

**НЕРКА *ONCORHYNCHUS NERKA*
(SALMONIFORMES, SALMONIDAE) МАТЕРИКОВОГО
ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ**

© 2022 г. С.Л. Марченко

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (ВНИРО), 105187
E-mail: slm@vniro.ru*

Поступила в редакцию 01.07.2022 г.

Представлены наиболее полные сведения о сроках миграций, биологических показателях, внутривидовой структуре, естественном воспроизводстве и промысле нерки материкового побережья Охотского моря. Впервые приведена информация о структуре её чешуи и темпе роста.

Ключевые слова: нерка, внутривидовая структура, биологические показатели, воспроизводство, промысел.

ВВЕДЕНИЕ

Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) самый малочисленный промысловый вид тихоокеанских лососей в водных объектах материкового побережья Охотского моря. Наиболее ранняя информация о её распространении в реках региона представлена Н.В. Слюниным (1900).

Первые комплексные рыбохозяйственные исследования нерки материкового побережья Охотского моря были проведены в конце 1920-х–1930-е гг. Они позволили получить сведения о численности, биологических показателях, условиях и местах нереста, а также о внутривидовой структуре нерки в регионе (Розов, 1930, 1931; Голованов, 1931; Талиев, 1932). Несмотря на большой задел, исследования этого вида были прекращены. К ним вернулись в конце 1960-х гг. в (Клоков, 1970; Никулин, 1970, 1975), но в число постоянных объектов рыбохозяйственного мониторинга нерка вошла только в конце 1980-х гг. в свя-

зи с интенсивным развитием лососевой аквакультуры и промысла (Хованский, 1992; Волобуев, Рогатных, 1997, 1998; Хованская и др., 1997; Пузиков, 1998; Путивкин и др., 2000; Волобуев, Марченко, 2004, 2011; Пономарев, 2008; Бачевская и др., 2015; Марченко и др., 2017). Обзор работ, посвящённых различным аспектам биологии вида, представлен в монографии В.В. Волобуева и С.Л. Марченко (2011). Настоящая статья дополняет и расширяет данные, приведённые в монографии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для настоящей работы стали наблюдения, выполненные автором, а также архивные материалы, накопленные Магаданским и Хабаровским филиалами ФГБНУ «ВНИРО», Охотским филиалом «Главрыбвод», Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства в 1960–2010-е гг.

Молодь нерки в период покатной миграции (май – конец июня – начало

июля) облавливали методом, предложенным А.Я. Таранцом (1939) и модифицированным для проведения работ на гидрологических створах. Орудие лова – мягкая ловушка длиной 2 м, изготовленная из мельничного газа № 7. В озёрах молодь и половозрелых особей нерки ловили мальковым закидным неводом и ставными сетями.

С июня по сентябрь, в период преднерестовых миграций в морском прибрежье и нерестового хода в реках, производителей проходной нерки отлавливали активными (закидные невода) и пассивными (ставные и плавные сети, ставные невода) орудиями лова.

Сбор биологических показателей и регистрирующих возраст структур (чешуи) выполнен в соответствии с общепринятыми методическими рекомендациями (Clutter, Whitesel, 1956; Правдин, 1966; Инструкция, 1987).

Возраст определен по чешуе, не имевшей признаков повреждения, с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 (ОАО ЛЗОС, Россия) в проходящем свете при увеличении 7×8. Количество склеритов и ширину годовых зон на чешуе определяли по наибольшему радиусу чешуи. Расстояния измеряли с помощью окуляр-микрометра. Темп роста рассчитан по формуле обратной пропорциональности с учётом длины, при которой у молоди закладывается базальная пластинка – 4 см (Селифонов, 1970).

Сведения о вылове нерки материкового побережья Охотского моря до 2009 г. предоставлены Охотским филиалом ФГБУ «Главрыбвод», после 2009 г. – Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства. Дополнительная информация о встречаемости нерки в водных объектах западного побережья зал. Шелихова, Тайгуйской и Удской губ, заливов Тугур-

ский и Ульбанский получена в результате опроса рыбаков.

Классификация рек по протяжённости на средние – 10–100 км и крупные – >100 км выполнена по А.И. Чебатарёву (1975).

Описание жизненных стратегий приведено по М.К. Глубоковскому и С.Л. Марченко (Glubokovsky, Marchenko, 2019).

Автор сформировал и заполнил электронные таблицы данными, отражающими промысловую статистику, результаты биологических анализов молоди и производителей нерки. Автор был инициатором расширения сети сезонных наблюдательных пунктов, на которых осуществляли сбор материалов по качественному составу производителей нерки. Сбор полевого материала в реках северного побережья Охотского моря (Гижига, Ола, Тауй) с 1995 по 2014 гг., и последующая камеральная обработка выполнены как автором, так при его непосредственном участии.

Статистическая обработка материалов для настоящей статьи выполнена автором в электронных таблицах MS Excel в соответствии с рекомендациями И.Ф. Правдина (1966) и Г.Ф. Лакина (1980). Расчёты, формирование таблиц и визуализация данных проведены автором в ArcGIS и в MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение

Нерка воспроизводится в средних и крупных реках, а также в озёрно-речных системах материкового побережья Охотского моря (рис. 1). Из-за отсутствия регулярных наблюдений нет сведений о её встречаемости в реках п-ова Тайгонос (между р. Парень и р. Авекова), а также на участках побережья от р. Гырбы до р. Эйкан, от р. Алдома

до р. Уда, от р. Уда до р. Тугур, от р. Ульбан до восточной границы южной части материкового побережья Охотского моря.

Внутривидовая дифференциация

В онтогенезе нерка может реализовать проходную и жилую жизненные стратегии. В первом случае для нагула и созревания она совершает миграцию в морские воды, во втором – весь её жизненный цикл проходит в пресных водах.

В водных объектах материкового побережья Охотского моря нерка представлена, главным образом, типично анадромным фенотипом, характерной особенностью которого являются протяжённые (до нескольких тысяч километров) и длительные (до нескольких лет) нагульные миграции в течение морского периода жизни. У нерки региона известен карликовый анадромный фенотип (каюрки), который не совершает протяжённых миграций в морской период жизни и возвращается на нерест в год ската. Рыбы этого фенотипа у нерки крайне редки, и ранее они были описаны в оз. Аччён (Чукотка) (Волобуев, Путивкин, 1998) и в р. Озёрная (Западная Камчатка) (Glubokovsky, Marchenko, 2019).

Жилая нерка известна в озёрах, расположенных в бассейнах рек Ола (оз. Киси), Иня (оз. Хэл-Деги) и Охотá (оз. Б. Уегинское) (Розов, 1931; Никулин, 1970, 1975; Волобуев, Рогатных, 1998; Волобуев, Марченко, 2011; Хаменкова, 2011; Марченко и др., 2017). Она представлена типично резидентным фенотипом, все особи которого ведут пелагический образ жизни и имеют серебристую окраску. Отмечу, что в ходе исследований, выполненных в 2016 г., нерка типично резидентного фенотипа в оз. Киси не обнаружена (Поспехов, Кусенко, 2019).

По локализации нерестилищ нерку разделяют на генеративно реофильную

и генеративно лимнофильную (Смирнов, 1975, 1995; Бугаев, 1978, 1981; Коновалов, 1980; Волобуев, Марченко, 2011; Голубь, 2014). Данные группировки представляют собой обособленные популяционные системы, включающие сезонные расы (формы), образовавшиеся в результате естественного развития внутривидовой структуры нерки (Смирнов, 1975, 1995; Коновалов, 1980).

Кроме того, Д.Н. Талиев (1932) для рек Яма, Сиглан и Ола на основе отличий в локализации нерестилищ, сроках нерестового хода и ската в море, а также биометрических характеристик описал подвид нерки – овеч *O. n. ovetsch*.

Типично анадромный фенотип

Сроки нерестовой миграции

Проходная нерка заходит в водные объекты материкового побережья Охотского моря с конца мая – начала июня по конец сентября – октябрь. Наиболее ранний её массовый ход наблюдается в реки Гижигинской губы – со второй половины июня по начало июля. Ход нерки в реки Тауйской губы разделён на две части: более мощный – с конца июня по конец июля, менее мощный – с середины августа по начало сентября. В реки Охотского района Хабаровского края (от р. Иня до р. Гырбы) нерка массово мигрирует в основном с середины июля по начало августа (рис. 2). По опросным данным, в реки западного побережья зал. Шелихова (от р. Вилига до р. Хоботá) основная часть производителей нерки заходит в июле.

