July — August because of seasonal changes in the feeding.

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

Введение

Кижуч — важный объект промысла на Камчатке. Несмотря на то что по биологии кижуча азиатских стад опубликована монография, основанная на многолетних материалах [Зорбиди, 2010], вопросам роста молоди этого вида в пресноводный период жизни в ней явно уделено мало внимания. Более того, в монографии, по мнению некоторых исследователей [Бугаев, Ярош, 2014а; Бугаев, 2017], допущены грубые ошибки в методике определения возраста молоди, которая не учитывала сезонных дат ее вылова.

Вслед за исследованиями В.Ф. Бугаева с соавторами [2007] буквально в последнее время был опубликован ряд работ, посвященных образованию «ложных годовых колец» на чешуе кижуча в нижнем течении р. Камчатка — озерах Куражечное, Курсин и Азабачье [Бугаев и др., 2019; Бугаев, Погорелова, 2019а, б].

Весной — в начале лета сеголетки лососей р. Камчатка (в том числе и кижуча) из верховьев и притоков р. Камчатка в массе скатываются в ее основное русло, но некоторая часть остается на нагул и зимовку в районе нерестилищ [Бугаев и др., 2007]. Далее скатывающаяся молодь кижуча расселяется ниже по бассейну р. Камчатка, в заметных количествах мигрируя на нагул и зимовку в водоемы верхнего, среднего и нижнего течения р. Камчатка. Это многочисленные пойменные озера-старицы (выше пос. Долиновка, выше пос. Таежного, «Дедова Юрта», «Кулпик» и многие другие), лимнокрен «оз. Ушковское», 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 пойменных озерах и старицах вообще отсутствует нерест кижуча, но его молодь присутствует в них круглогодично [Бугаев и др., 2007, 2019; Бугаев, Погорелова, 2019а, б; и др.].

Как показали исследования Б.Б. Вронского [Бугаев и др., 2007], в период паводка и расселения по бассейну р. Камчатка молодь тихоокеанских лососей (нерка, кижуч, чавыча) попадает в небольшие мелководные протоки, пойменные низменности и отшнуровывающиеся с падением уровней воды водоемы верхнего и среднего течения р. Камчатка, где гибнет иногда в больших количествах. В достаточно «крупных и глубоких» пойменных озерах, которые не отшнуровываются в межень, молодь нерки и кижуча зимует и выживает. Что касается молоди чавычи, то она предпочитает более проточные водоемы и в стациях, где обычно зимует молодь нерки и кижуча, не встречается [Бугаев и др., 2007].

Некоторые особенности сезонного роста молоди тихоокеанских лососей в ряде случаев отражаются на структуре их чешуи, что широко используется исследователями [Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007, 2019; Захарова, Бугаев, 2013; Бугаев, Ярош, 2014а, б; Бугаев, Погорелова, 2019а, б; и др.]. Настоящая работа — одна из первых попыток анализа структуры роста чешуи молоди кижуча в верховьях, пойменных старицах и озерах среднего течения р. Камчатка. Она позволит расширить представления о разнообразии вариаций и адаптаций биологических характеристик молоди кижуча к условиям среды.

Материалы и методы

Основным материалом для настоящего исследования послужили попутные сборы молоди кижуча, осуществленные В.Ф. Бугаевым в бассейне р. Камчатка при обследовании и выявлении мест нагула молоди нерки и жилой формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (морфа *leirus*) в 1986–1988 гг. Кроме этих материалов, при написании работы были использованы пробы молоди кижуча, имевшиеся в архиве КамчатНИРО, собранные Г.В. Базаркиным в системе р. Камчатка в 2000–2001 гг.

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.

Лов молоди лососей осуществляли 10-метровым 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 and Whitesel, 1956]. При анализе структуры чешуи молоди тихоокеанских лососей из-за отсутствия достоверных различий все исследователи не подразделяют материалы на самцов и самок.

Просмотр чешуи и подсчет числа склеритов в зонах роста 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 «Excel».

Результаты и их обсуждение

Проведенные многочисленные обловы и стандартные учеты молоди лососей (в том числе и кижуча) показали наличие его ежегодного ската в весенне-летний период из верховьев и притоков р. Камчатка в основное русло реки; при этом некоторая часть особей остается на нагул и зимовку в районе нерестилищ. Имеющиеся результаты обловов свидетельствуют, что молодь кижуча практически во всех притоках р. Камчатка присутствует круглогодично. Последнее позволяет считать, что не все сеголетки кижуча мигрируют в основное русло р. Камчатка в течение весенне-летнего паводка и зимуют в притоках, выбирая для этого подходящие станции [Бугаев и др., 2007].

В.И. Грибанов [1948] установил, что 25.07.1935 г. первый склерит у сеголеток кижуча из ключа Тундрового (бассейн р. Паратунка) был сформирован при длине молоди 42 мм, а при длине 40 мм на чешуйной пластинке (несформировавшейся центральной площадке) склеритов еще не было. На сеголетках кижуча р. Большой (в 30 км от устья) было показано, что формирование первого склерита (ограничивающего центральную площадку) происходит при средней длине 38 мм [Бугаев, Ярош, 2014а].

Другие исследователи [Зорбиди, 1974, 2010; Зорбиди, Полынцев, 2000] установили, что образование чешуйной пластинки (она еще не оконтурена первым склеритом) у сеголеток кижуча происходит при средней длине 38 мм.

Следует отметить, что авторам настоящей статьи не совсем понятен смысл пристального изучения размеров молоди лососей, при которых происходит закладка полностью не сформированной чешуйной пластинки, которая не оконтурена первым склеритом [Зорбиди, 1974, 2010; Зорбиди, Полынцев, 2000]. Ведь данный показатель не подходит для сравнительного изучения структуры чешуи и темпа роста молоди и половозрелых рыб, для этих целей используют радиус первого склерита, который оконтуривает полностью сформированную центральную пластинку [Коо, 1962; Бугаев, 1995; Бугаев, Ярош, 2014а; и др.].

Поэтому, исходя из практических целей, у молоди лососей рациональнее изучать размеры особей, при которых происходит формирование первого склерита, а не размеры при наличии еще полностью не сформированной центральной площадки чешуи. Ссылка на то, что по данным исследователей [Зорбиди, Полынцев, 2000] при длине тела 38 мм на чешуе молоди кижуча имеется центральная площадка, оконтуренная первым склеритом [Бугаев и др., 2007], является опечаткой.

В недавно появившейся публикации по сеголеткам кижуча из р. Коль [Лозовой, Карпенко, 2017] авторы одновременно исследуют длину тела при начале образования центральной площадки и при наличии полностью сформированной центральной площадки, оконтуренной первым склеритом. Данные исследователи также видят биологическую разницу в двух вышеназванных показателях. Ниже, по ходу изложения результатов, мы еще вернемся к результатам исследований молоди кижуча из р. Коль [Лозовой, Карпенко, 2017].

На рис. 1, 2 представлена чешуя молоди кижуча, пойманной в протоке р. Камчатка Таборной (выше пос. Пушино) в 670 км от устья р. Камчатка. В выборке представлена молодь двух возрастных групп (см. таблицу): 0+ (рис. 1) и 1+ (рис. 2). Как видно на приведенных фотографиях, на чешуе рыб отсутствуют дополнительные ЗСС, что, по наблюдениям авторов, достаточно характерно для остающейся на зимовку и перезимовавшей молоди, пойманной в районе нерестилищ.

