

ВОСПРОИЗВОДСТВО ПРОМЫСЛОВЫХ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 639.371.12

**ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ТИХООКЕНСКИХ ЛОСОСЕЙ РОДА
ONCORHYNCHUS МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ**

© 2016 г. В. В. Волобуев, В. В. Овчинников, М. В. Волобуев

Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Магадан,
685000

E-mail: volobuev@magadanniro.ru

Поступила в редакцию 08.10.2015 г.

Представлены сведения об особенностях репродуктивной экологии четырех видов тихоокеанских лососей, воспроизводящихся в водоемах материкового побережья Охотского моря. Показаны их предпочтения в отношении сроков и выбора мест для нереста. Приведены данные об основных характеристиках биотопов в период нереста и инкубации эмбрионов лососей.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, воспроизводство, экология, внутривидовая и биологическая структура, материковое побережье Охотского моря.

ВВЕДЕНИЕ

Каждый из шести видов тихоокеанских лососей (горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, кижуч *O. kisutch*, нерка *O. nerka*, чавыча *O. tshawytscha* и сима *O. masou*) характеризуется определенным набором видоспецифических требований к условиям воспроизводства. В соответствии с этим они расходятся в период размножения за счет пространственно-темпоральной подразделенности по срокам нереста (с мая по декабрь); по разным участкам бассейнов рек (нижнее, среднее, верхнее течения); по специфическим биотопам, характеризующимся различной гидрологией (русловые участки, ключевые протоки, затоны, лимнокрены, речные ключевые, озерно-литоральные ключевые, «чаши» и др.). Сочетание благоприятных сроков нереста и гидрологического режима создает набор микроусловий для успешного воспроизводства того или иного вида лососей. Так, например, для всех шести видов тихоокеанских лососей известны сезонные расы (Берг, 1948; Иванков, 1967, 1986; Иванков, Свирский, 1976; Вронский, 1983; Крогиус, 1983; Зорбиди, 1990; Кузищин и др., 2010).

Очевидно, видовые предпочтения лососями мест и условий нереста наследственно закреплены (Новосельская и др., 1982; Ильина, 1987а, б; Салменкова и др., 1989; Алтухов и др., 1997; Иванкова, 1997). За основу популяционной организации лососей можно принять их эколого-репродуктивную дифференциацию на основе генетической предрасположенности к тем или иным условиям среды (Волобуев и др., 1990; Леман, 2003; Иванков и др., 2010; Кульбачный, Иванков, 2011; Иванков, Иванкова, 2013). Таким образом поддерживается генетическое и экологическое разнообразие и гомеостаз популяций лососевых рыб. Каждый регион Дальнего Востока характеризуется своим набором условий для размножения лососей. Установлена связь приуроченности локальных стад кеты к определенным гидрогеологическим районам (Иванков, 1993), характеризующимся своеобразием гидрологии и химизма вод, в которых происходит их воспроизводство. Как известно, наибольшее разнообразие условий воспроизводства и внутривидовых форм у лососей встречается на Камчатке. Северо-восточная часть материкового побережья Охотского моря по условиям воспро-

изводства характеризуется довольно суровым климатом и ее можно отнести к районам, сходным с окраиной ареала тихоокеанских лососей. Цель публикации — описание характерных природных условий, сопутствующих воспроизводству тихоокеанских лососей охотоморского побережья, и роли основных групп нерестовых рек в их воспроизводстве.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены результаты многолетних (с 1980-х по 2000-е) исследований распределения, репродуктивной экологии видов и темпоральных форм тихоокеанских лососей, воспроизводство которых происходит в водоемах материкового побережья Охотского моря.

Изучали гидрологический режим нерестилищ горбуши, кеты, кижуча и нерки (Волобуев, Рогатных, 1997). Наблюдения за воспроизводством лососей в природной обстановке проводили в бассейнах рек Мотыклейка, Сиглан (горбуша); Кава и Чёломджа (притоки р. Тауй), Яма, Улья, Амка, Кухтуй, Охота, ручьи Бюк и Кременец в бассейне оз. Чукча (кета, кижуч); озера Большое Уегинское (р. Охота) и Хэл-Дэги (р. Иня) (нерка) в 1980—2000-х гг.

Развитие горбуши (р. Мотыклейка) контролировали путем сбора информации, получаемой с искусственных нерестовых гнезд, заложенных в грунт нерестилищ в местах основного нереста (Голованов, 1982). На р. Чёломджа наблюдения за развитием кеты проводили на ключевых нерестилищах в осенне-зимний (сентябрь—апрель) и весенний (май—июнь) периоды. В ручьях Бюк и Кременец — в июле—августе, в оз. Б. Уегинское — с июня по октябрь, в остальных водоемах — в основном во время нереста лососей в августе—октябре. Поверхностную температуру воды измеряли ртутным термометром; измерения температуры руслового, подруслового и грунтового потоков определяли с помощью портативного электротермометра, снабженного щупом. Содержание кислорода в воде оценивали портативным

полевым анализатором US-12 («Horiba», Япония), концентрацию ионов водорода — рН-метром L-7 («Horiba», Япония), глубину над нерестовыми гнездами — водомерной рейкой, скорость течения — гидрологической вертушкой ГР-51 и с помощью секундомера.

Наблюдения за размножением производителей, развитием икры кеты и кижуча и экологией их молоди проводили с сентября 1979 г. по март 1980 г., а также в июне и октябре—декабре 1981 г. на незамерзающей протоке ключевого типа, устье которой расположено в 3 км выше левого притока р. Хурэн (среднее течение р. Чёломджа). Инкубацию икры кеты и кижуча, оплодотворенной «сухим» способом, проводили в решетчатых пластиковых контейнерах, помещенных в грунт нерестилища на глубину 20—25 см в ключевой протоке р. Чёломджа (Волобуев, 1984; Рогатных, 1987). В период инкубации икры измеряли температуру воды три раза в сутки. В 2000-е гг. температурный режим инкубации оплодотворенной икры лососей в природной обстановке определяли с помощью стационарных регистраторов температуры «Термохрон».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кета. Со времени описания Бергом (1948) сезонных рас кеты в бассейне Амура не прекращаются публикации о расах и экологических формах кеты азиатской части ареала (Абрамов, 1948; Бирман, 1964; Иванков, 1972; Волобуев, 1984; Гриценко и др., 1987; Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995; Иванков, Броневский, 1995; Махинов, Золотухин, 1999; Иванков и др., 2010; Кузицин и др., 2010). Существующие расы и формы кеты на Дальнем Востоке выделяются на основе следующих дифференцирующих признаков: сроки нерестового хода, особенности биологии и репродуктивной экологии. По срокам анадромной миграции дальневосточная кета подразделяется на весеннюю (май—июнь), летнюю (июль—август) и осеннюю (сентябрь). Наибольшего внутривидового разнообразия кета достигает

на Камчатке. Здесь описаны весенняя, летняя ранняя, летняя поздняя и осенняя формы кеты, различающиеся по срокам нерестового хода и нереста, распределением и топографией нерестовых гнезд в бассейнах нерестовых рек в зависимости от их геоморфологии и гидрологического режима (Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995, 2007; Кузищин и др., 2010). Причем и летняя, и осенняя формы могут размножаться как на участках рек с подрусловым водоснабжением, так и на выходах грунтовых вод, образуя русловой и ключевой экотипы (Кузищин и др., 2010).