По срокам нерестового хода нерка, проходящая в водные объекты материкового побережья Охотского моря в конце мая – первой половине июня и с середины июня по конец июля, соответствует весенней (ранней) и летней (поздней) формам камчатской нерки, а

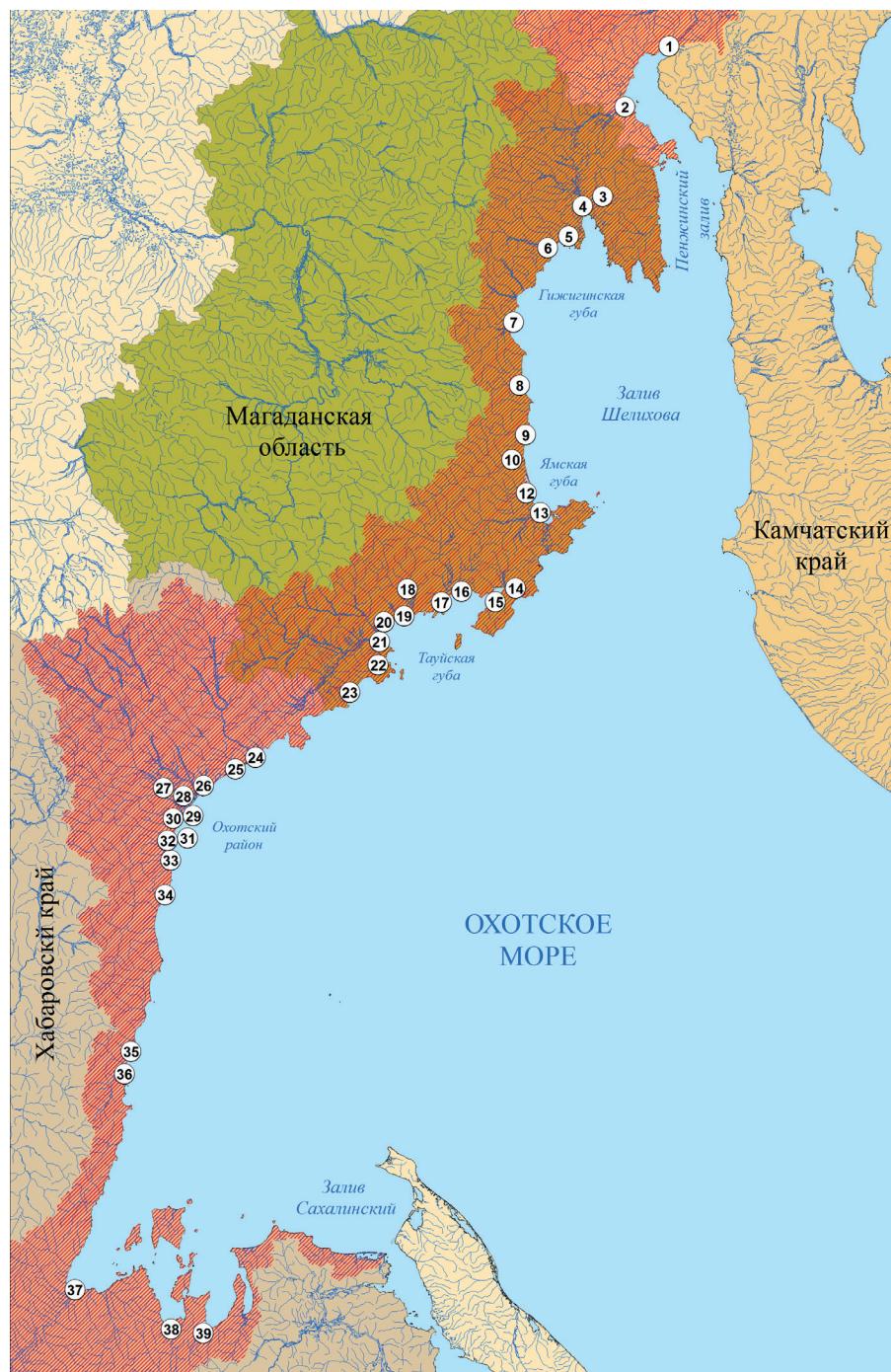


Рис. 1. Карта-схема распространения нерки на материковом побережье Охотского моря:
 1 – Пенжина, 2 – Парень, 3 – Авекова (в том числе, оз. Пылгинское), 4 – Гижига, 5 – Вархалам, 6 – Наяхан (в том числе, оз. Нярка), 7 – Вилига, 8 – Туманы, 9 – Угулан, 10 – Тахтояма, 11 – Иреть, 12 – Хобота, 13 – Яма, 14 – Сиглан, 15 – Кулькуты, 16 – Ола (в том числе озера Мак-Мак, Чека, Киси), 17 – Магаданка, 18 – Армань, 19 – Ойра, Широкая, 20 – Яна, 21 – Тауй, 22 – Мотыклейка, 23 – Быструха, 24 – Иня (в том числе оз. Хэл-Деги), 25 – Ульбея, 26 – Кухтуй, 27 – Охота (в том числе Уегинские озера), 28 – Урак, 29 – Чильчикан, 30 – Толмот, Чюкинянгра, 31 – Американ, Андыч, 32 – Красная речка, 33 – Улья, 34 – Гырбы, 35 – Эйкан, 36 – Алдома, 37 – Уда, 38 – Тугур, 39 – Ульбан

Примечание: штриховкой выделено материковое побережье Охотского моря.

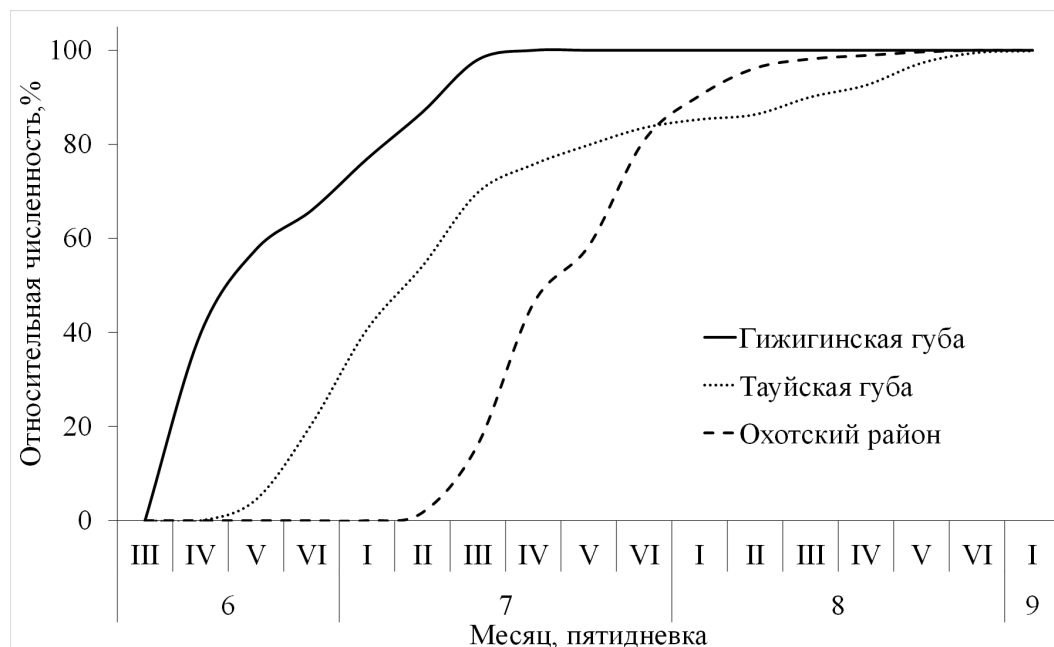


Рис. 2. Сроки массовой нерестовой миграции нерки в водные объекты материкового побережья Охотского моря в 1990-е – 2010-е гг.

рыбы, мигрирующие со второй половины августа по начало сентября и описанные Д.Н. Талиевым (1932) в качестве подвида овец, – осенней форме камчатской нерки (Бугаев, 1995). Из этих темпоральных группировок в регионе наиболее многочисленна летняя, а самая малочисленная – осенняя форма.

Возрастной состав

Возрастной состав проходной нерки материкового побережья Охотского моря представлен 18-ю группами. В возвратах преобладают особи с 1–2 пресноводными и 2–3 морскими годами жизни (табл. 1).

Варьирование продолжительности пресноводного нагула у молоди нерки связано с соотношением в популяциях рыб реофильного и лимнофильного происхождения, молодь которых скатывается в морское побережье, соответственно, в возрасте 1+ (реже в возрасте 0+ и 2+) и 2+ (реже в возрасте 1+, 3+ и старше) лет (Волобуев, Марченко, 2004).