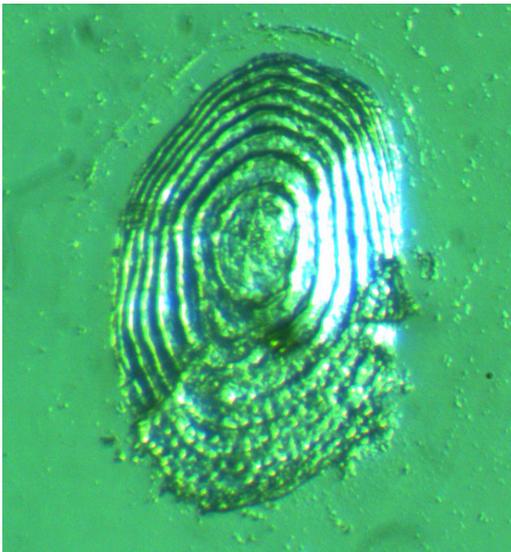


Рис. 1. Протока р. Камчатка Таборная (выше пос. Пушино) (в 15 час — $t = 7,0\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 05.10.2000, АС — 75 мм, самка, возраст 0+

Fig. 1. Scale of coho underyearling female caught in the Tabornaya channel of the Kamchatka (at Pushchino) on October 5, 2000 at 3 p.m., under temperature $7.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 75 mm

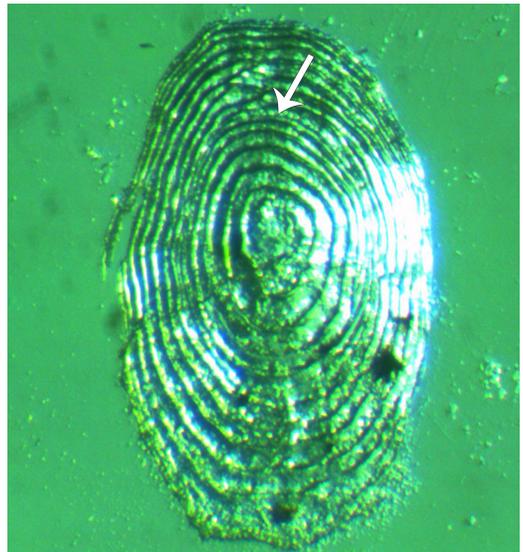


Рис. 2. Протока р. Камчатка Таборная (выше пос. Пушино) (в 15 час — $t = 7,0\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 05.10.2000, АС — 87 мм, возраст 1+. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо

Fig. 2. Scale of coho yearling caught in the channel Tabornaya of the Kamchatka (at Pushchino) on October 5, 2000 at 3 p.m., under temperature $7.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 87 mm. One annual ring could be seen

Длина тела и число склеритов в зонах роста чешуи молоди кижуча без, с одной и двумя ЗСС на чешуе в некоторых водоемах бассейна р. Камчатка в 1986–2001 гг.

Body length and number of sclerites in the zones of growth on scales without annuli, with one annual ring and with two annual rings for coho juveniles caught in some lakes within the Kamchatka River basin in 1986–2001

Место лова	Дата вылова	Число рыб	Длина тела, мм		Первая зона роста чешуи		Вторая зона роста чешуи		Краявая зона роста чешуи (кплнос)	
			Пределы	Среднее ± ошибка	Пределы	Среднее ± ошибка	Пределы	Среднее ± ошибка	Пределы	Среднее ± ошибка
Без ЗСС, возраст 0+										
Протока Таборная (выше Пушино)	05.10.2000	33	46–75	63,45 ± 1,50	–	–	–	–	4–9	6,48 ± 0,20
Искусств. старица в пос. Мильково	05.08.1986	23	36–59	45,57 ± 1,34	–	–	–	–	3–8	5,00 ± 0,30
Протока р. Камчатка в пос. Мильково	25.08.1987	20	36–61	48,70 ± 1,56	–	–	–	–	1–8	4,85 ± 0,43
Старица выше пос. Тажного	08.07.1988	3	45–47	46,00 ± 0,58	–	–	–	–	3–5	4,00 ± 0,58
Протока Азабачья (ручей Дьяконовский)	14.08.1986	2	80–82	81,00 ± 1,00	–	–	–	–	6–7	6,50 ± 0,50
Одна ЗСС, возраст 1+										
Протока Таборная (пос. Пушино)	05.10.2000	4	81–87	85,00 ± 1,41	5–6	5,75 ± 0,25	–	–	6–8	7,00 ± 0,41
Искусств. старица в пос. Мильково	05.08.1986	7	63–83	73,71 ± 3,10	3–7	5,14 ± 0,46	–	–	4–7	5,86 ± 0,46
Протока р. Камчатка в пос. Мильково	25.08.1987	18	55–94	74,06 ± 2,56	4–8	5,56 ± 0,37	–	–	3–9	6,33 ± 0,42
Ручей в пос. Мильково*	16.05.2000	36	62–126	77,50 ± 1,39	6–12	8,78 ± 0,24	–	–	Б.к. — 2	0,06 ± 0,16
Старица выше пос. Долиновка	03.08.1986	4	73–95	85,00 ± 4,55	4–6	5,45 ± 0,50	–	–	5–6	5,25 ± 0,25
Старица выше пос. Долиновка	08.07.1988	2	68–85	76,50 ± 8,52	5–6	5,50 ± 0,50	–	–	3–4	3,50 ± 0,50
Старица выше пос. Тажного	08.07.1988	1	68–68	68,00 ± 0,00	–	–	–	–	5–5	5,00 ± 0,00
Старица «оз. Кулик»	21.06.2001	13	72–111	85,77 ± 3,17	6–12	8,23 ± 0,45	–	–	1–6	3,31 ± 0,44
Протока Азабачья (ручей Дьяконовский)	14.08.1986	4	105–108	106,00 ± 0,63	5–6	5,75 ± 0,25	–	–	4–8	6,25 ± 0,85
Оз. Нерпичье	25.07.2013	16	73–110	91,94 ± 3,01	4–9	6,37 ± 0,43	–	–	3–8	5,87 ± 0,35
Две ЗСС, возраст 1+										
Искусств. старица в пос. Мильково	05.08.1986	2	75–94	84,50 ± 9,52	4–6	5,00 ± 1,00	5–8	6,50 ± 1,50	1–3	2,00 ± 1,00
Протока р. Камчатка в пос. Мильково	25.08.1987	1	79–79	79,00 ± 0,00	5–5	5,00 ± 0,00	3–3	3,00 ± 0,00	8–8	8,00 ± 0,00
Старица выше пос. Долиновка	08.07.1988	28	74–108	90,86 ± 1,96	3–7	5,82 ± 0,19	2–7	4,96 ± 0,29	2–3	2,29 ± 0,09
Старица выше пос. Долиновка	03.08.1986	9	73–94	86,33 ± 2,14	4–7	5,56 ± 0,33	3–6	4,89 ± 0,35	1–3	1,56 ± 0,24
Старица выше пос. Тажного	08.07.1988	9	73–111	87,67 ± 4,11	3–8	5,56 ± 0,53	2–6	3,78 ± 0,36	1–4	2,56 ± 0,29
Старица «Дедова Юрта»	08.07.1988	5	76–94	85,60 ± 3,05	5–7	5,80 ± 0,37	4–6	4,80 ± 0,37	1–3	2,00 ± 0,32
Старица «Дедова Юрта»	03.08.1986	13	73–112	88,54 ± 3,01	4–8	5,23 ± 0,44	3–7	5,00 ± 0,34	1–4	2,62 ± 0,24
Старица «оз. Кулик»	21.06.2001	13	72–107	91,08 ± 2,34	5–9	6,69 ± 0,44	4–8	6,69 ± 0,38	Б.к. — 4	1,16 ± 0,42

Оз. Кураженое**	07.08.2000	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
Оз. Кураженое**	23.08.2000	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
Протока Азабачья (ручей Дьяконовский)	14.08.1986	13	94–133	111,15 ± 3,20	5–9	6,69 ± 0,31	2–7	3,92 ± 0,29	2–6	3,31 ± 0,40
Две ЗСС, возраст 2+										
Ручей в пос. Мильково*	16.05.2000	23	97–126	107,43 ± 2,00	5–11	7,78 ± 0,35	6–11	9,35 ± 0,26	Б.к. — 1	–0,04 ± 0,15
Старица выше пос. Долиновка	08.07.1988	1	116–116	116,00 ± 0,00	8–8	8,00 ± 0,00	9–9	9,00 ± 0,00	3–3	3,00 ± 0,00
Старица выше пос. Таежного	08.07.1988	1	98–98	98,00 ± 0,00	3–3	3,00 ± 0,00	9–9	9,00 ± 0,00	3–3	3,00 ± 0,00
Старица «Делова Юрта»	08.07.1988	2	101–110	105,50 ± 4,51	4–5	4,50 ± 0,50	7–9	8,00 ± 1,00	2–3	2,50 ± 0,50

Примечание. 16.05.2001 г. в ручье на территории пос. Мильково был пойман 3-годовалый кижуча с длиной тела 130 мм (в первый год число склеритов на чешуе составило — 4, второй — 9, третий — 7; образование годового кольца у этой особи еще не произошло).

* Встречаются особи без второго годового кольца (при статистической обработке принимают, что число склеритов в «плюсе» равно «–1») [Бугаев, 1995].