По особенностям воспроизводства кета отличается предпочтением к биотопам с разным типом водоснабжения. Если раньше к летней кете относили особей вида, размножающихся в летнее время на участках рек с подрусловым водоснабжением, а к осенней расе — рыб позднего осеннего хода на нерест с воспроизводством на выходах грунтовых вод, то сейчас эти признаки, маркировавшие расы, довольно условны. Описан ряд форм кеты, различающихся сроками нерестового хода, местами и биотопами размножения. Например, кета Камчатки весеннего и летнего сроков хода на нерест размножается в ключах и лимнокренах на выходах грунтовых вод (Крохин, Крогиус, 1937; Бирман, 1964; Смирнов, 1975). Однако часть кеты летнего хода воспроизводится на участках рек с подрусловым водоснабжением (Леман, 1992; Кузищин и др., 2010). Кета позднего хода может размножаться в местах, не имеющих выходов грунтовых вод (Абрамов, 1948). По данным Кузищина с соавторами (2010), осенняя кета на Камчатке (р. Коль) размножается на мощных выходах ключей в местах апвеллингов грунтовых вод, а ранняя летняя — на подрусловом потоке, в местах инфильтрации его в аллювий (даунвеллинги). Летняя поздняя форма кеты размножается также на выходах грунтовых вод (апвеллингах).

На Сахалине кета представлена летней и осенней формами, аналогичными летней и осенней расам амурской кеты. Летняя кета размножается на водах подрусло-

го потока. Нерест осенней кеты в бассейне р. Тымь происходит в ключах и лимнокренах при температуре воды в период инкубации от 0,5 до 5°C, в среднем 1,2–1,5°C (Гриценко и др., 1987). Кроме того, на Южных Курилах (о-ва Кунашир, Итуруп) выделяют еще осеннюю речную и осеннюю озерную формы (Иванков, Броневский, 1975; Каев, Ромасенко, 2010, 2012), воспроизводящиеся на выходах грунтовых вод.

В бассейне Амура установлено четкое разграничение нерестующей кеты на летнюю, воспроизводящуюся на водах подруслового потока иногда с примесью более теплых глубинных вод, и осеннюю, откладывающую икру на выходах грунтовых вод в ключах, лимнокренах (Кузнецов, 1937; Леванидов, 1969; Смирнов, 1975). Однако, несмотря на устоявшееся мнение относительно существования в бассейне Амура и в реках Сахалина кеты указанных рас, в бассейне Амура (р. Амгунь) и на Сахалине (бассейн р. Поронай) описан экотип осенней кеты, воспроизводящийся на подрусловом потоке (Золотухин, 2009).

То есть существует довольно пестрая картина репродуктивных предпочтений рас и форм кеты по азиатскому участку ареала. Разнообразие жизненных стратегий и особенностей репродуктивной экологии, очевидно, следует рассматривать как результат взаимодействия генотипа и условий среды. А экологический полиморфизм кеты способствует более широкому освоению ареала, многообразию и устойчивости вида в пространстве и времени.

Сведение всего внутривидового разнообразия выявленных к настоящему времени темпоральных и экологических (экотипы) форм кеты, очевидно, не следует сводить к двум генерализованным условным категориям: русловой и ключевой, как предлагают Иванков с соавторами (2010). Внутривидовая диверсификация кеты зависит от разнообразия факторов среды обитания и, как вид экологически пластичный, она способна образовывать «букеты» или «пучки» жизненных форм с той или иной репродуктивной

стратегией, которые с успехом можно использовать в практической деятельности, например, в рыбоводстве, аквакультуре, организации рекреационного рыболовства. При этом надо будет руководствоваться сроками и характером нерестового хода, учитывать генетические характеристики, особенности биологической структуры, гидрологию и топографию нерестилищ, присущие каждой из выделенных хорологических и биотопических группировок. В связи с этим считаем, что нет убедительных оснований для такого узкого, упрощенного подхода к оценке биологического разнообразия такого полиморфного, экологически поливалентного вида, каким является кета.

В реки материкового побережья Охотского моря заходит на нерест кета двух сезонных и экологических групп. По срокам нерестовой миграции выделяется кета раннего летнего (июнь—июль) и позднего летне-осеннего (август—сентябрь) хода. Кета выделенных форм может воспроизводиться как симпатрично в бассейне одной реки, так и раздельно, когда та или иная форма для размножения выбирает разные реки. По особенностям репродуктивной экологии охотоморская кета является аналогом летней и осенней рас амурской кеты в классическом понимании (Берг, 1948) как по срокам нереста, основным биологическим показателям, так и при выборе мест размножения.

У охотоморской кеты доминирует естественное воспроизводство. Возвраты кеты от выпусков заводской молодежи не превышают 11% от численности ее общих подходов в базовые водоемы (Акиничева, 2001). Нерест ранней кеты происходит в руслах рек на участках без выходов грунтовых вод. Нерестилища кеты ранней формы в большей степени подвержены обсыханию и промерзанию. Ранняя кета мельче поздней, нерестится на участках рек с подруловым водоснабжением. В начале инкубации (август) температура воды составляет 9—13°C, к декабрю она падает до 0,1—0,2°C. Поздняя кета крупнее и размножается на выходах грунтовых вод. Нерест поздней кеты происходит в ключах

и лимнокренах в сентябре-октябре. Температура грунтовых вод в период инкубации понижается от 7—8 до 1,5—2,0°C. С 22 октября по 20 мая температура воды понижалась с 7,6 до 4,2°C, т.е. температурный диапазон в период инкубации поздней кеты более стабильный, что повышает ее выживаемость. Число градусо-дней от начала до окончания инкубации в разных закладках варьировало от 253 до 405 (Волобуев, 1984). Смертность в период инкубации колебалась от 12,7 до 47,0%. У поздней кеты длина нерестового бугра, по нашим, данным составляет 1,5—1,7, ширина — 1,0—1,3 м, глубина погружения икры в грунт — 25 см. По данным Рухлова (1972), у сахалинской поздней кеты средние длина и ширина нерестовых бугров составляют 1,39 и 1,16, максимальные — 2,6 и 1,8 соответственно.

Однако площадь нерестилищ поздней кеты ограничена наличием выходов грунтовых вод, тогда как площадь нерестилищ ранней кеты, как и у горбуши, гораздо больше. При условии достижения ранней кетой оптимальной численности возможен всплеск численности ее подходов, аналогичный тем, что наблюдаются у горбуши.

Кета указанных форм обитает на всем протяжении материкового побережья Охотского моря — от залива Шелихова на северо-востоке до залива Тугурский на юго-западе (Волобуев и др., 1990; Кульбачный, Иванков, 2011).

Очевидно, наличие на участке нерестового ареала азиатской кеты разнообразных условий позволяет воспроизводиться определенным экологическим модификациям кеты, реализованным в виде той или иной формы жизненных стратегий. Они наиболее приспособлены к условиям среды или же, заселив исторически данный район обитания, являются экологически более адаптированными по отношению к другим сезонным формам и более конкурентоспособными для того, чтобы оставаться доминирующими.

По своим биологическим показателям ранняя охотоморская кета ближе всего к камчатской весенней форме, летней амур-

ской и сахалинской, а поздняя — к камчатской летней форме (табл. 1).

