

УДК 597.553.2

СРАВНИТЕЛЬНАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОХОДНОЙ МАЛЬМЫ КАМЧАТСКИХ РЕК

И.В. Тиллер

*Вед. н. с., к. б. н.; Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 683000, Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел./факс: (4152) 41-27-01, 41-07-74. E-mail: tiller.i.v@kamniro.ru*

ПРОХОДНАЯ МАЛЬМА, ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ, РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, ПОЛОВОЕ СООТНОШЕНИЕ, УПИТАННОСТЬ

Исследованы популяции проходной мальмы девяти рек западного и восточного побережий Камчатки в 2015 г. В возрастной структуре уловов проходной мальмы обоих побережий Камчатки в целом сохраняется преобладание 5–6-годовалых рыб. Максимальный возрастной ряд, насчитывающий восемь возрастных групп, отмечен у мальмы рек Палана на западном побережье, Хайлюля и Жупанова — на восточном, минимальный — в уловах мальмы рек Большая и Авача (четыре возрастные категории). Размерно-весовые характеристики по возрастам различаются незначительно. Половая структура в целом характеризуется преобладанием самок в пределах средней величины, характерной для камчатской мальмы. Показатели упитанности невысоки и не имеют определенной тенденции. Наименьшие значения упитанности отмечены в популяциях с более коротким морским нагулом.

COMPARATIVE BIOLOGICAL CHARACTERIZATION OF ANADROMOUS DOLLY VARDEN IN THE RIVERS OF KAMCHATKA

I.V. Tiller

*Leading scientist, Ph. D.; Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography 683000, Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18
Tel./fax: (4152) 41-27-01, 41-07-74. E-mail: tiller.i.v@kamniro.ru*

ANADROMOUS DOLLY VARDEN, AGE COMPOSITION, SIZE AND AGE STRUCTURE, SEX RATIO, BODY CONDITION

Populations of anadromous Dolly Varden in nine rivers on the west and east coasts of Kamchatka were analyzed in 2015. In general 5–6-year-old individuals dominated in the age structure of the catches of anadromous Dolly Varden on both coasts. The maximal wide range of the ages included eight groups and was found in the populations of Palana River on the west coast, of Khailulya and Zhupanova Rivers on the east coast, the minimal range (of four age groups) – in the catches of Bolshaya and Avacha Rivers. There are no significant differences between the age groups in the body length and weight. The percent of females was generally higher, but not too much, comparing it to the average value typical for Kamchatkan Dolly Varden. The index of body condition is not high and does not demonstrate any trend. The minimal index was in the populations with a shorter period of feeding at sea.

Основной задачей рыбохозяйственной науки является биологическое обоснование рационального использования рыбных ресурсов морей, океанов и прочих водоемов. Теоретической основой решения этой задачи является научное предвидение изменений численности рыб. Можно сказать, что к настоящему времени изучены общие закономерности динамики численности популяций основных промысловых видов рыб, позволяющие с достаточной достоверностью оценивать запасы и делать прогнозы возможного вылова. В то же время постоянно меняющиеся условия среды требуют дополнительной информации, уточнения различных связей и совершенствования методов прогнозирования. Колебания численности рыб определяются внутренними и внешними причинами и чаще всего представляют результат их взаимодействия. Поэтому научное толкование наблюдаемой ритмики нуждается в изучении как внешних по отношению к популяции факторов, так и в анализе структуры и внутренних свойств популяции.

Проходная мальма является традиционным объектом промысла и спортивного рыболовства на Камчатке. Она представляет собой один из немногих видов лососевидных рыб на полуострове, лов которых можно осуществлять в течение

всего года, в отличие от тихоокеанских лососей. Хотя удельное значение гольца в общих уловах лососей невелико, однако благодаря своей высокой пищевой и товарной ценности он пользуется большим спросом среди населения. Запасы проходной мальмы на Камчатке сравнительно невелики, поэтому повышенный в последние годы интерес к ее добыче вызывает некоторое опасение в перелове в наиболее доступных для пользователей местах. Чтобы заранее избежать этого, необходимо максимально точно определить запасы мальмы в реках Камчатки и долю ее промыслового изъятия.

Для реализации главной цели — оценки запасов и прогнозирования объемов вылова — необходима серьезная теоретическая база, которая может быть создана на основе многолетних сборов материалов по био- и промысловой статистике мальмы из различных районов обоих побережий Камчатки.