Причиной разной продолжительности пресноводного периода жизни молоди реофильной и лимнофильной нерки, по-видимому, являются условия нагула. Так, длительный нагул молоди лимнофильной нерки обусловлен высокой плотностью кормовых объектов в озёрах (Крохин, 1967; Крогиус и др., 1987; Вецлер, 2009), а также отсутствием абиотических факторов (например, течение), которые снижают эффективность добычи молодью кормовых объектов. В то же время, речной поток является фактором, побуждающим молодь реофильной нерки к миграции. Он препятствует формированию скоплений кормовых объектов, в том числе, скоплений личинок хирономид, которые являются стартовым кормом для молоди нерки (Симонова, 1972), и снижает эффективность захвата молодью кормовых объектов (Piccolo et al., 2008). Кроме того, речной поток формирует однородный биотоп, практически полностью лишённый укрытий, в которых молодь,

Таблица 1. Возрастной состав проходной нерки материкового побережья Охотского моря, %

Водный объект	Возрастной состав, %*.																	N, экз
	0.4+	1.1+	1.2+	1.3+	1.4+	2.0+	2.1+	2.2+	2.3+	2.4+	2.5+	3.1+	3.2+	3.3+	4.1+	4.2+	4.5+	
р. Авекова, оз. Пылгинское	-	-	3,7	29,6	3,7	-	-	22,2	37,1	3,7	-	-	-	-	-	-	-	27
р. Гижига	-	-	12,5	66,7	-	-	-	8,3	8,3	-	-	-	-	-	-	-	4,2	24
р. Наяхан	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	3
р. Наяхан, оз. Нерка	-	-	-	3,7	-	-	-	1,9	90,7	-	-	-	-	3,7	-	-	-	54
р. Туманы	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
р. Яма	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	2
р. Ола	+	0,3	7,4	38,8	0,5	-	1,2	8,7	39,8	0,4	-	0,5	1,4	1,0	-	-	-	1295
р. Ола, оз. Киси	-	-	9,4	10,2	-	0,8	1,6	37,8	26,8	-	-	-	7,9	5,5	-	-	-	127
р. Ола, р. Ланковая	-	-	11,2	22,2	-	-	3,7	25,9	29,6	-	-	-	-	-	-	-	-	27
р. Армань	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	4
р. Яна	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	4
р. Тауй	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	10
р. Быструха	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15
р. Иня, оз. Хэл-Деги	-	2,0	13,1	2,0	0,7	-	25,5	43,0	1,3	-	-	5,2	7,2	-	-	-	-	153
р. Кухтуй	-	-	-	68,0	1,0	-	-	8,0	22,0	-	-	-	-	1,0	-	-	-	100
р. Охота	-	-	15,6	62,2	0,4	-	-	4,3	7,9	-	-	2,4	-	0,2	2,0	2,2	-	494
р. Охота, оз. Большое Уегинское	-	-	13,6	40,9	-	-	1,8	9,1	34,5	-	-	-	-	-	-	-	-	110

Примечание: * – для р. Авекова (оз. Пылгинское) данные приведены из отчёта Охотскрыбвода (1969), для оз. Большое Уегинское – по О.А. Никулину (1975); знаком «+» обозначены единичные уловы; для р. Ола сведения о наличии рыб в возрасте 0,4+ приведены по Д.Н. Талиеву (1932)

сохраняющая придонный территориальный образ жизни, может добывать корм и скрываться от хищников (Чебанова, 2009), что приводит к нарастанию внутривидовой конкуренции (Кириллова, 2009; Павлов, Савваитова, 2010), способствующей переходу молоди в миграционное состояние. При этом, одна часть сеголеток генеративно реофильной нерки мигрирует на нагул в озёра, которые относительно нерестилищ могут располагаться как выше, так и ниже по течению (Brannon, 1967; Raleigh, 1967; Bodznick, 1978; Бугаев, 1981), где обычно нагуливается около года, другая часть скатывается непосредственно в морское побережье (Бугаев, 1978, 1995, 2011; Бугаев, Карпенко, 1983; Neifetz et al., 1989; Burgner, 1991; Голубь, 2014). Вероятно, миграция в море в первый год жизни сформировалась в период оледенений как адаптация к неблагоприятным условиям в речных системах, лишённых озёрных нагульно-выростных акваторий (Хрусталёва, 2016).

Для материкового побережья Охотского моря до настоящего времени описан только один случай поимки нерки, мигрировавшей в море в возрасте 0+ (Талиев, 1932). Вместе с тем, в других регионах рыбы, скатившиеся в море сеголетками, могут составлять значительную долю в нерестовых подходах. Например, в р. Хатырка (Чукотка) они формируют до 12,9% (Голубь, 2014), а в реках Хайлюля, Ивашка и Дранка (Восточная Камчатка) – 48,2, 72,5 и 80,4% подходов, соответственно (Бугаев, 2011).

Длина и масса тела. Плодовитость

Длина тела проходной нерки материкового побережья Охотского моря варьирует от 37 до 76 (средняя – 58,9) см, масса тела – от 0,52 до 6,60 (средняя – 2,49) кг. Самцы больше самок и по длине, и по массе тела – 59,8 см

и 2,63 кг против 58,3 см и 2,38 кг, соответственно. В целом, в регионе наиболее крупная нерка воспроизводится в реках бассейна зал. Шелихова, а наименьшими линейно-весовыми показателями характеризуется нерка Охотского района (табл. 2).

Индивидуальная абсолютная плодовитость нерки материкового побережья Охотского моря варьирует в широких пределах – от 944 до 8786 (средняя – 3060) шт. икринок (табл. 4). Её конечную плодовитость определяет длительность пресноводного и морского нагула – у рыб с длительным нагулом в пресных водах средняя плодовитость снижается, а с продолжительным морским периодом жизни, наоборот, увеличивается (табл. 3).

Структура чешуи. Темпы роста

Чешуя анадромной нерки материкового побережья Охотского моря состоит из 68–90 склеритов. В пресноводный период жизни на чешуе ежегодно закладывается 9–12 склеритов. В морской период жизни в годовых зонах чешуи формируется значительно больше склеритов, чем в пресноводный. Их максимальное количество закладывается в первый морской год жизни – 23–28 склеритов, за второй и третий годы морского нагула – 19–22 и 13–16 склеритов, соответственно. Прирост последнего года состоит из 3–4 склеритов.

Согласно результатам обратного расчисления, в пресных водах молодь нерки за первый, второй и третий годы жизни вырастает до 5,4–7,4, 10,7–11,2 и 12,1–14,2 см, соответственно. Расчётные данные соответствуют результатам прямых наблюдений – из рек материкового побережья Охотского моря молодь нерки в возрасте 1+, 2+ и 3+ скатывается при длине тела 6,0–7,8, 10,2–12,0 и 12,7–18,4 см.

Таблица 2. Биологические показатели проходной нерки материкового побережья Охотского моря