Оценка численности производителей охотоморской кеты на нерестилищах прово-

дится с 1966 г. в двух основных рыбопромысловых районах побережья: Североохотоморском и Охотском. В Аяно-Майском и Тугуро-Чумиканском районах авианаблю-

Таблица 1. Биологические показатели экологических форм кеты по ареалу (средние показатели)

Регион, популяция	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, число икринок	Экологическая форма	Литературный источник
Восточная Чукотка, р. Сеутакан	62,6	2,68	2698	Летняя	Черешнев, 1981
Р. Анадырь	60,0	2,90	2793*	Поздняя	Макоедов и др., 2009
Камчатка, р. Хайрюзова, р. Камчатка	58,4–64,2	2,4–3,2	1760–2190**	Весенняя	Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995
Камчатка, р. Хайлюля	65,1	3,41	2300	Летняя	Заварина, 2007
Камчатка, р. Большая	64,3	3,27	2437	Та же	Николаева, 1974
Камчатка, р. Камчатка	61,6	3,37	2834	«	
Материковое побережье Охотского моря, р. Тауй	59,7–65,7	2,62–3,39	2597–2826	Ранняя	Волобуев и др., 1992
	61,9–66,8	3,55–4,53	2620–3135	Поздняя	
Материковое побережье Охотского моря, р. Тугур	61,2	3,20	—	Ранняя	Иванков и др., 2010
	63,3	3,50	—	Поздняя	
	64,1–67,0	3,02–3,74	3220	Осенняя	
О-в Итуруп	72,0	4,10	2550	Та же	Каев, 1986, 1999
О-в Кунашир	73,1	—	2422	Осенняя озерная	Иванков, Броневский, 1975
О-в Итуруп	69,5	—	2304	Осенняя речная	Каев, Ромасенко, 2010
	70,5	—	2189	Осенняя озерная	
Р. Амур	57,9	2,38	2515	Летняя	Берг, 1948; Ловецкая, 1948; Леванидов, 1954
	67,5	3,97	3701–3870	Осенняя	
Бассейн Амура: р. Мы, о-в Байдукова	62,0	3,05	2750	Летняя	Платошина, 1984
	65,6	4,15	2250	Осенняя	Платошина, 1971
Северное Приморье	67,3	3,62	3000	Та же	Парпура, 1988

Таблица 1. Окончание

Регион, популяция	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, число икринок	Экологическая форма	Литературный источник
Южное Приморье	65,7–69,7	3,12–4,01	2783	«	Лысенко, 2003; Ерохин и др., 1985
О-в Сахалин, р. Поронай	59,6–62,9	2,84–3,34	2710	Летняя	Гриценко и др., 1987
	64,1–67,0	3,2–3,74	3220	Осенняя	
О-в Сахалин, р. Тымь	68,4–72,6	3,63–4,44	3040	Та же	
Япония, о-в Хоккайдо: охотоморское побережье	69,1–70,7	3,99–4,45	—	«	Sano, 1966
тихоокеанское побережье	73,3–76,7	4,49–5,62	—	«	
япономорское побережье	68,7–70,4	4,13–4,26	—	«	
Аляска, р. Юкон	62,0–67,1	—	2107–3629***	—	Gilbert, 1922
Британская Колумбия: г. Белла-Белла	68,9	4,57	—	—	Ricker, 1980
США, штат Вашингтон	69,6–72,4	4,43–4,97	—	—	Pratt, 1974
США, штат Орегон, бухта Тиламук	73,2–79,7	4,76–5,63	—	—	Henry, 1954

Примечание. Приведены данные: *среднеголетние за 1994–2000 гг.; **по: Заварина, 1995; ***для Северной Америки в целом (Salo, 1991); «—» — нет данных.

дения за их численностью систематически не проводились. Пропуск кеты на нерестилища в реки Североохотоморского района (в пределах Магаданской области) в отдельные годы колебался от 182 (1998) до 2977 (1966) тыс. экз. В Охотском районе Хабаровского края наименьшее количество производителей кеты отмечено в 1973 г. — 159 тыс. экз., максимальное в 2002 г. — 4386 тыс. экз. За последние 15 лет средняя численность пропущенных на нерест производителей кеты по Магаданской области составила 1098, по Охотскому району — 2898 тыс. экз. Макси-

мальные пропуски кеты на нерест по побережью (5769 и 5424 тыс. экз.) были в 2006 и 2009 гг. соответственно.

Вклад основных рек материкового побережья Охотского моря в обеспечение промысла и воспроизводства кеты неодинаков (табл. 2, 3). Двенадцать основных рек североохотоморского побережья обеспечивают более 80% естественного воспроизводства и вылова кеты, а шесть рек Охотского района — более 99%.

Самой крупной рекой по запасам кеты на побережье является Охота, значитель-

Таблица 2. Вклад основных лососевых рек северного побережья Охотского моря в обеспечение промысла и естественного воспроизводства кеты

Река	Среднеголетний подход, тыс. экз.*	Доля в воспроизводстве, %
Гижига	180,0	12,46
Наяхан	204,3	14,15
Широкая	31,0	2,15
Пропащая	37,6	2,60
Вилига	102,8	7,19
Туманы	71,7	4,96
Тахтояма	28,9	2,00
Иреть	37,8	2,62
Яма	194,7	13,48
Ола	70,3	4,87
Яна	55,2	3,82
Тауй	202,1	14,00
Всего по району	1444,1	84,30

Примечание. *Для рек североохотоморского участка побережья приведены данные за 1996–2010 гг.

Таблица 3. Вклад основных лососевых рек побережья Охотского района в обеспечение промысла и естественного воспроизводства кеты

Река	Среднеголетний подход, тыс. экз.*	Доля в воспроизводстве, %
Иня	187,7	6,01
Ульбея	101,3	3,24
Кухтуй	350,4	11,22
Охота	2207,4	70,68
Урак	143,1	4,58
Улья	109,1	3,49
Всего по району	3123,0	99,22

Примечание. *Для рек побережья Охотского района приведены данные за 1986–2000 гг.

ны запасы кеты в таких крупных реках, как Пенжина (протяженность 713 км), Таловка (458 км), Уда (457 км), Тугур (364 км), но сведения по учетам производителей кеты в них фрагментарны.

Так, например, установлено, что в 2014 г. нерестовый ход кеты в р. Пенжина продолжался с 26 июля по 6 сентября (Коваль и др., 2015б). В этот период наблюда-

лось несколько волн подходов производителей с пиками 31 июля, 7 и 14 августа. Затем, после 15 августа, количество кеты в уловах постепенно снижалось, и к 25 августа ее массовый ход закончился. Лишь 1 сентября вновь было отмечено некоторое увеличение уловов. К 6 сентября кета в уловах встречаться перестала. По мнению авторов, подобная динамика уловов свидетельствует о том, что в бассейнах рек

Пенжина и Таловка воспроизводится только поздняя форма кеты, ход которой растянут по срокам и протекает волнообразно с несколькими пиками в августе и начале сентября. Ранние сроки нерестового хода кеты объясняются значительной протяженностью миграционного пути к местам нереста — более 600 км. В 1920–1930-е гг. вылов кеты в р. Пенжина достигал 800 т (около 320 тыс. экз.) (Царик и др., 1975; Коваль и др., 2015а), а учетная численность производителей в 2014 г. составила 515 тыс. экз. (Коваль и др., 2015а).

Для Тугуро-Чумиканского района (юго-запад побережья) имеется относительная оценка роли рек в воспроизводстве кеты: р. Уда — 40–50%, р. Тугур — 30–40% (Кульбачный, 2007). Кроме того, приведены данные об учетах производителей кеты в р. Уда: максимальное количество достигало 1,39 млн экз. (в среднем 550–640 тыс. экз.) (Канзепарова, Кульбачный, 2008; Волобуев, Марченко, 2011; Канзепарова и др., 2011). В р. Тугур численность производителей кеты может достигать 485–812 тыс. экз. (Канзепарова, Кульбачный, 2008; Канзепарова, 2009; Канзепарова и др., 2011). Нерестовый ход кеты в реки Тугуро-Чумиканского района продолжается с июля по сентябрь. В течение анадромной миграции в р. Тугур отмечаются два хода: один с конца июля по первую декаду августа, второй — с третьей декады августа по первую декаду сентября (Канзепарова и др., 2012). Установлено (Иванков и др., 2010), что в бассейне этой реки симпатрично существует кета двух форм — летней и осенней. Нерестилища летней кеты располагаются на подруловом стоке, поздней осенней — на выходах ключей, что подтверждается показателями температурного режима в период инкубации икры. Указанные выше два десятка рек побережья составляют основу нерестового и промыслового запаса кеты материкового побережья Охотского моря.

