

### 5.8.2.9. КУНДЖА

*Salvelinus leucomaenis* (Pallas, [1814])

Кунджа была описана в 1811 году П.С. Палласом из рек Охотского и Берингова морей и названа *Salmo leucomaenis*. Впоследствии Джордан и Эверманн отнесли ее к роду *Salvelinus* (Савваитова, 1989).

**Характерные признаки.** Жировой плавник имеется. Спинной — короткий, менее 17 лучей. Боковая линия полная. В отличие от гольца, никогда не бывает красных пятнышек на теле, есть только крупные светлые пятна. Большая, до 70 см длины, рыба (Берг, 1948; Лебедев и др., 1969; Савваитова, 1989). Исчерпывающее полное описание кунджи из разных районов северо-востока России можно найти в работе И.А. Черешнева и др. (2002).

**Распространение.** Кунджа является азиатским эндемиком рода. Ее ареал охватывает бассейны Японского, Охотского и Берингова морей — от залива Петра Великого на юге до р. Пенжина и Карагинского залива на севере (Берг, 1948; Черешнев и др., 2002).

**Образ жизни и биология.** Наибольшее разнообразие отмечено в южной части ареала на Японских островах, где кроме типичной проходной кунджи выделяют ее внутривидовые жилые формы, отличающиеся от проходной только некоторыми особенностями окраски и образа жизни (Kawanabe, 1989; Yamamoto et al., 1992; Черешнев и др., 2002). В северных районах ареала кунджа морфологически и токсеномически весьма однородна, внутривидовых форм и подвидов не образует (Берг, 1948; Савваитова, 1989; Черешнев, 1996; Черешнев и др., 2002).

Кунджа нигде не достигает высокой численности и распространена мозаично. Эта рыба ведет преимущественно диадромный образ жизни: после нескольких лет пребывания в пресной воде (обычно 3–4 года) и при достижении определенных размеров (в среднем 14.0–19.0 см) она начинает совершать ежегодные миграции на нагул в море и обратно в реки на зимовку и размножение. Число таких миграций может достигать 11, обычно же их не больше 5–6 (Черешнев и др., 2002).

В некоторых крупных речных бассейнах кунджа, кроме проходной формы, может быть представлена также жилыми — речными или озерными. Речная кунджа заселяет средние и верхние участки рек на удалении до 300–500 км от устья. Жизненный цикл озерно-речной формы в целом сходен с таковым проходной, но роль моря выполняют крупные озера, где происходит основной нагул особей (Черешнев и др., 2002).

Озерно-речная форма обнаружена в северной части материкового побережья Охотского моря (Волобуев и др., 1985). Карликовые самцы кунджи встречаются в реках Сахалина (Гриценко, 1969) и на Курильских островах (Иванков, Броневский, 1975).

На севере ареала наиболее широко распространена проходная кунджа (Гудков, 1991), которая заселяет нижние участки рек с относительно спокойным течением, пойменными притоками с тундровой водой и обычно предпочитает реки с обширными лиманами или впадающими в закрытые заливы. Как правило, в горных, быстротекущих реках кунджи нет или она очень малочисленна (Черешнев и др., 2002).

Покатная (денатантная) миграция кунджи начинается, по-видимому, весной, еще до прохождения паводка, подо льдом. Протяженных морских миграций она не совершает и населяет в основном мелководную зону вдоль побережья на удалении нескольких десятков километров от устьев рек. Здесь кунджа, которая еще не созрела или пропускает нерест, может задерживаться до глубокой осени. Анадромная миграция начинается в первой декаде июля и длится до конца сентября. Нерест, в основном, происходит в августе–сентябре. После него часть кунджи остается в реках, другая может скатываться в сентябре в эстуарии и в опресненную зону побережья.

У проходной кунджи максимальная продолжительность жизни до 14+ лет; это меньше, чем у жилой — 17+ лет. В выборках из р. Яма насчитывается 16 возрастных групп по общему возрасту и 45 — по возрасту, дифференцированному на «речные» и «морские» годы. У озерно-речной кунджи из оз. Чукча (бассейн р. Тауй), жизненный цикл которой сходен с проходной, число возрастных групп по дифференцированному возрасту составляет 24, а теоретически вдвое больше — 49. Тем не менее в популяциях проходной кунджи преобладают рыбы обычно немногих — двух-трех возрастных групп (Черешнев и др., 2002).

Наиболее крупных размеров достигает проходная кунджа — до 100–120 см и массой до 15 кг. Жилая кунджа, при одинаковом с проходной возрасте, имеет существенно меньшие длину и массу тела; разница по массе тела может достигать 2–3 раза. Среди проходных популяций наиболее крупными размерами обладает кунджа из рек Иня (до 75.5 см и 4.85 кг) и Тауй (до 76 см и 4.20 кг) (Черешнев и др., 2002).

В целом жилая кунджа созревает в несколько более раннем возрасте, чем проходная. В р. Пенжина она становится половозрелой в 5+–7+ лет, в р. Парень — в 5+–6+ лет, в оз. Чукча — в 4+ лет. Проходная кунджа впервые созревает в возрасте от 5+ до 10+ лет после 2–7 выходов в море, но самцы созревают, по-видимому, на 1–2 года раньше (Волобуев и др., 1985; Волобуев, 1987; Гудков, 1991; Черешнев и др., 2002).

Абсолютная плодовитость жилой кунджи существенно ниже, чем проходной. Пределы колебаний у первой составляют 510–1956 (колебания средних значений 870–1442), у второй — 948–6655 (2001–2308) шт.

икринок. Плодовитость кунджи обеих форм увеличивается с размером рыб (Волобуев, 1987). Небольшое число особей пропускает нерест и нерестится не ежегодно (Волобуев и др., 1985; Гудков, 1991; Черешнев и др., 2002).

До последнего времени в литературе не было каких-либо данных о нересте и нерестилищах кунджи, несмотря на то, что еще в сентябре 1977 г. О.Ф. Гриценко (2002) изучал его в реках Ударница и Айруп на о-ве Сахалин.

Производители кунджи устраивают гнезда преимущественно в местах переходов плесов в перекаты — там, где усиливается проникновение в грунт поверхностного стока. Однако некоторая часть гнезд расположена на пологих склонах глубоких плесов, в местах с замедленным течением. Площадь нерестовых бугров колебалась, в зависимости от размеров самок, от 0.12 до 1.3 м<sup>2</sup>. Глубина их расположения на стрежне реки — 0.2–0.4 м, на плесах — 0.5–0.6 м. Глубина закладки икры в грунт 10–25 см. Часть бугров, находящихся на стрежне, устроена на месте бугров горбуши (Гриценко, 2002).

Как и голец, кунджа является эврифагом, с большой легкостью переходящим в отдельные периоды жизни на хищничество (Савваитова, 1964; Гриценко, 1969b; Рухлов, 1969a; Андреев, Дулепова, 1971; Волобуев, Никулин, 1975; Гриценко, Чуриков, 1977; Волобуев и др., 1985; Волобуев, 1987; Гудков, 1991; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002).

В реках о-ва Сахалин и на Южных Курильских островах молодь кунджи в летние месяцы в реках потребляет донных беспозвоночных и воздушных насекомых. Но в период нереста тихоокеанских лососей она переходит на питание их икрой, а в период ската молоди кеты и горбуши в ряде случаев поедает ее в значительных количествах (Рухлов, 1969; Андреев, Дулепова, 1971; Хоревин и др., 1981; Гриценко и др., 1987; Гриценко, 2002).

Взрослая кунджа в морском прибрежье потребляет в основном рыбную пищу, доля которой достигает 74–99% по массе и 94–95% по частоте встречаемости. В прибрежье Тауйской губы основное место в пищевом рационе кунджи занимают рыбы — навага, корюшка, молодь сельди, люмпенусов, песчанки. Молодь лососей (кеты и горбуши) встречается редко и в небольших количествах. Размер пищевых компонентов прямо зависит от размеров хищника (Волобуев, Никулин, 1975; Волобуев, 1987; Гудков, 1991; Черешнев и др., 2002).

В реках северо-востока России кунджа слабо изучена, особенно на Камчатке (Черешнев и др., 2002).

### Кунджа р. Камчатка

**Биологическая характеристика.** Кунджа р. Камчатка в имеющихся у И.В. Тиллера материалах за 1996 и 2003 гг. представлена проходной формой. Максимальный возраст в уловах составляет 12+ лет. Модальными возрастными группами являются рыбы возраста 7+–10+ лет (табл. 172). К сожалению, небольшой объем материала не позволяет достоверно оценить возрастную структуру уловов кунджи.

К 12+ годам проходная кунджа бассейна р. Камчатка достигает довольно внушительных размеров и массы (табл. 173). Несмотря на близкие размеры, масса тела кунджи в 2002 г. была значительно меньше по сравнению с 1996 г.

В половой структуре в имеющихся материалах за 1996 и 2003 гг. отмечается преобладание самок (56%), что обычно характерно для рода *Salvelinus*.

**Размножение.** Данные о размножении и о нерестилищах кунджи в бассейне р. Камчатка до настоящего времени полностью отсутствуют. Можно только предполагать, что в характеристике нерестилищ кунджи р. Камчатка должны быть некоторые отличия от таковых о-ва Сахалин (Гриценко, 2002) — в связи с тем, что эти районы отличаются геологическими и гидрологическими особенностями, а длина притоков бассейна р. Камчатка часто значительно протяженнее, чем рек на о-ве Сахалин.

Таблица 172. Возрастной состав кунджи р. Камчатка из уловов ставных морских неводов в 1996, 2003 гг. (без дифференциации на «речные» и «морские» годы), %

Год	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	Число рыб
1996	4.7	9.3	4.7	16.3	16.3	20.9	23.2	2.3	2.3	43
2003	–	–	51.6	31.3	12.5	3.1	1.5	–	–	64

Таблица 173. Длина и масса тела кунджи р. Камчатка из уловов ставных морских неводов в 1996, 2003 гг. (без дифференциации на «речные» и «морские» годы)

Год	Показатели	Возраст								
		4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
1996	Длина, см	18.1	26.8	31.0	41.6	45.1	54.5	62.6	53.0	68.0
	Масса, кг	0.05	0.21	0.31	0.88	1.15	2.37	3.54	1.70	4.80
	Число рыб	2	4	2	7	7	9	10	1	1
2003	Длина, см	–	–	34.9	39.5	46.8	55.3	56.0	–	–
	Масса, кг	–	–	0.33	0.49	0.87	1.88	1.45	–	–
	Число рыб	–	–	33	20	8	2	1	–	–

**Рост молоди.** Наблюдений о росте молоди кунджи в первые годы жизни в бассейне р. Камчатка нет. Оценка темпа роста по методу обратных расчислений, проведенная И.В. Тиллером, показала, что прирост за первый год жизни составляет 3.3–6.8 см; максимальный ежегодный прирост не превышает 6.8 см (табл. 174).

**Питание.** Данных по спектру и характеру питания кунджи р. Камчатка нет.

**Зараженность паразитами.** Паразитофауна кунджи изучалась в трех пунктах бассейна р. Камчатка: оз. Азабачье, оз. Ушковское и в р. Николка (Коновалов, 1971). Среди обнаруженных у кунджи паразитов нет ни одного специфичного для этого вида. Все они встречаются у многих видов лососевых. Отсутствие морских паразитов позволяет считать, что исследованные особи кунджи из названных районов не мигрировали в море. Находка у рыбы, выловленной в устье протоки Азабачья, морского паразита *Derogenes varicus* заставляет предполагать (Коновалов, 1971), что часть кунджи нижнего течения реки проводит какое-то время в море или, вернее, в эстуарии. То обстоятельство, что у кунджи р. Камчатка не обнаружены многие морские паразиты, заносимые проходными рыбами в пресные воды, и в частности *Anisakis* sp. larva, свидетельствует о существовании, помимо проходной, вероятно, пресноводной (жилой) формы кунджи (Коновалов, 1971).

Интересно отметить, что, в свою очередь, кунджа из каждого из этих трех участков реки отличается по составу паразитов и степени инвазии (Коновалов, 1971). Кунджа из оз. Азабачье сильно заражена *Tetraonchus alaskensis*, плероцеркоидами *Diphyllobothrium* sp., *Crepidostomum farionis*, *Neoechinorhynchus rutili* и *Metechinorhynchus salmonis*, в то время как кунджа оз. Ушковское и р. Николка заражена слабо либо совсем не инвазирована этими паразитами. С другой стороны, реофильным паразитом *Cucullanus truttae* сильно заражена кунджа р. Николка, несколько слабее — оз. Ушковское и совсем слабо — оз. Азабачье. Примечательно полное отсутствие у кунджи р. Николка плероцеркоидов *Diphyllobothrium* sp., чем она отличается от кунджи других участков. По-видимому, она не заходит в озера, где не питается зараженной молодью нерки. Приведенные различия в паразитофауне свидетельствуют об отсутствии смешения рыб отдельных участков р. Камчатка и протяженных миграций даже в пределах бассейна этой реки. Не исключено, что кунджа склонна образовывать здесь более или менее изолированные популяции даже в пределах бассейна одной реки (Коновалов, 1971).

У проходной кунджи из р. Пенжина были обнаружены как морские, так и пресноводные паразиты. Несмотря на небольшое число вскрытий, у кунджи этой реки имелся морской паразит *Anisakis* sp., который служит хорошим показателем пребывания в морской воде и который не был найден у исследованных экземпляров жилой формы кунджи р. Камчатка (Коновалов, 1971).

У проходной кунджи из р. Камчатка отмечены следующие группы паразитов (Буторина и др., 1980): морские — *Nybelinia surmenicola*, *Pelichnibothrium speciosum*, *Scolex pleuronectic*, *Nemiurus lewinsi*, *Brachyphallus crenatus*, *Genarches mulleri*, *Derogenes varicus*, *Contracaecum aduncum*, *Porrocaecum* sp., *Anisakis* sp., *Echinorhynchus gadi*, *Bolbosoma caenoforme*; эстуарные — *Eubothrium crassum*, *Diplocotyle olrikii*, *Metechinorhynchus salmonis*; пресноводные — *Tetraonchus alaskensis*, *Eubothrium salvelini*, *Gyathocephalus truncates*, *Proteocephalus exiguus*, *Diphyllobothrium* sp., *Crepidostomum farionis*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Cystidicola farionis*, *Cucullanus truttae*, *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Philonema oncorhynchi*, *Neoechinorhynchus rutili*, *N. crassus*; т. е. всего 28 видов. У жилой кунджи из бассейна р. Камчатка отмечено 10 видов паразитов: 9 — только пресноводных и 1 — эстуарный, встречающийся также у проходной формы, но полностью отсутствующий у морской (Буторина и др., 1980).

**Численность и промысел.** Промыслом проходная кунджа р. Камчатка используется слабо — только в качестве прилова при добыче тихоокеанских лососей. Статистика вылова кунджи не ведется. В 1960–1980 гг. Усть-Камчатский РКЗ иногда выпускал небольшие партии натуральных лососевых консервов «Дальневосточный лосось (кунджа)».

Таблица 174. Длина тела кунджи р. Камчатка по расчисленным данным материалов 1996, 2003 гг. (без дифференциации на «речные» и «морские» годы), см

Возраст	Год роста										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	+
4+	3.3	6.7	11.1	15.6	—	—	—	—	—	—	17.1
5+	4.8	10.8	16.0	21.7	27.3	—	—	—	—	—	28.6
6+	4.4	10.2	17.0	22.9	29.3	35.0	—	—	—	—	—
7+	4.7	10.2	16.1	21.8	27.5	33.5	38.8	—	—	—	43.0
8+	4.7	9.9	16.7	23.5	29.2	35.0	41.3	47.0	—	—	—
9+	6.8	11.4	18.3	24.0	32.6	38.3	43.4	49.1	54.3	—	56.0
10+	5.6	10.4	15.3	22.0	28.0	34.7	41.3	47.3	53.3	60.0	64.0

## 5.9. СЕМЕЙСТВО GADIDAE — ТРЕСКОВЫЕ

На подбородке обычно имеется усик. Спинных плавников 1, 2 или 3, анальных — 1 или 2. Плавательный пузырь с рожкообразными выростами. За исключением налима, все рыбы морские (Берг, 1949а; Лебедев и др., 1969; Моисеев и др., 1981).

### 5.9.1. ДАЛЬНЕВОСТОЧНАЯ (ТИХООКЕАНСКАЯ) НАВАГА

*Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810)

**Характерные признаки.** Отличается от наваги *Eleginus navaga*, распространенной в Баренцевом, Белом и Карском морях, слабыми вздутиями на концах поперечных отростков позвонков и меньшим числом жаберных тычинок (20–23). Окраска грязновато-зеленовато-серая. Спина темно-оливковая, бока сверху серебристо-фиолетового оттенка, ниже желтоватого. Брюхо серебристо-белое. На спине и по бокам неясные темные пятна. Длина до 53 см, обычно 20–36 см, масса тела до 1100 г (Берг, 1949а; Лебедев и др., 1969).

**Распространение.** Широко распространена в северной части Тихого океана: от Желтого до Чукотского морей вдоль азиатского побережья и далее к югу до залива Пюджет Саунд вдоль американского побережья (Семененко, 1965; Сафронов, 1986; Новикова, 2002).

**Образ жизни и биология.** Дальневосточная навага — прибрежная стайная рыба, относится к амфибореальному виду (Семененко, 1970). На Камчатском шельфе обитают две достаточно крупные популяции наваги — западно-камчатская и западно-берингоморская (корфо-карагинская) (Шевчук, 2001; Новикова, 2002).