** В.Ф. Бугаев с соавторами [2019].

Можно предположить, что остающаяся на зимовку в районе нерестилищ молодь, вероятнее всего, самые поздние «порции» отдельных генераций кижуча. Особи более ранних сроков выхода из нерестовых гнезд, без сомнения, первыми мигрируют из района нерестилищ для расселения ниже по бассейну р. Камчатка во время весенне-летнего паводка. Частично они мигрируют на нагул и зимовку в многочисленные пойменные озера-старицы, а также остаются на зимовку в русле р. Камчатка в подходящих для этого стациях (кижуч не скатывается в море сеголетками).

В одном из искусственных русел-стариц, созданных для предотвращения руслообразовательных процессов, в верховьях реки в 572 км от устья р. Камчатка в районе пос. Мильково (у Рыбинспекции) 05.08.1986 г. были пойманы 23 сеголетки (рис. 3) и 7 годовиков кижуча (рис. 4) без каких-либо дополнительных и два годовика с одной дополнительной ЗСС на чешуе (см. таблицу — Две ЗСС, возраст 1+).

В данной старице в момент лова средняя глубина была около 1,0 м (присутствовали ямы до 1,5–1,7 м), заметное течение отсутствовало, температура воды составляла 19,0 °С (в 16 час), вода была прозрачной и имелись участки с зарослями водорослей. Интересно, что у сеголеток кижуча в этой старице образование чешуи произошло при небольших размерах: у особей кижуча возраста 0+ длиной от 35 до 43 мм на чешуе наблюдали от 3 до 7 сформировавшихся склеритов (см. рис. 3).

Буквально в 70–80 м от вышеназванной старицы у Рыбинспекции расположена протока р. Камчатка, где 25.08.1987 г. было поймано 20 сеголеток и 18 годовиков кижуча без дополнительной (рис. 5) и один годовик с дополнительной (рис. 6) ЗСС на чешуе (см. таблицу). Авторы предполагают, что особь, чешуя которой представлена на рис. 6, зимовала где-то выше по течению р. Камчатка, после возобновления сезонного роста (первая ЗСС — годовое кольцо) спустилась ниже по реке и задержалась на нагул в месте поймки. Тогда образовалась вторая ЗСС, которую следует считать дополнительной, так как возобновление сезонного роста уже произошло ранее. Температура воды в месте поймки молоди составляла 12,7 °С (в 16 час).

Сравнительный расчет по линиям регрессии (рис. 7) между средней длиной тела и числом склеритов на чешуе сеголеток кижуча в районе пос. Мильково в искусственной старице (05.08.1986 г.) и протоке р. Камчатка (25.08.1987 г.) показал, что у рыб из старицы образование первого склерита произошло при средней длине 24,72 мм, а у рыб из протоки — 33,34 мм (разница в размерах — 8,62 мм).



Рис. 3. Искусственная старица р. Камчатка у пос. Мильково (в 16 час — $t = 19,0^{\circ}\text{C}$), кижуч, 05.08.1986, АС — 39 мм, возраст 0+

Fig. 3. Scale of coho underyearling caught in the artificial old water body of the Kamchatka at Milkovo on August 5, 1986 at 4 p.m., under temperature 19.0°C , АС 39 mm

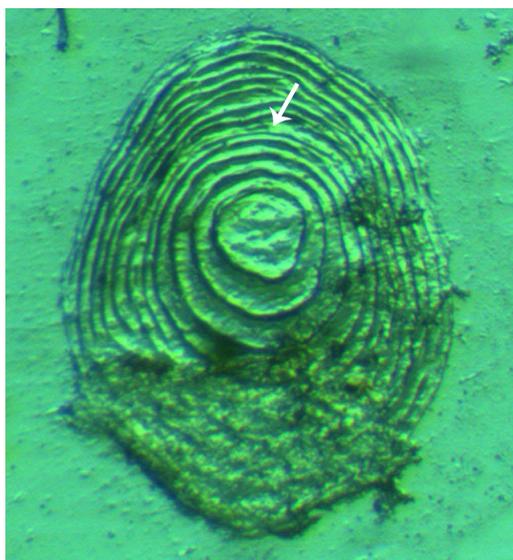


Рис. 4. Искусственная старица р. Камчатка у пос. Мильково (в 16 час — $t = 19,0^{\circ}\text{C}$), кижуч, 05.08.1986, АС — 63 мм, возраст 1+. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо

Fig. 4. Scale of coho yearling caught in the artificial old water body of the Kamchatka at Milkovo on August 5, 1986 at 4 p.m., under temperature 19.0°C , АС 63 mm. One annual ring could be seen

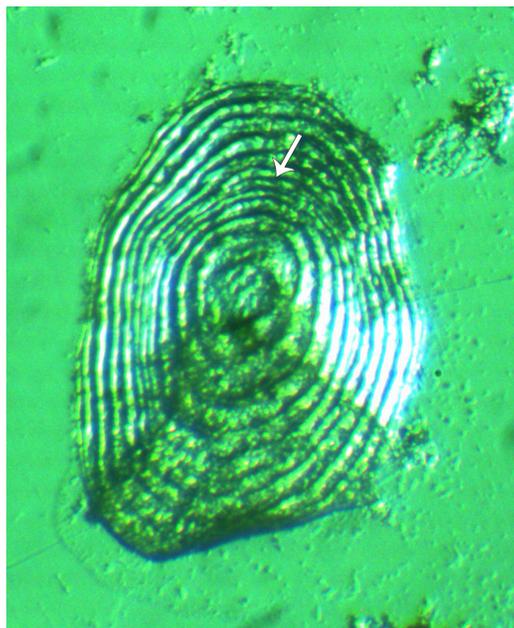


Рис. 5. Протока р. Камчатка у пос. Мильково (в 16 час — $t = 12,7^{\circ}\text{C}$), кижуч, 25.08.1987, АС — 77 мм, самка, возраст 1+. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо

Fig. 5. Scale of coho female yearling caught in the Kamchatka River channel at Milkovo on August 25, 1987 at 4 p.m., under temperature 12.7°C , АС 77 mm. One annual ring could be seen

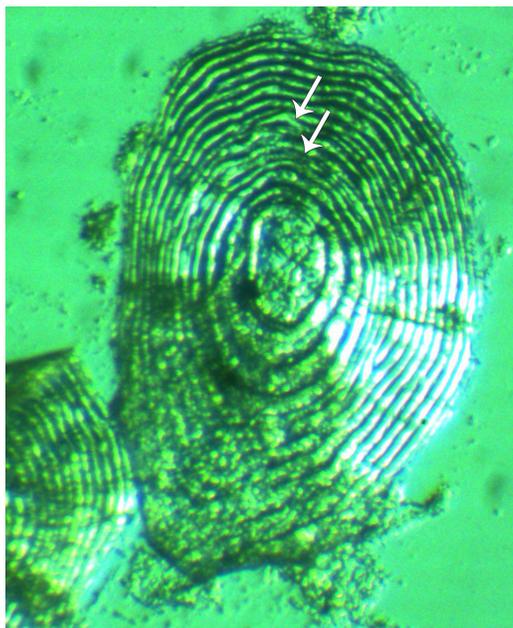


Рис. 6. Протока р. Камчатка у пос. Мильково (в 16 час — $t = 12,7^{\circ}\text{C}$), кижуч, 25.08.1987, АС — 79 мм, самец, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная

Fig. 6. Scale of coho male yearling caught in the Kamchatka River channel at Milkovo on August 25, 1987 at 4 p.m., under temperature 12.7°C , АС 79 mm. The first ZCS from the center is the annual ring, the second ZCS is the additional ring

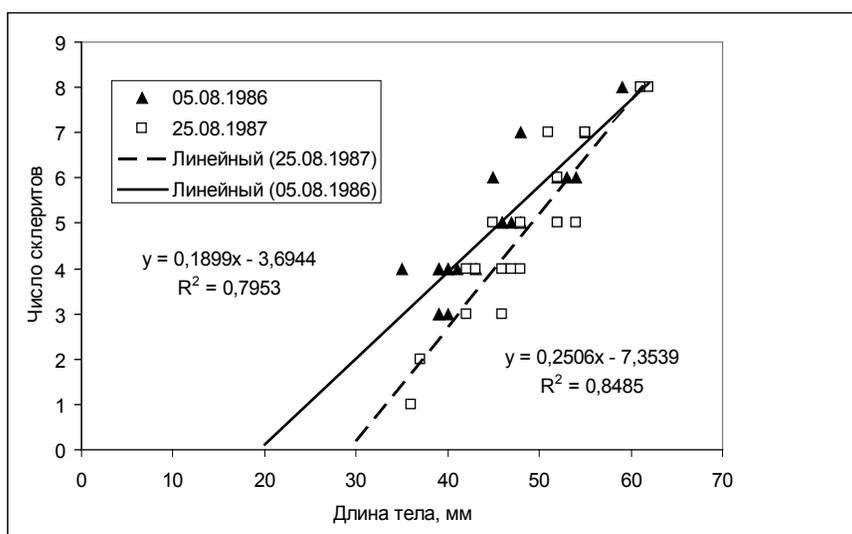


Рис. 7. Взаимосвязь между средней длиной тела и числом склеритов на чешуе сеголеток кижуча в верхнем течении р. Камчатка в районе пос. Мильково: в искусственно созданной старице (05.08.1986 г.) и протоке (25.08.1987 г.)