Чтобы судить о состоянии запасов в целом, необходимо знать, в каком состоянии находится популяция, и отслеживать любые изменения в ее структуре. В 2016 г. продолжалось исследование биологии и динамики численности проходной мальмы рек Камчатки. Задача данного исследования — анализ материалов за 2015 г. с различных рек восточного и западного побережий Камчатки с целью корректировки основных параметров, используемых при прогнозировании численности и ОДУ мальмы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили сборы биостатистики по проходной мальме из 11 рек западного и восточного побережий Камчатки в 2015 г. (рис. 1).

Объем собранного материала и его распределение представлены в таблице 1. Общее количество материала составило 1251 экз. У рыб измерены длина, масса тела полная и без внутренностей, подсчитаны

показатель упитанности и доля самок в популяциях. Возраст рыб определен по отолитам, которые подвергались предварительной шлифовке. Измерения годовых колец проводились по наименьшему радиусу. Для правильного понимания характера роста необходимо точное определение возраста рыбы. У гольцов для этой цели обычно используют отолиды. Очень мелкая чешуя гольца чрезвычайно затрудняет изготовление чешуйных препаратов.

Кроме того, при применении чешуи возраст оказывается заниженным на 1–4, чаще на два года (Гудков, Скопец, 1989; Gullestad, 1974). Это связано с тем, что закладка чешуи у гольцов происходит по достижении размеров 5–7 см в возрасте 2–3 года. Обработка материалов осуществлялась методами вариационной статистики.