Горбуша. Воспроизводство горбуши в реках материкового побережья Охотского моря осуществляется в основном за счет естественного нереста природных популяций. На рыбоводных заводах ее доля в воспроиз-

водстве составляет около 18% (Хованская, 2008). Доминирующей формой горбуши на материковом побережье Охотского моря является летняя. Ход на нерест начинается в конце июня, основной нерест происходит в августе. Однако в некоторых реках имеются группировки летней горбуши раннего и позднего хода на нерест. Например, в бассейне р. Гижига установлено наличие двух экологических форм горбуши — ранней, совершающей нерестовую миграцию в течение июня, и поздней, заходящей на нерест в июле. Эти экологические группировки статистически достоверно различаются по биологическим показателям, темпу роста, структуре чешуи (Марченко, 2001). Наличие ранней и поздней группировок летней горбуши установлено и для других рек североохотоморского побережья — Ола и Тауй (Марченко, 1999).

Воспроизводство горбуши происходит в бассейнах более 90 основных рек, впадающих в Охотское море. Нерестится она в центральной части мелководных русловых плесов и в конце плесов перед перекатами, где скорость руслового потока возрастает, при этом увеличивается инфильтрация воды в аллювий нерестовых бугров (зона даунвеллингов), что повышает проточность воды и выживаемость эмбрионов в нерестовых гнездах. Нерест горбуши отмечен и в притоках первого и второго порядков. Предпочитаемые глубины — 0,5–0,7 м, иногда до 2,0 м. Инкубация икры горбуши происходит в водах подрулового потока, поэтому с 13–14°C в начале нереста к концу сентября температура в нерестовых буграх снижается до 4–5°C, а в третьей декаде октября приближается к 0°C.

Как установил Голованов (1982), величина нерестовых бугров североохотоморской горбуши меньше, чем в других районах Дальнего Востока (Кузнецов, 1928; Кагановский, 1949; Воловик, 1967; Рухлов, 1972; Чупахин, 1973; Смирнов, 1975). Средняя длина бугра североохотоморской горбуши составляет 0,96, ширина — 0,68 м, площадь — 0,62 м². Исходя из этого, определена оптимальная плотность заполнения нерестилищ — около 300 рыб на 100 м² (Голованов, 1982).

По своим биологическим показателям североохотоморская горбуша ближе всего к горбуше Западной Камчатки, юга Сахалина и р. Амур (табл. 4). То есть для нее характерны те же параметры, что и для других популяций горбуши, воспроизводящихся

Таблица 4. Биологические показатели горбуши по ареалу

Регион, популяция	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, число икринок	Экологическая форма (сроки хода на нерест)	Литературный источник
Восточная Чукотка, р. Сеутакан	47,4–48,4	1,24–1,28	1367	Летняя	Черешнев, 1981
Р. Анадырь, лиман	45,2–45,6	1,06–1,10	1498	Та же	Черешнев, Агапов, 1992
Озерно-речная система Майно-Пыльгино	44,2–46,8	1,09–1,30	1215	«	Макоедов и др., 2000
Западная Камчатка, р. Большая	45,9–51,6	1,13–1,70	1184–2020	«	Кагановский, 1949
Восточная Камчатка, р-ны Олюторский, Юго-Восточный	46,1–49,2	1,20–1,45	1350–1758	«	Мидяная, 2004
Тауйская губа, р. Мотыклейка	45,0–53,2	1,03–1,67	1362–1725	«	Голованов, 1982
О-в Сахалин, побережье: юго-западное	46,1–49,2	1,28–1,68	1568	«	Двинин, 1952
	юго-восточное	45,1–49,1	1,15–1,57	1230–1306	
Курилы, о-в Итуруп	47,9	1,27	1354	«	Иванков, 1971
	52,2	1,66	1545	Осенняя	
Бассейн р. Амур, р. Амгунь	43,7–51,0	1,12–1,80	1643	Летняя	Енютина, 1972
Приморье	50,4–51,7	1,85–2,01	1736	Та же	Пушкарева, 1975; Гаврилов, Пушкарева, 1996
Пролив принца Уэльского	—	1,66–1,80	1822–1929	«	Helle, 1970
Юго-восточная Аляска	—	1,75–1,77	1857–2038	«	Olson, McNeil, 1967; Heard, 1991
Север Британской Колумбии	—	1,71–2,03	1718–1748	«	Pritchard, 1937; Foerster, Pritchard, 1941; Takagi et al., 1981; Heard, 1991
Штат Вашингтон	—	2,09–2,51	—	Поздняя	Takagi et al., 1981; Heard, 1991

в бассейне северной части Охотского моря. Горбуша поздней расы (Иванков, 1971) и южных областей азиатской части ареала (Курилы, Приморье) крупнее. Наиболее крупным габитусом и плодовитостью отличается североамериканская горбуша Аляски, Британской Колумбии и южных штатов США Вашингтон и Орегон (табл. 4).

На североохотоморском побережье основными горбушовыми реками являются Гижига, Наяхан, Вилига, Ола и Яна. Доминируют по запасам две реки — Гижига и Ола, доля которых в подходах и воспроизводстве составляет более 44% (табл. 5). В Охотском районе запасы горбуши менее значимые, в среднем в 4,8 раза меньше, чем на североохотоморском участке побережья. Основными реками по запасам горбуши здесь являются Иня, Кухтуй, Охота, Урак

и Улья, их доля относительно общей величины подхода в среднем составляет около 80% (табл. 6).

Кижуч. Воспроизводство кижуча на материковом побережье Охотского моря поддерживается в основном за счет природных популяций. Его доля в заводском воспроизводстве невелика и составляет в среднем за все годы 4,4%. Более высокая численность кижуча отмечается в реках Охотского района: здесь его подходы в 1,5–2,0 раза выше, чем на североохотоморском участке побережья. На всем охотоморском побережье преобладает поздняя темпоральная форма кижуча, заходящая на нерест во второй половине августа—сентябре и размножающаяся в октябре—ноябре на выходах грунтовых вод, в ключах, затонах, лимнокренах. Нерестилища кижуча

Таблица 5. Вклад основных лососевых рек северного побережья Охотского моря в обеспечение промысла и естественного воспроизводства горбуши

Река	Среднеголетний подход, тыс. экз.*	Доля в воспроизводстве, %
Гижига	5095,2	23,96
Вархалам	305,0	1,43
Б. Гарманда	434,6	2,04
Наяхан	1503,0	7,07
Широкая	342,0	1,61
Пропащая	242,0	1,14
Вилига	1032,9	4,86
Кананыга	199,8	0,94
Туманы	294,7	1,39
Яма	299,2	1,41
Малые реки зал. Одян	834,3	3,92
Ола	4350,7	20,46
Армань	159,7	0,75
Ойра	92,1	0,43
Яна	1005,7	4,73
Тауй	1360,5	6,40
Всего по району	21261,7	82,54

Примечание.* Для рек североохотоморского участка побережья указаны данные о подходах горбуши нечетной линии лет с 1991 по 2009 гг.

