

## СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

### КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Доклады III научной конференции  
26-27 ноября 2002 г.

---

#### К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII*, ОБИТАЮЩЕЙ У БЕРЕГОВ КАМЧАТКИ (ГИПОТЕЗЫ)

#### ON THE QUESTION ABOUT THE CAUSES OF MORPHOGENESIS IN PACIFIC HERRING *CLUPEA PALLASII* IN THE WATERS AROUND КАМЧАТКА (HYPOTESIS)

**И.К.Трофимов**

**Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
(КамчатНИРО),  
Петропавловск-Камчатский**

Гипотеза о происхождении тихоокеанского вида *Clupea pallasii* от предкового стада атлантических малопозвонковых сельдей, обитавших в более теплое время на севере Азии и проникших в Берингово море через Берингов пролив (Берг, 1918), принята большинством ученых. Попав в Берингово море, эти рыбы распространились и во всей северной Пацифике от заливов Анадырь и Нортон на севере до полуостровов Корея и Калифорния на юге, заняв также акватории Охотского и Японского морей. За период, прошедший со времени проникновения этой сельди в Тихий океан, у нее сформировались особенности, позволившие ряду исследователей выделить ее в самостоятельный вид (Пономарева, 1951; Науменко, 2001). Также как и малопозвонковой сельди, обитающей в водах атлантического бассейна, тихоокеанскому виду свойствен хоминг (Hourston, 1982; Kääriä и др., 2000) и способность образовывать формы, отличающиеся экологическими и морфологическими особенностями (Берг, 1948; Световидов, 1952). Из подобных форм у берегов Камчатки известно три: озерно-лагунная (озерная), прибрежная и морская (Науменко, 2001). Озерная сельдь, в отличие от двух других форм, часть жизни проводит в распресненных озерах – лагунах. Прибрежная населяет бухты и заливы. Весь жизненный цикл морской сельди, за исключением размножения, проходит в открытом море. Сведения о причинах формообразования как тихоокеанского, так и атлантического видов малопозвонковых сельдей в литературе очень скупы. А.Н.Пробатов и А.И.Фролов (1958) в статье о происхождении сельди оз. Тунайча (о. Сахалин) называли целый ряд причин: поднятие суши, изменение конфигурации берегов, наносы «и т. д.». Эти авторы не пытались объяснить биологические причины, обусловившие изменение поведения сельди вместе со средой ее обитания. Поэтому до сих пор непонятно, сформировалась ли миграция сельди в эти водоемы после их образования (в процессе изменения конфигурации

берегов) или этот процесс шел одновременно (Прохоров, 1965)? В чем причина различий между формами сельди?

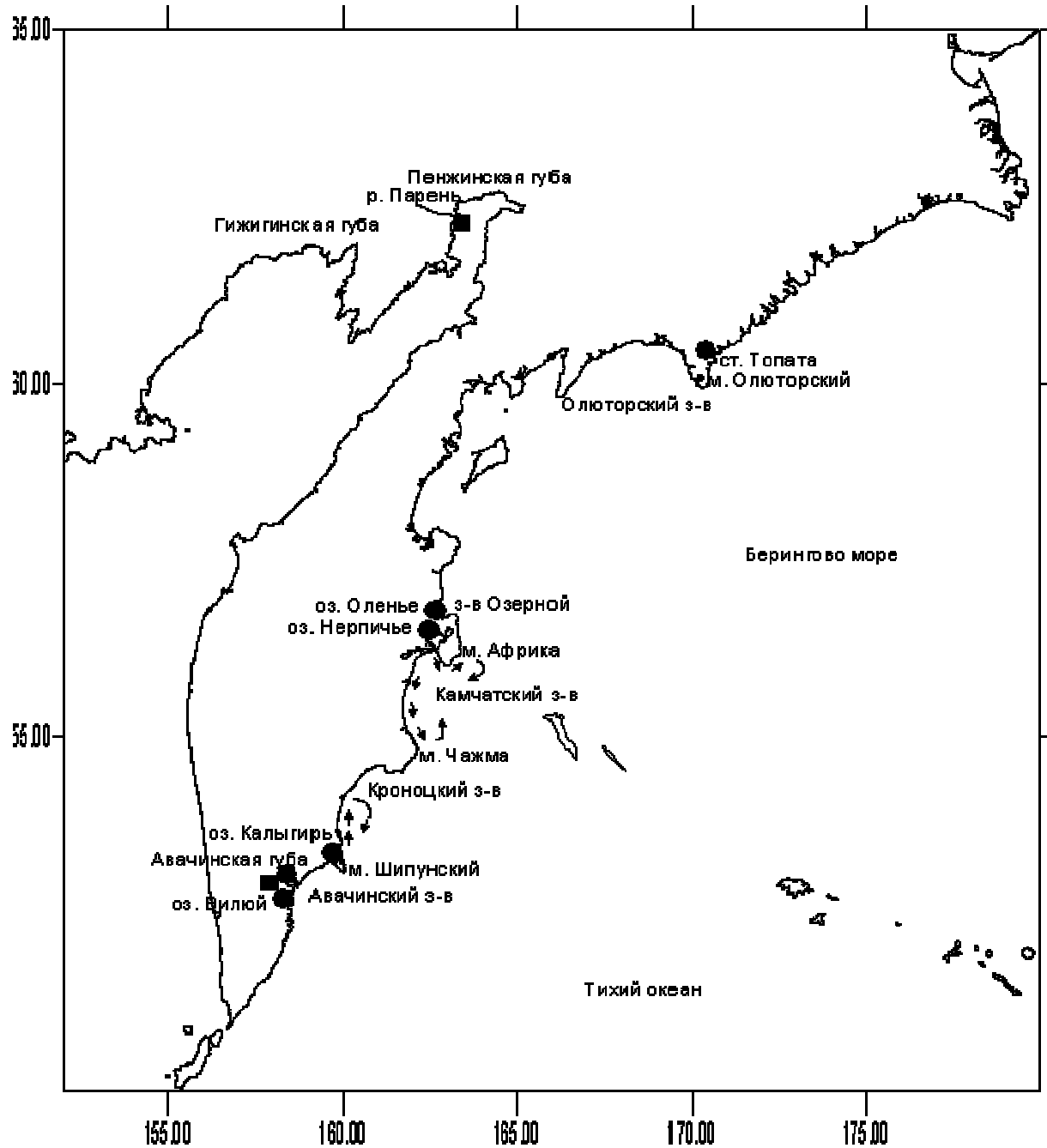


Рис. 1. Распределение прибрежной и озерной форм сельди в водах Камчатки.