Район	Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола			
Зал. Шелихова	Авекова	$62,8 \pm 0,5$ 60,0–64,5	$56,7 \pm 0,7$ 50,0–60,5	$58,7 \pm 0,7$ 50,0–64,5	$3,39 \pm 0,09$ 2,90–3,80	$2,53 \pm 0,08$ 1,70–3,00	$2,81 \pm 0,10$ 1,70–3,80	–	66,7	27
	Гижига	$65,3 \pm 0,4$ 57,0–71,0	$60,6 \pm 0,2$ 55,0–66,0	$62,1 \pm 0,3$ 55,0–71,0	$3,31 \pm 0,05$ 2,26–4,01	$2,64 \pm 0,03$ 1,66–3,43	$2,85 \pm 0,04$ 1,66–4,01	3453 ± 147 1691–8192	68,1	138
	Наяхан	$68,0 \pm 3,5$ 63,0–73,0	60,0	$65,3 \pm 3,2$ 60,0–73,0	$3,42 \pm 0,42$ 2,83–4,02	2,55	$3,13 \pm 0,37$ 2,55–4,02	1380	33,3	3
	Туманы	67,0	$64,4 \pm 1,2$ 63,0–68,5	$64,9 \pm 1,1$ 63,0–68,5	4,09	$3,04 \pm 0,21$ 2,73–3,75	$3,25 \pm 0,25$ 2,73–4,09	2130 ± 30 2047–2211	80,0	5
Тауйская губа	Яма	76,0	$65,5 \pm 2,5$ 62,0–69,0	$69,0 \pm 3,3$ 62,0–76,0	6,60	$3,52 \pm 0,45$ 2,88–4,16	$4,55 \pm 0,89$ 2,88–6,60	4251 ± 112 4056–4445	66,7	3
	Ола	$59,6 \pm 0,2$ 37,0–71,5	$59,0 \pm 0,1$ 48,4–72,0	$59,3 \pm 0,1$ 37,0–72,0	$2,54 \pm 0,03$ 0,52–4,21	$2,40 \pm 0,01$ 0,95–5,31	$2,46 \pm 0,02$ 0,52–5,31	3006 ± 44 944–7840	55,5	1448
	Армань	$58,8 \pm 3,7$ 53,5–64,0	$57,1 \pm 0,8$ 55,0–58,2	$57,7 \pm 1,6$ 53,5–64,0	1,83	$2,23 \pm 0,09$ 2,01–2,35	$2,13 \pm 0,11$ 1,83–2,35	3586 ± 338 2765–4590	60,0	5
	Яна	66,0	$61,8 \pm 1,0$ 59,0–65,0	$62,5 \pm 1,0$ 59,0–66,0	3,25	$2,80 \pm 0,17$ 2,32–3,41	$2,88 \pm 0,15$ 2,32–3,41	2956 ± 437 1748–4213	83,3	6
Зал. Шельтинга	Тауй	$65,2 \pm 1,4$ 61,0–73,0	$59,5 \pm 1,3$ 53,5–63,5	$62,4 \pm 1,2$ 53,5–73,0	$3,45 \pm 0,31$ 2,52–4,95	$2,58 \pm 0,26$ 1,29–3,43	$3,02 \pm 0,23$ 1,29–4,95	2785 ± 121 2310–3072	50,0	14
	Быструха	$62,6 \pm 1,7$ 55,0–69,0	$59,1 \pm 0,7$ 53,0–65,0	$60,0 \pm 0,7$ 53,0–69,0	$2,72 \pm 0,22$ 1,73–3,63	$2,29 \pm 0,09$ 1,70–3,27	$2,40 \pm 0,10$ 1,70–3,63	4419 ± 380 1102–8786	74,1	27
	Иня	$55,7 \pm 0,8$ 37,3–62,8	$54,0 \pm 0,3$ 47,3–59,0	$54,9 \pm 0,5$ 37,3–62,8	$2,27 \pm 0,09$ 0,61–3,70	$1,91 \pm 0,04$ 1,25–2,38	$2,09 \pm 0,05$ 0,61–3,70	–	48,5	103
	Кухтуй	$58,7 \pm 0,5$ 52,5–66,2	$56,5 \pm 0,4$ 49,4–62,3	$57,5 \pm 0,3$ 49,4–66,2	$2,48 \pm 0,05$ 1,82–3,35	$2,23 \pm 0,05$ 1,32–2,92	$2,34 \pm 0,04$ 1,32–3,35	–	56,0	100
Охотский район	Охота	$59,0 \pm 0,3$ 50,0–67,6	$56,1 \pm 0,2$ 47,7–69,4	$57,3 \pm 0,2$ 47,7–69,4	$2,72 \pm 0,04$ 1,42–4,00	$2,28 \pm 0,02$ 1,38–3,08	$2,46 \pm 0,02$ 1,38–4,00	2906 ± 169 1362–7448	59,3	496
	Общее	$59,8 \pm 0,2$ 37,0–76,0	$58,3 \pm 0,1$ 46,0–72,0	$58,9 \pm 0,1$ 37,0–76,0	$2,63 \pm 0,02$ 0,52–6,60	$2,38 \pm 0,01$ 0,84–5,31	$2,49 \pm 0,01$ 0,52–6,60	3060 ± 39 944–8786	57,7	2293

Примечание: ИАП – индивидуальная абсолютная плодовитость

Таблица 3. Средняя плодовитость проходной нерки материкового побережья Охотского моря с различной продолжительностью периода нагула в пресных и в морских водах, икр.

Река	Длительность нагула, лет			
	1	2	3	4
пресноводный				
Ола	2535	2453	2444	–
Охотá	2972	2792	2485	2431
морской				
Ола	2149	2311	2535	2523
Охотá	2584	2747	2965	–

За первый, второй и третий годы морского нагула длина тела нерки достигает 27,5–36,5, 44,5–54,3 и 58,0–59,9 см, соответственно. Средний прирост длины тела в последний год жизни в море равен 10,9 см.

Карликовый анадромный фенотип

Единственный за 60-летний период наблюдений экземпляр нерки карликового анадромного фенотипа (каюрка) на материковом побережье Охотского моря был отловлен в оз. Киси (бассейн р. Ола) 22 августа 2010 г. Это был самец в возрасте 2.0+, с длиной и массой тела 37 см и 0,52 кг, соответственно. Его gonads были на V–VI стадии зрелости.

Типично резидентный фенотип

Средняя длина тела нерки типично резидентного фенотипа в озёрах Киси (бассейн р. Ола), Хэл-Деги (бассейн р. Иня) и Б. Уегинское (бассейн р. Охота) равна 21,2 (от 14,0 до 31,8) см, масса тела – 118,7 (от 40 до 340) г. Индивидуальная абсолютная плодовитость варьирует от 130 до 566 (средняя – 329) икр. Самцы созревают в возрасте 2+–4+, самки – 3+–4+ (табл. 4). Морфометрическая характеристика нерки типично резидентного фенотипа оз. Киси представлена в таблице 5.

Индекс наполнения желудков нерки типично жилого фенотипа в оз. Киси в августе 2010 г. варьировал от 1,0 до 76,5 ‰. Рыбы питались икрой нерки, молодью девятииглой колюшки (*Pingitius* sp.), личинками и имаго ручейников (Trichoptera), субимаго подёнок (Ephemeroptera), имаго хирономид (Diptera, Chironomidae), а также пауками (Aranei) и наземными насекомыми (Хаменкова, 2011). Отмечу, что зрелые особи типично жилого фенотипа нерки в период нереста продолжали питаться.

Нерка типично жилого фенотипа в оз. Киси представлена только самцами, тогда как в озёрах Хэл-Деги и Б. Уегинское – рыбами обоих полов (табл. 4). Считается (Glubokovsky, Marchenko, 2019), что самки тихоокеанских лососей в пресных водах созревают только в том случае, если период оптимальных для нагула молоди температур (3,8–17,0°C (Brett et al., 1969; Симонова, 1972)) превышает полгода. Однако, в соответствии с климатическими условиями в озёрах материкового побережья Охотского моря, период оптимальных для нагула молоди нерки температур должен продолжаться менее полугодия – с конца мая – начала июня по конец октября (Ресурсы, 1969). В таких условиях высокий темп роста рыб в озёрах Б. Уе-

Таблица 4. Биологическая характеристика нерки типично резидентного фенотипа материкового побережья Охотского моря