Западно-берингоморская навага осенью и зимой заходит в заливы, солоноватые лагуны, предустьевые и устьевые пространства рек. Летом, с потеплением воды, отходит в прибрежье на большую глубину. Сезонные миграции западно-камчатской наваги имеют иной характер: осенью по мере охлаждения прибрежных вод навага отходит на большие глубины; ее зимовальные скопления локализуются на глубинах от 100 до 300 м. По мере прогрева шельфовых вод навага начинает концентрироваться на мелководье, где интенсивно питается (Богаевский, 1951; Покровская, 1960; Новикова, 2002).

По неопубликованным данным А.Ф. Толстяка (Шевчук, 2001), популяция наваги, обитающая в западной части Берингова моря, образует мелкие локальные группировки с определенными местами обитания. В этом районе навага встречается в уловах в возрасте до 9–11+ лет. Основу популяции ежегодно составляют рыбы трех–четырёх поколений от 2+ до 5+ лет.

Средний возраст западно-берингоморской наваги сравнительно небольшой — 2.9–4.4 года, и его динамика в многолетнем аспекте соответствует таковой средних размеров рыб. Длина тела особей колеблется от 15 до 47 см (средняя многолетняя 28.3 см), но наиболее часто встречаются рыбы размером 21–35 см. Наибольший прирост наваги западной части Берингова моря происходит на первом году жизни, на втором году в среднем он снижается в два раза, в дальнейшем уменьшение годовых приростов происходит более сглаженно. Вероятно, такой характер роста связан с половым созреванием, которое начинается у большинства рыб в возрасте 2+ лет. Пределы колебания массы тела у самок больше, чем у самцов. Учитывая высокую степень эксплуатации этой популяции (промысловая смертность, по многолетним данным, колеблется от 49 до 60%), можно полагать, что процессы метаболизма вследствие пониженной плотности популяции протекают у обоих полов одинаково (Шевчук, 2001).

Многолетние исследования Л.И. Семененко (1970), С.Н. Сафронова (1981) и А.Ф. Толстяка показывают, что в целом в популяциях наваги соотношение полов близко 1:1, хотя самцов в отдельные годы может наблюдаться и меньше, чем самок. В поколениях как высокой, так и низкой численности распределение полов по возрастным группам идентично среднему многолетнему. Наиболее старые рыбы представлены в основном самками (Шевчук, 2001).

Плодовитость наваги связана с достижением определенной длины и возраста в зависимости от района обитания. Как и у большинства видов рыб, самцы западно-берингоморской наваги созревают несколько раньше самок (при длине 28 см), и темп созревания у них выше. Массовое созревание самцов и самок наступает при размерах 26–28 см, что соответствует возрасту 2+–3+ лет. Индивидуальная абсолютная плодовитость наваги западной части Берингова моря колеблется в очень широком диапазоне — от 17.5 до 265.5 тыс. шт. икринок при средней многолетней 79.5 тыс. шт. (Шевчук, 2001).

Некоторые авторы считают (Покровская, 1960; Анухина, 1962; Семененко, 1970), что одним из факторов, определяющих плодовитость наваги, являются условия нагула предшествующего года. Чем год теплее, тем лучше растет навага, бывает более упитана и поэтому на нерест в последующие годы приходит высокоплодовитой.

В период нереста навага восточного побережья Камчатки держится на песчано-галечных местах с глубинами от двух до десяти метров с сильными приливно-отливными течениями. Икру мечет на чистый песчаный грунт, где она свободно лежит на песке. В северо-восточной части Охотского моря нерест наваги происходит на глубине от 100 до 200 м (Богаевский, 1951; Борец, 1997; Новикова, 2002).

Нерест наваги начинается в середине января. Пик приходится на конец января – начало февраля. Нерест протекает при отрицательной температуре воды — от  $-0.2^{\circ}\text{C}$  до  $-1.8^{\circ}\text{C}$ . В преднерестовый и посленерестовый периоды она размещается на участках с почти нормальной морской соленостью и на заметно опресненных участках. В период же нереста навага концентрируется только там, где соленость окружающих вод колеблется от 24 до  $33\text{‰}$ . Выклев личинок происходит в конце апреля или в мае, незадолго до начала прогрева прибрежных вод, а в мае–июне личинки переходят на активное питание (Богаевский, 1951; Шевчук, 2001; Новикова, 2002).

Качественный состав пищи дальневосточной наваги весьма разнообразен. Младшие возрастные группы наваги по характеру питания следует считать зоопланктофагами, а более старшие — зообентофагами (Семененко, 1970).

По данным Л.И. Семененко (1970), А.М. Токранова и А.Ф. Толстяка (1990), спектр питания наваги включает более 70 видов различных мелких бентических, некто-бентических и планктонных организмов; он зависит от возраста рыб, района и места их обитания. Так, в зимний период, наряду с икрой, в составе пищи наваги в заливах юго-западной части Берингова моря существенную роль играют десятиногие раки, многощетинковые черви и рыбы. После нереста интенсивность питания особей возрастает. В период нагула увеличивается доля бокоплавов и кумовых раков, а многощетинковых червей, десятиногих раков и рыб — сокращается (Шевчук, 2001).

У наваги хорошо выражены возрастные изменения состава пищи. В зимнее время основным объектом у рыб размером 20–30 см является собственная икра (45–80% по массе), у особей наваги длиной более 30–40 см — десятиногие раки (до 26–33% по массе). В летние месяцы в заливах Берингова моря значение бокоплавов, многощетинковых червей и рыб с увеличением размеров наваги сокращается, а десятиногих и кумовых раков — возрастает (Токранов, Толстяк, 1990; Шевчук, 2001).

В целом, в питании западнокамчатской наваги существенную роль играют три группы ракообразных — Amphipoda, Decapoda, Cumacea — и в меньшей степени многощетинковые черви, рыба и икра собственного вида (Шевчук, 2001).

В прибрежных водах дальневосточных морей навага издавна служила объектом промысла. Доля ее в общем вылове невелика. До середины 1990-х гг. осуществлялся специализированный промысел наваги вентерями с установлением ледяного покрова в период нереста. С 1995 г. уловы наваги сократились, так как она добывается только в виде прилова при специализированном промысле трески, минтая, камбал. В период 1993–1997 гг. ее вылов колебался от 5.0 тыс. т (1993 г.) до 0.29 тыс. т (1997 г.). В некоторых районах, к которым относится и западная часть Берингова моря, навага является единственным видом добычи национальных рыболовческих колхозов в межпутинный зимний период (Шевчук, 2001; Новикова, 2002).

### ***Навага Камчатского залива (оз. Нерпичье)***

Относится к одному из малоисследованных видов рыб, размножающихся в бассейне р. Камчатка. Первые исследования наваги в оз. Нерпичье КамчатНИРО были начаты только зимой 2001–2002 гг., хотя многие годы сотрудники Севвострыбвода (Камчатрыбвода) проводили изучение биологических показателей наваги этого водоема (табл. 175). Многие годы рекомендации по вылову наваги оз. Нерпичье КамчатНИРО выдавал методом экспертной оценки, без учета показателей уловов и биостатистических характеристик рыб.

Таблица 175. Средние биологические показатели наваги оз. Нерпичье в 1990–2002 гг. (по: Жолудев, 1994, 1998, 2001, 2002)

Год	Средняя длина тела, см	Средняя масса тела, г	Соотношение полов, самка/самец
1990	24.2	161	1.0 : 1.2
1991	27.0	229	1.0 : 1.0
1992	24.2	152	1.0 : 1.2
1993	22.9	124	1.0 : 1.0
1994	25.2**	187	1.0 : 1.2
1995	24.6	168	1.0 : 2.0
1996	25.2	168	1.0 : 1.3
1997	25.5	182	1.0 : 1.2
1998	24.2	153	1.0 : 0.9
1999	24.3	155	1.0 : 1.1
2000	23.3	136	1.0 : 1.3
2001	23.4	151	1.0 : 1.2
2002	22.9*	130	Н.д.

\* Сети ставные, ячея 24–26 мм, зима; \*\* — вентерь, ячея 20 мм (зима); в остальных случаях материалы собраны удебными орудиями лова (на поддев). Н.д. — нет данных.

В зимний период 2001–2002 гг. материалы по наваге были собраны вентерем на глубине 3 м, установленном в сужении озерных вод на стыке озер Нерпичье и Култушное (на западном берегу).

Краткое описание работы вентеря выглядит следующим образом (рис. 101): рыба, двигаясь вдоль берега, встречает на своем пути оттянутое от линии берега сетное крыло (500 м) (1) и попадает во двор (2), который состоит из открылков (7) длиной 8 м, рамы и козырька. В используемом вентере было два двора (отливной и приливной), установленных по обе стороны крыла. Из двора рыба направляется в бочку и удерживается в ней воронкообразными усынками. Выборка вентеря осуществляется через рабочую майну (3) с помощью «рабочего» каната (6), а по ее окончании вентерь затягивается под лед «затяжным» канатом (5). Кроме основного крыла, от двора вглубь водоема может устанавливаться дополнительное (8), в данном случае его длина была 200 м. В большинстве случаев для ловли наваги и корюшки используются так называемые «кательные» вентери, в которых бочка (4) расправляется обручами (кателями). К бочке пришивается кутец, служащий для накопления уловов (Доценко, 2002).

С сезонным охлаждением и осолонением вод оз. Нерпичье дальневосточная навага начинает заходить из Камчатского залива в озеро на нерест. Созревание половых продуктов заканчивается в декабре, а пик нереста, который длится около 20 дней, приходится на середину января – начало февраля. Для дальневосточной наваги это время является периодом репродуктивной активности, во время которого рыбы образуют нерестовые скопления, характеризующиеся промысловой значимостью (Доценко, 2002).

Все проанализированные экземпляры наваги в период исследований с 18 по 30 января 2002 г. имели пятую стадию зрелости половых продуктов (были текучими). Для этого времени характерны максимальные уловы. Начиная с 31 января, произошло резкое снижение уловов, что свидетельствует о приближении окончания нереста, т. к. после него навага держится разреженно и не образует плотных скоплений вдоль берега (в районе постановки вентеря). В целом суточные уловы наваги вентерем за сутки изменялись от 1200 кг (в середине января) до 13 кг (в начале февраля), в среднем составляя 328.0 кг (1344 шт.) в сутки (Доценко, 2002).

Соотношение самцов и самок наваги в уловах вентеря было 2.0:1.0. Длина тела рыб изменялась от 20.2 до 47.0 см, при средней — 29.42 см. Средняя масса тела наваги составила 232.5 г и изменялась от 67 до 544 г. (n = 200 экз.).

Анализ показал, что в материалах из вентерных уловов у наваги оз. Нерпичье в январе–феврале 2002 гг. прослеживаются две хорошо выраженные модальные размерные группы рыб длиной 25–28 см (3–4-годовики) и 30–34 см (6–8-годовики), что говорит о наличии высокоурожайных поколений старших возрастных групп и вступлении в промысел многочисленного поколения (Доценко, 2002).

В уловах, собранных жаберными сетями в предыдущий сезон лова (зимой 2001–2001 гг.), не наблюдается наличие двух размерных групп, что, вероятно, является следствием селективности сетей: длина рыб колебалась от 24 до 34 см, модальные размеры составляли 27–29 см (Доценко, 2002).

Приведенный пример свидетельствует о том, что в будущем для анализа межгодовых показателей популяции наваги оз. Нерпичье необходимо использовать материалы, собранные только вентерем. Материалы, собранные жаберными сетями и удебными орудиями лова (табл. 175), вряд ли будут отражать истинную ситуацию, наблюдающуюся в водоеме, как по длине и массе тела, так и по соотношению полов.

Существует предположение (Доценко, 2002), что тихоокеанская корюшка в пик нереста наваги вытесняется последней от берега, т. к. при снижении уловов наваги отмечали увеличение уловов корюшки.

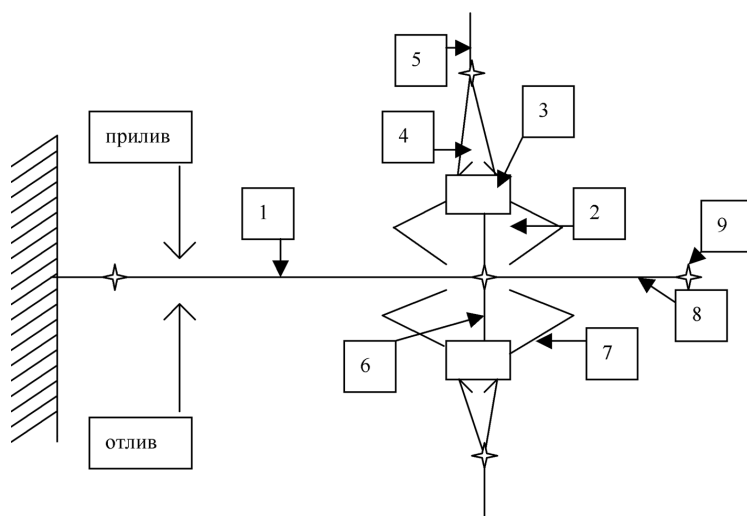


Рис. 101. Схема постановки вентеря: 1 — сетное крыло, 2 — двор, 3 — рабочая майна, 4 — бочка, 5 — затяжной канат, 6 — рабочий канат, 7 — открылок, 8 — дополнительное крыло, 9 — якорь.

Основу уловов вентером в оз. Нерпичье в зиму 2001–2002 гг. составили навага и в значительно меньшей степени — тихоокеанская корюшка (табл. 176).

К сожалению, после исследований, проведенных в зиму 2001–2002 гг., работы в оз. Нерпичье КамчатНИРО прекратил.

Данные о вылове наваги усть-камчатскими рыбаками представлены в табл. 177. Обращает на себя внимание, что уловы наваги в этом районе в период 1993–2002 гг. заметно снизились, что связано как со снижением объемов (прекращением) добычи рыб прибрежного комплекса в Камчатском заливе МРСами, где навага добывалась как прилов, так и, вероятно, неполной статистикой вылова.

Очень показателен, относительно неполной статистики вылова, в этом отношении 2002 г., когда, по данным Л.И. Жолудева (2002), добыли всего 2.0 т наваги (табл. 177), а по материалам В.С. Доценко (2002), в некоторые сутки уловы в вентере достигали в сутки до 1.2 т, при средних суточных уловах за сезон 0.328 т (табл. 176).

Таблица 176. Видовой состав и средние показатели уловов в оз. Нерпичье вентером за сутки в зиму 2001–2002 гг. (по: Доценко, 2002)

Вид	Средний улов, шт.	Средний улов, кг
Дальневосточная навага	1344	328.0
Тихоокеанская корюшка	183	20.6
Тихоокеанская сельдь	10.2	–
Звездчатая камбала	4.5	–
Голец	1.87	–

Таблица 177. Вылов дальневосточной наваги в Камчатском заливе и в бассейне р. Камчатка (оз. Нерпичье, Второзаводские протоки) в 1984–2002 гг. (по: Жолудев, 1994, 1998, 2002), т

Год	Вылов	Год	Вылов	Год	Вылов	Год	Вылов
1984	348.0	1989	135.3	1994	50.4	1999	13.1
1985	145.0	1990	226.1	1995	65.2	2000	3.4
1986	140.4	1991	252.6	1996	69.1	2001	2.7
1987	222.0	1992	142.3	1997	25.6	2002	2.0
1988	135.0	1993	98.5	1998	27.4	2003	Н. д.

Примечание. В 1984–1992 гг. промысел наваги осуществляли как в Камчатском заливе МРСами, так и в бассейне оз. Нерпичье и Второзаводских протоках; в 1993–2002 г. промысел осуществляли только в бассейне оз. Нерпичье и Второзаводских протоках. Н. д. — нет данных.

## ГЛАВА 5.10. СЕМЕЙСТВО GASTEROSTEIDAE — КОЛЮШКОВЫЕ

Не являясь важным объектом промысла, колюшковые рыбы семейства Gasterosteidae, широко распространенные в морских и пресных водах Евразии и Северной Америки, обладают рядом особенностей, которые делают их достойными особого внимания этологов, физиологов, экологов, генетиков и эволюционистов. Семейство Gasterosteidae характеризуется большим морфологическим разнообразием, и ряд видов, входящих в него, населяет разнообразные биотопы, подвергаясь различным направлениям отбора в пределах одного водоема или одного бассейна, что дает возможность эффективно исследовать механизмы отбора, генетическую дифференциацию популяций и т. д. В 1980 г. библиография по колюшковым рыбам составляла более 2000 публикаций (Зюганов, 1991).

Учитывая резко возросшее число научных печатных изданий за последние 20 лет, можно полагать, что в настоящее время библиография по колюшковым рыбам значительно возросла.

Безусловно, наиболее изученным видом среди всех представителей семейства Gasterosteidae является трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* complex (на нее приходится свыше 80% публикаций). Этот вид привлек внимание зоологов едва ли не больше, чем любой другой вид мировой ихтиофауны (Зюганов, 1991). Но изученность девятиглай колюшки рода *Pungitius*, если судить по библиографии, приведенной в монографии В.В. Зюганова (1991), также достаточно высока.

Колюшки родов *Gasterosteus* и *Pungitius* являются «трудными» с точки зрения систематики и «биологической концепции» вида, поскольку одни и те же фенотипически различные формы в одних местах ведут себя как виды, а в других — свободно скрещиваются и ведут себя как внутривидовые группировки.