● - озерная форма, ■ - прибрежная форма, † - миграции озерной сельди.

В настоящее время на Камчатке известно несколько популяций озерной сельди, обитающих у ее восточного побережья: сельдь озера Виллюй (Авачинский залив), Калыгирь, Малая и Большая Медвежки (Кроноцкий залив), Нерпичье (Камчатский залив), Оленье (залив Озерной), бухты Тарья (Авачинская губа) и в лагуне вблизи от

метеорологической станции Топата на м. Олюторском (рис. 1). Прибрежная форма представлена только одной популяцией сельди, обитающей в Авачинской губе. Возможно, что к прибрежной форме можно отнести также сельдь Пенжинской губы, о существовании которой известно из единственной работы А.Г.Кагановского и И.А.Полутова (1950). Долгие годы эту сельдь относили к гижигинско-камчатской популяции и изучением ее не занимались. По свидетельству рыбаков, проживающих в с. Каменское, после нескольких лет интенсивного промысла сельди данной группировки (в начале 60-х годов) численность ее невелика, и нерестовые подходы, как и прежде, отмечаются неподалеку от устья р. Парень. Морские сельди в водах Камчатки представлены двумя популяциями: корфо-карагинской и гижигинско-камчатской, однако, только первая из них размножается в прибрежье полуострова, нерестилища второй расположены в Гижигинской губе (рис. 2).

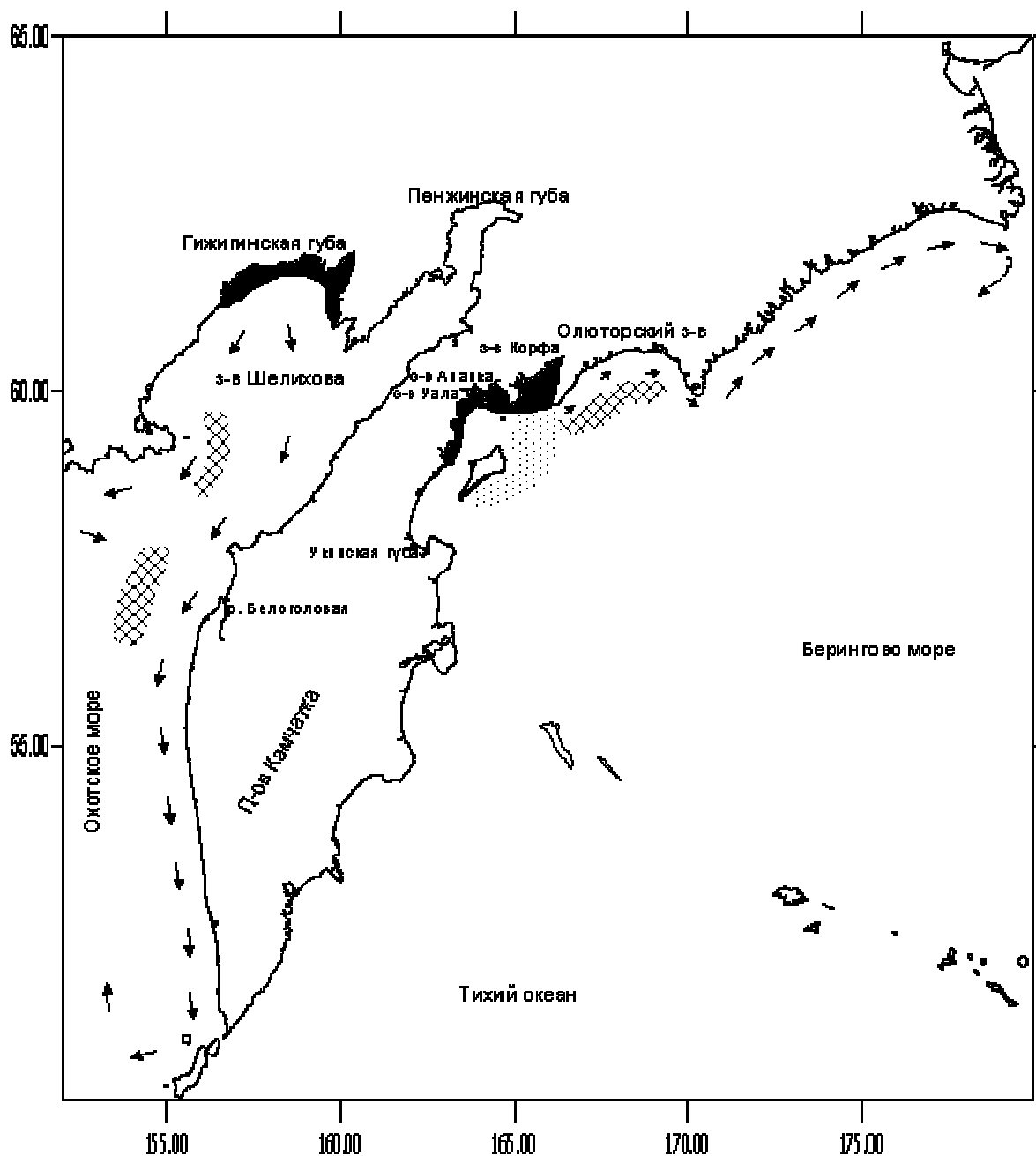


Рис. 2. Распределение корфо-карагинской (по Качиной, 1981) и гижинско-камчатской (по Правоторовой, 1956 и Вышегородцеву, 1956) популяций морской формы сельди.

↑ - нагульные миграции, ■ - нерестовые участки, ▨ - ноябрь-февраль, ▩ - март-апрель.