Возраст	Длина тела по Смитту, см.			Масса тела, г			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола			
оз. Киси (бассейн р. Ола)									
2+	$\frac{17,0 \pm 0,4}{14,0-18,4}$	–	$\frac{17,0 \pm 0,4}{14,0-18,4}$	$\frac{51,0 \pm 2,8}{40,0-65,0}$	–	$\frac{51,0 \pm 2,8}{40,0-65,0}$	–	0	11
3+	$\frac{24,3 \pm 1,3}{21,1-31,8}$	–	$\frac{24,3 \pm 1,3}{21,1-31,8}$	$\frac{163,6 \pm 30,7}{100,0-340,0}$	–	$\frac{163,6 \pm 30,7}{100,0-340,0}$	–	0	7
4+	$\frac{30,0 \pm 1,3}{28,7-31,2}$	–	$\frac{30,0 \pm 1,3}{28,7-31,2}$	$\frac{270,0 \pm 30,0}{240,0-300,0}$	–	$\frac{270,0 \pm 30,0}{240,0-300,0}$	–	0	2
Общее	$\frac{20,9 \pm 0,0}{14,0-31,8}$	–	$\frac{20,9 \pm 0,0}{14,0-31,8}$	$\frac{115,5 \pm 0,0}{40,0-340,0}$	–	$\frac{115,5 \pm 0,0}{40,0-340,0}$	–	0	20
оз. Хэл-Деги (бассейн р. Иня)									
2+	$\frac{18,9 \pm 0,2}{17,2-24,7}$	–	$\frac{18,9 \pm 0,2}{17,2-24,7}$	$\frac{75,1 \pm 2,2}{55,0-150,0}$	–	$\frac{75,1 \pm 2,2}{55,0-150,0}$	–	0	47
3+	$\frac{24,6 \pm 0,1}{21,5-26,0}$	$\frac{24,7 \pm 0,3}{23,7-25,6}$	$\frac{24,6 \pm 0,1}{21,5-26,0}$	$\frac{164,5 \pm 2,7}{110,0-210,0}$	$\frac{142,0 \pm 8,6}{120,0-170,0}$	$\frac{162,3 \pm 2,7}{110,0-210,0}$	$\frac{295 \pm 3}{265-326}$	11,5	52
4+	$\frac{24,9 \pm 0,3}{24,0-26,0}$	$\frac{25,2 \pm 0,2}{24,7-25,5}$	$\frac{25,0 \pm 0,2}{24,0-26,0}$	$\frac{181,7 \pm 7,9}{160,0-210,0}$	$\frac{170,0 \pm 10,0}{140,0-180,0}$	$\frac{177,0 \pm 6,2}{140,0-210,0}$	$\frac{351 \pm 12}{130-566}$	40,0	10
Общее	$\frac{21,8 \pm 0,3}{17,2-26,0}$	$\frac{24,8 \pm 0,2}{23,7-25,6}$	$\frac{22,1 \pm 0,3}{17,2-26,0}$	$\frac{122,0 \pm 4,9}{55,0-210,0}$	$\frac{154,4 \pm 7,8}{120,0-180,0}$	$\frac{124,7 \pm 4,6}{55,0-210,0}$	$\frac{329 \pm 7}{130-566}$	9,2	109
оз. Б. Уегинское (бассейн р. Охота)									
2+	$\frac{18,5 \pm 0,2}{16,5-21,5}$	–	$\frac{18,5 \pm 0,2}{16,5-21,5}$	$\frac{74,1 \pm 2,0}{53,7-120,0}$	–	$\frac{74,1 \pm 2,0}{53,7-120,0}$	–	0	42
3+	26	25	$\frac{25,5 \pm 0,5}{25,0-26,0}$	171	180	$\frac{175,5 \pm 4,5}{171,0-180,0}$	–	50,0	2
4+	$\frac{28,1 \pm 0,5}{25,6-31,6}$	31	$\frac{28,4 \pm 0,5}{25,5-31,0}$	$\frac{247,6 \pm 11,9}{217,0-300,0}$	300	$\frac{254,1 \pm 10,6}{217,0-300,0}$	–	12,5	8
Общее	$\frac{20,2 \pm 0,3}{16,6-31,6}$	$\frac{28,0 \pm 0,2}{25,0-31,0}$	$\frac{20,4 \pm 0,3}{16,5-31,6}$	$\frac{102,9 \pm 4,9}{53,7-300,0}$	$\frac{240,0 \pm 60,0}{180,0-300,0}$	$\frac{108,1 \pm 5,3}{53,7-300,0}$	–	3,8	52

Примечание: для оз. Б. Уегинское материалы приведены по О.А. Никулину (1970, 1975); над чертой приведена средняя арифметическая и ошибка средней, под чертой – пределы варьирования признака.

гинское и Хэл-Деги, по-видимому, обеспечивают ключи. В местах их разгрузки температурный режим в течение года сохраняется на уровне, оптимальном для питания и роста молоди. В результате молодь нерки в возрасте 2+ в озёрах Б. Уегинское (длина – 18,5 см, масса – 74,10 г) и Хэл-Деги (длина – 18,9 см, масса – 75,10 г) крупнее одновозраст-

ной молоди не только из камчатских озёр Курильское (длина – 9,8 см, масса – 9,65 г) и Дальнее (длина – 18,0 см, масса – 55,13 г) (Никулин, 1970), но и из оз. Киси (длина – 17,8 см, масса – 53,00 г) (табл. 4). Быстрый рост позволяет молоди нерки достичь пороговой массы тела (20 г), после которой она становится способной накапливать астаксантин

Таблица 5. Морфометрическая характеристика (средние значения признаков) нерки типично резидентного фенотипа оз. Киси

Признак	Показатель*	
	$M \pm m$	lim
Длина тела по Смитту, см	169,2 $\pm$ 8,0	146,0–234,0
Промысловая длина тела, см	159,2 $\pm$ 7,7	135,0–221,0
Длина туловища, см	124,6 $\pm$ 5,4	114,0–170,0
Жаберных тычинок на первой дуге, шт.	30 $\pm$ 1	27–38
В % длины тела по Смитту		
Длина головы	22,1 $\pm$ 0,1	21,3–22,6
Наибольшая высота тела	19,7 $\pm$ 0,5	15,8–21,0
Наименьшая высота тела	6,5 $\pm$ 0,2	5,8–7,5
Антердорсальное расстояние	45,2 $\pm$ 0,4	43,5–47,5
Антевентральное расстояние	48,9 $\pm$ 0,7	46,3–53,7
Антеанальное расстояние	64,3 $\pm$ 1,0	60,5–69,4
Постдорсальное расстояние	40,2 $\pm$ 0,5	36,5–41,5
Длина хвостового стебля	16,9 $\pm$ 0,3	15,7–19,1
Длина основания спинного плавника	9,7 $\pm$ 0,2	8,8–10,7
Наибольшая высота спинного плавника	13,7 $\pm$ 0,4	11,3–15,0
Длина основания анального плавника	11,0 $\pm$ 0,2	10,2–12,1
Наибольшая высота анального плавника	9,5 $\pm$ 0,3	7,8–11,0
Длина грудного плавника	14,1 $\pm$ 0,4	12,0–15,7
Длина брюшного плавника	11,0 $\pm$ 0,2	9,5–12,0
Расстояние между грудным и брюшным плавниками	28,7 $\pm$ 0,9	25,8–35,4
Расстояние между брюшным и анальным плавниками	17,7 $\pm$ 0,6	15,2–21,3
В % длины головы		
Длина рыла	7,3 $\pm$ 0,9	4,7–11,5
Диаметр глаза (горизонтальный)	4,9 $\pm$ 0,2	4,1–5,5
Заглазничный отдел головы	12,0 $\pm$ 0,1	11,3–12,4
Высота головы у затылка	15,2 $\pm$ 0,2	13,9–16,6
Ширина лба	7,7 $\pm$ 0,1	6,9–8,5
Длина верхнечелюстной кости	9,4 $\pm$ 0,1	8,6–9,9
Ширина верхнечелюстной кости	1,8 $\pm$ 0,1	1,6–2,4
Длина нижней челюсти	14,1 $\pm$ 0,2	13,0–14,9
N, рыб	10	

Примечание: * $M \pm m$ – средняя арифметическая $\pm$ ошибка средней арифметической, lim – пределы варьирования признака

Таблица 6. Средняя масса тела (в граммах) одноразмерных групп молоди нерки типично анадромного и типично резидентного фенотипов из оз. Б. Уегинское в 1930 и 1968 гг. (по Никулину, 1970, с добавлениями)

Годы	Длина тела, см															N, экз.			
	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
Молодь типично анадромного фенотипа																			
1930	30,0	—	46,6	56,7	73,7	83,4	91,3	100,2	115,4	177,5	—	100,0	—	—	110,0	—	—	—	245
1968	—	—	57,0	66,8	79,0	88,5	110,0	—	—	—	—	—	—	234,0	—	—	—	—	8
Разница, %	—	—	+22,3	+17,8	+7,2	+6,1	+20,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Типично резидентный фенотип																			
1930	—	—	—	—	76,0	90,0	106,7	132,0	149,5	146,7	—	—	—	—	140,0	—	—	—	36
1968	53,7	—	61,7	73,2	85,8	96,0	120,0	—	—	—	180,0	194,0	220,0	243,5	284,0	—	300,0	300,0	52
Разница, %	—	—	—	—	+12,9	+6,7	+12,5	—	—	—	—	—	—	—	+73,9	—	—	—	—

(Яржомбек, 1970), что необходимо для созревания самок. Отмечу, что в работе В.Е. Розова (1931) нет сведений о самках нерки типично резидентного фенотипа в оз. Б. Уегинское, а темпы роста рыб в 1930 г. были ниже, чем в 1968 г. (табл. 6).

Естественное воспроизводство.

Экология молоди

В водных объектах материкового побережья Охотского моря нерка нерестится с конца июля – начала августа до конца октября – ноября (Никулин, 1970, 1975; Волобуев, Рогатных, 1998; Волобуев, Марченко, 2004, 2011; Марченко и др., 2017).

