

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ «МАГАДАНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ» (ФГБНУ «МАГАДАННИРО»)

В.В. Овчинников, А.А. Смирнов, В.В. Волобуев,  
И.С. Голованов, А.М. Коршукова,  
А.М. Панфилов, О.В. Прикоки

# ОСНОВНЫЕ ПРОМЫСЛОВЫЕ РЫБЫ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ЗАПАСЫ, УЛОВЫ



МАГАДАН • 2018

УДК 639.052 (265.53-17)

ББК 47.2

О35

### **Овчинников В.В.**

- О35 Основные промысловые рыбы Магаданской области: биология, экология, запасы, уловы / В.В. Овчинников, А.А. Смирнов, В.В. Волобуев, И.С. Голованов, А.М. Коршукова, А.М. Панфилов, О.В. Прикоки. — Владивосток: Дальпресс. 2018. — 156 с.  
ISBN 978-5-7311-0495-1

Аналитический обзор по биологии, экологии, динамике запасов и уловов основных видов промысловых рыб из зоны ответственности ФГБНУ «МагаданНИРО» (Магаданская область). Приведены исторические сведения и современные мониторинговые данные о состоянии запасов основных объектов промысла в регионе. Дана прогностическая оценка их уловов в будущем.

УДК 639.052 (265.53-17)

ББК 47.2

Издано по решению Учёного Совета ФГБНУ «МагаданНИРО»

Ответственный редактор: *Е.В. Микодина*, д-р биол. наук, ФГБНУ «ВНИРО»

Рецензенты: *А.Н. Строганов*, д-р биол. наук, гл. науч. сотр. ФГБОУ ВО

«МГУ имени М.В. Ломоносова»;

*А.П. Новоселов*, д-р биол. наук, вед. науч. сотр. ФГБНУ «ПИПРО»

**Ovchinnikov V.V., Smirnov A.A., Volobuev V.V., Golovanov I.S., Korshukova A.M., Panfilov A.M., Prikoki V.O.** Main Magadan Region commercial fishes: biology, ecology, stocks, catches. — Vladivostok: Dalpress. 2018. — 156 p.

Analytical review on biology, ecology, dynamics of stocks and catches of the main species of commercial fish in the area of responsibility of the FSBSI "MagadanNIRO" (Magadan Region) is submitted. Historical information and modern monitoring data on the state of the reserves of the main fishery objects in the region are examined. A predictive assessment of their catches in the future is given.

ISBN 978-5-7311-0495-1

© Овчинников В.В., 2018

© Смирнов А.А., 2018

© Волобуев В.В., 2018

© Голованов И.С., 2018

© Коршукова А.М., 2018

© Панфилов А.М., 2018

© Прикоки О.В., 2018

© ФГБНУ «МагаданНИРО», 2018

FEDERAL AGENCY FOR FISHERIES  
FEDERAL STATE BUDGETARY SCIENTIFIC INSTITUTION  
“MAGADAN RESEARCH INSTITUTE OF FISHERIES AND OCEANOGRAPHY”  
(FSBSI “MAGADANNIRO”)

V.V. Ovchinnikov, A.A. Smirnov, V.V. Volobuev,  
I.S. Golovanov, A.M. Korshukova,  
A.M. Panfilov, O.V. Prikoki

MAIN MAGADAN REGION  
COMMERCIAL FISHES:  
BIOLOGY, ECOLOGY,  
STOCKS, CATCHES



MAGADAN • 2018

# ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	7
Глава 1. О МАТЕРИАЛЕ И МЕТОДАХ .....	11
Глава 2. СЕМЕЙСТВО СЕЛЬДЕВЫЕ CLUPEIDAE .....	14
2.1. К истории изучения тихоокеанской сельди <i>Clupea pallasii</i> Охотского моря .....	14
2.2. Гижигинско-камчатская сельдь .....	15
2.3. Охотская сельдь .....	56
Глава 3. СЕМЕЙСТВО ЛОСОСЁВЫЕ SALMONIDAE .....	77
3.1. Проходной голец мальма <i>Salvelinus malma</i> .....	77
3.2. Тихоокеанские лососи рода <i>Oncorhynchus</i> (Salmonidae).....	90
3.2.1. Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> .....	92
3.2.2. Кета <i>Oncorhynchus keta</i> .....	114
Глава 4. СЕМЕЙСТВО ТРЕСКОВЫЕ GADIDAE.....	127
4.1. Прибрежный минтай <i>Theragra chalcogramma</i> в границах Магаданской области .....	127
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	135
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	139

# CONTENTS

INTRODUCTION .....	7
Chapter 1. MATERIALS AND METHODS .....	11
Chapter 2. FAMILY CLUPEIDAE .....	14
2.1. History of the study of the Pacific Herring <i>Clupea pallassii pallassii</i> of the Sea of Okhotsk .....	14
2.2. Gizhiga-Kamchatka Herring .....	15
2.3. Okhotsk Herring .....	56
Chapter 3. FAMILY SALMONIDAE .....	77
3.1. Dolly Varden <i>Salvelinus malma</i> .....	77
3.2. Pacific Salmon of the Genus <i>Oncorhynchus</i> (Salmonidae).....	90
3.2.1. Pink Salmon <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> .....	92
3.2.2. Chum Salmon <i>Oncorhynchus keta</i> .....	114
Chapter 4. FAMILY GADIDAE.....	127
4.1. Coastal Walleye Pollock <i>Theragra chalcogramma</i> within the borders of the Magadan Region .....	127
CONCLUSION .....	135
REFERENCES .....	139



## ВВЕДЕНИЕ

Охотское море — самое холодное внутреннее море российских вод Северо-Западной Пацифики. Несмотря на это, среди дальневосточных морей оно является самым продуктивным водоёмом, имеет важное промысловое значение и ежегодно обеспечивает в среднем до 47% вылова водных биоресурсов в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне (Состояние промысловых ресурсов, 2014). Акватория шельфа северной половины моря является одним из важнейших районов промысла на Дальнем Востоке, а доля добываемых здесь биологических ресурсов достигает 28% от их общего вылова в дальневосточных морях. Рыбохозяйственными исследованиями ФГБНУ «МагаданНИРО» (далее — МагаданНИРО) охвачены обширные акватории северо-западной части Охотского моря (Северо-Охотоморская промысловая подзона и прилегающая к Магаданской области часть Западно-Камчатской подзоны, а также подрайон «Центральная часть Охотского моря»), на которых разведаны, оценены и введены в промысел крупные запасы прибрежных, пелагических, донных рыб и промысловых беспозвоночных. Рыбопродуктивность эпипелагиали и донных ихтиоценов северной части Охотского моря намного выше таковой южной глубинной части моря, а биомасса донных и придонных видов рыб и промысловых беспозвоночных в Охотском море достигает 4–7,5 млн т (Шунтов и др., 2002; Шунтов, Волвенко, 2016).

В настоящее время основные объекты промысла в северной части моря, прилегающей к территории Магаданской области, находятся в удовлетворительном состоянии: к среднему уровню приблизились запасы охотской и гижигинско-камчатской сельди *Clupea pallasii*, североохотоморского минтая *Theragra chalcogramma*, чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides*, камбал сем. *Pleuronectes*

tidae, тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus*. Происходит увеличение запасов таких видов беспозвоночных, как крабы — синий *Paralithodes platypus* и колючий *Paralithodes brevipes*, крабы-стригуны — опилио *Chionoecetes opilio* и ангулятус *Chionoecetes angulatus*, креветка углохвостая *Pandalus goniurus*, трубачи сем. Vuccinidae.

МагаданНИРО в зоне своей ответственности проводит исследования водных биоресурсов по 54 объектам и единицам запаса андромных и морских биологических ресурсов. Суммарный прогноз общего допустимого и рекомендуемого вылова водных биоресурсов по всем прогнозируемым единицам запаса, контролируемым институтом, ежегодно составляет 700–750 тыс. т. Объектами научных исследований и мониторинга МагаданНИРО, обеспечивающими рыболовную базу Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна, традиционно являются 22 вида рыб (из которых доля сельди и минтая превышает 90%), 16 видов беспозвоночных (основная доля биомассы которых приходится на краба-стригуна опилио, креветку северную *Pandalus borealis eous* и трубачей-букцинид), один вид бурых водорослей — ламинария рода *Laminaria*, четыре вида морских млекопитающих: ларга *Phoca vitulina largha*, крылатка *Histriophoca fasciata*, акиба *Phoca hispida* и лахтак *Erignathus barbatus nauticus*.

Ключевыми объектами рыбного промысла являются минтай *Theragra chalcogramma*, охотская и гижигинско-камчатская сельди *Clupea pallasii*. По сравнению с ними, объёмы добычи тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* значительно меньше, однако они играют огромную социальную роль как объекты добычи коренных малочисленных народов Севера, Сибири и Дальнего Востока Российской Федерации, а также любительского и спортивного лицензионного лова. Уловы тихоокеанских лососей не только способствуют реализации Стратегии развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации на период до 2020 года, решению задач государственной Программы развития сельского хозяйства и регулирования рынков сельскохозяйственной продукции, сырья и продовольствия на 2013–2020 годы, обеспечивая продовольственную безопасность региона, но и позволяют осуществлять валютоёмкий экспорт и искусственное воспроизводство лососей в Магаданской области.

На фоне общего вылова лососей доля горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* за последние 20 лет составляла в среднем 54%, кеты *O. keta* — 43%, т. е. в уловах преобладает такой относительно малоценный в коммерческом отношении вид, как горбуша. Однако этот вид составляет основу лососёвого промысла Магаданской области, что



особенно сказывается на уловах в годы низкой численности неурожайных подходов горбуши. В настоящее время более продуктивной (урожайной) в регионе является линия поколений горбуши нечётного ряда лет. Поколения горбуши малопродуктивной чётной линии лет с 2000 по 2015 гг. находились в депрессии. В 2016 г. отмечен рост подходов горбуши по этой линии лет. В 2016–2017 гг. поколения горбуши обеих линий (чётных и нечётных) находятся на подъёме.

В Магаданской области имеются два основных промысловых района добычи тихоокеанских лососей: зал. Шелихова и Тауйская губа. Запасы лососей выше в реках зал. Шелихова, где они составляют 60–70% от общих их подходов. Однако промысловая нагрузка больше в Тауйской губе, что объясняется близостью областного центра и наличием перерабатывающей инфраструктуры. В зал. Шелихова рыбодобывающая и перерабатывающая инфраструктура развиты слабо, поэтому в урожайные годы подходов горбуши туда необходимо привлекать суда на приёмку сырца лосося. В 2017 г. вылов лососей по региону распределился следующим образом: 47% объёмов лососей добыто в Тауйской губе и 53% — в зал. Шелихова. Максимальные уловы лососей в 2000-е годы достигали: горбуши — 12 801 т (2007 г.), кеты — 2433 тыс. т (2010 г.), кижуча — 261 т (2014 г.).

Кроме лососей, промысловое значение имеет проходной голец рода *Salvelinus* — мальма *Salvelinus malma*. В последние годы популярность мальмы как объекта промысла значительно возросла. Увеличилось и её изъятие: с 12–15 до 30–40%, с максимальным выловом до 480 т (2016 г.). Доля гольца в общем вылове лососёвых рыб достигает 12–14%, в среднемноголетнем аспекте составляет 7%.

Сведения по биологии, запасам, добыче (вылову) охотоморских объектов промысла в зоне ответственности ФГБНУ «МагаданНИРО» регулярно освещаются в научной печати, в т. ч. в 2000–2017 гг. (Черешнев и др., 2002; Шунтов и др., 2002; Волобуев, Марченко, 2011; Мельник и др., 2014; Волобуев и др., 2016; Волобуев, Овчинников, 2016; Смирнов и др., 2016а, 2016б; Овчинников и др., 2017).

Цель настоящей работы — аналитический обзор характерных черт биологии, экологии, динамики запасов и уловов основных объектов исследований сотрудников МагаданНИРО и рыбного промысла в Магаданской области, а именно — минтая, охотской и гижигинско-камчатской сельдей и трёх видов лососёвых рыб.

Всем коллегам института, работникам предприятий и организаций региона, администрации Магаданской области, оказавшим практическую помощь в работе, авторы приносят искреннюю благодарность.

Авторы также с благодарностью примут конструктивную критику читателей и надеются, что настоящее коллективное аналитическое исследование послужит научной основой для дальнейшего изучения и рациональной эксплуатации водных биологических ресурсов Охотского моря в границах Магаданской области.

## ГЛАВА 1. О МАТЕРИАЛЕ И МЕТОДАХ

Основой для настоящей работы послужили многолетние материалы, собранные в 1978–2017 гг. как авторами, так и другими сотрудниками МагаданНИРО во время морских экспедиционных исследований в Охотском море, в период проведения полевых работ на пресноводных водных объектах и авиационных наблюдений.

Объектами исследования и анализа выбраны пять видов морских и анадромных рыб, составляющих основу уловов в Магаданском регионе. Из морских рыб — это два вида: тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* (семейство сельдевые Clupeidae) и минтай *Theragra chalcogramma* (семейство тресковые Gadidae), из анадромных — три вида, в том числе два — тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* горбуша *O. gorbuscha* и кета *O. keta*, а также один голец — мальма *Salvelinus malma* (семейство лососёвые Salmonidae).

Использованные методологические подходы и методы детально описаны в публикациях авторов, других сотрудников МагаданНИРО, учёных дальневосточных бассейновых институтов Росрыболовства, научно-исследовательских институтов РАН и образовательных организаций высшей школы. Уточняя, кратко информируем, что при сборе и камеральной обработке полученных в экспедиционных условиях материалов применяли традиционные в общей биологии, ихтиологии и рыбохозяйственной науке методики, пособия, руководства и инструкции (Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974).

Считаем важным подчеркнуть, что сбор материала проводили ежегодно. По гижигинско-камчатской сельди его осуществляли из уловов ставных и обкидных неводов, расположенных на побережье, и малых кошельковых неводов, облавливающих косяки подходящей на нерест и отходящей на нагул сельди в прибрежной зоне Ги-

жигинской губы зал. Шелихова. Биологические материалы по охотской сельди были собраны из уловов ставных и закидных неводов и ставных сетей в двух точках побережья Тауйской губы: в районе Ньюклинской косы (Ольское побережье, восточная часть Тауйской губы) и в районе побережья Амахтонского залива (западная часть).

Биологические показатели минтая получены при анализе уловов в прибрежной зоне Магаданской области и исключительной экономической зоне (ИЭЗ) Российской Федерации, собранных наблюдателями МагаданНИРО. Для этого использованы материалы, полученные при проведении работ на НИС «Зодиак» (2001 г.), СТР «Селихино» (2005 г.), СРТМ «Си-Хантер» (2010 г.) и СРТМ «Аскур» (2012 г.). Материалы по минтаю в ИЭЗ собирали в эти же годы на научно-исследовательских судах ТИНРО-Центра (НИС «Профессор Кагановский», НИС «ТИНРО») и промысловом флоте: МФТ «Морской Волк», РТМК-С «Майронис», БМРТ «ОТОЛ», БМРТ «Сиглан», РТМС «Простор».

По тихоокеанским лососям материал собран на восьми основных лососёвых реках североохотоморского побережья Магаданской области: Гижига, Наяхан, Яма, Туманы, Кулькуты, Ола, Яна, Тауй; по анадромной мальме — на 14 реках, в т. ч. шести подконтрольных лососёвых: Гижига, Наяхан, Яма, Ола, Яна, Тауй, а также реках Авекова, Вилига, Дукча, Армань, Челомджа, Кухтуй, Охота, Улья. В основу разделов о покатной миграции молоди положены материалы, собранные сотрудниками лаборатории лососёвых экосистем МагаданНИРО.

Особо отмечаем применение для сбора материала малой авиации. Авиачёт гижигинско-камчатской сельди выполняли в прибрежной зоне Гижигинской губы зал. Шелихова, на высоте 400–2500 м, при удалении от линии берега до 20 км на самолётах Ан-2, Ан-3, Ан-28, самолёте-амфибии Л42М «Альбатрос». Авиационные наблюдения нерестилищ охотской сельди в Тауйской губе проводили с борта воздушных судов АН-2, АН-28, АН-14 «Пчёлка» на высотах от 100 до 300 м, на скорости 100–150 км/ч. Аэровизуальные учёты численности производителей лососей, пропущенных на нерест в реки североохотоморского побережья, выполняли ежегодно согласно отработанным методам (Остроумов, 1964; Евзеров, 1970, 1975). Распределение лососей в нерестовых реках и топографию нерестилищ оценивали при проведении аэровизуальных работ по учёту их численности. С воздуха картировали места локализации лососей в бассейнах нерестовых рек (Евзеров, 1983; Рогатных, Морозов, 1988; Путивкин и др., 2001). Авиачёт численности зашедших в реки гольцов проводили в сентябре на самолёте Ан-2 на вы-

соте около 100 м. При выполнении учётных работ применяли ту же методику, что и при выполнении авиамониторинга производителей лососей (Мордовин, 2009).

Промысловая статистика взята из архивных данных Магадан-НИРО, а также из ежедневных сводок о суточном вылове, количестве тралений либо замётов, координатах работы флота, числе и расположении неводов на береговых рыбопромысловых участках. Эти сведения любезно регулярно предоставляли по запросам института отделы организации рыболовства Охотского территориального управления Росрыболовства и Северо-Восточного территориального управления Росрыболовства, а также ФГБУ «Охотское бассейновое управление по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов» («Охотскрыбвод») и ФГБУ «Северо-Восточное бассейновое управление по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов» («Севвострыбвод») (ранее — «Камчатрыбвод»). В последние годы использовали данные судовых суточных донесений (ССД).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica разных версий для персонального компьютера (РС). Объёмы статистических выборок репрезентативны.

## ГЛАВА 2. СЕМЕЙСТВО СЕЛЬДЕВЫЕ CLUPEIDAE

### 2.1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* ОХОТСКОГО МОРЯ

История изучения ихтиофауны восточных морей России, и Охотского в том числе, неразрывно связана с началом освоения первопроходцами морей Дальнего Востока. На профессиональном уровне изучение биологических ресурсов территории начинается с экспедиций Витуса Беринга (1729–1742 гг.). Первое подробное описание рыбного населения восточных морей приводится в книге С.П. Крашенинникова «Описание земли Камчатки» (1949). Среди описываемых морских и проходных рыб упоминается и сельдь *Clupea pallasii*, которая причисляется автором к тому же виду, что и атлантическая. Это мнение автора подкреплялось ссылками на точку зрения известного учёного Г.В. Стеллера. С.П. Крашенинников был первым российским исследователем, описавшим массовый ход сельди на нерест в устьях рек бассейна Охотского моря.

В дальнейшем, вплоть до конца XIX в., сведения по сельдям Охотского моря, в том числе и гижигинско-камчатской, были отрывочны и ограничивались работами, основывавшимися на описании отдельных коллекций, собранных в ходе различных экспедиций, выполнявшихся в районе Охотского моря.

До второй половины XIX в. тихоокеанская сельдь не входила в состав объектов, используемых промыслом в какой-либо значительной степени, хотя массовость скоплений сельди на мелководьях, в устьях и лагунах, отмечаемая исследователями, была очень значительна. Так, во время рунного хода нерестовой сельди передвижение лодок делалось практически невозможным (Слюнин, 1908).

В.К. Арсеньев (1925) наблюдал массовый ход нерестовой сельди весной 1921 г. Он описывает, как между реками Широкая и Товатома, которая сейчас называется Таватум (Гижигинский район Охот-

ского моря), во время шторма 13–20 мая на берег было выброшено так много сельди, что вперемешку с морской травой она образовывала завалы, в которых лошадь вязла по колено. Разложение этой рыбы заразило зловонием воздух на несколько миль вокруг. Этот автор оценивал запасы сельди как очень значительные, и их освоение было делом времени.

До конца 1920–1930-х гг. в большей своей части промышленный лов сельди в Охотском море практически отсутствовал. Товарный вылов нерестовой сельди был начат в Пенжинском заливе Охотского моря лишь в 1937 г. (Кагановский, Полутов, 1950).

Согласно современным представлениям о популяционной структуре тихоокеанского подвида сельди, в северной части Охотского моря обитают две популяции (Шунтов, 1985; Науменко, 2001).

В северо-западной части Охотского моря обитает охотская сельдь. Её воспроизводство приурочено к широкому району нереста: от м. Борисова на западе до Тауйской губы на севере (Тюрнин, 1975; Науменко, 2007). Кроме того, некоторые исследователи выделяют в самостоятельное стадо тауйскую сельдь (Безумов, 1959; Рыбникова, 1985; Смирнов и др., 2005; Смирнов, Марченко, 2008).

Нерестилища гижигинско-камчатской сельди находятся на побережье северо-восточной части моря: основные расположены в Гижигинской губе, локальные — по берегам Западной Камчатки (Правоторова, 1965а; Смирнов, 2009а).

Нагул охотской и гижигинско-камчатской сельди происходит в северной части моря, где в отдельные периоды в локальных районах они образуют смешанные скопления (Мельников, 2002; Семенистых, Смирнов, 2002; Чернышев и др., 2002). В частности, в 1999 г. в Притауйском районе особи с характерными для гижигинско-камчатской сельди морфометрическими признаками составляли около 20% (Смирнов, 2001а).

## 2.2. ГИЖИГИНСКО-КАМЧАТСКАЯ СЕЛЬДЬ

Впервые собственно гижигинско-камчатская сельдь упоминается в работе В.К. Арсеньева (1925), а первые сведения о сроках и условиях её нереста, расположении нерестилищ и биологическом состоянии излагаются в трудах А.Г. Кагановского и И.А. Полутова (1950), а также И.А. Пискуновым (1954). В 1957 г. впервые Л.А. Галкиной (1959) проведены исследования, направленные на изучение особенностей эмбриогенеза гижигинско-камчатской сельди и его зависимости от условий среды. Был изучен нерестовый субстрат и определены особенности его обыкрения сельдью (Душкина, 1988).

Планомерные исследования сельди были начаты с 1959 г. учёными МагаданНИРО (в те годы Магаданского отделения ТИНРО). Этот год можно считать началом систематических наблюдений за биологией и динамикой численности гижигинско-камчатской сельди и анализа накопленных за предыдущее время данных. Наиболее подробные обобщения по исследованиям биологии сельди в 50–60-е гг. XX в. принадлежат Е.П. Правоторовой (1965а). В 1988 г. В.А. Вышегородцевым и А.А. Смирновым впервые была выполнена широкомасштабная водолазная съёмка нерестилищ гижигинско-камчатской сельди. Тем самым они продолжили исследования особенностей нереста и развития икры гижигинско-камчатской сельди (Вышегородцев, 1994а, 1997), которые затем были расширены и углублены другими сотрудниками МагаданНИРО (Смирнов, Васильева, 2001; Смирнов, Белый, 2004; Белый, 2008а).

На начальном этапе освоения запасов гижигинско-камчатской сельди вели облов наиболее доступных для этого нерестовых скоплений с помощью ставных и закидных неводов, а в ряде случаев и ставных сетей. Поэтому традиционным направлением изучения стал анализ рыб нерестовых скоплений (Правоторова, 1965а). Установлено, что в первую очередь на нерестилища подходят более крупные особи гижигинско-камчатской сельди, половые продукты которых созревают раньше (Кагановский, Полутов, 1950; Пискунов, 1954). Исследования И.А. Пискунова (1954) показали, что гижигинско-камчатскую сельдь по требованиям к солёности в период икрометания можно отнести к эвригалинным видам: диапазон солёности при развитии икры варьировал от совершенно пресной воды до 24,07‰, причём икра развивалась нормально.

Нерестилища сельди расположены в прибрежье, где раньше всего начинается прогрев водной массы. В.Г. Прохоров (1967) выделил три типа нерестилищ по условиям развития икры и ранней молодки: лагунные, береговые закрытые и береговые открытые (морские). Лагунные нерестилища характеризуются резким колебанием уровня воды и, как следствие этого, подвергаются сравнительно длительным обсыханиям (заливы, губы). В районе закрытых нерестилищ колебания уровня воды менее выражены, во время отлива часть растительности остаётся под водой (бухты). Береговые открытые (морские) характерны тем, что в период отливов значительная их часть не осушается, однако из-за открытости наблюдается большая гибель икры от выбрасывания её на берег. Выживаемость икры наиболее высока в лагунах. Использование различных типов нерестилищ зависит от условий года (ледовый режим, годовой сток и т. д.). Нерестилища гижигинско-камчатской сельди относятся ко



второму и третьему типам. Основной субстрат для икротетания сельди — водоросли, а именно: ламинарии, фукусы, зоостера и др. При отсутствии растительности используются камни и галька (Пискунов, 1954; Душкина, 1988).

Прибрежный и морской лов сельди нерестовых скоплений, лежащий в основе промыслового освоения любого стада сельди, кроме своей простоты имеет и ряд существенных недостатков. Нерестовая сельдь имеет более низкое качество, поскольку жирность в этот период минимальна. Такой промысел ведёт к изъятию неотнерестившихся особей и в результате может привести к быстрому подрыву запасов. Однако в 2000-е гг., в связи с повышенным спросом и, как следствие, высокой ценой на мировых рынках, особенно в Юго-Восточной Азии, ястычной икры сельди (Науменко, 2001), увеличился вылов именно нерестовой части популяции. С экономической точки зрения, использование сельди только нерестовых скоплений требует концентрации значительных промысловых мощностей в короткий период размножения, тогда как в остальное время эти мощности не нужны. По этим причинам оптимизация использования запасов сельди требовала расширения промысла за счёт облова нагуливающих особей вне периода размножения. В связи с этим следующий этап изучения сельди Охотского моря был направлен на активное изучение её биологии и экологии в период нагула, с целью создания методик обнаружения и вылова нагульной сельди (Правоторова, 1965б; Вышегородцев, 1994б).

Для наблюдения за перемещениями сельди и организации эффективного лова, помимо традиционных визуальных способов обнаружения её скоплений (киты, дельфины, агрегации чаек), разработали методики использования авиационной разведки. Для гижигинско-камчатской сельди это были методики определения численности скоплений и наведения судов на косяки сельди в прибрежной зоне с использованием самолётов различных типов (Смирнов, 2008; Смирнов и др., 2016а).

Наблюдения за миграциями сельди показали, что ведущими факторами для инициации перемещений сельди являются взаимосвязанные между собой температурные и кормовые условия. Существование достаточно стабильных продуктивных зон позволило Е.П. Правоторовой (1963) выделить ряд участков моря, где присутствие нагульной сельди наиболее вероятно. Наблюдения за выживаемостью гижигинско-камчатской сельди Охотского моря позволили сделать вывод, что эмбриональный период и личиночные этапы являются определяющими в динамике численности поколений (Галкина, 1959; Душкина, 1988).

Проводимый мониторинг воспроизводства стада гижигинско-камчатской сельди выявил некоторые отклонения в строении её репродуктивной системы (Микодина и др., 2005). Были установлены изменения морфометрических признаков гижигинско-камчатской сельди при дефростации и рассчитаны поправочные коэффициенты для каждого признака (Смирнов и др., 2001).

В результате интенсивного изъятия гижигинско-камчатской сельди, к началу 70-х годов XX в. запасы были подорваны, наступила длительная депрессия. Сокращение пресса промысла с его последующим регулированием стали актуальными мерами для сохранения запасов сельди. Вопрос о контроле за размерными показателями вылавливаемой сельди путём установления минимальной промысловой длины поднимался А.А. Смирновым (1994, 2006; Смирнов и др., 2016б).

С 1974 г. был введён запрет на промышленный лов. Постепенно запасы восстанавливались, хотя и не достигли прежнего уровня. В 70–80-е гг. XX в. биомасса нерестового стада изменялась в пределах 60–130 тыс. т, к середине 90-х гг. она достигла уже 300–350 тыс. т (Гаврилов, Болдырев, 2000), а к 2001 г. — 500 тыс. т (Лобода, Мельников, 2005). Уже в начале периода восстановления запасов вновь были найдены и обловлены скопления нагульной сельди (Вышегородцев, 1994б).

В 1990-е гг. сложилась ситуация, когда при ограниченном прессе промысла влияние климато-океанологической перестройки, наблюдавшейся в северной части Тихого океана (Шунтов, 1993; Шунтов и др., 1997), способствовало расширенному воспроизводству стада гижигинско-камчатской сельди.

Установлено, что поведение нерестовой сельди со второй половины 90-х гг. XX в. изменилось. Ранее в Гижигинской губе сельдь образовывала большие малоподвижные скопления, которые порой продолжительное время (до двух недель) перед нерестом и после него отстаивались в прибрежной зоне. С начала 2000-х гг. её скопления, в основном, состоят из мелких подвижных косяков, которые, быстро подойдя к берегу и отнерестившись, сразу же отходят в море, что затрудняет прибрежный лов нерестовой сельди (Смирнов, 2005).

В связи со стабильным состоянием запаса сельди, обитающей в Западно-Камчатской промысловой подзоне, МагаданНИРО в 2011 г. обосновал её исключение из перечня объектов, на которые устанавливается общий допустимый улов (ОДУ), и перевод в категорию видов, промысел которых происходит в режиме РВ (ранее — ВВ), т. е. рекомендуемого (возможного) вылова. Биологическое обо-

снование о переводе этого объекта из одной категории промысла в другую было одобрено Росрыболовством, и с 2012 г. добыча сельди осуществляется по заявительному принципу. Такое решение привело к позитивным изменениям в освоении запасов гижигинско-камчатской сельди: её изъятие резко возросло, причём основной вылов осуществляется в апреле (Смирнов и др., 2016в).

В целом степень изученности гижигинско-камчатской сельди удовлетворительна, и в последние годы опубликовано значительное количество работ, посвящённых различным сторонам её жизненного цикла и особенностям промысла (Воробьёв, 2001; Науменко, 2001, 2007; Мельников, Воробьёв, 2001; Антонов и др., 2016; и др.), в том числе две монографии (Смирнов, 2009а, 2014).

**Распределение.** Гижигинско-камчатская сельдь распространена в северо-восточной и восточной частях Охотского моря. Её основная область обитания — зал. Шелихова. В годы высокой численности область распространения расширяется на юг, охватывая западнокамчатский шельф, и на запад — в Притауйский и ИONO-Кашеваровский районы.

Нерестилища гижигинско-камчатской сельди находятся в северо-восточной части моря: основные расположены в Гижигинской губе зал. Шелихова, локальные отмечаются по всему западному побережью Камчатки, самые крупные — в районах пп. Усть-Хайрюзово и Октябрьский (Правоторова, 1965а; Науменко, 2001; Смирнов, 2005). Районом нагула служит восточная часть Охотского моря (Правоторова, 1963; Четвергов и др., 2001).

В 1950-е гг., в период высокой численности, гижигинско-камчатская сельдь в поисках корма совершала нагульные миграции далеко на юг, вплоть до Северных Курильских островов и далее, огибая Камчатку, доходя в отдельные годы до Кроноцкого залива (Науменко, 2001). В период депрессии (1978–1987 гг.) область распространения сельди сократилась до границ зал. Шелихова, а в ходе восстановления и увеличения численности (с 1988 г. по настоящее время) её ареал увеличился к югу и западу.

Места зимовки гижигинско-камчатской сельди находятся в районе «горла» зал. Шелихова, над северными склонами впадины ТИНРО (Вышегородцев, 1994б). В середине апреля – начале мая основная часть половозрелой гижигинско-камчатской сельди совершает преднерестовую миграцию из мест зимовки к нерестилищам в Гижигинской губе.

Некоторые авторы (Трофимов, 2002; Лобода, Мельников, 2004; Melnikov, Loboda, 2004) у гижигинско-камчатской сельди выделяют две группировки, имеющие близкие районы зимовки, но раз-

личающиеся по районам нереста и нагула. По их мнению, гижигинская группировка сельди занимает нерестилища вдоль северного побережья в Гижигинской губе. Отнерестившиеся рыбы и молодь старше двух лет уходят на нагул в центральную и восточную части Притауйского района. Там гижигинско-камчатская сельдь образует смешанные скопления с охотской сельдью.

Сельдь камчатской группировки в годы средней численности нерестится в районе от Пенжинской губы до п. Усть-Хайрюзово. В годы высокой численности (1930-е и 1957–1958 гг.) её нерестилища располагались до п. Озерновский. Молодь камчатской сельди нагуливается в юго-восточной части зал. Шелихова и у побережья Западной Камчатки, а трёхлетние и старшевозрастные рыбы — на шельфе Западной Камчатки вплоть до самой южной части этого района. Осенью обе группировки сельди держатся в придонных слоях на глубинах 120–170 м, зимой (декабрь–март) смещаются на глубины 220–270 м северо-восточного склона впадины ТИНРО (Фигуркин, Смирнов, 2008).

Годовики сельди в северной части Охотского моря весной сосредоточены на шельфе на глубинах 100–200 м и, по мере прогрева вод, мигрируют в прибрежье (Мельников, Воробьёв, 2001; Горбатенко и др., 2004).

После нереста и весеннего откорма в прибрежье взрослая сельдь отходит от берегов для нагула. Направление миграций зависит от гидрологического режима моря, распределения кормовых объектов и района нереста. В начальный период нагульных миграций (в июне–июле) сельдь движется в сторону вод с более высокой температурой, избегая холодных участков моря. В это время она не образует устойчивых концентраций.

Изменение условий обитания (перестройка климато-океанологических процессов в северной части Тихого океана) и рост численности (Шунтов, 1998) привели к увеличению протяжённости нагульных миграций и продолжительности периода откорма гижигинско-камчатской сельди. Факт перераспределения сельди между западными и восточными районами северной части Охотского моря подтверждают и материалы экспедиций ТИНРО-Центра в 2002–2006 гг. (Лобода, 2007).

До 1950-х гг. существовало мнение, что взрослая тихоокеанская сельдь значительных миграций не совершает, перемещается в пределах ограниченного пространства, преимущественно от берегов в море и обратно (Световидов, 1952). Сельдь из района Гижигинской губы также считалась узколокализованной формой, обитающей в заливе (Кагановский, Полутов, 1950). В 1955–1957 гг. нагульные

скопления сельди у западного побережья Камчатки начали активно облавливаться флотом. Был установлен сходный возрастной состав косяков нагульной сельди в районе Западной Камчатки и нерестовой сельди Гижигинской губы. На основании этого высказано предположение о том, что в обоих районах облавливается одна и та же сельдь (Правоторова, 1963), т. е. было установлено, что гижигинско-камчатская сельдь может совершать протяжённые миграции от мест нереста в районы нагула и зимовки.

С целью изучения этого вопроса МагаданНИРО (Магаданским отделением ТИНРО) было начато мечение сельди. Проведённые в 1958–1968 гг. МО ТИНРО работы по мечению сельди показали, что помеченные весной в Гижигинской губе особи гижигинско-камчатской сельди в различные периоды (с июня по декабрь) обнаруживаются как в этой губе, повторно пришедшими на нерест, так и в Притауйском районе, южнее п-ова Кони, а также в восточной части Охотского моря, и даже с океанской стороны о. Парамушир и у м. Шипунского в Кроноцком заливе. Таким образом, гижигинско-камчатская сельдь, преодолевая расстояние более 1,5 тыс. км от мест нереста в Гижигинской губе зал. Шелихова до Кроноцкого залива на Восточной Камчатке (Полутов, Васильев, 1959), является рекордсменом среди всех дальневосточных сельдей по протяжённости миграций (Науменко, 2001).

С начала 1970-х гг., в связи со снижением численности популяции, кормовой базы в зал. Шелихова для оставшихся рыб, очевидно, было достаточно, и перемещения ограничивались пределами этого залива.

Вопрос о миграциях гижигинско-камчатской сельди вновь стал актуальным со второй половины 1990-х гг., когда её численность повысилась и началось расширение нагульной части ареала на запад, где наблюдается образование смешанных скоплений гижигинско-камчатской, охотской и тауйской сельдей (Семенистых, Смирнов, 2002; Чернышев и др., 2002; Мельников, 2005; Смирнов, Марченко, 2008). По данным 2008 г., в восточной части Северо-Охотоморской подзоны, в районе, ограниченном координатами  $55^{\circ}05' - 55^{\circ}51'$  с. ш. и  $148^{\circ}49' - 150^{\circ}44'$  в. д., доля сельди в возрасте 5–9 лет с морфологическими признаками гижигинско-камчатской сельди в смешанных скоплениях составила не менее 32% (Смирнов и др., 2009). Предполагается наличие гижигинско-камчатской сельди даже у берегов Северо-Восточного Сахалина (Пушникова, Ившина, 1998).

Наблюдается увеличение нагульных миграций и на юг: сельдь начала встречаться в качестве прилова при промысле лосося в юго-восточной части Охотского моря. Так, в июне 1995 г. с охотоморской

стороны Северных Курильских островов при работах по изучению лососей в морской период их жизни в уловах дрейфтерных сетей присутствовала сельдь (Ковтун, 1998).

При аналогичных работах в районе северо-западнее м. Лопатка, в координатах  $51^{\circ}05'$  с. ш. и  $153^{\circ}12'$  в. д. 16 июня 2000 г. наблюдался прилов сельди, причём особи были уже отнерестившимися. Отметим, что в 2000 г. нерест гижигинско-камчатской сельди на основных нерестилищах, расположенных в Гижигинской губе зал. Шелихова, проходил с 20 мая по 6 июня в районе п. Усть-Хайрюзово, а согласно данным авиаучёта А.А. Бонка (2004) (КамчатНИРО) — 22 мая; нерест охотской сельди на участке от Ейриной губы до зал. Аян отмечен с 15 мая по 15 июня, в окрестностях Магадана — с 15 по 30 мая. По данным Е.П. Правоторовой (1971), расчётная средняя скорость движения отнерестившейся сельди к местам нагула в 1958–1968 гг. составляла 15,0–16,9 миль/сут. Следовательно, в район, где поймана сельдь, не могли мигрировать особи из района Охотска (им на это потребовалось бы около 40–45 дней), Магадана (33–37 дней) и Эвенска (44–50 дней). Вероятнее всего, половозрелые особи из исследуемой пробы отнерестились на западном побережье Камчатки, возможно в районе п. Усть-Хайрюзово, откуда они за 24–27 дней могли сместиться в исследуемый район. У п. Озерновского в 1930–1940-е гг. и в 1999 г. сотрудниками КамчатНИРО неоднократно отмечалась нерестовая сельдь (Смирнов, 2002а).

Следует отметить, что по числу лучей в спинном, грудном, брюшном и анальном плавниках выловленная нами в 1999–2000 гг. сельдь из юго-восточной части Охотского моря имела большее сходство с особями гижигинско-камчатской популяции. Появление сельди в этом районе можно трактовать как восстановление района нагула гижигинско-камчатской сельди в границах 1950-х гг., либо, с меньшей степенью вероятности, как расширение области нагула охотской популяции на юг (Шунтов, 1996). И.А. Пискунов (1955) предполагал, что нагульная сельдь, обитающая у Юго-Западной Камчатки и Северных Курильских островов, образует особое стадо, которое нерестится в южных районах Восточной Камчатки, и по возрастному составу, а также темпу роста, близко к сельди зал. Анапка. Однако малое количество собранного материала и отсутствие данных по всему комплексу морфометрических измерений не позволяют с полной уверенностью определить популяционную принадлежность сельди, пойманной в юго-восточной части Охотского моря (Смирнов, 2002а).

Отмечается расширение и нерестовой части ареала: у Северо-Западной Камчатки местными рыбаками в последние годы на-

блюдались выброшенные на берег водоросли с отложенной на них икрой сельди и вылов сельди с текучими половыми продуктами. Сотрудниками КамчатНИРО в 1999–2001 гг. были проведены специализированные наблюдения за нерестовыми подходами сельди в районе п. Усть-Хайрюзово, вблизи устьев рек Хайрюзова и Японка (Трофимов, 2004).

**Особенности воспроизводства.** Гижигинско-камчатская сельдь в апреле – начале мая совершает преднерестовую миграцию из мест зимовки, расположенных над северными склонами впадины ТИНРО, в районе от 57°10' до 57°50' с. ш. (Melnikov, Loboda, 2004), к нерестилищам, находящимся на северном побережье Гижигинской губы зал. Шелихова. Основные нерестилища в этом районе находятся на участке от м. Вилигинский до м. Тайгонос.

Эти нерестилища (рис. 1) условно делятся на три подрайона: западный – от м. Вилигинский до м. Опасный, центральный – от

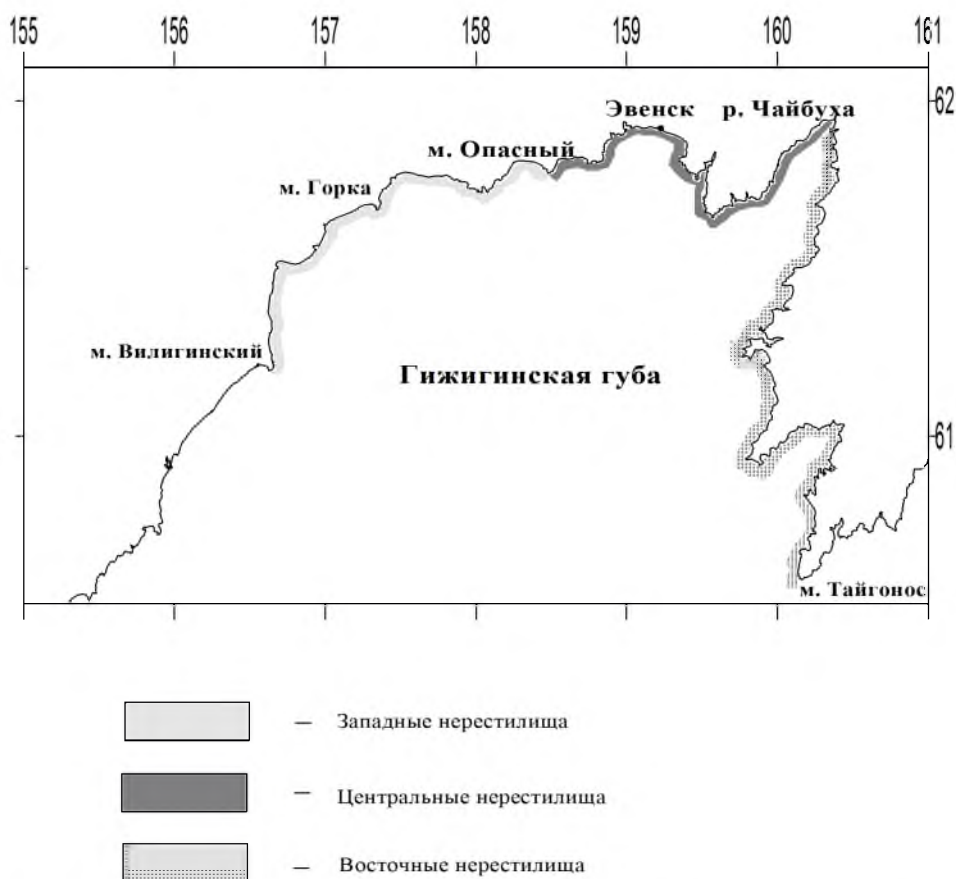


Рис. 1. Основные нерестилища гижигинско-камчатской сельди

м. Опасный до р. Чайбуха, восточный — от р. Чайбуха до м. Тайгонос (Смирнов, 2013в). Отдельные нерестилища расположены и на западном побережье Камчатки — в районах пп. Усть-Хайрюзово, Октябрьский. При росте численности стада площадь и протяжённость нерестилищ сельди увеличиваются. Во время высокой численности производителей (конец 1950-х – начало 1960-х гг.) протяжённость заполненных нерестилищ в Гижигинской губе достигала 240 морских миль, в период исторического минимума (1973 г.) — всего три мили (Правоторова, 1965а).

Район обитания гижигинско-камчатской сельди характеризуется наибольшими на Дальнем Востоке колебаниями уровня моря вследствие приливно-отливных течений (до 10 м). В процессе эволюции у стада выработались определённые адаптации к этим непростым для воспроизводства условиям (Науменко, 2001). Сельдь подходит к побережью в период, когда в основном заканчиваются разрушение и вынос льда из прибрежной зоны, а температура воды быстро возрастает. Л.А. Галкина (1959) считала, что подходы сельди к берегам Гижигинской губы начинаются после очищения прибрежных участков от ледового покрова.

Однако по нашим данным, в отдельные годы нерестовая сельдь подходила к берегам даже тогда, когда отдельные бухты, где традиционно проходит нерест, были заполнены битым льдом. В таких случаях нерест проходил в других участках, часто малопригодных для успешного нереста и развития икры. Сельдь преимущественно нерестится в относительно закрытых акваториях (бухтах, заливах). Регулярный нерест отмечен и на практически открытых участках побережья, в частности, на рейде п. Эвенск. Однако в таких случаях ядро нереста приурочено к изгибу берега, основанию мыса и т. п. (Бельй, 2008а).

Подходы гижигинско-камчатской сельди к берегу для нереста в период 1960–2016 гг., по нашим и архивным данным, начинались 11–30 мая, самые ранние из них заканчивались 25 мая, самые поздние — 30 июня (рис. 2). Нерест на каждом отдельном нерестилище длился от нескольких суток до двух недель. Температура воды, при которой проходил нерест, варьировала в широких пределах — от 0,3 до 9,3 °С. По данным литературных источников, в 1940–1960-е гг. наиболее ранние подходы отмечались 7 мая (1957 г.), наиболее поздние — 6 июня (1947 г.), а чаще всего косяки подходили к нерестилищам 15–25 мая, при температуре воды от 1,5–2,0 °С до близкой к 0 °С (Правоторова, 1965а). Сроки нереста гижигинско-камчатской сельди зависят от времени очищения зал. Шелихова ото льда (Правоторова, 1965а), биомассы популяции (Трофимов, Смирнов,



2001) и температуры придонного слоя в районе зимовки сельди (Фигуркин, Смирнов, 2008).

В Гижигинской губе сельдь ранее образовывала большие малоподвижные скопления, которые порой продолжительное время перед нерестом и после него отстаивались в прибрежной зоне (Правоторова, 1965а). В последние годы её скопления в основном состоят из мелких подвижных косяков, которые, как указывалось выше, быстро подойдя к берегу и отнерестившись, сразу же отходят в море (Смирнов, 2005).

На нерестилища дальневосточные сельди обычно подходят волнами, их бывает от двух до четырёх (Науменко, 2001). У гижигинско-камчатской сельди таких волн бывает две, но в последние годы, по нашим данным, чаще наблюдается только одна. Размеры подходящих на нерестилища особей с течением нереста уменьшаются: первыми подходят самые крупные особи, последними — мелкоразмерные, зачастую впервые созревшие рыбы.

В ходе нереста сельдь держится небольшими группами, плотно прижимаясь к субстрату, часто даже трётся об него боками и брюшком, делая резкие движения и сильно изгибая тело. Аналогично сельдь ведёт себя и при нересте в ловушках ставных неводов, когда самки, выметывая икру, трутся о стенки ловушки. Видимо, тактильный контакт сельди с субстратом необходим для успешного откладывания икры (Галкина, 1959; Белый, 2008а).