Таблица 6. Вклад основных лососевых рек Охотского района в обеспечение промысла и естественного воспроизводства горбуши

Река	Среднеголетний подход, тыс. экз.*	Доля в воспроизводстве, %
Иня	446,1	9,77
Ульбея	187,1	4,10
Кухтуй	577,9	12,65
Охота	1183,3	25,91
Урак	519,2	11,37
Чильчикан	101,5	2,22
Толмот	104,8	2,29
Американ	96,6	2,11
Улья	854,2	18,70
Всего по району	4566,7	89,12

Примечание. * Для рек побережья Охотского района указаны данные о подходах горбуши нечетной линии лет с 1981 по 1999 гг.

обычно характеризуются слабым течением (0,1–0,3 м/с) и глубинами 0,5–1,5 м. Размножение кижуча может протекать в широком диапазоне температур — от 0,8 до 17,7°C (Грибанов, 1948; Смирнов, 1975). На незамерзающих ключевых нерестилищах в бассейне р. Тауй температура воды в период нереста (октябрь) составляла 4,8°C, на таликовых нерестилищах — 0,2–0,8°C. В нерестовых буграх она была несколько выше: 5,4°C на ключах и 0,8°C — в таликах. Инкубация опытных партий икры кижуча в ключевой протоке продолжалась 130–133 сут., что составило 410–480 градусо-дней (Рогатных, 1983а, б, 1987). Смертность икры в инкубаторах варьировала от 3,3 до 91,0%.

Кижуч материкового побережья Охотского моря крупнее такового обоих побережий Камчатки и Северных Курил. По размерно-весовым показателям и плодовитости он имеет большее сходство с сахалинским кижучем (табл. 7). Североамериканский кижуч при сходных размерах тела имеет более низкую плодовитость, что отмечал ранее Смирнов (1975). Для североамериканского кижуча характерно снижение плодовитости в направлении с севера на юг (Drucker,

1972), для азиатского кижуча такой закономерности не наблюдалось.

На североохотоморском побережье подавляющее количество кижуча (97%) добывается и воспроизводится в четырех основных реках (табл. 8). Наибольшее значение имеет р. Тауй. В Охотском районе основную роль в воспроизводстве и промысле кижуча играют три реки: Иня, Кухтуй и Охота. Их доля в оценке подходов кижуча составляет более 98% (табл. 9). Таким образом, на материковом побережье Охотского моря можно выделить две основные реки, за счет которых поддерживается воспроизводство и промысел кижуча — Тауй и Охота. Доля каждой из них в обеспечении подходов кижуча превышает 40%.

Нерка. Нерка воспроизводится в некоторых реках побережья. Наибольшей численности она достигает в Охотском районе, где заходит на нерест в озерно-речные системы таких рек, как Иня, Кухтуй, Охота. На северо-восточном участке побережья она размножается в бассейнах рек Авекова, Гижига, Наяхан, Вархалам, Ола, Тауй и др. Нерест реофильной нерки отмечен в реках Гижига, Быструха (Волобуев, Рогатных, 1984; Волобуев, Марченко, 2004). Мак-

Таблица 7. Биологические показатели кижуча по ареалу

Регион, популяция	Длина тела по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, число икринок	Экологическая форма	Литературный источник
Восточная Чукотка, р. Сеутакан, оз. Аччен	61,0–64,3	2,68–3,38	4993	Осенняя	Черешнев, Агапов, 1992
Р. Анадырь, лиман	58,3–63,2	2,69–2,81	—	Летняя	Черешнев и др., 2001
Восточная Камчатка, р. Камчатка	61,4	3,31	4643	Та же	Зорбиди, 2010
Западная Камчатка, р. Большая	60,3	3,35	3687	«	
Северное побережье Охотского моря, р. Тауй	66,1	4,48	5244	Осенняя	Волобуев и др., 2005
Северные Курилы, о-в Парамушир	56,6–60,1	2,4–2,74	4722	Та же	Стыгар и др., 2000
Охотский район, р. Кухтуй,	62,6–66,2	3,48–4,22	4297–4965	«	Черешнев и др., 2002
О-в Сахалин, р. Тымь	70,1–75,3	4,33–4,87	4460–5370	«	Гриценко, 2002
Аляска, р. Дэйри	72,8	—	4177	«	Engel, 1965, 1966
Аляска, р. Свэнсон	62,0	—	3378	«	Engel, 1966
Британская Колумбия, р. Наму	69,8	4,13	3002	«	Foerster, Pritchard, 1936
Британская Колумбия, р. Фрэзер	65,3	3,45	3152	«	
США, г. Сиэтл, штат Вашингтон	63,4	—	3141	«	Allen, 1958
США, штат Калифорния, р. Скотт Крик	66,3	—	2336	«	Shapovalov, Taft, 1954

Таблица 8. Вклад основных лососевых рек северного побережья Охотского моря в обеспечение промысла и естественного воспроизводства кижуча

Река	Среднегодовое количество подходов, тыс. экз.*	Доля в воспроизводстве, %
Яма	15,3	19,49
Ола	16,3	20,76
Яна	12,9	16,43
Тауй	31,7	40,38
Всего по району	78,5	97,06

Примечание. *Представлены данные о подходах за 1996–2010 гг.

Таблица 9. Вклад основных лососевых рек Охотского района в обеспечение промысла и естественного воспроизводства кижуча

Река	Среднеголетний подход, тыс. экз.*	Доля в воспроизводстве, %
Иня	26,6	13,60
Ульбея	15,5	7,92
Кухтуй	44,8	22,90
Охота	96,4	49,28
Урак	4,5	2,30
Улья	5,2	2,66
Всего по району	195,6	98,66

Примечание. *Представлены данные за 1986–2000 гг.

симальной численности достигает в бассейне р. Охота. В 1930-е гг. только в бассейне оз. Б. Уегинское насчитывалось до 100 тыс. производителей (Никулин, 1975). При постройке нерестовых гнезд выбирает участки с выходами грунтовых вод как в озерах, так и в реках (Волобуев, Рогатных, 1997; Кузищин и др., 2009). В реках нерка размножается в ключевых протоках, в озерах строит гнезда на литорали в местах выходов грунтовых вод на глубинах от 0,3–0,5 до 5,0 м. Нерестилища лимнофильной нерки располагаются на литорали озер в зонах апвеллингов грунтовых вод. В Большом Уегинском озере (бассейн р. Охота) поверхностная температура воды в конце сентября составляла 13,4–14,6°C, температура над нерестовыми буграми – 8,5–11,6°C, а на глубине 20–28 см в грунте нерестовых бугров она изменялась в более узком диапазоне – от 7,1 до 7,6°C. Содержание кислорода в воде в районе нерестилищ колебалось от 10,6 до 11,8 мг/л, рН – 6,8–7,2 (Волобуев, Рогатных, 1997). Длительность инкубации икры магаданской нерки варьировала от 92 сут. при 8,5°C (786 градусо-дней) до 110 сут. при 6°C (663 градусо-дней). Смертность икры за период инкубации составляла 15–21% (Хованская, 2008). Из особенностей воспроизводства нерки следует отметить, что подавляющая ее часть размножается в озерах материкового побережья Охотского

моря (более 97%). На Чукотке, напротив, доминирует реофильная форма нерки (более 95%) (Голубь, 2003).

В целом можно отметить, что лимнофильная нерка несколько крупнее ее речной формы (табл. 10), также нерка северо-восточной части материкового побережья несколько крупнее нерки, обитающей в юго-западной части побережья (р. Охота). Нерка из водоемов Магаданской области отличается также и более высокой абсолютной плодовитостью. Особенно выделяется по этому показателю реофильная форма из р. Гижига, плодовитость которой приближается к таковой чукотской нерки (табл. 10).