Реофильная нерка воспроизводится на ключевых нерестилищах, расположенных в притоках, протоках и в основном русле рек, а также в притоках озёр при скорости течения до 0,2 м/с. В р. Гижига её нерестилища расположены в русле р. Ахавеем. В середине XX в. в бассейне р. Гижига реофильная нерка нерестилась в протоке Нярка. В 1990-е гг. вход в протоку был замыв в паводок и нерестилище было исключено из нерестового фонда. В р. Ола реофильная нерка воспроизводится в притоках и в русле р. Танон (Талиев, 1932; Волобуев, Марченко, 2004).

Лимнофильная нерка для нереста, в основном, занимает прибрежную зону озёр с глубинами от 0,4 до 2,0 м, но часть производителей строит гнёзда на глубине 4–5 м и более. В оз. Киси грунты нерестилищ нерки сложены скальной крошкой. Вода в период нереста нерки имеет слабокислую реакцию (рН 5,7–6,1), что связано со стоком в озеро воды с верховых болот. В оз. Б. Уегинское грунт на нерестилищах нерки каменистый, галечный и галечно-песчаный. В период нереста вода имеет слабощелочную реакцию (рН 6,7–7,2), содержание кислорода – 9,6–10,6 мг/л (Никулин, 1970, 1975; Марченко и др., 2017).

В оз. Киси вода над нерестовыми буграми нерки уже в III декаде августа остывает до 6,8–7,1°C, тогда как в озёрах Хэл-Деги и Б. Уегинское во второй половине сентября температура воды находится на уровне 8,5–9,5 и 8,5–11,6°C, соответственно.

Массовый нерест лимнофильной нерки в водных объектах материкового побережья Охотского моря проходит в августе – первой половине сентября. Резидентные и анадромные особи нерестятся совместно, образуя единую репродуктивную систему. При этом, текущие самцы типично жилого фенотипа появляются на нерестилищах уже в августе, а самки – только в октябре. Более позднее созревание самок, вероятно, связано с тем, что им необходимо накопить больше астаксантина, чем самцам.

Совместный нерест рыб, реализующих жилую и проходную жизненные стратегии, по-видимому, является адаптацией, направленной на повышение эффективности воспроизводства и поддержание общей численности популяций в суровых климатических условиях. Так, в нормальных климатических условиях производители на нерестилищах, главным образом, представлены анадромными рыбами, среди которых зачастую преобладают самки, тогда как в период похолодания климата в 1960-е гг. на нерестилищах оз. Б. Уегинское доминировали резидентные особи.

Лимнофильная и реофильная нерка различается нерестовой окраской. Первая задолго до нереста приобретает характерную для нерки окраску – тёмно-оливковый цвет головы и ярко красный цвет тела. Вторая в период нереста не бывает полностью красного цвета – её брюхо остаётся розовым.

Для нереста нерка всегда занимает участки с выходами ключей (Крохин,

1960), что обеспечивает устойчивый термический режим в эмбрионально-личиночный период. Однако, зимой по мере истощения вод, аккумулированных в бассейнах нерестовых водоёмов, водообмен на нерестилищах снижается. Это отражается не только на транспорте растворенного в воде кислорода, но и на вымывании продуктов метаболизма, в том числе, аммиака. Резистентность к токсину обеспечивает астаксантин (Яржомбек, 1970), аккумуляция которого находится под генетическим контролем (Craig, Foote, 2001).

Среди тихоокеанских лососей нерка накапливает астаксантин в наибольшем объёме, что прослеживается по цвету её мышц и икры, а также по интенсивности нерестовой окраски (Яржомбек, 1970). Последняя у лимнофильной нерки является важным критерием выбора партнёра для нереста (Craig et al., 2005). Такое поведение обеспечивает отбор рыб с высоким содержанием астаксантина, что предопределяет устойчивость потомства к губительному влиянию аммиака в период эмбрионально-личиночного развития в условиях снижения интенсивности водообмена в нерестовых гнёздах.

У реофильной нерки нерестовые гнёзда омывает не только восходящий поток воды разгружающихся ключей, но и горизонтальный поток, создаваемый речным течением. Он усиливает вымывание продуктов метаболизма из нерестовых гнёзд нерки, снижая негативное влияние токсина на формирующееся поколение, что прослеживается по уменьшению роли отбора производителей по нерестовой окраске.

По материалам В.Е. Розова (1931) в период эмбриогенеза гибнет до трети икры уегинской нерки, а по данным О.А. Никулина (1975) смертность развивающейся икры составляет 10%. Первые

личинки при температуре воды 3°C вылупляются после 170 дней инкубации. На смешанное питание молодь переходит не ранее 250 сут. (720 градусодней) (Кузнецов, 1928; Смирнов, 1975).

В оз. Киси молодь лимнофильной нерки поднимается на плав во второй половине мая (Пузиков, 1998), а в прибрежье оз. Б. Уегинское стайки сеголеток (на этапе малька) отмечены в середине июня (Никулин, 1975).

Покатная миграция молоди нерки из водных объектов материкового побережья Охотского моря в морское прибрежье начинается в конце мая – начале июня, когда вода в реках и озёрах прогревается до 3,5–4,0°C. Молодь нерки в возрасте 1+ и старше скатывается из рек как в дневные, так и в ночные часы, но избегает стрежневого потока, придерживаясь его периферии. Пик покатной миграции приходится на II–III декады июня. Сроки завершения ската молоди нерки в море не установлены из-за раннего прекращения наблюдений за покатной молодью.

Продолжительность пребывания молоди нерки на распреснённых морских акваториях, где завершается процесс смолтификации, имеет прямую положительную связь с её размерами (Варнавский, 1990). Так, сеголетки нерки до смолтификации задерживаются в морском прибрежье до 5 мес., а молодь в возрасте 1+ и старше мигрирует в открытое море уже через 1–2 мес. (Heifetz et al., 1989).

Молодь нерки с наибольшим темпом роста в пресных водах не скатывается в морское прибрежье, а реализует резидентную жизненную стратегию (Крохин, 1967; Никулин, 1970, 1975).

Состояние запасов и промысел

Первая информация о нерке материкового побережья Охотского моря,

как о промысловом объекте, приведена в работе Н.В. Слюнина (1900). По данным И.Ф. Правдина (1940), со второй половины 1920-х до середины 1930-х гг. её вылов варьировал от 35 до 248 тыс. экз., а среднегодовой вылов был на уровне 123,9 тыс. рыб или 1,1% от общего вылова тихоокеанских лососей на побережье.

В 1930-е гг. только в систему Уегинских озёр (бассейн р. Охоты) на нерест проходило свыше 100 тыс. производителей нерки (Правдин, 1940), а их общая численность в реке достигала 1,5 млн рыб. В 1960-е – 1970-е гг. численность подходов нерки резко сократилась. Так, в Уегинские озера в 1966, 1967 и 1968 гг. на нерест прошло около 20, 10 и 0,3 тыс. производителей, соответственно, а в 1969–1971 гг. – не более 5–6 тыс. рыб (Никулин, 1975).

Главной причиной снижения численности подходов нерки на Дальнем Востоке России в 1960-е – 1970-е гг. называют чрезмерный пресс японского морского дрифтерного промысла (Бугаев, 1995). Однако в этот же период снизился уровень подходов всех видов тихоокеанских лососей, и ряд исследователей (Костарев, 1970, 1973; Волобуев, Марченко, 2011), предположили, что причиной сокращения запаса лососей материкового побережья Охотского моря стало ухудшение условий в эмбрионально-личиночный период вследствие похолодания климата. Вероятно, оба фактора оказали негативное влияние на численность нерки в водных объектах региона, т.к. восстановление её запасов последовало вскоре после ограничения морского дрифтерного промысла (Куклина, 2017) и на фоне потепления климата (Шкаберда, Василевская, 2013; Kennedy et al., 2019).

После депрессии численности 1960-х – 1970-х гг. данные о вылове нерки появились в 1980 г., но ежегодно

они стали поступать с 1990 г. До 2016 г. официальный вылов охотской нерки не превышал 150 т. Наибольшие её уловы были в 2016–2021 гг., с максимумом в 2021 г. – 479 т (рис. 3).

В промысловой статистике Магаданской области (без Чукотского автономного округа, который входил в её состав до 1992 г.) нерка появилась в середине 1980-х гг. (рис. 3). До 2001 г. её добывали только в Тауйской губе (морское побережье, реки Ола, Армань, Широкая, Яна, Тауй) при осуществлении любительского рыболовства, рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях, а также рыболовства в целях воспроизводства.