Обычно последовательное заполнение нерестилищ происходит с запада на восток (Смирнов, 2004). Однако наблюдались и случаи одновременных подходов к различным нерестилищам (Смирнов, 2001б). Количество отложенной на разные нерестилища икры варьирует по годам. Так, по результатам водолазной съёмки, проведённой с участием автора (Вышегородцев, 1997) на РС «Убеждён-

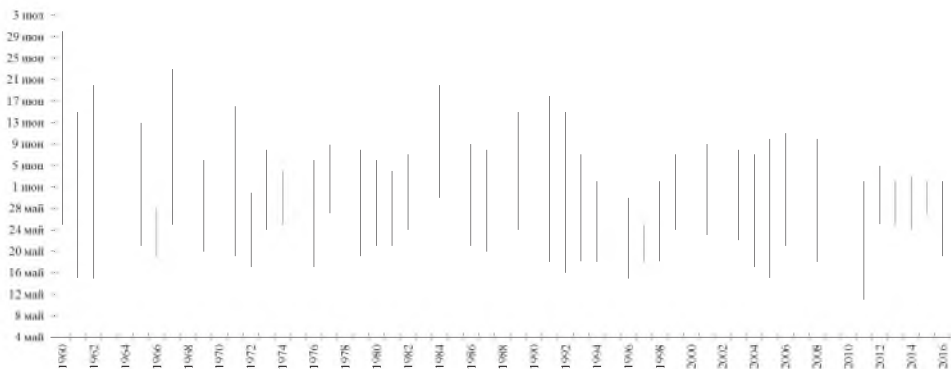


Рис. 2. Сроки начала и окончания нерестовых подходов гижигинско-камчатской сельди в 1960–2016 гг.

ный», в июне 1988 г. на западных нерестилищах (от м. Вилигинский до м. Опасный) было отложено минимальное количество икры, а максимальное — на восточных (от р. Чайбуха до м. Тайгонос). По данным М.Н. Белого (2007), в 2003 г. основное количество икры было отложено на мелководье Наяханской губы (центральные нерестилища).

Мелкая сельдь длиной 16–21 см иногда подходит на нерест значительно позже (в конце июня – начале июля) и штучно вылавливается как прилов ставными лососёвыми неводами (Смирнов, 2013в). После нереста сельдь начинает интенсивно питаться, постепенно смещаясь из прибрежья на глубину.

Колебания солёности воды не оказывают значительного влияния на развитие икры. У тихоокеанской сельди, как считает Н.И. Науменко (2001), оплодотворённая икра достаточно эвригалинна. И.А. Пискунов (1954) сообщает, что личинки гижигинско-камчатской сельди, развившиеся из икры, отложенной в устье небольшой реки в бух. Эмповеем, вели себя активно и не проявляли болезненных признаков, хотя в полный отлив по обыкрённому субстрату протекала совершенно пресная вода, а в полный прилив солёность в этом месте достигала 24,07‰. И.К. Трофимов (2006) высказывал мнение, что опреснение является фактором, компенсирующим воздействие низкой температуры на нерестовое поведение тихоокеанской сельди.

Специфика условий эмбрионального развития гижигинско-камчатской сельди заключается ещё и в том, что большая часть нерестилищ регулярно осушается. Это обуславливает продолжительное (8 и более часов в сутки) нахождение икры вне воды под влиянием атмосферных условий, особенно солнечных лучей, поэтому верхний слой отложенной икры погибает. Толщина кладки (количество отложенных слоёв икры) и геометрия поверхности нерестового субстрата также влияют на выживаемость икры. При условии отрицательного влияния внешних условий наибольшая выживаемость икринок отмечена в двух верхних слоях кладки, а в толще кладки их смертность довольно высока (Галкина, 1959; Душкина, 1988). Относительно поверхности и морфологии нерестовых субстратов М.Н. Белым (2008б) показано, что для максимально эффективного развития икры сельди наибольшей ценностью обладают субстраты, для которых характерно формирование радиальных кладок икры вокруг центрального цилиндрического или конического стержня. Такими субстратами преимущественно являются макрофиты, слоевища которых представляют собой шнуры или разветвлённые кусты, например *Cystoseira crassipes*.

Продолжительность инкубационного периода развития икры сельди в среднем составляет 14 дней (Пискунов, 1954).

У тихоокеанской сельди длина выклюнувшихся предличинок варьирует в пределах 5,5–10,0 мм и определяется размерами икринок и продолжительностью эмбрионального развития. Личинки в течение нескольких суток обитают в районах нерестилищ, откуда их постепенно выносит течениями в акваторию губ или заливов, а затем в открытое море. Дальнейшая выживаемость личинок зависит от воздействия комплекса факторов, среди которых: обеспеченность пищей, численность хищников, гидрологический и температурный режим, чистота акватории и др. В открытых пространствах подростские мальки сельди обитают в верхнем слое воды (0–30 м) над глубинами 50–200 м. К осени они собираются в косяки и вновь подходят в прибрежную зону, предпочитая приустьевые пространства рек. По мере охлаждения воды в прибрежье мальки откочёвывают на глубины 50–200 м, где обитают при широком диапазоне температуры (от –1,0 до 3,0 °С), совершая вертикальные кормовые миграции подобно взрослым рыбам (Качина, 1986).

Исследования прошлых лет (Галкина, 1959; Вышегородцев, 1994а) показали, что в качестве нерестового субстрата сельдь Гижигинской губы предпочитает водную растительность. Совокупность гидрологических и геоморфологических особенностей прибрежного комплекса Гижигинской губы позволяет оценить их влияние на формирование водорослевых зарослей в целом как негативное. В прибрежье Гижигинской губы отмечаются преобладание песчаных грунтов, открытость побережья, наличие развитого ледового покрова в зимний период, усугублённое прибрежным мелководьем, и значительное влияние выноса многочисленных рек. Эти факторы определяют существование водорослевого пояса в виде прерывистой слаборазвитой полосы смешанных зарослей макрофитов прибрежно-ленточного типа. Водорослевый пояс образует локальные, незначительные по площади и запасу скопления водорослей в восточных и кутовых частях отдельных бухт на глубинах до 15 м. Основу таких скоплений в Гижигинской губе составляют следующие виды: ламинария Гурьяновой *Laminaria gurjanovae*, ламинария прижатая *L. appressirhisa*, фукус исчезающий *Fucus evanescens*, лессония ламинариевидная *Lessonia laminarioides*, цистозира толстоногая *Cystoseira crassipes*. В отдельных районах, особенно в восточной части губы, значительное место в фитоценозах занимают красные водоросли Rodophyta.

В Гижигинской губе сельдь нерестится большей частью на участках с развитым водорослевым покровом. Грунт в районах не-

реста каменистый (галечник, крупные валуны). В некоторых случаях нерест проходит на участках с песчано-илистым дном, с редкими небольшими камнями, где произрастают единичные растения ламинарии Гурьяновой, а отложенная икра в значительной степени заносится песком и илом.

Кладки икры располагаются от уреза воды до глубины 10–11 м, с наибольшей концентрацией на глубине 2–7 м (глубина приводится по уровню прилива). С учётом высоких перепадов уровня воды в результате приливно-отливной деятельности, характерных для исследуемой акватории, во время отлива значительная площадь нерестилищ осушается.

Как по данным литературы (Душкина, 1988; Вышегородцев, 1994а; Белый, 2008а), так и по нашим наблюдениям, подавляющая часть икры (от 85 до 97%) откладывается на водоросли, некоторое её количество — на грунт или иной субстрат. При этом отложения икры не на водоросли, а на другие виды субстрата, как правило, невелики (в 1–2 слоя) и имеют мозаичный характер. Данные икорных водолазных съёмок, проведённых МагаданНИРО, позволяют говорить о том, что нерестилища сельди в Гижигинской губе делятся на две категории: с развитым водорослевым покровом («водорослевые нерестилища») и нерестилища на участках, малопригодных для произрастания водорослей («грунтовые нерестилища»). Ведущее значение в воспроизводстве гижигинско-камчатской сельди имеют «водорослевые нерестилища».

Наибольшие коэффициенты обыкрения отмечены на водорослях, талломы которых характеризуются множественностью ветвлений и наличием большого количества мелких отростков: цистозира толстоногая и красные водоросли. Икра прикрепляется к растениям этих видов в больших количествах и довольно прочно.

Несколько меньший коэффициент обыкрения характерен для видов с малочисленными ветвлениями на относительно крупные элементы, но обладающих сложным рельефом поверхности слоевищ, таких как фукус исчезающий и лессония ламинариевидная. Прочность прикрепления икры к растениям этих видов также достаточно высока. Ламинии, для слоевищ которых характерна гладкая поверхность, имеют коэффициент обыкрения наиболее низкий из всех обследованных видов. При этом в большинстве случаев наблюдается отслоение икры от слоевища даже при небольших механических воздействиях.

Склонность сельди к нересту на полузакрытых акваториях с глубинами 2–7 м при отсутствии избирательности к определённым видам макрофитов определяет более значимую роль доминиру-

ющих видов водорослей. Одним из таких видов на акватории Гижигинской губы является лессония ламинариевидная (по данным последних исследований — псевдолессония ламинариевидная) (Белый, 2011, 2013), занимающая 42,7% площади обследованных нерестилищ. Ламинария Гурьяновой, для которой более типичен горизонт 8–10 м, где она часто образует монодоминантные заросли, занимает лишь 16,7% площадей нерестилищ (Смирнов, Белый, 2004).

Способность макрофитов образовывать заросли с высокими показателями биомассы и проективного покрытия дна также повышает их значимость как нерестового субстрата. По нашим данным, красные водоросли при средней биомассе 1200 г/м<sup>2</sup>, обладающие одним из самых высоких коэффициентов обыкрения (0,71) и занимающие 29,9% площади нерестилищ, имеют самый низкий показатель плотности обыкрения — 0,89 млн икр./м<sup>2</sup>. Особую ценность как нерестовый субстрат имеет цистозира толстоногая, для которой характерны устойчивость к штормам и надёжность прикрепления икринок к поверхности растений, что способствует более высокой выживаемости икры (Белый, 2009).

Ценность как нерестовый субстрат представляет и псевдолессония ламинариевидная, на заросли которой откладывается до 70% икры. На грунт гижигинско-камчатская сельдь откладывает от 3 до 15% икры, при этом в значительных объёмах она заносится песком и илом, что, видимо, приводит к её гибели (Смирнов, Белый, 2004).

По данным водолазных икорных съёмок, в 1950-е гг. плотность обыкрения составляла 1,413 млн икр./м<sup>2</sup> (Галкина, 1959), в 1988 г. на центральных нерестилищах (п. Эвенск) она была равна 1,642 млн икр./м<sup>2</sup> (Вышегородцев, 1994а), в 1999 г. — 2,469 млн икр./м<sup>2</sup> (Смирнов, 2000), в 2002 г. — 1,786 млн икр./м<sup>2</sup> (Смирнов, Белый, 2004). По плотности отложенной икры гижигинско-камчатская сельдь занимает промежуточное положение между охотской и корфо-карагинской популяциями (Вышегородцев, 1997).

Имеющиеся в нашем распоряжении наблюдения за нерестовыми подходами сельди на нерестилище, расположенном вблизи устья р. Большая Гарманда в 1996–2007 гг. (район п. Эвенск), показывают наличие взаимосвязи между началом массового нереста сельди в исследуемом районе и сроками окончания ледохода на вышеуказанной реке, которая хорошо аппроксимируется полиномиальным уравнением:  $y = 0,0341x^4 - 0,601x^3 + 3,75x^2 - 10,329x + 35,286$ , где  $y$  — дата начала массового нереста,  $x$  — дата окончания ледохода (Смирнов, 2009б). Возможно, эта связь имеет не прямой, а опосредованный характер.

Для детального изучения процесса нереста в ловушке ставного невода, используемой в качестве садка, и вокруг неё, на естественных нерестилищах, нами в 1999–2001 гг. были проведены научно-исследовательские работы (Смирнов, 2014).

Соотношение массы водорослей и массы отложенной на них икры ориентировочно составило:

- по итогам водолазной съёмки и данным, полученным с контрольных тросов, выставленных на естественных нерестилищах – 1 : (0,5–3);
- в садке – 1 : (5–7), а в отдельных случаях 1 : 10.

**Основные биологические показатели.** По данным за 1978–2016 гг., нерестовая гижигинско-камчатская сельдь была представлена рыбами длиной тела 16,0–37,2 см, массой 35–585 г и возрастом 3–16 полных лет (табл. 1, 2, 3). Доля самок в среднем составила 50,7%, изменяясь в отдельные годы от 40,2 (1982) до 57,0% (2013).

Средние значения длины тела по годам изменялись от 24,8 до 30,4 см (среднее многолетнее – 28,4), массы – от 153 до 322 г (среднее – 242), возраста – от 6,0 до 10,0 лет (среднее – 8,4) (табл. 1, 2, 3). Средние значения длины и массы тела изменяются в зависимо-

Таблица 1. Вариационные ряды длины тела по Смитту гижигинско-камчатской сельди в нерестовый период, %

Годы	Длина по Смитту, в см																	Экз.	Среднее значение					
	15,6–16,5	16,6–17,5	17,6–18,5	18,6–19,5	19,6–20,5	20,6–21,5	21,6–22,5	22,6–23,5	23,6–24,5	24,6–25,5	25,6–26,5	26,6–27,5	27,6–28,5	28,6–29,5	29,6–30,5	30,6–31,5	31,6–32,5			32,6–33,5	33,6–34,5	34,6–35,5	35,6–36,5	36,6–37,5
1978–2016	0,01	0,01	0,02	0,07	0,20	0,61	1,39	1,90	3,59	6,02	9,33	12,31	14,10	14,74	13,95	10,35	6,62	3,14	1,28	0,31	0,06	0,01	139 170	28,4

Таблица 2. Вариационные ряды массы тела гижигинско-камчатской сельди в нерестовый период, %

Годы	Масса рыбы, г																	Н, экз.	Среднее значение													
	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200	201–220	221–240	241–260	261–280	281–300	301–320	321–340	341–360			361–380	381–400	401–420	421–440	441–460	461–480	481–500	501–520	521–540	541–560	561–580	581–600	
1978–2016	0,1	0,1	0,3	1,1	2,2	3,9	5,9	7,8	8,5	9,0	9,2	10,0	9,5	8,4	7,1	4,6	3,6	2,5	1,9	1,4	1,0	0,7	0,4	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	57 386	242

Таблица 3. Возрастной состав гижигинско-камчатской сельди в нерестовый период, %

Годы	Возраст, лет																Экз.	Средний возраст
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
1978–2016	1,2	4,9	7,3	10,1	11,5	14,6	16,9	15,3	10,1	4,8	2,1	0,7	0,3	0,1	98 903	8,4		

сти от возрастного состава нерестового стада и заметно снижаются в случае увеличения доли младших возрастных групп (3–4 года). Основу нерестового стада составляли рыбы 3–4 возрастных групп (в разные годы 5–9 полных лет).

Общей характерной особенностью биологии сельди является то, что самцы и самки одного возраста практически не отличаются размерами тела и показателем упитанности (по Кларк — от 0,86 до 0,97; среднее 0,92 для рыб обоих полов).

Известно, что первыми к районам нерестилищ подходят сельди старших возрастов (обычно от 6 полных лет), и лишь в конце хода появляются сельди младших возрастных групп (Безумов, 1959; Тюрнин, 1975).

По нашим данным (Смирнов, 2013а, 2014), индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) гижигинско-камчатской сельди в 1978–2016 гг. колебалась от 8,8 тыс. икр. (у особи с длиной тела 22,6 см, массой тела 80 г, в возрасте 5 лет) до 123 тыс. икр. (соответственно 35,3 см, 335 г, 14 лет) и в среднем составила 46 тыс. икр. Интересно отметить, что эти рыбы не были самыми младшими или старшими по возрасту экземплярами из рассматриваемой выборки. Так, нами обнаружены две особи в возрасте 3 года, имевшие ИАП в 11,1 и 18,8 тыс. икр., а рыбы предельного возраста (16 лет) имели ИАП от 57,4 до 97,4 тыс. икр.

Установлено, что с увеличением размеров и массы тела самок ИАП возрастала, хотя у самых крупных сельдей (более 36 см и свыше 380 г) наблюдалось некоторое снижение приростов плодовитости, что объясняется, видимо, замедлением их темпа роста и возрастным снижением репродукционных способностей. В пределах размерных и весовых групп ИАП изменялась неодинаково: у более крупных особей она была более стабильна, а размах колебаний невелик. В целом характер степенных зависимостей описывается уравнениями:

Для длины тела:  $y = 0,0006x^{3,3475}$  при  $R^2 = 0,754$ , где  $y$  — ИАП,  $x$  — длина тела самок.

Для массы тела:  $y = 0,2527x^{0,9742}$  при  $R^2 = 0,715$ , где  $y$  — ИАП,  $x$  — масса тела самок.

В пределах отдельных возрастных групп размах колебаний ИАП изменялся от 1,9–4,3 раз у младшевозрастных рыб до 1,7–2,5 раз — у особей старших возрастов. Несмотря на колебания в пределах возрастных групп, ИАП гижигинско-камчатской сельди у 4–11-летних особей возрастала пропорционально увеличению возраста на 4–6 тыс. икр. при переходе от одного возрастного класса к другому. К возрасту 12 лет темп прироста ИАП снижался до 1 тыс. икр. У старшевозрастных рыб изменения ИАП были несущественны.

Общая зависимость между ИАП и возрастом выражалась уравнением:

$$y = 5,5831x^{0,9855} \text{ при } R^2 = 0,734, \text{ где } y \text{ — ИАП, } x \text{ — возраст самок.}$$

Диаметр одной икринки гижигинско-камчатской сельди, по данным анализа 80 ястыков на IV стадии зрелости, взятых в мае 2005 г., составил в среднем 1,5 мм, с колебаниями от 1,2 до 1,7 мм (Смирнов и др., 2006).

**Питание.** Впервые состав пищи тихоокеанской сельди был исследован А.И. Амброзом (1929) по материалам из зал. Петра Великого (Японское море). Он установил, что в прибрежных водах этого залива в спектр питания сельди входят копеподы Copepoda, мизиды Mysida и сагитты Sagitta.

Было установлено, что личинки сельди начинают питаться ещё до полного рассасывания желточного мешка мелкими неподвижными объектами (Максименков, 1982). Пищей личинкам служат фитопланктон (*Thalassiosira*, *Chaetoceros*), а также науплии ракообразных Crustacea. Оставаясь в прибрежной зоне, мальки интенсивно питаются, потребляя как донные организмы (харпактициды Harpacticoida, изоподы Isopoda, мизиды, личинки десятиногих раков Decapoda), так и планктон: *Acartia*, *Pseudocalanus*, *Euritemora*, личинки эвфаузиид (Фридлянд, 1950; Покровская, 1957; Пущаева, 1968).

Длительность эндогенного питания и начало перехода на смешанное питание зависят от температуры и сокращаются при прогреве воды. Так, у личинок охотской сельди, обитающей при 10–12 °С, переход на смешанное питание происходит на 4–5-е сут, а личинки сахалино-хоккайдской сельди при температуре 5–7 °С приступают к смешанному питанию на 5–7-е сут и переходят на внешнее питание на 7–11-е сут (Галкина, 1960).

В период рассасывания желтка ротовой аппарат личинок сельди развивается, и рот из крайне нижнего положения перемещается в конечное, оставаясь при этом подвижным. У личинок в возрасте 20–22 сут хорошо дифференцирован кишечник с обособлением прямой кишки. Формирование ротового аппарата обычно заканчивается при температуре 15 °С на 21-е сут (Галкина, 1960; Тюрнин, 1967).

В формировании численности поколений сельди критическим является личиночный период. Наибольшая гибель личинок отмечается в первую неделю их жизни и вызывается неблагоприятными условиями инкубации. Вторая причина гибели личинок связана с недостаточными кормовыми ресурсами и хищничеством (Максименков, 1986, 1988; Науменко, 2002).



Основными компонентами в питании личинок большинства видов рыб, обитающих в дальневосточных морях, в том числе и сельди, являются представители веслоногих ракообразных: *Pseudocalanus minutus* и *Oithona similis*. Второстепенными пищевыми компонентами — яйца и науплии копепод (Андреева, Шебанова, 2010).

Для сельди северной части Тихого океана рядом исследователей установлено, что состав пищи личинок этих рыб зависит от состава планктона, а проявление избирательности по мере роста личинок определяется размерами, количеством и подвижностью пищевых организмов (Покровская, 1955; Максименков, 1984).

Сеголетки имеют большое сходство по пищевому спектру с взрослой сельдью. Состав пищи сеголеток разных стад в различные сезоны и годы существенно меняется (Кун, 1949а, б; Покровская, 1954а, б; Качина, Акимова, 1972; Науменко, 1977). Сеголетки урожайных поколений рассеиваются на большей акватории, по сравнению с неурожайными, и, как следствие этого, спектр их питания гораздо шире, а средняя длина обычно больше (Науменко, 1977, 1988).

В северной части Охотского моря в июне–октябре в рационе сеголеток доминируют *Pseudocalanus minutus*, *P. newmani* и молодь эвфаузиид, а величина их суточного пищевого рациона (СПР) колеблется в пределах 5–9% от массы тела. В ноябре–декабре основу пищи сеголеток составляют молодь эвфаузиид и более крупные копеподы (*Calanus glacialis*, *Neocalanus plumchrus*, *Metridia okhotensis*), а величина СПР резко уменьшается, составляя 2,5–3% массы тела (Кузнецова, 2005).

Весной годовики гижигинско-камчатского и охотского стад имеют длину 8,5–10,7 см и питаются с высокой интенсивностью. Средний индекс наполнения желудков составляет более 220‰. Причём доля особей с полными желудками в ряде случаев была больше у более упитанных особей, а не наоборот. Это обстоятельство указывает на то, что у годовиков запас внутривисцерального жира не является фактором, ограничивающим пищевую активность (Горбатенко и др., 2004).

Суточная ритмика питания у взрослой сельди в течение года значительно меняется. В течение суток соотношение основных объектов питания варьирует, причём в дневное время доминируют копеподы, а в ночное — эвфаузииды (Чучукало, 2006).

Для летнего сезона в течение суток обычно отмечается два пика потребления: между 12–14 ч и около полуночи (Чучукало и др., 1995, 1999; Кузнецова, 1997). В осенний период (сентябрь–октябрь) у сельди размером 20–35 см отмечаются четыре пика пищевой активности: два днём, в начале ночи и на рассвете (Кузнецова, 2005).

Исследования показали, что на шельфе Татарского пролива и в Охотском море сельдь выборочно питается эвфаузидами и крупными веслоногими. Причём интенсивность питания связана с физиологическими показателями — степенью зрелости гонад и показателями жирности тканей рыбы (Кун, 1949а, б; Богаевский, 1951; Панин, 1951; Пискунов, 1954; Покровская, 1954б). По данным этих авторов, в Татарском проливе и у юго-западного побережья Сахалина, в Аяно-Шантарском и Гижигинском районах Охотского моря в апреле–мае отмечаются максимальная масса гонад и низкое содержание жира в тканях. По их мнению, когда начинается нерест, сельдь практически не питается. В мае отнерестившаяся сельдь начинает интенсивно потреблять эвфаузиид и копепод, но содержание жира в тканях остается невысоким. В июне–августе сельдь продолжает интенсивно питаться. Масса гонад медленно увеличивается, происходит резкое увеличение содержания жира в тканях. В сентябре продолжается интенсивный нагул сельди, отмечается незначительное повышение массы гонад и содержание жира в тканях. Для октября–ноября характерно резкое падение интенсивности питания и максимальное жиронакопление. Декабрь–январь — период зимовки, когда сельдь практически не питается, происходит расходование жира на поддержку жизнедеятельности и развитие гонад. Февраль — период преднерестового питания, усиленного развития гонад и начало преднерестовых миграций. В марте преднерестовые миграции сельди к побережью завершаются, идёт интенсивное преднерестовое питание и созревание половых продуктов (Кун, 1949а, 1951; Фридлянд, 1951).

Подобные закономерности для охотского и гижигинского стад отметили К.М. Горбатенко с соавторами (2004). По их данным, в весенний период интенсивность питания сельди зависит не столько от состояния кормовой базы, сколько от физиологического состояния рыбы. У молоди (13–20 см) и взрослой нагульной сельди с увеличением жирности интенсивность питания уменьшается. У преднерестовых рыб, мигрирующих к местам размножения, несмотря на минимальную упитанность, интенсивность питания невелика. Увеличение накормленности крупной сельди связывают с интенсивным питанием после нереста, а у неполовозрелой сельди, образующей зимовальные скопления, с нагулом после зимовки.

Публикации по питанию собственно гижигинско-камчатской сельди немногочисленны. По данным О.Г. Золотова и др. (1990), личинки сельди длиной 18–21 мм на западнокамчатском шельфе в 1961–1987 гг. питались преимущественно велигерами двустворчатых моллюсков *Bivalvia*.

Пищевой рацион у гижигинско-камчатской и охотской сельдей очень близок. В Охотском море в пище сельди отмечено 15 видов копепод. Однако существенную роль в питании крупноразмерной сельди играют *Neocalanus plumchrus*, *N. flemingeri*, *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*, *Calanus glacialis*, *C. marshallae*, *Bradyidius pacificus*, среди эвфаузиид наиболее важными в рационе сельди являются *Thysanoessa raschii* и *Th. longipes*. В некоторых случаях заметную роль в питании крупной охотоморской сельди играют крылоногие моллюски (преимущественно *Limacina helicina*) и гиперииды (*Themisto japonica* и *Th. libellula*). В незначительном количестве сельдь потребляет щетинкочелюстных Chaetognatha, ойкоплевр Oikopleura, мизид, личинок рыб и крабов, двустворчатых моллюсков, баянусов Balanus, кумовых раков Cumacea (Чучукало и др., 1995, 1999; Кузнецова, 1997, 2005).

В начале осени на западнокамчатском шельфе непродолжительное время (обычно несколько суток) желудки сельди бывают буквально забиты молодью мойвы *Mallotus villosus*, а также крылоногими моллюсками Pteropoda. При посоле свежей или предварительно замороженной сельди, которая интенсивно питалась копеподами или птероподами, тело сельди быстро просаливается, а содержимое желудков в силу высокой жирности не успевает законсервироваться, что вызывает разрыв полости тела, и продукция приобретает нетоварный вид, а в случае питания сельди птероподами разрыв брюшка рыбы сопровождается сильным запахом сероводорода, что ведёт к выбраковке всей партии пресервов (Чучукало, 2006).

Сезонная и межгодовая изменчивость состава пищи и интенсивности питания сельди в северной части Охотского моря наиболее полно показана Н.А. Кузнецовой (2005). По её данным, в годы с низкой численностью эвфаузиид в рационе сельди возрастает доля копепод, а также второстепенных кормовых объектов — щетинкочелюстных, птеропод, гипериид и ойкоплевр.

Максимальная пищевая активность сельди в Охотском море отмечается в июле, несколько снижается в августе–октябре и резко снижается в ноябре–декабре, когда сельдь образует предзимовальные скопления.

Основными компонентами рациона североохотоморской сельди всех размерных групп являются различные виды копепод и эвфаузиид, составляющие от 70 до 93% по массе. Кроме того, у рыб длиной до 30 см заметно присутствие в рационе крылоногих моллюсков, а у более крупных рыб — гипериид и сагитт.

К концу мая на североохотоморском шельфе до 20% сельди в уловах составляют отнерестившиеся особи с низкой жирностью и вы-

сокой пищевой активностью (Чучукало, 2006). Существует мнение, что в весенний период интенсивность питания сельди зависит не столько от состояния кормовой базы, сколько от физиологических показателей рыб. У подростовой молоди (13–20 см) и нагульной взрослой сельди таким показателем является жирность, при увеличении которой интенсивность питания снижается. У преднерестовых особей основным фактором, лимитирующим пищевую активность, считается зрелость гонад: преднерестовые особи, мигрирующие в места нереста, несмотря на минимальную упитанность (жирность), практически не питаются (Пискунов, 1954; Горбатенко и др., 2004).

Однако ещё А.И. Амброз (1931) указывал, что у сельди нет периода голодания в полном смысле этого слова, и прекращение питания имеет место лишь непосредственно перед икрометанием и во время такового, т. е. в течение короткого периода времени. Действительно, по нашим данным (Метелёв, Смирнов, 2003; Смирнов, 2007а), полученным из уловов обкидных неводов, часть сельди продолжала питаться вплоть до начала нереста. Возможно, это связано с неблагоприятными условиями нагула и зимовки в предшествующий период, которые привели к нехватке энергетических ресурсов, необходимых для завершения созревания гонад (Смирнов, 2007а). Причём выбор доминантного вида в питании сельди в этот период (*Thysanoessa raschii*) не совпадал с доминирующим по биомассе видом зоопланктёров в этом районе (*Sagitta elegans*) (табл. 4, 5), что позволяет предположить избирательность питания сельди по отношению к кормовым объектам.

В рационе преднерестовой сельди присутствуют основные группы планктонных организмов: *Copepoda*, *Euphausiacea*, *Hyperidea*, *Chaetognatha*. В целом преобладали эвфаузииды *Thysanoessa raschii*, составляя в среднем 93,7%. Копеподы были представлены тремя видами: *Calanus glacialis*, *Metridia okhotensis*, *Neocalanus plumchrus*, а сагитты — только одним, *Sagitta elegans*. Гиперииды представлены крупным видом *Themisto libelula*, но в питании его доля была незначительна (менее 1%).

Интересно отметить, что характер питания крупноразмерных особей в весенний период несколько отличается. Так, у крупноразмерной сельди наблюдается увеличение доли крупных видов как гиперидид, так и эвфаузиид, видимо, недоступных для более мелких особей. Средний индекс наполнения желудков крупноразмерной сельди имел более высокое значение: 51,3‰ против 7,5‰ у малоразмерной (табл. 4).

Обобщая имеющиеся у нас данные по интенсивности питания гижигинско-камчатской сельди из уловов различных типов нево-

дов, работавших в мае–июне 2002–2008 гг. в прибрежной зоне Гижигинской губы зал. Шелихова, можно сказать, что в этот период наполнение желудков сельди было незначительным и по годам наблюдений не превышало 0,01–0,91 балла. Исключение составили 2004 и 2005 гг., когда преднерестовая сельдь питалась более интенсивно, и наполнение желудков было в среднем 3,09 и 1,74 балла соответственно.

Видимо, предшествующие условия зимовки привели к недостаточному количеству энергетических запасов, необходимых для завершения созревания гонад, и сельдь, как уже говорилось выше, была вынуждена продолжать питаться вплоть до начала нереста.

Таблица 4. Состав пищи (%) преднерестовой гижигинско-камчатской сельди весной 2002 г. (Смирнов, 2009а)

Пищевой компонент	Длина, см	
	20–30	Более 30
<b>Copepoda</b>	<b>5,6</b>	<b>5,6</b>
<i>Neocalanus plumchrus</i>	0,2	0,6
<i>Calanus glacialis</i>	0,1	0,9
<i>Metridia okhotensis</i>	5,3	4,2
<b>Hyperiidea</b>	<b>0,1</b>	<b>0,3</b>
<i>Themisto libellula</i>	0,1	0,3
<b>Euphausiacea</b>	<b>94,3</b>	<b>94,1</b>
<i>Thysanoessa raschii</i>	93,8	92,5
<i>Thysanoessa longipes</i>	0,5	1,6
ИНЖ, ‰ (среднее)	7,5	51,3
Длина тела, см	28,5±0,8	31,3±0,6
Масса тела, г	245,5±32	321,4±41,5
Доля пустых желудков (0), %	58	21
Доля средненаполненных желудков (1+2), %	31,5	54
Доля полных желудков (3+4), %	10,5	25
Доля свежей пищи (1+2), %	25	30
N' индекс видового разнообразия	0,3873	0,5222

Таблица 5. Состав зоопланктона в зал. Шелихова весной 2002 г. (Смирнов, 2009а)

Таксон	Мг/м <sup>3</sup>	Доля, %
<b>Chaetognatha</b>		
<i>Sagitta elegans</i>	908,4	63,50
<b>Euphausiacea</b>		
<i>Thysanoessa longipes</i>	9,9	0,69
<i>Thysanoessa raschii</i>	297,0	20,77
<b>Hyperiidea</b>		
<i>Themisto libellula</i>	66,5	4,65
<b>Copepoda</b>		
<i>Calanus glacialis</i>	56,5	3,94
<i>Pseudocalanus minutus</i>	42,4	2,96
<i>Metridia okhotensis</i>	21,8	1,52
<i>Neocalanus plumchrus</i>	19,2	1,34
<b>Cirrepedia</b>		
<i>Cirripedia</i> (Nauplius)	6,1	0,43
<b>Ctenophora</b>		
<i>Beroe cucumis</i>	2,8	0,20

Средние баллы наполнения желудка составляли: у преднерестовой сельди — 0,70, нерестовой — 0,17, отнерестившейся — 0,89 (табл. 6).

Согласно нашим данным, в питании нагульной гижигинско-камчатской сельди в осенний период преобладал представитель копепод *Metridia okhotensis*, его доля составляла 64,6% (табл. 7).

В октябре–ноябре 2003 г. в северной части Притауйского района, где, как известно, в смешанных скоплениях нагульной сельди значительную часть крупноразмерных рыб составляют особи гижигинско-камчатского стада, в рационе их питания преобладали эвфаузииды (60–68%). На втором месте по значимости были копеподы (15–23%), причем доля *Neocalanus plumchrus* составляла в среднем 9,5%. Гиперииды имели существенное значение в питании только у крупной сельди, где их доля доходила до 22,4% (Жарникова, 2004).

В период формирования зимовального скопления интенсивность питания сельди значительно снижается (Харитоновна, 1967). Следовательно, сельдь, образующая зимовальные скопления, должна накопить необходимое количество энергетических веществ для зимовки, прекратить или резко снизить потребление пищи, и её биологические показатели должны отличаться от тех особей, которые продолжают питаться.

Таблица 6. Интенсивность питания гижигинско-камчатской сельди в мае–июне 2002–2008 гг. по данным уловов в прибрежной зоне зал. Шелихова, % (Смирнов, 2009а)

Физиологическое состояние	Наполнение желудков, балл					Экз.	Среднее
	0	I	II	III	IV		
Преднерестовая	61,9	21,0	6,7	6,1	4,3	1636	0,70
Нерестовая	90,4	6,0	1,2	1,1	1,2	2161	0,17
Отнерестившаяся	60,6	17,5	3,9	8,4	9,6	1349	0,89

Таблица 7. Питание нагульной гижигинско-камчатской сельди по данным 2002 г. (Смирнов, 2009а)

Виды	Доля, %
<b>Copepoda</b>	85,6
<i>Neocalanus plumchrus</i>	20,2
<i>Neocalanus cristatus</i>	0,8
<i>Metridia okhotensis</i>	64,6
<b>Hyperiida</b>	5,0
<i>Themisto pacifica</i>	5,0
<b>Euphausiacea</b>	9,2
<i>Thysanoessa raschii</i>	9,0
<i>Thysanoessa longipes</i>	0,2
ИНЖ, ‰ (среднее)	60,4
Длина тела, см	26,8 ± 0,7
Масса тела, г	201,9 ± 43
Доля пустых желудков (0)	39
Доля желудков со средним наполнением (1+2), %	14
Доля полных желудков (3+4), %	24
Доля свежей пищи (1+2), %	80
N' индекс видового разнообразия	1,5061

По данным Н.А. Кузнецовой (2005), в многолетнем аспекте у сельдей северной части Охотского моря, имевших длину 20–35 см, в нагульный период в рационе доминировал *Neocalanus plumchrus*, в отдельные месяцы его доля доходила до 86,0%.

У взятых нами на анализ в мае–июне рыб наполнение желудков было низким. Средний показатель накормленности по годам колебался от 0,04 (2000 г.) до 2,95 балла (1991 г.), при среднем значении 1,39 балла.

У сельди присутствует некоторая пищевая конкуренция с другими видами рыб. Наибольшее пищевое сходство и, соответственно, наиболее высокие значения напряжённости пищевых отношений в северной части Охотского моря наблюдаются между сельдью и минтаем *Theragra chalcogramma*, а также между сельдью и мойвой. За счёт самых массовых видов зоопланктона (копепод, эвфаузиид и гипериид) сходство спектров питания сельди и мойвы достигает 40–60% (Кузнецова, 2005).

В экосистемах шельфа и материкового склона сельдь играет одну из основных ролей и служит объектом питания большого числа видов рыб. Так, молодь сельди в летний период в прибрежных водах Охотского и Берингова морей может составлять до 90% массы пищи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*.

Существенное значение имеет сельдь в питании крупного минтая, кижуча *O. kusutch*, мальмы *O. malma*, чавычи *O. tshawytscha*, трески *Gadus macrocephalus*, ликодов *Lycodes*, сельдевой *Lamna ditropis* и полярной *Somniosus pacificus* акул, чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides*, белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*, скатов сем. Rajidae, угольной рыбы *Anoplopoma fimbria*, некоторых видов керчаков рода *Myoxocephalus* и терпугов Hexagrammidae, северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* и других видов.

В период нереста сельди и развития её икры на нерестилищах скапливается значительное количество донных и придонных видов рыб, питающихся икрой сельди. Основными её потребителями являются звёздчатая камбала *Platichthys stellatus*, навага *Eleginus gracilis*, а также морские птицы — тихоокеанская чайка *Larus schistisagus* и морская чернеть *Aythya mariloides*. За сутки одна особь звёздчатой камбалы выедает до 7,5 тыс. икр., наваги — до 3,9 тыс. икр. Суточный рацион одной чайки составляет 47,5 тыс. икр. (Зеленская, 2008). Как пишет А.А. Бонк (2004), икру сельди потребляют и морские беспозвоночные: изоподы р. *Idotea*, раки-отшельники р. *Pagurus* и мелкие брюхоногие моллюски *Littorina sitchana* (Чучукало, 2006).

**Паразиты.** Одним из важнейших факторов, влияющих на биологическое состояние популяций рыб, является их заражённость паразитами. У тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* в пределах ареала в настоящее время зарегистрировано 27 видов паразитов (Асеева и др., 2013). Некоторые из них, например, личинки нематод семейства Anisakidae, опасны как для своего хозяина, так и для человека (Беспрозванных, Ермоленко, 2005).

Количество паразитов варьирует в зависимости от района обитания и сезона года. Так, по мнению Т.Ф. Качиной (1986), малое количество паразитов сельди в зимний период может быть следствием невысокой интенсивности её питания в этот сезон. С увеличением размеров рыб показатели экстенсивности и интенсивности инвазии возрастают (Пушникова, Пушников, 1981).

С целью предварительного ознакомления с состоянием заражённости паразитами сельди, обитающей в северной части Охотского моря, нами исследованы различия этих показателей у её различных стад: охотской, гижигинско-камчатской и тауйской сельди. Проанализированы данные, собранные на нерестилищах и из нагульных, предположительно смешанных, скоплений сельди в северной части Охотского моря (Асеева, Смирнов, 2010, 2013; Асеева и др., 2012).

У тихоокеанской сельди, собранной на нерестилищах, обнаружено 13 видов паразитов (табл. 8), среди которых доминировали трематоды Trematoda и скребни Acanthocephala (3 вида). В количе-

Таблица 8. Заражённость паразитами нерестовой тихоокеанской сельди (Смирнов, 2009а)

Таксон	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
<b>Coccidia</b>			
<i>Eimeria clupearum</i>	7,2	–	–
<b>Мухозоа</b>			
<i>Ortholinea orientalis</i>	59	–	–
<i>Ceratomyxa orientalis</i>	5,6		
<b>Trematoda</b>			
<i>Brachyphallus crenatus</i>	62	1–66	5,74
<i>Hemiurus levinseni</i>	1,4	1	0,01
<i>Lecithaster gibbosus</i>	1,4	1	0,001
<b>Cestoda</b>			
<i>Eubothrium</i> sp.	4,6	1–2	0,06
<i>Tetraphyllidea</i>	4,6	1–2	0,06
<b>Acanthocephala</b>			
<i>Echinorhynchus gadi</i>	7,5	1–2	0,07
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	1,4	1	0,03
<i>Corynosoma strumosum</i>	1,4	1	0,03
<b>Nematoda</b>			
<i>Anisakis simplex</i>	71	1–53	3,56
<i>Contracaecum osculatum</i>	5,8	1–12	0,17



ственном отношении больше всего встречались нематоды *Anisakis simplex* и трематоды *Brachyphallus crenatus*.

У тихоокеанской сельди из смешанных скоплений в северной части Охотского моря обнаружено 16 видов паразитов (табл. 9), среди которых преобладали трематоды (4 вида) и скребни (4 вида). Многочисленны были также нематоды Anisakidae (2 вида) и микроспоридии Muxosporidia (3 вида). Видовое разнообразие паразитов у нагульной сельди из смешанных скоплений, по сравнению с сельдью, собранной на нерестилищах, увеличилось на 4 вида: трематоды *Podocotyle atomon*, *Bacciger petrowi*, скребни *Echinorhynchus cotti*, *E. lottelae* и микроспоридии *Ortholinea clupeidae*, но при этом не обнаружено скребней *Corynosoma strumosum* и простейших *Eimeria clupearum*, которые были зарегистрированы у нерестовой сельди.

При анализе использованы общепринятые в паразитологии традиционные показатели заражённости хозяев паразитами: экстенсивность инвазии, интенсивность инвазии и индекс обилия. Экстенсивность инвазии (частота встречаемости паразита) — отношение числа заражённых особей хозяина к числу всех обследованных хозяев, выражается в процентах. Индекс обилия паразита (относительная плотность) — количество паразитов, приходящееся на одну исследованную особь хозяина. Этот показатель рассматривается как отношение общего числа паразитов определённого вида к количеству исследованных особей хозяина в пробе.

Таблица 9. Заражённость паразитами тихоокеанской сельди в нагульных скоплениях (Смирнов, 2009а)

Таксон	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
<b>Мухозоа</b>			
<i>Ortholinea orientalis</i>	50	—	—
<i>Ortholinea clupeidae</i>	9,5	—	—
<i>Ceratomyxa orientalis</i>	15	—	—
<b>Трематода</b>			
<i>Brachyphallus crenatus</i>	48	1–31	2,04
<i>Hemiurus levinseni</i>	0,4	1	0,001
<i>Lecithaster gibbosus</i>	0,4	1	0,001
<i>Podocotyle atomon</i>	0,4	1	0,001
<i>Bacciger petrowi</i>	0,4	1	0,001
<b>Cestoda</b>			
<i>Eubothrium crassum</i>	4,2	1–2	0,03
<i>Tetraphyllidea</i>	4,2	1	0,03
<b>Acanthocephala</b>			
<i>Echinorhynchus gadi</i>	0,4	1	0,001
<i>E. cotti</i>	7,5	1–2	0,03
<i>E. lottelae</i>	0,4	1	0,001
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	0,4	1	0,001
<b>Nematoda</b>			
<i>Anisakis simplex</i>	46	1–12	1,14
<i>Contracaecum osculatum</i>	0,4	1	0,001

Общая заражённость (экстенсивность инвазии) нематодами у исследованных нами особей сельди составила 76,6% при интенсивности инвазии 1–21 экз., индекс обилия равнялся 1,5 экз. При этом заражённость в разных районах сильно различалась. Сравнительный анализ заражённости сельди личинками *Anisakis simplex* по районам исследования выявил места с наиболее высокими и самыми низкими показателями заражённости этим паразитом. Высокая степень инвазии отмечена у нерестовой сельди в районе п. Охотск. Там заражённость рыб составила 86% при интенсивности инвазии 1–39 экз. и индексе обилия 2,7 экз. Более низкие показатели заражённости имела сельдь из района зал. Шелихова (п. Эвенск): экстенсивность заражённости рыб составила 55,8% при интенсивности инвазии 1–9 экз., индекс обилия равнялся 0,8 экз. Поскольку присутствие личинок паразитов у рыб определяется трофическими связями, мы рассмотрели питание сельди. В Охотском море основу её рациона, независимо от возраста, составляют эвфаузииды и копеподы (Кузнецова, 1997; Горбатенко и др., 2004).

При этом некоторые виды эвфаузиид являются промежуточными хозяевами нематод. Дефинитивными хозяевами *A. simplex* являются сивучи *Eumetopias jubatus*, полосатые киты *Megaptera novaeangliae*, кашалоты *Physeter macrocephalus*, дельфины *Delphinidae*. Эти морские млекопитающие имеют высокую численность в западной части Охотского моря (Владимиров и др., 2006; Бурканов и др., 2008) и, вероятно, способствуют сохранению полной пищевой цепи, необходимой для реализации жизненного цикла нематод, тем самым вызывая высокую степень инвазии личинками *A. simplex* у охотской сельди.

Заражённость нерестовой сельди нематодами убывала в такой последовательности: охотская сельдь (76%), гижигинско-камчатская (66%), тауйская (40%). У нагульной сельди из смешанных скоплений, по сравнению с нерестовой, наблюдалось общее уменьшение таких показателей, как экстенсивность и интенсивность инвазии у наиболее часто встречающихся паразитов: нематод *Anisakis simplex* и трематод *Brachyphallus crenatus*. Возможно, это следствие неравномерного и слабого питания сельди в зимний период.

Особенностью сельди с тауйского нерестилища была её заражённость микроспоридиями *Ceratomyxa orientalis*. У сельди из смешанных нагульных скоплений этот вид также обнаружен. Большинство исследователей данной группы простейших (Донец, Шульман, 1973; Юнчис, 1975) считают, что заражение рыбы микроспоридиями происходит пассивно, при случайном заглатывании спор, рассеянных во внешней среде. Наши данные указывают, что между тре-

мя популяциями сельди обмена микроспоридиями не происходит, иначе рыба на всех нерестилищах была бы ими заражена.

Следует отметить, что с возрастом сельди её заражённость паразитами увеличивалась, что связано как с расширением спектра питания, так и с накоплением некоторых паразитов в теле рыб как их резервуарного хозяина (Асеева и др., 2013).

Скребни родов *Echinorhynchus* и *Bolbosoma* были отмечены у нагульной сельди, а на нерестилищах — только у сельди охотской группировки (у п. Охотск).

Таким образом, интенсивность и экстенсивность заражения охотоморских сельдей различными паразитами в значительной степени определяется численностью популяций промежуточных и окончательных хозяев этих видов паразитов в том или ином районе обитания сельди. Данные паразитологических исследований показывают, что сельди разных популяций отличаются по составу паразитов, а нагульные скопления в осенний период имеют смешанный характер, т. е. образованы особями различных группировок.

**Динамика численности и биомассы (состояние запасов).** Большинство учёных-ихтиологов признано, что решающее значение в процессах формирования численности поколений принадлежит факторам, определяющим условия их существования в раннем онтогенезе (Галкина, 1960; Бердичевский и др., 1985; Душкина, 1988). Разночтения существуют лишь в отношении отдельных вопросов: о наличии (отсутствии) единых для всех рыб критических периодов развития, в течение которых проявляется массовая смертность, обуславливающая в итоге величину пополнения; наличии (отсутствии) какого-либо одного решающего фактора, определяющего степень элиминации икры (личинок, мальков) в популяции; соотношении в воспроизводстве внутрипопуляционных и внешних причин; значимости для формирования численности поколений эмбриогенеза, предличиночной стадии, этапа перехода личинок на питание внешним кормом и т. п. (Науменко, 2001). Т.В. Дехник с соавторами (1985) говорят о необоснованности выделения единственного лимитирующего фактора или периода, однако отмечают, что в конкретных экологических условиях одна из причин доминировать может.

Численность тихоокеанской сельди, обитающей в морях Дальнего Востока, подвержена значительным колебаниям, одной из причин которых является различное выживание её эмбрионов (Науменко, 2001). Так, в 3–5-слойных кладках гижигинско-камчатской сельди икринки четвёртого и пятого слоёв отставали в развитии от лежащих выше на 5–6 дней, а третьего слоя — на 2–3 дня. При

большем количестве слоёв икры в кладке эмбриональное развитие глубинных слоёв останавливалось на ранних стадиях (Галкина, 1959).

Н.И. Науменко (2001) пишет, что динамика запасов гижигинско-камчатской сельди во многом напоминает корфо-карагинскую: это относится и к абсолютной величине биомассы, и к амплитуде её колебаний, и к продолжительности периодов развития. Кроме того, по мнению этого же автора, на протяжении более 20 лет годы рождения многочисленного потомства совпадали у вышеуказанных популяций или стад (чаще первый и шестой годы десятилетия).