Регулярных авиаучетов нерки в бассейнах рек Охотского района не проводилось. Правдин (1940) сообщал о заходе на нерест только в одну Уегинскую озерно-речную систему (бассейн р. Охота) в начале 1930-х гг. до 100 тыс. экз. нерки. Имеются указания Никулина (1975) на то, что численность нерки в Уегинской озерно-речной системе в конце 1960-х гг. колебалась в широком диапазоне – от 0,3 до 20 тыс. экз. Более поздние исследования (Пономарев, 2008) показали, что запасы нерки в бассейне р. Охоты с 2003 по 2008 гг. увеличились с 48 до 100 тыс. экз., а в бассейне р. Иня на нерестилищах отмечено 2–3 тыс. рыб этого вида. В бассейне

Таблица 10. Биологические показатели нерки по ареалу

Регион, популяция	Длина тела, по Смитту, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, число икринок	Экологическая форма	Литературный источник
Восточная Чукотка, оз. Аччен	63,3–70,6	3,53–4,87	5697	Лимнофильная	Макоедов и др., 2000
Юго-Восточная Чукотка, оз. Майниц	65,6	3,93	6732	Та же	Черешнев, Агапов, 1992
Юго-Восточная Чукотка, озерно-речная система Майно-Пыльгино	57,3–65,1	2,46–3,64	4574–6658	«	Макоедов и др., 2000
Командорские о-ва, оз. Саранное	56,3–61,1	1,70–2,60	—	«	Куренков, 1970
Восточная Камчатка, р. Камчатка	55,5–61,9	2,18–2,78	3244–3784	Ранняя	Бугаев, 2010
Северное побережье Охотского моря, р. Тауй	57,1–63,6	2,39–3,02	3805–4454	Поздняя	Волобуев, Марченко, 2004
	58,6–63,6	2,32–2,80	3154–3656	Лимнофильная	
Центральная часть побережья Охотского моря, р. Охота	57,2–57,8	2,41–2,52	2760–3144	Та же	Волобуев, Марченко, 2004
Западная Камчатка, р. Озерная	56,7–59,3	2,38–2,88	3514–3846	Поздняя	Бугаев и др., 2009
Северные Курилы, о-ва Шумшу, Парамушир	52,5	2,08	—	Реофильная	Гриценко и др., 2000
	60,5	2,25	—	Лимнофильная	
Южные Курилы, о-в Итуруп	59,4	2,40	—	Та же	Иванков, 1984
Бристольский залив, р. Вуд	54,6–63,3	1,6–2,89	—	Реофильная	Коновалов, 1980
	55,6–66,2	1,77–2,95	—	Лимнофильная	

Примечание. « — » — нет данных.

р. Ола в конце 1990-х гг. (Пузиков, 1998) подходы нерки достигали 10 тыс. экз., однако в последние годы численность ее значительно сократилась. По результатам обследования бассейна оз. Киси в 2010 г., которое является основным нерестово-выростным водоемом нерки в бассейне р. Ола, численность ее производителей в конце августа определена всего в несколько сот

рыб. Достоверных сведений о динамике подходов и пропуске нерки в водоемы материкового побережья Охотского моря нет, поэтому трудно оценить их роль в воспроизводстве вида. Однако можно с уверенностью говорить о том, что реки Охота и Кухтуй являются наиболее значимыми для воспроизводства нерки на материковом побережье Охотского моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Запасы охотоморских лососей по отношению к дальневосточным (2000—2011 гг.) невелики, их доля колеблется от 4,0 до 10,0% и в среднем составляет 6,9%. Однако следует отметить, что материковое побережье Охотского моря является крупным нерестовым комплексом на азиатской части нерестового ареала тихоокеанских лососей. Нерестовый фонд имеет хороший потенциал и позволяет вместить гораздо больше лососей, чем их воспроизводится здесь сейчас. Каждый из рассмотренных видов и их экологических форм характеризуется определенными требованиями к условиям воспроизводства, позволяя осваивать пригодные для воспроизводства различные стадии и экотопы в бассейнах нерестовых рек. Это положительно сказывается на воспроизводстве видов. Особенно ярко это проявляется на примере кеты, имеющей две формы: раннюю и позднюю. В результате этого численность вида за последние годы значительно возросла, а из-за различий в сроках нерестового хода время ее промысла увеличилось примерно в два раза.

Что касается внутривидовой и биологической структуры, то в целом можно отметить, что популяции охотоморских лососей имеют некоторые особенности. Так, например, кета представлена двумя сезонными формами (расами) и экотипами, тяготеющими к разным биотопам — ключевым и русловым — и отличающимися по биологическим характеристикам. Горбуша отличается мелкими размерами и меньшими, чем в других дальневосточных регионах, параметрами нерестовых бугров. Кижуч представлен одной сезонной (осенней) формой и характеризуется более крупным габитусом, чем его представители из других регионов, уступая только сахалинскому. Из двух форм нерки доминирует лимнофильная. Однако в целом особенности репродуктивной биологии и биологические характеристики всех видов лососей материкового побережья Охотского моря не выходят за пределы известных ви-

доспецифичных параметров представителей рода *Oncorhynchus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов В. В. Осенняя форма кеты на Камчатке // Докл. АН СССР. 1948. Т. 63. № 1. С. 89—91.
- Акиничева Е. Г. Использование маркирования отолигов лососевых рыб для определения эффективности рыбоводных заводов // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. 2001. Вып. 1. С. 288—296.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.
- Бирман И. Б. Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты // Вопр. географии Камчатки. 1964. Вып. 2. С. 82—87.
- Бугаев В. Ф. Нерка реки Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2010. 232 с.
- Бугаев А. В., Маслов А. В., Дубынин В. А. Озерновская нерка. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. 156 с.
- Волобуев В. В. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне р. Тауй // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 6. С. 953—963.
- Волобуев В. В., Марченко С. Л. Нерка — *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. 2004. Вып. 2. С. 259—273.
- Волобуев В. В., Марченко С. Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 2011. 303 с.
- Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. О структуре ихтиоценозов в лососевых экосистемах материкового побережья Охотского моря // Тез. IV Всесоюз. совещания «Вид

- и его продуктивность в ареале». Свердловск, 1984. С. 10–11.
- Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37. № 5. С. 612–618.
- Волобуев В. В., Рогатных А. Ю., Кузищин К. В. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Там же. 1990. Т. 30. Вып. 2. С. 221–228.
- Волобуев В. В., Рогатных А. Ю., Кузищин К. В., Царев Ю. И. Морфологическая дифференциация ранней и поздней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) р. Тауй // *Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии*. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. С. 72–80.
- Волобуев В. В., Черешнев И. А., Шестаков А. В. Особенности биологии и динамика стада проходных и жилых лососевидных рыб рек Тауйской губы Охотского моря. 1. Тихоокеанские лососи // *Вестн. СВНЦ*. 2005. № 2. С. 25–47.
- Воловик С. П. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на южном Сахалине: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИ, 1967. 31 с.
- Вронский Б. Б. Сезонные расы чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha* (Walb.)) в бассейне р. Камчатки // Тез. докл. X. Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. Магадан, 1983. С. 159.
- Гаврилов Г. М., Пушкарева Н. Ф. Динамика численности приморской горбуши // *Изв. ТИНРО*. 1996. Т. 119. С. 178–193.
- Голованов И. С. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. 1982. Т. 22. Вып. 4. С. 568–575.
- Голубь Е. В. Некоторые данные по биологии и динамике численности нерки Мейньпильгинской озерно-речной системы (Чукотка) // *Вопр. рыболовства*. 2003. Т. 4. № 4 (16). С. 638–660.
- Грибанов В. И. Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (биологический очерк) // *Изв. ТИНРО*. 1948. Т. 28. С. 43–101.
- Гриценко О. Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 2002. 248 с.
- Гриценко О. Ф., Богданов М. А., Стыгар В. М., Ковнат Л. С. Водные биологические ресурсы северных Курильских островов. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. 163 с.
- Гриценко О. Ф., Ковтун А. А., Косткин В. К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 1987. 165 с.
- Двинин П. А. Лососи Южного Сахалина // *Изв. ТИНРО*. 1952. Т. 37. С. 69–108.
- Енюткина Р. И. Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк) // Там же. 1972. Т. 96. С. 167–174.
- Ерохин В. Г., Гавренков Ю. И., Кашикин К. А. О биологии кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) южного Приморья // *Вопр. ихтиологии*. 1985. Т. 25. Вып. 2. С. 220–225.
- Заварина Л. О. Морфобиологическое описание «весенней» формы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Камчатка // *Тр. КамчатНИРО*. 1995. Вып. 3. С. 120–123.
- Заварина Л. О. Кета (*Oncorhynchus keta*) северо-восточного побережья Камчатки (на примере р. Хайлюля) // Там же. 2007. Вып. 9. С. 96–121.
- Золотухин С. Ф. Экологические формы кеты бассейна реки Амур // *Реализация Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей*. 2009. Бюл. № 4. С. 148–149.
- Зорбиди Ж. Х. Сезонные расы у кижуча *Oncorhynchus kisutch* // *Вопр. ихтиологии*. 1990. Т. 30. Вып. 1. С. 31–40.
- Зорбиди Ж. Х. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2010. 306 с.
- Иванков В. Н. О сезонных расах