Для того, чтобы иметь хотя бы примерное представление о процессах, обусловивших появление этих форм, необходимо знать, в чем заключаются основные отличия между ними. Очевидно, также, что нет оснований серьезно относиться к отличиям данных рыб по таким признакам, как рост, плодовитость, упитанность и т.п., поскольку они характерны не только для представителей различных форм, но и для популяций одной формы. Н.И.Науменко (2001) считает, что «... межпопуляционные сравнения биологических показателей рыб, в особенности стайных пелагических, отличающихся резкими колебаниями

численности, мероприятие весьма сомнительное. Суждения о наличии или отсутствии достоверных различий в биологических показателях должны восприниматься с известной долей скепсиса, поскольку степень внутрипопуляционной изменчивости этих признаков столь же велика, как и на межпопуляционном уровне» (стр.174). В этой связи, рассмотрим особенности основных этапов годового биологического цикла этих рыб, к которым относятся нерест, нагул и зимовка.

Нерест всех форм тихоокеанской сельди, как и представителей атлантической малопозвонковой сельди, происходит в примерно одинаковых экологических условиях: на распресняемых стоком рек и хорошо прогреваемых солнцем мелководьях. К тому же, тихоокеанская сельдь предпочитает для нереста участки литорали в небольших бухтах, укрытых от прямого воздействия морских волн (Амброз, 1931). Ее нерестилища всегда расположены у побережий со сложным профилем береговой линии. Так, основные нерестилища «морской» корфо-карагинской сельди в настоящее время находятся в бухтах и лагунах залива Корфа, а также в мелководных заливах Анапка, Уала (Науменко, 2001), отмечался нерест данной сельди в бухтах Оссора, Карага и Тымлат (Качина, 1981). Даже в заливе Уала, по данным А.А.Бонка, сельдь периодически (в зависимости от ледовых условий) заходит для нереста в лагуну Аннуянгвын. На рисунке 3 показаны места нереста корфо-карагинской сельди в годы высокой численности (Качина, 1981). Сразу после выклева из икры личинки сельди приливно-отливными течениями выносятся из лагун в воды морских заливов. То же самое можно сказать и об озерной и прибрежной формах, с тем только отличием, что в лагуны или мелководные заливы (прибрежная форма) они заходят не весной, как «морские» рыбы, а осенью. И до нереста держатся в непосредственной близости от нерестилищ. Следовательно, условия нереста и ранних стадий сельди всех форм не имеют существенных отличий.

После нереста сельдь покидает лагуны и бухты и мигрирует для откорма в воды морских заливов. Ранее в качестве основного отличия атлантической и тихоокеанской сельди называли разную протяженность их нагульных миграций (Дмитриев, 1946; Световидов, 1949, 1952; Пономарева, 1951; Марти, 1966). Л.А.Пономарева (1951) считала даже, что длительные миграции атлантической сельди повторяют пути расселения этого вида в прошлые геологические эпохи, а отсутствие этих миграций у тихоокеанских рыб объясняются якобы поздним проникновением их в Тихий океан, когда берега его приняли современный вид. Объяснением такому заключению можно считать лишь слабое знание биологии тихоокеанской сельди в 40–60-х годах XX века. В дальнейшем было установлено, что миграции наибольших по численности популяций тихоокеанской сельди не уступают по протяженности миграциям атлантических сельдей (Правоторова, 1956; Качина, 1981; Науменко, 2001). Различия в протяженности миграций наблюдаются у различных форм сельди Тихого океана (Науменко, 2001). Миграции прибрежных и озерных сельдей короче, чем у морских (рис. 1, 2). В настоящее время, известно также, что длительность миграций сельди определяется исключительно численностью той или иной ее популяции (Марти, 1961; Правоторова, 1956; Качина, 1981; Науменко, 2001; Бонк, Золотов, 2002). Это связано с тем, что сельдь во время нагула активно ищет места с максимальными концентрациями кормового зоопланктона и, по мере его выедания, отдаляется от участков воспроизводства

(Медников, 1957; Родин, 2000). Если сравнить среднюю биомассу производителей гижигинско-камчатской и корфо-карагинской популяций морских сельдей (Науменко, 2001) и крупнейшей среди озерных и прибрежных популяций Камчатки сельди оз. Нерпичье (Николаев и др., 1993), то таковая морских сельдей в 43–46 раз (соответственно) превышает биомассу этих рыб в оз. Нерпичье. Очевидно, что расстояния, проходимые рыбами в период нагула, будут также сильно различаться.