С 2001 г. с организации мною научно-исследовательских и контрольных работ в реках Авекова и Гижига сведения о вылове нерки стали поступать из зал. Шелихова (в границах Магаданской области). В 2019 г. мною были созданы условия для открытия промышленного лова нерки в зал. Шелихова (бух. Дресвяная, реки Авекова и Вархалам).

Небольшие запасы нерки есть в реках западного побережья зал. Шелихова и в восточной части Тауйской губы. Однако, из-за особенностей организации лососевого промысла в Магаданской области, промышленное рыболовство до настоящего времени их не осваивает.

С 1985 по 2018 гг. вылов магаданской нерки, как правило, варьировал от 0,03 до 1,57 т. Исключением был 1990 г., когда в ходе любительского рыболовства добыли 9,00 т нерки. В 2019 г. вылов магаданской нерки достиг 6,26 т, а в 2020 и 2021 гг. составил 12,32 и 9,71 т, соответственно (рис. 3).

ВЫВОДЫ

В водных объектах материкового побережья Охотского моря нерка широко распространённый, но относительно

малочисленный компонент ихтиофауны. В 2010-х гг. отмечен рост численности вида в регионе.

Основу подходов в регионе формирует реофильная нерка, которая представлена рыбами типично анадромного фенотипа. Лимнофильная нерка известна для ограниченного количества озерно-речных систем – Авекова, Наяхан, Ола, Иня, Охота. Она представлена рыбами, реализующими как проходную, так и жилую жизненные стратегии. Проходная форма представлена как типично анадромным, так и карликовым анадромным фенотипами, а жилая форма – только типично резидентным фенотипом.

Проходная нерка заходит в водные объекты материкового побережья Охотского моря с конца мая – начала июня по конец сентября – октябрь. По срокам и динамике хода её темпоральная структура представлена единицами, аналогичными весенней (ранней), летней (поздней) и осенней формам камчатской нерки.

Возрастной состав нерки типично анадромного фенотипа включает 18 групп. В подходах доминируют рыбы, прожившие 1–2 года в пресной воде и 2–3 года в море. Средние показатели длины и массы нерки равны 58,9 см и 2,49 кг, соответственно. Средняя плодовитость – 3060 икр. За время жизни на чешуе нерки закладывается от 68 до 90 склеритов, а наибольшее их количество формируется в морской период жизни.

Нерка типично резидентного фенотипа созревает в возрасте от 2+ до 4+ лет. Средние значения её длины и массы тела равны, соответственно, 21,2 и 118,7 г. Средняя плодовитость – 329 икр. Жилые самки известны только для популяций из озёр Хэл-Деги и Б. Уегинское, в которых молодь нерки характеризуется высоким темпом роста. Жилые

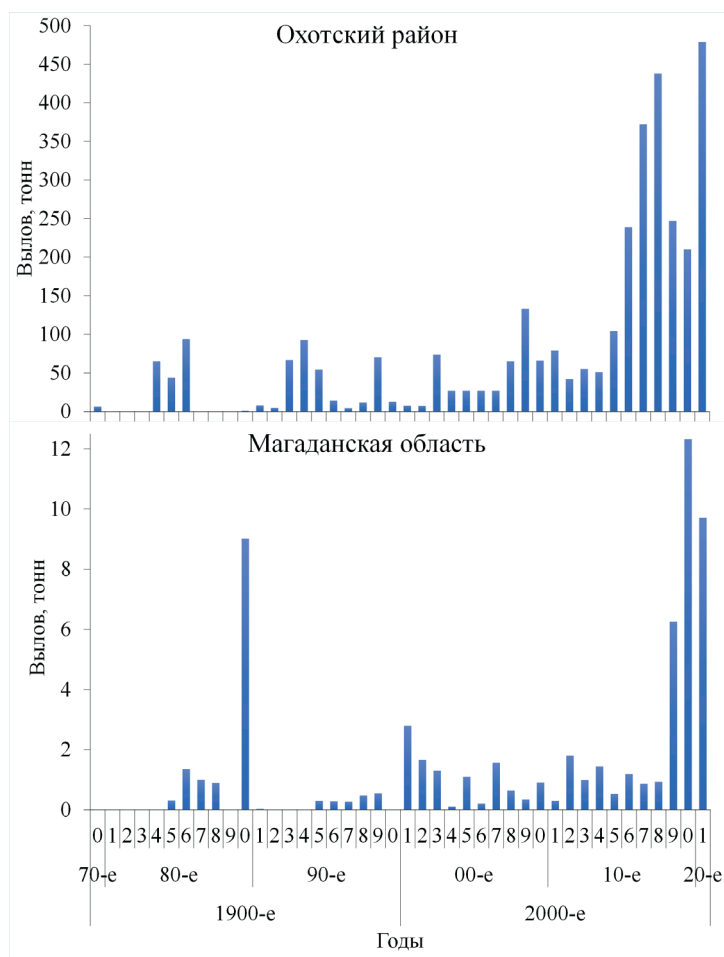


Рис. 3. Динамика вылова нерки материкового побережья Охотского моря.

и проходные рыбы формируют единую репродуктивную систему.

Молодь нерки мигрирует в море с конца мая в возрасте 1+ лет и старше при длине тела не менее 5 см. Пик миграции приходится на II–III декады июня.

Наибольшей численности на материковом побережье Охотского моря нерка достигает в Охотском районе, а основной её промысел ведут в р. Охотá. В северной части побережья нерку добывают в реках Авекова, Гижига, Вархалам, в центральной части – в р. Ола.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотрудникам Магаданского и Хабаровского филиалов ФГБНУ

«ВНИРО», Охотского филиала ФГБУ «Главрыбвод», Охотского и Амурского территориальных управлений Росрыболовства, Института биологических проблем Севера ДВО РАН, участвовавшим в сборе материалов по нерке материкового побережья Охотского моря, а также за представление данных для настоящей работы.

Автор выражает глубокую признательность Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО, ИПЭЭ РАН) за ценные советы и замечания в процессе работы над статьёй.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Иванова Г.Д., Пильганчук О.А., Агапова Г.А., Шпи-

гальская Н.Ю. Генетическое разнообразие нерки (*Oncorhynchus nerka*) из некоторых рек восточной Камчатки и материкового побережья Охотского моря по данным полиморфизма гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2015. Вып. 38. С. 49–56.

Бугаев В.Ф. К экологии пресноводного периода жизни и дифференциации популяций нерки бассейна реки Камчатки // Биол. лососевых: Тез. докл. Международн. четырёхстороннего совещ. (СССР, США, Канада, Япония) Южно-Сахалинск, октябрь 1978 г.). Владивосток: ТИНРО, 1978. С. 35–36.

Бугаев В.Ф. О молодежи генеративно-репродуктивной формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), мигрирующей в озеро Азабачье из притоков реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып. 5. С. 800–808.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 1995. 464 с.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад нерки в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс», 2011. 380 с.

Бугаев В.Ф., Карпенко В.И. Некоторые данные о скате и питании сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в устье реки Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23. Вып. 6. С. 1031–1034.

Варнавский В.С. Смолтификация лососевых. Владивосток: ДВО РАН, 1990. 180 с.

Вецлер Н.М. Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали озера Дальнее (Камчатка). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 2009. 25 с.

Волобуев В.В., Марченко С.Л. Нерка – *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Сб. научных трудов МагаданНИРО. 2004. Вып. 2. С. 259–273.

Волобуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. 303 с.

Волобуев В.В., Путивкин С.В. Экологическая структура популяций нерки Северо-Востока Азии // Тез. докл. конфер. Биологическое разнообразие животных Сибири. Изд-во Томского университета, 1998. С. 126–127.

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. Экология и видовой состав рыб озерно-речной системы Хэл-Деги (континентальное побережье Охотского моря) // Тез. докл. конфер.: Биологическое разнообразие животных Сибири. Изд-во Томского университета, 1998. С. 125–130.

Голованов Ф.Ф. Рыболовство и характеристика рек Охоты и Кукуй. ТИНРО. 1931. 55 с.

Голубь Е.В. Возрастной состав чукотской нерки // Известия ТИНРО. 2014. Т. 179. С. 10–31.

Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНП бассейновых управлений рыбоохраны и станциях ТИНРО. 1987. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1987. 24 с.

Кириллова Е.А. Покатная миграция молодежи кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2009. 22 с.

Клоков В.К. К вопросу о динамике численности нерестовых стад лососей на Северном побережье Охотского моря // Известия ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 169–177.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 237 с.

Костарев В.Л. Колебания выживаемости охотской кеты // Известия ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 109–121.