Fig. 7. Relationship between mean body length and number of sclerites on scale of coho under-yearlings from two water bodies in the upper reaches of the Kamchatka River at Milkovo: the artificial old water body (August 5, 1986) and the channel (August 25, 1987)

Полученные результаты хорошо согласуются с данными, полученными для сеголеток кижуча из р. Коль [Лозовой, Карпенко, 2017], где более мелкая молодь, пойманная на заливных лугах и в старицах (в условиях слабой или отсутствующей проточности), имела относительно большее число склеритов, чем крупная, пойманная в основном русле и протоках р. Коль. В последних стациях, без сомнения, температуры воды в июле-августе были ниже, чем во временных заливных стациях, образовавшихся в период летнего паводка.

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

Изложенные факты позволяют предположить, что при нагуле сеголеток кижуча в стациях со слабым течением (или при отсутствии его) и при температурах выше оптимальных — 15–16 °С [Бретт, 1983] — закладка чешуи и образование первого склерита происходят при несколько меньших размерах, чем у молоди, которая нагуливается в условиях проточных вод и при более низких температурах. Сделанное предположение следует проверить и у сеголеток других видов лососей.

Пользуясь случаем, хотелось бы внести ясность в представления исследователей [Лозовой, Карпенко, 2017], которые приписывают В.Ф. Бугаеву и Н.В. Ярош [2014а] вывод о скате молоди кижуча р. Большой в море в возрасте сеголеток — такого заключения в статье нигде не было, так как сеголетки кижуча были пойманы в 30 км от устья реки.

Перейдем к анализу имеющихся материалов (см. таблицу). В ручье, впадающем в одну из проток р. Камчатка, в районе и со стороны пос. Мильково (576 км от устья р. Камчатка) 16.05.2000 г. была поймана молодь кижуча, у части годовиков и двухгодовиков которой начало происходить возобновление сезонного роста (см. таблицу, рис. 8), но у единственного пойманного трехгодовика возобновление сезонного роста еще не наблюдалось («б.к.» — без кольца) (рис. 9). Прирост склеритов у годовиков после первого годового кольца у особей колебался от «б.к.» до 2 (в среднем — 0,06) склеритов (см. таблицу). Прирост склеритов у двухгодовиков после второго годового кольца у особей колебался от «б.к.» до 1 (в среднем — минус 0,04) склерита (см. та-

блицу), что позволяет предполагать проявление известной тенденции: двухгодовики возобновляют сезонный рост позже, чем годовики. В рассмотренной выборке не были обнаружены особи кижуча с дополнительными ЗСС на чешуе.

Анализ структуры чешуи годовиков кижуча из ряда пойменных стариц верхнего и среднего течения р. Камчатка (выше пос. Долиновка, выше пос. Таежного, «Дедова Юрта») позволил выделить довольно характерный тип чешуи (с двумя близко расположенными ЗСС), преобладающий в этой группе водоемов (рис. 10–12, см. таблицу), вскрытие ледяного покрова в которых происходит в начале-середине мая. По аналогии с другими мелководными водоемами долины и нижнего течения р. Камчатка [Бугаев, 1995; Базаркин, 2003; Бугаев и др., 2007, 2019; Бугаев, Погорелова, 2019б] возобновление сезонного роста у зимовавшей в них молоди нерки и кижуча приходится на сроки их вскрытия или на несколько дней раньше. В перечисленных выше пойменных старицах р. Камчатка нерест нерки и кижуча не происходит из-за отсутствия в них достаточных выходов грунтовых вод.

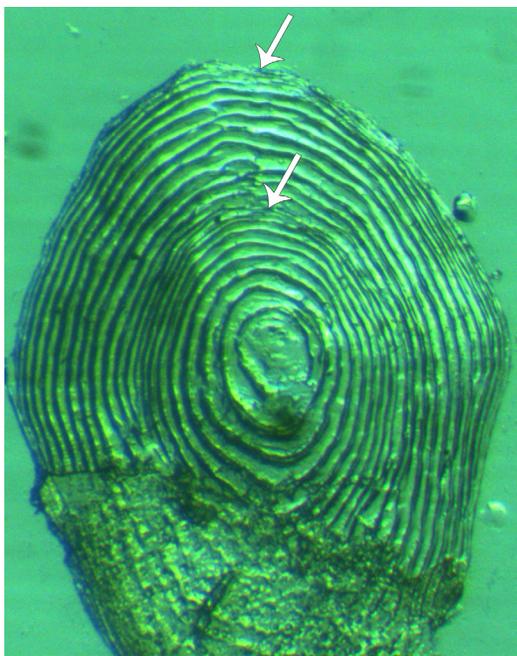


Рис. 8. Ручей в пос. Мильково (в 12 час — $t = 6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 16.05.2000, АС — 126 мм, самка, возраст 2+ (крайняя годовая ЗСС только образовалась). Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — годовое кольцо

Fig. 8. Scale of coho female, age 2+ caught in the brook at Milkovo on May 16, 2000 at 12 a.m., under temperature $6.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 126 mm. Two annual rings could be seen

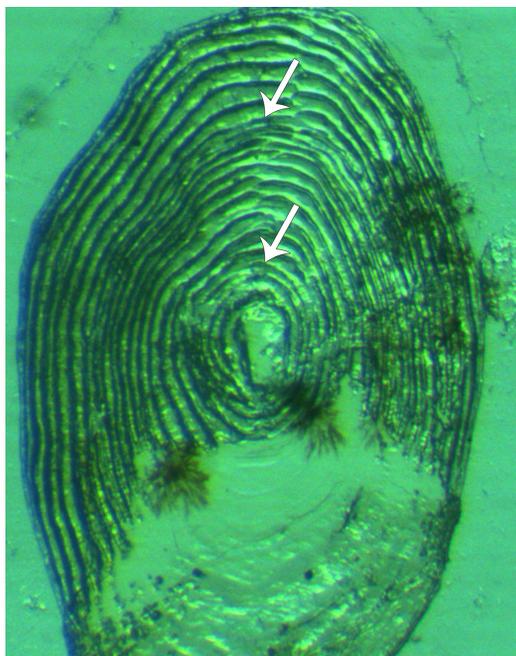


Рис. 9. Ручей в пос. Мильково (в 12 час — $t = 6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 16.05.2000, АС — 126 мм, самец, возраст 3 года (крайняя годовая ЗСС еще не образовалась). Первая ЗСС (от центра) — первое годовое кольцо, вторая ЗСС — второе годовое кольцо

Fig. 9. Scale of coho male, age 3+ caught in the brook at Milkovo on May 16, 2000 at 12 a.m., under temperature $6.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 126 mm. Two annual rings could be seen, the third annual ring is not formed yet

По отсутствию дополнительных ЗСС перед годовыми ЗСС можно предполагать, что заселение перечисленных выше стариц молодью нерки и кижуча происходит ежегодно в период весеннее-летнего паводка, куда мигрирует молодь лососей преимущественно без чешуи или с минимальным числом склеритов на ней (1–2), которые не фиксируются при дальнейшем просмотре чешуи годовиков. У годовиков нерки в этой группе стариц возобновление сезонного роста и образование годовых колец происходит в начале-середине мая [Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2007], что позволяет предполагать эти же сроки (даже более ранние) для годовиков кижуча, зимовавших в данных старицах.