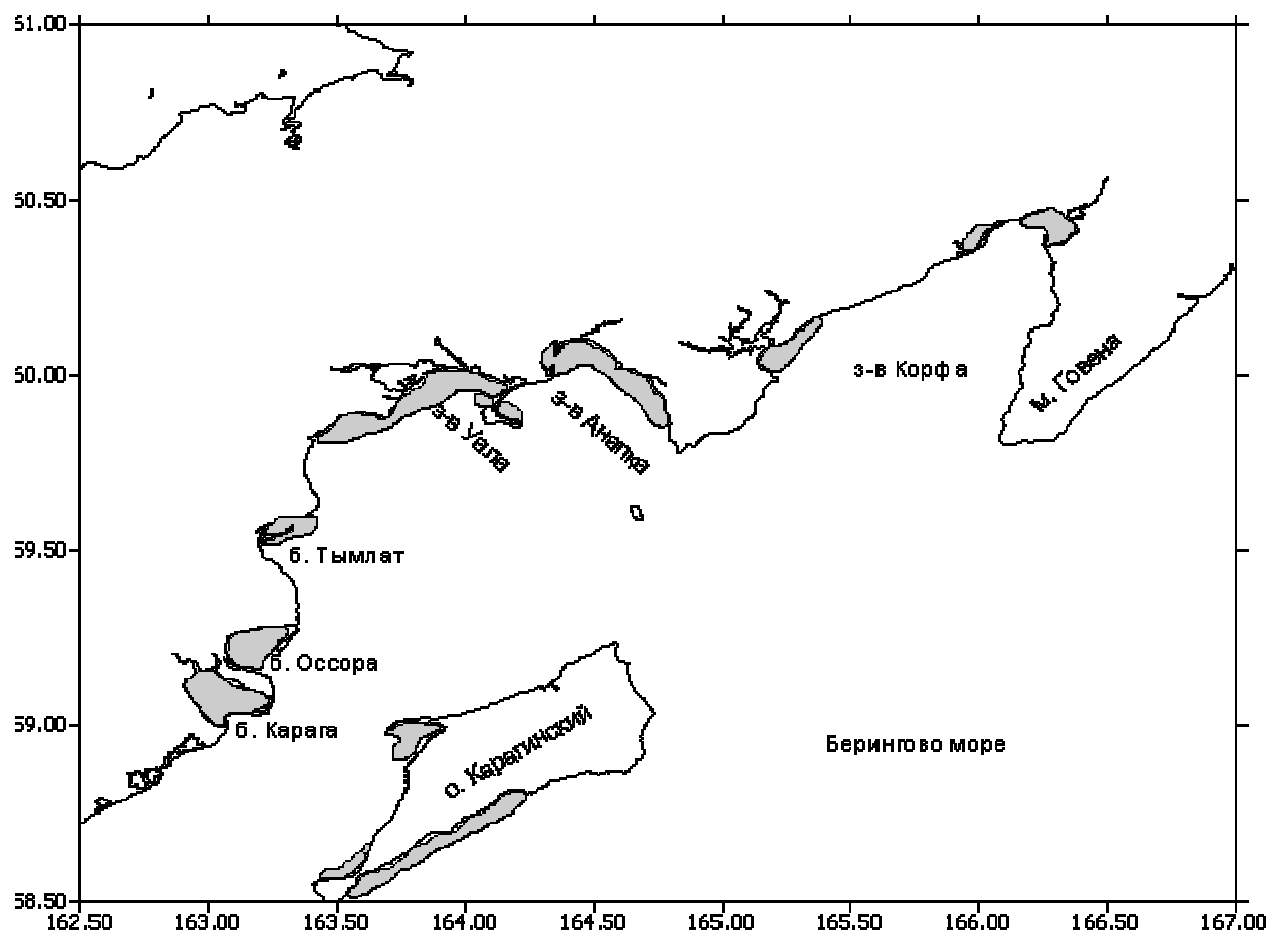


Рис. 3. Места нереста корфо-карагинской сельди (по Качиной, 1981 и Науменко, 2001).

Конец нагульной миграции и начало обратного перемещения к местам воспроизводства у всех популяций камчатской сельди также примерно одинаковы и приходятся на август-сентябрь (Лушников, 1957; Позднов, Анисимов, 1960; Качина, 1981; Trofimov, 2000; Науменко, 2001). Продолжительность данной миграции из-за различий в протяженности сильно отличается у морских, прибрежных и озерных сельдей. Если у озерных сельдей она длится с августа по октябрь (Trofimov, 2000), то у корфо-карагинской - с августа по декабрь (Науменко, 2001). Гижигинско-камчатская сельдь в отдельные годы с августа по апрель постепенно смещается на север вдоль восточного склона желоба Лебеда и впадины ТИНРО и уже во второй декаде мая появляется на нерестилищах в Гижигинской губе. В ноябре-декабре 1988 г. ее зимовальные скопления наблюдались в зал. Шелихова (Вышегородцев, 1994).

Особенно сильно различаются условия зимовки этих рыб. Озерная форма с августа по июнь (около десяти месяцев) находится в лагунах, где из-за слабого развития зоопланктона в отдельные годы не питается совсем, или питается очень слабо (Куренков, 1967; Трофимов, 1999). В декабре-феврале, месяцы, характеризующиеся самой низкой температурой воздуха, рыбы (за исключением сельди оз. Калыгирь) концентрируются в наиболее глубоких частях водоемов (Трофимов, 1996). Места зимовки прибрежной популяции сельди почти не изучены, известно только, что в зимние месяцы сельдь ловится на удочку из подо льда в бухте Сельдевой (Авачинская губа). Максимальная глубина оз. Нерпичье - 14 м, оз. Калыгирь - 53 м, оз. Виллюй - 4 м, бух. Сельдевой - 13 м. Сельдь в оз. Калыгирь в зимнее время предпочитает глубины до 10 м, что может быть связано с присутствием растворенного в воде сероводорода на больших глубинах (Куренков, 1975). Периодически из-за неблагоприятного газового режима в зимне-весенний период в данных водоемах наблюдаются заморы сельди и других рыб (Амброз, 1930; Бооль, Фишман, 1934; Куренков, 1960).

Таким образом, из всех возможных отличий самым значительным, очевидно, можно считать расположение мест и условия зимовки. Озерные сельди зимуют в мелководных лагунах. Прибрежные – в относительно небольших и мелководных заливах. Морские – в открытом море, в верхней части глубоководных каньонов, на границе шельфа и свала глубин (Науменко, 2001).

Рыбы, зимующие в море, очевидно не испытывают затруднений с кормом, к тому же в морской воде (в местах обитания этих рыб) не наблюдается дефицита кислорода. У корфо-карагинской сельди отмечаются лишь кратковременные перерывы в питании, связанные с температурными условиями в местах зимовки (Качина, 1981). Гижигинско-камчатская сельдь одинаково интенсивно потребляла планктон в период наблюдений за ее биологическим состоянием с осени до ранней весны 1998–2002 гг. (по материалам рейсовых отчетов 1998–2002 гг.).

Рассмотрев различия в условиях зимовки форм тихоокеанской сельди, можно заключить, что стратегия выживания ее морской формы оказалась успешнее, чем у озерной и прибрежной. Это подтверждается также замедленным темпом роста, высокими коэффициентами естественной смертности, низкой упитанностью, небольшой численностью и другими биологическими показателями последних (Трофимов, Науменко, 2000; Науменко, 2001). Следовательно, миграции сельди из моря в озера нельзя рассматривать отдельно от геологической эволюции этих водоемов.

Очевидно, что причину формообразования тихоокеанской сельди необходимо искать в палеогеологии, поэтому попытаемся разобраться, как и когда происходило формирование геоморфологического облика районов ее обитания и каким образом, в связи с этим, могла возникнуть биологическая разобщенность между формами.