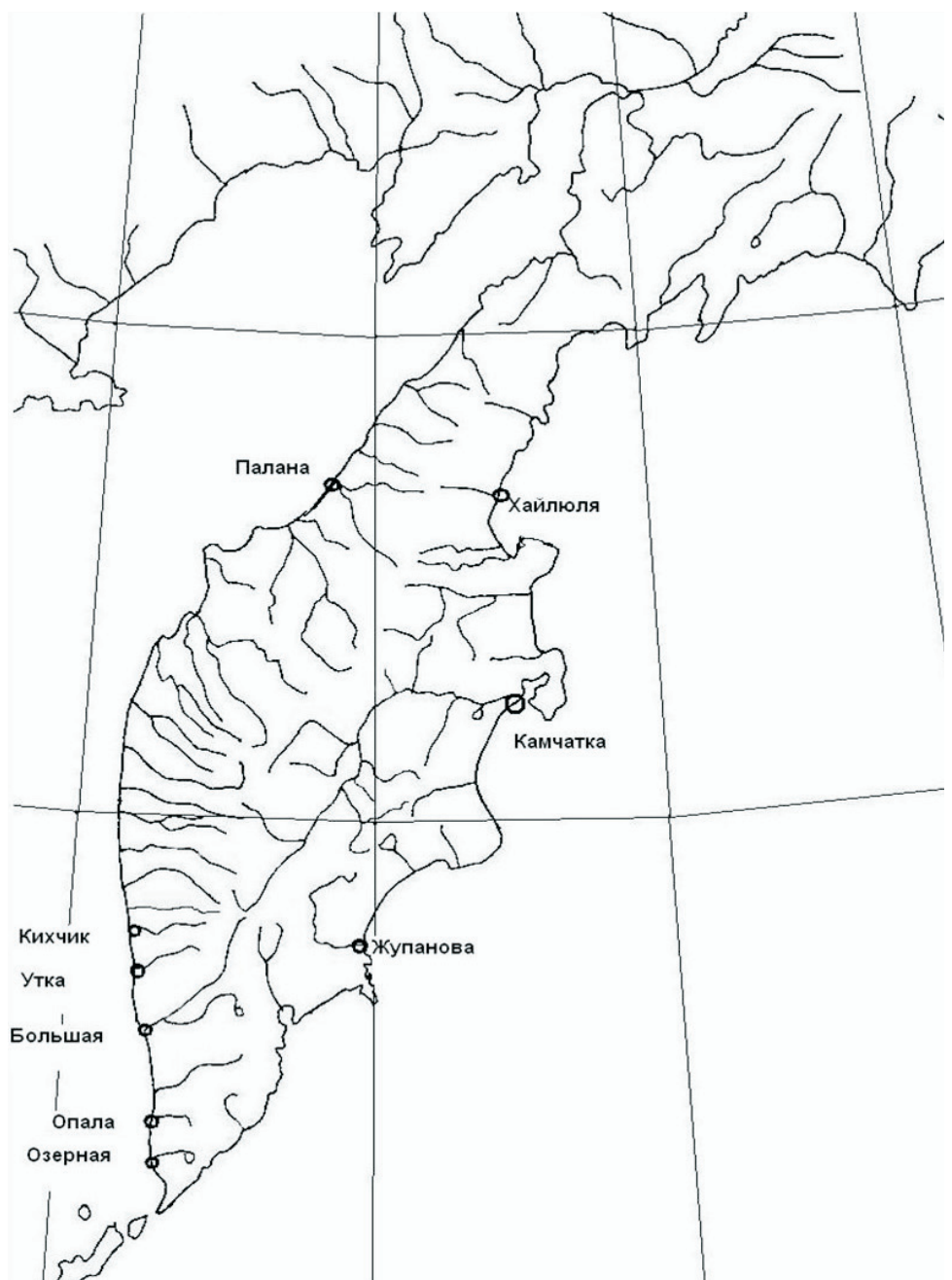


Рис. 1. Места взятия образцов для анализа

Таблица 1. Количество образцов проходной мальмы, взятых в реках западного и восточного побережий Камчатки в 2015 г., экз.

Река	Количество экземпляров
Западное побережье	
Палана	50
Кихчик	100
Большая	25
Утка	117
Озерная	200
Опала	56
Восточное побережье	
Хайлюля	50
Камчатка	250
Гаванская (о. Беринга)	65
Жупанова	250
Авача	88

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура популяций мальмы рек западного побережья

Возрастной состав

Одним из основных показателей, по которому судят о состоянии популяции, является возрастная структура уловов. Возрастной состав промыслового стада есть результат взаимодействия пополнения и убыли. Его изменчивость определяют колебания численности отдельных поколений. Предельный возраст камчатской проходной мальмы на западном побережье обычно составляет 10+ лет. В реках западного побережья Камчатки возраст гольца обычно ограничивается 8–9 годами. Предельный возраст проходной мальмы 11+ лет отмечен в р. Кихчик в 1998 г. в количестве одного экземпляра (Тиллер, 1998). В возрастной структуре уловов проходной мальмы западного побережья Камчатки в большинстве случаев доминирующими возрастными группами являются 5+ и 6+. На рисунке 2 представлен возрастной состав уловов в 2015 г. из шести рек западного побережья.

Среди перечисленных рек только Палана занимает северное положение, остальные реки сосредоточены в южной части полуострова. В паланской же популяции в уловах доминируют особи в возрасте 7 и 8 лет. Благодаря этому средний возраст мальмы р. Паланы составил 7,7 лет. Такое положение можно объяснить тем, что паланская мальма недостаточно интенсивно эксплуатируется промыслом. Она же единственная из перечисленных популяций, у которой в образцах уловов присутствуют рыбы десятилетнего возраста, занимающие 6% в уловах.

Среди остальных стад наиболее схожа по составу уловов с паланской мальма р. Утки с максимальным возрастом в пробе 9 лет. Также обращает на себя внимание, что распределение возрастных групп в уловах мальмы из рек Палана и Утка близко к нор-