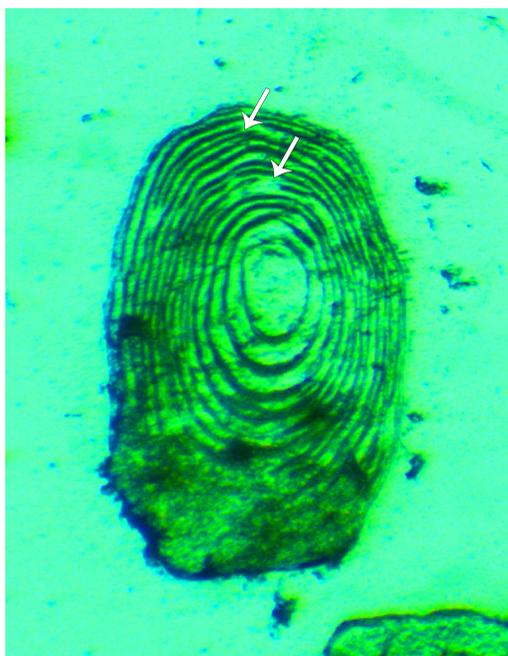


Рис. 10. Старица р. Камчатка выше пос. Долиновка (в 20 час — $t = 25,0\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 03.08.1986, АС — 94 мм, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная

Fig. 10. Scale of coho yearling caught in the old water body of the Kamchatka at Dolinovka on August 3, 1986 at 8 p.m., under temperature $25.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 94 mm. The first ZCS from the center is the annual ring, the second ZCS is the additional ring

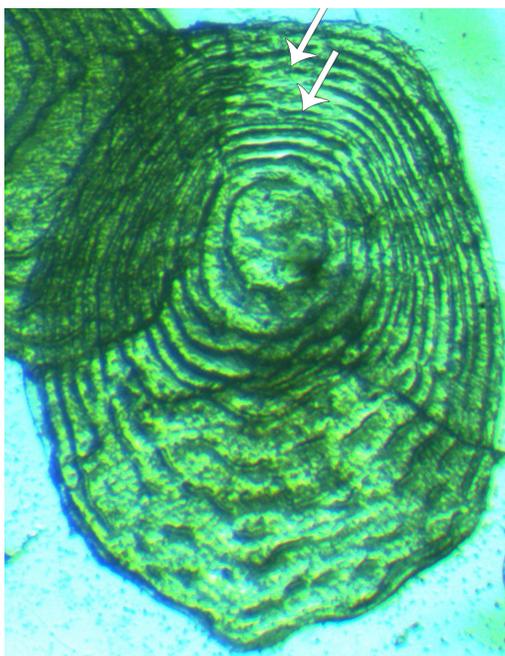
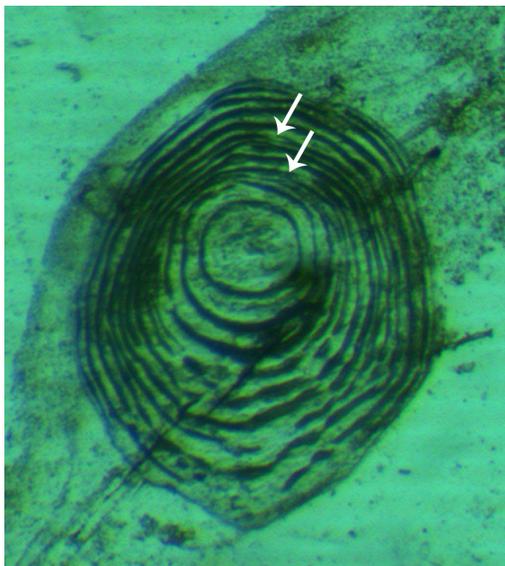


Рис. 11. Старица р. Камчатка выше пос. Таежного (в 18 час — $t = 17,7\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 08.07.1988, АС — 111 мм, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная

Fig. 11. Scale of coho yearling caught in the old water body of the Kamchatka at Taezhny on July 8, 1988 at 6 p.m., under temperature $17.7\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 111 mm. The first ZCS from the center is the annual ring, the second ZCS is the additional ring

Рис. 12. Старица р. Камчатка «Дедова Юрта» (в 16 час — $t = 25,0\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 03.08.1986, АС — 86 мм, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — дополнительная, вторая ЗСС — годовое кольцо

Fig. 12. Scale of coho yearling caught in the old water body of the Kamchatka at Dedova Yurta on August 3, 1986 at 4 p.m., under temperature $25.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 86 mm. The first ZCS from the center is the additional ring, the second ZCS is the annual ring



В старице, расположенной на правом берегу р. Камчатка выше пос. Долиновка (часто встречаются глубины 1,5–2,5 м, находится в 495 км от устья р. Камчатка), в пробах 08.07.1988 г. и 03.08.1986 г. были обнаружены годовики кижуча с двумя ЗСС на чешуе (см. таблицу). Пойманные особи не могли быть двухгодовиками, так как на момент вылова 08.07.1988 г. после 2-й ЗСС в краевой зоне чешуи рыб наблюдали 2–3

(в среднем — 2,26) склерита, а на момент вылова 03.08.1986 г. — 1–3 (1,56) склерита. Такой небольшой прирост в краевой зоне чешуи не мог быть «приростом после годового кольца», если образование годовых колец на чешуе молоди кижуча в этой группе водоемов происходит в начале-середине мая. Прирост после годового кольца (после первой ЗСС) в пробе от 08.07.1988 г. составил в среднем 7,25 (4,96 + 2,29) склерита, а в пробе от 03.08.1986 г. — в среднем 6,45 (4,89 + 1,56) склерита (см. таблицу).

В старице, расположенной на правом берегу р. Камчатка выше пос. Таежного (часто встречаются глубины 1,5–2,0 м, расположена в 430 км от устья р. Камчатка), в пробе 08.07.1988 г. были обнаружены годовики кижуча с двумя ЗСС на чешуе (см. таблицу). Пойманные особи не могли быть двухгодовиками, так как на момент вылова 08.07.1988 г. после 2-й ЗСС в краевой зоне чешуи рыб наблюдали 1–4 (в среднем — 2,56) склерита. Такой небольшой прирост в краевой зоне чешуи («плюсе») не мог быть «приростом после годового кольца», если образование годовых колец на чешуе молоди кижуча в этой группе водоемов происходит в начале-середине мая. Прирост после годового кольца (после первой ЗСС) в данном случае составил в среднем 6,34 (3,78 + 2,56) склерита (см. таблицу).

В старице «Дедова Юрта», расположенной на левом берегу р. Камчатка в 420 км от устья ниже пос. Таежного (в удаленной части от русла р. Камчатка, встречаются глубины 2–3 м), в пробе 03.08.1986 г. были обнаружены годовики кижуча с двумя ЗСС на чешуе (см. таблицу). Пойманные особи не могли быть двухгодовиками, так как на момент вылова 08.07.1988 г. после 2-й ЗСС в краевой зоне чешуи рыб наблюдали 1–3 (в среднем — 2,0) склерита, а на момент вылова 03.08.1986 г. — 1–4 (2,62) склерита. Такой небольшой прирост в краевой зоне чешуи не мог быть «приростом после годового кольца», если образование годовых колец на чешуе молоди кижуча в этой группе водоемов происходит в начале-середине мая. Прирост после годового кольца (после первой ЗСС) в пробе от 08.07.1988 г. составил в среднем 6,80 (4,80 + 2,0) склерита, а в пробе от 03.08.1986 г. — в среднем 7,62 (5,0 + 2,62) склерита (см. таблицу).

Примером достаточно ранних сроков возобновления сезонного роста и образования годового кольца у молоди кижуча могут служить данные таблицы и фотография чешуи годовика кижуча (рис. 13) из старицы р. Камчатка «оз. Кулпик» (средняя глубина в момент поимки — 1,5–2,0 м, встречаются ямы глубиной до 3,0–4,0 м), расположенной на левом берегу в 360 км от устья р. Камчатка. Как видно из данных таблицы, у годовиков кижуча с одной ЗСС на чешуе после годового кольца имеется 1–6 (в среднем — 3,31) широких склеритов, что позволяет предположить возобновление сезонного роста этой особи в начале третьей декады мая.