Как уже было сказано выше, малопозвонковая сельдь проникла в Тихий океан из арктических морей через Берингов пролив в плиоценовое время или в одну из межледниковых эпох четвертичного периода (Берг, 1918). В 1983 г. Л.В.Богданов с соавторами (1983) на основании изучения биохимического полиморфизма сельди в Беринговом и Охотском морях определил, что дивергенция ее предкового стада в

этих водоемах произошла около 175 тыс. лет назад. Эти авторы признавали, что результаты их наблюдений носят лишь «ориентировочный характер», поскольку «метод расчета основан на упрощении допущений». Ю.Ю.Мартин в 1966 г., на основе анализа имеющихся данных о распространении ледника на севере Европы в ледниковый период и в настоящее время, предложил гипотезу происхождения многопозвонковых и малопозвонковых сельдей Атлантики. Согласно последней, оба подвида возникли под влиянием климатических условий одной из ледниковых эпох, автор не уточнял времени этой дивергенции. Каким образом происходило распространение сельди в морях, омывающих Камчатку в то время, представить невозможно из-за сложности геоморфологических и климатических изменений в этом районе. К числу таких изменений относят возникновение Охотского моря, неоднократные трансгрессии и регрессии, и не менее чем двухкратное оледенение Камчатки (Геология СССР, 1964; Линдберг, 1972). В контексте нашего исследования достаточно будет предположить, что в какой-то из наиболее благоприятных периодов сельдь распространилась вдоль всего побережья п-ова Камчатка. В разгар оледенения, этот вид, вероятно, был представлен рядом небольших локальных популяций, размножавшихся в устьях наиболее крупных рек и соответственно населявших прилегающие к ним акватории. Такое распространение сельди можно наблюдать сейчас в арктических водах Азии (Пономарева, 1951). Небольшие популяции сельди обитают за полярным кругом в Баренцевом, Карском морях, в устьях рек Печора, Обь и Лена, в Чаунской губе (рис. 4). Размножение и зимовка этих рыб в распресняемых стоком рек прибрежных участках заливов является одним из приспособлений, позволивших виду выжить в условиях ледникового периода и обусловивших появление подвида атлантической малопозвонковой сельди (Мартин, 1966). Переход сельди к размножению и зимовке на таких участках объясняется более высокой температурой, быстрым прогревом и хорошей перемешиваемостью пресных, прибрежных вод (Книпович, 1938).



Рис. 4. Распределение популяций малопозвонковой сельди у берегов Северного Ледовитого океана (Пономарева, 1951).



Распространение сельди в этот период, предположительно, также ограничивалось небольшими, прилегающими к данным участкам, акваториями, возможно, небольшими заливами, поскольку морские и океанские воды имели значительно более низкие температуры, чем необходимо для широкого распространения бореальных видов (Шмидт, по Марти, 1966). Очевидно, что во время оледенения могла существовать только прибрежная форма сельди, населяющая небольшие акватории вблизи устьев рек, поскольку, как уже говорилось выше, температура морских и океанских вод была очень низкой, а прибрежные воды представляли собой подобие этих районов в Гренландии и Антарктике с плавучими льдами и айсбергами. Мелководья также в течение всего года были закрыты толстым слоем льда, и литораль почти полностью перепахивалась им, что препятствовало развитию нерестового субстрата, являющегося для малоопозвонковой сельди одним из основных условий успешного нереста (Науменко, 2001). Только в устьях незамерзающих, крупных рек могли сложиться относительно благоприятные условия для существования сельди. В связи с этим можно, очевидно полагать, что именно прибрежная форма в водах Камчатки является наиболее древней или реликтовой.

С началом потепления климата и отступлением ледника появились условия для успешного выживания сельди в водах Камчатки. Очертания берегов Камчатского полуострова были в основном определены уровнем послеледниковой трансгрессии моря. В дальнейшем, абразионная деятельность и молодые тектонические движения сформировали ее современные очертания (Геология СССР, 1964). Разрушение на отдельных участках менее прочных пород обусловило на Юго-Восточной Камчатке и в Олюторском заливе образование абразивно-бухтового берега с частым чередованием скалистых мысов и небольших бухт. Севернее Авачинской губы до Укинской губы блоки, испытывающие поднятие, выделились в виде гористых полуостровов. Отстающие в движении участки между ними представляют собой крупные открытые бухты с овальными очертаниями. Вынос реками и ледниками больших масс обломочного материала обусловил развитие между Укинской губой и зал. Анапка аккумулятивных выровненных лагунных берегов с большим числом лагун, отгороженных от моря барами и косами.

Можно предположить, что в это время некоторые популяции сельди, с появлением дополнительных нерестовых площадей, и развитием на них пригодного для размножения сельди субстрата, стали увеличиваться в численности. Общее потепление климата и увеличение температуры морских и океанских вод обусловили все более дальние и продолжительные кормовые миграции. Длительность кормовых миграций одних из них увеличилась настолько, что они уже не успевали вернуться на распределяемые речным стоком мелководья вблизи от мест размножения до наступления холодного времени года. Избегая охлажденных масс прибрежной зоны, которая в осенний период охлаждается быстрее, чем менее подверженные перемешиванию морские воды, особи этих популяций стали зимовать на больших глубинах в морских заливах. Возвращались к берегу эти рыбы только весной после прогрева прибрежных водных масс. Так можно представить себе происхождение зимовальной миграции морских сельдей и так же они происходят у корфокарагинской сельди (Качина, 1981). Т.Ф.Качина называет место зимовки корфокарагинской сельди «теплым пятном». В годы, когда относительно теплые придонные воды распространяются более широко, район зимовки сельди

увеличивается. Примерно так же можно представить этот период гижигинско-камчатской сельди, зимовальные скопления которой перемещаются в северном направлении вдоль восточных склонов банки Лебеда и впадины ТИПРО, при этом также избегая прибрежных охлажденных водных масс (Пискунов, 1955) и держась над изобатами 200–400 м (см. рис. 2).