У колюшковых рыб колючки имеют в целом три важных функции: защитный механизм от хищных рыб, сигнальная роль для полового партнера и сигнальная роль для конспецифичных конкурентов при охране потомства.

В отличие от большинства костистых рыб, у колюшковых рыб нет чешуи, а тело покрыто боковыми костными пластинами (щитками) — гомологом дермальных костей (Penczak, 1961). Число, форма и характер расположения этих пластин на теле обнаруживает значительную изменчивость как между разными видами колюшковых, так и внутри некоторых видов, входящих в семейство. Исследования этой изменчивости формируют один из главных разделов эволюционной биологии колюшковых рыб (Зюганов, 1983а, 1988а, 1991).

Если пластины на теле у колюшковых рыб — плоские структуры, то на хвостовом стебле у ряда видов они имеют сильно выраженный гребень на каждой пластине. Пластины на хвостовом стебле сливаются друг с другом, и гребни образуют киль, расположенный в дорсовентральной области. Боковые пластины и киль — это билатеральные признаки (Зюганов, 1983а, 1988а, 1991).

Все разнообразие морфологических вариантов по числу боковых костных пластин в родах *Gasterosteus* и *Pungitius*, по существу, можно свести к 8 основным типам. Имеются 4 градации признака «пластины на теле»: 1) пластины полностью покрывают тело (20–30, чаще 25–27), 2) пластины частично покрывают тело (10–20, чаще 12–15), 3) пластин на теле мало (2–10, чаще 5–7), 4) пластин на теле нет (0). Это не условно выделяемые градации с плавным непрерывным переходом друг в друга, а реально существующие дискретные варианты в природных популяциях. Имеются также две градации признака «киль на хвостовом стебле»: 1) киль есть, 2) килля нет. Таким образом (табл. 178), все возможные сочетания 4 градаций пластин на теле и 2 градаций килля дают 8 возможных фенотипов (= морф) у *Gasterosteus* и *Pungitius* (Зюганов, 1983а, 1988а, 1991).

У трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* наиболее полно реализованы 4 фенотипа: 1(a) — *trachurus*, 2(a) — *semiarmatus*, 3(b) — *leiurus*, 4(b) — *hologimna*. Остальные фенотипы встречаются намного реже (табл. 178), а один фенотип — 4(a) — даже не найден в природных популяциях и никогда не выщеплялся в экспериментах по скрещиванию разных морф (Зюганов, 1983а, 1988а, 1991).

В роде *Pungitius* реализованы все 8 фенотипов (табл. 178), причем в отличие от *G. aculeatus* каждый фенотип имеет достаточно широкую распространенность. Тем не менее самое ограниченное распространение имеет фенотип 2(a) (*semiarmatus*), встречающийся лишь в гибридных зонах интрогрессии между *P. sinensis* и *P. pungitius* в Японии на о-вах Хонсю, Хоккайдо и в России на о-ве Сахалин (Зюганов, 1991). Вид *P. sinensis* имеет фенотип 1(a) (обширный ареал на Дальнем Востоке от Кореи до Камчатки). Форма *P. platygaster* имеет фенотип 1(b) (бассейны Черного и Каспийского морей). Форма *P. platygaster aralensis* имеет фенотип 2(b) (бассейн Аральского моря). Фенотип 3(a) представлен видами *P. pungitius* (обширный циркумполярный ареал в Евразии и Северной Америке) и *P. tumensis* (Сахалин и Хоккайдо); фенотип 3(b) — многими популяциями *P. alatygaster aralensis*; фенотип 4(a) — миссисипской формой *P. pungitius* (Северная Америка) и многими популяциями вида *P. tumensis*; фенотип 4(b) — формой *P. pungitius laevis* (Франция, Великобритания). Как можно видеть из вышеизложенного, в изменчивости по боковым пластинам между родами *Gasterosteus* и *Pungitius* наблюдается поразительный параллелизм (Зюганов, 1983а, 1988а, 1991).

В последние годы запасы многих промысловых рыб находятся в напряженном состоянии и одновременно наблюдается повышение численности малоценных рыб, к которым относятся колюшки, начинающие, видимо, использовать освободившиеся ниши. К другим факторам, способствующим успеху увеличения численности колюшек, относится их устойчивость к загрязнению, эвригалинности, различного рода мелиоративным работам и ландшафтными перестройкам. Ихтиологи начинают призывать к увеличению интенсивности

Таблица 178. Параллелизм по числу и расположению боковых пластин между родами *Gasterosteus* и *Pungitius* (по: Зюганов, 1983а, 1991)

Пластины на теле	Киль	Род <i>Gasterosteus</i>	Род <i>Pungitius</i>
Много (1)	Есть (a)	<i>Trachurus</i> с килем	<i>P. sinensis</i>
Много (1)	Нет (b)	<i>Trachurus</i> без килля	<i>P. plagiaster</i>
Средне (2)	Есть (a)	<i>Semiarmatus</i> с килем	<i>P. sinensis</i> × <i>P. pungitius</i> (гибрид)
Средне (2)	Нет (b)	<i>Semiarmatus</i> без килля	<i>P. platygaster aralensis</i>
Мало (3)	Есть (a)	<i>Leiurus</i> с килем	<i>P. pungitius</i>
Мало (3)	Нет (b)	<i>Leiurus</i> без килля	<i>P. platygaster aralensis</i>
Нет (4)	Есть (a)	Не найден	<i>P. tumensis</i>
Нет (4)	Нет (b)	<i>Hologimna</i> <i>G. aculeatus williamsoni</i>	<i>P. laevis</i>



отлова колюшки, в первую очередь трехиглой, поскольку короткоцикловость, ранняя половозрелость, высокая воспроизводительная способность позволяют ей выдерживать интенсивные промысловые нагрузки. Таким образом, уже сейчас происходит превращение колюшки из сорной в настоящую промысловую рыбу, используемую для выработки высококачественного жира, кормовой муки и пасты. Колюшки также могут быть использованы как виды-индикаторы неблагоприятных воздействий на экосистемы (Зюганов, 1991).

### 5.10.1. ТРЕХИГЛАЯ КОЛЮШКА

*Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758)

**Характерные признаки.** Тело относительно высокое, сжато с боков. Хвостовой стебель короткий. Иногда есть киль, покрытый костными пластинами. Перед спинным плавником 3–4 колпачки, брюшные пластинки в виде колпачков. На боках тела иногда крупные костные пластинки. Рыло короткое. Хвостовой стебель тонкий, как правило, с килем. Зимой тело серебристо-белое, верх головы и спина синие, летом задняя часть головы и спина черновато-серые. Во время нереста у самцов глаза ярко-синие, низ головы и брюхо красные, у самок на спине темные поперечные ромбические пятна, бока медно-желтые. Длина тела до 110–120 мм, обычно 40–60 мм (Сабанеев, 1892, цит. по: Сабанеев, 1994; Берг, 1949b; Лебедев и др., 1969; Зюганов, 1991).

**Распространение.** Трехиглая колюшка имеет разорванный ареал в северной части Атлантического и Тихого океанов: в Европе от Белого моря, Новой Земли (70° с. ш.) и Кольского полуострова до Черного моря, встречается у берегов Гренландии, Исландии. В Северной Америке распространена от Гудзонова залива до Нью-Йорка и, возможно, Чезапикского залива и мыса Гаттерас (Берг, 1949b). Южная граница по атлантическому побережью Америки недостаточно хорошо определена (Bell, 1984). По тихоокеанскому побережью Северной Америки распространена от Аляски до Южной Калифорнии (южная граница морской формы 37° с. ш., а пресноводной — 32° с. ш.). По побережью Северного Ледовитого океана отсутствует как в Северной Америке, так и в Азии. В Восточной Азии трехиглая колюшка распространена от Берингова пролива на юг до Фузана (Корея) 36° 06' с. ш. и по побережью Японии на юг до о-ва Киушу (близ г. Нагасаки 32° 44' с. ш.) (Берг, 1949b; Miller, Habbs, 1969; Amaoka, Naruta, 1972; Scott, Crossman, 1973; Зюганов, 1991; Черешнев, 1996; Черешнев и др., 2001).

Между североазиатскими и североамериканскими популяциями нет разрыва, они связаны цепью популяций Алеутских и Командорских островов, простирающихся от Аляски до Камчатки. Таким образом, ареал трехиглой колюшки состоит из трех крупных блоков, не связанных между собой: европейского, атлантического американского и тихоокеанского азиатско-американского. В целом ареал ее ограничен широтами 32°–70° с. ш. (Зюганов, 1991).

**Образ жизни и биология.** По числу латеральных пластин на теле различают три морфы трехиглой колюшки: *trachurus* (непрерывный ряд из 20–30 пластин покрывает все тело, сливаясь с хвостовым килем); *semiarmatus* (10–20 пластин расположены в передней части тела, между ними и килем всегда имеется разрыв); *leiurus* (тело голое, только в его передней части имеется 3–8 пластин). В морях Палеарктики и Неарктики обитает форма, мигрирующая во время размножения в прибрежные участки и пресные воды. В пресноводных озерах встречаются мономорфные популяции всех трех морф, смешанные популяции трех морф или популяции, включающие только *leiurus* и *trachurus* (Hagen, 1967; Ziuganov, 1983; Зюганов, 1988a, 1991). Однако в малых изолированных озерах, где отсутствует иммиграция из моря, как правило, обитают мономорфные популяции (Берг, 1949b; Ziuganov, 1983).

Все виды колюшковых имеют небольшие размеры и являются короткоцикловыми рыбами. Поэтому трудно ожидать у колюшковых сложной возрастной структуры, что и наблюдается в действительности.

В аквариумных условиях трехиглых колюшек удавалось доводить до половой зрелости при хорошей обеспеченности пищей за 4 месяца (Van Mullem, 1967).

Обзор литературы, проведенный В.В. Зюгановым (1991), показал, что пресноводная форма *leiurus* вида *G. aculeatus* во Франции и Нидерландах живет только 1+ лет и погибает сразу же после нереста (Vertin, 1925); такая же картина с ней наблюдается в Южной Англии (Mann, 1971) и Бельгии (Heuts, 1947a). Другой исследователь (Craig-Bennet, 1931) заключил, что колюшка *leiurus* близ Кембриджа (Англия) начинает нереститься в возрасте 2+ лет и живет 3+ лет и более. Вундер (Wunder, 1930) заключил, что морская колюшка *trachurus* в Северном и Балтийском морях созревает лишь в возрасте 2+ лет. Однако Лейнер (Leiner, 1931a) нашел, что морская колюшка *trachurus* размножается в возрасте 1+ и может жить до 3+ лет. Вместе с тем другие исследователи (Van Mullem, Van der Vlugt, 1964) нашли, что морская колюшка *trachurus* у побережья Нидерландов живет 1+ лет и в большинстве случаев погибает после нереста.

По данным Ф.Б. Мухомедиарова (1966), морская морфа трехиглая колюшка *trachurus* Кандалакшского залива Белого моря живет до 4+–5+ лет, основу нерестового стада составляют особи 2+–3+ лет (85–99%). По данным Зюганова (1980), основу нерестового стада составляют рыбы 3+ и 4+ лет (80%). Особи возраста 1+ в нерестовом стаде отсутствуют (Мухомедиаров, 1966; Зюганов, 1980 — цит. по: Зюганов, 1991).

Норма реакции на факторы среды по предельному возрасту у морской и пресноводной форм трехиглой колюшки такова, что рыбы могут жить от 1+ до 5+ лет и первый нерест может иметь место в возрасте 1+ или 2+. Колюшки не созревают, пока не достигнут в длину 36–40 мм (Зюганов, 1991). Как отмечает этот автор, имеющиеся данные хорошо согласуются с концепцией Г.В. Никольского (1974а) о критической длине тела рыбы, при которой происходит ее созревание. Таким образом, возраст первого нереста зависит от темпа роста рыбы. Если эта критическая длина не достигается рыбой на следующее лето после рождения, то она начинает нереститься только через год.

В.В. Зюганов (1991) пишет, что до сих пор неясно: почему в некоторых популяциях наблюдается гибель всех или почти всех особей трехиглой колюшки после нереста. В этих популяциях предельный возраст определяется возрастом первого созревания. Возможно, адаптивное значение этой массовой гибели такое же, как и лососей рода *Oncorhynchus*: обильное развитие кормовых объектов на трупах родителей обеспечивает лучшее выживание потомству.

Плодовитость *G. aculeatus* Белого моря Ф.Б. Мухомедияров (1966) оценивает в среднем от 477–923 (в одной нерестовой порции — 324) икринок. А.И. Смирнов (1951) для *G. aculeatus* Черного моря оценивает максимальную плодовитость в 1400 икринок (учитывая все порции — всего 6).

Размножение колюшковых рыб — процесс сравнительно хорошо изученный, особенно у трехиглой колюшки. Из всех родов колюшковых только р. *Gasterosteus* строит гнездо на грунте, остальные — среди водных растений, хотя есть и исключение — две североамериканские популяции *P. pungitius* (Зюганов, 1991).

Ставшее классическим описание процесса постройки гнезда трехиглой колюшки приведено в работе Л.П. Сабанеева еще в 1892 г. (цит. по: Сабанеев, 1984).

За несколько дней до нереста самец трехиглой колюшки выбирает себе место на грунте и выкапывает ямку в нем. Вырыв ямку, самец набирает в рот мелких травинок или иногда растительного материала и выстилает этим материалом дно ямки, закрепляя и склеивая слизью этот материал. Затем воздвигаются боковые стены гнезда, наконец свод. После этого он приводит свое гнездо в порядок, придает ему более правильную форму, вытаскивает лишнее, расширяет переднее отверстие, выглаживает края его и вместе с тем старательно отгоняет водных насекомых и других рыб. Готовое гнездо имеет форму шара или почти шара и очень красиво, но у трехиглой колюшки большая его часть зарыта в ил, поэтому оно незаметно; только иногда, и то в мелкой светлой воде, можно различить небольшие возвышения до 10 см в диаметре (Сабанеев, 1892 — цит. по: Сабанеев, 1984).

Конечно, выше приведено классическое описание гнездостроения, но оно подвержено географической и средовой изменчивости внутри каждой формы (Зюганов, 1991).

Для нереста трехиглая колюшка выбирает наиболее мелководную зону водоемов. Гнезда расположены начиная с глубины 2–3 см и до 150 см, но основная масса гнезд располагается на глубине 25–50 см. Характерная особенность нерестовых биотопов — наличие укрытий (камни, коряги), но по этому признаку наблюдается большая изменчивость (Зюганов, 1991).

Во время нереста у трехиглой колюшки появляются поразительные межполовые различия между самцами и самками, хотя существенных вне периода размножения не наблюдается (у зрелых самок брюшко раздувается от икры, и раздутый участок становится более белым). По наблюдениям Е.М. Драпкина (1956), брачный наряд у самок появляется за несколько секунд до того момента, как она заходит в гнездо самца. На ней появляются следующие друг за другом от головы до хвоста крупные поперечные темные пятна ромбической формы. Основной фон, особенно жаберных крышек, отликает ярким металлическим блеском, какого нет у рыб в обычное время. После икрометания самки теряют этот наряд. Брачный наряд помогает самцу отличить самку, совершенно готовую к нересту, что является биологическим приспособлением вида, способствующим успеху нереста (Драпкин, 1956).

Однако наибольший интерес представляет брачная окраска самца. По Н.Ф. Золотницкому (1916 — цит. по: Зюганов, 1991), ко времени нереста цвета его становятся очень красивы. Спина принимает синеватые оттенки, тело отликает серебром, брюшко, губы, щеки и основания плавников переходят все в более и более красный цвет, а глаза принимают лазоревый или лилово-голубой цвет, какой не поддается никакому описанию. Окраска самца появляется задолго до нереста и сохраняется на время постройки гнезда, икрометания, ухода за развивающейся икрой и молодью, т. е. на весь нерестовый сезон (Зюганов, 1991).

Колюшки — порционно-нерестующие рыбы, поэтому их плодовитость складывается из двух компонент: одноразовой плодовитости и числа нерестов. Оба эти показателя положительно коррелируют с размерами самки — крупные продуцируют больше икры за один нерест и нерестятся большее число раз за сезон, чем мелкие, при одинаковой обеспеченности пищей.

Кладки икры у колюшковых рыб всех без исключения видов развиваются в гнезде под охраной самца. Кроме того, самец вентилирует в гнезде и убирает неоплодотворенные и погибшие икринки, а после выклева молодь в течение нескольких дней также находится под его защитой. В силу этого выживаемость икры у колюшковых рыб колеблется между 90 и 100%, что намного превышает аналогичный показатель у ряда

других костистых рыб, не имеющих заботы о потомстве (Зюганов, 1991).

При температуре 18–19°C вылупление эмбриона трехиглой колюшки происходит на 7–8 сутки после оплодотворения. В возрасте 5–6 суток после вылупления предличинка начинает переходить на активное питание, становясь личинкой. В последующие 8 дней личинки теряют личиночные признаки и принимают взрослую форму при длине 11 мм. Сроки вылупления и темпы развития трехиглой колюшки зависят от температуры воды: при 8°C вылупление происходит на 40-й день, а при 25°C — на 6-й. В эксперименте молодь трехиглой колюшки достигала длины 17 мм за 1 месяц после вылупления (Swarup, 1958). Таким образом, эмбриональное развитие *G. aculeatus* завершается быстро — в пределах 5–10 суток (Зюганов, 1991).