- горбуши // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С. 143–151.
- Иванков В. Н. Сезонные расы горбуши Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. 1971. Т. 15. № 3. С. 34–43.
- Иванков В. Н. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина // Там же. 1972. Т. 60. С. 27–35.
- Иванков В. Н. Проходная и жилая форма нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВГУ, 1984. С. 65–73.
- Иванков В. Н. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биология моря. 1986. № 2. С. 44–51.
- Иванков В. Н. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. № 1. С. 78–83.
- Иванков В. Н., Броневский А. М. Кета размножается на озерных нерестилищах // Природа. 1975. № 2. С. 97–98.
- Иванков В. Н., Иванкова Е. В. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 173. С. 103–118.
- Иванков В. Н., Свирский В. Г. Сезонные расы у симы *Oncorhynchus masou* Brevoort // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология). Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 40–41.
- Иванков В. Н., Иванкова Е. В., Кульбачный С. Е. Внутривидовая экологическая и темпоральная дифференциация у тихоокеанских лососей. Эколого-темпоральные расы и темпоральные популяции кеты *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 163. С. 91–105.
- Иванкова Е. В. Популяционно-генетический анализ сезонных рас и локальных стад кеты *Oncorhynchus keta* некоторых районов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 229–237.
- Ильина Л. В. Многолетняя динамика экологических и генетических особенностей подразделений популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР, 1987а. 21 с.
- Ильина Л. В. Генотипические и аллельные частоты локуса лактатдегидрогеназы Ldh-VI у молоди нерки на нерестилищах разных типов // Генетика. 1987б. Т. 23. № 7. С. 1284–1289.
- Кагановский А. Г. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. 1949. Т. 31. С. 3–57.
- Каев А. М. Биологическая структура и формирование численности курильской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1986. С. 53–62.
- Каев А. М. Динамика некоторых биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в связи с формированием ее численности // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 5. С. 669–678.
- Каев А. М., Ромасенко Л. В. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) // Там же. 2010. Т. 50. № 3. С. 318–327.
- Каев А. М., Ромасенко Л. В. Рыбы Курильских островов. М.: Изд-во ВНИРО, 2012. С. 119–146.
- Канзепарова А. Н. Характеристика нерестовых рек горбуши Тугуро-Чумиканского района // Реализация Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей. 2009. Бюл. № 4. С. 265–270.
- Канзепарова А. Н., Кульбачный С. Е. Оценка численности кеты и горбуши рек побережья Охотского моря (Тугуро-Чумиканский район Хабаровского края) в 2008 г. // Там же. 2008. Бюл. № 3. С. 110–114.
- Канзепарова А. Н., Подорожнюк Е. В., Пономарев С. Д. Расчет численности кеты

- и горбуши в Хабаровском крае в 2011 г. // Там же. 2011. Бюл. № 6. С. 41–48.
- Канзепарова А.Н., Подорожнюк У.В., Козлова Т.В. и др. Характеристика промысла и запасы кеты и горбуши в Хабаровском крае в 2012 г. // Там же. 2012. Бюл. № 7. С. 233–238.
- Коваль М.В., Горин С.Л., Бугаев А.В. и др. Многолетняя динамика и современное состояние ресурсов промысловых рыб рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Тр. КамчатНИРО. 2015а. Вып. 37. С. 146–163.
- Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В. и др. Пресноводная ихтиофауна бассейнов рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Тр. КамчатНИРО. 2015б. Вып. 37. С. 53–145.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 237 с.
- Крогиус Ф.В. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водоемах Камчатки // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1983. С. 18–31.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. ТИНРО. 1937. Т. 9. С. 1–157.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. Биология «речной» нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна р. Коль (Западная Камчатка) // Матер. X Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс, 2009. С. 276–280.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А. и др. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 2. С. 202–215.
- Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения за размножением амурских и камчатских лососей // Изв. ТОНС. 1928. Т. 2. Вып. 3. 196 с.
- Кузнецов И.И. Кета и ее воспроизводство. Хабаровск: Дальгиз, 1937. 175 с.
- Кульбачный С.Е. Рыбохозяйственные исследования лососей на р. Тугур в 2007 г. // Реализация Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей. 2007. Бюл. № 2. С. 219–220.
- Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. Темпоральная дифференциация и условия размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes: Salmonidae) бассейна реки Тугур (Хабаровский край) // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 1. С. 70–79.
- Куренков С.И. Красная книга озера Саранного (Командорские острова) // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 78. С. 49–60.
- Леванидов В.Я. Материалы по биологии размножения осенней кеты р. Хор // Там же. 1954. Т. 41. С. 231–251.
- Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Там же. 1969. Т. 67. 242 с.
- Леман В.Н. Нерестовые станции кеты *Oncorhynchus keta*: микрогидрологический режим и выживаемость потомства в нерестовых буграх (бассейн р. Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 120–131.
- Леман В.Н. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чт. памяти В.Я. Леванидова. 2003. Вып. 2. С. 12–34.
- Ловецкая Е.А. Материалы по биологии амурской кеты // Изв. ТИНРО. 1948. Т. 27. С. 115–137.
- Лысенко А.В. Размерно-возрастная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Приморья и численность ее подходов (1987–2000 гг.) // Там же. 2003. Т. 133. С. 80–94.
- Макоедов А.Н., Кортаев Ю.А., Антонов Н.П. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2009. 355 с.
- Макоедов А.Н., Куманцов М.И., Кортаев Ю.А., Кортаева О.Б. Про-

мысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки. М.: Психология, 2000. 208 с.

Марченко С.Л. Внутрипопуляционные группировки горбуши р. Ола // Тез. докл. конф. «Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов». Владивосток, 1999. С. 24–26.

Марченко С.Л. О неоднородности горбуши р. Гижига. Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. 2001. Вып. 1. С. 152–158.

Махинов А.Н., Золотухин С.Ф. Заломы в нижнем течении р. Гур и их влияние на динамику нерестилищ осенней кеты. Амур на рубеже веков // Матер. Междунар. науч. экол. конф. и II Хабаров. конф. по охране природы «Ресурсы, проблемы, перспективы». Ч. 3. Хабаровск, 1999. С. 26–28.