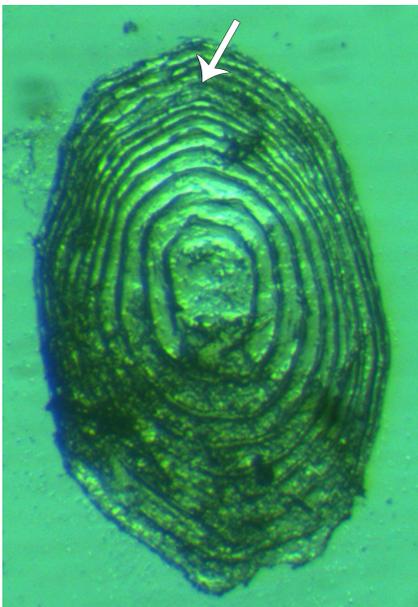


Рис. 13. Старица р. Камчатка «оз. Кулпик» (в 14 час — $t = 13,9^{\circ}\text{C}$), кижуч, 21.06.2001, АС — 81 мм, самец, возраст 1+. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо

Fig. 13. Scale of coho male yearling caught in the old water body of the Kamchatka named Lake Kulpik on June 21, 2001 at 2 p.m., under temperature 13.9°C , АС 81 mm. One annual ring could be seen

Естественно, возникает вопрос: почему у годовиков кижуча из старицы «оз. Кулпик», в отличие от рыб из других рассмотренных стариц, не сформировалась дополнительная ЗСС? Это можно объяснить более ранним сезонным сроком поимки молоди в «оз. Кулпик» (21.06.2001 г.) по сравнению с другими рассмотренными водоемами. Если бы в «оз. Кулпик» была собрана еще одна проба, приходящаяся на середину августа, то, по мнению авторов, вероятность наличия второй ЗСС (дополнительной) была бы весьма высока, так как все рассмотренные старицы имеют сходный гидрологический режим (они мелководны и хорошо прогреваются в летний период), что определяет и биологические сезонные циклы обитающих там живых организмов.

У авторов пока отсутствуют данные о скорости формирования склеритов в летний период у годовиков кижуча из стариц выше пос. Долиновка, выше Таежного, «Дедова Юрта» и «оз. Кулпик» (см. рис. 10–13). Но по аналогии с полученными результатами для годовиков кижуча из озер Куражечное и Курсин (протоки, которые находятся соответственно в 107–117 и 31 км от устья р. Камчатка) [Базаркин, 2003; Бугаев и др., 2019; Бугаев, Погорелова, 2019б], расположенных в нижней части бассейна р. Камчатка, можно предполагать, что один склерит у молоди кижуча в старицах верхнего и среднего течения р. Камчатка формируется в пределах 9–11 сут.

Судя по небольшим приростам склеритов (2–3) после дополнительной ЗСС на чешуе рыб из стариц выше пос. Долиновка, выше пос. Таежного, старицы «Дедова Юрта» (рис. 10–12) и срокам взятия проб, можно довольно обоснованно предполагать, что формирование дополнительных ЗСС на чешуе произошло в июле.

Несколько ранее [Бугаев и др., 2019; Бугаев, Погорелова, 2019б] образование (после «годовых колец») дополнительных ЗСС на чешуе годовиков кижуча в конце июля — августе и позже было отмечено у многих особей этого вида в озерах Куражечное и Курсин.

Два названные примера наглядно дополняют особенность роста молоди кижуча, нагуливающейся в озерах бассейна р. Камчатка, уровни воды в которых подвержены значительным колебаниям в зависимости от таковых в основном русле р. Камчатка.

В материалах (см. таблицу), собранных 14.08.1986 г. в протоке Азабачьей (у ручья Дьяконовского — 38 км от устья р. Камчатка), присутствуют годовики нерки как без дополнительной (рис. 14), так и с дополнительной ЗСС (рис. 15). Но у годовиков кижуча из литорали оз. Нерпичье (у р. Белой), отловленных 25.07.2013 г., т.е. в более ранние сроки, чем особи в протоке Азабачьей, дополнительных ЗСС не наблюдали (рис. 16).

Среди тихоокеанских лососей кижуч считается наиболее активным хищником, поедающим молодь кеты, горбуши и нерки. Однако эти представления сложились на основе анализа питания молоди кижуча, выловленной у заграждений рыбоводных заводов, выпускающих молодь лососей. По данным Ж.Х. Зорбиди [1974], в местах, где отсутствуют рыбоводные заводы, из 1383 просмотренных желудков только 68 содержали мальков лососей. Кижуч старшего возраста (2+) поедает молодь девятииглой и трехиглой колюшек, малоротой корюшки и гольца.

Первое время после выхода из грунта сеголетки кижуча держатся стайками и активно питаются. Преобладающая пища — личинки хирономид [Зорбиди, 1970, 1974]. Большая часть сеголеток вскоре начинают мигрировать из района нерестилищ, расселяться по реке и занимать индивидуальные участки. Как показали исследования в 1970-е гг. [Зорбиди, 1974; Бугаев и др., 2007], годовики кижуча активно мигрируют в озера для нагула начиная от вскрытия и в более поздние сроки (в основном в июне).

В пресных водах молодь кижуча является преимущественно энтомофагом, поедающим как водных насекомых на разных стадиях метаморфоза, так и насекомых суши, попадающих в имагиальной стадии в воду. В пище кижуча на Камчатке обнаружено более 30 видов личинок хирономид, 10 видов веснянок, 9 — поденок, 4 вида моллюсков, 8 — ракообразных [Зорбиди, 1974; Бугаев и др., 2007; и др.].

У кижуча сравнительно широкий спектр питания, но наибольшее кормовое значение в период пресноводного нагула имеют хирономиды, личинки поденок и веснянок. Эти же организмы составляют основу биомассы бентоса водоемов Камчатки. Поэтому

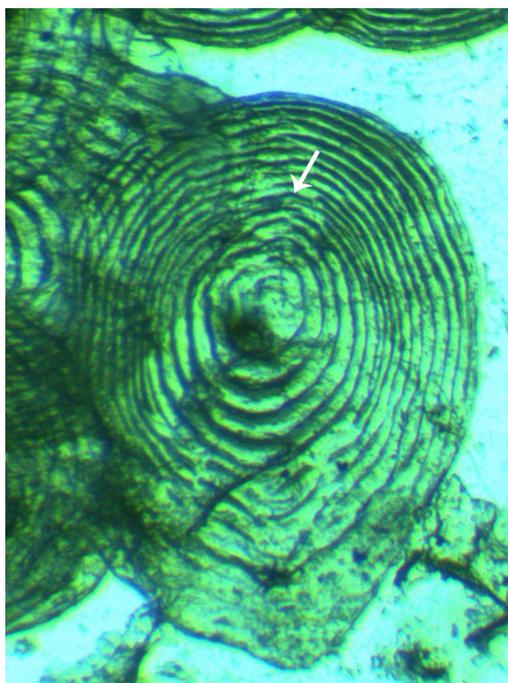


Рис. 14. Протока Азабачья у ручья Дьяконовского (в 16 час — $t = 17,3\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 14.08.1986, АС — 105 мм, возраст 1+. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо

Fig. 14. Scale of coho yearling caught in the Azabachya channel at the Dyakonovsky Brook on August 14, 1986 at 4 p.m., under temperature $17.3\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 105 mm. One annual ring could be seen

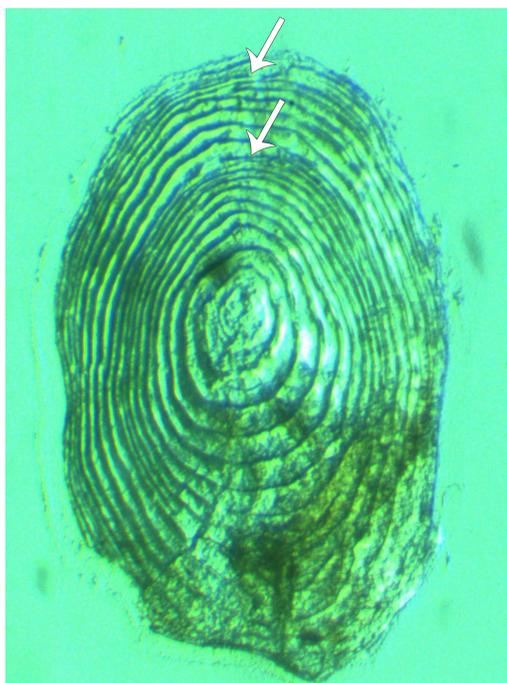


Рис. 15. Протока Азабачья у ручья Дьяконовского (в 16 час — $t = 17,3\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 14.08.1986, АС — 123 мм, возраст 1+. Первая ЗСС (от центра) — годовое кольцо, вторая ЗСС — дополнительная

Fig. 15. Scale of coho yearling caught in the Azabachya channel at the Dyakonovsky Brook on August 14, 1986 at 4 p.m., under temperature $17.3\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 123 mm. The first ZCS from the center is the annual ring, the second ZCS is the additional ring