Период депрессии, вызванный наложением неблагоприятных для воспроизводства условий и чрезмерного антропогенного воздействия (перелова), начался в 1974 г., когда численность производителей достигла исторического минимума (Науменко, 2001), и продолжался до 1987 г.

В 1988 г., впервые после многолетнего перерыва, увенчался успехом поиск нагульных предзимовальных скоплений гижигинско-камчатской сельди (Вышегородцев, 1994б). Это позволило говорить о начале периода восстановления запасов и рекомендовать к вылову объём, равный 12% запаса, а не 2–3%, как это было до 1988 г.

К середине 1990-х гг. её биомасса достигла 300–350 тыс. т (Гаврилов, Болдырев, 2000), что позволило говорить о стабилизации и росте запасов и с 1998 г. рекомендовать к ежегодному вылову 20,7% от биомассы промыслового запаса (Малкин, 1995).

В первом упоминаемом периоде (1978–1987 гг.) численность и биомасса гижигинско-камчатской сельди составляли в среднем 530 млн экз. и 130 тыс. т соответственно. Численность изменялась от 852 млн экз. (1983 г.) до 268 млн экз. (1987 г.), а биомасса — от 230 тыс. т (1983 г.) до 90 тыс. т (1986 г.).

На протяжении последующего периода (1988–1997 гг.) запас гижигинско-камчатской сельди восстанавливался: численность родителей и биомасса составили в среднем 880 млн экз. и 229 тыс. т. Численность колебалась от 1162 млн экз. (1991 г.) до 562 млн экз. (1995 г.), биомасса — от 290 тыс. т (1990 г.) до 140 тыс. т (1995 г.).

В третьем периоде (1998–2017 гг.) численность и биомасса популяции гижигинско-камчатской сельди возросли ещё больше, составив в среднем 1071 млн экз. и 246 тыс. т. Численность производителей в этот период изменялась от 1431 млн экз. (2004 г.) до 721 млн экз. (1999 г.), а их биомасса — от 184 тыс. т (2004 г.) до 313 тыс. т (2001 г.) (рис. 3).

Как видно на данном рисунке, в последние годы численность (с 1999 г.) и биомасса (с 2001 г.) стада гижигинско-камчатской сельди

снижались, что было вызвано отсутствием урожайных поколений в пополнении. Однако с 2004 г. эти показатели начали увеличиваться, а обнаружение в 2007 г. в нерестовом запасе значительного количества рыб в возрасте 3–4 года говорит о появлении «урожайных» поколений, которые способствовали росту запасов. С 2014 г. наблюдается рост биомассы и численности популяции.

Сельдевые Clupeidae в значительной степени подвержены флуктуациям численности поколений, что, в свою очередь, обуславливает появление урожайных (высокочисленных) и неурожайных (малочисленных) генераций и сказывается на общей численности и биомассе их стад. К сожалению, в настоящее время мощность урожайных поколений гижигинско-камчатской сельди после депрессии остаётся пока на порядок ниже, чем до неё. В анализируемый нами период высокоурожайными были 6 поколений, среднеурожайными — 21, неурожайными — 16 (табл. 10).

Количество родившихся поколений различной урожайности у гижигинско-камчатской сельди варьировало в зависимости от периода численности. Так, в период депрессии, который фактически начался с 1974 г. (биологические материалы у нас имеются только с 1978 г.) и продолжался до 1987 г., высокоурожайных поколений не появилось; среднеурожайными были 4 поколения,

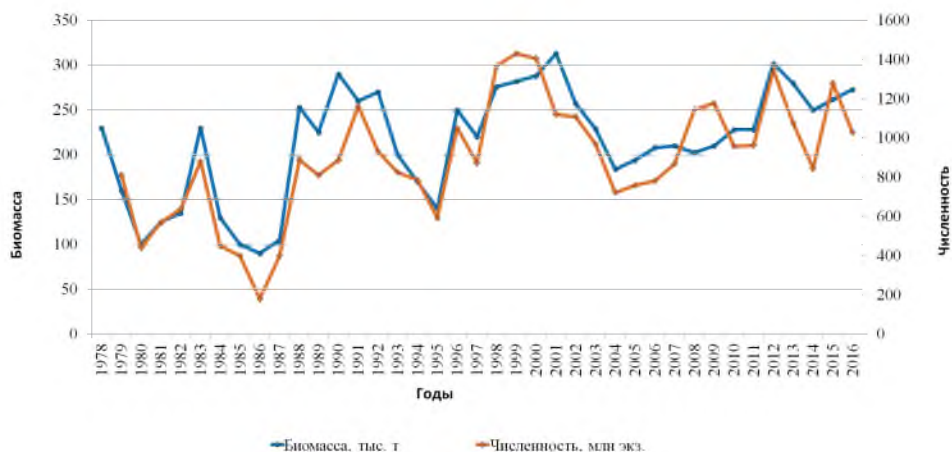


Рис. 3. Многолетняя динамика биомассы и численности нерестовой части популяции гижигинско-камчатской сельди

Таблица 10. Урожайность поколений гижигинско-камчатской сельди

Урожайность поколений	Годы рождений
Высокая	1971, 1973, 1993, 1994, 2004, 2005
Средняя	1975, 1978, 1983, 1986, 1988, 1990, 1991, 1992, 1995, 1997, 2000, 2001, 2002, 2003, 2006, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013
Низкая	1972, 1974, 1976, 1977, 1979, 1980, 1981, 1982, 1984, 1985, 1987, 1989, 1996, 1998, 1999, 2007

неурожайными — 10. На этапе восстановления (1988–1997 гг.) родилось 2 высокоурожайных поколения, среднеурожайных — 6, неурожайных — 2. В период стабилизации и роста (1998–2017 гг.) высокоурожайных поколений отмечено 2, среднеурожайных — 11, неурожайных — 3.

**История и современное состояние промысла.** Промышленное освоение стада нерестовой сельди в зал. Шелихова началось в первой половине 1920-х гг., в период становления в Охотско-Камчатском крае советской власти (Кагановский, Полутов, 1950; Правоторова, 1965а; Бацаев, 2006). Хотя нагульную сельдь этого стада у западного побережья Камчатки, по-видимому, начали промысливать ещё во втором десятилетии XX в. (Тихенко, 1915).

Основным местом промысла нерестовой гижигинско-камчатской сельди следует считать западное побережье зал. Шелихова и Гижигинскую губу, где её промысел вёлся непрерывно. На остальных промысловых участках сельдь ловили периодически, и почти никаких данных о величинах её вылова на них не сохранилось. Так, о промысле сельди в Пенжинской губе в 1940-е гг. известно по работе А.Г. Кагановского и И.А. Полутова (1950), в которой авторы не привели никаких данных о его величине. Известно только, что сельдь заходила туда на нерест «большими косяками» (Кагановский, Полутов, 1950), и её нерест мог продолжаться с мая до конца июня. Со слов старожилов с. Каменское, расположенного в устье р. Пенжины, уловы сельди в Пенжинской губе резко уменьшились в первой половине 1960-х гг. С тех пор её небольшое количество, по несколько центнеров ежегодно, вылавливается местными рыбаками-любителями недалеко от устья р. Парень. Однако крупных скоплений сельди, подобных тем, что она образовывала в этом районе в 1940-е гг., здесь не наблюдается.

Известно, что нерестовая сельдь часто попадает в уловы ставных лососёвых неводов, выставляемых недалеко от устья р. Хайрюзова на западном побережье Камчатки (Правоторова, 1965а; Трофимов и др., 2001). Однако её уловы здесь, по-видимому, никогда не были велики, и рыбопромышленники не проявляли большого интереса к промыслу сельди в этом месте.

До 1954 г. рыб, подходивших для нереста к берегам в зал. Шелихова, облавливали ставными и закидными неводами. Успех этого промысла зависел от количества орудий лова, гидрологической обстановки и мощности подхода рыбы к тому или иному участку побережья. В соответствии с имеющейся статистикой, вылов сельди в зал. Шелихова в период 1937–1954 гг. изменялся в пределах 4,4–13,8 тыс. т при среднем значении 8,1 тыс. т (рис. 4).

В 1955 г. для промысла нерестовой гижигинско-камчатской сельди стали применять кошельковые невода с борта рыболовных сейнеров. В связи с этим на долю активного лова этим орудием лова в описываемом году в Охотском море пришлось 12% от общего изъятия (Бацаев, 2006), а вылов увеличился почти в полтора раза по сравнению с таковым в предшествующем году. При этом общий вылов сельди возрос более чем в шесть раз.

Помимо применения активных орудий лова, 1955 г. стал отправной датой для начала резкого увеличения количества орудий лова, используемых на промысле сельди в зал. Шелихова и в восточной части Охотского моря в целом. К одной из причин, обусловивших это явление, Е.П. Правоторова (1965а) отнесла снижение промыслового запаса сельди охотского стада и переход части флота на добычу гижигинско-камчатской сельди, нагуливавшейся летом у берегов Западной Камчатки.

Однако, скорее всего, главной причиной этого было другое, более масштабное явление, свидетельствовавшее о значительных изменениях в экономике Дальнего Востока СССР, и Охотско-Камчатского края в частности. В 1954 г., почти одновременно с созданием Магаданской области, в Магадане был организован Государственный рыбопромышленный трест, объединивший под своим началом не только разрозненные рыбопромышленные хозяйства, но и судоверфи и строительно-монтажные управления (Бацаев, 2006). Это позволило планировать развитие основной рыбопромышленной отрасли края и улучшать материально-техническое снабжение рыбокомбинатов. В 1955 г. в Магаданском рыбтресте появились морской транспортный флот и рефрижераторное судно. Интенсивно развивалось материально-техническое оснащение рыбокомби-

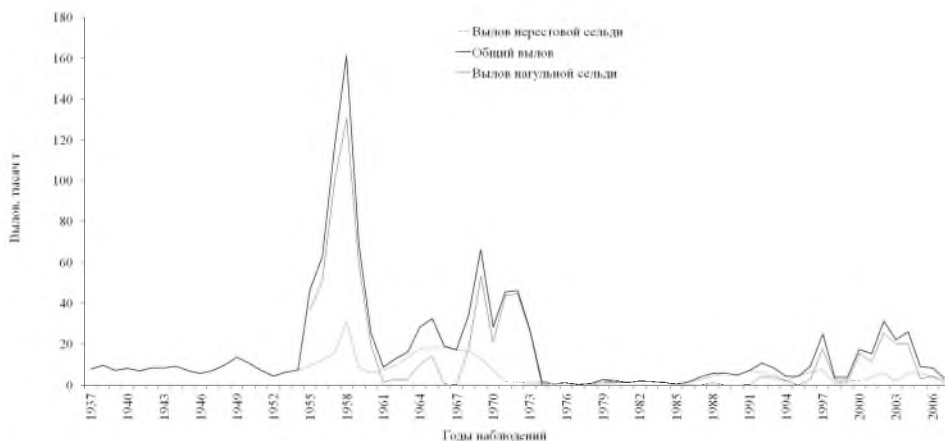


Рис. 4. Вылов гижигинско-камчатской сельди в 1937–2012 гг.

натов. Главными задачами этих нововведений были увеличение объёмов добычи рыбы и улучшение возможностей для её обработки и хранения.

Вплоть до 1958 г. уловы гижигинско-камчатской сельди интенсивно росли, увеличиваясь ежегодно в среднем в полтора раза по сравнению с предыдущим годом. Причём основная масса сельди теперь добывалась в море, преимущественно у юго-западного побережья Камчатки в летне-осенний период. Лов нагульной сельди вёлся в эти годы ставными неводами и дрефтерными сетями. В 1958 г. было добыто рекордное количество сельди, как в нерестовый (30,8 тыс. т), так и в нагульный (130,6 тыс. т) периоды. Суммарный вылов составил 161,4 тыс. т.

Однако уже в следующем году вылов нерестовой сельди сократился до уровня 1955 г., а нагульной — понизился до 60 тыс. т. В течение двух последующих лет, несмотря на продолжающееся увеличение количества судов, задействованных на промысле сельди в море, вылов нагульной сельди продолжал снижаться, а нерестовой — уже через год вновь начал расти. Вероятно, этот рост можно объяснить увеличением количества судов на промысле сельди в нерестовый период в зал. Шелихова.

Этот рост продолжался до 1965 г., затем до 1969 г. уловы нерестовой сельди были стабильно высоки (12,9–18,6 тыс. т при среднем значении 16,8 тыс. т), после чего началось сокращение добычи нерестовой сельди. В 1971 г. её вылов приблизился к своему историческому минимуму, а в 1973 г. достиг его: в этом году в зал. Шелихова было поймано всего 1,1 тыс. т сельди. Величины уловов нагульной сельди в 1959–1973 гг. изменялись в пределах 1,5–60,5 тыс. т при среднем значении 25,4 тыс. т. Тем не менее её уловы в этот период оставались больше, чем вылов нерестовой сельди в 1930–1940 гг. В целом же в 1955–1973 гг. добывалось больше нагульной сельди, чем нерестовой. Среднее изъятие нагульной сельди в 8 раз превышало средний вылов нерестовой, а в 1972 г. — в 29 раз. Основной промысел в то время был сосредоточен у берегов Юго-Западной Камчатки. При этом, по мнению Е.П. Правоторовой (1965а), величина вылова нагульной сельди в эти годы могла быть занижена из-за недоучёта части рыб, нагуливающих в северо-западной и западной частях Охотского моря и вылавливаемых при промысле охотской сельди. Хотя, судя по величине уловов сельди на нерестилищах, не менее уместно было бы также предположить, что они могли быть завышены из-за вылова рыб охотского или сахалино-хоккейского стад, нагуливавшихся вместе с гижигинско-камчатской сельдью в западной части Охотского моря.



В результате чрезмерного вылова и появления подряд нескольких неурожайных (малочисленных) поколений, к началу 1970-х гг. запасы гижигинско-камчатской сельди снизились, уменьшилась площадь нерестилищ. Поэтому с 1974 г. решено было ввести запрет на её промысел (Смирнов, 1998, 2001а). В дальнейшем, вплоть до 1988 г., вылов сельди ограничивался контрольным ловом её нерестовых скоплений в Гижигинской губе с целью наблюдений за биологическим состоянием. При этом минимальный вылов составлял 0,1, максимальный — 8,3 тыс. т, средний — 3,2 тыс. т.

В 1987 г., в связи с появлением ряда многочисленных поколений сельди, её запас стал увеличиваться. Начиная с 1988 г., когда учтённая численность гижигинско-камчатской сельди достигла 1050 млн экз., а её половозрелых рыб — 885 млн экз., специалисты Магаданского отделения ТИНРО рекомендовали возобновить её промысел в период нагула (Смирнов, 2002б). В этом же году в осенне-зимний период два промысловых судна с кошельковыми неводами за 6 дней выловили 1,1 тыс. т сельди в зал. Шелихова, при этом средний улов на замёт составлял 125 т (Вышегородцев, 1994б). Лов нагульной сельди в зал. Шелихова в осенне-зимний период проводился до 1992 г. и достиг величины 4,4 тыс. т.

С 1993 по 2010 гг. общий вылов сельди был невелик и изменялся в пределах 3,2–31,4 тыс. т, в среднем — 12,8 тыс. т. Специализированный морской лов гижигинско-камчатской сельди проводился редко. Тем не менее некоторое её количество ежегодно добывалось в море в качестве прилова при промысле минтая и охотской сельди. Особенно высокими приловы сельди были при промысле минтая в районах её предзимовальных или зимовальных скоплений. Так, прилов гижигинско-камчатской сельди при промысле минтая и охотской сельди на таких скоплениях в январе–апреле 1993–2010 гг. изменялся в пределах от 0,1 (2004 г.) до 17,8 тыс. т (1997 г.). В 1990-е и 2005 гг. вылов нагульной гижигинско-камчатской сельди в море был меньше, чем нерестовой. Однако весьма вероятно, что цифра вылова в эти годы могла быть занижена из-за несовершенства сбора промысловой статистики. В последние 15 лет (за исключением 2005 г.) основу вылова гижигинско-камчатской сельди составлял именно её морской лов, на долю которого в среднем приходилось около 71,6%.

Начиная с 2002 г., официально был разрешён промысел нерестовой сельди. Тем не менее её вылов с этого времени почти не изменился. Так, если в период 1988–2001 гг. средний вылов сельди составлял 4,5 тыс. т, то с 2002 по 2007 гг. — 4,1 (Смирнов, Трофимов, 2010), а в 2008–2010 гг. — всего 0,2 тыс. т.

В целом, если давать оценку интенсивности промысла нерестовой гижигинско-камчатской сельди по её вылову, то период 1988–2010 гг. по своей интенсивности был больше похож на таковой в годы начала освоения её запасов, когда в год в среднем добывали 8,1 тыс. т нерестовой сельди.

Такое положение дел связано не только с отсутствием у рыбопромышленников интереса к промыслу нерестовой сельди, но и с тем, что в настоящее время в Гижигинской губе отсутствует собственная база для приёма и обработки рыбы. Береговые рыбокомбинаты, построенные в 1950–1960-е гг. в посёлках Эвенск, Чайбуха, Таватум, расположенных вблизи нерестилищ сельди, пришли в негодность и запустение. В связи с этим весь сырец сдавался на рыбоперерабатывающие суда, арендованные на период путины в других дальневосточных регионах. Суда часто подходили в район лова с опозданием, когда «пик» промысла уже был пройден, как, например, в 2003 г., поэтому количество судов, принимавших сырец, не связано с объёмом вылова. Всё вместе это привело в последние годы к катастрофическому уменьшению вылова с 560 т в 2008 г. до 54,5 т в 2009 г. и до 100 кг в 2010 г. Причём в 2010 г. промысла нерестовой сельди в зал. Шелихова не было, лов вели лишь рыбаки-любители в рамках спортивно-любительского рыболовства (Смирнов, 2011).

Таким образом, историю освоения запасов гижигинско-камчатской сельди можно условно разделить на пять этапов. Первый — становление промысла. Он продолжался с середины 1920-х гг. до 1954 г., базировался на облове нерестовой сельди и проводился с берега. Средний вылов составлял в эти годы 8,1 тыс. т. Второй — интенсивная эксплуатация запаса, с 1955 г. до начала 1970-х гг. В этот период средний вылов достигал 45,5 тыс. т за счёт интенсивного развития морского промысла сельди. Третий этап — годы депрессии (с 1974 по 1987 гг.). Промысел сельди был запрещён, её добыча велась только в Гижигинской губе в период нереста сельди в режиме контрольного лова, и средний вылов достигал 1,6 тыс. т. Четвёртый этап начался в 1988 г. Промысел сельди вновь был разрешён. Однако специализированного лова нагульной сельди в море почти не было, её среднегодовой вылов едва превышал таковой на первом этапе промысла и составлял 11,3 тыс. т.

С 2012 г. ситуация изменилась, начался пятый этап. В связи с ежегодным низким выловом и стабильным состоянием запаса сельди, обитающей в Западно-Камчатской подзоне, МагаданНИРО обосновал её исключение из перечня объектов, для которых устанавливается общий допустимый улов (ОДУ), и перевод в катего-

рию видов, освоение которых ведётся в режиме рекомендованного (ранее возможного) вылова — РВ (ВВ) (Смирнов, 2013б). Различия в способе освоения состоят в том, что при лове в режиме ОДУ наделение квотами производится по долям, которые закреплены между пользователями на длительный срок, а при промысле в режиме РВ (ВВ) — по заявительному принципу.

Биологическое обоснование о переводе объекта из одной категории промысла в другую было одобрено Росрыболовством, и с 2012 г. добыча сельди стала осуществляться по заявительному принципу. Такое решение привело к позитивным изменениям в освоении запасов гижигинско-камчатской сельди.

Если в январе–апреле 2011 г. специализированный промысел гижигинско-камчатской сельди в Западно-Камчатской подзоне не проводился, а в качестве прилова на промысле минтая было добыто 1,37 тыс. т сельди, то в 2012 г. в Западно-Камчатской подзоне было добыто 22,54 тыс. т; в 2013 г. — 79,08 тыс. т, в 2014 г. — 69,44 тыс. т, в 2015 г. — 32,45 тыс. т, в 2016 г. — 49,78 тыс. т (табл. 11). Снижение годового вылова в 2015 г. было вызвано сложной ледовой обстановкой в апреле.

Таким образом, наше предположение о том, что переход от квотирования к заявительному принципу лова вызовет интерес рыбохозяйственных предприятий и будет способствовать увеличению вылова этого объекта (Прикоки, Смирнов, 2013), оправдалось.

Пятый этап характеризуется тем, что основное изъятие производится в весенний период (март–апрель) на путях преднерестовых миграций (в «горле» зал. Шелихова). Среднегодовой вылов в этот период составляет 50,6 тыс. т, из них в преднерестовый период — 49,9 тыс. т. Осваивается около 80% рекомендованного годового объёма.

**Возраст наступления массового полового созревания и промысловая мера.** Впервые биологическое обоснование минимального промыслового размера гижигинско-камчатской сельди, основанное на данных из уловов промысловых и научных судов в осенне-зимний период 1988–1992 гг., было выполнено в 1994 г. (Смирнов,

Таблица 11. Вылов и уровень освоения запаса гижигинско-камчатской сельди в 2011–2016 гг.

Год	Вылов, тыс. т			
	преднерестовой <sup>1</sup>	нерестовой	нагульной	всего
2011	1,37	0,0003	4,83	6,20
2012	21,78	0,00006	0,76	22,54
2013	79,08	0,00007	0	79,08
2014	69,44	0,00027	0	69,44
2015	30,99	0,00029	1,46	32,45
2016	48,59	1,09	0,1	49,78

Примечание: <sup>1</sup>— в ходе специализированного промысла и как прилов при промысле минтая

1994). Для этой цели применялись следующие показатели: соотношение половозрелых и неполовозрелых рыб, естественная смертность, динамика биомассы по возрастным группам. Затем по материалам 1998–2002 гг. были получены новые данные о массовом половом созревании и промысловой мере гижигинско-камчатской сельди (Смирнов, 2006).

Не исключена вероятность того, что за прошедшие годы, ввиду усилившегося пресса промысла, в структуре популяции могли произойти определённые изменения, оказавшие воздействие на возраст и размеры наступления массового полового созревания.

Научные данные, собранные из уловов научно-исследовательских и промысловых судов, показали, что в 1993–2011 гг., при отсутствии масштабного промысла, значительно снизилось число зрелых особей в возрастных группах 3+...7+, а возраст массового полового созревания составлял уже не 4+, а 5+ лет (табл. 12). Материалы, собранные в 2012–2016 гг., показывают, что при возобновлении промысла доля зрелых рыб по возрастам увеличилась, а возраст массового полового созревания вновь составил 4+ лет (табл. 12).

Учитывая, что Г.В. Никольский (1974) связывал созревание рыб не с возрастом, а с размерами, мы проанализировали соотношение половозрелых и неполовозрелых рыб по размерным группам (табл. 13). Результаты показали, что динамика доли неполовозре-

Таблица 12. Доля половозрелых особей гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам в нагульный период, %

Период, гг.	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1988–1992	1,5	23,8	67,3	87,4	93,9	99,5
1993–2011	3,2	16,3	36,3	66,2	85,1	93,5
2012–2016	6,3	33,3	55,6	86,7	100,0	100,0

Таблица 13. Среднемноголетние доли нагульной половозрелой гижигинско-камчатской сельди по размерным группам в периоды с различной степенью освоения биоресурса, %

Длина тела по Смитту, см	Годы		
	1988–1992	1993–2011	2012–2016
17,6–18,5	0,0	2,9	0
18,6–19,5	2,0	3,5	0
19,6–20,5	0,8	3,7	0
20,6–21,5	3,9	8,0	0
21,6–22,5	11,8	20,7	16,8
22,6–23,5	30,6	23,3	16,7
23,6–24,5	41,3	27,4	34,6
24,6–25,5	71,0	39,7	55,0
25,6–26,5	79,3	70,9	84,8
26,6–27,5	88,8	88,6	95,6
27,6–28,5	95,5	92,6	98,2
28,6–29,5	97,9	98,1	100,0
29,6–30,5	98,4	99,5	100,0
30,6–31,5	100,0	100,0	100,0

лых/половозрелых особей в последние годы изменилась. Если в 1988–1992 гг. массовое половое созревание наблюдалось при длине тела 24,6–25,5 см (71%), то в период 1993–2011 гг. — в диапазоне от 25,6 до 26,5 см (70,9%). В 2012–2016 гг. массовое половое созревание вновь наступает при меньшей длине тела — от 24,6 до 25,5 см (55,0%).

Средние длина и масса тела в большинстве возрастных групп в 2012–2016 гг. также уменьшились (табл. 14, 15).

Темп созревания самок также изменялся в рассматриваемые периоды, увеличившись в годы, когда вылов вырос (табл. 16).

Нами определено, на каком году жизни в настоящее время биомасса нагульной сельди достигает максимума, а также соответствующий ему размер рыб, применив коэффициенты естественной смертности, пересчитанные нами совместно с лабораторией системного анализа промысловых биоресурсов ВНИРО по многолетним материалам МагаданНИРО. Согласно нашим расчётам (табл. 17), в 2012–2016 гг. кульминация биомассы гижигинско-камчатской сельди наступала в возрасте 5+. Средняя длина (по Смитту) рыб этой возрастной группы в 2012–2016 гг. отличается от таковой в прошлые годы и равна 25,4 см (табл. 14).

Известно (Смирнов, 2014), что зависимость стандартной длины тела (AD) от длины тела по Смитту имеет линейный характер

Таблица 14. Среднемноголетние показатели длины тела (по Смитту) нагульной гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам в периоды с различной степенью освоения биоресурса, см

Годы	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1988–1992	19,6	22,6	24,5	26,5	28,2	29,3
1993–2011	19,4	22,1	23,8	25,4	26,6	28,0
2012–2016	18,2	21,4	23,7	25,4	26,2	27,2

Таблица 15. Среднемноголетние показатели массы тела нагульной гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам, в периоды с различной степенью освоения биоресурса, г

Годы	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1988–1992	67	121	157	215	265	296
1993–2011	63	104	132	174	209	239
2012–2016	48	94	135	174	190	217

Таблица 16. Среднемноголетняя доля половозрелых самок нагульной гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам в периоды с различной степенью освоения биоресурса, %

Годы	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1988–1992	2,4	24,2	54,1	90,2	95,2	100,0
1993–2011	2,5	11,4	36,5	66,9	87,6	96,0
2012–2016	6,7	28,6	57,9	89,7	100,0	100,0

и описывается уравнением  $y = 0,9734x - 0,5052$ . В таком случае, для длины тела по Смитту, равной 25,4 см, стандартная длина тела (т. е. промысловая мера) будет составлять 24,2 см. Следовательно, установленный в действующих «Правилах рыболовства...» минимальный промысловый размер сельди Западно-Камчатской подзоны, т. е. гижигинско-камчатской, равный 24 см, может быть оставлен без изменения.

Кроме этого, в 2012–2016 гг. основной пресс промысла приходился (и, видимо, в ближайшие годы будет приходиться) на преднерестовые скопления, образованные, как правило, половозрелыми особями. Доля рыб меньшего размера, чем действующая промысловая мера, по нашим данным, в таких скоплениях в 2012–2016 гг. была незначительной.

Необходимость пересмотра минимальной промысловой меры гижигинско-камчатской сельди в сторону увеличения, возможно, возникнет в случае продолжения масштабного промысла и при получении новых данных о массе тела и доле зрелых особей разного возраста. Видимо, пятилетний промысел не оказал негативного влияния на состояние популяции этого вида.

Таким образом, возобновление масштабного промысла гижигинско-камчатской сельди в 2012–2016 гг. привело к увеличению доли зрелых рыб по мере увеличения возраста, по сравнению с периодом незначительного промыслового изъятия. Возраст массового полового созревания в этот период составил 4+ лет, кульминация биомассы наступает в возрасте 5+. Исходя из расчётов, минимальный промысловый размер сельди Западно-Камчатской подзоны, т. е. гижигинско-камчатской, может быть оставлен без изменения.

Таблица 17. Зависимость средней биомассы нагульной сельди от возраста (за 2012–2016 гг.)

Возраст, лет	Средний многолетний условный коэффициент годовой естественной смертности, %	Исходная численность, экз.	Средняя масса 1 экз., г	Биомасса, г
1+		1000		
2+	37	630		
3+	27	460	98	45 070
4+	15	391	135	52 774
5+	10	352	174	61 217
6+	11	313	190	59 493
7+	14	269	217	58 435
8+	17	223	245	54 759
9+	23	172	281	48 360
10+	29	123	309	37 757
11+	36	78	350	27 371
12+	42	45	402	18 234
13+	50	23	453	10 273
14+	57	10	497	4847

**Рекомендации по рациональному использованию.** С целью рациональной эксплуатации промыслового запаса популяции гижигинско-камчатской сельди следует действовать по нескольким направлениям. Во-первых, следует возобновить активный морской промысел в осенний период. Ранее было установлено, что в Северо-Охотоморской подзоне в осенний период присутствуют охотская, тауйская и гижигинско-камчатская сельди (Мельников, 2005; Лобода, 2007; Смирнов, Марченко, 2008; Смирнов и др., 2009). В среднем, доля гижигинско-камчатской сельди в этой подзоне колебалась от 22% в Ионо-Кашеваровском до 45% в Притауйском районе (Чернышев и др., 2002; Radchenko, Melnikov, 2001). В последние годы, по результатам морских комплексных съёмок, проводимых ТИНРО-Центром при участии МагаданНИРО, установлено, что не менее 53% взрослых особей гижигинско-камчатской сельди нагуливалось осенью не в Западно-Камчатской подзоне, а в Северо-Охотоморской (Смирнов, 2012).

Во-вторых, необходимо интенсифицировать береговой промысел в районах нерестовых подходов путём:

- применения авиации для поиска промысловых скоплений и наведения на них судов с активными орудиями лова (Смирнов, 2008), причём наиболее эффективны для проведения таких работ суда типа РС-300, оснащённые кошельковыми неводами. В настоящее время в северной части Охотского моря осталось только одно действующее рыболовное судно такого типа, поэтому необходима государственная программа, направленная на поддержку их строительства (Смирнов, 2012б);
- равномерного размещения ставных неводов на тех нерестилищах, где в последние годы наблюдаются стабильные подходы сельди;
- восстановления береговых перерабатывающих предприятий в пп. Эвенск, Чайбуха, Таватум;
- организации глубокой переработки сельди-сырца (Смирнов, 2012в) с целью выпуска продукции, пользующейся повышенным спросом как на внутреннем, так и на внешнем рынках (икра в ястыках и т. п.).

В-третьих, применять методы паразитоиндикации, генетической и морфоэкологической дифференциации при промысле нагульных смешанных скоплений гижигинско-камчатской, охотской и тауйской сельдей для определения объёма изъятия сельди каждого стада.

Г.А. Богданов (2009) считал, что гижигинско-камчатская сельдь используется промыслом в незначительной мере и необходимо

развивать лов преднерестовой и нерестовой сельди. В 2012–2016 гг. ситуация с освоением запасов гижигинско-камчатской сельди изменилась, и среднегодовой вылов составляет 50,6 тыс. т, из них в преднерестовый период — 49,9 тыс. т, при этом осваивается около 80% рекомендованного годового объёма. Вполне реально увеличить годовой вылов гижигинско-камчатской сельди до 80–90 тыс. т.

### 2.3. ОХОТСКАЯ СЕЛЬДЬ

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* широко распространена в арктических морях и в северной части Тихого океана. В бассейне Северного Ледовитого океана она известна от Баренцева и Белого морей и далее к востоку до моря Бофорта и р. Медных Рудников в Арктической Канаде. В Тихом океане сельдь повсеместно многочисленна в дальневосточных морях России, а по североамериканскому побережью — от Берингова пролива до северной части Калифорнийского п-ова (Фёдоров и др., 2003; Фадеев, 2005). Сельдь — неритопелагический вид, населяющий толщу воды от поверхности до 250 и даже 400–450 м (преимущественно зимой), достигающий очень высокой численности и имеющий важное промысловое значение в дальневосточных морях (Панфилов, Черешнев, 2006).

Важнейшее промысловое значение тихоокеанская сельдь имеет в северной части Охотского моря (от 55° с. ш.) и у Западной Камчатки. Здесь она представлена двумя крупными популяционными группировками — охотской и гижигинско-камчатской, различающихся локализацией ареалов, некоторыми особенностями биологии, структурой популяции, характером роста и размножения, динамикой численности и т. п. (Аюшин, 1947, 1951; Галкина, 1960; Правоторова, 1963, 1965а; Тюрнин, 1965, 1973, 1975; Харитоновна, 1967; Качина, 1986; Науменко, 2001; Панфилов, Фархутдинов, 2001; Смирнов, 2001а).

В границах Магаданской области обитает как охотская, так и гижигинско-камчатская сельдь. За границу их ареалов условно принимают линию разграничения Северо-Охотоморской и Западно-Камчатской промысловых подзон Охотского моря, проходящую по меридиану 153°30' в. д. (рис. 5). При этом на относительно большом участке акватории сельдь двух популяций образует смешанные скопления (Smirnov, Panfilov, 2001).

Считается, что именно Притауйский район, включающий и Тауйскую губу, является акваторией, где в период сезонного нагула, зимовки и нереста происходит разной степени выраженности смешение ареалов охотского и гижигинско-камчатского стад сельди.



Величина перекрытия зависит от численности стад и ледовой обстановки на акватории между п-овом Кони и Ямскими о-вами; если во время весеннего подхода на нерест это пространство блокировано льдами, вероятность подхода гижигинско-камчатской сельди весьма низкая (Фадеев, 2005). В период нереста на нерестилищах охотской сельди в Тауйской губе встречаются и производители гижигинско-камчатской сельди, чем можно объяснить периодические различия в размерно-возрастном составе нерестового стада данного района (Панфилов, Фархутдинов, 2001).

Охотская сельдь по особенностям образа жизни и экологии относится к типично морским стадам сельди Тихого океана (Фадеев, 2005). Для неё характерен нерест в прибрежной зоне от нижней границы литорали до глубины 10–15 м, использование в качестве нерестового субстрата морских водорослей (ламинарии *Laminaria*, zostера *Zostera*, фукусы *Fucus*) (Белый, 2013), откочёвка на нагул и зимовку в открытые районы моря, ограниченные при этом зоной шельфа.

Районы морской дислокации крупной и мелкой сельди в северной части Охотского моря в целом совпадают, однако крупная сельдь во все сезоны года распространена в пелагиали гораздо более широко и летом встречается над большими глубинами в центральной и южной частях моря, тогда как мелкая не выходит за пределы шельфовой зоны и изобаты 200 м (Атлас., 2003).

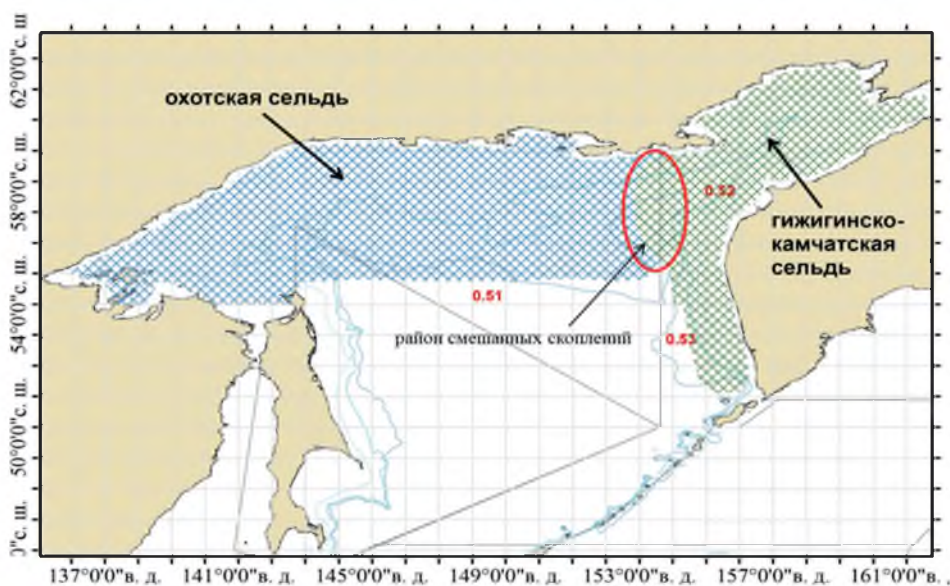


Рис. 5. Условная схема ареалов охотской и гижигинско-камчатской популяций тихоокеанской сельди с районом смешанных скоплений в бассейне Охотского моря

Нерестовый ареал охотской сельди имеет протяжённость около 1275 км — от Удской губы (Хабаровский край) до горла зал. Шелихова. В границах Магаданской области протяжённость составляет 475 км. Длина же морского побережья в границах ареала охотской сельди составляет 1750 км, из них на Магаданскую область приходится 750 км.

В границах Магаданской области охотская сельдь распространена практически повсеместно от п-ова Лисянского на западе до района зал. Бабушкина на востоке, при этом нерестилища сельди на данном участке распределяются неравномерно. Большая часть нерестилищ расположена в границах Хабаровского края. В границах Магаданской области основные нерестилища расположены в Тауйской губе (рис. 6).

На участке от п-ова Лисянского до пролива Лихачёва значительных нерестилищ сельди не выявлено. В зал. Ушки имеются два небольших нерестовых участка, которые заполняются крайне неравномерно. В бухте Лужина и зал. Шельтинга задействованных нерестилищ обнаружить не удалось, хотя в отдельные годы в зал. Шельтинга после окончания нереста отмечаются многочисленные косяки уже отнерестившейся сельди, отстаивающиеся под берегом (рис. 7–8).

В восточной части, в зал. Забияка, на относительно обширном участке литоральной зоны расположен значительный водорослевый пояс, который теоретически может являться нерестилищем сельди. Однако подтверждений прохождения нереста на данном участке в настоящее время не имеется.



Рис. 6. Расположение нерестилищ и участков неперiodических подходов нерестовой сельди на акватории Тауйской губы в 1991–2017 гг.

Из района зимовки на нерест в Тауйскую губу сельдь начинает подходить обычно в конце апреля, когда отдельные бухты и участки побережья ещё покрыты припайным льдом. Наиболее раннее

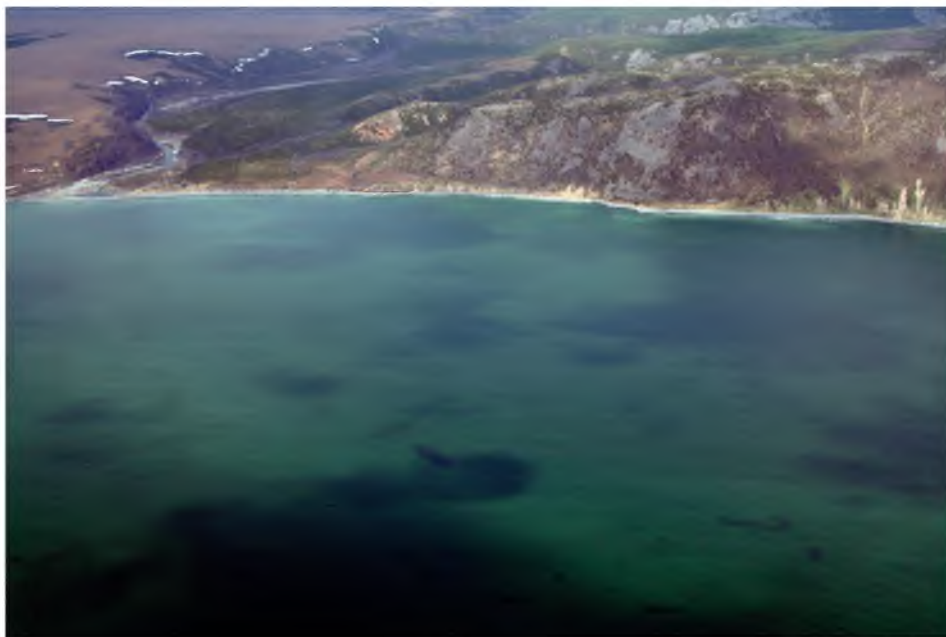


Рис. 7. Косяки сельди у западного берега зал. Шельтинга (фото А.М. Панфилова)



Рис. 8. Косяки сельди у северного берега зал. Шельтинга (фото А.М. Панфилова)

появление сельди (по наблюдениям с 1991 г.) отмечено 16 апреля 1997 г. в районе Ольского побережья. В 60-е годы прошлого столетия в весеннее время существовал даже подлёдный промысел сельди в Тауйской губе (в бух. Гертнера) (Безумов, 1959). Сроки подходов зависят от климатической и гидрологической обстановки конкретного года. В частности, при преобладании весной ветров северного направления происходит быстрое очищение акватории и побережья, что приводит к раннему появлению сельди и её нересту. Напротив, южные и восточные ветра в этот период препятствуют выносу льда в открытое море и задерживают миграцию сельди к побережью.

По многолетним данным, подходы сельди к нерестилищам Тауйской губы происходят согласно определённой, довольно устойчивой схеме: сельдь появляется впервые на нерестилищах в районах побережья восточнее п-ова Старицкого (Ольское побережье), а затем — западнее (Арманское побережье). При этом, как правило, температура поверхностного слоя воды в районе нерестилищ у Ольского побережья ниже, чем у Арманского.

Разница в сроках подхода может варьировать от нескольких дней до 2–3 недель: в 2000 г. первые подходы сельди в районе пос. Нюкля (Ольское побережье) были отмечены 25–26 апреля, а в районах Арманского побережья — лишь 11–17 мая.

В 2002 г. сроки подходов отмечены соответственно 4 мая и 28 мая, а в 2003 г. — 27 апреля и 8 мая (Жащенко, 2003, 2004). В 2017 г., когда северное побережье Охотского моря полностью очистилось ото льда уже в третьей декаде апреля, первые «гонцы» сельди в районе Нюклинской косы были отмечены 22 апреля, а с 25 апреля уловы ставных сетей на этом участке достигли 10 кг на сетепостановку.

Различия в сроках заполнения нерестилищ, по-видимому, обусловлены характером течений в Тауйской губе, имеющим антициклоническую направленность (Панфилов, Черешнев, 2006). Одна из ветвей Ямского холодного течения проникает в губу между п-овом Кони и о. Завьялова, затем разделяется на поток, образующий циклонический круговорот в зал. Одян (первое появление сельди — у Ольского побережья) и поток, идущий на северо-запад к Арманскому побережью и Мотыклейскому заливу, куда направляется большая часть стада, и где расположены самые крупные нерестилища сельди (рис. 9).

Преобладающий нерестовый субстрат сельди в Тауйской губе — заросли и скопления бурых *Phaeophyceae* (преимущественно) и красных *Rhodophyta* водорослей, произрастающих от уровня ниж-

ней границы максимального отлива (4,7–4,9 м) до глубины 10–15 м. В Тауйской губе бурые водоросли образуют скопления двух типов: прибрежно-ленточный (преобладающий) шириной 10–30 м на глубинах 5–15 м и мозаичные поля (отдельные разрозненные скопления небольшой площади) (Белый, 2001). Именно прибрежно-ленточные поселения бурых водорослей служат основным нерестовым субстратом сельди в Тауйской губе, при этом их протяжённость и площадь покрытия у Арманского побережья существенно больше, чем у Ольского.

В отдельные годы отмечены также небольшие подходы и нерест сельди на «второстепенных» нерестилищах в районах п-ова Старицкого (бухты Нагаева, Светлая, Весёлая, Гертнера), западного побережья Амахтонского залива, у п-ова Онацевича, у м. Харбиз и у северного побережья п-ова Кони между устьем р. Богурчан и м. Скалистый (Безумов, 1959; Ёлкин, 1998) (см. рис. 6).

Возможно, использование сельдью «второстепенных» нерестилищ связано с естественными колебаниями численности (увеличением популяции). В этой связи следует отметить, что подобные явления наблюдались и в 50-е годы XX в., когда, например, после весьма значительных подходов на нерест сельди в бухты Нагаева и Гертнера в 1956 г., её практически не было на данных нерестилищах в 1957 г. В эти же 1950-е гг. за короткое время существенно

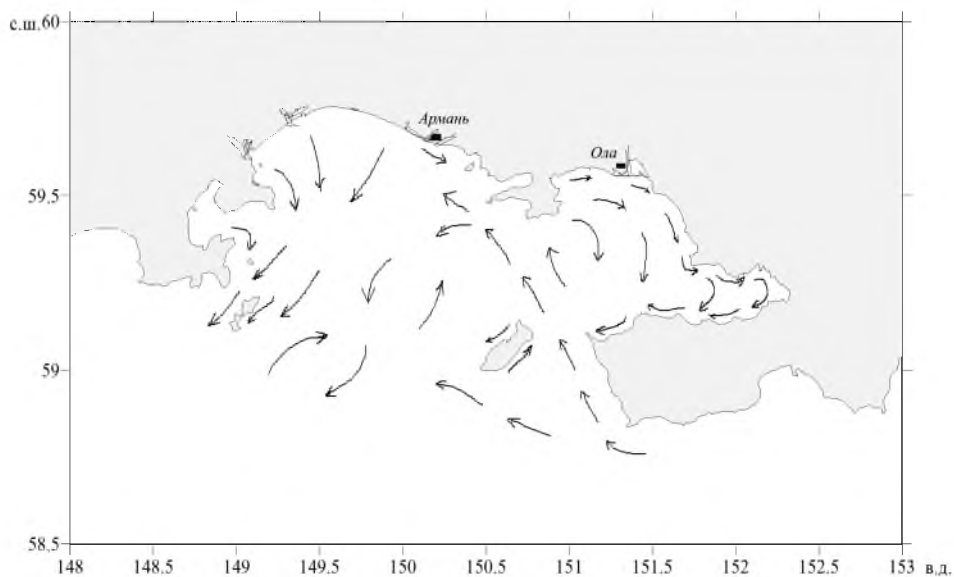


Рис. 9. Генерализованная схема течений Тауйской губы (Чернявский, Радченко, 1994)

сократился вылов сельди в традиционных районах её промысла на Ольском и Арманском побережьях (Безумов, 1959).

В то же время, по данным авиаучётных работ, в мае 2005 г. отмечены небольшие нерестовые пятна в районе побережья б. Нагаева и в районе оз. Солёное, в то время как подходы производителей в Тауйскую губу в 2005 г. не были многочисленными.

В пределах Тауйской губы в конце мая – начале июня косяки сельди отмечаются не только в районе нерестилищ, но и на участках побережья, где макрофиты отсутствуют. Так, традиционно подходы сельди отмечаются в районе Ньюклинского побережья и в Амахтонском зал. — между реками Армань и Тауй (рис. 10, 11).

В 2015–2016 гг. на акватории Тауйской губы были отмечены наиболее мощные с начала текущего столетия подходы производителей сельди. Основную роль в нересте играли нерестилища в Мотыклейском заливе и Ольской лагуне. Мотыклейский залив расположен в западной части Тауйской губы и отгорожен от открытого моря п-овом Хмитевского. С мористой части полуострова имеется небольшое нерестилище, заполняемое нерегулярно, при этом в 2015–2016 гг. в районе полуострова отмечались значительные скопления нерестовой сельди (рис. 12–13).

В Мотыклейском заливе нерестилища расположены в б. Токарева (южная часть), у побережья п-ова Хмитевского (северная часть)



Рис. 10. Косяки нерестовой сельди на участке Арманского побережья Тауйской губы (фото А.М. Панфилова)

и в кутовой части залива, в так называемом «гнилом углу». Обычно кутовая часть залива освобождается ото льда в последнюю очередь, при этом нерест идёт в узкой полосе открытой воды в её вос-



Рис. 11. Косяки сельди в районе северного побережья Амахтонского залива (фото А.М. Панфилова)



Рис. 12. Нерестилище у южного побережья п-ова Хмитевского (фото А.М. Панфилова)

точной части. В 2016 г. нерест, по-видимому, проходил частично подо льдом. В отдельные годы в Мотыклейском заливе сельдь откладывает икру не только на макрофиты, но и на каменно-валунный грунт в литоральной зоне, при этом в отлив икра осушается (рис. 14–17).