Колюшковые рыбы обитают в средних и северных широтах и подвергаются резкому влиянию сезонных изменений, поэтому размножение колюшковых должно быть приспособлено к ним. Это приспособление выражается в том, что созревание и вымет половых продуктов приурочены к одному сезону (весенне-летнему), в течение которого колюшки совершают несколько нерестов (Никольский, 1974а; Зюганов, 1991). Соответственно этому на созревание половых продуктов влияют три главных фактора: температура, продолжительность светового дня и обеспеченность пищей (Зюганов, 1991).

Рассмотрим онтогенез важного образования, являющегося таксономическим признаком у колюшковых — боковых костных пластин. У всех исследованных видов развитие пластин начинается, когда рыбы достигают длины тела 15 мм, и заканчивается при длине 35–40 мм. Однако если у девятииглой колюшки закладка пластин начинается с хвостового стебля и продолжается по направлению к голове, то у трехиглой колюшки формирование полного ряда пластин происходит иначе. Начинается одновременная закладка 4 пластин в передней части тела. От этих образований закладка продолжается и к передней и к задней части (по направлению к хвосту). На хвостовом стебле независимо появляется другой центр закладки (при длине тела рыбы 20 мм). Затем ряд пластин нарастает по направлению к переднему отделу тела и при длине рыб 40 мм пластины на теле и киле соединяются. Существование двух центров формирования пластин — это уникальный случай среди костистых рыб. Таким образом, морфа *trachurus* у трехиглой колюшки в индивидуальном развитии проходит последовательно стадии *hologimna*, *leiurus* и *semiarmatus* (Зюганов, 1991).

Колюшковые рыбы являются эврифагами, питающимися разнообразными кормами. Более того, несмотря на малые размеры, их можно, скорее, назвать хищными рыбами, поскольку колюшки охотятся за движущимися пищевыми объектами, ориентируясь главным образом с помощью зрения. Вылупившиеся предличинки едят инфузорий, а затем мелких ракообразных по мере роста (Зюганов, 1991).

Трехиглая колюшка относится к числу так называемых «сорных рыб», т. е. рыб, не имеющих промыслового значения. Однако она может служить ценным сырьем для выработки кормовой муки, технического и медицинского жира (Гербильский, Европейцева, 1945; Мухомедиаев, 1966).

### **Трехиглая колюшка бассейна р. Камчатка**

Трехиглая колюшка — широко распространенный компонент ихтиофауны озерных и текучих водоемов азиатского и американского побережий северной части Тихого океана.

По азиатскому побережью основную часть изученных популяций колюшки от Чукотки до юга Приморского края составляет *trachurus*. Морфа *leiurus* указана лишь для изолированных пресных водоемов Камчатки, Командорских и Курильских островов (Берг, 1949b; Потапова, 1972).

В бассейне р. Камчатка обнаружены две симпатрические морфы трехиглой колюшки: жилая малопластинковая — *leiurus* и проходная анадромная — *trachurus*. Жилая морфа трехиглой колюшки — *leiurus*, несмотря на симпатрическое распространение в ряде водоемов бассейна р. Камчатка, изолирована от особой проходной формы *trachurus*, о чем свидетельствует отсутствие в бассейне реки промежуточной морфы *semiarmatus* (Ziuganov et al., 1987; Зюганов, Бугаев, 1988; Зюганов, 1988а, 1991; Бугаев, 1992b, 1995).

Между ними имеются существенные морфологические различия по ряду признаков и в сроках нереста (Ziuganov et al., 1987; Бугаев, 1992b, 1995), что могло сначала объяснить отсутствие гибридизации — более холодоустойчивая *trachurus* нерестилась раньше. Однако интродукция обеих морф из оз. Азабачье в иные условия (экспериментальные пруды-карьеры Северной Карелии, где температура поверхностного слоя воды летом выше и световой день длиннее) привела к наложению сроков нереста, но не вызвала гибридизацию морф (Зюганов, Бугаев, 1988). Экспериментальное изучение репродуктивной изоляции между ними показало, что основным механизмом, прерывающим поток генов между двумя совокупностями, является этологическая прекопуляционная изоляция. Таким образом, в оз. Азабачье морфы *trachurus* и *leiurus* выступают как самостоятельные репродуктивно изолированные виды (Зюганов, Бугаев, 1988; Зюганов, 1988а, 1991).

Анализ дальнейшей судьбы трехиглой колюшки оз. Азабачье, завезенной в экспериментальные водоемы (карьеры) Карелии (Зюганов, Бугаев, 1988), очень интересен. Приведем результаты экспериментов В.В. Зюганова (1988b, 1991), где предпринята попытка на скрещиваемость морф *trachurus* и *leiurus* из бассейна Белого моря (где наблюдаются стар-

товые стадии генетической дифференциации) и морф *trachurus* и *leiurus* из бассейна р. Камчатка (где наблюдаются конечные стадии видообразования) (Зюганов, 1988b, 1991). Методом тестов на предпочтение половых партнеров между четырьмя совокупностями пытались выяснить: возможен ли принципиально обмен генами в многокомпонентной популяционной системе между двумя совокупностями через третью, даже если эти две группы жестко репродуктивно изолированы друг от друга. Критерием успешных спариваний являлось оплодотворение самцом икры самки в ходе брачного ритуала. Всего проведено 189 аквариумных опытов (Зюганов, 1988b).

Выяснилось, что камчатская морфа *leiurus* репродуктивно строго изолирована от симпатричной камчатской *trachurus* и от аллопатричной беломорской *leiurus*, т. е. по отношению к этим совокупностям она ведет себя как вид (Зюганов, 1988b, 1991). Однако от беломорской *trachurus* она репродуктивно не изолирована и способна к обмену генами с последней. В свою очередь, беломорская *trachurus* способна к обмену генами с камчатской *trachurus*, а та — с беломорской *leiurus* и т. д. Круг замкнулся.

Понятно, что уже в этой четырехкомпонентной системе, несмотря на то, что между некоторыми парами выявлена полная или почти полная репродуктивная изоляция, имеется принципиальная возможность обмена генами между двумя любыми совокупностями через какую-нибудь третью, даже если эти две между собой жестко изолированы. Важно подчеркнуть, что в такой системе имеется принципиальная возможность распространения генетического изменения части на все целое (Зюганов, 1988b, 1991).

Численность проходной трехиглой колюшки р. Камчатка подвержена большим изменениям. Массовые заходы этой рыбы в реку в начале июня 1909 г. отмечал П.Ю. Шмидт с соавторами (1916). Далее массовые ее вспышки достоверно отмечались в середине 1940-х гг. Последнее такое явление было отмечено с 1976–1977 гг. и продолжалось более 10 лет (Максимов, Долгов, 1983; Лагунов, 1985; Бугаев, 1992b, 2003, 2004b, наблюдения 1975–2004 гг.). Среди биологов существует широко известное общее мнение, что начиная с конца 1980-х гг. численность проходной колюшки р. Камчатка пошла на спад, но есть сведения (Жолудев, 1998), что в 1992–1993 гг. численность ее была достаточно высока, о чем свидетельствует ее промысел в эти годы.

По данным В.А. Максимова и В.А. Долгова (1983), заход трехиглой колюшки в р. Камчатка начинается с первой декады мая и продолжается в течение 30–50 дней. Пик захода приходится на 15–25 мая. Авторы указывают, что средняя плотность особей идущей на нерест колюшки вдоль берегов составляет 1000 экз./м<sup>2</sup>.

Более поздние исследования выявили (Бугаев, 1992b), что анадромная миграция *trachurus* в р. Камчатка более продолжительна — 5–6 месяцев — и начинается, вероятно, в тот период, когда река еще частично покрыта льдом. Об этом свидетельствует встречаемость в уловах особей проходной *trachurus* в конце апреля 1988 г. в устье р. Камчатка (вскрытие нижнего течения реки ото льда в том году произошло в первых числах мая). На обоснованность этого предположения указывает также и нахождение отдельных особей проходной трехиглой колюшки во II–III стадии зрелости в конце марта – начале апреля 1987–1988 гг. в лимнокрене оз. Ушковское, расположенном в 218 км выше устья р. Камчатка (наблюдения В.Ф. Бугаева).

Максимальные уловы на один замет невода в устье р. Камчатка в 1988 г. были отмечены с середины мая до середины июня, что, по-видимому, свидетельствует о пике интенсивности миграции проходной колюшки в данный период. Обращает на себя внимание тот факт, что в июне в близкие даты наблюдаются очень значительные колебания численности уловов на один замет невода. Изучение полового состава показало, что при высоких уловах существенно преобладали самки, при низких — самцы (в каждом случае оценка производилась по 100–200 экз.). В мае изучение полового состава не проводили (Бугаев, 1992b).

Скопления проходной трехиглой колюшки продвигаются вверх вдоль обоих берегов р. Камчатка узкими (до 10 м) лентами. Рыба идет и днем, и ночью против течения. Нападения хищников (голец, кунджа, микижа) заставляют косяки колюшки прижиматься к урезу воды, где ее поедают рыбоядные птицы. Огромные стаи чаек в начале хода располагаются на мелководьях, поедая легкую добычу. Птицы так объедаются рыбой, что с трудом поднимаются с воды при приближении лодки или катера (Лагунов, 1985).

Из млекопитающих колюшек выедают норка, выдра и даже медведь (Зюганов, 1991). По данным В.А. Максимова и В.А. Долгова (1983), во время наблюдающейся ее высокой численности в 1979–1981 гг. в бассейне р. Камчатка, медведи в период ее нерестового хода стали потреблять трехиглую колюшку.

Случайная проба (за один замет невода было поймано около 3000 шт. проходной трехиглой колюшки — *trachurus*), собранная в устье р. Камчатка 20.06.1986, отличалась крупными размерами особей, но она состояла в основном из одних самок, которые имели среднюю массу тела, равную 10.56 г (пределы массы отдельных рыб — 8.6–12.2 г) (n = 54 экз.); встреченный нами один самец имел массу 7.1 г.

В устье р. Камчатка особи *trachurus* (самцы и самки вместе) в 1988 г. при заходе из моря имели в среднем массу тела 7.95 (пределы в отдельных пробах — 6.78–8.84) г, в 1989 г. — 7.80 (7.00–8.60) г, в 2003 г. —

6.92 (6.60–7.24) г. По результатам трех лет наблюдений можно считать, что средняя масса тела *trachurus* составляет порядка 7.17 г.

Исходя из вышеизложенного, можно полагать, что В.А. Максимов и В.А. Долгов (1983) значительно ошиблись в своих расчетах оценки средней биомассы заходящей в р. Камчатка проходной трехиглой колюшки, принимая среднюю массу одной особи равной 3 г. По их расчетам получилось, что в 1979–1981 гг. в реку заходило ежегодно около 500 млн экз. этой рыбы, или по биомассе 1.5 тыс. т. С учетом полученной позднее средней массы трехиглой колюшки (7.17 г), можно рассчитать, что ее ежегодная биомасса в 1979–1981 гг., вероятнее всего, была на уровне 3.6 тыс. т.

По оценке И.И. Куренкова, численность захода колюшки в р. Камчатка в 1977 г. составила 600 млн шт., а общая биомасса — 3 тыс. т (Лагунов, 1985). Можно считать, что эта оценка также занижена, т. к. при расчетах И.И. Куренков исходил из массы одной особи равной 5 г, а (как было показано ранее) она несколько выше (порядка 7.17 г). С учетом этих уточнений можно рассчитать, что общая биомасса проходной трехиглой колюшки в 1977 г. составила порядка 4.3 тыс. т.

Более детальные исследования трехиглой колюшки р. Камчатка начал в 1984 г. В.В. Зюганов (Ziuganov et al., 1987).

В настоящей работе, как и в предыдущих исследованиях (Бугаев, 1992b, 1995), приведены только показатели длины тела особей. Последнее связано с тем, что показатели массы тела в целом для трехиглой колюшки (особенно самок) обеих форм, *trachurus* и *leiurus*, очень изменчивы в зависимости от стадии зрелости и места лова рыб.

Некоторое превосходство в размерах морских *trachurus* над пресноводными *leiurus* обусловлено скорее всего более благоприятными условиями нагула в море, хотя для окончательного ответа на этот вопрос необходимы эксперименты в контролируемых условиях (Зюганов, 1980; цит. по: Зюганов, 1991).

В табл. 179 приведены половой состав и средняя длина тела трехиглой колюшки морфы *trachurus*, мигрировавшей в р. Камчатка из Камчатского залива в июне 1986, июне–августе 1988, июне–июле 1989 и в июле 2003 гг. Как видно из этой таблицы, самки всегда в среднем несколько крупнее самцов. С 4 июня по 12 июля 1988 г. как у самцов, так и у самок *trachurus* наблюдали некоторое уменьшение длины тела, но в более поздние сроки (29 августа) она вновь начала увеличиваться. Насколько это явление типично для устья р. Камчатка, пока судить трудно, т. к. имеется только один год таких продолжительных наблюдений.

Фрагментарный характер материала в 1986, 1989 и 2003 гг. (табл. 179) не позволяет провести сравнение изменений сезонной динамики длины тела в разные годы.

Многочисленные обловы показали (Бугаев, 1992b, 1995), что верхней границей распространения морфы *trachurus* в бассейне р. Камчатка является старица выше пос. Долиновка, расположенная приблизительно в 486 км от устья р. Камчатка (рис. 3, табл. 181), причем если в 1986 г. здесь был пойман 1 экз., то в 1988 г. в указанном месте не встретилось ни одной особи этой морфы. По-видимому, распространению проходной колюшки вверх по реке мешает увеличение скоростей течения, которые в районе пос. Долиновка на перекатах часто достигают 1.8–2.0 м/сек и более (Васьковский, 1973).

Если не принимать во внимание улов на один замет невода в озерах нижнего течения р. Камчатка (табл. 180), то в 1988 г. уловы *trachurus* на один замет невода уменьшались прямо пропорционально на участке оз. Куражечное – пос. Долиновка, в зависимости от удаленности водоема от устья р. Камчатка.

Таблица 179. Половой состав и длина тела по Смитту половозрелой трехиглой колюшки (морфы *trachurus*) из уловов в устье р. Камчатка в 1986, 1988–1989 и 2003 гг., мм (по: Бугаев, 1992b, с дополнениями)

Дата	Встречаемость самок, %	Длина (самцы), мм			Длина (самки), мм		
		Пределы	Среднее	Число рыб	Пределы	Среднее	Число рыб
20.06.1986	98.1	–	91.3	1	86–102	95.97	54
04.06.1988	40.0	79–98	86.90	39	80–103	91.85	26
08.06.1988	82.5	–	–	21	–	–	99
15.06.1988	45.0	–	–	55	–	–	45
16.06.1988	81.8	–	–	11	–	–	90
24.06.1988	70.3	73–94	83.81	27	81–102	89.22	64
30.06.1988	52.0	–	–	48	–	–	52
12.07.1988	70.5	73–90	81.54	59	77–104	88.29	141
29.08.1988	50.0	82–95	85.77	26	81–96	90.04	26
15.06.1989	66.7	76–98	87.27	14	85–100	92.85	28
05.07.1989	84.8	78–90	76.40	10	83–100	93.02	56
07.07.2003	80.0	78–89	84.70	10	75–98	88.57	40
16.07.2003	31.6	65–93	84.00	26	76–103	87.25	12

Табл. 180–181 характеризуют относительную и абсолютную встречаемость жилой и проходной колюшки в бассейне р. Камчатка. Как видно из этих таблиц, совместная встречаемость обычна для озёр нижнего течения р. Камчатка: Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин. В оз. Куражечное морфа *leiurus* практически отсутствует: 7 августа 1986 г. в этом водоеме встретилось 3 экз., причем 2 из них были половозрелыми, а 10 июля 1988 г. — 1 неполовозрелый экземпляр (табл. 180–181). В оз. Харчинское (рис. 3) в 1988 г. было поймано 3 половозрелых экземпляра и много сеголетков *trachurus*, но ни производители, ни молодь морфы *leiurus* здесь встречены не были. В оз. Ушковское и в старице оз. Кулпик ни в 1986, ни в 1988 гг. особи *leiurus* не попадались. В старице Дедова Юрта производители этой морфы также ни в 1986, ни в 1988 гг. встречены не были, но в 1988 г. было поймано 8 неполовозрелых 2-годовиков *leiurus*. В старице выше пос. Таежный в 1986 г. встретился один половозрелый самец 2-годовик *leiurus*, в 1988 г. жилая морфа трехиглой колюшки здесь не была встречена. Интересно, что в старице выше пос. Долиновка и в протоках р. Камчатка у пос. Мильково встречались в основном неполовозрелые особи *leiurus* (табл. 180–181).

Необходимо отметить, что в карьерах и небольших отпнуравившихся водоемах, часто вообще не имеющих связи с р. Камчатка, в районе пос. Мильково систематически встречается морфа *leiurus*. Так, 27 мая 1986 г. в одном из таких карьеров нами сачком было поймано три 2-годовика, а 25 августа 1987 г. в отпнуравившейся луже (расположенной рядом с этим же карьером) — сеголетки *leiurus*.

По наблюдениям Б.Б. Вронского, в верхнем течении р. Камчатка, в районе пос. Пушино, трехиглая колюшка вообще отсутствует, встречается только девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*.