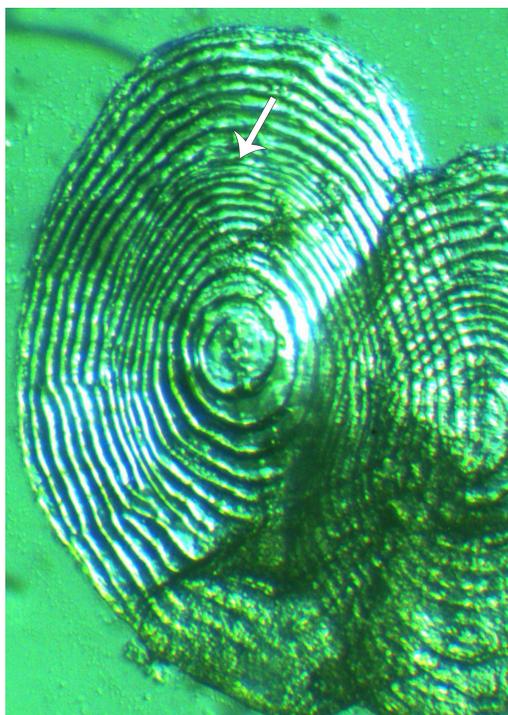


Рис. 16. Озеро Нерпичье у р. Белой (в 16 час — $t = 16,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), кижуч, 25.07.2013, АС — 97 мм, возраст 1+. Имеющаяся ЗСС — годовое кольцо

Fig. 16. Scale of coho yearling caught in Lake Nerpichye at the Belaya River on July 25, 2013 at 4 p.m., under temperature $16.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, АС 97 mm. One annual ring could be seen

сезонные колебания биомассы указанных организмов обуславливают тот или иной характер питания молоди кижуча [Зорбиди, 1970, 1974; и др.].

В целом питание кижуча в пресноводный период жизни [Зорбиди 1970, 1974] носит ярко выраженный сезонный характер и возрастную специфику и базируется на таких группах организмов, как хирономиды (личинки, куколки, имаго), наземные насекомые и рыбы. Рыбой питается в основном молодь старшего возраста и в большей степени в период пребывания в озерах [Зорбиди, Польшинцев, 2000; Зорбиди, 2010].

Становится все более очевидным [Бугаев и др., 2019; Бугаев, Погорелова, 2019а, б], что формирование дополнительных ЗСС на чешуе молоди кижуча, нагуливающейся в пойменных озерах и старицах бассейна р. Камчатка во второй половине лета — сентябре, связано с сезонными изменениями характера питания особей.

С появлением объектов массового корма рыбы быстро переходят на значительно увеличившие свою численность объекты питания, которые какой-то период составляют до 60–90 % содержимого желудков, и начинают более интенсивно расти. Последнее проявляется на чешуе рыб в формировании дополнительных ЗСС, так как улучшение условий нагула (в данном случае характера питания) ведет к формированию дополнительных ЗСС на чешуе рыб, а периоды голодания никак не отражаются на чешуе [Bilton, Robins, 1971a–c].

Авторы не имеют данных о характере питания годовиков кижуча в мелководных пойменных озерах и старицах бассейна р. Камчатка, но располагают некоторыми материалами о питании сеголеток нерки в них [Бугаев, Николаева, 1989], что дает возможность использовать имеющиеся материалы по нерке применительно к молоди кижуча.

Так, в мелководных пойменных озерах и старицах бассейна р. Камчатка сеголетки нерки питаются планктонными ракообразными только летом, в период их массового развития [Бугаев, Николаева, 1989; Куренков, 2005]. При уменьшении количества планктонных организмов происходит смена видового состава потребляемых объектов. Хирономиды, веснянки и наземные насекомые существенно дополняют рационы сеголеток нерки.

Доля амфибиотических насекомых в пище сеголеток нерки особенно заметно возрастает в период их массового вылета [Бугаев, Николаева, 1989]. Анализ питания сеголеток нерки в «оз. Кулпик» показал, что 31.07.1977 г. имаго хирономид составляли 66,7 %, а 26.08.1977 г. — 54,9 % всей массы содержимого пищевого комка; в дополнение, 26.08.1977 г. имаго наземных насекомых составляли 30,5 % всей массы содержимого пищевого комка [Бугаев, Николаева, 1989].

В оз. Куражечном 02.09.1976 г. имаго наземных насекомых составляли 98,5 % всей массы содержимого пищевого комка сеголеток нерки [Бугаев, Николаева, 1989].

Достаточно обоснованно можно предполагать, что в пойменных озерах и старицах периоды перехода сеголеток нерки на питание имаго воздушных насекомых сопровождается переходом на эти же самые объекты питания сеголеток и годовиков кижуча, которые нагуливаются совместно с сеголетками и годовиками нерки, так как встречаются одновременно в собираемых пробах.

По данным Ж.Х. Зорбиди [Бугаев и др., 2007], в верхнем течении протоки Азабачьей (это в 2,0–2,5 км от ключа Дьяконовского) 28.09.1971 г. в желудках молоди кижуча рыбы составляли 92,6 % массы пищевого комка (из них девятииглая колюшка — 68,5 %; трехиглая колюшка — 21,4 %). Средняя длина особей кижуча была 126 мм.

Следовательно, формирование дополнительной ЗСС на чешуе годовика кижуча из протоки Азабачьей 14.08.1986 г. (см. таблицу, рис. 15) могло произойти в связи с началом интенсивного питания кижуча молодью девятииглой и трехиглых колюшек и других рыб.

У молоди кижуча, нагуливающейся в литорали оз. Азабачьего, во второй половине лета — осенью на чешуе происходит формирование ЗСС, которую следует считать дополнительной, потому что она формируется позже, чем годовые ЗСС (годовые кольца). Данный факт необходимо учитывать при определении возраста рыб этого вида в водоеме [Бугаев, Погорелова, 2019а].

Формирование дополнительной ЗСС на чешуе молоди кижуча, нагуливающейся в литорали оз. Азабачьего во второй половине лета — осенью, не является чем-то необычным. Подобные дополнительные ЗСС были отмечены у кижуча из протоки Азабачьей в 1987 г., оз. Низовцево в 2002 г. [Бугаев и др., 2007], оз. Курсин [Бугаев, Погорелова, 2019б] и оз. Куражечного [Бугаев и др., 2019].

Напомним, что ЗСС, образующиеся на чешуе молоди тихоокеанских лососей в результате миграции из одного выростного водоема в другой, относятся к 1-му типу [Бугаев и др., 2019; Бугаев, Погорелова, 2019а, б].

По классификации В.Ф. Бугаева с соавторами [Бугаев и др., 2019; Бугаев, Погорелова, 2019а, б] ЗСС, образующиеся у молоди кижуча в озерах бассейна р. Камчатка в конце июля — августе и позже, относятся ко 2-му типу (они не связаны с миграциями рыб из одного нагульного водоема в другой).

Приведенные выше примеры наглядно свидетельствуют о необходимости проведения комплексных исследований роста чешуи молоди кижуча и сезонного характера его питания.

Встречаемость дополнительной ЗСС 2-го типа у молоди кижуча в озерах, вероятно, варьирует в зависимости от складывающихся биотических и абиотических условий в каждый конкретный год, что может служить в дальнейшем новым направлением исследований в познании биологии этого вида.

Выводы

Исследована структура чешуи из некоторых районов нагула годовиков кижуча в бассейне р. Камчатка (от пос. Пушино — 685 км от устья — до оз. Нерпичьего — устье р. Камчатка).

После выхода из грунта и активного питания в районе нерестилищ значительная часть сеголеток кижуча из притоков верхнего, среднего и нижнего течения вскоре начинает мигрировать из района нерестилищ, расселяться по р. Камчатка и занимать индивидуальные участки. Часть рыб остается нагуливаться и зимовать в районе нерестилищ в верховьях р. Камчатка (в районе пос. Пушино — пос. Мильково). Кроме того, много сеголеток кижуча остается на нагул и зимовку в подходящих для этого стациях в притоках верхнего, среднего и нижнего течения р. Камчатка.

В старицы верхнего и среднего течения р. Камчатка (в районе пос. Мильково, выше пос. Долиновка, выше пос. Таежного, «Дедова Юрта», «оз. Кулпик»), пойменные и лагунно-лиманные озера (Куражечное, Курсин и др.) в период весенне-летнего паводка (в середине мая — июле) мигрируют сеголетки транзитного кижуча без чешуи и с чешуей. В перечисленных озерах и старицах нерест аборигенного кижуча отсутствует, но его молодь обитает круглогодично.