- Костарев В.Л. Колебания выживаемости охотской горбуши // Известия ТИНРО. 1973. Т. 86. С. 101–105.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось – нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). Л.: Наука, 1987. 198 с.
- Крохин Е.М. Нерестилища красной *Oncorhynchus nerka* Walb. (Очерк геоморфологии, температурного режима и гидрохимии) // Вопр. ихтиологии. 1960. Т. 16. С. 89–110.
- Крохин Е.М. Материалы к познанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* Walb. в Дальнем озере (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 3(44). С. 433–445.
- Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения за размножением амурских и камчатских лососей // Известия ТОНС. 1928. Т. 2. Вып. 3. 196 с.
- Куклина А.С. Японский дрифтерный промысел на Дальнем Востоке и российско-японские отношения в сфере рыболовства // Известия Иркутского государственного университета. Серия: История. 2017. Т. 19. С. 101–113.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 294 с.
- Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованская Л.Л., Кащенко Е.В., Сачков М.М. Жилая нерка озера Киси (реки Ола) // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: материалы VIII Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 75-летию рыбохозяйственного образования на Камчатке (12–14 апреля 2017 г.). Ч. I. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2017. С. 154–156.
- Никулин О.А. О связи между снижением абсолютной численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и увеличением относительной численности карликов среди нагуливающейся молоди в оз. Уегинском (Охотский район) // Известия ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 205–215.
- Никулин О.А. Воспроизводство красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Охоты // Труды ВНИРО. 1975. Т. 106. С. 97–105.
- Отчёт отряда экспедиции по рыбохозяйственному обследованию р. Авекова и ее притоков. 1969. Магадан. Архив ФГУ «Охотскрыбвод». Инв. № 187. 58 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. Внутривидовая структура рыб. Анадромия и резидентность у лососевых рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. С. 33–61.
- Поспехов В.В., Кусенко К.В. Нематоды рода *Philoneta* (Philonemidae) от нерки и кунджи озера Киси (бассейн р. Ола, Охотское море) // Известия ТИНРО. 2019. Т. 197. С. 194–207. Doi:10.26428/1606-9919-2019-197-194-207.
- Правдин И.Ф. Обзор исследований дальневосточных лососей // Известия ТИНРО. 1940. Т. 18. 107 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1966. 376 с.
- Пузиков П.И. Нерка североохотоморского побережья и методы формирования её заводских популяций // Тез. докл. регион. научн. конфер. Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения. Магадан. Т. 1. 1998. С. 104–105.
- Путивкин С.В., Голованов И.С., Марченко С.Л., Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Таболин А.П. Состояние запасов, биология и промысел тихоокеанских лососей на материковом побережье Охотского моря. Депонированная рукопись. 2000. № 1233-В 2001. 147 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 19. Северо-Восток / Куприянов В.В. (ред.). Л.: Гидрометеиздат, 1969. 284 с.
- Розов В.Е. Классификации нерестилищ лососей рр. Охоты и Кухтуя. ТИНРО. 1930. 88 с.
- Розов В.Е. Отчёт о работах в Охотском районе в 1929 и 1930 гг. ТИНРО. 1931. 86 с.
- Селифонов М.М. Вопросы роста молоди красной оз. Курильского // Известия ТИНРО. 1970. Т. 78. С. 33–41.
- Симонова Н.А. Об эффективности нереста красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) на

ключевых нерестилищах озера Азабачьего // Известия ТИНРО. 1972. Т. 82. С. 143–151.

Слюнин Н.В. Охотско-Камчатский край: Естественно-историческое описание: В 2-х т., с картой / Сост. д-р Н.В. Слюнин. СПб.: Изд. М-ва фин. Типография А.С. Суворина, 1900. Т. 1. – Х+689 с.: III С. ил.; 32 л. ил. Т. 2. Приложения. 66 с.: карт.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 334 с.

Смирнов А.И. Зависимость численности лососей от особенностей экологии размножения и онтогенеза // Рыбн. хозяйство. 1995. № 5. С. 46–48.

Талиев Д.Н. Новая форма лосося из р. *Oncorhynchus* // Докл. Акад. Наук СССР. 1932. Сер. А. № 14. С. 346–351.

Таранец А.Я. 1939. Исследования нерестилищ кеты и горбуши в р. Иске // Рыбное хозяйство. № 12. С. 1–4.

Хаменкова Е.В. Трофические взаимоотношения рыб оз. Киси бассейна реки Ола (Магаданская область) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2011. Вып. 5. С. 563–570.

Хованская Л.Л., Пузиков П.И., Хованский И.Е. Использование естественных выростных прудов для выращивания и зимовки молоди нерки // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. (Астрахань, сент. 1997 г.). М.: Изд-во ВНИРО, 1997. С.323.

Хованский И.Е. Физиологические и функциональные аспекты улучшения качества молоди тихоокеанских лососей, выращиваемой на рыбоводных заводах Магаданской области // Автореф. канд. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 1992. 20 с.

Хрусталева А.М. Филогеография азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* по данным изменчивости митохондриальных локусов ОНП: анализ сценариев послеледникового расселения вида на азиатском побережье Тихого океана // Известия ТИНРО. 2016. Т. 186. С. 93–106.

Чебанова В.В. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 2009. 172 с.

Чеботарев А.И. Общая гидрология (воды суши). Л.: Гидрометеиздат, 1975. 544 с.

Шкаберда О.А., Василевская Л.Н. Оценка изменений температуры воздуха на Камчатке за последние 60 лет // Вестник ДВО РАН. 2013. № 3. С. 69–77.

Яржомбек А.А. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб // Тр. ВНИРО. 1970. Т. 69. С. 234–267.

Bodznick D. Water source preference and lakeward migration of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*) // J. Comp. Physiol. 1978. V. 127. P. 139–146. Doi:10.1007/BF01352298.

Brannon E.L. Genetic control of migrating behavior of newly emerged sockeye salmon fry // International Pacific Salmon Fisheries Commission Progress. 1967. Report 16. 35 p.

Brett J.R., Shelbourn J.E., Shoop C.T. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size // J. Fish. Res. Bd. Can. 1969. V. 26(9). P. 2363–2394.

Burgner R.L. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories. Groot C., Margolis L. (eds.). Vancouver. B.C.: UBC Press, 1991. P. 1–119.

Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales // Int. Pacific Salmon Fish. 1956. Comm. 9. 159 p.

Craig J.K., Foote C.J. Counter gradient variation and secondary sexual color: phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Evolution. 2001. V. 55. P. 380–391. Doi:10.1111/j.0014-3820.2001.tb01301.x.

Craig J.K., Foote C.J., Wood C.C. Counter gradient variation in carotenoid use between sympatric morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) exposes non-anadromous hybrids in the wild by their mismatched spawning colour // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. V. 84. P. 287–305. Doi:10.1111/j.1095-8312.2005.00430.x.

Glubokovsky M.K., Marchenko S.L. On the issue of life strategy formation in Pacific Salmon of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) // J. Ichthyol. 2019. V. 59. № 4. P. 516–526. Doi:10.1134/S0032945219040040.

Heifetz J., Johnson S.W., Koski K.V. Murphy M.L. Migration timing, size, and salinity tolerance of seatype sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in an Alaska estuary // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. V. 46. № 4. P.633–637. Doi:10.1139/f89-080.

Kennedy J.J., Rayner N.A., Atkinson C.P., Killick R.E. An ensemble data set of sea surface temperature change from 1850: the Met Office

Hadley Centre HadSST.4.0.0.0 data set // Journal of Geophysical Research: Atmospheres. 2019. V 124. Doi:10.1029/2018JD029867.

Piccolo J.J., Hughes N.F., Bryant M.D. Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2008. V 65. P. 266–275. Doi:10.1139/f07-172.

Raleigh R.F. Genetic control in the lakeward migrations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry // J. Fish. Res. Bd. Can. 1967. V. 24. № 12. P. 2613–2622. Doi:10.1139/f67-209.

BIOLOGY OF COMMERCIAL HYDROBIONTS

SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIFORMES, SALMONIDAE) OF CONTINENTAL COAST OF THE SEA OF OKHOTSK

© 2022 y. S.L. Marchenko

*Russian Federal Research Institute of Fisheries
and Oceanography (VNIRO), Moscow, 105187*

Summary the latest and the most complete data about the distribution of sockeye salmon in the rivers of the continental coast of the Sea of Okhotsk, its intraspecific structure and age composition are presented in the article, data on scale structure and growth rate are quoted for the first time.

Keywords: sockeye salmon, intraspecific structure, biological characteristics, reproduction, commercial fishery.