К востоку от Мотыклейского залива практически по всему побережью Тауйской губы вплоть до устья р. Армань нерестилищ сельди не отмечено (см. рис. 6). Небольшое нерестилище, в последние годы используемое сельдью относительно регулярно, расположено к востоку от устья р. Армань в районе оз. Солёное. Это нерестилище состоит из двух участков, расстояние между которыми около 1 км (рис. 18–19).

В бухте Нагаева расположены три нерестилища, заполняемые неравномерно: у северного берега в районе Корейского ключа, в кутовой части и в районе м. Замок у южного берега бухты (рис. 20). Из них только нерестилище у м. Замок в текущем столетии используется сельдью практически ежегодно. Небольшое нерестилище, заполняемое не каждый год, расположено с восточной стороны п-ова Старицкого, в б. Старая Весёлая. Самый крупный нерестовый участок Тауйской губы расположен в лагуне р. Ола к западу от п-ова Старицкого (рис. 21). В 2015 г., в период наиболее мощного подхода производителей сельди в текущем столетии, практически вся ак-

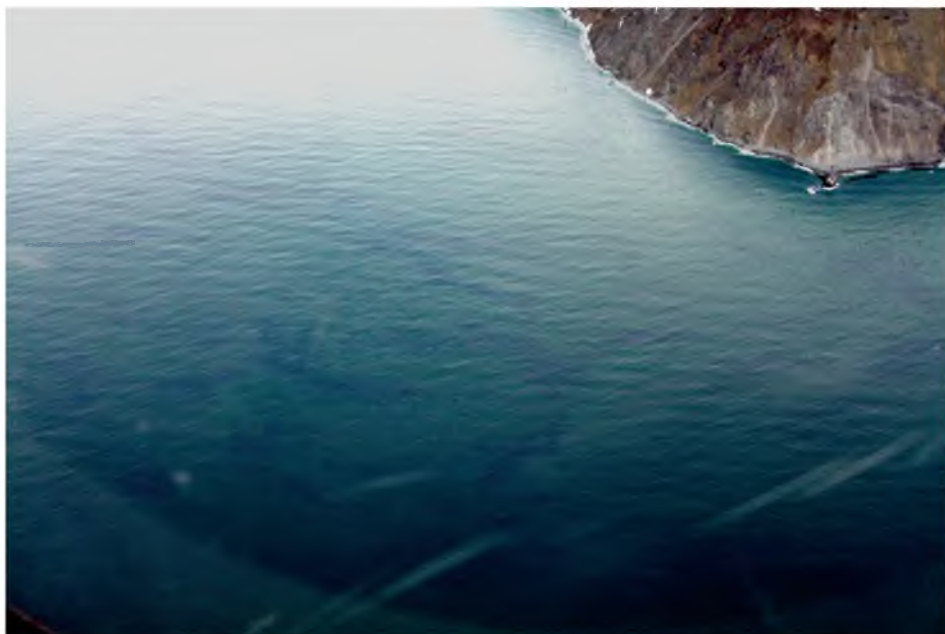


Рис. 13. Косяки сельди у м. Дальний п-ова Хмитевского (фото А.М. Панфилова)





Рис. 14. Бухта Токарева, Мотыклейский залив (фото А.М. Панфилова)



Рис. 15. Лёд во внутренней части Мотыклейского залива (Тауйская губа), 1 июня 2016 г. (фото А.М. Панфилова)



Рис. 16. «Гнилой угол» Мотыклейского залива (фото А.М. Панфилова)



Рис. 17. Обыкренный каменистый берег в районе м. Мотыклейский (северная часть Мотыклейского залива) (фото А.М. Панфилова)



Рис. 18. Нерестилище охотской сельди в районе оз. Солёного (западная часть) (фото А.М. Панфилова)



Рис. 19. Нерестилище охотской сельди в районе оз. Солёного (восточная часть) (фото А.М. Панфилова)



Рис. 20. Нерестилище охотской сельди в б. Нагаева, район Корейского ключа (фото А.М. Панфилова)



Рис. 21. Ольская лагуна — район крупнейшего нерестилища охотской сельди в Тауйской губе

ватория этого мелководного залива представляла собой сплошное нерестилище. В 2016 г. интенсивность нерестового хода была меньше, и нерестилища были локализованы на трёх отдельных участках (рис. 22).

В отдельные годы в Тауйской губе нерестовые подходы сельди отмечаются на нетрадиционных участках. Так, в конце мая – начале июня 2015 г. наблюдались массовые подходы производителей к северному побережью п-ова Кони. При этом в районе р. Кулькунты отмечена массовая гибель производителей в результате замора (рис. 23).

Всего, по нашим данным, в нерестовый период 2015 г. в Тауйской губе погибло не менее 27,7 млн экз. сельди общей биомассой более 7,0 тыс. т.

По данным последних лет, нерестовая сельдь в Тауйской губе представлена рыбами длиной по Смитту 18,8–35,0 см, массой 80–464 г и возрастом 3–13 полных лет. Доля самцов в отдельные годы больше, чем самок (табл. 18).

Средние значения длины тела сельди варьируют от 27,0 до 28,1 см (среднее многолетнее 27,6), массы — от 205 до 235 г (210,4), возраста — от 6,7 до 7,9 лет (7,3); доля самцов — от 45,5 до 64,8% (51,0%) (табл. 18). Средние значения длины и массы тела изменя-



Рис. 22. Обыкновенные макрофиты на нерестилище в юго-западной части Ольской лагуны (1 июня 2016 г.; вид из кабины самолёта авиаразведки) (фото А.М. Панфилова)

ются в зависимости от возрастного состава нерестового стада и заметно снижаются в случае увеличения доли младших возрастных групп (3–4 года). Основу же нерестового стада составляют рыбы 3–4 возрастных групп (в разные годы 5–9 полных лет). Так, в 1993 г. в нерестовом стаде на долю сельди в возрасте 5 полных лет приходилось 39%; в 1994 г. — в возрасте 6 полных лет, рыбы этого поколения составляли в уловах уже 58%. В 1997–1999 гг. от 8% до 27% приходилось на сельдь в возрасте 9 полных лет. В 2000 г. (при среднем возрасте производителей 6,4 лет) на долю сельди в возрасте 5 лет приходилось 26,5%, 6 лет — 37,1%, 7 лет — 16,8% (80,4% всех уловов). В 2002 г. численность доминирующих групп была существенно иной, с преобладанием уже 6–7-годовалых рыб (более половины стада) (табл. 19). Следует отметить, что в 2002 г. сельдь из Тауйской губы имела близкие средние значения длины и массы тела с сельдью из Охотского района, но довольно существенно отличалась от последней долей рыб старших возрастов и, в частности, меньшим количеством 9–10-годовиков (табл. 19).



Рис. 23. Погибшие производители сельди у северного побережья п-ова Кони, 5 июня 2015 г. (кадр из видеофильма)

В 2003 г. соотношение возрастных групп сельди было следующим: 6 полных лет — 30,1%, 7 полных лет — 22,9%, 8 полных лет — 21,0%, 9 полных лет — 12,5%; доля всех остальных групп была в целом незначительной (4 года — 0,5%, 5 — 6,5%, 10 полных лет — 4,8%, 11 полных лет — 2,0%) (Кащенко, 2004).

Общей характерной особенностью биологии сельди является то, что самцы и самки одного возраста практически не отличаются

размерами тела и показателем упитанности (для рыб обоих полов по Кларк — от 0,86 до 0,97, в среднем 0,92).

Известно, что первой к районам нерестилищ подходит сельдь старших возрастных групп (обычно от 6 полных лет), и лишь в конце хода появляются сельди младших (Безумов, 1959; Тюрнин, 1975).

Таблица 18. Биологические показатели нерестовой сельди из Тауйской губы (Кашенко, 2003, 2004; собственные данные)

Год	Возраст, полных лет	Длина, см	Масса, г	Доля самцов, %	Экз.
2000	$\frac{7,2}{3-12}$	$\frac{27,5}{18,8-32,5}$	$\frac{207}{80-365}$	48,8	2500
2001	$\frac{7,0}{4-11}$	$\frac{27,7}{23,5-31,5}$	$\frac{209}{100-320}$	56,2	289
2002	$\frac{6,7}{3-12}$	$\frac{27,0}{20,3-35,0}$	$\frac{205}{84-354}$	45,5	1463
2003	$\frac{7,2}{4-11}$	$\frac{27,7}{23,5-32,8}$	$\frac{214}{116-430}$	50,4	1552
2009	$\frac{7,1}{3-12}$	$\frac{27,4}{22,0-32,3}$	$\frac{207}{100-351}$	64,8	1204
2010	$\frac{7,9}{3-13}$	$\frac{28,1}{21,3-33,5}$	$\frac{235}{102-464}$	51,4	2698
2011	$\frac{7,5}{4-13}$	$\frac{27,9}{23,5-34,5}$	$\frac{216}{102-434}$	48,9	738
2012	$\frac{7,5}{3-13}$	$\frac{27,7}{23,2-30,9}$	$\frac{215}{106-308}$	50,4	844
2013	н/д	$\frac{27,3}{21,0-32,0}$	$\frac{205}{87-420}$	47,2	1814
2014	н/д	$\frac{27,7}{22,1-32,9}$	$\frac{216}{101-378}$	46,0	1181

Примечание: Над чертой среднее значение, под чертой — пределы варьирования показателя

Таблица 19. Длина и масса тела нерестовой сельди по возрастам из районов Охотска и Тауйской губы в 2002 г.

Возраст полных лет	Район Охотска			Тауйская губа		
	Длина, см	Масса, г	Доля, %	Длина, см	Масса, г	Доля, %
3	21,0	97	0,04	$\frac{21,2}{-}$	$\frac{99}{-}$	0,13
4	23,5	120	0,52	$\frac{23,8}{22-25}$	$\frac{129}{91-164}$	1,75
5	25,2	147	14,93	$\frac{25,0}{22-29}$	$\frac{153}{100-250}$	23,01
6	26,5	174	32,90	$\frac{26,5}{23-29}$	$\frac{187}{112-361}$	29,48
7	27,8	206	14,61	$\frac{27,5}{25-30}$	$\frac{210}{150-360}$	22,61
8	28,8	228	9,87	$\frac{28,4}{27-30}$	$\frac{234}{150-340}$	10,23
9	29,7	260	12,30	$\frac{29,2}{28-31}$	$\frac{256}{171-353}$	4,98
10	30,5	280	13,16	$\frac{30,1}{28-32}$	$\frac{280}{174-361}$	5,79
11	31,3	304	1,68	$\frac{30,5}{29-33}$	$\frac{293}{212-375}$	2,02
12	-	-	-	$\frac{31,8}{31-35}$	$\frac{341}{322-350}$	0,13
Общее	27,7	206,5	11,11	27,2	205,2	2952

Абсолютная индивидуальная плодовитость (ИАП) охотской сельди из Тауйской губы (среднее по возрастным группам) в 1991–2000 гг. варьировала от 20,5 до 83 тыс. икр. (среднее — 45,5 тыс. икр.).

В 2003 г. плодовитость варьировала в пределах 12,5–77,5 тыс. икр. (среднее 37,0), при этом её среднее значение у Ольского побережья (41,8 тыс. икр.) было заметно больше, чем у Арманского (32,4 тыс. икр.); коэффициент же зрелости гонад самок, напротив, был незначительно выше у Арманского побережья (23,1%), по сравнению с таковым у Ольского (22,5%), составив в среднем по Тауйской губе 22,9% (Кащенко, 2004).

Массовый нерест сельди в Тауйской губе обычно происходит в конце мая – начале июня и продолжается с ослаблением примерно до середины июня, что определяется температурным режимом и гидрологическими (ледовыми) условиями конкретного года. Икрометание у охотской сельди единовременное; размеры зрелых икринок варьируют от 0,8 до 1,7 мм, при этом с увеличением длины тела диаметр икринок увеличивается. Икра сельди клейкая, очень плотно приклеивается к субстрату, что можно рассматривать как приспособление к повышению её выживаемости в условиях нестабильного водного режима прибрежья.

Условия откладки икры и её эмбрионального развития у сельди из Тауйской губы не изучены, но проведены достаточно детальные исследования по данным вопросам для сельди гижигинско-камчатского и охотского стад (Галкина, 1959, 1960; Тюрнин, 1967; Бенко и др., 1987; Вышегородцев, 1994а). По-видимому, общие закономерности этого процесса применимы и для сельди из Тауйской губы. Икрометание происходит при широком диапазоне температур (от 0 ° до 14 °С), но оптимальной температурой для развития икры во всех районах ареала считаются 2–6 °С при солёности 5–28‰ (Галкина, 1960). В кладках икры на водорослях количество выклюнувшихся предличинки зависит от толщины кладки, число слоёв в которых варьирует от одного до 10–15. Однако всегда нормальное развитие происходит лишь в верхних 4–5 рядах, тогда как в расположенных ниже рядах отмечаются большое количество уродливых эмбрионов, остановка развития и гибель зародышей. Икра, выброшенная вместе с субстратом штормом на берег, повреждается и погибает. Травмируется также развивающаяся икра, находящаяся непосредственно в прибойной зоне прибрежья (Галкина, 1960). Количество икры (в Гижигинской губе) в пересчете на 1 м<sup>2</sup> варьирует от 44 тыс. до 7,93 млн шт., составляя в среднем 2,365 млн (Вышегородцев, 1994а). Плотность обикрения нерестового субстрата у охотской сельди из района нерестилищ центральной части ареала,



по нашим данным, варьирует от 730 тыс. до 10,42 млн икр. По сравнению с сельдями из южных районов ареала тихоокеанской сельди, развитие икры охотской сельди протекает быстрее и составляет обычно 13–17 сут (Галкина, 1959, 1960).

В экспериментальных условиях развитие икры охотской сельди от оплодотворения до выклева при температуре воды 8,8 °C протекало 308 ч (12,8 сут), количество градусодней составило 112,6. Икринки из внутренних слоёв кладки в развитии отстают в среднем на одну стадию (иногда и более) от вышележащих, поэтому вылупление предличинок в кладке происходит неравномерно и длится несколько дней (Тюрнин, 1967).

В период нереста сельди и развития её икры на нерестилищах скапливается значительное количество донных и придонных рыб, питающихся икрой. Больше всего икры сельди в Тауйской губе потребляют навага *Eleginus gracilis* и камбалы Pleuronectidae, затем — различные виды бычков Gobiidae, лисичек Agonidae, бельдюговых Zoarcidae, стихеевых Stichaeidae, корюшковых Osmeridae рыб. По наблюдениям Л.А. Галкиной (1960), на нерестилищах охотской сельди в желудках отдельных видов рыб обнаруживается от нескольких сотен до 10 тысяч икринок. Нами неоднократно отмечалась икра в желудках нерестовой сельди из Тауйской губы, обычно ещё не отнерестившейся, однако в данном случае речь идёт не об активном питании икрой своего вида, а об её механическом (непроизвольном) заглатывании в условиях скученности производителей.

Длина выклюнувшихся предличинок сельди варьирует в пределах 5,5–10,0 мм и определяется размерами икринок и продолжительностью эмбрионального развития. Предличинки в течение нескольких суток обитают в районах нерестилищ, откуда их постепенно выносит течениями в акваторию губы и затем в открытое море. Дальнейшая выживаемость личинок зависит от воздействия комплекса факторов, среди которых обеспеченность пищей, численность хищников, гидрологический и температурный режимы, чистота акватории и др. В открытых пространствах подросшие мальки сельди обитают в верхнем слое воды (0–30 м) над глубиной 50–200 м. К осени они собираются в косяки и вновь подходят в прибрежную зону, предпочитая приустьевые пространства рек. По мере охлаждения воды в прибрежье мальки откочёвывают на глубины 50–200 м, где обитают при широком диапазоне температуры воды (от –1,0 до 3,0 °C), совершая вертикальные кормовые миграции подобно взрослым рыбам (Качина, 1986).

Охотская сельдь в границах Магаданской области питается почти круглогодично, но с разной интенсивностью. Наиболее актив-

но она потребляет пищу сразу после нереста, затем, по мере накопления жира, интенсивность питания несколько уменьшается, и даже наблюдаются кратковременные перерывы в питании. Период нагула охотской сельди длится с мая–июня по октябрь. К осени–зиме сельдь достигает наивысшей жирности и упитанности, а у половозрелой сельди, кроме того, начинается ускорение процесса развития и созревания гонад, достигающих IV стадии зрелости в октябре–ноябре (Харитонов, 1967; Качина, 1986). В зимний период интенсивность питания существенно снижается и даже периодически прекращается. В это время сельдь ведёт малоподвижный образ жизни в придонных слоях воды на глубинах более 200 м в зоне положительных температур воды (от 1,5 до 3,5 °С). В преднерестовый период активность сельди начинает возрастать, что выражается в увеличении амплитуды вертикальных и горизонтальных кормовых миграций, для пополнения израсходованных зимой энергетических запасов и дозревания гонад (Качина, 1986).

Качественный состав пищи у охотской сельди различного возраста и размеров в целом весьма сходен, но соотношение отдельных пищевых компонентов, в том числе доминирующих, может различаться. Спектр питания сельди в период летне-осеннего нагула включает до 20–25 пищевых компонентов, представленных различными группами и видами в основном мелкого зоопланктона. Однако основными объектами питания сельди длиной 15–35 см являются эвфаузииды Euphausiidae и копеподы Copepoda, доля которых по массе достигает 69,5–92,9%. У рыб длиной до 30 см заметна доля крылоногих моллюсков Pteropoda (10–23,6%), у более крупных особей — гипериид Hyperiididae (2,5–15,0%) и сагитт Chaetognatha. Максимальный суточный рацион у сельди отмечен летом и составляет 5,0–9,8% массы тела, осенью он снижается до 4,4–2,3% в связи с образованием предзимовальных скоплений; зимой этот показатель самый низкий (1,9–1,2%) (Кун, 1951; Харитонов, 1967; Качина, 1986; Чучукало и др., 1999; Кузнецова, 2004).

Наибольшее пищевое сходство и, соответственно, наиболее высокая напряжённость пищевых отношений в северной части Охотского моря наблюдаются между сельдью и минтаем *Theragra chalcogramma*, а также между сельдью и мойвой *Mallotus villosus*. Сходство спектров питания сельди и мойвы достигает 40–60% за счёт самых массовых видов зоопланктона (копепод, эвфаузиид и гипериид) (Кузнецова, 2004).

После нереста у побережья Тауйской губы сельдь начинает отходить в открытые пространства моря на нагул, образуя к концу лета нагульные косяки мористее островов Завьялова и Спафарьева

в Притауйском районе. Здесь сельдь населяет слой от 0 до 50 м, совершая регулярные суточные вертикальные миграции, опускаясь днём в нижние слои на глубину 20–40 м, а в сумерки и ночью поднимаясь к поверхности (Харитоновна, 1967).

На разных стадиях жизненного цикла сельдь в Охотском море поедает различные виды хищных рыб, рыбаодные птицы, морские млекопитающие. В прибрежье молодь сельди активно выедает звёздчатая камбала *Platichthys stellatus*, в открытом море молодь и взрослых рыб — крупная треска *Gadus macrocephalus*, крупный минтай *Theragra chalcogramma*, чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, хищные лососи (чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* и кижуч *O. kisutch*) (Чучукало и др., 1999; Кузнецова, 2004).

Хотя вылов нерестовой сельди в Тауйской губе никогда не достигал объёмов вылова в районе Охотска, сельдь с конца 30-х гг. прошлого столетия остаётся одним из основных промысловых объектов прибрежного промысла в Магаданской области. В 1930–40-е гг. в Тауйской губе ежегодно вылавливали в среднем 5–6 тыс. т сельди, а в отдельные годы (1941 и 1942) до 11 тыс. т (табл. 20).

До 1940 г. лов осуществляли закидными неводами, а в 1941 г. были впервые применены морские ставные невода (Безумов, 1959; Ёлкин, 1998). В период с 1951 по 1970 гг. проявилась тенденция

Таблица 20. Уловы нерестовой сельди в Тауйской губе (т)

Год	Улов	Год	Улов	Год	Улов
1937	3493	1964	1692	1991	120
1938	3272	1965	400	1992	284
1939	6468	1966	2000	1993	239
1940	7174	1967	3111	1994	180
1941	10882	1968	4120	1995	33
1942	11185	1969	4780	1996	48
1943	9067	1970	3668	1997	97
1944	6760	1971	65	1998	16
1945	3718	1972	40	1999	186
1946	2986	1973	498	2000	736
1947	4288	1974	346	2001	45
1948	2632	1975	339	2002	223
1949	6372	1976	49	2003	131
1950	3823	1977	нет данных	2004	224
1951	1866	1978	466	2005	267
1952	2423	1979	480	2006	253
1953	4522	1980	349	2007	261
1954	5300	1981	548	2008	228
1955	1930	1982	53	2009	81
1956	4077	1983	343	2010	402
1957	3713	1984	33	2011	654
1958	3573	1985	не ловили	2012	190
1959	230	1986	319	2013	40
1960	1830	1987	181	2014	50
1961	2660	1988	540	2015	97
1962	1562	1989	397	2016	57
1963	3220	1990	128		

снижения объёмов вылова (до 230–400 т), хотя в отдельные годы он находился ещё на достаточно высоком уровне, от 3 до 5,3 тыс. т (табл. 20). В 1971 г. в связи с запретом на промысел нерестовой сельди было добыто всего 65 т сельди, а в последующие два десятилетия вылавливали в среднем 284 т в год при колебаниях от 33 (1984 г.) до 548 т (1981 г.). С 1991 г. происходило дальнейшее снижение объёмов вылова, который в среднем в период до 1999 г. составил 133,7 т; в это же время был достигнут исторический минимум вылова — 16 т в 1998 г. (табл. 20). Максимальный вылов с момента резкого снижения интенсивности промысла в 1971 г. был получен в 2000 г. — 736 т, при этом исключительно за счёт увеличения промыслового усилия: в промысле участвовало 23 рыбодобывающих организации (Панфилов, Фархутдинов, 2001). В текущем столетии средний вылов нерестовой охотской сельди в границах Магаданской области составил 200 т с колебаниями от 45 до 654 т.

Ещё в 90-е годы XX в. авиаучётными работами промысловый запас сельди в Тауйской губе оценивали в 35–50 тыс. т, а возможный ежегодный вылов в рамках контрольного лова при 5%-м изъятии из нерестового запаса — в 2–2,5 тыс. т. Такой объём мог быть освоен 10–12 ставными неводами при наличии соответствующей перерабатывающей базы (Ёлкин, 1998).

Тем не менее значительные запасы сельди сами по себе не определяют возможности прибрежного промысла. Особенности рельефа побережья, а также расположение относительно господствующих в весенне-летний период ветров приводят к тому, что в отдельные годы акватория Тауйской губы практически полностью заполняется битым льдом. При этом становится невозможным вести береговой промысел традиционными ставными и, в меньшей степени, закидными неводами.

Так, в мае–июне 2001 г., когда ледовая обстановка в целом по северной части Охотского моря была крайне неблагоприятной, общий вылов сельди в Тауйской губе составил всего 45 т. В то же время в благоприятном 2000 г. Тауйская губа оставалась практически свободной ото льда в течение мая–июня, вследствие чего вылов достиг 736 т (табл. 20).

По нашему мнению, увеличение вылова сельди и его стабилизация на относительно высоком уровне в Тауйской губе возможны за счёт гибкой стратегии промысла, сочетающей применение закидных или ставных неводов в зависимости от складывающейся ледовой обстановки в прибрежье.

## ГЛАВА 3. СЕМЕЙСТВО ЛОСОСЁВЫЕ SALMONIDAE

### 3.1. ПРОХОДНОЙ ГОЛЕЦ МАЛЬМА *SALVELINUS MALMA*

Среди голец в водоёмах материкового побережья Охотского моря мальма *Salvelinus malma* как вид представлена несколькими внутривидовыми формами: анадромной (проходной), жилой (резидентной) речной и карликовой ручьевой. Самой многочисленной и наиболее широко распространённой является проходная форма. Проходная форма мальмы в зоне ответственности МагаданНИРО изучалась рядом исследователей (Волобуев, 1973, 1975а, б; Павлов и др., 1987; Гудков, 1990, 2001; Гудков, Скопец, 1987, 1989; Гудков и др., 1991; Волобуев и др., 2006; Кротова, 2006; Марченко, Кротова, 2007; и др.). В предшествующие годы в литературе были освещены распределение, сезонные миграции, биологическая структура, экология размножения, питание и другие аспекты биологии мальмы.

**Распространение.** Проходная мальма широко распространена в северной части Тихого океана. По азиатскому побережью она встречается в водоёмах от Берингова пролива до Северной Кореи и Японии, по североамериканскому — от Берингова пролива до Калифорнии. Она обитает и в бассейне Северного Ледовитого океана: в реках арктического побережья Чукотки от Берингова пролива к западу до р. Колыма, и по арктическому побережью Северной Америки — от Аляски на восток до р. Маккензи (Берг, 1948; Гудков, 1990; Черешнев и др., 2002; Scott, Crossman, 1973). На материковом побережье Охотского моря проходная мальма встречается практически во всех реках и ручьях (Волобуев, 1973, 1975а, б; Гудков, Скопец, 1987).

**Миграции.** Проходная форма мальмы совершает ежегодные сезонные миграции: летнюю анадромную — на нерест и зимовку в реки, весеннюю покатную — для нагула в морском прибрежье.

Миграция мальмы в североохотоморские реки начинается в середине июля и продолжается до конца августа – начала сентября. Массовый ход наблюдается с 4-й пятидневки июля по 3-ю пятидневку августа. В динамике миграции обычно выделяются два (реже три) пика, существование которых, вероятно, обусловлено внутривидовой неоднородностью мальмы. Первый пик анадромной миграции мальмы приходится на вторую половину июля, второй наблюдается в середине августа (рис. 24).

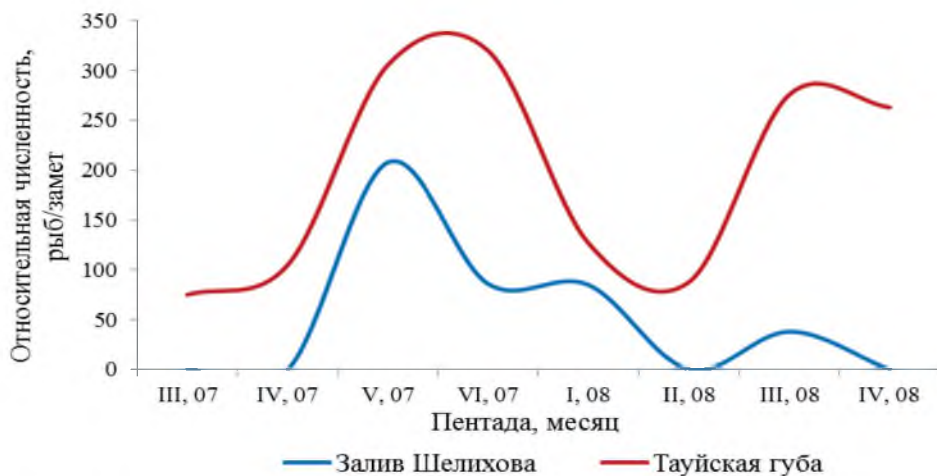


Рис. 24. Среднемноголетняя динамика уловов на усилии в период анадромной миграции проходной мальмы в реки североохотоморского побережья

В период анадромной миграции в реки материкового побережья Охотского моря часть популяции мальмы, составляющая нерестовое стадо, мигрирует на нерест, другая (неполовозрелые и пропускающие нерест рыбы) — заходит в реки для зимовки. В начале анадромной миграции (16–22 июля) в уловах преобладают производители этого гольца (78–100%), затем их численность начинает снижаться, и к 14–20 августа они уже составляют 3–6% от общего количества мигрантов (Волобуев, 1975б). В популяциях проходной мальмы рек материкового побережья Охотского моря доля производителей относительно высока — 36–52%. В других регионах их доля ниже. Например, в реках Юго-Восточной Аляски доля репродуктивной части популяции мальмы ежегодно колеблется от 13 до 39% (Armstrong, 1970).

Наряду со снижением доли производителей, на протяжении анадромной миграции наблюдается уменьшение доли самцов. В начале миграции они составляют основу подходов (до 70%), затем соотношение полов выравнивается, и в конце хода преобладают самки (до 61%).

В популяциях проходной мальмы обычно преобладают самки — от 54 до 83% (Савваитова, 1960; Гриценко, 1971; Волобуев, 1973, 1975а, б; Савваитова, Максимов, 1975; Гриценко, Чуриков, 1976). Доминирование самок отмечено и в популяциях охотоморской мальмы: 53,1–66,0%.

Ранее (Волобуев, 1975б) относительная численность самок охотоморского побережья была несколько выше — 56–70%. В популяциях мальмы Восточной и Западной Камчатки доля самок также достаточна высока — 56–67% (Тиллер, 2007). По данным П.К. Гудкова и М.Б. Скопца (1987), в выборках мальмы из 11 рек материкового побережья Охотского моря тоже отмечено доминирование самок — от 52 до 75%. Известно, что проходная мальма, речные и карликовые самцы этого вида составляют единую популяционную систему. Преобладание самок у мальмы во время анадромной миграции, вероятно, объясняется наличием в нерестовом пуле речных и карликовых самцов, которые могут участвовать в совместном нересте и компенсировать недостаток проходных самцов.

Абсолютная плодовитость североохотоморской мальмы колебалась от 243 до 11 856 икр., её средние величины по годам изменялись от 2600 до 3040 икр. (табл. 21). П.К. Гудков с соавторами (1991) приводит для рек Яма и Тахтояма материкового побережья Охотского моря сходные величины средней плодовитости — 2048–2132 икр. Абсолютная плодовитость североохотоморской мальмы приближается по своим показателям к плодовитости камчатской мальмы (Тиллер, 2007, 2013), но значительно уступает чукотской, средняя величина плодовитости которой составляет 5537 при пределах колебаний от 2278 до 16 291 икр. (Гудков, 1990).

В течение речного периода жизни миграции молоди мальмы в основном связаны с добыванием пищи. В летний период она держится в мелких ручьях и небольших протоках, где происходит её основной нагул. Осенью, с понижением температуры воды, активность питания молоди снижается. Перед ледоставом она покидает промерзающие зимой мелкие протоки и ручьи и скатывается на зимовку на ямы основного русла рек.

После пребывания в пресной воде от 1 до 9 лет (в среднем 3–4 года) и достижения длины 13–18 см молодь азиатской мальмы совершает первую миграцию в море (Волобуев, 1975а; Гудков, Скопец, 1987; Гудков, 1990; Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2013). В течение

Таблица 21. Абсолютная плодовитость североохотоморской мальмы, икр.

Год	2002	2003	2004	2005	2006
Среднее	3040	2900	2678	2600	2970
Пределы	1645–7257	498–8625	243–9624	648–8538	526–11 856
Н. экз.	38	56	77	58	68

жизни она может выходить на нагул в море до 9 раз (Тиллер, 2007). Основная часть молоди гольца (71%) из рек материкового побережья Охотского моря мигрирует в море после 3–4 лет пребывания в реках. На Камчатке возраст её первого ската в море несколько выше — 4–5 лет (Тиллер, 2013).

Морские миграции мальмы, очевидно, могут быть значительными по протяжённости — до 70–250 миль (Волков и др., 1995; DeLacy, 1941; Mishima, 1975; Armstrong, Morrow, 1980; DeCicco, 1992). В прибрежной морской зоне мальма держится предпочтительно в неглубоких, хорошо прогреваемых бухтах и заливах. В таких местах обычно создаются благоприятные условия для развития и концентрации кормовых организмов. После 1,5–2,5 месяцев пребывания в море (в среднем 40–60 дней (Гриценко, Чуриков, 1976; DeLacy, Morton, 1943)), мальма совершает анадромную миграцию в реки побережья.

Из моря она заходит в реку небольшими косяками. При подъёме вверх по реке мальма избегает сильного течения и держится вблизи берега. Производители поднимаются до притоков среднего и верхнего течения рек, где происходит их нерест. Неполовозрелые и пропускающие нерест рыбы концентрируются на глубоких плёсах в среднем течении рек и проводят на них зиму. Отнерестившаяся мальма также скатывается из придаточной системы рек на ямы основного русла. После зимовки в мае со вскрытием рек она совершает катадромную миграцию в море.

**Питание.** В период морских кормовых миграций мальма питается преимущественно рыбой и ракообразными (Андриевская, 1957; Дарда, 1964; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Roos, 1959; Lagler, Wright, 1962; Narver, Dahlberg, 1965; Moore, Moore, 1974; и др.). В прибрежных водах она употребляет в пищу в основном гаммарид *Gammaridae* и мизид *Mysida*, в меньшей степени — копепод *Copepoda*, эвфаузиид *Euphausiacea*, полихет *Polychaeta* и молодь рыб (бычки, мойва, песчанка) (Чучукало, 2006). Материал из р. Яма характеризует весеннее эстуарное питание мальмы. Пища найдена у 40% рыб. В желудках обнаружены мойва, которая в июне в большом количестве подходит к берегу на нерест, и молодь наваги. Средние размеры поедаемой мойвы и наваги составляли 10–12 см, в желудках встречалось сразу до 5 рыб. Наполнение желудков было сравнительно высоким — 103,6‰. Кроме рыб, в питании мальмы найдены эвфаузииды *Tysanoessa raschii*.

В северной части Охотского моря мальма питалась гипериидами *Giperiidae*, эвфаузиидами *Euphausiacea*, рыбой, личинками крабов, сагиттами и крылоногими моллюсками. Индекс пищево-



го сходства мальмы с горбушей был равен 61,7%, с неркой — 52,0%. Её суточный пищевой рацион составлял 7,6–8,9% (Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006).

В пресноводный период жизни пищу мальмы составляют личинки и имаго амфибиотических насекомых, моллюски, пиявки, рыба, икра и молодь лососей и погибшие после нереста лосося (Рудакова, 1941; Семко, 1948, 1954; Попов, 1958; Савваитова, Решетников, 1961; Канидъев, 1966; Гриценко, 1969; Воловик, Гриценко, 1970; Волобуев, 1975а; Тиллер, Введенская, 1988; Савваитова, 1989; Пичугин, 1991; Тиллер, 1999; Pritchard, 1936; DeLacy, 1941; Foerster, Ricker, 1941; DeLacy, Morton, 1943; Armstrong, 1965, 1970; и др.).

Ряд авторов исследовали влияние мальмы как факультативного хищника на выживаемость молоди тихоокеанских лососей и эффективность их естественного воспроизводства (Семко, 1948; Попов, 1958; Василенко-Лукина, 1962; Кохменко, 1965; Канидъев, 1966; Воловик, Гриценко, 1970; Тагмазьян, 1971, 1974; Тиллер, Введенская, 1988; Карпенко, 1998; Введенская, 2013; Ricker, 1941; Roos, 1959; Hunter, 1966; и др.).

Имеются некоторые сведения о питании проходной мальмы в реках материкового побережья Охотского моря (Попов, 1958; Волобуев, 1975а). Нами исследовано питание проходной мальмы и её молоди в некоторых реках побережья. В р. Яма в период весенней покатной миграции (май–июнь) пища была обнаружена у 30% взрослой покатной мальмы. Общий индекс наполнения желудков был довольно низким — 17,9‰.

Пищевой комок состоял в основном из личинок веснянок Chloroperlidae, поденок Ephemeroptera и ручейников Limnephilidae. Среди веснянок первостепенное значение имели *Arcinopteryx compacta*, *A. brevis*; самым массовым видом поденок была *Ephemerella aurivillii*. Ручейники чаще всего были крупными личинками *Arctopsyche ladogensis* и *Hydatophylax nigrovittatus*. Молодь кеты встречалась в желудках редко.

Во время анадромной миграции мальма не питается, в желудках некоторых рыб остаётся полупереваренная морская пища — ракообразные, остатки рыб.

В сентябре на нерестилищах рек Чёломджа и Охота отлавливаются отнерестившиеся производители мальмы. Их желудки наполнены кетовой и гольцовой икрой. Питавшиеся рыбы в р. Чёломджа составили 63%, их накормленность была высокой — 233‰. В среднем на один желудок приходилось 44 икринки кеты, максимальное количество кетовой икры составило 148, гольцовой — 840 шт.

На нерестилищах р. Охота икрой кеты, кижуча и гольца питалось 48% мальмы. Общий индекс наполнения желудков составил 174‰. Максимальное количество лососёвой икры в желудках достигало 158, гольцовой — 152, в среднем на одну рыбу приходилось 37 икринок.

Исследования по оценке роли проходной мальмы как факультативного хищника молоди лососей, проведённые на Сахалине, Камчатке и на материковом побережье Охотского моря, показали, что, несмотря иногда на значительные величины потребления икры и молоди лососей (до 1000‰ и 940 экз.), она в основном выедает молодёжь лососей, которая имеет большой желточный мешок, или когда её плотность и доступность во время покатной миграции достаточно велики (Гриценко, Ардавичус, 1967; Гриценко, 1969; Воловик, Гриценко, 1970; Волобуев, 1975а; Тиллер, Введенская, 1988; Карпенко, 1998; Волобуев, Рогатных, 1999; и др.). В некоторые сезоны и на отдельных биотопах выедание мальмой молоди лососей может достигать от 15 до 53% численности покатников (Тиллер, Введенская, 1988; Карпенко, 1998; Смирнов и др., 2004). Тем не менее большинство исследователей сходятся во мнении, что степень выедания мальмой покатной молоди лососей из-за кратковременности воздействия не наносит существенного вреда популяциям горбуши и кеты, а уничтожение ею части формирующихся поколений лососей можно рассматривать в рамках фоновых межвидовых биоценологических отношений. Напротив, поедая большую и ослабленную молодёжь и икру, вымытую из гнёзд при нересте лососей, которая является питательной средой для развития гриба *Saprolegnia* sp., мальма играет роль биологического мелиоратора среды обитания (Волобуев, Рогатных, 1999).

Зимой проходная мальма не питается. В подлёдных уловах зимовальных скоплений гольца пищи ни в одном из желудков не обнаружено.

Таким образом, спектр питания проходной мальмы материкового побережья Охотского моря подвержен сезонным изменениям, что обусловлено циклами развития компонентов кормовой базы северных водоёмов и изменением среды обитания и пищевой обеспеченности за счёт миграции в море. В пресноводный период жизни мальма утилизирует наиболее крупные и массовые виды амфибиотических насекомых, икру и молодёжь лососей; основные объекты питания в море — рыбы и ракообразные.

**Паразитофауна.** В реках материкового побережья Охотского моря у проходной мальмы выявлено 38 видов паразитов (36 — гельминтов, 2 — паразитических копепод) морского (24 видов) и пре-

сноводного (14) происхождения. Наибольшим таксономическим разнообразием выделяются трематоды Trematoda (17 видов). Затем идут цестоды Cestoda (8), нематоды Nematoda (7) и скребни Acanthocephala (4 вида) (Поспехов и др., 2014).

Число видов паразитов мальмы по бассейнам рек близко по значениям (рис. 25) и распределяется следующим образом: в Тауе — 31, Яме — 29, Гижиге — 28 видов. Однако параметры заражённости рыб каждым из видов паразитов в бассейнах этих рек, как правило, существенно различаются (табл. 22). Отдельного упоминания заслуживает факт обнаружения у мальмы р. Наяхан нематоды *Rhabdochona oncorhynchi* (пресноводная группа), что открывает перспективу нахождения и других видов паразитов у голецов в неисследованных реках материкового побережья Охотского моря.

К числу обычных и массовых паразитов проходной мальмы североохотоморского побережья относятся не менее 21 вида: 15 морских и 6 пресноводных. Особо следует отметить заражённость мальмы нематодой *A. simplex*, одним из наиболее важных паразитов медико-ветеринарного значения. Нематода зарегистрирована во всех исследованных речных бассейнах, с наиболее высокими параметрами инвазии рыб в р. Тауй, что вполне согласуется с многолетними данными по Северному Охотоморью (ЭИ мальмы 44,5%; ИИ = 1–47, в среднем 5,7 экз.; при ИО = 3,8). Остальные паразиты встречаются у мальмы редко, при низких параметрах инвазии либо только в отдельных речных бассейнах. К ним относятся, например, *E. salvelini*, *D. dendriticum*, *P. longicollis*, *I. erraticus*, *P. crucibulum*, *G. anura*, *P. reflexa*, *Ph. umblae*, *O. alaskensis*, *P. decipiens*, *R. on-*

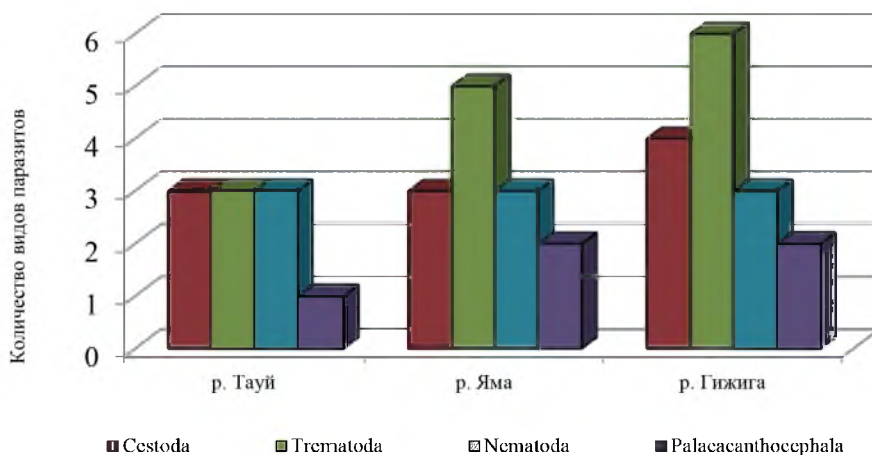


Рис. 25. Количественное распределение видов гельминтов мальмы в трёх крупнейших реках северной части материкового побережья Охотского моря

Таблица 22. Состав паразитов и параметры инвазии мальмы в трёх крупнейших реках северной части материкового побережья Охотского моря

Виды паразитов	Р. Тауй n=60			Р. Яма n=34			Р. Гижига n=28		
	ЭИ***	ИИ****	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
CESTODA									
<i>Diplocotyle olrikii</i> **	11,7	1-9	0,38	14,7	1-2	0,2	17,9	1-312	11,4
<i>Nybelinia surmenicola</i> , pl.**	6,7	1-2	0,08	4,3 n=70	1-5	0,09	3,6	1	0,04
<i>Pelichnibothrium speciosum</i> , pl.**	51,7	1-73	6,46	79,4	1-147	16,0	71,4	1-189	21,5
<i>Eubothrium crassum</i> **	13,3	1-3	0,23	20,6	1-7	0,7	32,1	1-4	0,5
<i>E. salvelini</i> *	5,3	1-3	0,08	-	-	-	-	-	-
<i>Eubothrium</i> spp., juv.	88,3	1-170	13,0	35,3	1-20	2,2	53,6	1-19	4,2
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> , pl.*	-	-	-	-	-	-	3,6	1	0,04
<i>Proteocephalus longicollis</i> *	5,0	1-4	0,08	-	-	-	-	-	-
<i>Proteocephalus</i> spp., juv.*	-	-	-	-	-	-	21,4	1-56	2,3
<i>Tetrabothriidae</i> aen. sp., pl.**	3,3	1; 7	0,13	11,8	1-9	0,5	14,3	1-6	0,5
TREMATODA									
<i>Diplostomum gasterostei</i> , met.*	35,0	1-16	1,7	70,6	1-50	8,0	21,4	1-5	0,5
<i>D. qavium</i> , met.*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> , met.*	1,7	2	0,03	-	-	-	-	-	-
<i>Bucephaloides iskaensis</i> **	56,7	1-2690	172,8	50,0	1-524	52,5	67,9	1-123	12,1
<i>Prosorhynchus crucibulum</i> **	1,7	3	0,05	-	-	-	-	-	-
<i>Pronoprymna petrowi</i> **	10,0	1-2	0,15	53,0	1-28	2,3	46,4	1-133	9,7
<i>Genolinea anura</i> **	-	-	-	5,9	1; 1	0,6	-	-	-
<i>Genolinea</i> spp., juv.**	-	-	-	-	-	-	3,6	1	0,04
<i>Derogenes varicus</i> **	3,3	1; 1	0,03	2,9	1	0,03	3,6	1	0,04
<i>Hemiurus leviseni</i> **	6,7	1-2	0,15	5,9	1; 2	0,09	17,9	1-5	0,4
<i>Brachyphallus crenatus</i> **	70,0	1-1500	132,8	88,2	1-178	21,7	92,9	2-271	31,8
<i>Lecithaster qibbosus</i> **	45,0	1-132	10,45	97,1	3-1073	188,6	85,7	10-576	164,7
<i>Crepidostomum farionis</i> *	8,3	1-5	0,22	5,9	1; 8	0,26	10,7	1-5	0,4
<i>C. metoecus</i> *	5,0	1-3	0,12	2,9	3	0,09	3,6	44	1,6
<i>Crepidostomum</i> spp., juv.*	3,3	10; 10	0,33	-	-	-	-	-	-
<i>Podocotyle atomon</i> *	-	-	-	26,5	1-17	1,7	17,6	1-2	0,3
<i>P. reflexa</i> **	-	-	-	23,5	1-6	0,9	-	-	-
<i>Podocotyle</i> spp., juv.**	1,7	1	0,02	55,9	1-79	7,9	17,9	1-5	0,4
<i>Phyllodistomum umblae</i> *	1,7	3	0,05	-	-	-	-	-	-
<i>Opechona alaskensis</i> **	-	-	-	2,9	1	0,03	-	-	-
NEMATODA									
<i>Hysterothylacium qadi aduncum</i> **	3,3	1; 1	0,03	17,6	1-142	4,4	14,3	1-4	0,3
<i>Anisakis simplex</i> , l.**	58,3	1-57	8,58	9,5 n=52	1-2	0,15	23,6 n=55	1-3	0,4
<i>Pseudoterranova decipiens</i> , l.**	-	-	-	9,5 n=52	1-2	0,1	-	-	-
<i>Cucullanus truttae</i> *	13,3	1-35	1,16	8,8	1-23	0,8	10,7	4-126	5,8
<i>Rhabdochona oncorhynchi</i> *	У 4 из 8 рыб в р. Наяхан при ИИ=10,3 экз. и ИО=5,1								
<i>Sterliadochona ephemeridarum</i> *	1,7	1	0,02	-	-	-	-	-	-
<i>Ascorophis pacificus</i> **	30,0	1-116	7,36	44,0	2-71	7,9	46,4	2-102	7,3
PALAEACANTHOCEPHALA									
<i>Echinorhynchus qadi</i> **	35,0	1-11	1,08	11,8	1-5	0,24	39,3	1-4	0,7
<i>Bolbosoma coenoforme</i> , juv.**	66,7	1-193	17,35	61,8	1-10	2,2	85,7	1-52	7,9
<i>Corynosoma strumosum</i> , cystac.**	-	-	-	2,9	1	0,03	-	-	-
EOACANTHOCEPHALA									
<i>Neoechinorhynchus salmonis</i> *	3,3	3; 3	0,1	-	-	-	3,6	1	0,04
CRUSTACEA									
<i>Lepeophtheirus salmonis</i> **	8,3	1-1	0,08	2,9 n=70	1; 1	0,02	28,6	1-2	0,4
<i>Salmincola carpionis</i> *	14,3 n=70	1-2	0,2	23,5	1-9	0,6	21,4	1-4	0,4

\* — паразит пресноводной группы; \*\* — паразит морской группы;  
 \*\*\* — экстенсивность инвазии (ЭИ); \*\*\*\* — интенсивность инвазии (ИИ)

*corhynchi*, *S. ephemeridarum*, *C. strumosum*. У мальмы найдено 5 видов свойственных только ей гельминтов (*D. dendriticum*, *P. crucibulum*, *G. anura*, *O. alaskensis*, *R. oncorhynchi*), причём все они редкие и малочисленные в регионе (Поспехов и др., 2014).