Судя по числу склеритов в краевой зоне чешуи («плюсе»), возобновление сезонного роста и образование годовых зон сближенных склеритов — годовых ЗСС (годовых колец) на чешуе годовиков и более старшей молоди кижуча, зимовавших в пойменных озерах и старицах, наблюдается в начале мая — конце второй декады мая (у некоторой части рыб может происходить в начале июня).

У особей кижуча, что имеют чешую, в связи со сменой нагульного водоема в некоторых озерах возможно образование на чешуе дополнительных зон сближенных склеритов — дополнительных ЗСС (дополнительные ЗСС 1-го типа).

Результаты анализа структуры чешуи молоди кижуча возраста 1+ в старицах выше пос. Долиновка, выше пос. Таежного, «Дедова Юрта», «оз. Кулпик» и протоке Азабачьей (у ключа Дьяконовского) показали, что после хорошо дифференцируемого годового кольца в конце июля — августе и позже возможно образование дополнительной ЗСС (дополнительные ЗСС 2-го типа), которые не связаны с миграциями рыб из одного нагульного водоема в другой. Этот процесс совпадает с сезонными изменениями характера питания молоди кижуча в водоемах. Ранее подобные дополнительные ЗСС 2-го типа были обнаружены у годовиков кижуча в оз. Куражечном [Бугаев и др., 2019], оз. Курсин [Бугаев, Погорелова, 2019б] и оз. Азабачьем [Бугаев, Погорелова, 2019а].

Благодарности

Авторы благодарят научного сотрудника КамчатНИРО Д.П. Погорелову за помощь в оформлении иллюстраций чешуи — маркировку фотографий чешуи стрелками, что позволило сделать материалы статьи более наглядными.

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Авторы отлавливали минимально необходимое количество молоди 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 собрал основной материал по молоди кижуча р. Камчатка в 1986–1988 гг., провел биологический анализ рыб и просмотрел все препараты чешуи, разработал концепцию исследования, осуществил написание первой версии статьи и дальнейший ее критический пересмотр и редакцию. Кроме того, он производил фотографирование чешуи и полную статистическую обработку материалов.

Г.В. Базаркин собрал дополнительные материалы по молоди кижуча р. Камчатка в 2000–2001 гг. и провел биологический анализ и набор препаратов чешуи всех собранных им рыб.

Список литературы

Базаркин Г.В. Сезонные ритмы роста молоди 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. О числе склеритов в пресноводной зоне чешуи кижуча *Oncorhynchus kisutch* р. Большой (юго-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 18-й междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения доктора биологических наук П.А. Хоментовского. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2017. — С. 28–36.

Бугаев В.Ф., Базаркин Г.В., Погорелова Д.П. Образование «ложных годовых колец» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в оз. Куражечном (Камаковская низменность — бассейн р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 77–92. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-77-92.

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

Бугаев В.Ф., Николаева Е.Т. Некоторые данные о питании сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в бассейне реки Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1989. — Т. 94, № 4. — С. 53–59.

Бугаев В.Ф., Погорелова Д.П. Образование «ложных годовых колец» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в литоральной зоне Тимофеевского залива оз. Азабачьево (нижнее течение р. Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 20-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2019а. — С. 191–198.

Бугаев В.Ф., Погорелова Д.П. Образование «ложных годовых колец» на чешуе молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в оз. Курсин (нижнее течение р. Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2019б. — Т. 198. — С. 61–76. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-61-76.

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

- Бугаев В.Ф., Ярош Н.В.** Рост чешуи молоди чавычи р. Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2014б. — Т. 177. — С. 139–151.
- Ваганов Е.А.** Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб : моногр. — Новосибирск : Наука, 1978. — 137 с.
- Грибанов В.И.** Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 43–101.
- Захарова О.А., Бугаев В.Ф.** О продолжительности пресноводного периода жизни западнокамчатской симы *Oncorhynchus masou* // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 110–126.
- Зорбиди Ж.Х.** Динамика численности камчатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) и экология его молоди в пресных водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1974. — 35 с.
- Зорбиди Ж.Х.** Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 308 с.
- Зорбиди Ж.Х.** Питание молоди кижуча в некоторых водоемах Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 73. — С. 72–87.
- Зорбиди Ж.Х., Полынцев Я.В.** Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2000. — Вып. 5. — С. 80–93.
- 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.
- Лозовой А.П., Карпенко В.И.** Особенности строения чешуи молоди кижуча в нижнем течении реки Коль (западная Камчатка) в 2011 году // Вестн. КамчатГТУ. — 2017. — № 42. — С. 71–76. DOI: 10.17217/2079-0333-2017-42-71-76.
- Мина М.В.** О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследований продуктивности рыб в пределах их ареалов. — Вильнюс : Мокслас, 1976. — Ч. 2. — С. 31–37.
- Никольский Г.В.** Экология рыб : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.
- Остроумов А.Г.** Перестовый фонд лососей р. Камчатки. Ч. 1: От устья р. Камчатки до устья р. Козыревки : отчет о НИР (промежуточный) / КамчатНИРО. № 4461. — Петропавловск-Камчатский, 1982. — 71 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. and Whitesel L.E.** Collection and interpretation of sockeye salmon scales : Intern. Pac. Salmon Fish. Comm. — 1956. — Bull. 9. — 159 p.
- Кoo T.S.Y.** Age and growth studies of red salmon scales by graphical means // Studies of Alaska red salmon. — Seattle : Univ. of Washington Press, 1962. — P. 49–122.

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.**, On the number sclerites withing freshwater zone of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* scales in Bolshaya River (south-western Kamchatka), in *Conservation of biodiversity of Kam-*

- chatka and coastal waters: Materials of XVIII scientific conference, is dedicated 70th anniversary of P. A. Khomentovskiy's birthday, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2017, pp. 28–36.*
- Bugaev, V.F., Bazarkin, G.V., and 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. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 77–92. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-77-92
- 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 Nikolaeva, E.T.**, Some data on the nutrition of yearlings of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) in the Kamchatka river basin, *Byull. Mosk. O-va. Ispyt. Prir., Otd. Biol.*, 1989, vol. 94, no. 4, pp. 53–59.
- Bugaev, V.F. and Pogorelova, D.P.**, Formation of “false annual rings” on the scales of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the littoral zone of Timofeevsky Bay, lake. Azabachy (lower reaches of the Kamchatka River), in *Mater. 20-i Mezhdunar. nauchn. konf. “Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morei”* (Proc. 20th Int. Sci. Conf. “Conservation of Biodiversity of Kamchatka and the Adjacent Seas”), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2019a, pp. 191–198.
- Bugaev, V.F. and Pogorelova, D.P.**, Formation of «false annual rings» on scale of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in Lake Kursin (lower Kamchatka River), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019b, vol. 198, pp. 61–76. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-61-76
- 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.*, 2014a, vol. 176, pp. 62–84.
- Bugaev, V.F. and Yarosh, N.V.**, Growth of scale for juvenile chinook salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014b, vol. 177, pp. 139–151.
- 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.
- Gribanov V.I.** Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (Biological essay), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1948, vol. 28, pp. 43–101.
- Zakharova, O.A. and Bugaev, V.F.**, On duration of freshwater period of West Kamchatka masu salmon *Oncorhynchus masou*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 175, pp. 110–126.
- Zorbidi, J.H.**, The dynamics of the abundance of Kamchatka coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) and the ecology of its juveniles in fresh waters, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 1974.
- Zorbidi, J.H.**, *Kizhuch aziatskikh stad* (Coho salmon of Asian herds), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2010.
- 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.
- Zorbidi, J.Kh. and Polyntsev, Ya.V.**, Biological and morphometric characteristics of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2000, no. 5, pp. 80–93.
- 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.
- Lozovoy, A.P. and Karpenko, V.I.**, Specifics of juvenile coho salmon scale structure in the lower part of the River Kol (west Kamchatka) in 2011, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2017, no. 42, pp. 71–76. doi 10.17217/2079-0333-2017-42-71-76
- Mina, M.V.**, On the method of determining the age of fish in population studies, in *Tipovye metodiki issledovaniy produktivnosti ryb v predelakh ikh arealov* (Typical Methods for the Study of Productivity of Fishes within Their Ranges), Vilnius: Mokslas, 1976, part 2, pp. 31–37.
- 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.

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.

Koo, T.S.Y., Age and growth studies of red salmon scales by graphical means, in *Studies of Alaska red salmon*, Seattle: Univ. of Washington Press, 1962, pp. 49–122.

Поступила в редакцию 13.06.2019 г.

После доработки 02.08.2019 г.

Принята к публикации 29.10.2019 г.