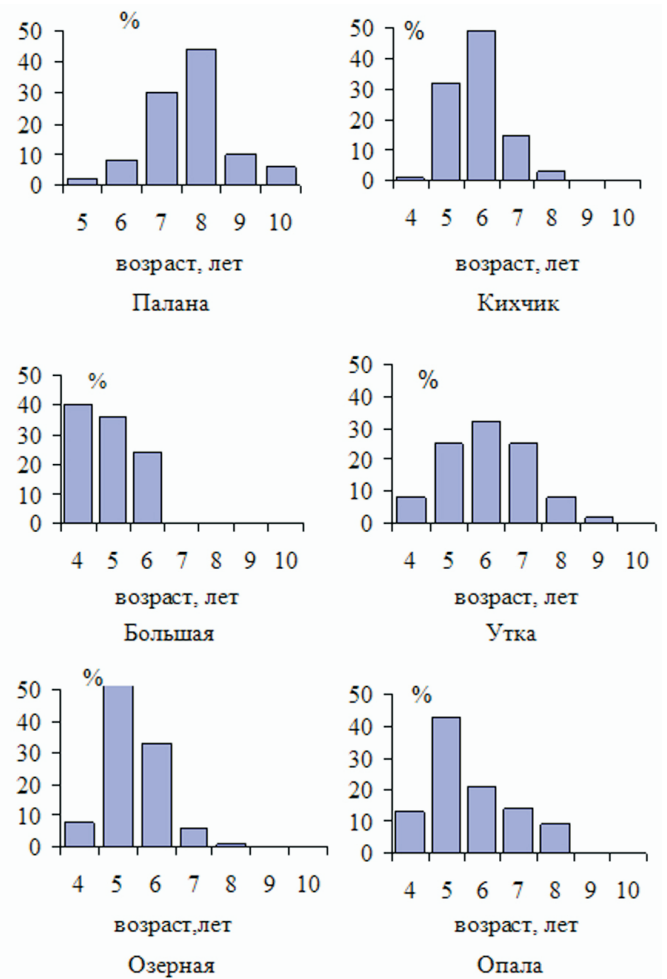


Рис. 2. Возрастной состав уловов проходной мальмы из рек западного побережья Камчатки

мальному. Это означает, что рыба всех возрастов облавливалась пропорционально их численности в водоеме либо вообще мало подвержена промысловому изъятию.

В остальных реках по южной части полуострова возрастная структура в образцах уловов в целом сходна, за исключением р. Большой. В уловах мальмы из этой реки наиболее многочисленными оказались возрастные группы 4 и 5 лет и абсолютно отсутствуют старшие возрастные категории. Дело в том, что все рыбное население р. Большой, в том числе и мальма, подвержено мощному прессу как со стороны рыбодобывающих компаний, так и рыболовов-любителей. Налицо резкое омоложение популяции мальмы, что говорит о ее неблагоприятном состоянии. Популяции этого вида из Кихчика, Озерной, Опалы находятся в относительно стабильном состоянии, судя по их возрастной структуре.

Размерно-весовая структура

Длина проходной мальмы на Камчатке обычно не превышает 75 см, наиболее часто встречаются особи размером 35–45 см (Савваитова, 1963). По нашим наблюдениям, максимальный размер проходной маль-

мы составлял 73 см. У одновозрастных рыб часто наблюдаются значительные различия в длине, поэтому размерные ряды по возрастам сильно трансгрессируют, так как они неоднородны по речному и морскому возрасту. Наибольший размах колебаний размеров отмечается у рыб в возрасте 5–6 лет (Тиллер, 1994).

В таблице 2 показаны размерно-весовые характеристики проходной мальмы из рек Западной Камчатки. Как видно из таблицы, средние величины размеров и массы колеблются незначительно. Большой разброс показателей в группе 4+ объясняется статистической недостоверностью, то есть малым количеством материала.

По средневзвешенным показателям, наибольшими размерами и массой обладает мальма р. Паланы, что объясняется присутствием в возрастном составе значительного количества рыб старших возрастов. По южной части побережья из куста рек наименьшими размерами и массой выделяется мальма р. Большой, по-видимому, в связи со значительным антропогенным воздействием на эту популяцию.

Половая структура

В популяциях проходной мальмы рек Камчатки половая структура, как правило, характеризуется преобладанием самок, иногда очень значительным. Это же явление характерно для проходной мальмы охотоморского побережья (Волобуев, 1975) и саха-

линских рек (Гриценко, Чуриков, 1976) то есть является биологической особенностью проходной формы. Считается, что самцы созревают быстрее самок и раньше выбывают из нерестового стада, кроме того, у мальмы имеется резервный генофонд в виде речных и карликовых самцов, которые составляют с проходной единую популяционную систему за счет повышенной смертности в старших возрастных группах (Никольский, 1974; Armstrong, Morrow, 1980). Небольшой объем материала не позволяет достоверно подтвердить это утверждение, однако в целом некоторая тенденция отмечается (табл. 3).

Из всех популяций только в р. Утке самок значительно меньше 50%. Как известно, изменения численности рыб отражаются определенным образом на соотношении полов в популяции (Никольский, 1974; Крыхтин, Смирнов, 1962). Это выражается в том, что в многочисленных нерестовых стадах численность самок снижается. По этому утверждению, популяция мальмы р. Утки находится в наиболее благополучном состоянии. По нашим наблюдениям, тенденция преобладания самок в популяциях гольца в годы сравнительно низкой численности более заметна (Тиллер, 1993).