Таблица 180. Встречаемость морф *leiurus* и *trachurus* среди производителей трехиглой колюшки в бассейне р. Камчатка в 1986 и 1988 гг., % (по: Бугаев, 1992b)

Район лова	3–7.08.86			7–16.07.88		
	<i>Leiurus</i>	<i>Trachurus</i>	Число рыб	<i>Leiurus</i>	<i>Trachurus</i>	Число рыб
Протоки р. Камчатка у пос. Мильково	100	Нет	15*	100	нет	3**
Старица у пос. Долиновка	90.0	10.0	10***	100	нет	1
Старица у пос. Таежный	10.0	90.0	10	нет	100	27
Старица Дедова Юрта	нет	100	18	нет	100	97
Старица оз. Кулпик	нет	100	9	нет	100	80
Оз. Ушковское	нет	100	520****	нет	100	162
Оз. Куражечное	0.4	99.6	500*****	нет	100	187
Оз. Низовцево	–	–	–	52.7	47.3	165
Оз. Красиковское	–	–	–	61.7	32.9	137
Оз. Азабачье	39.3	–	–	39.4	60.6	241
Оз. Курсин	–	–	–	51.6	48.4	219
Устье р. Камчатка	–	–	–	нет	100	408

\*Поймано 15 производителей и 60 годовиков и неполовозрелых 2-годовиков *leiurus*. Ранее, 27 мая 1986 г., поймано 85 годовиков и неполовозрелых 2-годовиков *leiurus*.

\*\*В связи с отсутствием материалов за 1988 г. представлены данные, собранные 25 августа 1987 г. Поймано 68 сеголетков, 21 годовик и 26 экз. 2-годовиков *leiurus* (из них 3 самца были в брачном наряде).

\*\*\*Поймано 9 производителей и 28 годовиков и неполовозрелых 2-годовиков *leiurus*.

\*\*\*\*Собрана сценка *trachurus* на дне водоема, *leiurus* в уловах не было.

\*\*\*\*\*Собрана сценка *trachurus* на берегу; 2 производителя и 1 годовик *leiurus* пойманы неводом.

Таблица 181. Уловы трехиглой колюшки на один замет невода в бассейне р. Камчатка в 1988 г., экз. (по: Бугаев, 1992b)

Район лова	Расстояние от устья р. Камчатка, км	Дата лова	Улов, экз	
			<i>Trachurus</i>	<i>Leiurus</i>
Старица у пос. Долиновка	486	08.07	нет	12.0 (97.2% — молодь)
Старица у пос. Таежный	430	08.07	13.5	нет
Старица Дедова Юрта	420	08.07	32.7	2.7 (100% — молодь)
Старица оз. Кулпик	360	07.07	80.0	нет
Оз. Ушковское	218	09.07	163.0	нет
Оз. Куражечное	120	10.07	270.0	1.0 (100% — молодь)
Оз. Низовцево	50	16.07	85.0	1030.0 (85.4% — молодь)
Оз. Красиковское	40	12.07	49.0	488.0 (73.4% — молодь)
Оз. Азабачье	50	01–15.07	17.5	394.0 (93.3% — молодь)
Оз. Курсин	32	16.07	109.0	149.0 (6.7% — молодь)

Как показал анализ данных табл. 180–181, в системе р. Камчатка можно говорить о двух центрах воспроизводства популяций жилой трехиглой колюшки (*leiurus*): в верхнем течении в районе пос. Мильково – пос. Долиновка и в озерах нижней части бассейна реки — Низовцево, Красиковское, Азабачье, Курсин.

В оз. Азабачье, самом крупном нагульном водоеме молоди нерки бассейна р. Камчатка, где нагуливается до 50–70% всей молоди нерки этой реки, обнаружены обе морфы трехиглой колюшки — жилия (*leiurus*) и проходная (*trachurus*) (Ziuganov et al., 1987; Бугаев, 1992b, 1995).

Траловые обловы в пелагиали оз. Азабачье показали, что в 1980–1991 гг. в июне–августе здесь обитали неполовозрелые особи практически одной жилой *leiurus*, причем в последние годы наблюдений ее абсолютная и относительная численность в озере заметно возросла (Бугаев, 1988, 1995). Поэтому возникло предположение о том (Бугаев, 1995), не связано ли это увеличение численности *leiurus* в оз. Азабачье со снижением численности *trachurus* в бассейне реки.

В местах проведения обловов в 1988 г. (табл. 180–181) учитывали сненку (погибших после нереста особей) *trachurus* на 200-метровом участке береговой полосы (сненка *leiurus* нигде не встречалась вообще). В момент посещения старицы выше пос. Таежный (08.07.1988) на один метр береговой полосы приходилось 1–1.5 экз. сненки (берег крутой); старицы Дедова Юрта (08.07.1988) — сненки на берегу не было (берег крутой); старицы оз. Кулпик (07.07.1988 г.) — 10–20 экз. сненки на 1 м<sup>2</sup> в зоне 1–1.5 м береговой полосы (берег пологий); лимнокрена оз. Ушковское (09.08.1988) — 20–30 экз. сненки на 1 м<sup>2</sup> в зоне 3–5 м береговой полосы (берег пологий); оз. Куражечное (10.07.1988) — 30–50 экз. сненки на 1 м<sup>2</sup> в зоне 3–5 м береговой полосы (берег пологий); оз. Низовцево (16.07.1988) — 0.5–1.0 экз. сненки на 1 м<sup>2</sup> в зоне 1–1.5 м береговой полосы (берег пологий); оз. Красиковское (12.07.1988) — 0.5–1.0 экз. сненки на 1 м<sup>2</sup> в зоне 1–1.5 м береговой полосы (берег пологий); оз. Азабачье (15.07.1988) — 0.5–2.0 экз. сненки на 1 м<sup>2</sup> в зоне 1 м береговой полосы (берег пологий); оз. Курсин (16.07.1988) — очень редко встречались отдельные экз. сненки (берег пологий).

Более низкую встречаемость сненки *trachurus* в озерах нижнего течения р. Камчатка: Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин, по сравнению со старицами и озерами верхнего и среднего течений реки, можно объяснить двумя причинами. С одной стороны, тем, что в озерах нижнего течения реки в период проведения обловов нерест *trachurus* еще не окончился, а с другой — тем, что в этом году плотность нереста (число особей *trachurus* на 1 м<sup>2</sup> нерестилищ) в озерах Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин, вероятно, была ниже, чем в верховых водоемах, где *leiurus* отсутствует или ее численность очень мала (табл. 180–181). Можно предполагать, что это достаточно типичная картина для большинства лет высокой численности *trachurus* в бассейне р. Камчатка, т. к. ранее в 1986 г., несмотря на то, что обловы проводили на месяц позже, нам также встречалось достаточно большое число сненки *trachurus* на берегах старицы оз. Кулпик и озер Ушковское и Куражечное (гораздо большее, чем на берегах оз. Азабачье).

По морфометрическим характеристикам морфа *leiurus* из верхнего течения р. Камчатка отличается от особей этой же морфы из нижнего течения реки. Особи *leiurus* из района пос. Милькова и озер нижнего течения р. Камчатка различаются по длине головы, антедорсальному расстоянию, высоте спинной колючки, наибольшей высоте тела, числу лучей в анальном плавнике и (не во всех случаях) по числу лучей в спинном плавнике. По ряду характеристик особи *leiurus* из верхнего течения р. Камчатка ближе к особям проходной морфы трехиглой колюшки, чем к таковым жилой морфы нижнего течения реки (Бугаев, 1992b).

Сравнение размеров производителей двух морф трехиглой колюшки в бассейне р. Камчатка по материалам одного года показало, что средние размеры особей *trachurus* всегда больше, чем *leiurus*, а самок всегда больше, чем самцов (табл. 182–183).

Например, средние размеры самцов морфы *trachurus* в озерах Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин в 1988 г. были 83.4 мм, самцов *leiurus* — 65.9 мм; самок — соответственно 89.8 и 77.6 мм. Никаких закономерных различий в размерах тела у рыб из разных водоемов, расположенных на неодинаковом расстоянии от устья р. Камчатка, не обнаружено (табл. 182). Тем не менее можно отметить, что особи *trachurus* из верхнего течения р. Камчатка на участке пос. Таежный – оз. Куражечное несколько крупнее, чем из озер Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин, расположенных в нижней части бассейна реки. Так, средние размеры самцов морфы *trachurus* из верхнего течения в 1988 г. составляли 86.6, из нижнего — 83.4 мм; самок — соответственно 92.4 и 89.8 мм. На примере производителей колюшки оз. Азабачье (табл. 182–183) видно, что средние размеры особей обеих морф в 1985–1986 и 1988 гг. заметно различались, что свидетельствует о возможном наличии межгодовых колебаний.

Сравнение длины тела *trachurus*, пойманных в 1988 и 2003 гг., показывает, что самки в озерах Кулпик, Куражечное и Курсин были несколько крупнее в 2003 г., чем в 1988 г.; а в оз. Азабачье — чем в 1985–1986 и 1988 гг. Среди самцов, в тех водоемах, где они были пойманы, рыбы также были крупнее в 2003 г., чем во все предыдущие годы. Исключение составляет проходная колюшка из оз. Низовцево, где самки были крупнее в 1988 г., чем в 2003 г. Выборочное определение возраста показало, что возрастной состав особей *trachurus* в 2003 г. принципиально ничем не отличался от такового в предыдущие годы: просто особи массовой возрастной группы 3+ были крупнее.

Таблица 182. Половой состав и длина тела по Смитту нерестящихся производителей проходной трехиглой колюшки (морфы *trachurus*), пойманных на нерестилищах бассейна р. Камчатка в 1985–1989 и 2003 гг., мм

Водоем	Дата сбора	Самки,%	Длина тела самцов, мм			Длина тела самок, мм		
			Пределы	Среднее	Число рыб	Пределы	Среднее	Число рыб
Старица								
у пос. Таежный	08.07.88	66.7	83–95	87.67	9	87–103	95.11	18
Старица								
Дедова Юрта	08.07.88	59.8	82–93	87.26	39	85–101	92.48	58
Старица								
оз. Кулпик	07.07.88	38.7	78–95	85.98	49	83–98	91.13	31
Старица								
оз. Кулпик	21.06.03	100	–	–	–	95–103	98.33	6
Лимнокрен								
оз. Ушковское	09.07.88	54.9	78–96	86.00	73	81–101	89.85	89
Оз. Куражечное	10.07.88	39.6	78–96	86.17	113	83–106	93.62	74
Оз. Куражечное	04.07.03	92.3	88–88	88.00	1	85–105	96.00	12
Оз. Красиковское	12.07.88	60.0	76–94	82.00	18	79–105	90.78	27
Оз. Низовцево	16.07.88	53.9	78–96	85.83	36	83–103	90.95	42
Оз. Низовцево	18.06.03	100	–	–	–	83–92	88.78	9
Оз. Курсин	16.07.88	47.2	74–94	82.82	56	81–101	88.64	50
Оз. Курсин	17.06.03	40.6	79–95	88.37	19	90–102	94.23	13
Оз. Азабачье	03.07–13.07.85	93.1	53–80	63.71	17	59–103	75.63	230
Оз. Азабачье	28.06–16.07.86	66.7	64–76	68.86	14	65–88	73.5	28
Оз. Азабачье	30.06–17.07.88	78.9	61–86	69.7	20	62–101	78.07	75
Оз. Азабачье	02.07.03	87.5	76–81	78.33	3	81–105	91.19	21

Таблица 183. Половой состав и длина тела по Смитту нерестящихся производителей жилой трехиглой колюшки (морфы *leiurus*), пойманных на нерестилищах бассейна р. Камчатка в 1985–1986, 1988 и 2003 гг., мм

Водоем (озеро)	Дата сбора	Самки,%	Длина тела самцов, мм			Длина тела самок, мм		
			Пределы	Среднее	Число рыб	Пределы	Среднее	Число рыб
Красиковское	12.07.88	81.1	59–72	65.20	10	62–86	75.19	82
Низовцево	16.07.88	36.8	59–80	65.07	55	64–99	79.87	32
Курсин	16.07.88	41.6	54–78	63.7	66	62–92	77.38	47
Курсин	17.06.03	83.3	70–70	70.00	1	71–79	73.00	5
Азабачье	03.07–13.07.85	93.1	53–80	63.71	17	59–103	75.63	230
Азабачье	28.06–16.07.86	66.7	64–76	68.86	14	65–88	73.50	28
Азабачье	30.06–17.07.88	78.9	61–86	69.70	20	62–101	78.07	75
Азабачье	02.07.03	90.3	63–77	69.67	3	65–88	77.14	28

В целом, несмотря на довольно небольшие материалы по *trachurus* из устья (табл. 179) и озер бассейна р. Камчатка (табл. 182) в 2003 г., можно сделать вывод, что особи проходной трехиглой колюшки в 2003 г. были крупнее, чем в 1985–1986 и 1988–1989 гг. Последнее можно объяснить только улучшением условий жизни в море, т. к. рост особей *trachurus* практически полностью связан с морским периодом жизни.

Более того, на имеющихся материалах можно сделать вывод, что это увеличение размеров трехиглой колюшки в 2003 г. не коснулось особей жилой морфы. Сравнение длины тела *leiurus*, пойманных в 2003 г., показывает, что самки в оз. Азабачье находились в пределах размерных показателей рыб 1985–1986 и 1988 гг. (табл. 183).

В выборках производителей *leiurus* и *trachurus*, пойманных на нерестилищах, заметно чаще преобладают самки, однако данных о сезонной динамике полового состава особей пока нет.

Анализ возрастного состава производителей на нерестилищах показал (Бугаев, 1992b), что у *trachurus* основная масса рыб созревает в возрасте 3+ (в среднем — 88.8%), а остальные в возрасте 4+ (11.2%) (табл. 184).

У *leiurus* основное количество особей также созревает в возрасте 3+ (в среднем — 82.8%), однако самцы созревают и в возрасте 2+ (6.1%), реже — 4+ (1.2%). Зрелых самок *leiurus* в возрасте 2+ не отмечали, однако в возрасте 4+ они довольно часто встречаются (9.9%). В среднем для обеих морф, более мелкие рыбы имеют меньший возраст, более крупные — больший. Однако судить о возрасте производителей колюшек только по размерам не всегда верно, особенно это относится к старшим возрастным группам (3+ и 4+).

В бассейне р. Камчатка особи *trachurus* после нереста все погибают. Однако никаких данных о полной гибели особей *leiurus* в год нереста в настоящее время нет. Вопрос остается открытым. Во всяком случае, В.Ф. Бугаев никогда не видел на берегу озер Азабачье, Низовцево, Курсин большого скопления сненки *leiurus*, хотя мертвые особи *trachurus* часто встречались в большом количестве. Но нельзя исключать, что практически полное отсутствие трупов *leiurus* после нереста может быть как следствием более низкой численности этой



Таблица 184. Возрастной состав самцов и самок производителей трехиглой колюшки на нерестилищах бассейна р. Камчатка, %

Район лова	Дата сбора	Пол	<i>Trachurus</i>			<i>Leiurus</i>			
			3+	4+	Число рыб	2+	3+	4+	Число рыб
Старица	08.07.88	самцы	88.9	11.1	9	–	–	–	–
у пос. Таежный		самки	77.8	22.2	19	–	–	–	–
Старица	08.07.88	самцы	100	–	20	–	–	–	–
Дедова Юрта		самки	72.4	27.6	29	–	–	–	–
Старица	07.07.88	самцы	96.0	4.0	25	–	–	–	–
оз. Кулпик		самки	86.7	13.3	15	–	–	–	–
Оз. Ушковское	09.08.88	самцы	92.7	2.8	36	–	–	–	–
		самки	91.1	8.9	45	–	–	–	–
Оз. Куражечное	10.07.88	самцы	94.7	5.3	38	–	–	–	–
		самки	84.0	16.0	25	–	–	–	–
Оз. Низовцево	16.07.88	самцы	77.8	22.2	18	7.1	89.3	3.6	28
		самки	95.0	5.0	20	–	60.0	40.0	15
Оз. Красиковское	12.07.88	самцы	88.9	11.1	18	20.0	80.0	–	10
		самки	77.8	22.2	27	–	95.0	5.0	20
Оз. Азабачье	13.07.85	самцы	92.9	7.4	27	23.5	70.9	5.6	17
		самки	95.0	5.0	20	–	82.6	17.4	23
Оз. Азабачье	17.07.86	самцы	84.2	15.8	19	–	100	–	14
		самки	97.8	2.2	46	–	92.9	7.1	28
Оз. Азабачье	15.07.88	самцы	95.8	4.2	24	–	95.0	5.0	20
		самки	92.0	8.0	25	–	76.0	24.0	25
Оз. Курсин	16.07.88	самцы	89.3	10.7	28	22.7	77.3	–	22
		самки	84.0	16.0	25	–	75.0	25.0	16

морфы, так и следствием предпочтительного их потребления рыбами и птицами, по сравнению с *trachurus*, значительная доля массы тела которых приходится на щитки и другие костные образования.

**Размножение.** Данные о плодовитости трехиглой колюшки обеих морф в р. Камчатка пока отсутствуют.

В оз. Азабачье *trachurus* нерестится несколько раньше, чем *leiurus* (Ziuganov et al., 1987). Имеющиеся у нас данные позволяют рассмотреть этот вопрос более подробно.