**Возраст и рост.** Проходная мальма характеризуется сравнительно большой продолжительностью жизни и сложной возрастной структурой. Продолжительность её жизни зависит от географического распределения, условий обитания и ряда других факторов. Усложнение возрастной структуры происходит за счёт различной продолжительности жизненного цикла, разного количества лет, проведённых молодью в пресной воде и с выходами в море, разновременности созревания.

Длина тела по Смитту и масса тела проходной формы мальмы зал. Шелихова изменяется в широких пределах: от 14,2 до 81,5 см и от 0,02 до 5,65 кг соответственно. Размерно-весовые показатели мальмы Тауйской губы варьируют также достаточно широко: от 15,8 до 64,0 см и от 0,04 до 2,53 кг. Средние значения длины и массы тела мальмы из рек зал. Шелихова составили 39,9 см и 0,68 кг, тауйской — 33,7 см и 0,44 кг соответственно. Мальма из рек зал. Шелихова по средним показателям длины и массы тела превосходит мальму Тауйской губы (рис. 26).

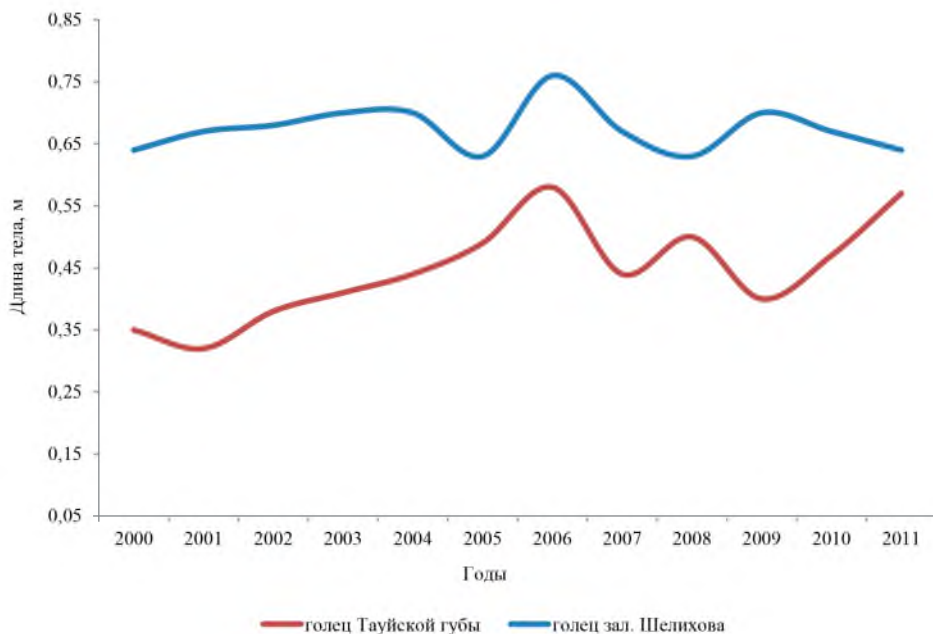


Рис. 26. Изменчивость длины тела проходной мальмы Тауйской губы и зал. Шелихова в 2000–2011 гг.

Более крупные размеры мальмы из рек зал. Шелихова, очевидно, обусловлены меньшей интенсивностью промысла в этом районе, тогда как промысловый пресс на мальму Тауйской губы более значительный.

Возрастной состав популяций охотоморской мальмы, если определять его, дифференцируя речной и морской периоды жизни, имеет довольно сложную структуру. По дифференцированному возрасту, учитывающему речной и морской периоды жизни, число возрастных групп может достигать 20 (табл. 23), что сходно с общим количеством возрастных групп мальмы, установленных для других рек материкового побережья: по 20 возрастных групп выявлено в реках Яма и Тахтояма (Гудков и др., 1991); в реках Хайлюля, Большая, Кихчик и Камчатка на Камчатке их от 10 до 28-ми (Тиллер, 2007, 2013). Наиболее многочисленными возрастными группами у охотоморской мальмы были 3.2, 3.3, 4.2 и 4.3 (табл. 23) (Гудков и др., 1991), на Камчатке — 2.4 и 3.4 (Тиллер, 2007).

Если учитывать только общий возраст, без разделения на речной и морской, то количество возрастных групп обычно укладывается в пределах 9–11, и среди них обычно доминируют 2–4 группы. Большую часть мальмы в популяциях составляют рыбы в возрасте от 4 до 7 лет.

Возрастной состав проходной мальмы, воспроизводящейся в реках зал. Шелихова, представлен восемью возрастными классами: от 4 до 8 полных лет. В подходах доминируют особи в возрасте 4–7 полных лет, а возраст массового полового созревания составляет 6 лет. У мальмы Тауйской губы возрастной ряд незначительно смещён в сторону младших возрастных групп и представлен 15-ю возрастными классами: от 3 до 9 лет. Основу подходов составляют

Таблица 23. Возрастной состав североохотоморской проходной мальмы в 2010 г., %

Возраст*	Тауйская губа			Всего
	Зал. Шелихова Р. Наяхан	Р. Ола	Р. Яна	
2.1	–	–	1,3	1,0
2.2	4,8	19,4	26,1	22,4
2.3	–	2,8	5,6	4,5
3.1	–	2,8	2,1	1,9
3.2	21,4	22,2	30,8	28,6
3.3	33,3	30,4	16,7	20,5
3.4	2,4	2,8	0,9	1,3
4.1	–	2,8	0,4	0,6
4.2	11,9	5,6	8,1	8,3
4.3	16,7	2,8	5,1	6,4
4.4	7,1	2,8	0,4	1,6
5.1	–	–	0,4	0,3
5.2	–	–	1,7	1,3
5.3	2,4	2,8	0,4	1,0
5.4	–	2,8	–	0,3
<b>Всего возрастных групп</b>	<b>8</b>	<b>12</b>	<b>14</b>	<b>15</b>

Примечание. Первая цифра — речной возраст, вторая — количество выходов в море

рыбы в возрасте 4–6 полных лет, а массовое созревание отмечено на 5-м году жизни (рис. 27).

Нерестовую часть популяций проходного гольца составляют рыбы в возрасте от 4+ до 9+...12+ лет. Преобладают особи 5+...6+ лет, их численность колеблется от 36 до 52%. По классификации Г.Н. Монастырского (1953), популяции проходного гольца относятся ко второму типу «нерестовых популяций», когда пополнение (впервые созревающие рыбы) преобладает над остатком.

Предельный возраст проходной мальмы из различных регионов Тихоокеанского бассейна достигает 8+...12+ лет (Савваитова, 1963; Гриценко, 1971; Савваитова, Максимов, 1975; Blackett, 1973) и сходен с таковым гольца материкового побережья Охотского моря (Кротова, 2006; Марченко, Кротова, 2007). Рост рыб одного вида может различаться в различных географических точках ареала, в разных популяциях, внутри одной популяции, а также в зависимости от принадлежности особей к внутривидовым группировкам и к разному полу.

В процессе анадромной миграции происходит уменьшение средних показателей длины и массы тела мальмы от начала к концу миграции, что обусловлено увеличением количества мелких неполовозрелых особей во второй половине хода. Кроме того, в течение анадромной миграции снижается средняя длина рыб доминирующей возрастной группы (5+), причём сходные изменения

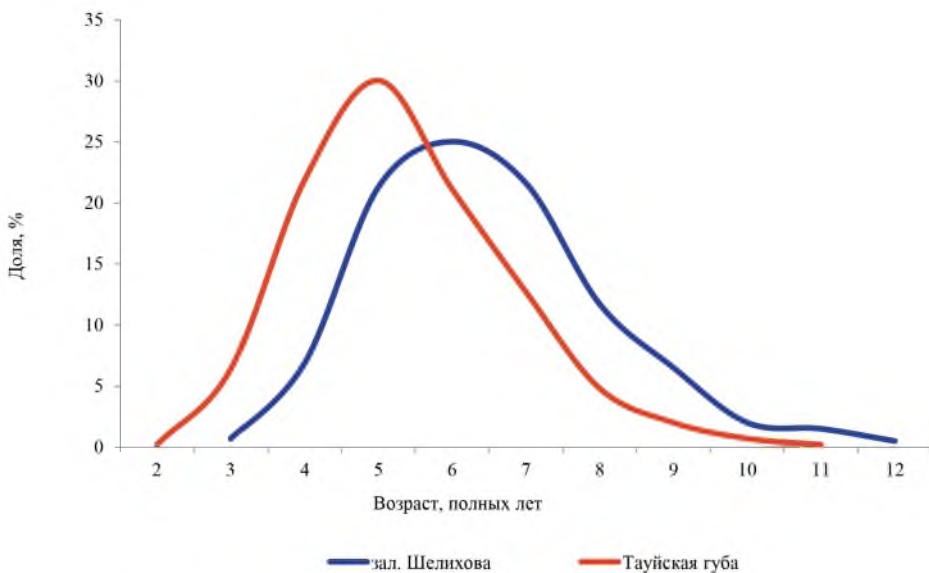


Рис. 27. Возрастной состав мальмы рек зал. Шелихова и Тауйской губы, средне-многолетние данные за 2001–2012 гг.

размера наблюдаются в южной, центральной и северной точках региона. Уменьшение размеров мальмы одновозрастных групп, по-видимому, свидетельствует о том, что у рыб одного возраста, но отстающих в росте, число выходов для нагула в море меньше.

Таким образом, варьирование размерных показателей у мальмы одного возраста тесно связано с количеством лет, проведённых ею в реке до первой миграции в море. В связи с этим наблюдается значительная трансгрессия показателей длины тела в соседних возрастных классах. Очевидно, варьирование линейных и массовых приростов для каждой возрастной группы, помимо влияния прочих факторов, будет зависеть от соотношения рыб с тем или иным количеством лет речной и морской жизни.

Наиболее интенсивно этот голец растёт в первые годы морской жизни — на четвёртом–пятом годах. Ежегодные приросты длины в это время составляют 6–8 см (Волобуев, 1975а). В 6–7-летнем возрасте (модальные возрастные группы репродуктивной части популяций 5+ и 6+) происходит замедление линейного роста, в то время как приросты массы остаются довольно высокими. Очевидно, это связано с половым созреванием. В последующие годы приросты длины колеблются от 3 до 5 см (табл. 24). Сходный характер роста отмечен для камчатского гольца (Савваитова, 1963). В течение года период основного роста проходной мальмы охватывает время пребывания в море — май–июль (около 40–60 сут).

Завершение формирования на регистрирующих возраст структурах (отолитах) годового кольца у мальмы происходит, вероятно, зимой, т. к. у гольцов, отловленных в октябре–ноябре, прирост текущего года составляет около 80% от годового. У рыб, пойманных весной следующего года (апрель–май), на отолитах уже сформировано годовое кольцо. Образование годового кольца у гольцов рода *Salvelinus* в других частях ареала происходит в аналогичные сроки (Савваитова, 1963; Grainger, 1953; Nielson, 1961).

Таблица 24. Возраст и длина тела проходной мальмы в различных популяциях охотоморского побережья, наблюдаемые данные, см

Река	Возраст, лет								
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Вилига	–	31,2	35,6	40,4	45,8	49,1	55,0	57,3	62,6
Яма	–	32,3	36,7	43,3	47,1	51,0	54,9	60,4	64,2
Ола	–	25,7	32,1	37,0	41,3	44,6	47,3	52,5	–
Армань	24,0	26,5	33,5	35,7	37,7	40,6	46,3	52,0	–
Яна	–	25,5	33,1	37,7	42,1	45,4	48,8	53,5	–
Тауй	23,6	26,8	34,4	40,0	42,8	46,3	50,2	56,2	62,5
Кухтуй	–	30,3	34,4	40,7	43,7	47,7	51,8	58,0	67,5
Охота	–	31,3	36,3	41,5	44,5	47,4	50,8	55,0	61,7
Улья	–	32,0	37,1	40,1	45,0	47,8	51,0	52,0	–



Наиболее крупная и быстрорастущая мальма обитает в р. Яма. По темпу роста она обгоняет мальму из остальных рек побережья. Интересно отметить, что на материковом побережье Охотского моря кета ямской популяции также является наиболее крупной. Возможно, на рост проходных рыб, обитающих в р. Яма, оказывает влияние ямский апвеллинг, акватория которого является высокопродуктивной зоной с концентрацией зоопланктона до 1000 мг/м<sup>3</sup> (Маркина, Чернявский, 1984). Мальма, обитающая в реках большой протяжённости (Охота, Тауй, Яма, Вилига), растёт быстрее, чем рыбы популяций из меньших по протяжённости рек: Ола, Армань, Яна. Наиболее тугорослой является мальма арманской популяции (табл. 24).

Таким образом, основными факторами, обуславливающими изменение размерно-массового состава популяций мальмы, очевидно, являются пищевая обеспеченность, индивидуальные особенности роста, количество лет пресноводной жизни до ската в море, а также расхождение в скорости роста самцов и самок. Различия в скорости роста гольцов приводят к расширению размерного ряда как отдельных возрастных групп, так и популяций в целом, что позволяет более полно осваивать кормовую базу, различные биотопы и обеспечивать выживаемость и более стабильное пополнение.

**Численность и промысел.** По данным аэровизуального учёта и хронометрирования уловов при работе закидных лососёвых неводов, в реках зал. Шелихова на протяжении последних нулевых лет XXI в. наблюдалось увеличение численности мальмы: с 2003 по 2008 гг. её запасы практически удвоились. Однако с 2009 г., по данным официальной статистики, произошло снижение вылова, которое продолжилось и в последующие годы. Не исключено, что это результат сокрытия части уловов, на которых строится информация о состоянии запасов проходного гольца в реках Магаданской области. В реках Тауйской губы численность гольца продолжает оставаться на относительно низком уровне, за исключением р. Тауй, а в абсолютном выражении она в среднемноголетнем аспекте в 2–3 раза меньше, чем в реках зал. Шелихова (рис. 28).

Исключение представляют 2011–2013 гг., когда подходы проходной мальмы в реки Тауйской губы увеличились по сравнению с предыдущими годами (рис. 28). Учёт проходной мальмы в реках североохотоморского побережья показывает снижение её численности в последние годы. Максимальной численности вид достигал в 2007–2008 гг. Наибольший вылов по побережью отмечен в 2011–2014 гг. — свыше 500 т (табл. 25, 26). В настоящее время в Магаданской области также увеличился и коэффициент промыслового

изъятия мальмы, что свидетельствует о возросшем спросе на продукцию из этого вида лососей. В Охотском районе также отмечено увеличение вылова мальмы в последние годы (табл. 26). В целом, судя по уловам, можно предположить, что запасы проходной мальмы в двух крупнейших рыбопромысловых районах материкового побережья Охотского моря примерно равные.

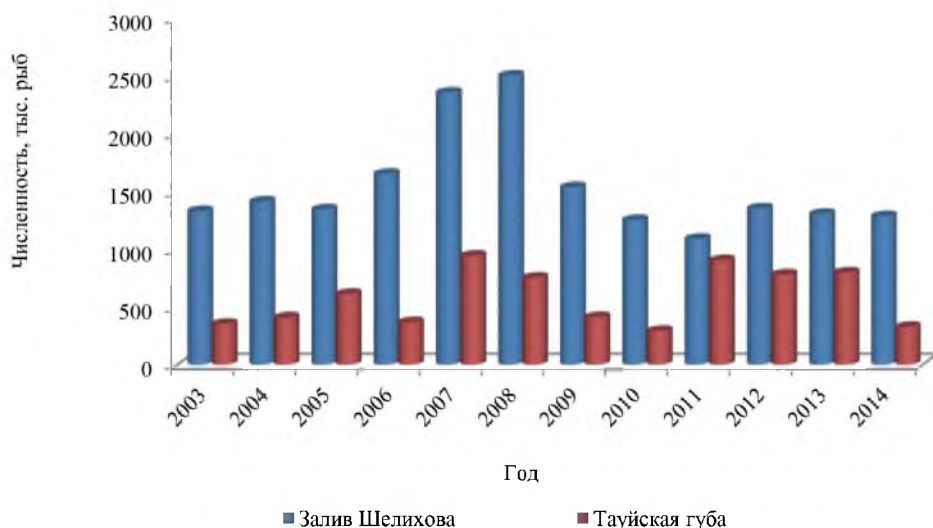


Рис. 28. Численность проходной мальмы в реках зал. Шелихова и Тауйской губы в 2003–2014 гг.

Таблица 25. Численность и вылов проходной мальмы в Магаданской области

Показатель	Годы											
	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Вылов, т	165	154	164	179	310	292	163	196	306	375	362	290
Вылов, тыс. рыб	357	276,6	278,0	251,9	569,1	512,0	304,7	326,1	514,2	541,9	288,1	397,3
Изъятие, %	21,1	15,1	14,2	12,5	17,0	14,6	15,2	21,0	24,5	29,8	30,5	39,2
Учёт, тыс. рыб	1332	1551	1686	1772	2773	2983	1697	1224	1584	1277	655	615

Таблица 26. Вылов проходной мальмы в Охотском районе Хабаровского края, т

Межгодовая динамика уловов мальмы													
2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
53	65	201	190	156	189	160	112	98	75	232	265	181	220

### 3.2. ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ РОДА *ONCORHYNCHUS* (SALMONIDAE)

ФГБНУ «МагаданНИРО» ведёт изучение и мониторинг состояния стад тихоокеанских лососей северного побережья Охотского моря в пределах Магаданской области с 1959 г. За эти годы нами

и нашими предшественниками, а также коллегами из отраслевых, академических НИИ и вузов, собран репрезентативный биологический и промыслово-статистический материал на реках, озёрно-речных системах и в прибрежье региона. Ежегодный мониторинг биологической структуры видов, сроков и динамики анадромной и катадромной миграций, распределения и численности производителей и покатной молоди лососей проводится на модельных водоёмах.

В зоне ответственности МагаданНИРО находится участок североохотоморского побережья протяжённостью около 2 тыс. км, включающий более 80 лососёвых рек: от зал. Шельтинга на юго-западе до р. Парень в Пенжинской губе. Среди них 8–10 крупных рек протяжённостью 150–300 км, остальные — средние и малые. Практически все они сохранили до настоящего времени значение и статус нерестово-выростных лососёвых водоёмов. Северное побережье Охотского моря в пределах Магаданской области в отношении тихоокеанских лососей подразделяется на три промысловых подрайона, ограниченных пределами Гижигинской, Ямской и Тайгуйской губ.

Эти подрайоны являются в определённой мере локализованными местами воспроизводства и промысла лососей. Их выделение проведено по принципу климато-географической обособленности групп популяций, максимально адаптированных к тому или иному комплексу региональных условий, уникальных для каждого из подрайонов и характеризующихся специфической популяционной структурой стад лососей. К этим районам приурочено и расположение контрольно-наблюдательных пунктов МагаданНИРО, количество которых в последние годы в силу объективных причин сокращено с 10–12 до 4–5.

В реках и озёрно-речных системах материкового побережья Охотского моря обитают пять видов тихоокеанских лососей: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, кижуч *O. kisutch*, нерка *O. nerka* и чавыча *O. tshawytscha*, из которых горбуша и кета встречаются практически во всех реках, имеющих сток в Охотское море. Тихоокеанские лососи являются в Магаданской области объектами как промышленного, так и рекреационного рыболовства. Доминирующие виды — горбуша и кета, составляющие основу промысловых уловов (до 99%). Кижуч — третий по значимости вид, добывается в виде прилова при промысле кеты. Нерка и чавыча промыслового значения не имеют, однако нерку можно считать объектом спортивно-любительского рыболовства. Чавыча встречается на североохотоморском побережье единично.

На фоне общего вылова тихоокеанских лососей доля горбуши в последние 20 лет составляет в среднем 54%, кеты — 43, кижуча — 3%, т. е. в уловах преобладает горбуша, менее ценный в коммерческом отношении вид. Вместе с тем он составляет основу лососёвого промысла Магаданской области, что особенно сильно отражается на суммарной величине уловов региона в годы низкой численности подходов горбуши.

### 3.2.1. ГОРБУША *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*

Общеизвестно, что горбуша — наиболее быстрорастущий, самый мелкий и многочисленный вид лососей на азиатском побережье Тихого океана. Как и остальные тихоокеанские лососи, она является моноциклическим видом, т. е. размножается один раз в жизни и затем вследствие генетически запрограммированного апоптоза погибает.

Среди тихоокеанских лососей горбуша в наименьшей степени связана с пресными водами: молодь скатывается из рек весной в год рождения, в пресной воде не задерживается и почти не питается из-за достаточно большого объёма желточного мешка. В прибрежье горбуша обитает непродолжительное время, затем откочёвывает в открытые районы моря, а в сентябре–октябре мигрирует в океан, где проводит менее года (8–9 месяцев). В апреле–мае начинается её преданадромная миграция из Северо-Западной Пацифики в Охотское море. Характерной особенностью этого вида тихоокеанских лососей является наличие двух линий поколений (чётных и нечётных лет), которые в природе практически не перекрываются, репродуктивно изолированы и обычно отличаются по численности.

Одной из главных видоспецифических особенностей биологии горбуши является способность давать периодические всплески численности и так же быстро входить в депрессию, что обусловлено её коротким жизненным циклом. Так, если среднемноголетняя кратность воспроизводства североохотоморской горбуши составляет 2,4 раза, то амплитуда этого признака может варьировать до 50 раз (размах кратности возврата потомства от численности родителей у магаданской горбуши изменяется в пределах от 0,03 до 15,8 раз) (Голованов, Марченко, 2001).

**Распределение.** Горбуша населяет практически все водотоки Магаданской области, впадающие в Охотское море. Районирование лососей североохотоморского побережья впервые было проведено В.К. Клоковым (1970). В основу его схемы разделения на районы

положены географическая обособленность лососей, особенности динамики численности, преобладание в уловах отдельных видов и отличия в биологической структуре нерестовых стад. Несколько позже опубликована совместная работа В.К. Клокова и Л.А. Фроленко (1970) по изучению элементарного химического состава чешуи горбуши, подтверждающая ранее предложенную В.К. Клоковым структуру районирования. Согласно этим исследованиям, на северном побережье Охотского моря были выделены три рыбопромысловых района лососей: Гижигинский (от р. Авекова до р. Вилига), Ямский (от р. Калалага до р. Яма), Тауйский (от р. Сиглан до рек Мотыклейского залива).

Дальнейшее уточнение промысловой структурированности региона для горбуши было сделано И.С. Головановым (1983). Основываясь на сравнении основных биологических показателей (длина по Смитту, масса тела, плодовитость) и отличиях динамики численности горбуши в разных реках, он разделил Тауйский рыбопромысловый район на Ольский (от р. Сиглан до р. Ола) и собственно Тауйский (от р. Армань до рек Мотыклейского залива) подрайоны с входящими в них группами рек, а также подтвердил наличие Ямского и Гижигинского рыбопромысловых районов.

Современная схема районирования предложена С.Л. Марченко и И.С. Головановым (2001). В её основу положен анализ величин ежегодных подходов горбуши в реки северного побережья Охотского моря и особенностей циркуляции вод деятельного слоя моря в прибрежной зоне в тёплый период (Чернявский, 1981; Чернявский и др., 1981; Шунтов, 2001). Использованный этими авторами факторный анализ позволил не только классифицировать водоёмы североохотоморского побережья, но и отнести их к нескольким хорошо обособленным друг от друга группам рек, совпадающих по своим границам с циркуляциями вод побережья. Уточнённые границы двух из выделенных групп располагаются в Тауйской губе (Тауйская и Ольская), две — в зал. Шелихова (Ямская и Гижигинская), что подтверждает предыдущую схему на более высоком научном уровне.

**Сроки нерестовых миграций.** Первые мигранты горбуши («гонцы») подходят к материковому побережью Охотского моря обычно к середине–концу второй декады июня. Ход производителей в реки начинается, как правило, в третьей декаде июня – начале июля. Массовая нерестовая миграция приходится на середину–конец июля. Разреженные косяки горбуши продолжают входить в реки до конца августа, единичные особи могут встречаться в сентябре и даже в октябре.

В начале нерестового хода преобладают самцы (до 70–80%), к его середине соотношение полов выравнивается, а в конце миграции доминируют самки (до 65–70%). Со второй половины хода увеличивается число рыб с хорошо выраженными признаками брачного наряда. Это свидетельствует о том, что производители первой половины хода, распределяясь по рекам, занимают нерестилища верхних и средних участков, а рыбы конца хода размножаются в основном на нижних нерестилищах. Судя по срокам и динамике нерестового хода, у горбуши материкового побережья Охотского моря нет чётко выраженных сезонных рас, хотя отмечена некоторая дискретность по срокам и численности нерестовых подходов в крупных водоёмах (Ионов, 1987; Марченко, 1999). В целом, несмотря на существующую внутривидовую неоднородность, на материковом побережье Охотского моря, из-за сжатости и кратковременности вегетационных процессов, чёткую выраженность имеет один нерестовый ход горбуши — июльский, особям которого, однако, не присвоен статус летней расы.

Сроки нерестовых подходов горбуши к побережью в значительной мере зависят от ледовитости Охотского моря и температурного фона в прибрежье. Низкая ледовитость Охотского моря может обусловить более ранние сроки подходов, и наоборот: затяжная весна и позднее очищение прибрежных акваторий ото льда вызывают задержку нерестового хода на 8–10 дней от среднемноголетних сроков. В годы высокой численности горбуши её появление, рунный ход и завершение анадромной миграции происходят позднее, чем в годы возврата малоурожайных поколений, причём задержка может составлять от недели до декады.

Каких-либо экологических факторов, непосредственно обуславливающих указанную закономерность в Магаданском регионе, обнаружено не было, скорее всего, отмеченная закономерность является следствием экологических условий морского периода жизни горбуши. Полагаем, что это недостаточная обеспеченность пищей высокоурожайных поколений, приводящая к задержке роста, более позднему созреванию особей и, соответственно, подходу их к местам нереста (Голованов, 1982; Волобуев, Марченко, 2011).

На зависимость сроков массовых подходов горбуши в разных районах Пацифики от численности её поколений указывают многие авторы. Так, сдвиг сроков хода на более поздние характерен для высокоурожайных поколений горбуши Камчатки (Семко, 1939), Амура (Енютина, 1972), Курильских островов. Установлено, что коэффициент корреляции между этими параметрами равен  $0,93 \pm 0,099$  (Ефанов, Чупахин, 1980, 1982).

Первые миграционные потоки горбуши подходят к самым северо-восточным водотокам Гижигинской губы, быстро смещаясь в сторону Тауйской губы.

**Нерестовый фонд.** Нерестовый фонд горбуши материкового побережья Охотского моря, установленный многолетними аэровизуальными наблюдениями, представлен на картах-схемах (рис. 29, 30, 31). Это фактически те участки максимального распространения нерестилищ в реках, которые горбуша занимает при высокой численности подходов. Рекомендовано пропускать на эти нерестилища такое количество производителей, которое может эффективно размножаться без перекапывания уже сформированных нерестовых бугров. Эта величина фактически является оптимальной и даёт в среднемноголетнем аспекте максимально возможное количество потомства.

Расчётные величины оптимального заполнения нерестилищ составляют: для Гижигинской группы рек — 4,9 млн производителей, Ямской — 0,55 млн, Тауйской — 1,15 млн, Ольской — 2,35 млн. При настоящем уровне численности производители горбуши распределяются на указанных нерестовых площадях чаще всего мозаично.

У горбуши материкового побережья Охотского моря хорошо выражена двухлетняя цикличность между урожайными и неуро-



Рис. 29. Карта-схема расположения нерестилищ горбуши на участке побережья р. Калалага – р. Парень

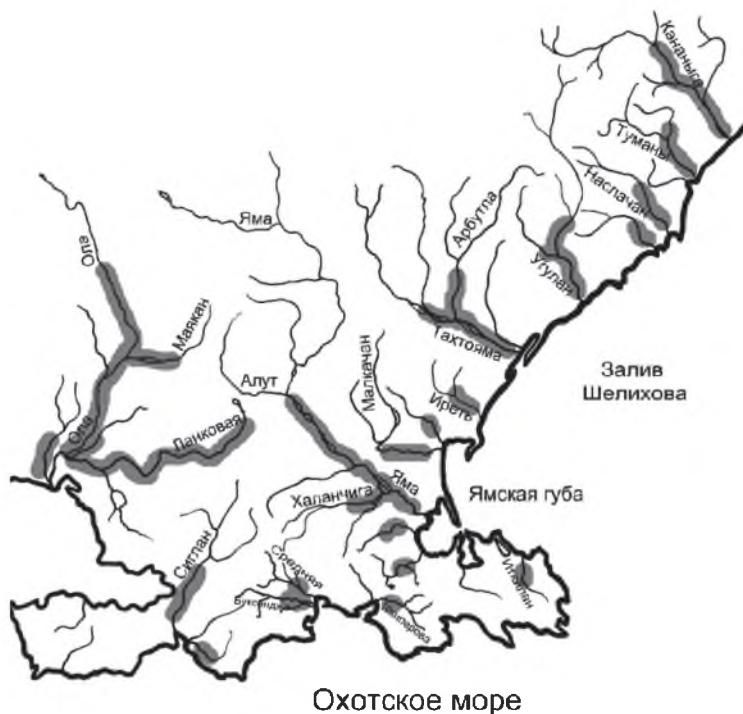


Рис. 30. Карта-схема расположения нерестилищ горбуши на участке побережья р. Ола – р. Кананьга



Рис. 31. Карта-схема расположения нерестилищ горбуши в реках Тайуйской губы



жайными поколениями. Следует отметить наличие хорошо выраженной цикличности колебаний численности между поколениями чётных и нечётных лет. Однако постоянное преобладание горбуши одной линии лет в течение всего рассматриваемого периода не прослеживается.

### **Особенности размножения**

*Естественное воспроизводство.* Запасы горбуши северного побережья Охотского моря поддерживаются в основном за счёт естественного нереста природных популяций вида. Размножение горбуши в реках материкового побережья Охотского моря происходит в конце июля – августе. Пик нереста наблюдается обычно в конце первой – начале второй декады августа.

Нерестится горбуша как в основном русле рек, так и в притоках первого и второго порядков. На меандрах производители концентрируются преимущественно под абразионным берегом, а на прямых участках ложа рек распределяются равномерно. Наблюдается некоторое увеличение концентрации нерестилищ на участках реки, затенённых береговой растительностью.

Топографически нерестовые бугры горбуши приурочены в первую очередь к участкам ложа реки, находящимся на границе двух основных элементов русла — в конце плёсов перед перекатами. Это обусловлено тем, что гидростатический напор и водопроницаемость грунта в таких местах наибольшие, а следовательно, и в зимнее время проточность грунта в таких биотопах остаётся выше, чем на остальных участках рек.

В период нереста и начальных стадий эмбрионального развития горбуши (август–сентябрь) скорость руслового потока на нерестилищах в межень колеблется в пределах от 0,2 до 1,1 м/с, составляя в среднем 0,46 м/с (Голованов, 1982).

Горбуша нерестится на глубинах от 0,3 до 2,0 м. По нашим наблюдениям, на большей части нерестилищ преобладают глубины 0,7–1,0 м. Скорость течения на нерестилищах варьирует между 0,2 и 1,1 м/с. Температура воды руслового потока во время нереста находится в пределах 8–14 °С, а подруслового — на 0,1–0,2 °С ниже. Содержание кислорода в воде составляет 8,0–11,7 мг/л, рН изменяется в пределах 6,4–6,8 (Голованов, 1983, 1989).

Величина нерестовых бугров североохотоморской горбуши меньше (Голованов, 1982), чем в других районах Дальнего Востока (Кузнецов, 1928; Кагановский, 1949; Воловик, 1967; Чупахин, 1973; Смирнов, 1975). Средняя длина бугра составляет 96 см, ширина — 68 см, площадь — 0,62 м<sup>2</sup>. Исходя из этого, оптимальная плотность заполнения нерестилищ, по нашему мнению, должна составлять

около 300 рыб на 100 м<sup>2</sup>. Учитывая, что А.Я. Таранец (1939) предложил максимально допустимым считать такое заполнение, при котором на каждую самку приходится около 0,45 м<sup>2</sup> нерестовой площади, требующихся для размещения в бугре икры одной самки, то предлагаемая нами оптимальная плотность производителей для североохотоморского побережья является более чем допустимой.

Такой вывод подтверждается материалами, собранными в 1975, 1981, 1991 и 2002 гг. во время нереста высокоурожайных поколений горбуши. Концентрация нерестовых бугров на отдельных участках нерестилищ в эти годы была ещё больше и достигала 3–4 на 1 м<sup>2</sup>, причём случаев их перекапывания мы практически не наблюдали. Отмечено лишь значительное расширение нерестовых площадей.

В зависимости от климатических условий районов воспроизводства и сроков нереста, продолжительность развития икры горбуши варьирует в широких пределах — от 30 до 150 сут, а время пребывания в грунте достигает 240–280 сут (Соин, 1954; Skud, 1958; McNeil, 1962). Число градусодней может колебаться от 300 до 740 (Смирнов, 1975), в зависимости от температуры воды.

Наблюдения за эмбриогенезом североохотоморской горбуши в природной обстановке показывают, что в зимнее время в нерестовых буграх эмбрионы развиваются при низкой температуре воды (0,2–0,5 °С), а вылупление предличинок происходит в ноябре–январе в зависимости от суммы набранных градусодней. В реках Магаданской области, например в р. Кулькуты, понижение температуры воды начинается уже со второй декады сентября (с 6 °С днём до 1 °С в ночное время), при этом низкая температура воды держится до мая. На других реках северного побережья (Наяхан, Ола) температура воды во 2–3 декадах мая, в период начала покатной миграции молоди, также не превышает 0,5–0,6 °С (Хованская, 2008).

После вылупления предличинки находятся в грунте при температуре, близкой к 0 °С, в течение зимних месяцев. Их выход из нерестовых бугров начинается в мае с подъёмом уровня воды, размывом и подвижками верхнего слоя руслового аллювия. На нерестилищах молодь горбуши не задерживается, практически не питается и сносится течением вниз по реке в эстуарии и прибрежную зону моря.

*Искусственное воспроизводство.* Развитие лососеводства в регионе началось в 1983 г. Искусственным путём горбуша воспроизводится на четырёх лососёвых рыбоводных заводах (ЛРЗ) Магаданской области: Ольском, Арманском, Янском и Тауйском (последний с 2012 г. не работает, находится на консервации). Из них Ольский и Арманский ЛРЗ по термическому режиму водоснабжения являются

более тепловодными. Развитие горбуши на ЛРЗ Магаданской области в зависимости от температуры воды, в которой инкубируется икра, проходит в широком термическом диапазоне. Так, на Ольском ЛРЗ температура воды от начала к концу инкубации изменяется от 9,8–10,0 до 4,0–6,4 °С. Вылупление происходит на 55–62 сут при достижении 357–574 градусодней. На более холодноводном Янском ЛРЗ инкубация горбуши проводится при температуре воды 4,8–2,7 °С, вылупление отмечено на 128–145 сут при биологическом возрасте 459–493 градусодней. На тепловодных заводах предличинки горбуши начинают подниматься на плав и переходить на смешанное питание уже в ноябре–феврале на 98–176 сут при 609–976 градусоднях. На холодноводных ЛРЗ подъём личинок на плав происходит в конце января – феврале на 179–180 сут при 630 градусоднях. На Тауйском ЛРЗ подъём на плав и переход личинок на смешанное питание наблюдались не раньше марта, на 202–222 сут при 684–755 градусоднях (Хованская и др., 2009).

У вылупившихся предличинок горбуши средняя длина тела составляет 19,1–19,5 мм, варьируя от 16,9 до 21,0 мм, масса тела — 112,3–114,9 мг при колебаниях от 79 до 146 мг. Желточный мешок составляет около 60% от массы тела (Хованская, 2008). От кеты и нерки горбуша отличается наибольшей продолжительностью резорбции желточного мешка.

Следует отметить, что в Магаданской области нет ни одного ЛРЗ, на котором технологический цикл полностью соответствует природному температурному режиму инкубации горбуши. В целях соблюдения оптимальной схемы инкубирования икры горбуши на ЛРЗ области необходимо применять понижение температуры водоснабжения развивающейся икры в осенне-зимний период с целью задержки протекания эмбрионально-личиночного периода за счёт вод поверхностного руслового или неглубокого подруслового залегания. За 1,5–2 месяца до выпуска молоди с ЛРЗ в период подкармливания следует использовать более тёплую воду (до 5,5–7 °С), что позволило бы улучшить её размерно-массовые и морфофизиологические кондиции и получать молодь, соответствующую региональным рыбоводным стандартам (Сафроненков и др., 2005). За период рыбоводной деятельности (1983–2010 гг.) всеми ЛРЗ Магаданской области выпущено более 191 млн шт. молоди горбуши. Её годовые объёмы выпуска с ЛРЗ региона за все годы колебались от 0 до 40,0 млн шт., в среднем составляя 7,09 млн шт.

**Катадромная миграция молоди горбуши.** В реках материкового побережья Охотского моря скат первых особей молоди горбуши с нерестилищ начинается обычно в первых числах мая (крайне ред-

ко — в конце апреля) и продолжается до конца июня – начала июля. Массовый скат молоди из рек наблюдается в июне. Сроки ската могут меняться в зависимости от гидрометеорологических условий, сроков икрометания и численности производителей.

Так, холодная затяжная весна 1976 г. явилась причиной задержки начала ската до середины мая. Основная масса молоди (до 75%) скатилась в третьей декаде июня, а пик катадромной миграции пришёлся на середину третьей декады июня. Малочисленные поколения горбуши 1972 и 2000 гг. рождения обусловили непродолжительные периоды ската молоди, которые, начавшись в конце мая, фактически закончились к концу второй декады июня. На скат поколения 1978 г. рождения оказали влияние два фактора: поздние сроки нереста, в основном обусловившие низкую численность потомства, и относительная малочисленность производителей. Скаты молоди в 1978 г. начался в конце мая и завершился к концу второй декады июня.

Нельзя не согласиться с мнением В.М. Чупахина (1973), что наиболее существенное влияние на изменение интенсивности ската молоди в течение сезона оказывает колебание уровня воды в реках. Повышение уровня воды приводит к размыву верхнего слоя руслового аллювия, способствуя массовому выходу молоди из грунта и увеличению количества скатывающихся мальков. По нашим материалам, в годы мощных весенних паводков корреляция интенсивности ската молоди с её количеством достигает 0,77, а при низких и умеренных весенних уровнях воды она крайне мала. При этом следует отметить, что аномально высокие паводки, сопровождающиеся чрезмерным повышением уровня воды и большой скоростью течения, являются, по нашему мнению, одной из основных причин ската физиологически неполноценной молоди. К отрицательному воздействию мощных паводков можно отнести и то, что после спада уровня воды в отшнуровавшихся водоёмах остаётся большое количество не скатившейся в море молоди лососей.

По мнению Р.С. Семко (1954), низкий весенний паводок неблагоприятен для горбуши, а высокий, наоборот, способствует её выживанию. В связи с этим он пишет: «Вид приспособлен к паводку, благодаря возрастанию масс и скорости течения водного потока при одновременном падении прозрачности воды увеличивается сохранность покатной молоди».

В годы низких и умеренных паводков интенсивность ската молоди горбуши зависит в значительной степени от температуры воды в реке. Коэффициент корреляции интенсивности ската молоди с этим показателем достигает в подобные годы 0,62. Интенсифи-

кация ската молоди горбуши, не связанная с изменениями уровня воды, начинается после достижения среднесуточной температуры воды 3–4 °С.

Кривые, отражающие интенсивность ската молоди горбуши в реках материкового побережья Охотского моря, как правило, многовершинны (рис. 32, 33). Однако на фоне этой кривой, обусловленной в основном гидрологическим режимом рек, практически ежегодно можно наблюдать пик, мало связанный с изменением

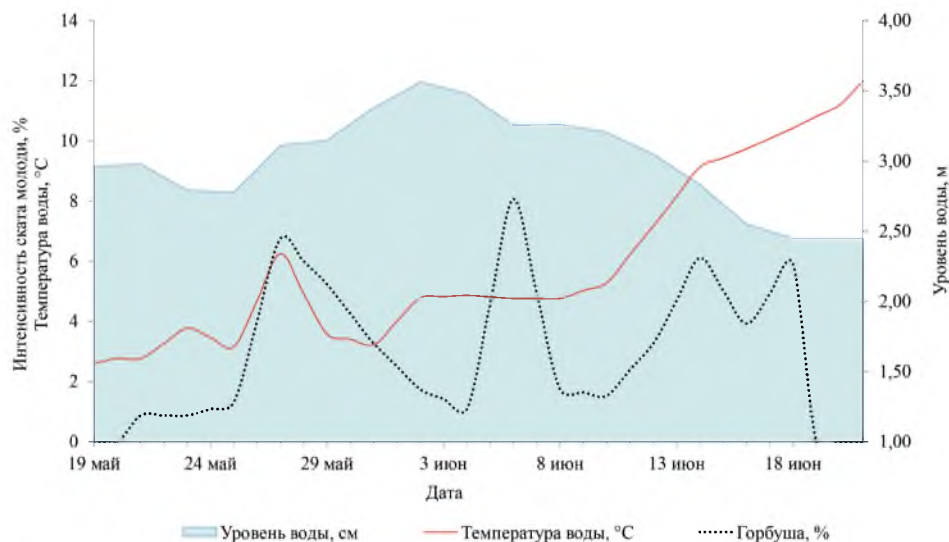


Рис. 32. Скат молоди горбуши р. Тауй в 2014 г.

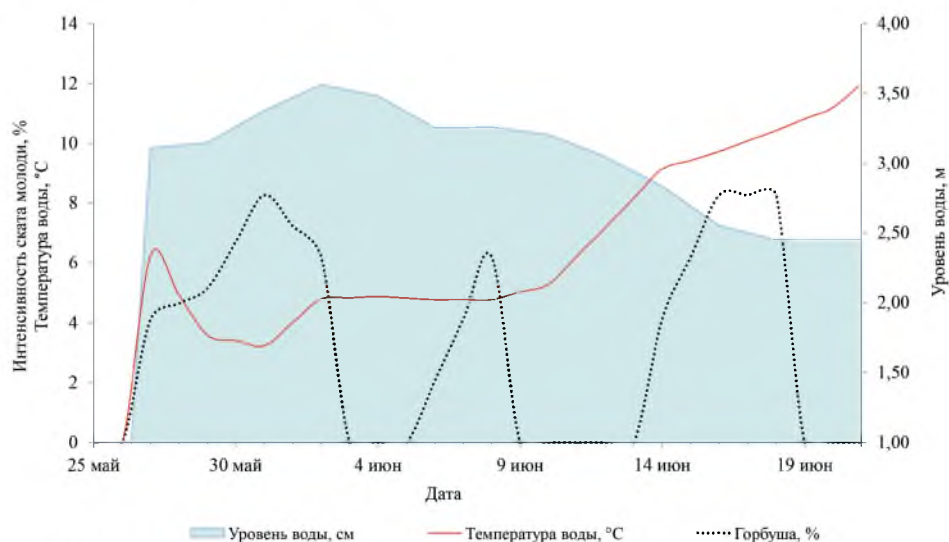


Рис. 33. Скат молоди горбуши р. Тауй в 2015 г.

уровенного режима рек. Он приходится обычно на четвёртую пятидневку июня или очень близок к ней. Часто этот пик бывает максимальным и, скорее всего, связан с биологическими особенностями горбуши материкового побережья Охотского моря.

Хорошо известно, что у горбуши как азиатских, так и американских стад суточная ритмика ската молоди зависит от освещённости и прозрачности воды (Таранец, 1939; Семко, 1954; Воловик, 1967; Пушкарёва, 1967; Иванков, 1968; Чупахин, 1973; Pritchard, 1944; Neave, 1955; и др.). Выход молоди из грунта начинается с наступлением сумерек, наиболее интенсивный скат идёт между 0 и 4 часами ночи и заканчивается с восходом солнца. Наши многолетние наблюдения показывают, что существует зависимость интенсивности ската молоди даже от разной освещённости в ночное время суток: чем темнее ночь, тем резче выделяется суточный пик ската. В лунные ночи молодь скатывается более равномерно, амплитуда колебаний интенсивности ската проявляется менее чётко, пик выражен слабо, количество скатывающейся молоди может уменьшаться. Подобные факты отмечают и другие авторы. Так, Н.Ф. Пушкарёва (1967) наблюдала в р. Улике (Приморский край), что, хотя в разные ночи в целом интенсивность ската не уменьшается, но в ловушках, выставленных у освещённого берега, мальков, независимо от скорости течения, бывает меньше, чем у неосвещённого. Таким образом, скатывающаяся молодь чутко реагирует на любые изменения освещённости и в связи с этим либо ложится на грунт, либо меняет направление движения. В реках Заполярья (Таранец, 1939) молодь кеты и горбуши реагирует на отсутствие в течение суток тёмного времени длительной задержкой в пресной воде, что повышает её выживаемость. Дневной скат в реках материкового побережья Охотского моря выражен слабо. Чаще всего дневной скат наблюдается во время паводков при резком увеличении мутности воды, но по интенсивности он, как правило, ниже ночного. Особенно ярко он может проявляться в крупных реках побережья. Так, в крупнейшей по запасам горбуши р. Ола (Тауйская губа) в отдельные годы может наблюдаться круглосуточный скат со смещением пика на 8–10 часов утра.

В сходных условиях это, возможно, происходит и в других районах, особенно в русле рек, несущих много взвешенных частиц. По данным В.Я. Леванидова (1964), в реках Амур и Уссури скат молоди кеты происходит круглосуточно, правда, днём на больших глубинах. А.Н. Канидъев (1967) отмечает сходное явление в крупных реках Сахалина (Тымь и Поронай).

Все перечисленные факты, как нам представляется, подтверждают, что определяющим фактором суточной ритмики ската яв-

ляется освещённость. К тому же скат в тёмное время суток имеет приспособительное защитное значение, так как уменьшает вероятность контакта покатников с хищниками.

**Биологическая характеристика молоди.** Известно, что эффективность воспроизводства тихоокеанских лососей зависит в значительной мере от качества потомства. Качество покатной молоди оценивается на основании показателей её длины, массы тела, упитанности, массы остаточного желточного мешка. Так, В.Я. Леванидовым (1969) отмечалась прямая зависимость между размерами и выживаемостью молоди лососей.

При анализе биологических показателей молоди горбуши из трёх подконтрольных рек побережья, взятых из разных районов за последние пять лет, среднемноголетняя длина (TL) составляет 30,1–32,7 мм, при индивидуальных колебаниях от 25 до 39 мм, а масса — 179–207 мг, при индивидуальных колебаниях от 90 до 380 мг (табл. 27). За рассматриваемые годы наблюдается слабая межгодовая изменчивость её размеров — в пределах 1–1,5 мм. Значительная часть молоди горбуши рассматриваемого региона чаще всего скатывается с остатками желточного мешка. Доля таких рыб в отдельные годы достигает 92% (Голованов, 1982).

Обращает на себя внимание высокая активность питания покатников горбуши материкового побережья Охотского моря в период катадромной миграции. Доля питающейся молоди в отдельные годы достигает 83%, при этом наличие пищи часто наблюдается и у особей со значительными остатками желточного мешка. Кроме типичных пищевых объектов, до их появления и совместно, в желудках горбуши регулярно встречаются синезелёные водоросли, песчинки и древесные остатки, что, несомненно, свидетельствует о готовности молоди к переходу на экзогенное питание и его начале.