Упитанность

Упитанность отражает физиологическое состояние рыбы. Величина этого показателя тесно связана с обеспеченностью пищей, длительностью нагула, перио-

Таблица 2. Размерно-весовой состав мальмы из рек западного побережья

Возраст	Показатели					
	Палана	Кихчик	Утка	Большая	Озерная	Опала
4+	–	$\frac{35,0}{0,53}$	$\frac{31,6 \pm 1,11}{0,35 \pm 0,03}$	$\frac{31,1 \pm 0,41}{0,39 \pm 0,02}$	$\frac{34,0 \pm 0,46}{0,49 \pm 0,02}$	$\frac{29,3 \pm 1,51}{0,33 \pm 0,05}$
5+	$\frac{36,0}{0,44}$	$\frac{37,9 \pm 0,26}{0,68 \pm 0,02}$	$\frac{36,5 \pm 0,53}{0,55 \pm 0,03}$	$\frac{35,9 \pm 1,18}{0,56 \pm 0,05}$	$\frac{35,8 \pm 0,23}{0,56 \pm 0,01}$	$\frac{35,3 \pm 0,77}{0,55 \pm 0,03}$
6+	$\frac{41,0 \pm 0,59}{0,71 \pm 0,04}$	$\frac{43,2 \pm 0,36}{0,96 \pm 0,03}$	$\frac{41,8 \pm 0,53}{0,86 \pm 0,03}$	$\frac{39,7 \pm 0,71}{0,72 \pm 0,04}$	$\frac{38,7 \pm 0,45}{0,69 \pm 0,02}$	$\frac{41,8 \pm 0,93}{0,78 \pm 0,05}$
7+	$\frac{45,6 \pm 0,71}{0,98 \pm 0,05}$	$\frac{43,2 \pm 0,36}{0,96 \pm 0,03}$	$\frac{46,9 \pm 0,72}{1,17 \pm 0,06}$	–	$\frac{42,7 \pm 1,50}{0,86 \pm 0,08}$	$\frac{44,7 \pm 1,25}{0,94 \pm 0,07}$
8+	$\frac{52,3 \pm 1,18}{1,47 \pm 0,09}$	$\frac{47,8 \pm 0,17}{1,25 \pm 0,04}$	$\frac{50,5 \pm 1,34}{1,31 \pm 0,07}$	–	$\frac{49,0}{1,40}$	$\frac{53,0 \pm 1,09}{1,64 \pm 0,07}$
9+	$\frac{55,4 \pm 2,94}{1,67 \pm 0,23}$	–	$\frac{57,0 \pm 1,00}{1,65 \pm 0,05}$	–	–	–
10+	$\frac{63,0 \pm 2,08}{2,51 \pm 0,30}$	–	–	–	–	–
Средняя	$\frac{47,2}{1,32}$	$\frac{39,8}{0,78}$	$\frac{39,7}{0,81}$	$\frac{34,9}{0,53}$	$\frac{37,1}{0,62}$	$\frac{38,9}{0,72}$

Примечание: над чертой — длина, см; под чертой — масса, кг

Таблица 3. Половой состав мальмы западного побережья Камчатки в 2015 г.

Река	Доля самок в % по возрастам							Общий	Кол-во
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Палана	–	–	–	–	–	–	–	54	50
Кихчик	–	81(32)	59(49)	33(15)	33(3)	–	–	61	100
Утка	40(10)	52(29)	42(38)	10(29)	22(9)	–	–	34	117
Большая	–	–	–	–	–	–	–	60	25
Озерная	75(16)	55(105)	54(65)	69(13)	–	–	–	57	200
Опала	–	–	–	–	–	–	–	52	56

Примечание: в скобках — общее количество рыб в возрастной группе.

дом голодания и специфична в разные периоды жизненного цикла вида. Различий в упитанности между самцами и самками у мальмы на Камчатке не наблюдалось (Тиллер, 1994). Коэффициент упитанности может служить косвенным показателем обеспеченности пищей рыб. Незначительные колебания его в данной части ареала свидетельствуют о стабильной кормовой базе мальмы на западном побережье (табл. 4).

Мальма р. Паланы отличается меньшей упитанностью, но в то же время этот показатель по возрастам отличается незначительно. Следовательно, условия нагула этой популяции менее благоприятны, чем у остальных. Упитанность мальмы из рек южной части побережья заметно отличается в большую сторону, как по возрастам, так и по средним величинам.