Как видно из табл. 185, у особей морфы *trachurus* в районе пос. Таежный – оз. Куражечное 8–10 июля 1988 г. нерест в основном закончился, а 3–7 августа 1986 г. В.Ф. Бугаев обнаружил полное отсутствие живых особей этой морфы в оз. Куражечное и лимнокрене оз. Ушковское. На берегах оз. Куражечное ему встречались десятки экземпляров сненки морфы *trachurus*, а все дно оз. Ушковское было буквально усыпано сненкой проходной колюшки. В других водоемах района оз. Кулпик – старица выше пос. Долиновка живые особи *trachurus* в 1986 г. были представлены единично (на один замет невода ловили 1–3 экз.). Приведенные данные за 1986 г. в совокупности с материалами табл. 184 позволяют считать, что в верхней части бассейна р. Камчатка нерест *trachurus* заканчивается в середине–конце июля.

Анализируя материалы о зрелости морфы *trachurus* из озер Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин (табл. 185), можно видеть, что стадии зрелости самок из оз. Азабачье в 1988 г. на близкие даты значительно ниже, чем в других, расположенных рядом озерах, причем в оз. Красиковское нерест также в основном закончился. Обращает на себя внимание низкая встречаемость особей в V стадии зрелости при более высокой встречаемости особей в IV и V стадиях в озерах Низовцево и Красиковское (оба находятся в бассейне р. Радуга, притока р. Камчатка). Не исключено, что это является следствием некоторой темпоральной изоляции особей морфы *trachurus* в этих озерах. Принимая во внимание материалы табл. 184 и литературные данные (Ziuganov et al., 1987), можно считать, что нерест морфы *trachurus* в оз. Азабачье наиболее продолжителен по сравнению со всеми изученными нами водоемами бассейна р. Камчатка, что, вероятно, связано с большей численностью нерестящихся здесь особей, с большими глубинами и размерами данного водоема (Бугаев, 1992b, 1995).

Рассматривая стадии зрелости самок морфы *leiurus* в озерах нижнего течения р. Камчатка, можно видеть (табл. 185), что они в оз. Азабачье более продвинуты, чем у самок из других озер этого района. Литературные материалы свидетельствуют (Ziuganov et al., 1987), что нерест *leiurus* в бассейне оз. Азабачье заканчивается в начале сентября. Учитывая, что озера Низовцево, Красиковское и Курсин в 1988 г. были обследованы только один раз, считаем, что данных табл. 185 недостаточно для того, чтобы говорить о более продолжительном нересте морфы *leiurus* в этих озерах по сравнению с оз. Азабачье, и вопрос о времени окончания нереста в озерах Низовцево, Красиковское и Курсин остается открытым. Тем не менее надо отметить, что 25 августа 1984 г. в озерах Красиковское и Курсин мы еще наблюдали нерест морфы *leiurus* при почти полном отсутствии морфы *trachurus*.

В целом различия в стадиях зрелости и, вероятно, в сроках нереста морф *leiurus* и *trachurus* в озерах Низовцево, Красиковское и Курсин проявляются более сильно, чем в оз. Азабачье (табл. 185).

**Рост молоди.** В табл. 186 приведена длина тела сеголетков трехиглой колюшки в бассейне р. Камчатка в 1986–1988 гг. Из этой таблицы складывается впечатление, что на близкие даты сеголетки *leiurus* чаще несколько крупнее, чем у *trachurus*. Например, 5 августа 1986 г. сеголетки из проток у пос. Мильково имели среднюю длину 22.75 мм и были крупнее, чем сеголетки *trachurus* в старице р. Камчатка выше пос. Долиновка (03.08.1986 — 18.56 мм), Дедова Юрта (03.08.1986 — 20.63 мм), оз. Кулпик (03.08.1986 — 18.47 мм) и в протоке оз. Азабачье (07.08.1986 — 20.23 мм); исключение составляет только молодь из оз. Куражечное (07.08.1986 — 23.28 мм).

В целом в первом приближении в первой половине лета в оз. Азабачье особей *leiurus* длиной до 40 мм можно считать в возрасте 1+, 41–60 мм — 2+, 61 мм и более — 3+. Однако если возраст особей 1+–2+ по размерам можно установить довольно точно, то у вероятных трехгодовиков возраст лучше определять по отолитам, так как среди таких рыб могут встречаться особи в возрасте 4+, реже — 2+ (Бугаев, 1992b, 1995).

**Питание проходной трехиглой колюшки в приустьевой зоне р. Камчатка.** По данным исследователей (Максименков и др., 1998), в приустьевой зоне устья р. Камчатка у половозрелых особей морфы *trachurus* во всех биотопах в июне доминировали бокоплавы родов *Kamaka*, *Gammarus*, *Anisogammarus* и *Pontoporeia*, иногда кумовые рачки *L. korroensis*; в июле — икра собственного вида (табл. 187).

У входа в оз. Култучное преобладали личинки и куколки комаров-звонцов и мизиды *N. mercedis*. Колюшка, выловленная на участке у входа в оз. Култучное, значительно отличалась по составу пищи от особей из

Таблица 185. Стадии зрелости самок трехиглой колюшки в бассейне р. Камчатка в июле 1988 г. (по: Бугаев, 1992b)

Район и дата лова	Морфа	Стадии зрелости				Число рыб
		III	IV	V	VI	
Старица у пос. Таежный, 8 июля	<i>trachurus</i>	–	5.6	22.2	72.2	18
Старица «Дедова Юрта», 8 июля	<i>trachurus</i>	–	10.4	31.0	58.6	58
Старица «оз. Кулпик», 7 июля	<i>trachurus</i>	–	6.5	16.1	77.4	31
Оз. Ушковское, 9 июля	<i>trachurus</i>	–	–	23.1	76.9	52
Оз. Куражечное, 10 июля	<i>trachurus</i>	–	11.4	29.5	59.1	44
Оз. Низовцево, 16 июля	<i>trachurus</i>	–	42.2	17.8	40.0	45
	<i>leiurus</i>	71.7	17.4	10.9	–	46
Оз. Красиковское, 12 июля	<i>trachurus</i>	–	18.5	11.1	70.4	27
	<i>leiurus</i>	52.4	30.5	17.1	–	82
Оз. Азабачье, 15 июля	<i>trachurus</i>	–	32.0	64.0	4.0	25
	<i>leiurus</i>	–	37.9	62.1	–	29
Оз. Курсин, 16 июля	<i>trachurus</i>	–	20.0	38.0	42.0	50
	<i>leiurus</i>	27.6	42.6	29.8	–	47

Примечание. Стадии зрелости производителей-самок трехиглой колюшки определяли по шкале Г.В. Никольского (1974а).

Таблица 186. Длина тела по Смитту сеголетков трехиглой колюшки морф *trachurus* и *leiurus* в бассейне р. Камчатка в 1986–1988 гг., мм

Район лова	Дата, год	Морфа	Пределы колебаний	Среднее значение	Число рыб
Отшнуровавшийся водоем выше пос. Мильково	25.08.87	<i>leiurus</i>	19.0–27.0	22.00	40
Протока р. Камчатка в пос. Мильково	05.08.86	<i>leiurus</i>	19.0–27.0	22.75	34
Протока р. Камчатка в пос. Мильково	25.08.87	<i>leiurus</i>	19.0–31.5	24.53	68
Старица выше у пос. Долиновка	03.08.86	<i>trachurus</i>	14.5–24.0	18.56	31
Старица «Дедова Юрта»	08.07.88	<i>trachurus</i>	13.0–17.5	15.91	11
Старица «Дедова Юрта»	03.08.86	<i>trachurus</i>	17.0–24.5	20.63	30
Старица оз. Кулпик	03.08.86	<i>trachurus</i>	16.6–22.5	18.47	40
Оз. Куражечное	07.08.86	<i>trachurus</i>	19.5–27.0	23.28	45
Протока из оз. Азабачье	07.08.86	<i>trachurus</i>	16.5–27.5	20.23	40
Устье р. Камчатка	29.08.88	<i>trachurus</i>	21.0–25.0	21.90	24

Таблица 187. Состав пищи (% по массе) половозрелой проходной трехиглой колюшки *trachurus* в приустьевой зоне р. Камчатка и бассейне оз. Нерпичье в 1991 г. (по: Максименков и др., 1998)

Компоненты пищи	Вход в оз. Култучное, июнь	Протока в оз. Тахирское, июнь	Протока Озерная, июнь	Устье р. Камчатка, июнь	Устье р. Солдатская, июнь	Протока Озерная, июль	Устье р. Камчатка, июль
Polychaeta	—	—	—	—	—	14.1	—
Ostracoda	0.3	—	—	—	—	—	—
Mysidaecea	26.3	—	—	—	0.8	—	—
Cumacea	0.1	15.1	55.1	2.0	0.2	14.8	14.6
Gammaridae	4.8	47.1	44.7	80.6	68.9	31.8	25.8
Chironomidae	58.0	9.4	—	1.5	27.2	0.7	1.0
Pisces	10.5	28.4	0.2	15.9	2.9	38.6	58.6
Число рыб, экз.	25	25	14	64	25	25	52
Доля рыб с пустыми желудками, %	8	40	43	75	24	56	85
Индекс наполнения, ‰	161	51	74	41	187	68	8
Ширина ниши, биты	2.9	3.4	2.0	1.8	2.1	3.8	2.7
Соленость, ‰	0.7	1.5	4.2	0.2	0.7	3.8	0.8

других биотопов исследуемого района, что, по-видимому, связано с постоянной низкой соленостью этого водоема (в период проведения контрольных обловов значения этого показателя в различных точках озера варьировали от 0.2 до 1.0‰) и соответствующим лучшим развитием пресноводной фауны. Наиболее высокие индексы наполнения желудков отмечены в июне у рыб биотопов северо-восточной части оз. Нерпичье (устье р. Солдатская и на входе в оз. Култучное), максимальные — в июле в устье р. Камчатка (Максименков и др., 1998).

**Питание трехиглой колюшки в оз. Азабачье.** Более подробно, чем в настоящей работе, питание трехиглой колюшки морф *trachurus* и *leiurus* в оз. Азабачье было рассмотрено в монографии В.Ф. Бугаева (1995), и здесь приводим некоторые выдержки из нее.

Проходная колюшка. Достигает половой зрелости и мигрирует на нерест в оз. Азабачье в основном в возрасте 3+, после чего погибает. Производители *trachurus* после миграции в озеро и до наступления посленерестовой гибели питаются в его бассейне. Сеголетки *trachurus* перед скатом в море (в августе–сентябре) в большом количестве нагуливаются в пелагиали озера.

В пелагиали оз. Азабачье проходная трехиглая колюшка в возрасте 0+ (27 мм) в начале сентября (1.09.1989) питалась, главным образом, планктонными организмами. Среди них наиболее часто встречались дафнии (*Daphnia galeata*) — 83%. Относительная масса их в пищевом комке составляет 84.6%. Изредка встречались хидорусы (*Chydorus sphaericus*) — 20%, доля которых не превышает 11.2% (от всей массы). Интенсивность питания колюшки была очень низкая, величина индексов потребления составляла всего 6.8‰ (Бугаев, 1995).

25.09.1989 активность питания сеголетков *trachurus* (31 мм) возрастает. Индексы потребления увеличиваются более чем в три раза — 22.8‰. Питалась колюшка в этот период в основном детритом, при частоте встречаемости 76% на его долю в пищевом комке приходилось 79.6% (от всей массы). Почти в каждом желудке попадаются циклопы, причем чаще встречаются науплиусы — 56% и циклопы I стадии, при этом масса их в желудках составляет, соответственно, 7.7 и 6.3%. В небольших количествах были обнаружены в желудках дафнии и хищные копеподы (*Ergasilus* sp.).

У половозрелых *trachurus* возраста 3+ (90.8 мм) и 4+ (97.8 мм) в середине июня (14.06.1990) основным пищевым компонентом были циклопы, относительная масса их в пищевом комке, соответственно, составляла 78.9 и 84.7%. Интересно, что у трехгодовиков были встречены остатки молоди лососей, вероятнее всего, сеголетки нерки. Величина индекса потребления составляла 449.0‰ у трехгодовиков и 315.1‰ у четырехгодовиков (Бугаев, 1995).

15.07.1990 спектр питания в пелагиали как у трехгодовиков (88.5 мм), так и у четырехгодовиков (95.3 мм) значительно изменился. Трехгодовики в это время стали интенсивно потреблять икру колюшек, как неоплодотворенную, так и с зародышами на стадии пигментации глазка. Относительная масса икры в пищевом комке составила 62.6%. Количество икринок на один желудок в среднем было 20.8 экз. Помимо этого, пищевой комок на 17.0% состоял из имаго насекомых и на 19.3% из гаммарусов (*Gammarus lacustris*). У четырехгодовиков (более крупных по размеру) в это же самое время основным компонентом в питании были гаммарусы — 57.3% массы пищевого комка. Интенсивность питания по сравнению с предыдущим месяцем значительно уменьшилась. Так, индексы потребления у трехгодовиков были равны 99.5‰, у четырехгодовиков — 78.3‰ (Бугаев, 1995).

В заключение остановимся на характере питания *trachurus* в литорали оз. Азабачье (Тимофеевский залив). Пищевой спектр производителей *trachurus* 13.07.1987 в литорали оз. Азабачье (Тимофеевский залив)

довольно разнообразен. Чаще всего в желудках особей (90.0 мм) попадаются гаммарусы (62%) длиной 13–27 мм (в среднем длиной 17.2 мм); их доля в пищевом комке составляет 18.2%. Частая встречаемость гаммарусов в питании производителей *trachurus* на нерестилищах бассейна оз. Азабачье была отмечена и ранее (Ziuganov et al., 1987). Довольно редко (12%) в пищевом спектре встречается рыба, но масса ее в пищевом комке достигает больших величин — 57%. Среди рыб в желудках встречаются девятиглая колюшка — 6% и сеголетки нерки — 6%. Значительное место в питании *trachurus* занимает икра колюшки, масса которой в пищевом комке составляла 17.3% при частоте встречаемости 19%. Среди планктонных организмов чаще других встречались циклопы — 38%; их количество в среднем в желудках составляло 31 экз., при этом масса в пищевом комке достигала 1.2%. Интенсивность питания проходной колюшки была довольно высока, и величина индексов потребления составляла 169‰. Рыбы с пустыми желудками не встречались (Бугаев, 1995).

Жилая колюшка. В настоящее время жилая трехглая колюшка *leiurus* в отдельных озерах и озерных системах, где воспроизводится нерка, рассматривается как основной пищевой конкурент ее молоди (Dunn, 1962; Rogers, 1964; Kerns, 1966; Burgner et al., 1969; Крогиус и др., 1969; Марковцев, 1972; Крогиус и др., 1987; O'Neil, Nyatt, 1987; Rogers et al., 1991; Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2004).

В оз. Азабачье *leiurus* достигает половой зрелости в основном в возрасте 3+. Факт полной гибели после нереста особей *leiurus* пока не доказан. Характер питания *leiurus* разных возрастов в пелагиали озера существенно различается.

Сеголетки трехглай колюшки (длиной 23 мм) в пелагиали озера в начале сентября (1.09.1989) потребляют главным образом дафний. Они часто встречаются в желудках (72%) и составляют основную часть пищевого комка (94.1%). Кроме дафний, иногда встречаются хидорусы (12%) и коловратки (*Rotatoria*) (23%), однако их роль в питании невелика. Интенсивность питания в это время у сеголетков невысокая, индексы потребления составляют всего 8.5‰ (Бугаев, 1995).

08.10.1989 в характере питания сеголетков жилой колюшки (длиной 31 мм) произошли существенные изменения. Величина индексов потребления увеличивается на два порядка и достигает 689.7‰. Основной пищей служат циклопы при частоте встречаемости 100%. В пищевом комке им принадлежит основная часть (96.3%). Величина индексов потребления этих рачков составляет 666.7‰, при этом на один желудок приходится 2826.2 экз. Циклопы, обнаруженные в желудках, представлены науплиусами и циклопами I–III стадий развития. Больше всех среди них встречаются циклопы I стадии развития. В желудках сеголетков в небольшом количестве встречаются дафнии (в среднем 36.2 экз.). Размеры их были различными, однако преобладали экземпляры длиной 0.65 и 0.80 мм.

Особь *leiurus* возраста 2+ (длиной 69 мм) и 3+ (длиной 77 мм) в середине июня (17.06.1989) питаются циклопами, среди которых встречаются особи IV–V и самцы VI стадий развития. Циклопов на один желудок у двухгодовиков приходится 4270.5 экз., у трехгодовиков — 3836.6 экз. По численности и доле в пищевом комке доминируют циклопы V стадии развития. Величина индексов потребления достигает значительных величин: у колюшек в возрасте 2+ — 458.3‰, в возрасте 3+ — 319.6‰ (Бугаев, 1995).

11.07.1989 жилая трехглая колюшка в пелагиали оз. Азабачье по-прежнему питается в основном циклопами. Встречаются особи V–VI стадий развития, причем доминируют последние. Циклопов на один желудок у колюшки в возрасте 1+ (длиной 44 мм) приходится 862.7 экз., в возрасте 2+ (длиной 67 мм) — 3126.8 экз.; относительная масса в пищевом комке равна соответственно 99.6 и 98.8%. Изредка встречаются куколки и имаго хирономид и прочих насекомых. Интенсивность питания по сравнению с предыдущим месяцем повышается, и величина индексов потребления достигает 554.0‰ у годовиков и 532.4‰ у двухгодовиков.