**Уровень естественного воспроизводства.** При оценке состояния запасов горбуши большую роль играет определение величины её выживаемости, как в пресноводный, так и в морской периоды жизни. В качестве примера уровня естественного воспроизводства горбуши на северном побережье Охотского моря приводим данные по р. Мотыклейка (табл. 28). При сравнении коэффициентов ската

Таблица 27. Качественные показатели молоди горбуши р. Тауй, 2012–2016 гг.

Показатели	Годы ската					Среднее
	2012	2013	2014	2015	2016	
Длина тела по Смитту, мм	30,1	32,7	31,3	32,5	32,1	31,7
Масса тела, мг	190	197	185	207	179	191,6
Доля рыб с желточным мешком, %	–	100	54	25,7	55,7	58,9
Доля питающихся рыб, %	–	73,3	38,1	67,1	0	44,6
Упитанность по Фультону	0,91	0,78	0,91	0,89	0,86	0,87
N	113	30	163	69	167	108

Таблица 28. Показатели естественного воспроизводства горбуши р. Мотыклейки

Поколения	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1981	1982	1983	1984
Коэффициент ската, %	18,0	4,7	43,4	14,7	16,7	7,0	32,3	21,5	15,1	10,0	20,1
Коэффициент возврата от скатившейся молодежи, %	1,51	2,70	0,92	1,92	1,10	0,73	1,81	0,58	1,44	0,20	1,34
Коэффициент возврата от отложенной икры, %	0,27	0,14	0,41	0,28	0,02	0,05	0,76	0,12	0,22	0,03	0,27
Количество молодежи от одной самки, шт.	30,8	67	554	278	246	92	450	263	258	223	290

горбуши североохотского побережья с аналогичными данными других районов (табл. 29), обращает на себя внимание, что эффективность естественного воспроизводства в данном районе, несмотря на суровые климатические условия, находится на довольно высоком уровне: среднемноголетний коэффициент ската равен 17,6% (табл. 29). Более высокий коэффициент ската наблюдался только в реках Сахалина и на Южных Курильских островах.

При этом следует учесть, что горбуша обоих указанных географических районов размножается в более мягких климатических условиях, чем североохотская. Причины такой высокой выживаемости горбуши северного побережья Охотского моря в пресноводный период жизни обусловлены, скорее всего, благоприятными гидрологическими условиями региона в зимний период (регулярные высокие расходы воды, крупнофракционные грунты).

Часто наблюдаемые низкие возвраты горбуши северного побережья Охотского моря от скатившейся молодежи и постоянные резкие перепады численности подходов внутри поколений чаще всего обусловлены суровыми условиями нагула молодежи в прибрежье.

Таблица 29. Коэффициенты ската молодежи горбуши из рек различных регионов

Река, ключ (район)	Коэффициент ската		Автор
	Средняя	Колебания	
Мак Клинтон	14,4	6,9–23,8	Притчард, 1948*
Хукноуз	11,1	0,88–37,23	Hunter, 1959*; Паркер, 1962*
Сашин	5,2	0,1–22,8	Skud, 1958; Мерпель, 1962*
Моррисон	5,7	4,7–6,7	Neave F., 1953
Реки бассейна Амура	8,4	0,8–19,8	Леванидов, 1964
Карымайский (Камчатка)	1,8	0,02–5,7	Семко, 1954
Оля (о. Итуруп)	15,5	12,0–19,4	Иванков, Андреев, 1972
Оля, Курилка (о. Итуруп)	23,9	11,5–32,7	Чупахин, 1973
Реки Сахалина	–	2,6–29,3	Канидьев и др., 1970
Улхан (Охотский район)	11,61	1,5–32,5	Костарев, 1973
Лесная (Восточный Сахалин)	23,21	7,0–46,6	Воловик и др., 1972
Белая (Восточный Сахалин)	52,7	16,4–77,8	Воловик и др., 1972
Инануси (Восточный Сахалин)	12,42	0,43–52,0	Воловик и др., 1972
Поронай (Восточный Сахалин)	19,86	3,74–49,1	Воловик и др., 1972
Мотыклейка (Магаданская обл.)	17,6	1,7–43,4	Наши данные

\* По В.Л. Костареву (1973)



Таблица 28. Окончание. Начало на с. 104

1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	Среднегодовое
17,8	14,8	3,8	8,3	3,2	22,4	1,7	7,8	12,2	18,3	34,4	7,4	15,5
1,46	0,57	5,64	4,91	4,59	1,77	3,60	0,20	1,46	0,92		0,66	1,82
0,26	0,08	0,22	0,44	0,14	0,40	0,07	0,02	0,04	0,22		0,20	0,21
293	229	59	128	54	336	28	114	205	270	507	109	221

**Эстуарно-прибрежный период.** После выхода в прибрежье мальки горбуши распределяются в приливно-отливной зоне. Молодь, скатывающаяся из рек, имеющих лиманы, задерживается в них для нагула и осморегуляторной адаптации. Период пребывания молоди в прибрежье может составлять от нескольких суток до 80–90 дней, причём откочёвка горбуши из приливно-отливной зоны происходит несколько раньше, чем кеты. В течение июня и до начала августа молодь обитает в прибрежных, хорошо прогреваемых бухтах и заливах. В Тауйской губе это бухты Мелководная, Гертнера, Нерпичья, Токарева, расположенные в заливах Одян и Мотыклейский.

В зал. Шелихова в июне молодь держится в прибрежной зоне шириной до 4 миль и образует скопления в небольших бухточках и заливах. Вода в них прогревается до температуры 10–12 °С. За время нагула в прибрежье горбуша достигает длины 8,1 см и массы 4,1 г (Афанасьев и др., 1994). Откочёвка в море начинается с середины июля. Во второй половине июля молодь горбуши встречается уже на удалении до 25 миль от берега. Питание мальков горбуши в приливно-отливной зоне состоит в начале нагула из харпактицид и мелких экземпляров бокоплавов. С ростом мальков пищевой спектр расширяется до 10 таксономических групп, которые в порядке убывания значимости располагаются следующим образом: харпактициды, личинки и икра рыб, калянусы, бокоплав, личинки декапод, мизиды. Средние индексы наполнения желудков составили 154,9–169,35‰. Отмечается значительное совпадение пищевых спектров молоди кеты и горбуши: индекс пищевого сходства составил 54,0%, а суточный рацион — 10,1–13,2% от массы тела (Афанасьев и др., 1994). В морском прибрежье происходит элиминация большей части поколений горбуши от хищников, температурных стрессов, недостаточной обеспеченности кормом и др. Только от хищных рыб прибрежья в разных регионах Дальнего Востока погибает до 52–62% скатившейся молоди (Карпенко, 1983; Гриценко и др., 1987).

**Анадромная миграция.** Сроки нерестовой миграции горбуши материкового побережья Охотского моря в реки в значительной мере зависят от гидрологической обстановки в Охотском море: низкая ледовитость и быстрый прогрев воды в прибрежье могут обусловить более ранние сроки заходов, и наоборот, позднее очищение Охотского моря ото льда и слабый прогрев воды вызывают задержку хода на 8–15 дней от среднемноголетних сроков. Обычно заход в реки производителей горбуши начинается в третьей декаде июня. В годы малых и средних по численности возвратов заход в реки отмечен с 26–28 июня, в годы мощных подходов (1992, 1993) — с 5–7 июля.

Завершается нерестовая миграция на севере обычно в конце первой декады августа. В годы больших подходов разрозненный ход может продолжаться до сентября. В начале нерестового хода преобладают самцы (до 70–80%), к середине соотношение полов выравнивается, и в конце миграции доминируют самки — до 65–70%. Со второй половины хода увеличивается число рыб с хорошо выраженными признаками брачного наряда. Это свидетельствует о том, что производители первой половины хода, распределяясь по рекам, занимают нерестилища верхних и средних участков, а рыбы конца хода размножаются в основном на нижних нерестилищах. Судя по срокам и динамике нерестового хода, у горбуши материкового побережья Охотского моря нет чётко выраженных сезонных рас, хотя отмечена некоторая дискретность по срокам и численности нерестовых подходов в крупных водоёмах (Ионов, 1987; Марченко, 1999). В целом, несмотря на существующую внутривидовую неоднородность, на материковом побережье Охотского моря, из-за сжатости и кратковременности вегетационных процессов, чёткую выраженность имеет один нерестовый ход горбуши — июльский.

Колебания сроков подходов производителей зависят в значительной мере от урожайности поколений. В годы высокой численности горбуши её появление, рунный ход и завершение хода происходят позднее, чем в годы возврата малоурожайных поколений.

### **Биологическая характеристика нерестовых стад**

**Возрастная структура.** Возрастная структура у горбуши самая простая из всех видов тихоокеанских лососей. Абсолютное большинство рыб созревает в возрасте двух лет (1+). В литературе имеются сведения о случаях созревания в возрасте 0+ (Иванков и др., 1975; Ефанов, Кочнева, 1980) и 2+ лет (Кагановский, 1949; Лапин, 1971; Енютина, 1972; Смирнов, 1975), но они единичны. Известен пример образования второй линии поколений горбуши в Великих озёрах Северной Америки в результате вселения рыб только одного поколения (Kwain, Shappel, 1978). На материковом побережье Охотского

моря особей горбуши, созревших в возрасте 0+ или 2+ лет, до настоящего времени не обнаружено. Однако при изучении особенностей преднерестовых миграций горбуши в Охотском море отмечены единичные случаи поимок незрелых особей вида в возрасте 1+.

*Длина и масса тела.* Горбуша материкового побережья Охотского моря имеет относительно небольшие размеры и массу тела по сравнению с горбушей других районов её воспроизводства. Размах колебаний по длине составляет 30–64 см при средних годовых показателях 42–53 см, по массе тела — 0,29–3,50 кг, колеблясь в пределах 0,88–1,68 кг. Наиболее мелкая горбуша обитает в реках Гижигинской губы: среднемноголетние показатели длины и массы тела составляют 45–46 см и 1,11–1,20 кг. Эти показатели увеличиваются в юго-западном направлении. В отдельные годы по этим признакам отмечена клинальная изменчивость в направлении юго-запад – северо-восток (Голованов, 1982; Волобуев и др., 1998). По нашим материалам, горбуша нечётных лет крупнее горбуши чётной линии на 0,9–1,2 см и 0,08–0,09 кг, хотя обычно горбуша малочисленных поколений крупнее (табл. 30).

Таблица 30. Основные показатели структуры популяций горбуши материкового побережья Охотского моря в 1996–2015 гг.

Район	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, икринок	Доля самок, %
Гижигинская губа	46,2	1,20	1490	56,0
Ямская губа	46,1	1,32	1600	53,4
Тайская группа рек	47,5	1,28	1408	52,3
Ольская группа рек	47,8	1,34	1449	52,6

*Абсолютная плодовитость.* Среднемноголетние показатели абсолютной плодовитости для основных нерестовых рек варьируют от 1443 до 1603 икр. при колебаниях признака от 91 до 4590 икр. Плодовитость горбуши нечётных лет больше. Горбуша материкового побережья Охотского моря по сравнению с популяциями других районов имеет среднюю плодовитость.

*Упитанность, зрелость.* Упитанность по Фультону самцов горбуши основных рек варьировала от 1,28 до 1,52, самок — от 1,29 до 1,51; от начала хода к концу средняя упитанность рыб в выборках снижается, что объясняется увеличением доли самок в конце анадромной миграции. Гонадосоматический индекс у самцов колебался в среднем от 7,47 до 8,01, самок — от 11,65 до 13,14. Коэффициент зрелости у самок возрастает к концу нерестового хода, т. к. в это время мигрируют более зрелые самки, размножающиеся на нерестилищах нижнего течения рек.

***Динамика численности и состояние запасов горбуши северного побережья Охотского моря в пределах Магаданской области.*** В по-

следние 40 лет, в среднем, в уловах преобладает такой малоценный в коммерческом отношении вид, как горбуша, составляя около 70%. Однако этот вид даёт основу лососёвого промысла Магаданской области, что особенно значимо в годы низкой численности подходов горбуши.

Этот вид характеризуется очень высокой скоростью роста и коротким жизненным циклом, что определяет его быструю и ярко выраженную реакцию как на положительные, так и на отрицательные воздействия природных и антропогенных факторов. Из вышесказанного вытекает такая важная особенность биологии горбуши, как очень высокая амплитуда колебаний численности: в отдельных случаях уровень различий между поколениями может достигать 50 и более раз, а размах кратности возврата потомства от численности родителей — в пределах от 0,03 до 15,5 раз.

В более чем 70-летнем ряду данных по уровню подходов североохотоморской горбуши наблюдались как периоды подъёма, так и спада численности. До 1962 г. состояние запасов горбуши было удовлетворительным: её подходы достигали в среднем 10–14 млн рыб, затем численность стала снижаться.

Наиболее значительное снижение численности горбуши в Североохотоморском районе, как и по всему Дальнему Востоку, наблюдалось в 1966–1972 гг., когда её промышленный лов стал невозможен, а объёмы вылова снизились до нескольких десятков тонн (рис. 34).

Глубокая депрессия стад горбуши была обусловлена переловом, приведшим к дефициту производителей на нерестилищах, что в сочетании с неблагоприятными природными условиями отрицательно сказалось на эффективности естественного воспроизводства нескольких поколений.

С начала 1970-х годов наблюдается период восстановления численности горбуши. К 1992–1993 гг. её возвраты достигли 30–39 млн шт., что, очевидно, связано с тёплыми в гидрологическом отношении годами первой половины 1990-х годов, обусловившими хорошую выживаемость молоди в прибрежье. На северном побережье запасы этого вида лосося практически восстановились, и колебания его численности происходили примерно до 1997 г. в пределах естественных флуктуаций. Максимального уровня они достигли в 1993 г. — порядка 40,4 млн шт.

Как указано нами выше, у североохотоморской горбуши хорошо выражена двухлетняя цикличность между урожайными и неурожайными поколениями. В последдепресссионный период, как правило, преобладающими по численности являются поколения нечётной линии лет. Исключение составляет горбуша Ольской группы рек, где в 1984 г. произошла первая смена доминант, и до 1999 г. по

численности преобладали генерации чётного ряда лет. Благодаря этому численность подходов горбуши двух основных районов североохотоморского участка побережья колебалась в противофазе: по нечётным годам обильными бывают подходы в реки Гижигинской губы, по чётному ряду лет — в реки Тауйской губы. В 2000–2001 гг. в реках Ольской группы произошла новая смена доминант, и преобладать по численности, как и на всём побережье, стали поколения нечётных лет.

При изучении динамики численности горбуши северного побережья Охотского моря выявляется довольно чёткая связь с циклами солнечной активности периодичностью в 11 и 22 года. Численность горбуши подвержена периодическим изменениям, которые обусловлены опосредованными связями: влиянием активности Солнца на состояние кормовой базы, широкомасштабную атмосферную циркуляцию, циклоническую активность, температуру воды и т. д. На рис. 34 продемонстрирована связь подъёмов численности горбуши с 11- и 22-летними циклами солнечной активности, обозначенной ломаной кривой. Одиннадцатилетние циклы (1944, 1953, 1963, 1975, 1987, 1997 гг.) приходятся на минимумы солнечной активности или предшествующие им периоды снижения солнечной радиации в пределах одного жизненного цикла горбуши. Хэйловские (22-летние) циклы (например, 1937, 1957, 1981, 2003 гг.) совпадают по фазе с её изменениями, т. е. пики численности горбуши совпадают с максимумами солнечной активности или отклоняются от них в пределах одного её жизненного цикла.

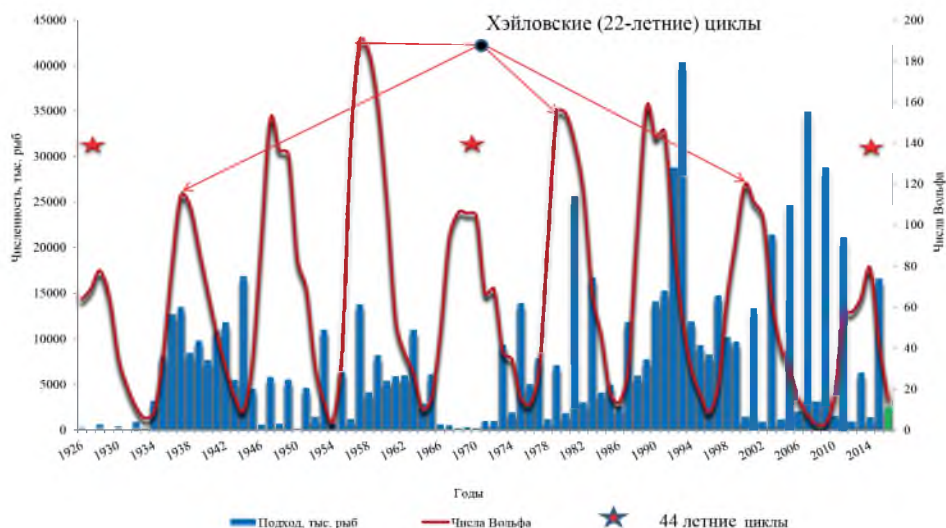


Рис. 34. Колебания численности североохотоморской горбуши и динамика активности Солнца

Нами установлено, что все периоды повышенной численности горбуши и их снижение на североохотоморском побережье в той или иной степени связаны с 11- и 22-летней циклической солнечной активностью.

Но следует обратить внимание и на проявление трёх других, более длительных периодов снижения численности горбуши на протяжении XX в. и в начале XXI в.

Согласно имеющимся трендам, североохотоморская горбуша на современном этапе прошла пик своей численности, и сейчас мы наблюдаем очередное снижение запасов, которое, по нашим оценкам, достигнет минимума к 2017–2019 гг. Тенденция снижения уровня подходов касается обоих рядов поколений. При этом можно рассчитывать, что уровень минимума запасов горбуши по нечётной линии лет не опустится ниже 6–8 млн рыб, если крайне серьёзно относиться к сохранению нерестовой части популяций. Численность поколения чётных лет уже находится в депрессивном состоянии с 2000 г. Не следует сбрасывать со счетов и вероятность обвального снижения численности горбуши, как это регулярно наблюдается после прохождения пиков, а следовательно, есть риск опять оказаться в ситуации депрессии запасов, схожей с концом шестидесятых годов, выход из которой будет крайне длительным. Тем более, что предстоящие годы приходятся на 44-летний цикл установленных периодов глубоких минимумов численности (1926–1930, 1966–1970, ожидаемый в 2017–2019 гг.), на фоне очередного ожидаемого пика солнечной активности.

Мы считаем вполне правомерным рассматривать оба периода крайне низких уловов горбуши как следствие влияния 44-летнего климатического тренда, имеющего высокую повторяемость в природе. Кроме того, В.Н. Купецкий (1969) убедительно доказал, что 44-летний цикл вносит большой вклад в колебания некоторых климатологических характеристик Дальнего Востока. Самым же существенным подтверждением нашей гипотезы является наличие в сводных данных по промыслу горбуши Охотского и Амурского районов снижения величин уловов в 1927–1930 гг. с полным запретом на добычу в 1929 г. (Уловы тихоокеанских лососей..., 1989).

Согласно выявленным на основе многолетних рядов наблюдений трендам естественных колебаний численности, в их многолетней динамике горбуша в Магаданской области на современном этапе находится в стадии прохождения очередного минимума своей численности. Сейчас наблюдаемое снижение её запасов связано, в основном, с неблагоприятными климатическими воздействиями

на их естественное воспроизводство (подобный тренд отмечается по всему Дальнему Востоку России).

После прохождения периода минимума численности этого лосося в Магаданской области следует ожидать очередного подъёма его численности с пиком в 2021–2025 гг.

Запасы горбуши распределяются весьма неравномерно по выявленным в Магаданской области районам промысла. Эта неравномерность распространяется на оба поколения этого лосося, нечётных и чётных лет жизни (рис. 35, 36).

На представленных графиках (рис. 35, 36) чётко видно, что наибольшие запасы горбуши Магаданской области сосредоточены в Гижигинской губе, а минимальные — в Ямской.

К сожалению, как нами неоднократно говорилось, основная масса лососей постоянно добывается в наиболее доступной Тауйской губе (повышенная концентрация населённых пунктов, развитая сеть дорог), а в отдалённой, с труднодоступными водотоками Гижигинской губе лососёвый промысел всё больше уменьшается. Это ведёт к подрыву запасов лососей в Тауйской губе.

Прогнозируемый пик численности горбуши северного побережья Охотского моря, к сожалению, из-за гипертрофированного браконьерского промысла, развившегося на реках Магаданской области в последние 10–15 лет из-за социальной неустроенности населения и потребительского отношения к рыбным запасам многих официальных пользователей, может вообще не состояться.



Рис. 35. Динамика численности магаданской горбуши поколений нечётного ряда лет по промысловым районам за 1993–2015 гг.

По нашим наблюдениям, во многих водоёмах Магаданского региона до нерестилищ доходит менее четверти зашедших на нерест самок, что создаёт дефицит производителей и искажает соотношение полов на нерестилищах. В случае продолжения такой практики не исключена возможность очередной глубочайшей депрессии численности вида в ближайшие годы. Как подчёркнуто выше, расчётные величины оптимального заполнения нерестилищ составляют: для Гижигинской губы — 4,9 млн, Ямской губы — 0,55 млн, Ольской группы рек — 2,35 млн, Тауйской группы рек — 1,15 млн.

**Паразитофауна горбуши.** Согласно многолетним работам В.В. Поспехова с соавторами (2014), у горбуши водоёмов материкового побережья Северного Охотоморья обнаружено 19 видов паразитов: 18 видов гельминтов и 1 вид паразитических раков. Гельминты представлены 5 видами цестод, 7 — трематод, 3 — нематод, 2 — скребней. Горбушу р. Тауй инвазируют 10 видов гельминтов, р. Яма — 13, р. Гижига — 15 видов. Во всех бассейнах у неё отмечены паразитические копеподы *Lepeophtherius salmonis*. На рисунке 37 показано количественное распределение у горбуши видов гельминтов по водоёмам. Гижигинская горбуша заражена 4 видами паразитов (цестоды *Proteocephalus* spp., *Tetrabothriidae* gen. sp. и трематоды *H. levinseni*, *Podocotyle* spp.), которые не выявлены у тауйской и ямской горбуши. Только последнюю инвазируют цестоды *D. olrikii* и трематоды *Derogenes varicus*, а тауйскую — цестоды *N. surmenicola*.

Общими и наиболее многочисленными паразитами горбуши всех трёх речных бассейнов являются шесть видов гельминтов:



Рис. 36. Динамика численности магаданской горбуши поколений четного ряда лет по промысловым районам за 1996–2016 гг.



*P. speciosum*, *B. crenatus*, *L. gibbosus*, *A. simplex*, *A. pacificus* и *B. coenoforme* (табл. 31). Самые высокие показатели экстенсивности заражения этими паразитами зарегистрированы у горбуши р. Яма

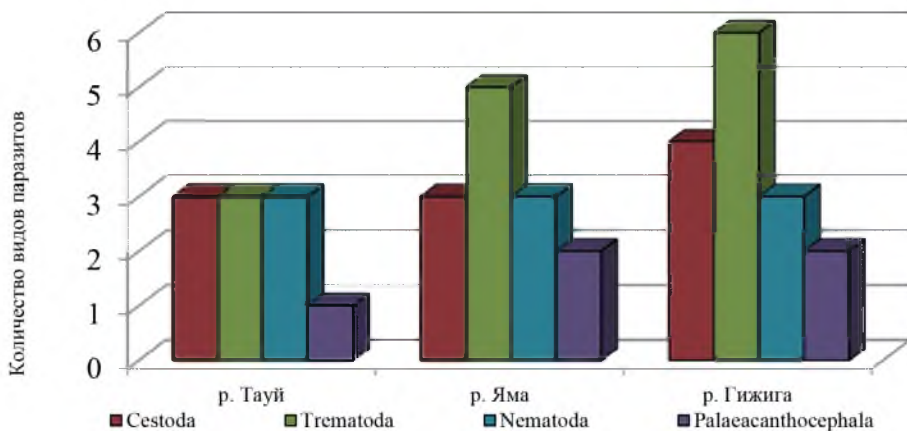


Рис. 37. Количественное распределение видов гельминтов горбуши в трёх крупнейших реках северной части материкового побережья Охотского моря

Таблица 31. Состав паразитов и параметры инвазии горбуши в трёх крупнейших реках северной части материкового побережья Охотского моря

Виды паразитов	Показатели заражённости								
	Р. Тайй n=29*			Р. Яма n=16			Р. Гижига n=17		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<b>CESTODA</b>									
<i>Diplocotile otrikii</i>	–	–	–	6,3	6	0,4	–	–	–
<i>Nybelinia surmenicola</i> , pl.	3,5	1	0,03	–	–	–	–	–	–
<i>Pelichnibothrium speciosum</i> , pl.	96,6	79–580	246,7	100,0	102–367	183,4	100,0	42–955	265,4
<i>Eubothrium crassum</i>	10,4	1–2	0,1	–	–	–	11,8	1; 1	0,1
<i>Eubothrium</i> spp., juv.	34,5	1–4	0,8	43,8	1–6	1,0	41,2	1–38	4,1
<i>Proteocephalus</i> spp., juv.	–	–	–	–	–	–	4,8	3	0,2
<i>Tetrabothriidae</i> gen. sp., pl.	–	–	–	–	–	–	23,5	1–50	3,4
<b>TREMATODA</b>									
<i>Bucephaloides iskaensis</i>	24,1	1–266	10,6	68,8	1–188	17,7	11,8	2; 7	0,5
<i>Pronoprymna petrowi</i>	–	–	–	43,8	1–13	2,1	52,9	1–49	5,3
<i>Deroqenes varicus</i>	–	–	–	6,3	1	0,1	–	–	–
<i>Hemiurus levinseni</i>	–	–	–	–	–	–	70,6	1–17	3,3
<i>Brachyphallus crenatus</i>	72,4	1–112	9,8	100,0	1–60	17,0	88,2	2–27	8,8
<i>Lecithaster gibbosus</i>	58,6	1–47	5,9	62,1	1–24	3,1	100,0	13–103	43,0
<i>Podocotyle</i> spp., juv.	–	–	–	–	–	–	11,8	1; 2	0,2
<b>NEMATODA</b>									
<i>Hysterothylacium qadi aduncum</i>	17,2	1–4	0,3	31,3	1–6	0,9	5,9	1	0,06
<i>Anisakis simplex</i> , l.	75,0 n=47	1–7	2,0	100,0 n=45	1–13	4,9	68,0 n=50	1–13	3,3
<i>Ascorophis pacificus</i>	93,1	1–261	30,1	93,8	15–500	153,0	94,1	3–121	15,9
<b>PALAEACANTHOCEPHALA</b>									
<i>Echinorhynchus qadi</i>	–	–	–	18,8	1–3	0,4	5,9	1	0,06
<i>Bolbosoma coenoforme</i> , juv.	75,7	1–16	5,3	87,5	1–21	5,9	100,0	1–8	2,7
<b>CRUSTACEA</b>									
<i>Lepeophtherius salmonis</i>	32,0 n=50	1–2	0,4	56,0 n=50	1–3	0,9	73,3 n=150	3–7	3,4

\* n – количество обследованных рыб

(62,1–100,0%). Кроме того, у неё отмечена достаточно высокая степень инвазии трематодами *B. iskaensis* (ЭИ = 68,8%; ИО = 17,7 экз.), а у гижигинской горбуши — трематодами *P. petrowi* (ЭИ = 52,9%; ИО = 5,3 экз.), *H. levinseni* (ЭИ = 70,6%; ИО = 3,3 экз.) и копеподами *L. salmonis* (ЭИ = 73,3%; ИО = 3,4 экз.) (рис. 35).

Кроме того, горбушу материкового побережья Охотского моря инвазируют цестоды *Proteocephalus* spp. и трематоды *Podocotyle* spp., не выявленные у других видов тихоокеанских лососей.

### 3.2.2. КЕТА *ONCORHYNCHUS KETA*

Кета является вторым по численности и промысловой значимости видом после горбуши в Магаданской области. Постоянные мониторинговые исследования этого вида начаты в 1954 г. в Охотском рыбопромысловом районе на базе Охотской ихтиологической лаборатории Магаданского отделения ТИНРО. На североохотоморском участке побережья изучение биологии, динамики численности и запасов кеты началось с 1959 г. с основанием института. Наибольший вклад в исследования кеты внесли такие учёные-пионеры, как В.Л. Костарев (1964а, б, 1967, 1970а, б, в, 1975, 1983) и В.К. Клоков (1970, 1973а, б, 1974, 1975, 1976).

**Распределение.** В Магаданской области кета является одним из самых распространённых видов тихоокеанских лососей и заходит для размножения во все основные реки североохотоморского побережья. Наибольшей численности достигает в крупных реках: Гижига, Наяхан, Вилига, Туманы, Яма, Тауй. Это обусловлено их большей экологической ёмкостью, значительным нерестовым фондом, более широким спектром гидрологических условий, удовлетворяющих видоспецифичным требованиям кеты. Указанные свойства этих нерестовых водоёмов обеспечивают более высокую выживаемость потомства и, соответственно, более высокие возвраты и биомассу подходов кеты. В пределах речных систем кета занимает в основном нерестилища нижнего и среднего течения, распределяясь дискретно, мозаичными пятнами, приуроченными, в соответствии с особенностями репродуктивной экологии, к определённым биотопам.

**Анадромная миграция.** В реки Магаданской области кета начинает заходить на нерест уже в первых числах июня, и её ход продолжается до конца сентября – начала октября. Продолжительность и динамика нерестовой миграции охотоморской кеты определяются наличием темпоральных группировок и их численностью. Например, благодаря относительно высокой численности ранней и позд-

ней форм, наиболее ранние и длительные массовые нерестовые подходы кеты отмечены в реках Тауйской губы.

В стадах кеты, воспроизводящихся севернее и южнее нерестового ареала тауйской кеты (пенжинском, гижигинском и ямском, а также охотском и удском), в подходах преобладают рыбы поздней формы. Однако в некоторых реках зал. Шелихова (Тахтояма, Иреть, Булун, Угулан и др., относящихся к нерестовому фонду ямского стада) преобладает группировка ранней кеты.

Сроки хода ранней и поздней форм темпорально разграничены. Мигранты («гонцы») кеты ранней формы мигрируют на нерест уже в начале июня, её устойчивые промысловые уловы отмечены с конца июня по конец июля, а массовый ход приходится на середину июля (с 8–10 по 15–20.07). Ход поздней формы кеты начинается в конце июля – начале августа, и её миграция в реки продолжается до середины сентября (10–15.09), в некоторые годы — до конца сентября – начала октября. Пик нерестового хода поздней кеты отмечен во второй половине августа (с 15 по 25.08).

Характерно, что у кеты нет перерыва между нерестовыми подходами обеих форм: конец хода ранней кеты перекрывается с началом хода поздней, а идентификацию группировок осуществляют по изменению интенсивности нерестового хода и биологической структуры.

В бассейнах нерестовых рек кета распределяется как в основном русле, так и в придаточной системе: в многочисленных рукавах и протоках основного русла, которыми изобилуют лососёвые реки охотоморского побережья, а также в притоках первого и второго порядков. Расчётные величины оптимального заполнения нерестилищ составляют: для Гижигинской губы — 0,66 млн, Ямской губы — 0,34 млн, Тауйской группы рек — 0,210 млн, Ольской группы рек — 0,062 млн особей.

**Биологическая характеристика.** Основу подходов североохотоморской кеты составляют рыбы в возрасте 3+ и 4+ лет. За последние десять лет (2007–2016 гг.) их доля в подходах составляла 29,6 и 55,7% соответственно. Среднемноголетние значения биологических показателей кеты: длина по Смитту — 64,5 см, средняя масса тела — 3,29 кг, средняя плодовитость — 2514 икр., доля самок — 49,8%, популяционная плодовитость — 1,603 млрд икр. (табл. 32, 33).

**Соотношение полов.** Соотношение полов у охотоморской кеты неодинаково в различных возрастных группах. У молодых рыб в возрасте 2+, как правило, преобладают самцы, у 6–7-леток — самки (табл. 34). В наиболее массовых возрастных группах 3+ и 4+ соотношение полов близкое к равному. В среднем по всем возрастным

группам несколько преобладают самки (50,1–52,8%). Соотношение полов меняется в течение анадромной миграции. В начале нерестового хода преобладают самцы (65–70%), к его середине соотношение самцов и самок выравнивается, а к концу миграции начинают доминировать самки (до 60–65%).

**Плодовитость.** Абсолютная плодовитость охотоморской кеты коррелирует с длиной тела (Клоков, 1975). Пределы варьирования плодовитости в основных популяциях составили 300–10 332 икр., средние величины — 2286–2764 икр. (табл. 33).

Кета ранней формы имеет большую плодовитость по сравнению с одноразмерными особями поздней кеты, что обусловлено меньшими размерами икринок (Медников и др., 1988). Размер икринок зависит от стадии зрелости их гонад. Показано, что кета, размножающаяся в реках большей протяжённости, имеет в устье менее

Таблица 32. Биологические показатели кеты основных рек Магаданской области

Река	Длина по Смитту, см	Масса тела, кг	Доля рыб в возрасте 3+, %
Гижига	62,0±0,19	3,50±0,036	67,0
	47–78	1,18–8,27	
Яма	63,6±0,20	3,86±0,043	47,5
	50–83	1,55–10,00	
Армань	61,9±0,25	3,42±0,048	79,7
	50–77	1,83–6,45	
Тауй (ранняя)	60,8±0,33	3,31±0,065	67,1
	51–74	1,87–6,40	
Тауй (поздняя)	63,3±0,23	3,89±0,049	67,1
	53–74	1,71–10,35	

Примечание: над чертой — среднее значение признака и ошибка средней, под чертой — его колебания

Таблица 33. Биологические показатели кеты в подходах 2007–2016 гг.

Показатель	Годы										Средне-многолетнее
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	
Длина по Смитту, см	64,6	64,5	65,1	65,8	65,0	62,5	64,0	64,9	64,6	64,6	64,5
Масса тела, кг	3,25	3,22	3,30	3,53	3,39	3,05	3,36	3,44	3,22	3,27	3,29
Плодовитость, икр.	2764	2502	2477	2538	2473	2353	2569	2286	2556	2472	2514
Доля самок, %	51,2	50,7	51,4	47,0	48,7	48,4	46,9	52,8	50,2	55,2	49,8
N, экз.	5472	4729	3491	3661	2712	4916	4352	2606	3092	908	35 939
Доля в подходах рыб в возрасте, %:											
3+	44,7	19,1	29,0	20,9	36,2	35,3	16,9	32,4	21,0	59,3	29,6
4+	45,1	72,0	45,4	45,9	49,9	58,0	67,9	46,1	69,1	34	55,7
Популяционная плодовитость, млрд икр.	2,474	2,661	1,317	1,046	0,952	1,028	0,963	1,459	2,736	0,762	1,603

Таблица 34. Доля самок в подходах кеты материкового побережья Охотского моря, %

Стадо	Возраст, лет						Средняя
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
Гижигинское	–	11,3	53,1	45,6	46,6	100	52,8
Ямское	–	28,4	49,7	51,0	51,8	61,5	50,1
Тауйское	100	43,3	54,0	52,1	49,3	45,5	52,3
Охотское	–	53,3	52,2	49,7	41,4	83,0	50,1

зрелую, более мелкую икру; и наоборот: в малые реки она подходит с более крупной, зрелой икрой.

**Упитанность, зрелость.** Средний коэффициент упитанности кеты во всех популяциях снижается от начала к концу хода с 1,80–1,42 до 1,66–1,30%, что, видимо, объясняется увеличением доли самок и самцов младших возрастных групп к концу нерестовой миграции (табл. 35).

В течение сезона упитанность колебалась от 0,76 до 2,61. Изучение этого признака за ряд лет показало, что он может меняться в более широких пределах — от 0,75 до 3,20 (табл. 35). Максимальной упитанностью выделяется поздняя кета рек Яма, Тауй, Кухтуй. У рыб юго-западной части побережья (реки Улья, Уда) упитанность снижается. Обычно упитанность самцов больше. В устье рек разница в коэффициентах упитанности между самцами и самками составляет 0,05–0,08%, на нерестилищах эти различия возрастают на порядок — до 0,6–0,8%.

Среднемноголетние величины коэффициента зрелости кеты исследованных популяций у самцов в приустьевых участках нерестовых рек варьируют от 7,07 до 8,04, у самок — от 12,64 до 17,12% (табл. 35). На нерестилищах коэффициент зрелости самцов ранней кеты снижается до 3,62, поздней — до 4,01%, за счёт трансформации клеток генеративной ткани семенников в сперму, а коэффициент зрелости самок возрастает в среднем до 16–21%, за счёт увеличения размера и массы икринок (табл. 35). Масса яичников отдельных самок на нерестилищах достигает 1200 г.

**Состояние запасов и промысел.** Во второй половине XX в. численность кеты материкового побережья Охотского моря колебалась в широких пределах: от нескольких десятков тысяч в годы депрессии (конец 1960-х – начало 1970-х) до 9 млн рыб в 2000-е гг.

Таблица 35. Физиологические показатели кеты материкового побережья Охотского моря

Река	Коэффициенты			
	зрелости, %		упитанности	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Наяхан	7,43±0,08	16,69±0,15	1,41±0,01	1,26±0,01
	2,96–13,91	6,28–29,01	1,05–1,74	0,92–1,90
Яма	8,04±0,08	17,12±0,17	1,46±0,01	1,29±0,01
	4,17–16,93	8,90–30,92	0,84–1,80	0,75–1,55
Ола	7,52±0,13	15,19±0,20	1,28±0,01	1,16±0,01
	2,24–13,73	5,01–27,44	0,97–2,08	0,83–1,64
Яна	7,78±0,10	12,64±0,17	1,40±0,01	1,28±0,01
	2,40–14,39	6,86–20,75	1,09–2,43	1,00–1,59
Тауй	7,07±0,07	13,47±0,13	1,45±0,02	1,27±0,02
	2,54–21,82	2,37–30,00	1,06–3,20	0,86–2,88
Кухтуй	7,56±0,09	13,68±0,17	1,55±0,01	1,40±0,01
	4,00–15,80	5,56–26,00	1,25–1,87	0,95–1,91

Основными факторами, определяющими запасы кеты, являются: эффективность воспроизводства, сопряжённая с воздействием на выживаемость потомства климатических условий как в пресных водах, так и в прибрежье; условия нагула в океане, определяющие уровень смертности (до 60–80%); влияние факультативных хищников пресных вод и морского прибрежья; пресс берегового и океанического промысла; браконьерский вылов, уровень пропуска производителей на нерестилища.

Представление о запасах охотоморской кеты могут дать сведения по вылову (табл. 36, рис. 38). Данные о вылове кеты на материковом побережье Охотского моря имеются более чем за 100 лет: с 1908 по 2016 гг. (Уловы тихоокеанских лососей., 1989; данные ФГУ «Охотскрыбвод», Охотского территориального управления Росрыболовства). Естественно, сведения о вылове не могут служить критерием, вполне адекватным оценке запасов, т. к. коэффициент изъятия — величина непостоянная, тем не менее объёмы вылова дают общее представление об уровне подходов лососей. В 1950–1960-е годы уровень промыслового изъятия охотоморской кеты колебался от 32 до 77%, приближаясь в среднем к 60% (Костарев, 1970в).

В динамике численности кеты материкового побережья Охотского моря можно выделить несколько периодов: первый — время высокой численности, второй — снижение запаса и депрессия численности, третий — рост и некоторое увеличение запаса, четвёртый — максимум численности за последепрессионный период. Затем наблюдался очередной спад уровня запасов, обусловленный общим снижением численности и мощным браконьерским прессом в 1990-е гг. Современный период состояния запасов характеризуется медленным ростом численности запасов.

Показателем выживаемости поколений кеты служит кратность естественного воспроизводства, определяемая как отношение численности потомства (поколения) к численности родительского стада (Леванидов, 1969). Среднемноголетний показатель кратности воспроизводства, рассчитанный для отдельных районов, составил: 1,81 — для популяций кеты Гижигинской губы, 1,59 — для Ямской губы, 1,56 — для Тауйской. В среднем для северо-восточного побережья кратность воспроизводства 27 поколений природных популяций кеты составила 1,61 при колебаниях от 0,31 до 4,4.

Показатель кратности воспроизводства имеет слабую обратную связь с численностью родителей (для северо-востока побережья  $r = -0,47$ ,  $P = 0,98$ ; для юго-запада  $r = -0,13$ ;  $P < 0,9$ ).

В целом для кеты материкового побережья Охотского моря характерно расширенное воспроизводство. Численность дочерних

поколений лишь в 7 из 27 случаев была ниже численности родителей для северо-восточного участка побережья и в 11 из 32 поколений — для Охотского района.

Таблица 36. Вылов и подходы кеты на материковом побережье Охотского моря в 1990–2013 гг.

Год	Североохотоморский район				Охотский район				Оба района			
	Вылов		Подход		Вылов		Подход		Вылов		Подход	
	тыс. рыб	тонн	тыс. рыб	тонн	тыс. рыб	тонн	тыс. рыб	тонн	тыс. рыб	тонн	тыс. рыб	тонн
1990	560	2141	2927	11 190	858	2949	2983	5910	1418	5090	5910	17100
1991	477	1798	2170	8180	892	3327	2887	5057	1369	5125	5057	13237
1992	504	1808	1632	5854	566	2154	1816	3448	1070	3962	3448	9302
1993	528	1864	1792	6326	1039	3678	2557	4349	1567	5542	4349	10675
1994	891	3385	1762	6694	1660	6044	4541	6303	2551	9429	6303	12997
1995	920	3104	2386	8050	1964	6973	4892	7278	2884	10077	7278	15328
1996	656	2635	1993	8005	1495	6279	5081	7074	2151	8914	7074	15079
1997	538	1889	906	3181	1556	5904	2677	3583	2094	7793	3583	6764
1998	446	1525	628	2147	2903	9985	4950	5578	3349	11510	5578	7725
1999	462	1418	682	2093	2015	6484	4480	5162	2477	7902	5162	7255
2000	427	1345	808	2545	1583	5759	4030	4838	2010	7104	4838	7383
2001	311	1073	1704	5879	700	2520	2700	4404	1011	3593	4404	10283
2002	323	1174	1005	3653	814	3093	5200	6205	1137	4267	6205	9858
2003	332	1240	1159	4329	1064	4149	4302	5461	1396	5389	5461	9790
2004	225	810	1253	4511	1276	4976	3460	4713	1501	5786	4713	9224
2005	352	1265	1610	5786	890	3204	4161	5771	1242	4469	5771	11557
2006	460	1578	2062	7073	1834	6969	5993	8055	2294	8547	8055	15128
2007	493	1613	2478	8107	2140	7918	5359	7837	2633	9531	7837	15944
2008	558	1790	2035	6532	1485	5346	3650	5685	2043	7136	5685	12217
2009	612	1973	1750	5642	2880	8928	7166	22214	3492	10901	8916	27855
2010	693	2434	1591	5588	4584	16824	5720	20992	5277	19258	7311	26580
2011	676	2090	1448	4475	1720	6364	2849	9601	2396	4854	4297	14076
2012	623	1876	1388	4164	1190	4010	2338	7879	1813	5886	3726	12043
2013	488	1615	1044	3456	1017	3529	2576	8907	1505	5144	3620	12363

Примечание. При составлении таблицы использованы данные по оценке пропусков производителей на нерест МагаданНИРО, статистика промысла и материалы путинных прогнозов (Лососи – 2000–2011)

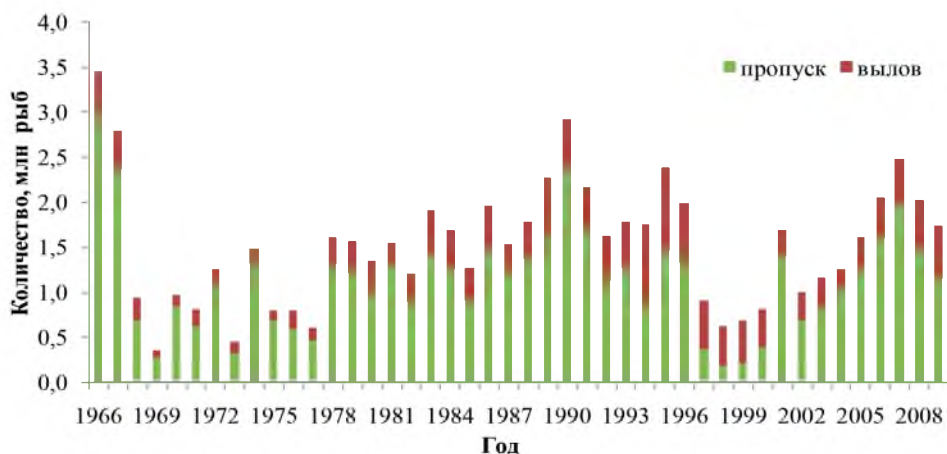


Рис. 38. Динамика подходов кеты на северном участке побережья Охотского моря (Магаданский регион)

Заметный подъём уровня запасов охотоморской кеты начался в 1980-е гг., когда была значительно снижена квота морского вылова лососей после введения в 1978 г. Россией 200-мильной экономической зоны. К 1983 г. морской вылов лососей был сокращён до 42 тыс. т, а в последующие годы — до 15 тыс. т. Параллельно с сокращением морского промысла происходило замещение относительной доли кеты в морских уловах с 60% в 1970-е до 24–30% в 1980-е гг. С 1992 г. океанический промысел азиатских лососей был прекращён, и с тех пор реализация квот, выделяемых иностранным государствам, осуществляется в рамках межправительственных соглашений в пределах исключительной экономической зоны России.

Подходы североохотоморской кеты достигли максимума за последнедепрессивный период в 1990 г. (2,9 млн рыб). В соответствии с этим, к середине 1990-х гг. её вылов в Магаданской области превысил 3 тыс. т. Затем стали уменьшаться как подходы, так и доля участия Магаданского региона в воспроизводстве кеты материкового побережья. Наименьшего уровня подходы охотоморской кеты достигли в конце 1990-х гг. (1998–1999 гг. — 0,6 млн рыб), а её доля в общем береговом вылове дальневосточной кеты снизилась до 13% (табл. 37).

Главными факторами, обусловившими уменьшение её запасов, явились интенсивный морской промысел на путях преднерестовых миграций (согласно экспертной оценке, морской вылов кеты материкового побережья Охотского моря в 1990-е гг. достигал 40%) и чрезмерный пресс берегового промысла, значительную долю которого составлял нелегальный лов в реках и на нерестилищах. В 1990-е гг. суммарное изъятие официального и браконьерского вылова в некоторых реках достигало 80–90%. Такое снижение запасов было сопряжено с резким усилением берегового браконьерского лова, обусловленного социальной неустроенностью населения в период перехода страны к рыночным отношениям в первой половине 1990-х гг. При этом широко практиковалась сортировка рыб по половому признаку с изъятием самок из уловов, в результате чего искажалось соотношение полов на нерестилищах, и это негативно влияло на уровень и эффективность естественного воспроизводства стад. Опустошённые нерестилища, естественно, не мог-

Таблица 37. Доля (%) кеты материкового побережья в общем береговом вылове дальневосточной кеты (1) и доля кеты в общем вылове лососей в море (2)

Вылов	Годы														
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
1	19,9	21,7	19,2	32,7	51,7	62,2	62,8	43,2	48,1	33,8	24,9	14,6	13,4	20,3	25,0
2	-	-	32,5	47,1	75,1	60,5	57,0	48,7	63,5	52,6	66,7	55,8	45,9	33,6	35,9



ли обеспечить высоких возвратов, т. к. запасы североохотоморской кеты определяются состоянием её природных популяций. Пропуск производителей на нерест сократился в несколько раз.