Структура популяций мальмы рек восточного побережья

Возрастной состав

Предельный возраст камчатской проходной мальмы на восточном побережье обычно составляет 10+ лет. Однако изредка встречаются особи 11 и 12-летнего возраста, единичные экземпляры которых были отмечены в реках Апука и Хайлюля (Тиллер, 2006).

Возрастной состав уловов мальмы на восточном побережье Камчатки не отличается большой изменчивостью. Практически во всех реках, кроме Авачи, в образцах уловов основными возрастными группами являлись 6–7-летние рыбы.

Анализ рисунка 3 показывает достаточно большое сходство возрастного состава уловов мальмы из рек Хайлюля и Жупанова, а также Камчатка и Гаванская. Возможно, это объясняется одинаковым воздействием внешних факторов на данные популяции, в первую очередь вылова.

Наибольший средний возраст рыб наблюдался в реках Хайлюля и Русакова, что, кстати, отмечалось и в предыдущие годы (Тиллер, 2004, 2006). Пробы из популяций таких рек, как Камчатка и Авача, отличаются меньшим средним возрастом. На наш взгляд, это объясняется тем, что популяции мальмы этих рек, расположенные вблизи населенных пунктов, подвержены более сильному антропогенному воздействию как со стороны промышленного, так и любительского лова. Наиболее показательна в этом отно-

шении Авача, которая находится в непосредственной близости от городов Петропавловск-Камчатский и Елизово. Во-первых, в пробе мальмы из нее всего четыре возрастные группы, во-вторых, средний возраст составляет всего 5,3 года. Интенсивный лов приводит к значительному омолаживанию промысловой части стада, и создается угроза того, что популяция не сможет восстановиться. В связи с этим, состояние популяции мальмы р. Авачи вызывает серьезное беспокойство.

Размерно-весовая структура

Распределение размерно-весовых характеристик мальмы восточного побережья Камчатки мало отличается от такового на западном побережье (табл. 5). Как видно из таблицы, средние размеры и масса мальмы из разных рек восточного побережья Камчатки в целом различаются незначительно и колеблются в силу естественной разнокачественности особей. В то

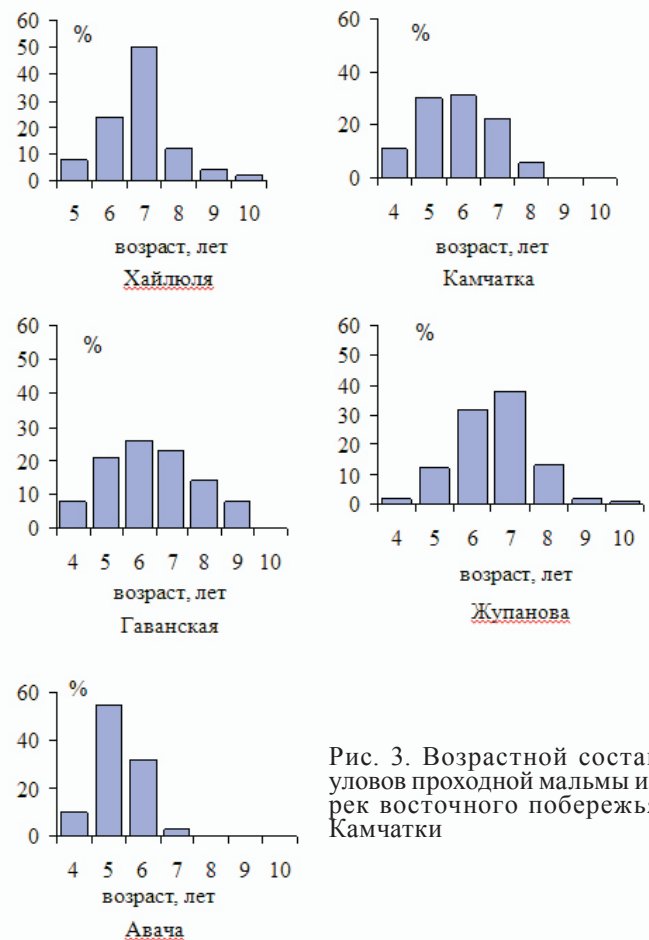


Рис. 3. Возрастной состав уловов проходной мальмы из рек восточного побережья Камчатки

Таблица 4. Упитанность мальмы из рек Западной Камчатки в 2015 г.