22.07.1989 характер питания разновозрастной трехглай колюшки практически не изменяется. Основным компонентом в пищевом спектре остаются циклопы, причем исключительная роль принадлежит самкам. Количество этих рачков на один желудок в возрастных группах 1+ (длиной 38 мм), 2+ (длиной 73 мм) и 3+ (длиной 82 мм) равно, соответственно, 146.4, 102.8 и 673.2 экз. Интенсивность питания годовиков и двухгодовиков практически одинакова, и величина индексов потребления составляет 200.8 и 182.9‰, у трехгодовиков она значительно меньше — 80.6‰ (Бугаев, 1995).

21.08.1989 в питании разновозрастной трехглай колюшки происходят существенные изменения. Интенсивность питания значительно понижается: у годовиков (длиной 48 мм) до 35.9‰, у двухгодовиков (длиной 72 мм) до 22.0‰. Питается колюшка в это время насекомыми. У годовиков преобладают имаго хирономид (74.5%) и прочих насекомых (21.9%), у двухгодовиков — имаго (51.3%) и куколки (27.1%) хирономид. Доля планктонных организмов в пищевом комке составляет 3.6% у колюшки в возрасте 1+ и 11.2% у колюшки в возрасте 2+.

По данным Л.В. Кохменко (цит. по: Бугаев, 1995), основным кормом для жилой морфы трехглай колюшки в литорали озера (в районах рек Лотная, Бушуева, Ламутка, Сновидовская, Пономарская) в июле–сентябре 1970 г. были хирономиды и ракообразные. Характер питания рыб разных размеров существенно различается. Более мелкие особи (длиной 31.0 мм) питаются в основном личинками и куколками хирономид (62.7%). Ракообразные занимают в пищевом спектре второе место, причем масса гаммарусов, кума-

цей и остракод в желудках одинакова и в сумме составляет 29.8%. Довольно часто (40%) в пищевом комке встречается придонный планктон — хидорусы и *Biapertura affinis*. Их количество в желудках составляет в среднем 4.2 экз. Пелагический зоопланктон встречается в питании довольно редко — 10%, количество его также относительно мало (0.6 экз.). На долю пелагического и придонного зоопланктона в сумме приходится 7.5% массы всего пищевого комка. Индекс наполнения довольно высокий и составляет 214‰.

В питании более крупных колюшек (длиной 58 мм) первое место занимают гаммарусы — 63.4%, что уже было отмечено ранее для производителей *leiurus* оз. Азабачье (Ziuganov et al., 1987). Чаше других организмов встречаются личинки и куколки хирономид — 66.0%, при этом их масса в пищевом комке достигает 28.8%. Следует отметить в пищевом спектре присутствие пелагического зоопланктона. Доля его в пищевом комке по сравнению с другими пищевыми компонентами незначительна — 4.9%, но количество его в желудках в среднем составляет около 30 экз. Величина индексов наполнения желудков у них составляет 119.0‰, что почти в 2 раза ниже, чем у мелких колюшек (Л.В. Кохменко — цит. по: Бугаев, 1995).

В протоке Азабачьей (у р. Дьяконовская) жилая колюшка длиной 58–62 мм питалась в августе в основном гаммарусами — 64.3%, личинками хирономид — 22.7% и куколками хирономид — 11.5% всей массы. Довольно часто (40%) в желудках встречался литоральный зоопланктон, главным образом хидорусы. Их количество в среднем достигало 12 экз., а масса в пищевом комке составляла 1.1% (Л.В. Кохменко — цит. по: Бугаев, 1995).

**Жилая морфа *leiurus*, как индикатор условий нагула молоди нерки.** Анализ питания трехиглой колюшки в течение пресноводного периода жизни показал, что ее спектр питания в пелагиали оз. Азабачье сходен с таковым молоди нерки (Бугаев, 1995).

Именно эта особенность биологии трехиглой колюшки морфы *leiurus* используется для ежегодного дополнительного анализа условий жизни нерки в ряде водоемов Аляски — озер системы р. Вуд и р. Квичак (оз. Илиамна, оз. Кларк), где параллельно с исследованиями численности и роста сеголетков нерки используются данные о количестве и межгодовых характеристиках длины тела годовиков *leiurus* (Burgner et al., 1969; Rogers et al., 1991).

Уже многие годы, с конца 1950-х — начала 1960-х гг. в основных нерковых озерах Аляски — озера р. Вуд (Алегнагик и Нерка), Илиамна и Кларк — наряду с траловыми ловами сеголетков нерки, одновременно производят сбор годовиков жилой трехиглой колюшки. В качестве стандартной даты лова для межгодовых сравнений выбрано 1 сентября (Rogers et al., 1991).

В связи с тем, что в бассейне оз. Азабачье любые осенние обловы нерки и сеголетков трехиглой колюшки (в том числе и траловые) не во все годы достаточно результативны (Бугаев, 1995), использовали для межгодовых сравнений размеры годовиков *leiurus*, выловленных в литорали озера на стандартную дату 1 июля. Полученные характеристики сравнивали с размерами смолтов нерки стада «А» возраста 2+ и группировки «Е» возраста 1+ (об этих структурных элементах всего стада нерки р. Камчатка см. раздел 5.8.2.5), мигрирующих из оз. Азабачье совместно и дифференцированных в уловах по предложенной методике идентификации (Бугаев, Базаркин, 1987).

На рис. 102 представлены межгодовые изменения длины тела трехиглой колюшки морфы *leiurus* возраста 1+, пойманной в литорали оз. Азабачье в стандартную дату (1 июля), и длины тела смолтов нерки стада «А» и группировки «Е», мигрировавших из оз. Азабачье в соответствующем году.

Сходство между изменениями длины тела *leiurus* возраста 1+, выловленной на стандартную дату (1 июля) в мелководной части оз. Азабачье (Тимофеевский и Култучный заливы), и смолтов нерки стада «А» возраста 2+ в 1985–1992 и 2000–2003 гг. представлено на рис. 62 (раздел 5.8.2.5). Как видно из этого рисунка, в

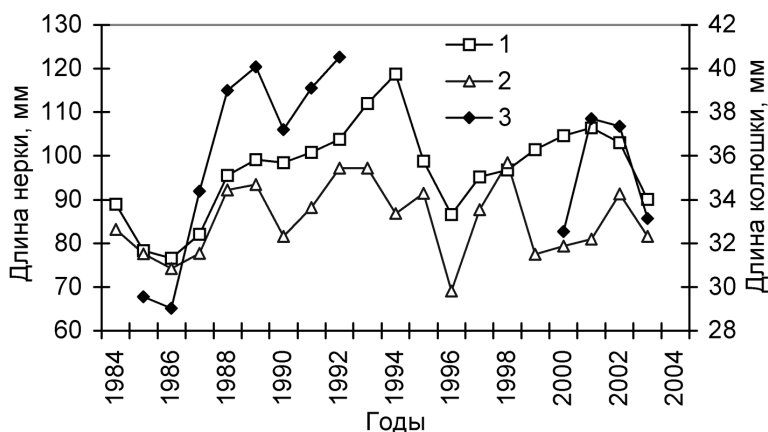


Рис. 102. Межгодовые изменения длины тела смолтов нерки стада «А» возраста 2+ (1) и группировки «Е» возраста 1+ (2), мигрировавших из оз. Азабачье, и длины тела трехиглой колюшки морфы *leiurus* возраста 1+ (3) (на 01 июля) из литорали оз. Азабачье (Тимофеевский и Култучный заливы) в 1984–2003 гг.

оз. Азабачье в годы увеличения длины тела *leiurus* увеличиваются и размеры смолтов нерки стада «А» ( $r = 0.751, P < 0.01, n = 12$ ). Корреляция между длиной тела колюшки и массой тела смолтов стада «А» возраста 2+ на имеющихся материалах была недостоверна ( $r = 0.469, P > 0.05, n = 12$ ).

В случае, если не использовать материалы 2000 г. (лето 1999 г. было исключительно холодным), корреляция между длиной тела трехиглой колюшки и длиной тела смолтов нерки стада «А», приведенная на рис. 62, была значительно выше —  $r = 0.892, P < 0.001, n = 11; Y = 2.3509 * X + 9.1877$  (где X и Y, как на рис. 62); в случае массы тела связь увеличилась незначительно и была также недостоверной ( $r = 0.492, P > 0.05, n = 11$ ).

Сходство между длиной тела трехиглой колюшки морфы *leiurus* возраста 1+ и длиной (массой) тела особей группировки «Е» возраста 1+, по материалам 1985–1992 и 2000–2003 гг., была высокой (она была выше, чем с особями стада «А») и составила:  $r = 0.859, P < 0.001, n = 12$  ( $r = 0.866, P < 0.001, n = 12$ ) (рис. 63 и рис. 103).

Наличие более высокой корреляции между длиной трехиглой колюшки морфы *leiurus* и размерно-массовыми показателями смолтов нерки у рыб группировки «Е», по сравнению с особями стада «А», представляется очень интересным и, без сомнения, связано с пространственным распределением молоди нерки и трехиглой колюшки в период сезона их совместного нагула в оз. Азабачье.

Известно (Ковалев, Максимов, 1994; Бугаев, 1995), что молодь нерки стада «А» в период нахождения в озере в первое лето жизни является в большей степени планктофагами, чем молодь группировки «Е». Это позволяет предполагать, что в первое лето–осень жизни нагул и питание сеголетков *leiurus* в бассейне оз. Азабачье связаны в большей степени с литоралью озера, чем с его пелагиалью.

Но увеличение численности молоди нерки в оз. Азабачье, о чем косвенно свидетельствует показатель численности производителей, от которого одновременно в озере нагуливается молодь нерки (АЕА) (Бугаев, 1995), ведет к выеданию кормовой базы, что отражается и на снижении длины годовиков *leiurus* (рис. 104). Взаимосвязь между названными показателями высокая ( $r = 0.848, P < 0.001, n = 12$ ).

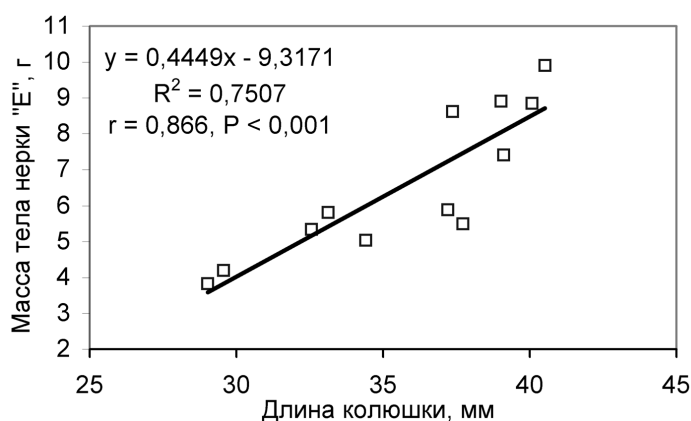


Рис. 103. Взаимосвязь между межгодовыми изменениями длины тела трехиглой колюшки морфы *leiurus* возраста 1+ (на 01 июля) из литорали оз. Азабачье (Тимофеевский и Култучный заливы) и массы тела смолтов нерки группировки «Е» возраста 1+, мигрировавших из оз. Азабачье в 1985–1992 и 2000–2003 гг.

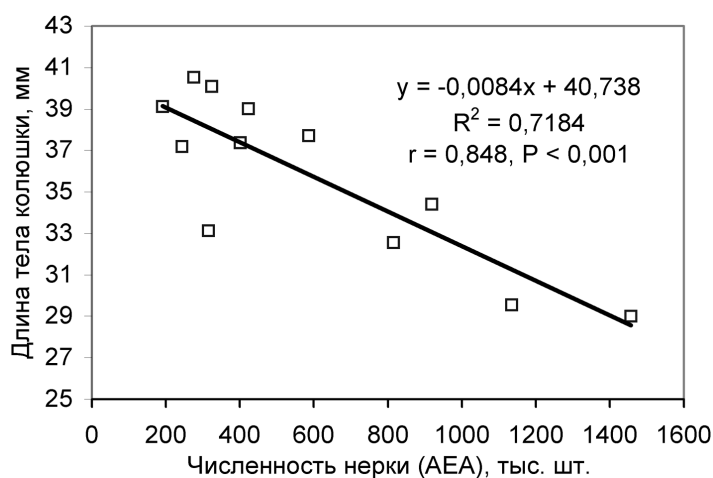


Рис. 104. Взаимосвязь между численностью производителей нерки стада «А» и группировки «Е», от которых одновременно нагуливается потомство в оз. Азабачье (АЕА — Бугаев, 1995), и длиной тела трехиглой колюшки морфы *leiurus* возраста 1+, пойманной в оз. Азабачье в 1985–1992 и 2000–2003 гг.

Интересно то, что если рассмотреть корреляцию между длиной смолтов нерки стада «А» и трехиглой колюшки в 1985–1992 г., то она имеет очень высокое значение ( $r = 0.956$ ,  $n = 8$ ). Но привлечение новых материалов после большого промежутка времени 1993–1999 гг. значительно понижает уровень связи. Этот факт можно объяснить тем, что в 1985–1992 гг. состав ихтиологического сообщества мог носить один характер, а в настоящее время он может быть другим. Периодическое изменение соотношения видового состава ихтиологического сообщества в оз. Азабачье подтверждают исследования С.П. Белоусовой (1972, 1974, 1975), которая подробно анализировала питание молоди нерки и малоротой корюшки и совсем не рассматривала как пищевого конкурента трехиглую колюшку. Межгодовые изменения в составе пелагического сообщества рыб оз. Азабачье подтверждают и результаты траловых обловов в озере (Бугаев, 1988, 1995).

В случае фертилизации оз. Азабачье вопрос о пищевых взаимоотношениях нерки и ее конкурентов в питании (прежде всего с *leiurus*) будет одним из основных при оценке ее вероятной эффективности (Бугаев, 1995).

**Численность и промысел проходной морфы *trachurus*.** Жилая трехиглая колюшка *leiurus* никогда не являлась объектом промысла, но проходная, *trachurus*, издавна привлекала местное население Камчатки.

Вытапливанием жира из проходной трехиглой колюшки, которую называли «хагалчи», камчадалы занимались еще в XVII веке (Крашенинников, 1755 — цит. по: Крашенинников, 1994; Стеллер, 1774 — цит. по: Стеллер, 1999), а вероятнее всего, и тысячи лет назад (Диков, 1969, 1979). Как писал Г.В. Стеллер в 1774 г. (Стеллер, 1999), «эта рыба дает вкусную и крепкую уху, которую можно принять за куриный бульон. Поэтому лакомки среди казаков и ительменов варят ее из-за ухи».

Исследователи (Максимов, Долгов, 1983), по наблюдениям 1979 и 1981 гг., особо подчеркивали, что поражает не только картина рыбы, идущей на нерест сплошной лентой вдоль обоих берегов р. Камчатка, но и тот факт, что она практически не используется промыслом.

Плотность двигающихся вдоль берега косяков проходной колюшки бывает настолько высока, что она замедляет движение моторных лодок. Такое количество позволяет применить для лова рыбонасосы, устанавливаемые прямо на берегу. Впервые трехиглую колюшку рыбаки колхоза «Путь Ленина» начали ловить в 1979 г. (Лагунов, 1985).

На основании рекомендаций КамчатНИРО в 1979–1984 гг. в нижнем течении р. Камчатка рыбаки осуществляли вылов трехиглой колюшки. Существует широко известная версия, что из-за перелова колюшки в 1983 г. запасы ее были подорваны и промысел прекратился. Однако, как свидетельствуют собранные воедино факты много лет спустя, это не так. По наблюдениям И.И. Лагунова и В.Ф. Бугаева (осуществлявшего сбор биостатистики по нерке р. Камчатка на Усть-Камчатском РКЗ в 1978–1983 гг.), история промысла трехиглой колюшки в 1979–1984 гг. выглядела следующим образом.

Статистика вылова трехиглой колюшки свидетельствует, что на 6 июня 1979 г. на четырех рыбалках было добыто 43 т (по сообщению И.И. Лагунова, за 20 минут один рыбак сачком заполнял колюшкой рыбацкую лодку грузоподъемностью 1.0–1.5 т), однако добычу вынуждены были прекратить из-за отказа принимать сырец. Поэтому часть его была закопана в землю (*вернее всего — выброшена в реку, курсив редактора*). Туковый цех Усть-Камчатского РКЗ объяснял свой отказ в приемке колюшки тем, что рыбомучная установка успешно работает только при условии, если она загружается не одной колюшкой, а совместно с какой-либо другой крупной рыбой (минтаем).

С конца мая по 10 июня 1980 г. было добыто и сдано в обработку Усть-Камчатскому РКЗ 88 тонн трехиглой колюшки, из которой было выработано 14.5 т кормовой муки.

В начале июня 1981 г. рыбаки колхоза «Путь Ленина» в нижнем течении р. Камчатка в районе рыбалки «Усть-Камчатск» рыбонасосом добыли 40 т трехиглой колюшки, и ее добычу в том году можно было довести до 100 т и более. Но Усть-Камчатский РКЗ уже традиционно отказался принимать сырец из-за ограниченности технических возможностей ее переработки на муку, которой на 20 июня было выпущено 33 т.

По данным И.И. Лагунова (1982), на 8 июня 1982 г. было добыто 50 т трехиглой колюшки при плане 200 т, однако добыча, как и прежде, сдерживалась вследствие трудностей с переработкой.

В 1983 г. вылов трехиглой колюшки уже достиг 340 т (Лагунов, 1985), но из-за снижения численности колюшки в 1985 г. полностью прекратился (Бугаев, 1992b).