Исторически на материковом побережье Охотского моря существуют два основных промысловых района: Североохотоморский (участок побережья к северо-востоку от п-ова Лисянского до п-ова Тайгонос включительно) и Охотский (участок побережья к юго-западу от п-ова Лисянского, до Аяна включительно). На протяжении 1970–1980 гг. доля кеты в воспроизводстве и промысле обоих районов была примерно равной. Доля популяций североохотоморской кеты составляла в среднем 50,8%, кеты Охотского района — 49,2% запаса.

В начале 1990-х гг. мягкие многоснежные зимы и череда тёплых в гидрологическом отношении лет (1993–1997) способствовали хорошей выживаемости и более высоким подходам кеты в Охотский район. К 1994 г. её подходы в Охотский район составляли уже более 70%, а к 1998–2000 гг. возросли до 86–88% запаса всего побережья (табл. 36), что в абсолютном выражении составляло до 5–5,2 млн рыб. Затем, с 2001 г., численность подходов стала снижаться, и вылов уменьшился с 10 тыс. т (1998 г.) до 2,5–3,1 тыс. т в 2001–2002 гг. К 2006–2007 гг. вылов снова увеличился до 7–7,9 тыс. т. С увеличением запасов в Североохотоморском промысловом районе общий подход кеты достиг 8,9 млн рыб, а вылов — 10,9 тыс. т (рис. 39).

Доля кеты материкового побережья Охотского моря в её общем береговом вылове также изменялась, что было обусловлено разным уровнем её запасов в отдельных лососёвых регионах (табл. 37). Роль охотоморской кеты в уловах дальневосточной кеты возросла в 1994–1998 гг. Это, очевидно, было обусловлено ростом подходов кеты в Охотский район и снижением значения в подходах и воспроизводстве кеты Восточной и Западной Камчатки. Подходы кеты на обоих побережьях Камчатки увеличились с 1999 г., что, по-видимому, было сопряжено со снижением объёмов её вылова в море, усилением контроля за дрейфтерным промыслом в северо-западной части Тихого океана и ростом запасов сахалинской и южнокурильской кеты за счёт искусственного воспроизводства. В соответствии с возросшими подходами увеличились и выловы камчатской кеты: с 3–4 до 26 тыс. т, сахалинской и амурской — до 20 тыс. т. На фоне роста запасов камчатской, амурской и сахалинско-курильской кеты произошло снижение удельного веса охотоморской кеты в её общем запасе Дальнего Востока (табл. 37). В целом, среднесноголетняя доля вылова кеты материкового побережья в её общем береговом вылове за этот промежуток составила 32,9%.

В отношении вылова кеты дрифтерными судами при выполнении научно-исследовательских работ и промысла по межправительственным соглашениям с Японией в российской исключительной экономической зоне можно сказать, что она является доминирующим видом, составляя в среднем 52% от общего вылова всех видов лососей.

Несмотря на некоторое увеличение численности нерестовых подходов кеты, её запасы ещё далеки от оптимальных, поэтому в целях сохранения тенденции роста численности возвратов предусмотрен щадящий режим использования этого вида. В Охотском районе и реках зал. Шелихова промысловое изъятие кеты рекомендовано в зависимости от урожайности возвращающихся на нерест поколений с учётом обязательного пропуска на нерест оптимума производителей. Для североохотоморского участка побережья (Магаданская область) минимально необходимый уровень пропуска производителей кеты на нерестилища составляет 1,3–1,4 млн рыб. Фактическое изъятие промыслом кеты за последнее десятилетие XX в. составило на северном побережье в среднем 25,5%. Меньшее промысловое изъятие кеты на северо-восточном участке побережья объясняется действием многолетнего запрета на промышленный лов кеты в реках Тауйской губы в 1970–1980 гг.

Во втором пятилетии XXI в. возвраты кеты тауйского, ямского и гижигинского стад в реки отмечаются в количествах, близких к 2–2,5 млн рыб. Это позволяет осуществлять необходимый минимум пропуска производителей на нерест и обеспечивать обяза-

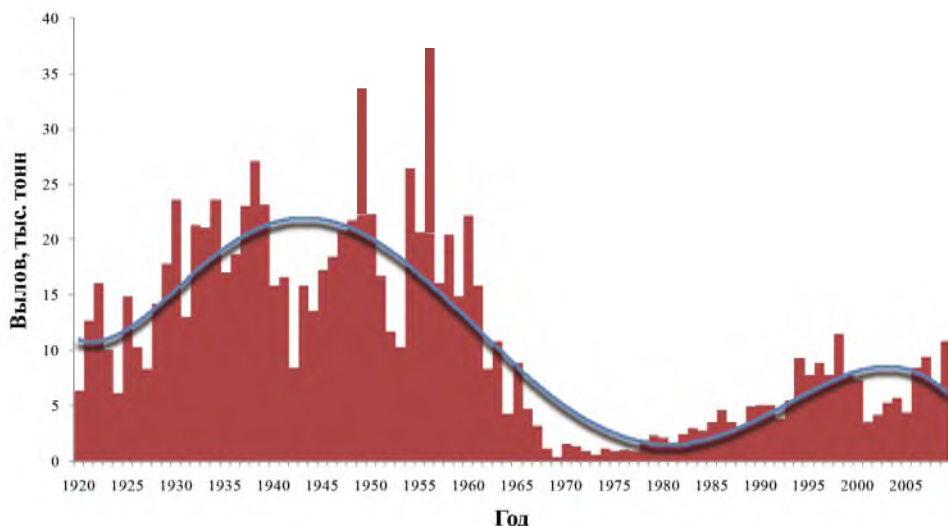


Рис. 39. Динамика вылова кеты на материковом побережье Охотского моря (1920–2009 гг.)

тельные категории лова (коренных малочисленных народов Севера, научно-исследовательский, спортивно-лицензионный и лов для нужд искусственного воспроизводства).

Оценка роли внутривидовых форм кеты в обеспечении промысла позволила предположить, что по-видимому, нерестилища ключевого типа не могли вместить многочисленные нерестовые подходы кеты 1950-х гг., ориентировочная величина которых, вычисленная по уловам, достигала 15–17 млн рыб. Из них 10–12 млн рыб подходили к рекам Охотского района (Клоков, 1970; Костарев, 1970в). Ретроспективный анализ изменений численности и основных показателей биологической структуры охотоморской кеты подтверждает, что до 1960-х гг. основу подходов составляла ранняя кета, воспроизводившаяся на русловых нерестилищах. Лососёвый промысел на охотоморском побережье в 1940–1950-е гг. базировался в основном на запасах ранней кеты. Об этом косвенно свидетельствует сходный тип динамики численности горбуши и кеты Охотского района в 1945–1955 гг. (Костарев, 1970б). Для кеты этого периода характерно чередование поколений урожайных нечётных и неурожайных чётных лет (Костарев, 1964а). В 40–50-е гг. XX в. в нерестовых подходах преобладала более мелкая кета с биологическими показателями, характерными для ранней формы. Так, средняя масса охотской кеты в годы массовых подходов 1950–1959 гг. составила 3,25, в последнедепресссионный период 1971–1984 гг. — 4,09 кг. На рисунке 40 приведено распределение средней массы североохотоморской кеты за последние 45–50 лет для отдельных стад.

Хорошо заметно общее снижение средней массы кеты в 1940–1950-е гг., когда её численность была наибольшей. Особенно наглядно это прослеживается на кете охотского стада, для остальных стад из-за отсутствия данных имеется чётко выраженная тенденция к снижению средней массы в 1950-е гг. и к середине 1990-х (рис. 40). Увеличение средней массы рыб отмечено в период депрессии (1960–1970-е гг.), когда численность ранней кеты сократилась почти на два порядка, и её запасы поддерживались в основном за счёт более крупной поздней формы. Очередное снижение средней массы отмечено в 1980–1990-е гг. в период общего подъёма численности лососей в Северной Пацифике и возрастания доли ранней формы в подходах североохотоморской кеты к середине 1990-х гг.

Наличие ранней и поздней кеты подтверждается как в реках юго-западного участка побережья (Костарев, 1970в) (охотское и удское локальные стада), так и в его северо-восточной части (тауйское и ямское локальные стада). Ранняя охотоморская кета, как горбуша и летняя амурская кета, размножается в русловой части рек, где

икра инкубируется в аллювиальном потоке, и в связи с этим она в большей степени, чем поздняя форма, подвержена негативному влиянию климатических условий. Абиотические условия выступают в качестве основного фактора, определяющего её численность. Резкое сокращение запасов кеты в Охотском рыбопромысловом районе после нескольких неблагоприятных для воспроизводства зим (промерзание и обсыхание русловых нерестилищ) (Костарев, 1964б, 1970б) свидетельствует о том, что численность ранней кеты, как и горбуши, может значительно флуктуировать под воздействием факторов среды. Поскольку нерестовый фонд ранней кеты гораздо обширнее, чем её поздней формы, то при стечении благоприятных обстоятельств (оптимальное заполнение нерестилищ, мягкие многоснежные зимы, высокая водность рек, хорошая выживаемость в море) её численность может нарастать по горбушевому типу. То есть ранняя экоформа кеты является более перспективной для восстановления численности вида в Магаданском регионе методами искусственного воспроизводства. В связи с этим на материковом побережье Охотского моря необходимо уделять больше внимания искусственному воспроизводству именно ранней кеты.

Такие подъёмы и спады численности обусловлены долгопериодными циклами изменения глобальных геофизических и климатических характеристик, так называемых «режимных сдвигов». Циклические изменения таких факторов, как типы широкомасштабной атмосферной циркуляции, состояние Алеутского минимума и Сибирского максимума атмосферного давления, скорость вращения Земли, температура поверхности океана, определяют

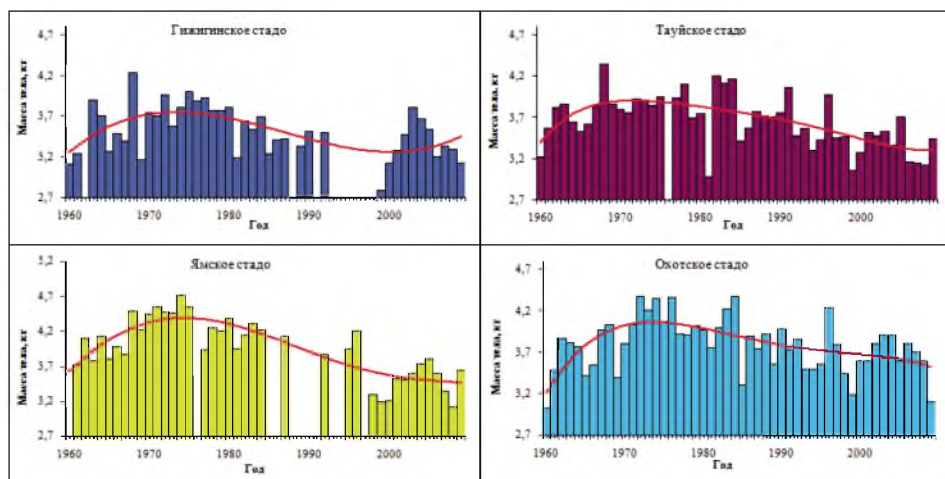


Рис. 40. Динамика средней массы тела некоторых стад кеты материкового побережья Охотского моря

климато-океанологическую обстановку в районах основного нагула лососей в Северо-Западной Пацифике. Конкретные изменения климато-океанологической обстановки, происходящие с середины 1980-х гг. по настоящее время, заключаются в развитии гидрологических процессов в северо-западной части Тихого океана по холодному типу. Под воздействием долгопериодных изменений ветрового режима, температуры и течений происходит изменение общей продуктивности океанических и морских экосистем. На современном этапе изменение развития биологических циклов экосистемы северо-западной части Тихого океана, очевидно, привело к сукцессионным процессам в планктонных сообществах, что отразилось и на состоянии кормовой базы лососей. В дальневосточных морях в 1990-е гг. отмечено повышение доли хищного планктона и снижение доли мирного, что привело к существенному ухудшению обеспеченности рыб пищей. В настоящее время биомасса хищного планктона находится на среднем уровне, что свидетельствует об улучшении условий нагула лососей.

Одним из важных факторов, оказывающих влияние на состояние запасов и воспроизводительный потенциал популяций охотоморской кеты, в настоящее время является состояние нерестовых водоёмов.

До недавнего времени по долинам ряда основных лососёвых рек региона велась интенсивная вырубка леса, что вызывало снижение расходов воды в весеннее время (наиболее уязвимый период в раннем онтогенезе лососей). Кроме того, в бассейнах нерестовых рек проводятся изыскания с целью оценки запасов и передачи в промышленную разработку золоторудных и серебряных месторождений. Планируется добыча бурых углей и разработка месторождений нефти на Магаданском шельфе. Масштабное развёртывание указанных работ неизбежно приведет к значительному сокращению площади и заиливанию нерестилищ кеты в рассматриваемом районе. Нефтеразработки планируется проводить в местах весеннего нагула сеголеток лососей, через этот же район пролегают миграционные пути взрослых лососей, идущих на нерест в реки побережья. В связи с этим нельзя исключить в будущем негативного воздействия выброса токсичных буровых растворов и разливов сырой нефти на формирующиеся поколения лососей и реализацию механизма хоминга у рекрутов.

В интересах сохранения естественных мест нереста тихоокеанских лососей считаем недопустимой любую хозяйственную деятельность, нарушающую целостность экосистем лососёвых водоёмов: вырубку леса по долинам рек, окультуривание пойменных

земель, разработку полезных ископаемых, прокладку коммуникаций и т. д. Практика проведения так называемых компенсационных мероприятий в качестве платы за причинённый ущерб лесососёвому хозяйству малоэффективна и не в состоянии возместить утрату продуктивности природных популяций.

## 4. СЕМЕЙСТВО ТРЕСКОВЫЕ GADIDAE

### 4.1. ПРИБРЕЖНЫЙ МИНТАЙ *THERAGRA CHALCOGRAMMA* В ГРАНИЦАХ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Современный судовой промысел морских рыб в прибрежной (12-мильной) зоне Магаданской области имеет следующую доле-вую структуру: траловый промысел минтая *Theragra chalcogramma*, камбал *Pleuronectidae*, трески *Gadus microcephalus* составляет 90%; ярусный лов трески, камбал, бычков *Cottidae*, *Gobiidae* и белоко-рого палтуса *Hippoglossus hippoglossus* — 10%. Для рационального промыслового использования запасов минтая в прибрежной зоне основной задачей отраслевой рыбохозяйственной науки является достоверная оценка общего и нерестового запасов, прогноз про-мыслового запаса и общего допустимого улова (ОДУ) в пределах прибрежной зоны. В настоящее время доля квот минтая в террито-риальном море и внутренних морских водах в пределах Магадан-ской области составляет лишь 1,8% от ОДУ в Северо-Охотоморской промысловой подзоне. Однако вполне возможно, что эта величина может быть изменена на основе анализа новых данных о состоянии запасов минтая в пределах прибрежной зоны.

Освоение недоиспользуемых в настоящее время рыбных ресур-сов прибрежного комплекса необходимо для решения социальных и экономических задач Дальневосточного региона. Традиционно районы промысла минтая в прибрежной зоне Магаданской области занимают довольно значительную акваторию, но наиболее круп-ные скопления минтая наблюдаются у о-ова Завьялова и на участке от м. Алевина до м. Бабушкина (рис. 41).

Нами проанализированы биологические показатели минтая из уловов в прибрежной зоне Магаданской области и исключитель-ной экономической зоне (ИЭЗ) России, полученные наблюдателя-ми МагаданНИРО. Для этого использованы материалы, собранные

при проведении работ на НИС «Зодиак» в 2001 г., СТР «Селихино» в 2005 г., СРТМ «Си Хантер» в 2010 г. и СРТМ «Аскур» в 2012 г. Материалы по минтаю в ИЭЗ собирали в эти же годы на НИС «Профессор Кагановский», НИС «ТИНРО», МФТ «Морской Волк», РТМК-С «Майронис», БМРТ «ОТОЛ», БМРТ «Сиглан», РТМС «Простор» (табл. 38). Кроме того, использованы многолетние данные, собранные с 1970-х гг. и опубликованные В.А. Вышегородцевым (1986).

Сбор и обработку ихтиологических материалов проводили, руководствуясь общепринятыми рекомендациями (Правдин, 1966), с помощью статистических программ для персонального компью-

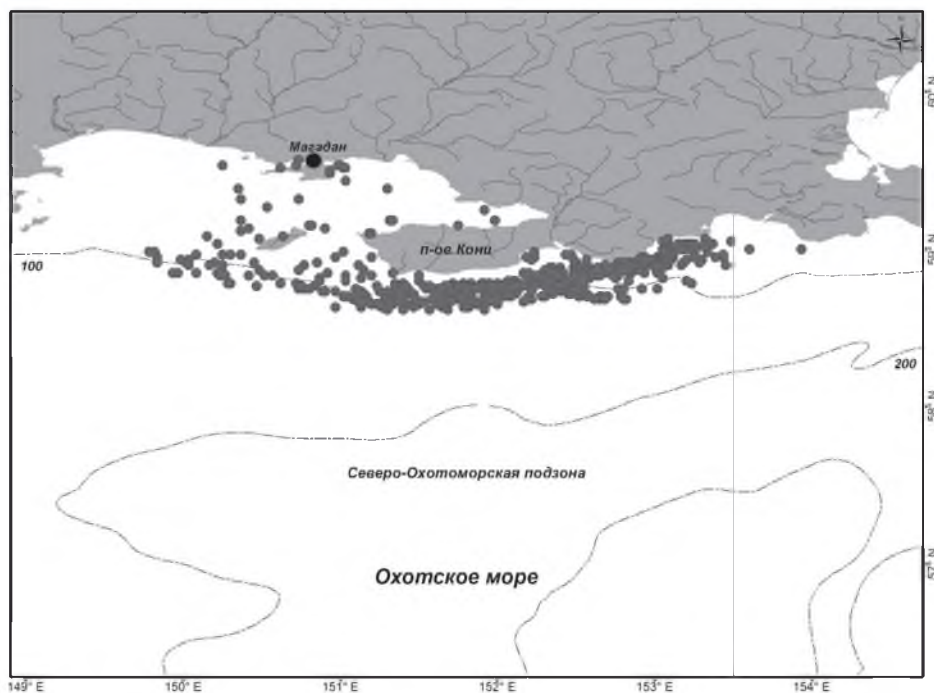


Рис. 41. Районы промысла минтая в прибрежной зоне Магаданской области

Таблица 38. Данные о работе флота в прибрежном районе Магаданской области в разные периоды исследований

Источник данных, год	Улов на траление, т (среднее)	Вылов в сутки, т (среднее)	Глубина, м
По В.А. Вышегородцеву, 1970–1986	8,0	–	80–190
СТР «Селихино», 2005	5,5	5,6	50–110
СРТМ «Си Хантер», СТР «Кирово», 2009	22,7	40,3	45–90
СРТМ «Си Хантер», СТР «Лангери», 2010	25,0	70,0	65–105
СРТМ «Си Хантер», СРТМ «Аскур», 2012	27,0	54,1	70–105



тера. Улов каждого трала взвешивали, разбирали по видам, затем брали репрезентативную выборку для полного биологического анализа, а также делали массовые промеры со вскрытием. При невозможности проанализировать улов полностью, анализировали навеску, а результаты экстраполировали на весь улов.

По многолетним данным, с 1970 по 1986 гг. улов на 1 траление на изобатах 80–190 м в прибрежной зоне составлял в среднем 8 т (Вышегородцев, 1986). В 2005 г. СТР «Селихино», работая на изобатах от 50 до 100 м, вылавливал в среднем 5,5 т на траление. В 2009 г. промыслом минтая в прибрежной зоне Магаданской области занималось два судна — СРТМ «Си Хантер» и СТР «Кирово». Траления вели на изобатах от 45 до 90 м. Средний улов на траление составил 22,7 т. В 2010 г. на промысле прибрежного минтая также работали два судна — СРТМ-К «Си Хантер» и СТР «Лангери». Улов на траление в среднем достиг 25 т на изобатах от 65 до 105 м. Всего было освоено 5604,4 т. В 2012 г. в том же районе на промысле минтая пелагическими тралами работало два судна — СРТМ «Си Хантер» и СРТМ «Аскур». Размах глубин составил 70–105 м, а вылов на траление — 27 т (табл. 38).

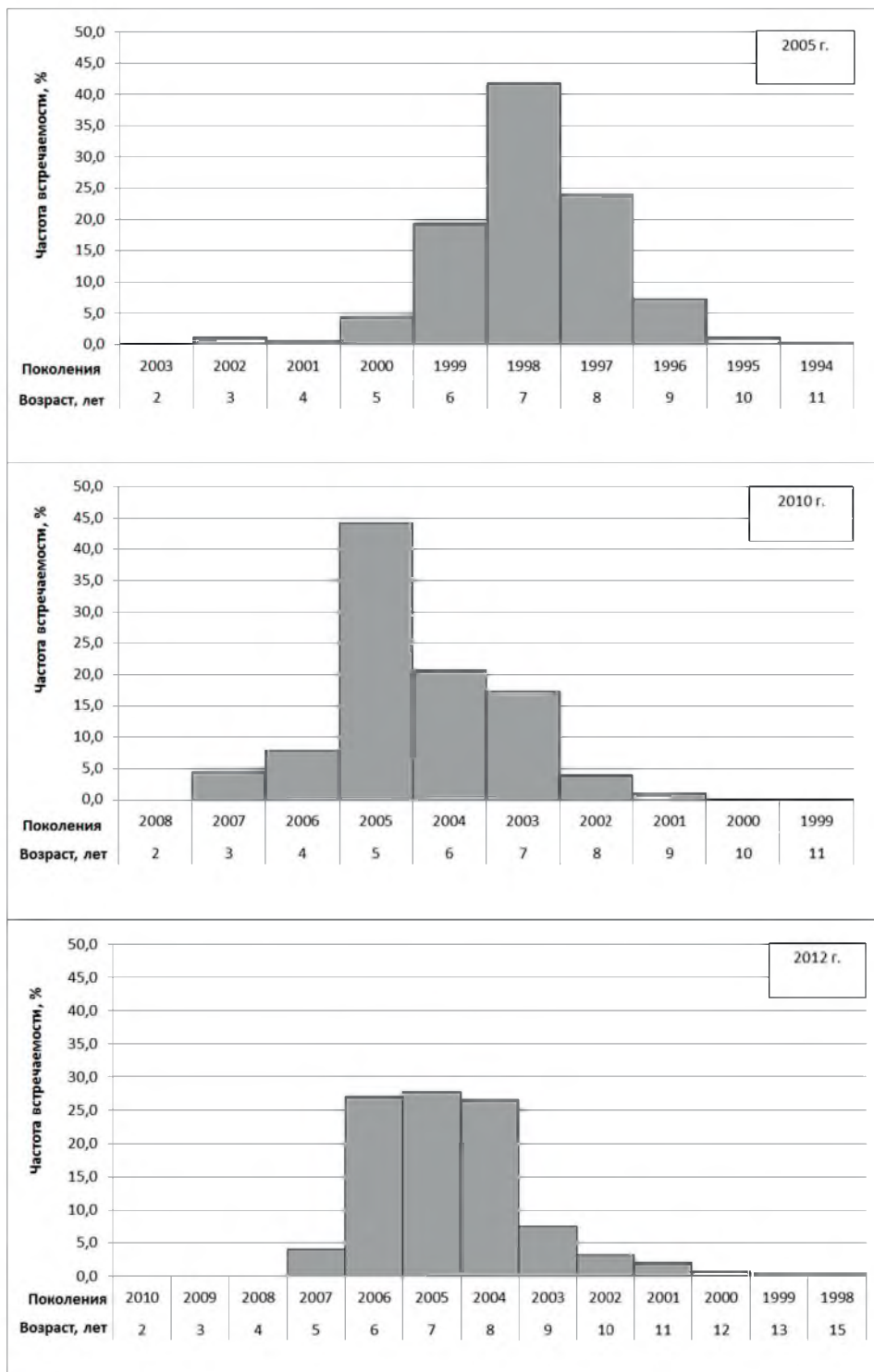
Так как в основе всех расчётов ОДУ лежат знание ежегодной размерно-возрастной структуры облавливаемой популяции и её прогноз на год ведения промысла, остановимся на размерных и возрастных показателях минтая, полученных по нашим данным (рис. 42).

Диаграмма возрастного состава минтая, выловленного в 2005 г. донным тралом, демонстрирует тенденцию к увеличению возраста по сравнению с таковым, добытым пелагическим тралом в 2010 г. При выполнении съёмки в 2012 г. пелагическим тралом облавливали нижние горизонты, что также отразилось на структуре диаграммы. Опыт многолетних наблюдений за промыслом минтая показывает, что аналогичные тенденции наблюдаются и в 200-мильной исключительной экономической зоне — при добыче более крупного минтая, обитающего ближе ко дну, пелагический трал зачастую притапливается.

Сравнительные графики распределения исследованных особей минтая в ИЭЗ и прибрежной зоне Магаданской области по длине тела по Смитту подтверждают это заключение (рис. 43).

Например, данные, полученные при работе СТР «Селихино» в 2005 г., указывают на довольно высокие показатели средней длины прибрежного минтая — в среднем 45,3 см. Исследования во время прибрежного промысла минтая в 2010 г. на СРТМ «Си Хантер» свидетельствуют, наоборот, о меньшей средней длине тела (36,5 см),

Рис. 42. Возрастной состав минтая в прибрежной зоне Магаданской области в разные годы



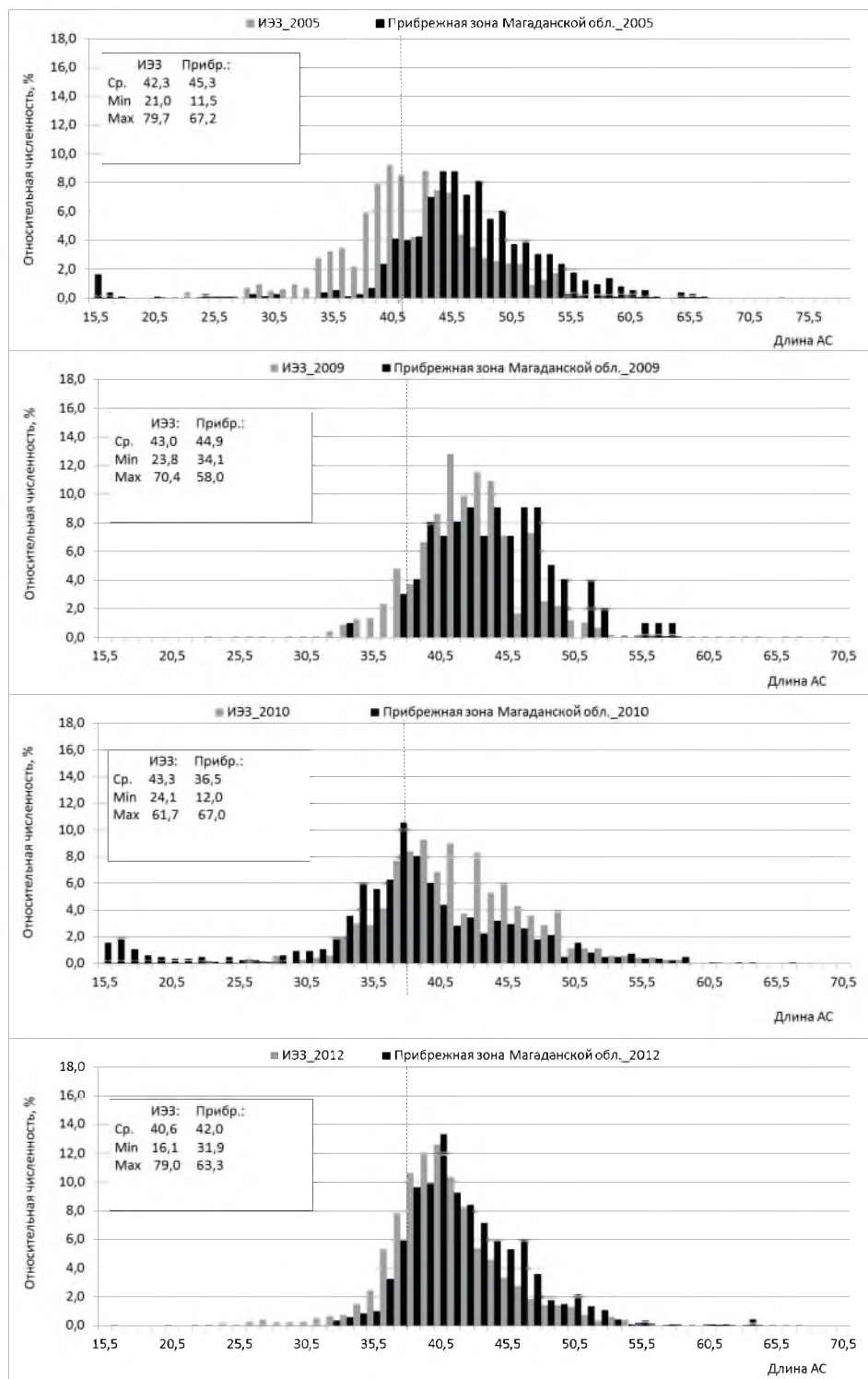


Рис. 45. Размерный состав минтая в ИЗЗ и прибрежной зоне Магаданской области в разные годы (пунктирной вертикальной чертой обозначена граница особой промысловой меры)

и, как следствие, большая доля особей имеет непромысловый размер. Очевидно, это связано с различиями в используемых орудиях лова: СТР «Селихино» в 2005 г. при работе в прибрежной зоне Магаданской области был оборудован донным тралом с жёстким грунтропом, в то время как СРТМ «Си Хантер» в 2010 г. работал пелагическим тралом. Результаты съёмки на СРТМ «Аскур» в 2012 г., когда пелагическим тралом облавливали нижние горизонты, также показали большую среднюю длину тела (42,0 см), чем полученную классическим пелагическим тралом.

Сравнение размерного состава особей минтая, выловленных в 2005 г. при работе СТР «Селихино» донным тралом и в 2010 г. СРТМ «Си Хантер» — пелагическим, показывает, что при работе донным тралом размерный состав особей минтая значительно отличается в сторону увеличения, по сравнению с уловами при работе пелагическим тралом, что логично дополняет данные, полученные при сравнении возрастных структур уловов в течение этих рейсов. Доля особей непромыслового размера в уловах донным тралом, соответственно, значительно ниже.

По нашему мнению, это связано с особенностями питания минтая разных размерно-возрастных групп: более крупные особи держатся у дна, в то время как особи меньших размеров и возраста тяготеют к пелагиали, т. е. нектонному типу питания в толще воды либо ближе к поверхности. Молодь минтая питается планктоном, в основном эвфаузидами *Euphasiidae*, которые в тёмное время суток поднимаются в верхние слои воды, а днём рассеиваются по всей её толще.

При исследовании закономерностей распределения и размерного состава минтая была установлена зависимость размерного ряда рыб, а также доли неполовозрелых особей, от района промысла. На этом основании проведённые за многолетний период исследования позволяют разделить скопления прибрежного минтая на две пространственные группировки — западную и восточную, чётко различающиеся по размерному составу. В качестве иллюстрации на рисунке 44 приведены точки станций (тралений), выполненных в ходе научных съёмок, а на рисунке 45 — графики размерных рядов минтая из выделенных двух подрайонов, условно названных западным и восточным. При построении последнего графика использовали всю совокупность материалов по длине тела минтая, полученную за многолетний период исследований.

Результаты показывают (рис. 45), что размерный ряд минтая, выловленного в западном подрайоне, значительно смещён в сторону увеличения длины тела по сравнению с минтаем, выловленным

в восточном подрайоне. Последнее свидетельствует о большей перспективности работы в западном подрайоне прибрежной зоны Магаданской области. В восточной части присутствует нагуливающаяся молодь минтая, поэтому считаем целесообразным во избежание вылова минтая непромыслового размера проводить основной промысел в западном подрайоне. Для добычи крупноразмерного минтая, который держится в придонных горизонтах, можно ис-

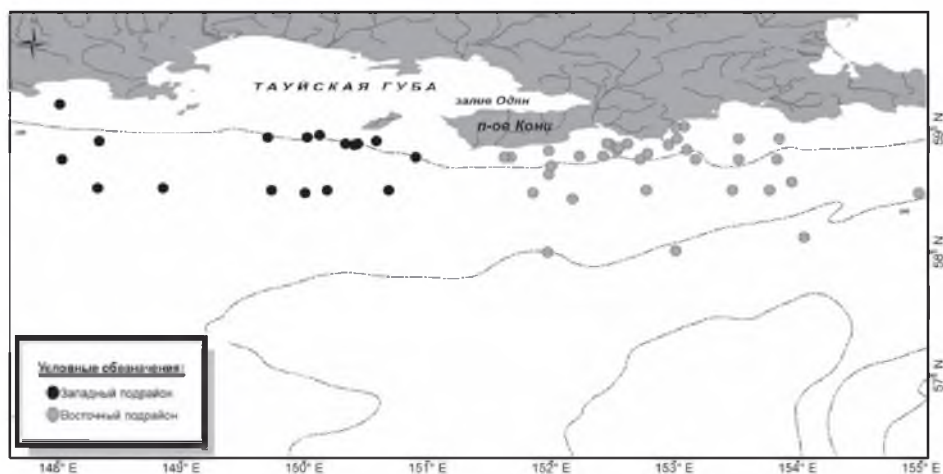


Рис. 44. Схема станций (тралений) в ходе научных съёмок 2001, 2005 и 2012 гг.

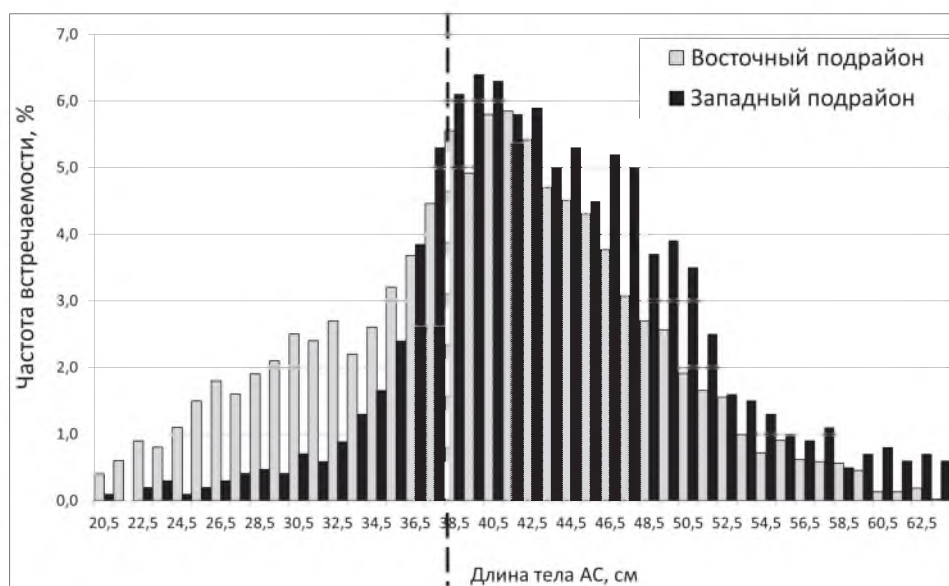


Рис. 45. Размерные ряды минтая в разных подрайонах прибрежной зоны Магаданской области за многолетний период (обозначения как на рис. 43)

пользовать снюрреводы, как это практикуется в прибрежной зоне Камчатки (Датский, 2004).

Таким образом, можно заключить, что минтай, добываемый в прибрежной зоне, характеризуется присутствием как мелкоразмерных, так и крупноразмерных особей. Это согласуется с данными литературы о качественных показателях минтая из прибрежных районов других областей российского Дальнего Востока (Вышегородцев, 1986; Датский, 2004). Меньшая средняя длина тела минтая в уловах пелагическим тралом обусловлена большой долей особей непромыслового размера, что свидетельствует о необходимости использования орудий лова с более высокой селективностью — снюрреводов или специально оборудованных донных тралов, это позволит минимизировать в уловах долю неполовозрелых особей и добывать рыбу в основном промыслового размера.

По биологическим показателям минтая в уловах в прибрежной зоне Магаданской области чётко выделяются два подрайона — западный и восточный. В западном подрайоне средняя длина особи минтая составляет 43,0 см, а доля особей непромыслового размера не превышает 18,5%, в то время как в восточном подрайоне эти показатели составляют соответственно 34,3 см и 76,2%.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными объектами рыбного промысла в северной части Охотского моря являются минтай, охотская и гижигинско-камчатская сельди, тихоокеанские лососи. Эти объекты составляют более 90% в вылове водных биологических ресурсов, контролируемых МагаданНИРО.

Гижигинско-камчатская сельдь распространена в северо-восточной и восточной частях Охотского моря. По данным за 1978–2016 гг., нерестовая гижигинско-камчатская сельдь представлена рыбами длиной тела 16–37 см, массой 35–585 г и возрастом 3–16 полных лет. Доля самок в среднем составляет 50,7%. Состояние запасов гижигинско-камчатской сельди в рассматриваемый период (1978–2016 гг.) прошло через ряд этапов: период депрессии популяции (1974–1987 гг.), восстановления запасов (1988–1997 гг.), роста (с 1998 г. по настоящее время).

Освоение запасов гижигинско-камчатской сельди проходило в пять этапов.

- 1) Береговой лов нерестовой сельди (с середины 1920-х гг. до 1954 г.), при среднем вылове в год 8,1 тыс. т.
- 2) Развитие морского промысла (с 1955 г. до начала 1970-х гг.), при среднем вылове 45,5 тыс. т.
- 3) Годы депрессии (с 1974 по 1987 гг.); при этом промысел сельди был запрещён, её лов вёлся только в Гижигинской губе в период нереста в режиме контрольного лова, средний вылов 1,6 тыс. т.
- 4) Отмена запрета на промысел сельди, но специализированного лова нагульной сельди в море почти нет (с 1988 г. до 2011 г.), средний вылов 11,3 тыс. т.
- 5) Резкое увеличение изъятия ввиду перевода гижигинско-камчатской сельди в категорию видов, освоение которых проис-

ходит в режиме рекомендуемого вылова (с 2012 г. по настоящее время), при этом её вылов в основном осуществляется в весенний период (март–апрель) на путях преднерестовых миграций, при среднегодовом вылове 50,6 тыс. т.

С целью обеспечения рациональной эксплуатации промыслового запаса популяции гижигинско-камчатской сельди следует возобновить активный морской промысел в осенний период и береговой промысел в районах нерестовых подходов путём применения авиации для поиска промысловых скоплений и наведения на них судов с активными орудиями лова. Необходимо восстановление инфраструктуры береговых перерабатывающих предприятий, организация глубокой переработки сырца с целью выпуска продукции, пользующейся повышенным спросом.

Охотская сельдь, наиболее многочисленная из всех популяций тихоокеанской сельди, распространена в северной части Охотского моря от зал. Бабушкина до Удской губы. В пределах Магаданской области она встречается вплоть до зал. Ушки. Основные нерестилища охотской сельди в пределах Магаданской области расположены в Тауйской губе. По данным 2011–2014 гг., в Тауйской губе нерестовая охотская сельдь была представлена рыбами с длиной тела 18–35 см, массой тела 80–464 г, в возрасте 3–13 полных лет. Доля самок в среднем составляет 49,0%.

Несмотря на то, что в целом в последние годы запас охотской сельди находится на высоком уровне, её промысел в границах Магаданской области резко сократился. Одна из основных причин состоит в том, что в Тауйской губе (практически основном районе промысла) периодически складывается неблагоприятная ледовая обстановка, препятствующая промыслу.

Тихоокеанский минтай является одним из главных объектов как российского, так и мирового промысла, а основная часть его запасов сосредоточена в Беринговом и Охотском морях. Минтай, обитающий во внутренних морских водах и территориальном море в пределах Магаданской области, является частью общего запаса минтая северной части Охотского моря. Для данной акватории минтай является основой прибрежного рыболовства по общей массе вылова. Учитывая, что общий запас минтая северной части Охотского моря показывает тенденцию к росту, запасы прибрежного минтая также находятся на подъёме и обуславливают перспективы к развитию промысла этого вида в прибрежье Магаданской области.

Основу лососёвого промысла в Магаданской области составляют горбуша и кета. Их доля в общем вылове тихоокеанских лосо-



сей региона превышает 95%. В динамике численности магаданской горбуши урожайными являются поколения нечётного ряда лет. В то же время в 2016 г. в депрессивном поколении горбуши чётного ряда лет отмечен рост численности возврата, в 4 раза превысивший родительское поколение. Тенденция роста численности сейчас наблюдается в обоих рядах поколений. Численность её нерестовых подходов варьирует в широком диапазоне — от нескольких сотен тысяч до 40 млн рыб. Выживаемость горбуши и численность формирующихся поколений во многом определяются условиями пресноводного и прибрежного морского периодов. В пресноводный период значительная часть поколений гибнет от обсыхания и промерзания нерестилищ, в прибрежный — от высокой ледовитости в июне–июле. Горбуша магаданских популяций — одна из самых мелких на Дальнем Востоке. В промысловом отношении она самый многочисленный вид и составляет до 70–80% всего вылова тихоокеанских лососей в регионе. Её вылов достигает 14 тыс. т в годы урожайных подходов.

Кета в Магаданской области представлена двумя экологическими формами (расами) — ранней и поздней. Ранняя форма более многочисленна в реках Тауйской губы, поздняя — в реках зал. Шелихова. Кета — второй по численности промысловый вид тихоокеанских лососей. Подходы её достигают 2,5–3,0 млн рыб, вылов — 3 тыс. т. Средние размерно-массовые характеристики магаданской кеты — 65 см и 3,3 кг. Её нерестовые подходы к побережью Магаданской области наблюдаются с июня по конец сентября.

Мальма в реках материкового побережья Охотского моря представлена резидентными и проходной формой, которая является самой многочисленной и имеет промысловое значение. На побережье Магаданской области проходная мальма широко распространена и встречается повсеместно практически во всех реках и ручьях.

Проходная форма мальмы совершает ежегодные сезонные миграции: летом — анадромную, для нереста и зимовки в реки; весной — покатную миграцию для нагула в морское побережье. Анадромная миграция мальмы в североохотоморские реки начинается в середине июля и продолжается до конца августа – начала сентября.

Размножение проходной мальмы проходит в текучих водоёмах (реках и ручьях, имеющих связь с морем) с начала сентября по ноябрь. Её массовый нерест отмечен с середины сентября по начало октября. Преобладание самок в популяциях проходной мальмы (до 75%) в регионе свидетельствует о том, что дефицит проходных самцов компенсируется участием в воспроизводстве резидентных самцов: речных и карликовых ручьевых.

Размерно-массовые показатели проходной мальмы варьируют от 14 до 81 см и от 0,02 до 5,65 кг. Возрастной состав популяций охотморской мальмы, с дифференциацией на речной и морской периоды жизни, имеет довольно сложную структуру: число возрастных групп может достигать 20.

Проходная мальма в Магаданской области является важным объектом промысла: в последние 5–6 лет её ежегодно добывают порядка 500–600 т при коэффициенте промыслового изъятия от 24 до 39%.

В целом запасы водных биоресурсов ключевых промысловых видов рыб Магаданской области и прилегающей к ней северной части Охотского моря находятся в удовлетворительном состоянии и обеспечивают широкомасштабный промысел.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амброз А.И.** 1929. Данные по биологии сельди зал. Петра Великого // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. № 1. С. 32–34.
- Амброз А.И.** 1931. Сельдь зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. Т. 6. С. 81–83.
- Андреева Е.Н., Шебанова М.А.** 2010. Видовой состав, распределение и особенности питания личинок и мальков рыб в Охотском море в октябре–декабре 2007 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 109–119.
- Андриевская Л.Д.** 1957. Летние миграции тихоокеанских лососей и их питание в морской период жизни // Изв. ТИНРО. Т. 44. С. 75–96.
- Антонов Н.П., Датский А.В., Мазникова О.А., Митенкова Л.В.** 2016. Современное состояние промысла тихоокеанской сельди в дальневосточных морях // Рыб. хоз-во. № 1. С. 54–58.
- Арсеньев В.К.** 1925. Гижигинский промысловый район // Экономическая жизнь Дальнего Востока. № 5. С. 17–37.
- Асеева Н.Л., Мотора З.И., Лобода С.В.** 2013. Паразитофауна тихоокеанской сельди северной части Охотского моря // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 1 (53). С. 130–136.
- Асеева Н.Л., Смирнов А.А.** 2010. Особенности заражённости тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) личинками нематод в Охотском море / Мат-лы Междунар. науч. конф. «Теоретические и практические проблемы паразитологии». М. С. 37–40.
- Асеева Н.Л., Смирнов А.А.** 2013. Паразитофауна тихоокеанских сельдей, обитающих в северной части Охотского моря / Мат-лы Всерос. конф. «Чтения памяти академика К.В. Симакова». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 116–118.
- Асеева Н.Л., Смирнов А.А., Сергеев А.С., Овчаренко Л.В.** 2012. Заражённость тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) личинками нематод *Anisakis* в Охотском море / Мат-лы V Всерос. конф. с междунар. участием по теор. и морской паразитологии (г. Светлогорск, Калининградская обл., 23–27 апреля 2012 г.). С. 25–26.
- Атлас** количественного распределения нектона в Охотском море. 2003. Под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. М.: ФГУП «Национальные рыбные ресурсы». 1040 с.
- Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Кузнецов С.А., Ракитина М.В.** 1994. Распределение, размерно-весовая характеристика и питание молоди лососёвых рыб в прибрежной зоне Тауйской губы Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе. Сб. науч. тр. СПб.: ГОСНИОРХ. Вып. 308. С. 42–54.
- Аюшин Б.Н.** 1947. Весенняя сельдь северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 25. С. 3–30.
- Аюшин Б.Н.** 1951. Некоторые данные о нагульной сельди северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 35. С. 81–86.

- Бацаев И.Д.** 2006. История развития рыбных промыслов и рыбной промышленности Притауйского района Магаданской области / Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 204–225.
- Безумов К.Я.** 1959. Промысловые рыбы Магаданской области. Магадан: ОНТИ СНХ. 39 с.
- Белый М.Н.** 2001. Промысловые водоросли северной части Охотского моря: видовой состав, биологическая характеристика, распределение и оценка запасов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 1. С. 255–262.
- Белый М.Н.** 2007. Водоросли / Структура, состояние запасов и перспективы промысла объектов в прибрежье северной части Охотского моря по результатам исследований МагаданНИРО в рамках «Программы комплексных исследований биологических ресурсов прибрежных вод дальневосточных морей, разработки методов их рациональной эксплуатации и переработки на период 2002–2006 гг.». Отчёт. Архив МагаданНИРО. № 002701. С. 272–303.
- Белый М.Н.** 2008а. Некоторые особенности использования нерестовых субстратов сельдь в северной части Охотского моря // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 2 (34). С. 355–372.
- Белый М.Н.** 2008б. Некоторые особенности распределения икры сельди на поверхности нерестовых субстратов // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 243–253.
- Белый М.Н.** 2009. К методике проведения обследований нерестилищ сельди в северной части Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 15. С. 50–61.
- Белый М.Н.** 2011. Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Магадан: СВГУ. 18 с.
- Белый М.Н.** 2013. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди. Магадан: Новая полиграфия. 194 с.
- Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н., Фархутдинов Р.К.** 1987. Биологические основы применения искусственных нерестилищ для воспроизводства охотской сельди // Биол. моря. № 1. С. 56–61.
- Берг Л.С.** 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: АН СССР. Ч. 1. 466 с.
- Бердичевский Л.С., Деметьева Т.Ф., Иоганзен Б.Г., Криксунов Е.А., Расс Т.С.** 1985. История развития и современное состояние теории динамики популяций рыб / Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Серия: Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 12–28.
- Беспрозрачных В.В., Ермоленко А.В.** 2005. Природноочаговые гельминтозы человека в Приморском крае. Владивосток: Дальнаука. 120 с.
- Богаевский В.Т.** 1951. Жирующая сельдь прибрежных вод Юго-Западного Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 34. С. 5–24.
- Богданов Г.А.** 2009. О возможных перспективах промысла дальневосточных сельдей // Вопр. рыболовства. № 1 (37). Т. 10. С. 116–126.
- Бонк А.А.** 2004. Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на выживание корфопокаридной сельди в период раннего онтогенеза. Дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 133 с.
- Бурканов В.Н., Алтухов А.В., Андрюс Р., Блохин И.А., Вертянкин В.В., Вэйт Д., Генералов А.А., Грачёв А.И., Калкинс Д., Кузин А.Е., Мамаев Е.Г., Никулин В.С., Пантелеева О.И., Пермяков П.А., Трухин А.М., Загребельный С.В., Захарченко Л.Д.** 2008. Краткие результаты учётов сивуча (*Eumetopias jubatus*) в водах России в 2006–2007 гг. // Морские млекопитающие Голарктики. Одесса: Астропринт. С. 116–122.