Река	Упитанность мальмы по Кларк по возрастам							Средняя	Кол-во
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Палана	–	0,85	0,93	0,92	0,89	0,87	0,90	0,90	50
Кихчик	1,14	1,11	1,09	1,06	1,03	–	–	1,09	100
Утка	1,01	1,03	1,06	1,03	0,96	0,84	–	1,03	117
Большая	1,17	1,02	1,02	–	–	–	–	1,09	25
Озерная	1,13	1,11	1,05	0,99	1,05	–	–	1,08	200

же время внутри возрастных категорий разница в размерах рыб может быть внушительной.

Как известно, мальма до ската в море проводит в пресной воде от двух до семи лет, причем основная масса скатывается в возрасте 4–5 лет. В связи с этим размерная структура проходной мальмы имеет определенную особенность. Если возрастной состав уловов по общему возрасту насчитывает чаще всего семь возрастных групп, то с учетом пресноводного возраста количество возрастных категорий возрастает втрое. Эта возрастная дифференциация показывает, какой большой разницы могут достигать размерно-весовые показатели рыб одного возраста, но с разным количеством речных лет и выходов в море. К примеру, особи семилетнего возраста с шестью речными годами и одним выходом в море в среднем имеют длину 33 см, а рыбы того же возраста, но с двумя речными годами и пятью выходами в море достигают в размерах почти полуметра. Рыб от четырех до восьми лет с одним выходом в море практически нельзя дифференцировать по размерам. Далее, по мере увеличения количества морских нагулов, максимальная разница в размерах может достигать 10 см. При одинаковом общем возрасте большую длину имеют гольцы, прошедшие мень-

шее число лет в пресной воде (соответственно, с большим количеством лет с миграциями в море). При одинаковом возрасте после первого ската в море более крупными являются рыбы, прожившие больше времени в пресной воде (Тиллер, 2006).

Половая структура

В половом составе, также как и на Западной Камчатке, во всех реках отмечается значительное преобладание самок, особенно в реках Хайлюля и Гаванская, однако такое соотношение полов нельзя считать достоверным из-за малого количества материала. Вполне реальной можно считать долю самок в популяциях рек Жупанова и Камчатка (табл. 6).

Интересное явление: в 2003 и 2007 гг. в популяции мальмы р. Жупанова доля самок составляла около 40%. Создается впечатление, что в эти годы по неизвестным причинам была повышенная смертность самок (Тиллер, 2010).

Упитанность

Как и на западном побережье, колебания упитанности мальмы в целом незначительны. Наибольшая упитанность особей отмечается в южной части ареала, что связано, видимо, с более длительным сроком нагула в море (табл. 7).

Таблица 5. Размерно-весовой состав мальмы восточного побережья Камчатки

Возраст	Показатели				
	Хайлюля	Камчатка	Гаванская	Жупанова	Авача
4+	–	31,5±0,41 0,35±0,2	31,2±0,81 0,27±0,02	29,3±1,43 0,28±0,03	31,9±0,79 0,37±0,02
5+	34,3±0,37 0,37±0,03	33,8±0,30 0,44±0,01	32,5±0,75 0,32±0,02	33,8±0,46 0,44±0,02	36,6±0,44 0,56±0,02
6+	36,3±0,65 0,48±0,02	38,1±0,35 0,63±0,02	35,9±0,57 0,41±0,02	38,1±0,23 0,62±0,01	40,0±0,77 0,75±0,05
7+	40,9±0,57 0,65±0,04	43,1±0,52 0,89±0,03	38,4±1,23 0,55±0,06	42,6±0,33 0,85±0,02	41,5±5,50 0,84±0,27
8+	43,8±1,57 0,69±0,08	46,9±1,28 0,89±0,03	45,9±0,82 0,94±0,08	47,7±0,61 1,21±0,05	–
9+	48,5±0,50 1,10±0,21	–	45,1±3,17 0,94±0,17	54,2±1,88 1,77±0,17	–
10+	73,5 4,40	–	–	55,0 1,65	–
Средняя	38,6 0,68	37,6 0,63	37,5 0,53	40,8 0,79	37,3 0,61

Примечание: над чертой — длина, см; под чертой — масса, кг

Таблица 6. Половой состав проходной мальмы из рек восточного побережья Камчатки

Река	Доля самок в % по возрастам								Средняя	Кол-во
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+			
Хайлюля	–	–	–	–	–	–	–	–	90	50
Камчатка	44(27)	57(77)	69(77)	56(55)	86(14)	–	–	–	61	250
Гаванская	–	–	–	–	–	–	–	–	74	65
Жупанова	75(5)	48(31)	75(79)	70(97)	55(33)	40(5)	–	–	66	250
Авача	44(9)	65(49)	64(28)	50(2)	–	–	–	–	63	88

Примечание: в скобках общее количество рыб в возрастной группе

Таблица 7. Упитанность мальмы из рек Восточной Камчатки в 2015 г.