Несколько иной представляется эволюция озерной формы сельди. Ее происхождение связано не только с биологическими особенностями вида, но и, как отмечалось выше, с геологической историей районов ее обитания. Помочь разобраться в этом может схема распределения данной формы в водах Камчатки (см. рис.1). Все лагунные озера, населенные сельдью, расположены вдоль восточного берега Камчатки, в районах мысов, и у юго-восточной Камчатки, в Авачинской губе и южнее ее. Это районы наиболее активного поднятия суши в четвертичный период вплоть до его современного этапа, обусловленного

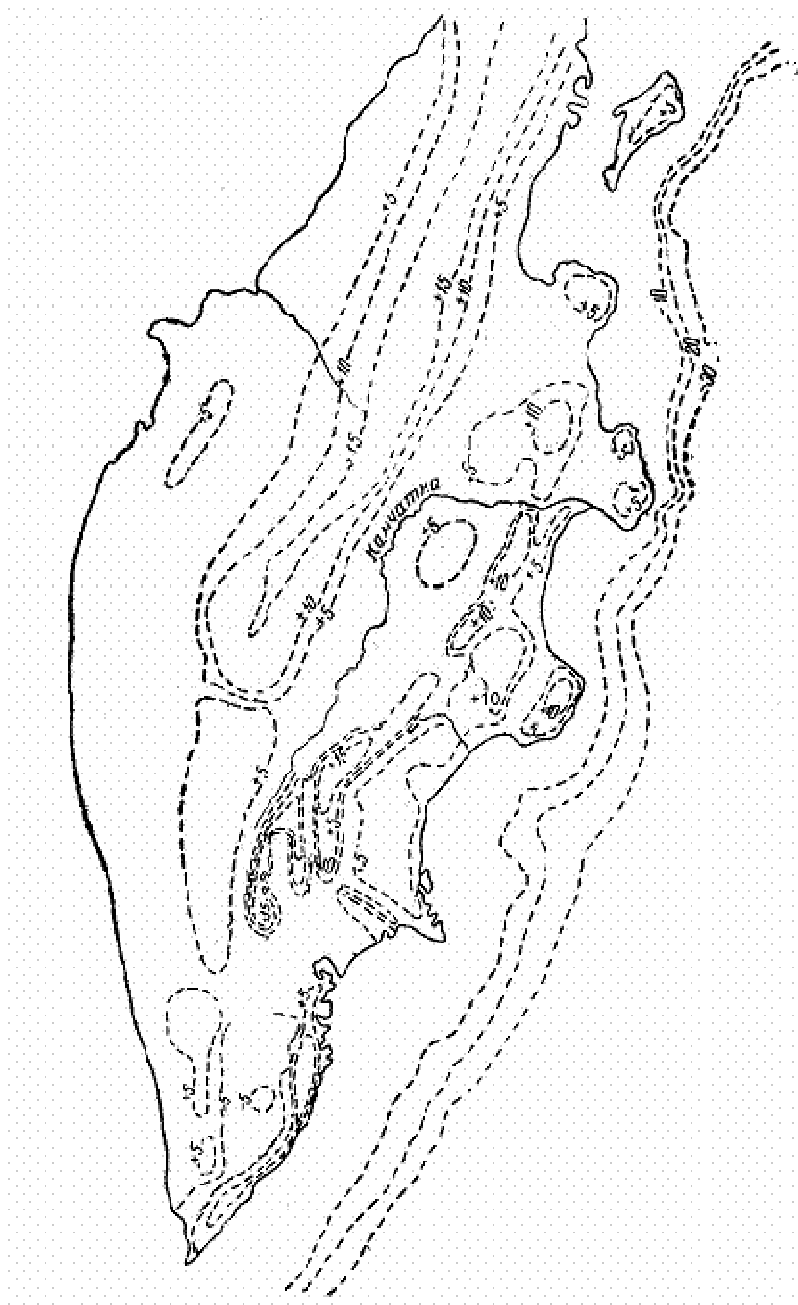


Рис. 5. Деформации земной коры на Камчатке в четвертичное время Пс А. Е. Святлозскому (Геология СССР, 1964). Пунктиром показаны линии областей опускания (-) и поднятия (+) в сотнях метров

тектоническими движениями земной коры (Геология СССР, 1964). Связь распространения озерной сельди и тектонических движений земной коры в районах ее обитания особенно хорошо иллюстрирует рисунок 5, на котором приведена схема деформации земной коры на Камчатке в четвертичное время (Геология СССР, 1964) и показано, что области распространения озерной сельди совпадают с местами ее подъемов. К сожалению, схема, приведенная в данном источнике, не распространяется на север дальше о-ва Карагинский туда, где обитает топатская популяция озерной сельди. Авторы сборника «История развития рельефа Сибири и

Дальнего Востока» относят Олюторский залив к Северо-Камчатскому блоку, характеризующемуся отсутствием «более молодого чем среднечетвертичный вулканизма...» (История развития..., 1974). Активные тектонические процессы прекратились в этом районе в нижнечетвертичное время и в настоящее время данная область относится к тектонически стабилизированной. Однако в среднечетвертичное время, после стабилизации в данном районе вулканизма, началось медленное поднятие участка от Хавывенской возвышенности до пролива Литке и Олюторского залива.

Для понимания процесса эволюции береговой линии и связанной с этой линией биологией размножения сельди необходимо учесть еще один фактор – изменение уровня моря в результате таяния ледников. В четвертичную эпоху таких изменений было множество (История развития..., 1974). В какой именно период образовались лагуны, в которых обитает озерная сельдь, сказать трудно. Если судить по времени образования морских террас, то наиболее благоприятной была вторая половина климатического оптимума голоцена в интервале 6,0–7,5 тыс. лет назад (История развития..., 1974). Уровень моря в этот период достиг наибольшей высоты по сравнению с современным (+3 м), а затем понизился в связи с начавшимся похолоданием и, очевидно, тектоническим поднятием со скоростью около 2,0–2,1 мм в год. Все остальные периоды, называемые авторами данного сборника, не могут быть использованы нами для описания эволюции биотопов озерной сельди, поскольку уровень моря вплоть до среднего плейстоцена был, очевидно, ниже современного на несколько десятков метров.