Мидяная В.В. Характеристика нерестового хода и качественные показатели горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) Восточной Камчатки // Тр. КамчатНИРО. 2004. Вып. 7. С. 160–170.

Николаева Е.Т. О плодовитости камчатской кеты // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 145–172.

Николаева Е.Т., Овчинников К.А. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 3. С. 493–496.

Никулин О.А. Воспроизводство красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Охоты // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 97–105.

Новосельская А.Ю., Новосельский Ю.И., Алтухов Ю.П. Физико-химические характеристики нерестилищ и наследственная гетерогенность стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) озера Азабачьего // Генетика. 1982. Т. 18. № 6. С. 1004–1011.

Парпура И.Э. К биологии кеты в связи с расширением ее воспроизводства в Приморье // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и мето-

ды прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1988. С. 113–121.

Платошина Л.К. Состояние производителей осенней кеты в лимане Амура и некоторых его притоках // Уч. зап. ДВГУ. 1971. Т. 15. Вып. 3. Фауна и перспективы рыбохозяйственного освоения континентальных водоемов Дальнего Востока. С. 44–50.

Платошина Л.К. Биологические показатели летней кеты из разных рек бассейна Амура // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1984. С. 57–64.

Пономарев С.Д. Аэровизуальное обследование и сравнительная оценка численности производителей нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Охота // Реализация Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей. 2008. Бюл. № 3. С. 193–195.

Правдин И.Ф. Обзор исследований дальневосточных лососей // Изв. ТИНРО. 1940. Т. 18. 107 с.

Пузиков П.И. Нерка североохотоморского побережья и методы формирования ее заводских популяций // Тез. докл. регион. науч. конф. «Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения». Т. 1. Магадан, 1998. С. 104–105.

Пушкарева Н.Ф. Основные черты биологии приморской горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 96. С. 167–174.

Рогатных А.Ю. О температурном режиме нерестилищ североохотского кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) материкового побережья Охотского моря // Тез. докл. X Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Магадан, 1983а. С. 204.

Рогатных А.Ю. О естественном воспроизводстве кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) в реках североохотоморского побережья // Там же. 1983б. С. 205.

Рогатных А.Ю. Результаты зимних наблюдений за воспроизводством кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в бассейне р. Тауй // Биология пресноводных рыб

- Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 49–54.
- Рухлов Ф. Н. О параметрах нерестовых бугров горбуши и осенней кеты // Рыб. хоз-во. 1972. № 8. С. 24–25.
- Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Рослый Ю. С. Различия в генетической структуре летней и осенней рас амурской кеты // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 80–86.
- Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 334 с.
- Стыгар В. М., Ковнат Л. С., Ведущева Е. Н. К биологии кижуча *Oncorhynchus kisutch* северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей. М.: ВНИРО, 2000. С. 161–172.
- Хованская Л. Л. Научные основы лососеводства в Магаданской области. Магадан: МагаданНИРО, 2008. 167 с.
- Царик В. В., Мушегов А. Н., Гаврилов А. И. и др. Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Пенжина (Тигильского района) и Сайчик (Соболевского района) в 1975 г. Инв. № 186. Петропавловск-Камчатский: Гидрометфонд РФ, 1975. 122 с.
- Черешнев И. А. Материалы по биологии проходных лососевых Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 116–146.
- Черешнев И. А., Агапов А. С. Новые данные по биологии малоизученных популяций и видов тихоокеанских лососей Северо-Востока Азии // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. С. 5–41.
- Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
- Черешнев И. А., Шестаков А. В., Скопец М. Б. и др. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука, 2001. 336 с.
- Чупахин В. М. К характеристике естественного воспроизводства горбуши на о. Итуруп // Изв. ТИПРО. 1973. Т. 91. С. 55–67.
- Allen G. H. Notes on the fecundity of silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Prog. Fish. Cult. 1958. V. 20. P. 163–169.
- Drucker B. Some life history characteristics of coho salmon of the Karluk River System, Kodiak Island, Alaska // Fish. Bull. (US). 1972. V. 70. № 1. P. 79–94.
- Engel L. J. Egg take investigation in Cook Inlet drainage and Prince William Sound // Dingel-Jahson project report, 1964–1965. V. 6. Juneau: Alaska Dep. Fish Game, Sport Fish Div., 1965. P. 155–163.
- Engel J. L. Egg take investigation in Cook Inlet drainage and Prince William Sound // Federal aid In fish restoration, 1965–66 progress report. V. 7. Juneau: Alaska Dep. Fish Game. Sport Fish Div., 1966. P. 109–116.
- Foerster R. E., Pritchard A. L. The egg content of Pacific salmon // Biol. Board Can. Prog. Rep. Pac. Biol. Stn. Pac. Fish. Exper. Stn. 1936. V. 28. P. 3–5.
- Foerster R. E., Pritchard A. L. Observations on the relation of egg content to total length and weight in the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Proc. Trans. R. Soc. Can. Ser. 3. 1941. № 35 (5). P. 51–60.
- Gilbert C. H. The salmon of the Yukon River // Bull. Bur. Fish. (US). 1922. V. 38. P. 317–332.
- Heard W. R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific salmon histories. Vancouver: UBC Press, 1991. P. 119–230.
- Helle J. H. Biological characteristics of intertidal and fresh-water spawning pink salmon at Olsen Creek, Prince William Sound, Alaska // Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. 1970. № 602. 19 p.
- Henry K. A. Age and growth study of Tillamook Bay chum salmon (*Oncorhynchus*

keta) // Fish Comm. Oreg. Contrib. 1954. № 19. 28 p.

Olson J.M., McNeil W.J. Research on pink salmon at Little Port Walter, Alaska, 1934–64 // Fish. Wildl. Serv. Data Rep. 1967. V. 17. P. 17–301.

Pratt D.C. Age, sex, length, weight, and scarring of adult chum salmon (*Oncorhynchus keta*) harvested by Puget Sound commercial net fisheries from 1954 to 1970: supplemental progress report // Mar. Fish. Invest. Olympia. Wash. Dept. Fish Wildlife. 1974. 78 p.

Pritchard A.L. Variation in the time of run, sex proportions, size and egg content of adult pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) at McClinton creek, Masset Inlet B. C. // J. Biol. Board. Can. 1937. V. 3. P. 403–416.

Ricker W.E. Changes in the age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 930. 30 p.

Salo E.O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon Life Histories / Eds. Groot C., Margolis L. Vancouver: UBC Press, 1991. P. 233–309.

Sano S. Chum salmon in the Far East. Salmon of the North Pacific Ocean. Part III. A review of the life history of North Pacific salmon // Bull. Int. North Pac. Fish. Comm. 1966. № 18. P. 41–56.

Shapovalov L., Taft A.S. The life history of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // Calif. Dept. Fish Game Fish. Bull. 1954. № 98. 375 p.

Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) offshore waters of the North Pacific Ocean // Bull. INPFC. 1981. № 40. 195 p.

REPRODUCTIVE FEATURES OF PACIFIC SALMON GENUS *ONCORHYNCHUS* OF THE CONTINENTAL COAST OF THE OKHOTSK SEA

© 2016 y. V. V. Volobuev, V. V. Ovchinnikov, M. V. Volobuev

Magadan Scientific Research Institute of Fishery and Oceanography, Magadan, 685000

Data on features of reproductive ecology of four species of the Pacific salmon which are reproduced in reservoirs of continental coast of the sea of Okhotsk are presented. Their preferences concerning terms and a choice of places for spawning are shown. The data about the basic characteristics of water currents in spawning and incubation embryos of salmon is cited.

Keywords: Pacific salmon, reproduction, ecology, intraspecific and biological structure, continental coast of the sea of Okhotsk.