Река	Упитанность мальмы по возрастам								Средняя	Кол-во
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+			
Хайлюля	–	0,81	0,90	0,82	0,73	0,89	0,93	–	0,83	50
Камчатка	1,03	1,02	1,03	1,01	1,02	–	–	–	1,02	250
Гаванская	0,80	0,84	0,81	0,84	0,86	–	–	–	0,83	60,
Жупанова	1,09	1,13	1,11	1,09	1,10	1,11	0,99	–	1,10	250
Авача	1,09	1,04	1,06	1,03	–	–	–	–	1,05	68

Менее упитанны рыбы из р. Хайлюли, расположенной на северо-востоке полуострова, а также в р. Гаванской. Закономерных изменений в упитанности по возрастам практически не отмечается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возрастной состав мальмы обоих побережий Камчатки в целом сходен. Отмечается преобладание рыб в возрасте 5 и 6 лет, с той разницей, что в восточно-камчатских популяциях достаточно большую долю занимают особи 7- и 8-летнего возраста. В образцах уловов из популяций мало подверженных вылову распределение возрастов близко к нормальному.

Колебания длины и массы мальмы из разных рек в одновозрастных категориях различаются незначительно и колеблются в силу естественной разнокачественности особей.

Упитанность как показатель физиологического состояния рыб связана с обеспеченностью пищей и длительностью нагула. Он показывает, что в популяциях мальмы, обитающих в реках северной части полуострова, упитанность несколько ниже, чем в южных. В целом этот показатель по отдельным возрастным группам колеблется незначительно, что косвенно свидетельствует о стабильной кормовой базе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волобуев В.В. 1975. Структура популяции проходного гольца (р. *Salvelinus*) р. Тауй // Гидробиол. исследования внутр. водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. С. 408–418.
- Гриценко О.Ф., Чуриков А.А. 1976. Биология гольцов р. *Salvelinus* и их место в ихтиоценозах заливов Северо-Восточного Сахалина. 1. Миграции, возраст, рост, созревание // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 6 (101). С. 1012–1021.
- Гудков П.К., Скопец М.Б. 1989. К методике определения возраста первого скага в море и обратного расчисления роста проходных гольцов р. *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 4. С. 601–608.
- Крыхтин М.Л., Смирнов А.Г. 1962. О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 1 (22). С. 29–41.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 444 с.
- Савваитова К.А. 1963. О росте внутривидовых биологических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* L. Камчатки // Вестник Московского университета. Сер. УИ. Биол. почв. № 1. С. 17–23.
- Тиллер И.В. 1994. Биология и численность проходного гольца *Salvelinus alpinus complex* Камчатки // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. Ин-т биологии моря. 26 с.
- Тиллер И.В. 1998. Биология и структура популяции проходной мальмы р. Кихчик. Отчет. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 19 с.
- Тиллер И.В. 2006. Материалы по биологии проходной мальмы восточного побережья Камчатки. Отчет. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 18 с.
- Тиллер И.В. 2010. Материалы по биологии проходных гольцов р. Жупанова. Отчет. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 18 с.
- Тиллер И.В. 1993. К вопросу о динамике численности проходного гольца Камчатки. Отчет. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 25 с.
- Тиллер И.В. 2004. Биология и состояние запасов проходной мальмы восточного побережья Камчатки. Отчет. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 27 с.
- Armstrong R.H., Morrow I.E. 1980. The Dolli Varden char, *Salvelinus malma*. Charrs. Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* (ed. E.K. Balon). Published by Dr. Junk E.V. Publishers // The Hague, Netherland. P. 99–141.
- Gullestad N. 1974. On lack of winter zones in the centre of scales from Arctic char (*Salmo alpinus*) // Norw. J. Sool. V. 22. N 2. P. 141–143.