Итак, с повышением уровня моря около 6–7,5 тыс. лет назад, населенные ныне сельдью озера, стали мелководными морскими заливами. Можно предположить также, что, имея хороший сток пресной воды (крупные реки) и обширные мелководья эти водоемы были быстро заселены сельдью. Нерестовый ареал этих рыб распространялся вслед за постепенным отступлением речного устья вглубь заливов. В это время данные популяции можно было еще отнести к прибрежной форме. В дальнейшем, в связи с начавшимся отступлением моря (по вышеназванным причинам), накоплением терригенных осадков в устьях рек и волно-прибойной деятельностью моря, сформировались песчаные косы, отделившие заливы от моря и превратившие их в лагуны со своеобразным гидрологическим режимом (Лебедев, 1911; Куренков, 1975). Поскольку численность популяций сельди, обитавших в этих заливах, была невысока (вероятнее всего она ограничивалась площадью нерестилищ), нагульные миграции их были непродолжительны. В результате у них сохранилась главная особенность прибрежной формы, – зимовка вблизи мест размножения, распресняемых речным стоком, что, как уже было сказано выше, в условиях ледникового периода является основополагающим фактором для выживания этих рыб. В дальнейшем, данные водоемы испытывали еще больший подъем над уровнем моря и сельдь в момент ее осенней миграции в озеро приходилось заходить уже не в само озеро, а в речную протоку, связывающую с ним море (Куренков, 1970). В настоящее время длина такой протоки достигает порой нескольких километров (озера Нерпичье и Оленье) и даже располагается под заметным наклоном в сторону моря (озера Вилуй и Оленье).

Таким образом, как видно из вышесказанного, основными факторами в образовании озерной формы сельди были тектонический подъем земной коры в

местах размножения и зимовки прибрежной или морской сельди, наличие послеледниковой трансгрессии и последующей регрессии моря в этих местах около 6,0–7,5 тыс. лет назад. Очевидно, наличием или отсутствием этих условий можно объяснить возникновение озерных сельдей и в других районах Дальнего Востока.

Известно, что озерная форма сельди обитает также в отдельных лагунах Дании, Швеции, Латвии (Берг, 1948; Световидов, 1952) и в некоторых случаях, для того чтобы попасть в озеро для зимовки и нереста, проделывают путь в несколько километров по озерной протоке (Световидов, 1952). Можно предположить, что происхождение этих рыб также связано с послеледниковыми трансгрессиями, регрессиями моря и вертикальными движениями земной коры.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проникнув через Берингов пролив в Берингово море в четвертичный период, сельдь распространилась вдоль обоих берегов п-ова Камчатка, образовав в прилегающих водоемах три формы: морскую, прибрежную и озерно-лагунную (озерную). По своим биологическим особенностям наиболее адаптированной к условиям ледниковых эпох, неоднократно на полуострове в то время, была прибрежная форма. Основной адаптивной чертой, позволившей этим рыбам существовать во времена ледниковых похолоданий, является зимовка и нерест вблизи от устьев рек. Две другие формы могли появиться во время отступления ледника, характеризуемого потеплением морских вод и динамичным развитием береговой линии.

Морская форма сельди, главной особенностью которой следует считать зимовку в открытом море, в верхней части глубоководных каньонов, на границе шельфа и свала глубин, возникла в местах формирования больших мелководных заливов, бухт и лагун. Хорошее развитие нерестового субстрата в этих водоемах, а также общее потепление морских вод создали условия для процветания таких популяций и увеличения их численности. С ростом численности стали увеличиваться протяженность и продолжительность их нагульных миграций, связанных с поиском и добычей корма. Рыбы уже не успевали вернуться к прежним местам зимовки в устьях рек до начала выхолаживания прибрежных вод и оставались зимовать в наиболее подходящих для этого местах морских заливов или даже в открытом море. Положительным фактором при этом изменении мест зимовки стало питание в зимний период, создавшее дополнительное преимущество перед двумя другими формами. Весной сельдь морской формы возвращается для нереста в мелководные бухты, заливы и лагуны.

Сельдь озерной формы зимует в сравнительно небольших озерах лагунного типа. Формирование этих водоемов также происходило в период послеледникового потепления. В этом процессе участвовали три геологических фактора: трансгрессия, возникшая за счет таяния ледника; дальнейшая регрессия морских вод и тектонический подъем участков суши. В период трансгрессии моря, около 6,0–7,5 тыс. лет назад в устьях рек, местах современного обитания озерной сельди появились мелководные морские заливы, населенные популяциями сельди прибрежной формы. Последовавший затем процесс регрессии моря и тектонический подъем берега в районах этих заливов создал условия для превращения этих

заливов в озера-лагуны. Сельдь, сохранившая все основные черты биологии прибрежной формы, сформировавшиеся в условиях ледникового периода, продолжала зимовать в этих водоемах, покидая их только в начале лета после нереста. Таким образом, эволюция озерной формы сельди неразрывно связана с историей геологического развития ее биотопа.

Автор выражает особую признательность Льву Иосифовичу Лапшину за помощь, оказанную в подборе литературы по геологии.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амброз А.И. 1930. Сельдь Халыгера, Авачинской губы и большерецкого района // Рыбн. хоз-во Дальнего Востока. №9-10-11. С.55–58.

Амброз А.И. 1931. Сельдь (*Clupea harengus pallasi* C. V.) залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. Т.6. 1-313 с.

Берг Л.С. 1918. О причинах сходства фауны северной части Атлантического и Тихого океанов // Изв. Академии наук (VI) XII. С.1839-1840.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч.1. М.-Л.: Изд. АН СССР. 467 с.

Богданов Л.В., Флусова Г.Д., Черноиванова Л.А., Рыбникова И.Г. 1983. О разобщенности ихтиофауны Берингова и Охотского морей (на примере черного палтуса, тихоокеанской сельди и минтая) // Биол. проблемы Севера: Тез. докл. X Всесоюзн. симпозиума. Ч.2. Магадан: ИБПС АН СССР. С.422.