Полные данные об объемах вылова проходной трехиглой колюшки в 1984 г. отсутствуют, но какой-то промысел ее все-таки существовал. Есть запись в полевом дневнике В.Ф. Бугаева, что в 1984 г. промысел колюшки был начат с запозданием, основной ход был пропущен, и много этой рыбы прошло в бассейн реки. В результате, на 13 июня 1984 г. колюшки было добыто всего 16 т. Вероятно, из-за небольшого объема пойманная колюшка даже и не была сдана на переработку.

Для консервщиков Усть-Камчатского РКЗ 1985 г. стал рекордным — выпуск консервов (в основном лососевых) составил 26 миллионов условных банок (Заикина и др., 1986), поэтому работникам рыбоконсервного завода было не до трехиглой колюшки.

Много лет спустя в частных разговорах В.Ф. Бугаеву удалось выяснить, что лов трехиглой колюшки в 1985 г. полностью прекратили не столько из-за низкой ее численности, а сколько из-за того, что в 1983–1985 гг.

нерка р. Камчатки (за счет нерки оз. Азабачье) имела высокую численность. В эти годы Усть-Камчатский РКЗ в период с 10 по 20 июня имел максимальную загрузку и не хотел больше принимать трехиглую колюшку. Кроме того, среди рыбаков не было лидера, желающего работать на колюшке (все хотели ловить нерку). Рыбаки рассчитывали, что в 1985–1986 гг. и в последующие годы численность нерки р. Камчатка будет высокой. Сроки хода проходной колюшки и массового хода ранней нерки в р. Камчатка сильно совпадают. В результате в 1984–1985 гг. появилась удобная всем добытчикам и переработчикам официальная версия о перелове трехиглой колюшки в р. Камчатка в 1983 г.

В 1983 г. (возможно, это год наиболее высокой численности) вылов проходной колюшки, как и в 1979–1982 гг., не ограничивался ее численностью, а лимитировался только возможностями обработки сырца Усть-Камчатским РКЗ, поскольку ход колюшки совпадает с ходом ценных промысловых рыб — нерки и чавычи (Лагунов, 1985).

В 1990–1991 гг. численность нерки р. Камчатка находилась на очень низком уровне. Вероятно, поэтому в 1992–1993 гг. промысел трехиглой колюшки был вновь возобновлен: в 1992 г. рыбаки рыбонасосом добыли 270, а в 1993 г. — 98 т этого вида рыбы (Жолудев, 1998). Но начиная с 1992 г. численность нерки р. Камчатка начала вновь возрастать, и уже с 1994 г. в период путины нерки про трехиглую колюшку никто не вспоминал.

Результаты 1992 г. по лову трехиглой колюшки вполне сопоставимы с таковыми 1983 г., когда было добыто 340 т этого вида.

Совсем не исключено, что 1983 год, когда было выловлено 340 т, не был самым обильным по численности трехиглой колюшки, а просто в этом году была достигнута наилучшая организация ее лова и переработки.

Специально организованные обловы *trachurus* показали ее высокую численность в бассейне р. Камчатка в 1988 г. (Бугаев, 1992b; табл. 181), причем вполне сопоставимую с таковой в 1976–1978 гг. (табл. 1 — Приложение).

Исходя из всего вышесказанного, есть основания считать, что в целом высокая численность *trachurus* в бассейне р. Камчатка наблюдалась с середины 1970-х до начала 1990-х гг. Численность трехиглой колюшки в последующие годы и в настоящее время не идет ни в какое сравнение с той, какой она была в вышеназванный период.

Так, обловы В.Ф. Бугаева в 1988 г. (и обловы Г.В. Базаркина — в 2003 г.) на один замет стандартного 12-метрового малькового невода показали, что в конце июня – середине июля в 1988 (в скобках — 2003) г. ловилось следующее количество экземпляров *trachurus*: в оз. Кулпик — 80.0 (1.2), оз. Куражечное — 270.0 (1.3), оз. Низовцево — 85.0 (4.5), оз. Курсин — 109.0 (16.0), оз. Азабачье — 17.5 (12.0).

Приведенные результаты убедительно свидетельствуют о резком снижении численности *trachurus* в бассейне р. Камчатка в 2003 г. по сравнению с 1988 г. Исключение составляет оз. Азабачье, где межгодовая численность трехиглой колюшки, вероятно, более стабильна, чем в мелких пойменных озерах. Но в целом у В.Ф. Бугаева сложилось мнение, что в 1999–2003 гг. численность *trachurus* была в озере значительно ниже, чем она была в 1988 г. и особенно в предыдущие 1976–1987 гг.

На основании всей приведенной информации можно предполагать, что в период 1976–1993 гг. ресурсы проходной колюшки в бассейне р. Камчатка были достаточно высоки, но ее наиболее высокая численность, вероятнее всего, пришлось на 1976–1984 гг., как это считали ранее (Бугаев, 1992b).

К сожалению, организация регулярного промысла колюшки затруднительна из-за нестабильности ее подходов, которые пока не поддаются прогнозированию. Но учитывая небольшие затраты на организацию ее промысла, в случае заметного увеличения ее численности в будущем, промысел трехиглой колюшки в пределах 100–200 т можно будет рекомендовать ежегодно, а при хороших результатах — оперативно увеличивать ее вылов.

**Влияние численности проходной морфы *trachurus* на численность нерки бассейна р. Камчатка** (группировки «Е»). О возможном негативном воздействии трехиглой колюшки (как проходной, так и жилой морф) на численность лососей бассейна р. Камчатка уже предполагали (Максимов, Долгов, 1983; Бугаев, 1995).

Буквально в последнее время сделано предположение (Бугаев, 2003b, 2004b), что именно высокая численность проходной трехиглой колюшки *trachurus*, наблюдавшаяся в бассейне р. Камчатка в середине 1970–1980 гг., и повлияла отрицательно на величину поколений 1980–1987 гг. нерки группировки «Е» (из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатка). Молодь нерки группировки «Е» в пойменных озерах среднего и нижнего течения р. Камчатка в период ее миграции в возрасте сеголетков в оз. Азабачье контактировала с половозрелыми *trachurus*, совершавшими анадромную миграцию в бассейн реки в эти годы после нагула в море.

Как видно из рис. 105, период аномально низкой численности поколений нерки группировки «Е» в известной мере совпадает с очень высокой численностью *trachurus* в бассейне р. Камчатка, наблюдавшейся в 1976–1984 гг. (Бугаев, 1992b). Если полагать, что увеличение численности *trachurus* произошло в 1976–1977 гг., то, судя по рис. 105, ее отрицательное воздействие на поколения нерки группировки «Е» сказалось не сразу, а только спустя несколько лет.



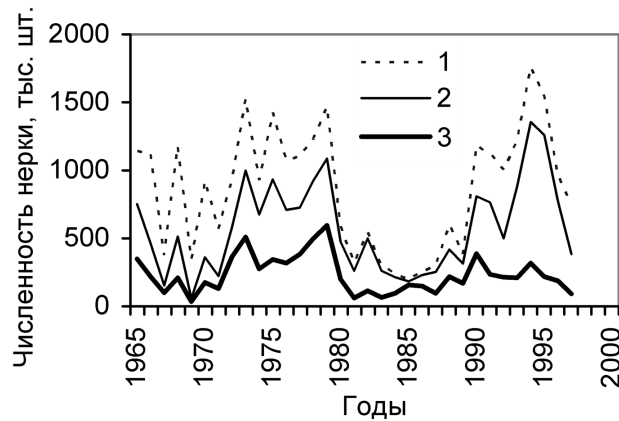


Рис. 105. Численность поколений нерки группировки «Е» 1965–1997 гг. в море до начала дрейфтерного промысла (1), при подходе к устью р. Камчатка (2) и на нерестилищах в зоне воспроизводства группировки «Е» (3), тыс. шт. Значения численности смещены на 6 лет назад (например, на рисунке 1997 г. — это возврат в 2002 г.).

Воздействие *trachurus* на сеголетков нерки группировки «Е» в период ее миграции через пойменные озера нижнего течения в оз. Азабачье (и группировки «С» в период миграции в море) могло быть двояким: прежде всего, это пищевая конкуренция между сеголетками нерки и половозрелыми *trachurus* (Бугаев, 1995), и второе — прямое выедание сеголетков нерки половозрелыми особями *trachurus*. Сеголетки кеты, имеющие большие размеры, чем сеголетки нерки, не исключено, выеданию могли подвергаться в значительно меньшей степени.

О возможности выедания сеголетков нерки половозрелыми *trachurus* свидетельствуют характер их питания в литорали оз. Азабачье и протоке Азабачьей, где сеголетки нерки присутствовали в желудках *trachurus* (Бугаев, 1995), а также опыты, проведенные сотрудниками биостанции «Радуга» ИБМ АН СССР по скармливанию живых сеголетков нерки половозрелым *trachurus*, которые их активно поедали (А.Г. Шевляков, М.Б. Шедько, персональные сообщения). Настоящая гипотеза несколько не отвергает первую (Бугаев, 1995), т. к. ранее предполагаемые факторы влияния также оказывали свое негативное воздействие.

Как видно из рис. 105, поколения 1988–1990 гг. у группировки «Е» начали увеличивать свою численность, по сравнению с предыдущим периодом 1980–1987 гг., хотя, по представлениям В.Ф. Бугаева, в бассейне р. Камчатка еще наблюдалась высокая численность *trachurus*. Можно предполагать, что на эти поколения уже повлияло улучшение условий нагула в море в связи с изменениями динамики численности горбуши Западной Камчатки, начиная с 1985 г. и по настоящее время (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2003), а также значительное улучшение условий нагула для молоди нерки в оз. Азабачье, начавшееся с конца 1980-х — начала 1990-х гг. О последнем свидетельствует значительное увеличение размеров смолтов нерки, мигрировавших из этого озера (особенно в 1988–1995 гг.) (Bugayev, 2000; Бугаев, Бугаев, 2000).

В настоящее время нет данных о питании *trachurus* в пойменных озерах Камаковской низменности и других пойменных озерах среднего и нижнего течений бассейна р. Камчатка, через которые мигрируют особи группировки «Е», но такие материалы уже собираются. Конечно, в настоящее время численность *trachurus* несравнимо ниже, чем в 1976–1993 гг., но изучение спектра ее питания (особенно подтверждение нахождения в ее желудках сеголетков нерки и кеты), безусловно, представляет интерес для понимания процессов, влияющих на динамику численности некоторых видов тихоокеанских лососей.

**К вопросу о формировании морф трехиглой колюшки.** В заключение рассмотрим вопрос о формировании популяций проходной *trachurus* и жилой морф *leiurus* трехиглой колюшки в бассейне р. Камчатка.

Можно предполагать, что классификация озерных водоемов по пригодности кормовой базы для молоди нерки будет справедлива и для жилой морфы трехиглой колюшки. Как уже указывали ранее, И.И. Куренков (1967a, 1976, 1978b, 2005) разделяет озера Камчатки на две группы по особенностям экосистем пелагиали. Для первых (мелких озер), имеющих средние глубины до 13–18 м, характерны виды ракообразных, в том числе и копепоид, которые при осеннем похолодании выпадают из планктона и проводят зиму в состоянии диапаузы на дне водоема; причем уменьшение глубины еще более усугубляет эти процессы. Такое обстоятельство резко меняет в зимний период кормовые условия для молоди нерки, которая является активным планктофагом. Для вторых (глубоких озер) характерны в основном эупелагические ракообразные, которые зимой из планктона не выпадают — в это время только снижается их численность и несколько задерживается развитие.

В бассейне р. Камчатка только два озера — Азабачье и Двухюрточное — относятся к типичным глубоким; одно озеро, Курсин, относится к промежуточному типу, все остальные — к мелким. Однако мелкие озера Низовцево и Красиковское со средними глубинами до 5–9 м, ближе к промежуточному типу, чем к остальным мелким водоемам бассейна р. Камчатка, обычно имеющим глубины порядка 1–2 м.

Как уже было отмечено ранее, в среднем течении р. Камчатка, ниже устья р. Андриановка и выше пос. Мильково, между современными руслами рек Козыревка и Камчатка, расположенных вдоль обеих склонов долины, в плейстоцене длительное время находился обширный озерный водоем умеренно холодного типа со значительными глубинами (Брайцева и др., 1968; Крогиус, 1983). Следовательно, р. Камчатка от р. Андриановка и выше, а также ее притоки выше пос. Козыревск, были раньше притоками большого озера.

Возможно, что современные популяции морфы *leiurus* верхнего течения р. Камчатка являются потомком популяции, обитавшей в этом древнем водоеме (Бугаев, 1992b). С другой стороны, известное сходство верхних популяций морфы *leiurus* по экстерьерным характеристикам с современной проходной морфой *trachurus* позволяет предполагать возможность их образования от популяции проходной трехиглой колюшки. Выше было показано, что в годы достаточно высокой численности морфы *trachurus* ее особи поднимаются до пос. Долиновка, но не исключено, что в годы аномально высокой численности они могут подниматься до пос. Мильково, где часть ее потомства, в результате интенсивно происходящих руслообразовательных процессов и паводков р. Камчатка, на многие годы могла быть отрезана от основного русла и не имела возможности скатиться в море (Бугаев, 1992b).

Встречаемость молоди *leiurus* в водоемах, расположенных ниже пос. Мильково, часто без половозрелых особей, свидетельствует о возможности расселения этой морфы из района пос. Милькова путем выноса быстрым течением особей младших возрастных групп, особенно сеголетков и годовиков. Однако редкая встречаемость производителей *leiurus* ниже участка пос. Мильково – пос. Долиновка может быть следствием неблагоприятных условий для воспроизводства и жизни колюшки в старицах и мелководных озерах среднего и нижнего течений р. Камчатка (со средними глубинами 1–2 м) (Бугаев, 1992b).

Об этом свидетельствует отсутствие *leiurus* в озерах и старицах среднего и нижнего течений р. Камчатка района оз. Кулпик – оз. Куражечное. Встречаемость *leiurus* в некоторые годы в районе пос. Долиновка – Дедова Юрта может быть следствием покатной миграции неполовозрелых особей из района пос. Мильково. Возможно, что наибольшая близость старицы выше пос. Долиновка к району пос. Мильково обеспечивает довольно стабильное присутствие производителей *leiurus* в ней, так как по своим кормовым характеристикам для молоди нерки и колюшки этот водоем несколько не отличается от других стариц, расположенных ниже по течению, где производители этой морфы систематически отсутствуют (Бугаев, 1992a).

В нижнем течении р. Камчатка, в районе р. Еловка и озер Камаковской низменности (Куражечное, Кобылкино, Собачье, Уроколон и др.), расположенных выше озер Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин, в плейстоцене и позднее, так же как и в верхнем течении р. Камчатка, существовало большое озеро (Куренков, 1967a; Крогиус, 1983). Вероятнее всего, в нем, как и в верхнем озере, ранее существовала популяция морфы *leiurus*, которая до настоящего времени не сохранилась в связи с отсутствием в данном районе озерных водоемов с устойчивой кормовой базой в течение года.

Если в верхнем течении р. Камчатка наличие современной популяции *leiurus* можно объяснить вынужденной, часто многолетней задержкой в отшнуровавшихся водоемах, то в нижнем течении р. Камчатка массовой отшнуровки водоемов в многолетнем аспекте здесь не наблюдается. Необходимо также иметь в виду, что ниже озер Камаковской низменности расположено оз. Азабачье, являющееся исключительно благоприятным водоемом для нагула молоди нерки и колюшки, а также ряд озер с условиями менее благоприятными, но лучшими, чем в озерах Камаковской низменности. Вероятнее всего, что после понижения уровня Камаковских озер в результате размыва горного хребта Кумроч (Куренков, 1967a) произошло сильное снижение численности древней популяции *leiurus*, которая в настоящее время здесь практически отсутствует (в оз. Куражечное нами встречены лишь отдельные экземпляры производителей) (Бугаев, 1992b).

В настоящее время известна миграция сеголетков нерки (группировки «Е») из притоков среднего и нижнего течений р. Камчатка в оз. Азабачье для нагула, где она живет обычно около одного года (Бугаев, 1981b, 1983d, 1995; Бугаев, 1987a). Можно предполагать, что после понижения уровня древнего озера здесь могла существовать по аналогии с неркой и покатная миграция *leiurus* в оз. Азабачье. Озера нижнего течения р. Камчатка — Низовцево, Красиковское, Азабачье и Курсин — относятся к водоемам лагунно-лиманного типа, образовавшимся на месте бывших крупных морских заливов и проливов, отделившихся от моря в результате выноса речного аллювия р. Камчатка (Крохин, 1972).

Заселение озер нижнего течения р. Камчатка и образование популяции *leiurus*, вероятнее всего, шло за счет задержки в пресной воде особей морфы *trachurus*, чему способствовали неплохие кормовые условия в водоемах такого типа. Как показали исследования (Зюганов, Бугаев, 1988), среди молоди трехиглой колюшки в оз. Азабачье встречается около 4% молоди морфы *trachurus*, задерживающейся на нагул в озере и, по-видимому, созревающей в пресной воде. Однако не исключено, что заселение морфой *leiurus* озер Азабачье, Низовцево, Красиковское и Курсин шло в результате покатной миграции неполовозрелых особей из озерного водоема, расположенного выше по течению р. Камчатка и существовавшего ранее на месте современных озер Камаковской низменности (Бугаев, 1992b).