- Василенко-Лукина О.В.** 1962. О биологии приморской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 4. С. 604–608.
- Введенская Т.Л.** 2013. Пищевые взаимоотношения гольцов рода *Salvelinus* в пресноводных экосистемах Камчатки / Докл. XIV Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 49–53.
- Владимиров А.В., Владимиров В.А., Стародымов В.П., Дорошенко Н.В., Самарин Д.С., Марченко И.П., Кучин С.О.** Распределение и численность серых китов (*Eschrichtius robustus*) охотско-корейской популяции в прибрежных водах Северо-Восточного Сахалина в июне–октябре 2005 г. (по данным береговых учётов) // Морские млекопитающие Голарктики. Санкт-Петербург: СПбГУ. С. 135–140.
- Волков А.Ф., Чучукало В.И., Ефимкин А.Я., Глебов И.И.** 1995. Характеристика распределения и питания кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в Охотском море и северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 35. Вып. 6. С. 840–843.
- Волобуев В.В.** 1973. К биологии проходного гольца р. *Salvelinus* некоторых рек северной части побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 86. С. 119–129.
- Волобуев В.В.** 1975а. Некоторые особенности биологии проходного гольца (р. *Salvelinus*) р. Тауй / Гидробиол. исслед. внутр. водоёмов Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ. С. 321–336.
- Волобуев В.В.** 1975б. Структура популяций проходного гольца (р. *Salvelinus*) р. Тауй / Гидробиол. исслед. внутр. водоёмов Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ. С. 337–353.
- Волобуев В.В., Голованов И.С., Марченко С.Л.** 1998. Оценка многолетних изменений основных характеристик биологической структуры горбуши континентального побережья Охотского моря / Тез. докл. конф. «Биологическое разнообразие животных Сибири». Томск: Изд-во Томского ун-та. С. 187–188.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л.** 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 303 с.
- Волобуев В.В., Овчинников В.В.** 2016. Особенности воспроизводства тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // Вопр. рыболовства. Т. 17. № 2. С. 1–21.
- Волобуев В.В., Овчинников В.В., Голованов И.С., Коршукова А.М., Мордовин А.И.** 2016. Бюллетень № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке / Под ред. В.П. Шунтова. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 25–29.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю.** 1999. Экология и структура популяций хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas) в нерестовых лососёвых водоёмах материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 125–130.
- Волобуев В.В., Черешнев И.А., Шестаков А.В.** 2006. Проходные и жилые лососевидные рыбы Тауйской губы / Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 226–267.
- Воловик С.П.** 1967. Методы учёта и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Воловик С.П., Гриценко О.Ф.** 1970. О влиянии хищных рыб на выживание молоди лососей в реках Сахалина // Тр. ВНИРО. Т. 71. С. 193–209.
- Воловик С.П., Ландышевская А.Е., Смирнов А.И.** 1972. Материалы по эффективности размножения горбуши на Южном Сахалине // Изв. ТИНРО. Т. 81. С. 69–90.
- Воробьёв П.В.** 2001. Особенности миграций различных возрастных групп сельди в северной части Охотского моря в 1998–2000 гг. / Мат-лы Всерос. конф. «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане». М. С. 47–48.
- Вышегородцев В.А.** 1986. Минтай северной части Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.

- Вышегородцев В.А.** 1994а. Особенности обыкрения нерестового субстрата гижигинско-камчатской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 115. С. 137–141.
- Вышегородцев В.А.** 1994б. Поиск предзимовальных скоплений гижигинско-камчатской сельди // Рыб. хоз-во. № 6. С. 24–25.
- Вышегородцев В.А.** 1997. О размножении гижигинско-камчатской сельди / Первый конгресс ихтиологов России (Астрахань). Тез. докл. М.: ВНИРО. С. 143–144.
- Гаврилов Г.М., Болдырев В.З.** 2000. Сельдь дальневосточных морей России // Вопр. рыболовства. № 2–3. Т. 1. С. 89–91.
- Галкина Л.А.** 1959. О размножении сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. Т. 47. С. 86–99.
- Галкина Л.А.** 1960. Размножение и развитие охотской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 46. С. 3–40.
- Голованов И.С.** 1982. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 4. С. 568–575.
- Голованов И.С.** 1983а. Некоторые особенности размножения горбуши в реках Тауйской губы / Тез. докл. X Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. Магадан: ДВНЦ АН СССР. С. 162.
- Голованов И.С.** 1983б. Пространственная структура стад горбуши материкового побережья Охотского моря / Тез. докл. X Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. Магадан: ДВНЦ АН СССР. С. 163.
- Голованов И.С.** 1989. О гидрологическом режиме нерестилищ горбуши северного побережья Охотского моря / Междунар. симп. по тихоокеанским лососям (Южно-Сахалинск, 9–17 сент. 1989 г.). Тез. докл. Владивосток: ТИНРО. С. 71–74.
- Голованов И.С., Марченко С.Л.** 2001. Современное состояние запасов, биология, динамика численности и проблемы промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 1. С. 134–143.
- Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Лобода С.В.** 2004. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели тихоокеанской сельди гижигинского и охотского стад в северной части Охотского моря в весенний период // Биол. моря. Т. 30. С. 352–358.
- Гриценко О.Ф.** 1969. Питание гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в реках о. Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 3 (56). С. 516–525.
- Гриценко О.Ф.** 1971. Рост, созревание и плодовитость гольца *Salvelinus alpinus* (L.) рек острова Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 4 (69). С. 664–677.
- Гриценко О.Ф., Ардавичус А.И.** 1967. О суточной ритмике пищевой активности некоторых хищных рыб в связи с выеданием молоди дальневосточных лососей // Науч.-тех. информ. № 7. С. 27–31.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат. 165 с.
- Гриценко О.Ф., Чуриков А.А.** 1976. Биология гольцов рода *Salvelinus* и место их в ихтиоценозах заливов Северо-Восточного Сахалина. Миграции, возраст, рост, созревание // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 6 (101). С. 1012–1021.
- Гудков П.К.** 1990. Особенности биологии проходных гольцов рода *Salvelinus* Северо-Востока Азии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ. 24 с.
- Гудков П.К.** 2001. Популяционная структура, состояние запасов и перспективы промысла гольцов Магаданской области // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 1. С. 206–217.

- Гудков П.К., Скопец М.Б. 1987. К вопросу о структуре популяций и некоторых особенностях биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 79–88.
- Гудков П.К., Скопец М.Б. 1989. К методике определения возраста первого ската в море и обратного расчисления роста проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 4. С. 601–608.
- Гудков П.К., Скопец М.Б., Черешнев И.А. 1991. К биологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна Охотского моря. Характеристика биологических параметров симпатричных проходных гольцов из рек зал. Шелихова / Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 21–36.
- Дарда М.А. 1964. Некоторые данные по биологии гольца рода *Salvelinus* из Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 227–229.
- Датский А.В. 2004. Минтай в прибрежных водах северо-западной части Берингова моря // Вопр. рыболовства. Т. 5. № 1 (17). С. 28–65.
- Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г. 1985. Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений / Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 56–72.
- Донец З.С., Шульман С.С. 1973. О методах исследования *Myxosporidia* (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т. 7. Вып. 2. С. 191–193.
- Душкина Л.А. 1988. Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. М.: Наука. 192 с.
- Евзеров А.В. 1970. К методике аэровизуального учёта // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 199–204.
- Евзеров А.В. 1975. Оценка достоверности результатов разовых аэровизуальных учётов лососей // Изв. ТИНРО. Т. 113. С. 118.
- Евзеров А.В. 1983. Нерестовый фонд охотоморской и анадырской кеты // Биологические основы развития лососёвого хозяйства в водоёмах СССР. М.: Наука. С. 103–113.
- Ёлкин Е.Я. 1998. Распределение, численность и перспективы промыслового использования нерестовой сельди в Тауйской губе / Тез. докл. науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее». Магадан. Т. 1. С. 80.
- Енютина Р.И. 1972. Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. Т. 77. С. 3–126.
- Ефанов В.Н., Кочнева З.П. 1980. О вторичной поимке половозрелого самца горбуши в возрасте менее года // Биол. моря. № 2. С. 88–89.
- Ефанов В.Н., Чупахин В.М. 1980. Методика прогнозирования сроков и интенсивности подходов горбуши в прибрежье // Количественные методы в экологии животных. Л. С. 52–53.
- Ефанов В.Н., Чупахин В.М. 1982. Динамика некоторых показателей популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) острова Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 22. № 1. С. 54–61.
- Жарникова В.Д. 2004. Состояние кормовой базы и питание сельди и минтая в северной части Охотского моря в осенний период 2003 года / Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 2. С. 43–66.
- Зеленская Л.А. 2008. Тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus* Stejneger, 1884). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 213 с.
- Золотов О.Г., Максименков В.В., Николотова Л.А. 1990. Состав личинок рыб в восточной части Охотского моря и их питание // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 58–66.
- Иванков В.Н. 1968. Тихоокеанские лососи острова Итуруп // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 49–74.
- Иванков В.Н., Андреев В.Л. 1972. Экология и моделирование популяций горбуши Южных Курильских островов // Учёные записки ДВГУ. Т. 60. С. 3–26.

- Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Бушуев В.П.** 1975. Случай созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в возрасте менее одного года // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 3. С. 556–557.
- Ионов А.В.** 1987. Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря / Биол. пресновод. рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 35–48.
- Кагановский А.Г.** 1949. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 31. С. 3–55.
- Кагановский А.Г., Полутов И.А.** 1950. Сельдь Пенжинского залива // Изв. ТИНРО. Т. 32. С. 37–53.
- Канидьев А.Н.** 1966. Степень выживания молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 4. С. 708–719.
- Канидьев А.Н.** 1967. Абиотические условия в нерестовых буграх горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 94–103.
- Канидьев А.Н., Костюнин Г.М., Салмин С.А.** 1970. Заводское разведение горбуши и кеты как способ повышения запасов лососей Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 10. № 2. С. 360–374.
- Карпенко В.И.** 1983. Влияние факторов среды на формирование качественных показателей молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) в прикамчатских водах Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 5. С. 813–820.
- Карпенко В.И.** 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО. 165 с.
- Качина Т.Ф.** 1986. Тихоокеанская сельдь / Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 146–156.
- Качина Т.Ф., Акимова Р.Я.** 1972. К биологии сеголеток корфо-карагинской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 313–320.
- Кашенко Е.В.** 2003. Некоторые особенности биологии нерестовой сельди Ольского и Арманского участков побережья Тауйской губы в 2002 г. / Комплексные исследования и переработка морских и пресноводных гидробионтов. Тез. докл. Всерос. конф. мол. учёных (Владивосток, 22–24 апреля 2003 г.). Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 41–42.
- Кашенко Е.В.** 2004. Биологическая характеристика и промысел нерестовой сельди Тауйской губы по результатам исследований 2002–2003 гг. // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 2. С. 173–188.
- Клоков В.К.** 1970. К вопросу о динамике численности нерестовых стад лососей на северном побережье Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 169–177.
- Клоков В.К.** 1973а. Динамика численности кеты в различных районах северного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 86. С. 66–80.
- Клоков В.К.** 1973б. Изменчивость размерно-весовых показателей кеты северного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 86. С. 81–100.
- Клоков В.К.** 1974. Популяционная структура североохотской кеты и ее адаптивный характер / Тез. докл. VI Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск: СО АН СССР. Ч. 2. С. 73–77.
- Клоков В.К.** 1975. Популяционная структура и динамика численности кеты северного побережья Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 27 с.
- Клоков В.К.** 1976. Пространственная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на северном побережье Охотского моря / Экология и систематика лососёвых рыб. Л.: ЗИН АН СССР. С. 49–51.
- Клоков В.К., Фроленко Л.А.** 1970. Элементарный химический состав чешуи горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 179–190.



- Ковтун А.А.** 1998. Встречаемость нагульной сельди в период учёта лососей в июле 1995 г. в Охотском море // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 517–518.
- Костарев В.Л.** 1964а. Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей / Лососёвое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. С. 77–83.
- Костарев В.Л.** 1964б. О связи урожайности молоди кеты с высотой снежного покрова и температурой воздуха в зимний период // Рыб. хоз-во. № 9. С. 28–30.
- Костарев В.Л.** 1967. Возраст и рост охотской кеты // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 173–181.
- Костарев В.Л.** 1970а. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 145–158.
- Костарев В.Л.** 1970б. Колебания выживаемости охотской кеты // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 109–121.
- Костарев В.Л.** 1970в. Промысел охотской кеты // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 133–143.
- Костарев В.Л.** 1970г. Влияние некоторых климатических факторов на эффективность естественного воспроизводства охотской кеты // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 109–122.
- Костарев В.Л.** 1973. Колебания выживаемости охотской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 86. С. 101–105.
- Костарев В.Л.** 1975. Современное состояние запасов охотских лососей, их воспроизводство и промышленное использование // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 78–81.
- Костарев В.Л.** 1983. Естественное воспроизводство и использование запасов дальневосточной кеты // Тез. докл. X Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. С. 186–187.
- Кохменко Л.В.** 1965. Питание и пищевые взаимоотношения рода *Salvelinus* с молодью тихоокеанских лососей // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 2 (35). С. 346–359.
- Крашенинников С.П.** 1949. Описание земли Камчатки. М.-Л.: Изд-во Главсевморпути. 842 с.
- Кротова А.М.** 2006. Биологическая характеристика мальмы *S. malma* северного побережья Охотского моря. Идеи, гипотезы, поиск / Сб. статей по мат-лам науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей Северного межд. ун-та. Магадан: СМУ. Вып. XIII. С. 164–167.
- Кузнецов И.И.** 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. Тихоок. науч.-промысл. станции. Т. 2. Вып. 3. 196 с.
- Кузнецова Н.А.** 1997. Питание некоторых планктоноядных рыб в Охотском море в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 255–275.
- Кузнецова Н.А.** 2004. Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
- Кузнецова Н.А.** 2005. Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря. Владивосток: ТИНРО-Центр. 235 с.
- Кун М.С.** 1949а. Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. Т. 29. С. 136–138.
- Кун М.С.** 1949б. О зимнем питании молоди сельди в Амурском заливе (зал. Петра Великого) // Изв. ТИНРО. Т. 31. С. 198–199.
- Кун М.С.** 1951. Распределение и питание сельди в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 35. С. 87–96.
- Купецкий В.Н.** 1969. О структуре гелиоклиматических связей и возможности их использования в долгосрочных и сверхдолгосрочных прогнозах // Изв. Всес. Геогр. общества. № 4. С. 289–295.
- Лапин Ю.Е.** 1971. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М.: Наука. 175 с.
- Леванидов В.Я.** 1964. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 65–73.
- Леванидов В.Я.** 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67. 242 с.

- Лобода С.В.** 2007. Основные результаты исследования тихоокеанской сельди в Охотском море в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 150. С. 102–110.
- Лобода С.В., Мельников И.В.** 2004. Распределение и некоторые черты биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Val.) в осенне-зимний период в Охотском море // Изв. ТИНРО. Т. 139. С. 169–179.
- Лобода С.В., Мельников И.В.** 2005. Сельдь северной части Охотского моря: современное состояние популяций и перспективы промысла // Рыб. хоз-во. № 3. С. 28–29.
- Максименков В.В.** 1986. К теории формирования поколения у рыб // Экология. № 1. С. 65–69.
- Максименков В.В.** 1988. К оценке доступности пищи для личинок рыб / Тез. докл. IV Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб. Мурманск. С. 4–5.
- Максименков В.В.** 1982. О связи численности кормового (для личинок сельди) зоопланктона с температурой воды в Корфо-Карагинском районе Берингова моря // Биол. моря. № 3. С. 17–21.
- Максименков В.В.** 1984. Питание и пищевые отношения личинок некоторых рыб в зал. Корфа // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 6. С. 972–978.
- Малкин Е.М.** 1995. Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 4. С. 537–540.
- Маркина Н.П., Чернявский В.И.** 1984. Количественное распределение планктона и бентоса в Охотском море // Изв. ТИНРО. Т. 109. С. 109–119.
- Марченко С.Л., Кротова А.М.** 2007. Морфобиологическая характеристика мальмы *Salvelinus malma* северного побережья Охотского моря / Бюллетень № 2 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 219–227.
- Марченко С.Л.** 1999. Внутрипопуляционные группировки горбуши р. Ола / Тез. докл. конф. молодых учёных «Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов». Владивосток. С. 24–26.
- Марченко С.Л., Голованов И.С.** 2001. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 1. С. 144–151.
- Медников Б.М., Волобуев В.В., Горшков В.А. и др.** 1988. Структура нерестовой популяции кеты *Oncorhynchus keta* бассейна реки Тауй (по данным молекулярной гибридизации ДНК) // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 5. С. 724–730.
- Мельник А.М., Абаев А.Д., Васильев А.Г., Клинушкин С.В., Метелёв Е.А.** 2014. Крабы и крабиды северной части Охотского моря. Магадан: Типография. 303 с.
- Мельников И.В.** 2002. Результаты оценки запаса сельди в северной части Охотского моря по траловым съёмкам 2002 г. // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 3. С. 1142–1158.
- Мельников И.В.** 2005. Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* (Val.): некоторые итоги и перспективы исследований // Изв. ТИНРО. Т. 141. С. 135–145.
- Мельников И.В., Воробьёв П.В.** 2001. Распределение и миграции неполовозрелой сельди в северной части Охотского моря // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 3 (7). С. 403–421.
- Метелёв Е.А., Смирнов А.А.** 2003. Питание преднерестовой гижигинско-камчатской сельди весной 2002 г. / Комплексные исследования и переработка морских и пресноводных гидробионтов. Тез. докл. Всерос. конф. молодых учёных. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 62–63.
- Методическое пособие** по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Смирнов А.А.** 2005. Об аномальных гонадах гижигинско-камчатской сельди *Clupea pallasii* (Clupeidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 2. С. 251–259.

- Монастырский Г.Н.** 1953. О типах нерестовых популяций у рыб / Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л. С. 295–305.
- Мордовин А.И.** 2009. О методах учёта водных биологических объектов: история вопроса, применяемые и перспективные методы // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 3. С. 182–191.
- Науменко Н.И.** 1977. Распределение и питание сеголеток сельди в восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 101. С. 51–56.
- Науменко Н.И.** 1988. Условия питания молоди и величина наполнения промзапаса корфо-карагинской сельди: Тез. докл. Всес. конф. «Питание морских рыб и использование кормовой базы, как элементы промыслового прогнозирования» (Мурманск, апрель 1988 г.). Мурманск: ПИНРО. С. 125–126.
- Науменко Н.И.** 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 330 с.
- Науменко Н.И.** 2002. О росте тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 6. С. 66–74.
- Науменко Н.И.** 2007. Дальневосточная сельдь: взгляд в XXI век (обзор литературы, краткая история исследований и промысла) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 9. С. 185–190.
- Никольский Г.В.** 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 447 с.
- Овчинников В.В., Прикоки О.В., Клинушкин С.В., Ракитина М.В., Волобуев В.В.** 2017. Водные биоресурсы северо-западной части Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Т. 44. С. 5–15.
- Остроумов А.Г.** 1964. Опыт применения аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ лососями / Лососёвое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. С. 90–99.
- Павлов Д.А., Волобуев В.В., Максимов В.А.** 1987. Размножение и развитие проходного гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae, Salmoniformes) в реках материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 3. С. 432–445.
- Панин К.И.** 1951. Распределение нагульной сельди у восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 34. С. 257–259.
- Панфилов А.М., Фархутдинов Р.К.** 2001. О результатах исследований охотской нерестовой сельди в 2000 г. и перспективах ее промысла // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 1. С. 94–103.
- Панфилов А.М., Черешнев И.А.** 2006. Тихоокеанская сельдь / Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 418–425.
- Пискунов И.А.** 1954. Материалы по биологии сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. Т. 39. С. 59–72.
- Пискунов И.А.** 1955. К биологии нагульной сельди, обитающей у Юго-Западной Камчатки и Северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Вып. 4. С. 63–70.
- Пичугин М.Ю.** 1991. Морфологические особенности и структура популяции проходного гольца рода *Salvelinus* (Salmonidae) Курильского озера (Южная Камчатка) / Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 112–123.
- Покровская И.С.** 1954а. Питание молоди сельди у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 39. С. 351–352.
- Покровская И.С.** 1954б. Питание тихоокеанской сельди в юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 309–318.
- Покровская И.С.** 1955. Питание личинок сельди у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 43. С. 202–204.

- Покровская И.С.** 1957. Питание личинок сахалинской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 44. С. 39–56.
- Полутов И.А., Васильев Ф.И.** 1959. Промысловые рыбы Кроноцкого залива и их использование // Тр. ин-та океанологии. Т. 36. С. 143–157.
- Попов К.И.** 1958. О мерах по увеличению запасов дальневосточных лососей // Рыб. хоз-во. № 8. С. 9–10.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М.** 2014. Паразитические черви проходных рыб Северного Охотоморья. Магадан: Кордис. С. 94–96.
- Правдин И.Ф.** 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат. 376 с.
- Правоторова Е.П.** 1963. О районах нагула гижигинско-камчатского стада сельди // Рыб. хоз-во. № 12. С. 7–8.
- Правоторова Е.П.** 1965а. Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебаниями её численности и изменением ареала нагула // Изв. ТИНРО. Т. 59. С. 102–128.
- Правоторова Е.П.** 1965б. Результаты поиска нагульной сельди гижигинско-камчатского стада // Рыб. хоз-во. № 1. С. 12–15.
- Правоторова Е.П.** 1971. Промыслово-биологическая характеристика и некоторые данные о миграциях гижигинско-камчатской сельди. Отчёт. Архив МагаданНИРО. № 71070017. 48 с.
- Прикоки О.В., Смирнов А.А.** 2013. Итоги и перспективы расширения ресурсной базы рыболовства в Северо-Охотоморской и Западно-Камчатской подзонах Охотского моря. Отчётная сессия МагаданНИРО по результатам научных исследований 2011 года: Мат-лы докл. Магадан: МагаданНИРО. С. 127–131.
- Прохоров В.Г.** 1967. О типах нерестилищ тихоокеанской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 328–330.
- Путивкин С.В., Голованов И.С., Марченко С.Л. и др.** 2001. Состояние запасов, биология и промысел тихоокеанских лососей на материковом побережье Охотского моря. Магадан. отд-е ТИНРО. Деп. в ВИНТИ 14.05.2001, № 1233-В. 148 с.
- Пушкарёва Н.Ф.** 1967. Наблюдение за скатом мальков приморской горбуши в р. Улике // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 123–131.
- Пушников Г.М., Пушников В.В.** 1981. Заражённость сельди личинками нематод в водах Сахалина // Биол. моря. № 5. С. 71–73.
- Пушников Г.М., Ившина Э.Р.** 1998. Нерестовая сельдь заливов Северо-Восточного Сахалина // Рыб. хоз-во. № 2. С. 38–41.
- Пущаева Т.Я.** 1968. Весенний зоопланктон и питание личинок сельди в заливе Анапка // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 309–314.
- Рогатных А.Ю., Морозов Л.И.** 1988. Оценка условий воспроизводства кеты *Oncorhynchus keta* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* по величине незамерзающих участков рек // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 4. С. 692–694.
- Рудакова В.А.** 1941. Гольцы (gen. *Salvelinus*) бассейна Гыданского залива // Тр. НИИ полярн. земл., животноводства и промыслового хоз-ва. Сер. Промысловое хоз-во. Т. 15. С. 131–136.
- Рухлов Ф.Н.** 1972. О параметрах нерестовых бугров горбуши и осенней кеты // Рыб. хоз-во. № 8. С. 24–25.
- Рыбникова И.Г.** 1985. Популяционно-генетическая структура сельдей Охотского моря / Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. С. 57–62.
- Савваитова К.А.** 1960. О карликовых самцах рода *Salvelinus* // Докл. АН СССР. Т. 135. № 1. С. 217–220.
- Савваитова К.А.** 1963. О росте внутривидовых биологических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки // Вестн. МГУ. № 1. С. 17–23.
- Савваитова К.А.** 1989. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат. 223 с.

- Савваитова К.А., Максимов В.А.** 1975. Голец *Salvelinus alpinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из водоёмов острова Беринга (Командорские острова) // Зоологич. журнал. Т. 54. Вып. 12. С. 1847–1860.
- Савваитова К.А., Решетников Ю.С.** 1961. Питание различных биологических форм гольца *Salvelinus malma* (Walb.) в некоторых водоёмах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 1 (18). С. 127–135.
- Сафроненков Б.П., Хованская Л.Л., Волобуев В.В.** 2005. Состояние лососеводства на Северном Охотоморье и пути его развития на ближайшую перспективу // Рыб. хоз-во. № 1. С. 43–47.
- Световидов А.Н.** 1952. Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР. Тр. Зоологич. ин-та АН СССР. М.-Л.: АН СССР. № 48. Рыбы. Т. 2. Вып. 1. 331 с.
- Семенистых Ю.Г., Смирнов А.А.** 2002. Особенности распределения и промысла охотской и гижигинско-камчатской сельди в смешанных нагульных скоплениях осенью 2001 г. в Притауйском районе Охотского моря // Тез. докл. Всерос. конф. «Пути решения проблем изучения, освоения и сохранения биоресурсов Мирового океана в свете морской доктрины Российской Федерации на период до 2020 года». М. С. 167–168.
- Семко Р.С.** 1939. Камчатская горбуша // Изв. ТИНРО. Т. 16. 111 с.
- Семко Р.С.** 1948. О биоценологических взаимоотношениях тихоокеанских лососей и гольцов нерестово-выростных участков р. Большой (западное побережье Камчатки) // Зоологич. журнал. Т. 27. Вып. 1. С. 27–38.
- Семко Р.С.** 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 3–110.
- Слюнин Н.В.** 1908. Современное положение нашего Дальнего Востока. СПб. 96 с.
- Смирнов А.А.** 1994. Минимальная промысловая мера гижигинско-камчатской сельди // Рыб. хоз-во. № 6. С. 25–27.
- Смирнов А.А.** 1998. Перспективы промысла гижигинско-камчатской сельди // Тез. докл. Науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее». Магадан. Т. 1. С. 80–81.
- Смирнов А.А.** 2000. Гижигинско-камчатская сельдь — резерв развития рыболовства северо-восточной части Охотского моря // Тез. докл. Науч.-технич. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов «ИНРЫБПРОМ–2000». СПб. Т. 1. С. 105–107.
- Смирнов А.А.** 2001а. Современное состояние запасов и перспективы промысла гижигинско-камчатской сельди // Вопр. рыболовства. Т. 2. С. 287–298.
- Смирнов А.А.** 2001б. Основные результаты исследований гижигинско-камчатской сельди в 2000 г., состояние запасов и перспективы промысла // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 1. С. 116–122.
- Смирнов А.А.** 2002а. К вопросу популяционной принадлежности сельди, пойманной дрейфтерными сетями в юго-восточной части Охотского моря в июне 2000 г. // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 3. С. 1212–1214.
- Смирнов А.А.** 2002б. Освоение запасов гижигинско-камчатской сельди // Рыб. хоз-во. № 1. С. 35–36.
- Смирнов А.А.** 2004. Биологическая характеристика нерестовой гижигинско-камчатской сельди, оценка её запасов и перспектив промысла // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 2. С. 189–200.
- Смирнов А.А.** 2005. Некоторые особенности распределения и биологии гижигинско-камчатской сельди в современный период // Мат-лы Всерос. конф. «Наука Северо-Востока России — начало века». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 421–423.

- Смирнов А.А.** 2006. Новые данные о массовом половом созревании и промысловой мере гижигинско-камчатской сельди // Методические аспекты исследования рыб морей Дальнего Востока. Тр. ВНИРО. Т. 146. С. 241–244.
- Смирнов А.А.** 2007а. Основные биологические показатели нерестовой сельди Гижигинской губы зал. Шелихова в 2002–2006 гг. // Мат-лы Всерос. конф. «Чтения памяти академика К.В. Симакова». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 168–170.
- Смирнов А.А.** 2007б. Некоторые черты биологии нерестовой гижигинско-камчатской сельди (северо-восточная часть Охотского моря) // Уч. записки Казанского гос. ун-та. Т. 149. Кн. 3. С. 262–267.
- Смирнов А.А.** 2008. Аэровизуальный учёт и наведение судов на скопления нерестовой гижигинско-камчатской сельди // Рыб. хоз-во. № 3. С. 48–49.
- Смирнов А.А.** 2009а. Гижигинско-камчатская сельдь. Магадан: МагаданНИРО. 149 с.
- Смирнов А.А.** 2009б. Некоторые особенности нереста гижигинско-камчатской сельди // Мат-лы Всерос. конф. «Чтения памяти академика К.В. Симакова». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 257.
- Смирнов А.А.** 2011. История промысла и современный ресурсный потенциал гижигинско-камчатской сельди // II Всерос. науч.-практ. конф. «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский: КГТУ. С. 209–211.
- Смирнов А.А.** 2012а. Размерно-весовые характеристики нагульной гижигинско-камчатской сельди в современный период // Мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию ФГУП «КамчатНИРО». Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 222–224.
- Смирнов А.А.** 2012б. Перспективы промысла гижигинско-камчатской сельди в прибрежных водах Магаданской области / Тез. докл. XI Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (Мурманск, 22–24 мая 2012 г.) [Электронный ресурс]. Мурманск: ПИНРО. Электрон. опт. диск (CD-ROM). 1 с.
- Смирнов А.А.** 2012в. Переход к глубокой переработке выловленной сельди – способ увеличения эффективности её промысла // Мат-лы Всерос. конф. «Устойчивое использование биологических ресурсов морей России: проблемы и перспективы». Сочи. С. 73.
- Смирнов А.А.** 2012г. Особенности освоения рекомендованных к вылову объёмов гижигинско-камчатской сельди / Мат-лы II Междунар. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана». Владивосток: Дальрыбвтуз. С. 361–363.
- Смирнов А.А.** 2013а. Плодовитость гижигинско-камчатской сельди (северо-восточная часть Охотского моря) // Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. «Актуальные вопросы в научной работе и образовательной деятельности». Тамбов: М-во обр. и науки РФ. Ч. 9. С. 125–126.
- Смирнов А.А.** 2013б. Первые итоги возобновления масштабного промысла гижигинско-камчатской сельди в Западно-Камчатской подзоне // Мат-лы IV Всерос. науч.-практ. конф. «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский: КГТУ. С. 212–214.
- Смирнов А.А.** 2013в. Условия воспроизводства гижигинско-камчатской сельди и их взаимосвязь с различными факторами окружающей среды // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 29. С. 110–115.
- Смирнов А.А.** 2014. Биология, распределение и состояние запасов гижигинско-камчатской сельди. Магадан: МагаданНИРО. 170 с.
- Смирнов А.А., Васильева О.В.** 2001. Некоторые результаты икорной водолазной съёмки нерестилищ гижигинско-камчатской сельди в июне 1999 г. // Тез. докл. Всерос. конф. молодых учёных. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 46–47.

- Смирнов А.А., Белый М.Н.** 2004. Некоторые данные о нерестовом субстрате сельди Гижигинской губы Охотского моря // Тез. докл. IV Науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 310–313.
- Смирнов А.А., Кащенко Е.В., Костенко Т.М.** 2006. Плодовитость и размеры ооцитов сельди Гижигинской и Тауйской губ Охотского моря / Тез. докл. VII Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 426–428.
- Смирнов А.А., Марченко С.Л.** 2008. О смешиваемости североохотоморских сельдей в нагульный период в северной части Охотского моря // Тез. докл. науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток. С. 259–261.
- Смирнов А.А., Марченко С.Л., Кащенко Е.В.** 2005. Оценка популяционного статуса сельди Тауйской губы Охотского моря по результатам морфометрического анализа 2001–2002 гг. / Тез. докл. VI Науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 253–255.
- Смирнов А.А., Марченко С.Л., Меркулов Т.Ю.** 2001. Изменение морфометрических признаков гижигинско-камчатской сельди при дефростации // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 1. С. 333–342.
- Смирнов А.А., Овчинников В.В., Данилов В.С.** 2016а. Авиационный мониторинг нерестового запаса гижигинско-камчатской сельди в 2016 г. / Мат-лы XVII Межд. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 244–246.
- Смирнов А.А., Овчинников В.В., Елатинцева Ю.А.** 2016б. Возраст наступления массового полового созревания и промысловая мера гижигинско-камчатской сельди в условиях возобновления масштабного промысла // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 110–115.
- Смирнов А.А., Овчинников В.В., Данилов В.С.** 2016в. Гижигинско-камчатская сельдь: пять лет возобновления крупномасштабного промысла // Рыб. хоз-во. № 4. С. 56–60.
- Смирнов А.А., Панфилов А.М., Дурнева К.С.** 2009а. К определению степени смешиваемости сельди охотского и гижигинско-камчатского стад в нагульных скоплениях северной части Охотского моря / Мат-лы X Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 379–381.
- Смирнов А.А., Трофимов И.К.** 2010. Краткая характеристика промысла гижигинско-камчатской сельди // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 99–102.
- Смирнов А.И.** 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: МГУ. 335 с.
- Смирнов Б.П., Мешкова М.Г., Введенская Т.Л.** 2004. Оценка выедания заводской молодежи кеты в озере Большой Виллюй // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 7. С. 246–250.
- Соин С.Г.** 1954. Закономерности развития летней кеты, горбуши и сими / Тр. совещ. по вопр. лососёвого хоз-ва Дальнего Востока. М.: АН СССР. С. 144–155.
- Состояние промысловых ресурсов.** 2014. Прогноз общего вылова гидробионтов по Дальневосточному рыбохозяйственному бассейну на 2014 г. Владивосток: ТИНРО-Центр. 353 с.
- Тагмазян З.И.** 1971. Влияние плотности ската на выедание молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) хищными рыбами // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 6 (71). С. 1111–1113.
- Тагмазян З.И.** 1974. Питание хищных рыб покатной молодью горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 92. С. 65–76.
- Таранец А.Я.** 1939. Исследование нерестилиц кеты и горбуши в реке Иске // Рыб. хоз-во. № 12. С. 14–18.

- Тиллер И.В.** 1999. Выедание гольцом *Salvelinus malma* молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Хайлюля (Камчатка) и его влияние на возврат производителей // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 64–68.
- Тиллер И.В.** 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 9. С. 79–95.
- Тиллер И.В.** 2013. Структура популяции проходной мальмы *Salvelinus malma* р. Кихчик (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. XIV Междунар. науч. конф. КамчатНИРО. С. 118–122.
- Тиллер И.В., Введенская Т.Л.** 1988. Питание проходной формы и молоди гольца *Salvelinus alpinus sensu lato* в р. Хайлюля (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 28. № 1. С. 103–109.
- Тихенко С.А.** 1915. Рыбные промыслы Дальнего Востока в 1913 г. // Мат-лы к познанию русского рыболовства. Т. 4. Вып. 7. 68 с.
- Трофимов И.К.** 2002. Некоторые проблемы исследований сельди *Clupea Pallasii*, обитающей у берегов Камчатки // Тез. докл. Науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский. С. 243–244.
- Трофимов И.К.** 2004. Наблюдения за нерестовыми подходами сельди вблизи устьев рек Хайрюзовой и Японки (западное побережье Камчатки): Тез. докл. IV Науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 248–249.
- Трофимов И.К.** 2006. О влиянии температуры и солёности воды, качества нерестового субстрата на размножение тихоокеанской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 111–121.
- Трофимов И.К., Бонк А.А., Василец П.М.** 2001. Особенности нереста сельди у берегов Западной Камчатки и рекомендации для её контрольного лова ставными неводами // Тез. Межд. науч.-практ. конф. «Прибрежное рыболовство XXI век». Южно-Сахалинск: Сахалинское обл. кн. изд-во. С. 147–148.
- Трофимов И.К., Смирнов А.А.** 2001. Сроки нереста гижигинско-камчатской сельди в связи с биомассой стада // Мат-лы Всерос. конф. «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане». М. С. 272–274.
- Тюрнин Б.В.** 1965. К вопросу о запасах охотской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 59. С. 71–81.
- Тюрнин Б.В.** 1967. О продолжительности стадий и этапов эмбрионального развития охотской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 196–204.
- Тюрнин Б.В.** 1973. Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 86. С. 12–21.
- Тюрнин Б.В.** 1975. Структура нерестовой популяции сельди северо-западной части Охотского моря, ее динамика и биологические основы прогнозирования улова. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 21 с.
- Уловы тихоокеанских лососей 1900–1986 гг.** 1989. М. 213 с.
- Фадеев Н.С.** 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.
- Фёдоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В.** 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 204 с.
- Фигуркин А.Л., Смирнов А.А.** 2008. Фоновые условия в районах зимовки и нереста гижигинско-камчатской сельди // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 46–54.
- Фридланд И.Г.** 1950. Личинки и мальки сельди в водах юго-западного побережья о-ва Сахалин // Изв. ТИНРО. Т. 32. С. 157–158.
- Фридланд И.Г.** 1951. Размножение сельди у юго-западного берега о-ва Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 35. С. 105–145.
- Харитоновна О.А.** 1967. О поведении и распределении охотской нагульной сельди в 1961 и 1962 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 205–210.



- Хованская Л.Л.** 2008. Научные основы лососеводства в Магаданской области. Магадан: МагаданНИРО. 167 с.
- Хованская Л.Л., Сафроненков Б.П., Рябуха Е.А., Игнатов Н.Н.** 2009. Качественная характеристика молоди кеты и горбуши в связи с условиями её выращивания на ЛРЗ Магаданской области // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. МагаданНИРО. Вып. 3. С. 334–348.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Чернышев Д.Ю., Смирнов А.А., Марченко С.Л.** 2002. Распределение сельди в смешанных скоплениях северной части Охотского моря в осенний период / Тез. докл. V Регион. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых учёных Дальнего Востока России. Владивосток: ДВГУ. С. 124.
- Чернявский В.И.** 1981. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 105. С. 13–19.
- Чернявский В.И., Бобров В.А., Афанасьев Н.Н.** 1981. Основные продуктивные зоны Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 105. С. 20–25.
- Чернявский В.И., Радченко Я.Г.** 1994. Физико-географическая характеристика Тауйской губы Охотского моря / Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе. Санкт-Петербург: ГОСНИОРХ. С. 10–24.
- Четвергов А.В., Винников А.В., Куцак О.С.** 2001. Динамика биомассы и некоторые особенности распределения сельди на западнокамчатском шельфе / Тез. докл. Всерос. конф. молодых учёных «Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 58–60.
- Чухахин В.М.** 1973. К характеристике естественного воспроизводства горбуши на о. Итуруп // Изв. ТИНРО. Т. 91. С. 55–67.
- Чучукало В.И.** 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-Центр. 484 с.
- Чучукало В.И., Ефимкин А.Я., Лапко В.В.** 1995. Питание некоторых планктоноядных рыб в Охотском море в летний период // Биол. моря. Т. 21. С. 132–136.
- Чучукало В.И., Лапко В.В., Кузнецова Н.А. и др.** 1999. Питание донных рыб на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря летом 1997 г. // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 24–57.
- Шунтов В.П.** 1985. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат. 224 с.
- Шунтов В.П.** 1993. Ещё раз о проблеме глобального потепления и его влияния на биоту дальневосточных морей // Рыб. хоз-во. № 6. С. 39–41.
- Шунтов В.П.** 1996. Состояние пелагических нектонных сообществ дальневосточных морей // Рыб. хоз-во. № 1. С. 35–37.
- Шунтов В.П.** 1998. Перестройки в пелагических экосистемах Охотского моря – реальный факт // Рыб. хоз-во. № 1. С. 25–27.
- Шунтов В.П.** 2001. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 1. 580 с.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.** 2016. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. Сообщение 2. Региональные и батиметрические особенности распределения биомассы и плотности концентраций рыб и некоторых групп беспозвоночных // Изв. ТИНРО. Т. 186. С. 32–60.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Волвенко И.В.** 2002. Современный статус и многолетняя динамика биологических ресурсов Дальневосточной экономической зоны России // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 3–11.

- Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С.** 1997. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 3–16.
- Юнчис О.Н.** 1975. Влияние погодных условий разных лет на заражённость молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами // Изв. ГосНИОРХ. Т. 80. С. 75–88.
- Armstrong R.N.** 1965. Some feeding habits of the Anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) in Southeastern Alaska // Alaska Department of Fish and Game. Informational Leaflet. N. 51. 27 p.
- Armstrong R.N.** 1970. Age, Food and Migration of Dolly Varden Smolts in Southeastern Alaska // J. Fish. Res. Board Canada. V. 27. N. 6. P. 991–1004.
- Armstrong R.N., Morrow L.E.** 1980. The Dolly Varden Charr, *Salvelinus malma*. Charrs: Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus*. Ed. E.K. Balon. The Hague: Dr. W. Junk. P. 99–141.
- Blackett R.F.** 1973. Fecundity of Resident and Anadromous Dolly Varden (*Salvelinus malma*) in Southeastern Alaska // J. Fish. Res. Board Canada. V. 30. N. 4. P. 543–548.
- DeCicco A.L.** 1992. Long-distance Movements of Anadromous Dolly Varden between Alaska and USSR // Arctic. V. 45. N. 2. P. 120–123.
- DeLacy A.C.** 1941. Contributions to the Histories of Two Alaskan Charrs *Salvelinus malma* (Walbaum) and *Salvelinus alpinus* (Linneus). A Thesis submitted for the Degree of Doctor of Philosophy. Washington. 114 p.
- DeLacy A.C., Morton W.M.** 1943. Taxonomy and Habits of the Charrs, *Salvelinus malma* and *Salvelinus alpinus*, of the Karluk Drainage System // Trans. Amer. Fish. Soc. N. 72. P. 79–91.
- Foerster R.E., Ricker W.E.** 1941. The Effect of Reduction of Predaceous Fish on Survival of Young Sockeye Salmon at Cultus Lake // J. Fish. Res. Board Canada. V. 5. N. 4. P. 315–336.
- Grainger E.H.** 1953. On the Age, Growth, Migration, Reproductive Potential and Feeding Habits of the Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) of Frobisher Bay, Baffin Island // J. Fish. Res. Board Canada. V. 10. N. 6. P. 326–370.
- Hunter I.G.** 1966. The Arctic charr // Fisheries of Canada. V. 19. P. 17–19.
- Kwain W., Chappel J.A.** 1978. First Evidence for Even-year Spawning Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, in Lake Superior // J. Fish. Res. Board Can. V. 35. P. 1373–1376.
- Lagler K.F., Wright A.T.** 1962. Predation of the Dolly Varden, *Salvelinus malma*, on Young Salmon, *Oncorhynchus* spp., in an Estuary of Southeastern Alaska // Trans. Americ. Fish. Soc. V. 91 (1). P. 90–93.
- McNeil W.J.** 1962. Mortality of Pink and Chum Salmon Eggs and Larvae in Southeast Alaska Streams. PhD Thesis. Seattle: Univ. of Washington. 270 p.
- Melnikov I.V., Loboda S.V.** 2004. Interannual variation of the pacific herring stocks in the Okhotsk Sea in connection with last years cooling // PICES Sci. Rep. № 26. P. 127–131.
- Mishima S.** 1975. A biological Study of the Anadromous Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) Distributed in the West Coast of the Kamchatka in the Summer Season 1972–1974 Years // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 26. N. 2. P. 154–158.
- Moore J.W., Moore I.A.** 1974. Food and Growth of Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in the Cumberland Sound Area of Baffin Island // J. Fish. Biol. V. 6. N. 1. P. 79–92.
- Narver D.W., Dahlberg M.L.** 1965. Estuarine Food of Dolly Varden at Chignik // Alaska Trans. Amer. Fish. Soc. V. 94. P. 405–408.
- Neave F.** 1953. Principles Affecting the Size of Pink and Chum Salmon Populations in British Columbia // J. Fish. Res. Board. Canada. V. 9. P. 450–491.
- Neave F.** 1955. Notes on the Seaward Migration of Pink and Chum Salmon Fry // J. Fish. Res. Board Canada. V. 12. P. 369–374.
- Nielson J.** 1961. Age and Growth of the Fresh-water Stage of Anadromous Charr, *Salvelinus alpinus* L. // Contribution to the Biology of the Salmonidae in Greenland. P. I–IV. V. 159. N. 8. P. 1–76.

- Pritchard A.L.** 1936. Stomach Content Analysis of Fishes Preing upon the Young of Pacific Salmon during the Fry Migration at McClinton Creek, Masset Inlet, Brit. Columb. // Can. Field Naturalist. V. 50 (6). P. 104–105.
- Pritchard A.L.** 1944. Physical Characteristics and Behavior of Pink Salmon Fry at McClinton Creek B.C. // J. Fish. Res. Board Canada. V. 6. № 3. P. 224–227.
- Radchenko V.I., Melnikov I.V.** 2001. Present state of Okhotsk herring population after large-scale fishery resumption / Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millenium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. P. 689–702.
- Ricker W.E.** 1941. The Consumption of Young Sockeye Salmon by Predacious Fish // J. Fish. Res. Board Canada. V. 5. N. 3. P. 293–313.
- Roos, I.R.** 1959. Feeding Habits of the Dolly Varden, *Salvelinus malma* (Walbaum), at Chignik, Alaska // Trans. Amer. Fish. Soc. N. 88. P. 253–260.
- Scott W.B., Crossman E.J.** 1973. Freshwater Fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Canada. N. 184. 966 p.
- Skud B.E.** 1958. Relation of Adult Pink Salmon since to Time of Migration and Freshwater Survival // Copeia. N. 3. P. 170–176.
- Smirnov A.A., Panfilov A.M.** 2001. North Sea of Okhotsk Herring: Fisheries and status // Pacific Rim Fisheries Update. USA. V. 10. N. 49. P. 10–12.

*Научное издание*

**В.В. Овчинников, А.А. Смирнов, В.В. Волобуев,  
И.С. Голованов, А.М. Коршукова,  
А.М. Панфилов, О.В. Прикоки**

**ОСНОВНЫЕ ПРОМЫСЛОВЫЕ РЫБЫ  
МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ:  
БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ЗАПАСЫ, УЛОВЫ**

Ответственный редактор: Е.В. Микодина,  
д-р биол. наук, ФГБНУ «ВНИРО»  
Технический редактор: Т.В. Борисова  
Переводчик: М.О. Реброва  
Качество рисунков и схем — в соответствии  
с качеством предоставленных файлов

Подписано к печати 31.05.2018. Формат 70×100/16  
Бумага офсетная. Гарнитуры *PT Serif*, *PT Sans*. Печать офсетная.  
Усл. печ. л.: 9,75. Тираж 100 экз. Заказ № .

Издатель:  
ФГБНУ «Магаданский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии»  
685000 Магадан, ул. Портовая, 36/10

Отпечатано в ОАО «ИПК „Дальпресс“»  
690950 Владивосток, пр. Красного Знамени, 10  
Тел./факс: (423) 245-67-06  
Отпечатано в точном соответствии с качеством  
предоставленной электронной версии.