Бонк А.А., Золотов А.О. 2002. Распределение корфо-карагинской сельди в период нагула в 1997–2001 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. III науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С.203–204.

Бооль В.Б., Фишман О.А. 1934. Гидрохимическое обследование озера Виллюй в связи с замором рыбы весной 1934 г. Петропавловск-Камчатский. Архив КамчатНИРО. 4 с.

Вышегородцев В.А. 1994. Гижигинско-камчатская сельдь. Поиск предзимовальных скоплений // Рыбн. хоз-во. №6. С.24–25.

Геология СССР. Т XXXI. Ч. I. М. Недра. 1964. 734 с.

Дмитриев Н.А. 1946. Малоизвестные сельди морей СССР // Рыбн. хоз-во. №4-5. С.32–37.

История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Камчатка, Курильские и Командорские острова. М. Наука. 1974. 440 с.

Кагановский А.Г., Полутов И.А. 1950. Сельдь Пенжинского залива // Изв. ТИНРО. Т.ХХХII. С.37–53.

Качина Т.Ф. 1981. Сельдь западной части Берингова моря. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 122 с.

Книпович Н.М. 1938. Гидрология морей и солоноватых вод (в применении к промысловому делу). М.-Л.: ВНИРО. 513 с.

Куренков И.И. 1960. Нерпичье озеро (гидрологический очерк). Петропавловск-Камчатский. Архив КамчатНИРО. 26 с.

Куренков И.И. 1967. Гидробиологический очерк озера Нерпичье (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т.37. С.170–186.

Куренков И.И. 1970. Пресное или соленое оз. Нерпичье? // Вопр. географии Камчатки. Вып.6. С.95–97.

Куренков И.И. 1975. Зоопланктон озер Камчатки. Ч.1. Петропавловск-Камчатский. Архив КамчатНИРО. 171 с.

Лебедев В.Н. 1911. Предварительный отчет об исследовании вод Камчатки в 1908–1909 г. // Изв. Имп. Русск. Геогр. общ-ва. Т.XLVII. Вып.I-V. С.1-81.

Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука. 548 с.

Лушников В.М. 1957. Отчет о поисковых работах в сельдевую экспедицию в районе юго-западного побережья Охотского моря за период с 20 мая по 10 октября 1957 года. Петропавловск-Камчатский. Камчатрыбпром. Промысловая разведка рыбы. Архив КамчатНИРО. 9 с.

Марти Ю.Ю. 1961. Миграции и проблема обеспеченности пищей морских рыб. Тр. совещ. по динамике числ. рыб. М.: АН СССР. С.78–81.

Марти Ю.Ю. 1966. Взгляды на формирование морфобиологических особенностей морских сельдей Атлантического и Тихого океанов // Тр. ПИНРО. Вып.XVII. С.303–315.

Медников Б.М. 1957. О планктоне и сельди Олюторско-Наваринского района // Изв. ТИНРО. Т.44. С.57.

Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 334 с.

Николаев А.С., Антонов Н.П., Науменко Н.И., Трофимов И.К. 1993. Опыт гидроакустической оценки нерестового запаса лагунно-озерной сельди оз. Нерпичье // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского

шельфа. Вып. II. Петропавловск-Камчатский: Камчатское отделение ТИНРО. С.209–215.

Пискунов И.А. 1955. К биологии нагульной сельди, обитающей у юго-западной Камчатки и северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Вып.4. С.63–70.

Позднов Р.Н., Анисимов И.С. 1960. Разведка и наводка судов на косяки сельди в водах Камчатки. Камчатрыбпром. Промысловая разведка рыбы. Техника рыболовства. М.: Рыбная промышленность. 63 с.

Пономарева Л.А. 1951. О взаимоотношениях сельдей рода *Clupea* // Ученые записки Горьковского гос. ун-та. Вып.10. С.175–193.

Правоторова Е.П. 1956. Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебаниями ее численности и изменением ареала нагула // Изв. ТИНРО. Т.59. С.102–128.

Пробатов А.Н., Фролов А.И., 1958. К вопросу о происхождении сельди озера Тунайча (Тоннай) // Ученые записки Ростовского-на-Дону гос. ун-та. Т. LI. Вып.6. С.33–35.

Проخورов В.Г. 1965. Топатское стадо озерной сельди // Вопр. географии Камчатки. Вып.3. С.115–116.

Родин А.В. 2000. Океанологические процессы и промысловые скопления пелагических рыб // Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. СПб.: Тихоокеан. рыбопромышленная компания. 59 с.

Световидов А.Н. 1949. О некоторых биологических особенностях тихоокеанской сельди и о причинах, их обусловивших // Изв. ТИНРО. Т. XXXI. С.59–64.

Световидов А.Н. 1952. Сельдевые (*Clupeidae*). Рыбы. Т. II. вып.1. Фауна СССР. М.-Л.: Изд. АН СССР. 332 с.

Трофимов И.К. 1996. Особенности репродуктивной биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii* озера Нерпичье (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т.36. №4. С.496–501.

Трофимов И.К. 1999. О питании тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii* камчатских озер Нерпичье и Вилкой в морской и пресноводный периоды жизни // Вопр. ихтиологии. Т.39. №3. С. 375–383.

Трофимов И.К., Науменко Н.И. 2000. Некоторые аспекты биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii* озер Нерпичье и Калыгирь (восточная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. V. Петропавловск-Камчатский. Камчатский печатный двор. С.12–18.



Hourston A.S. 1982. Homing by Canada's west coast herring to management units and divisions as indicated by tag recoveries // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39. P.1414–1422.

Kääriä J., Naarminen M., Eklund J., Jönsson N., Aneer G., Rajasilta M., 2000. A tagging experiment on spring-spawning baltic herring (*Clupea harengus membras*) in southwest Finland in 1990–1998 // Herring expectations for a new millennium. Anchorage, Alaska, University of Alaska Sea Grant College Program. P.599–609.

Trofimov I.K. 2000. Pacific herring (*Clupea pallasii pallasii*) of the Nerpichye, Kalygyr, and Viluy lakes (east Kamchatka) // Herring 2000. An international symposium on expectation for a new millennium. Anchorage, Alaska. P.70.