

УДК 597.552.51(282.257.45)

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ДИНАМИКА СТАДА ПРОХОДНЫХ И ЖИЛЫХ ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ РЕК ТАУЙСКОЙ ГУБЫ ОХОТСКОГО МОРЯ

С о о б щ е н и е 1. Тихоокеанские лососи

В. В. Волобуев¹, И. А. Черешнев², А. В. Шестаков²

¹Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Магадан

E-mail: tinro@online.magadan.su

²Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: ichtiolog@ibpn.kolyma.ru

Обобщены многолетние данные, касающиеся различных особенностей биологии промысловых видов тихоокеанских лососей (горбуши, кеты, кижуча и нерки), размножающихся в реках Тауйской губы Охотского моря. Проведен анализ динамики стада этих рыб, включая колебания численности в зависимости от климато-океанологических условий в Северной Пацифике в конце прошлого – начале нынешнего столетия, промыслового и иного антропогенного воздействия. Рассмотрено современное состояние популяций лососей, предложены меры по рациональному ведению промысла и сохранению запасов.

Ключевые слова: Тауйская губа, Охотское море, тихоокеанские лососи, биология, динамика стада, промысел.

В реках, впадающих в Тауйскую губу, размножаются пять проходных видов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* – горбуша, кета, нерка, кижуч и чавыча, а также проходные гольцы рода *Salvelinus* – мальма и кунджа, и жилой пресноводный сибирский хариус *Thymallus arcticus*.

По численности и в промысловом отношении доминируют горбуша и кета. Кижуча добывают в качестве прилова при промысле кеты, численность нерки невелика (не более 10 тыс. рыб), чавыча в уловах встречается единично и очень редко, самостоятельных популяций не образует и, по-видимому, заходит в Тауйскую губу случайно.

На побережье Тауйской губы насчитывается более 20 нерестовых рек и около 30 озер с площадью зеркала более 1 км², но только 5 из них являются нерестово-выростными лососевыми водоемами. Горбуша менее требовательна к условиям среды нерестовых водоемов, поэтому размножение ее происходит практически во всех малых и больших реках. Кета более специализирована к условиям размножения, и ее нерестилища, как правило, имеются лишь в 10 относительно крупных реках. Кижуч, как и кета, требователен к условиям размножения, нерестилища его приурочены к выходам ключевых вод,

поэтому регулярные заходы на нерест отмечены в 7–8 реках побережья. Самая крупная популяция нерки обитает в бассейне р. Ола, единично она встречается в рр. Армань, Ойра, Яна, Тауй, Быструха.

В настоящей работе, состоящей из двух частей, обобщены многолетние собственные и литературные данные, касающиеся различных особенностей биологии тихоокеанских лососей, проходных гольцов и хариуса, размножающихся в реках Тауйской губы.

Особое внимание уделено динамике стада этих рыб, включая колебания их численности в зависимости от климато-океанологических условий конца прошлого столетия, промыслового и иного антропогенного воздействия. Рассмотрено современное состояние популяций, определены объемы и стратегия неистощимого использования стад.

В список литературы включены практически все работы по данным вопросам для лососевидных рыб Тауйской губы. Для сравнительных оценок использованы преимущественно крупные монографические сводки отечественных и иностранных авторов, содержащие обобщающую информацию в ранее опубликованных работах (а также ссылки на них) и новые сведения, полученные уже после опубликования цитируемых монографий.

ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ

Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*). Заходит на нерест практически во все реки Тауйской губы от малых рек зал. Шельтинга на западе до рр. Сиглан и Сивуч на п-ове Кони*. Всего в Тауйской губе насчитывается 21 река, где размножается горбуша. Пять из них относительно крупные – до 170–230 км, остальные менее 100 км длиной. В русле рек горбуша занимает участки нижнего и среднего течения. На нерест заходит в притоки первого и второго порядков. В годы мощных подходов зона нерестилищ увеличивается, в годы неурожайных возвратов, соответственно, сокращается. Основной ареал нагула горбуши в океане расположен юго-восточнее Курильских островов и о. Хоккайдо, между 40–45° с.ш. и 140–163° в.д. (Бирман, 1985; Шунтов, 1994; Атлас....., 2002). Отдельные особи мигрируют на нерест в Тауйскую губу даже из северной части Японского моря (Атлас....., 2002). В период нагула в океане горбуша может совершать вертикальные миграции в диапазоне глубин до 250 м от поверхности (Walker et al., 1999; Федоров и др., 2003).

Горбуша – самый мелкий, быстрорастущий и многочисленный вид тихоокеанских лососей. Как и остальные их виды, она моноциклична: размножается один раз в жизни и затем погибает. Горбуша в наименьшей степени связана с пресными водами – ее молодь скатывается из рек весной в год рождения сразу после выхода из нерестовых бугров, в пресной воде не задерживается и практически не питается. В прибрежье Тауйской губы горбуша обитает непродолжительное время, затем откочевывает в открытые районы моря, а в сентябре мигрирует в океан, где проводит менее года (8–9 мес). В апреле – мае начинается анадромная миграция горбуши в реки на нерест из мест нагула в океане.

Характерная особенность вида – наличие двух линий поколений – четных и нечетных лет, которые в природе практически не перекрываются, репродуктивно изолированы и обычно отличаются по численности. Для горбуши характерна периодическая смена доминирующих по численности поколений. Последняя смена доминант в Тауйской губе произошла в 2000 г., после чего преобладающей стала линия нечетных лет. У горбуши по сравнению с другими видами лососей наименее выражен инстинкт «родного дома» (хоминг). Температурное предпочтение в океане в период зимнего нагула ограничено изотермами 4–10 °С. Весной и в начале лета скопления горбуши тяготеют к изотермам

6–12 °С, но основная масса сосредоточена в пределах изотерм 7–9 °С. В океане мигрирующие косяки горбуши перемещаются широким фронтом, в это время она активно питается и быстро растет. В период нагула и миграций горбуша, как правило, избегает акваторий с температурой воды ниже 4 °С (Смирнов, 1975; Бирман, 1985; Карпенко, 1998; Heard, 1991).

Скат в море мальков горбуши из рек Тауйской губы происходит с начала мая и продолжается до начала июля. Основная масса молодежи мигрирует в течение июня. Сроки ската зависят от развития природных процессов и численности формирующихся поколений. Затяжная весна может вызвать задержку сроков поклатной миграции, а малочисленное поколение скатывается в более сжатые сроки. Интенсивность ската связана с колебаниями уровня воды, массовый выход мальков из грунта сопряжен с пиками весеннего паводка. Максимум миграции обычно приходится на конец III декады мая – начало I декады июня. Суточный ритм ската зависит от освещенности и прозрачности воды. Наибольшее количество молодежи скатывается в темное время суток – с 23 до 3 ч. Дневной скат отмечен лишь при увеличении мутности воды и происходит обычно с 12 до 16 ч. Температура воды не оказывает прямого воздействия на изменение суточной динамики и интенсивности ската. Коэффициенты ската (отношение числа скатившейся молодежи к потенциалу плодовитости, выраженное в процентах) североохотской горбуши колеблются от 4,7 до 43,4%, составляя в среднем 17,9% для горбуши линии нечетных лет и 10,9% для горбуши линии четных лет. Выживаемость молодежи от одной самки (абсолютный показатель ската) варьирует от 28 до 554 экз. Согласно многолетним данным, поколение обещает быть урожайным, если абсолютный показатель ската не ниже 300. Возврат от скатившейся молодежи составляет 1,8% для поколений нечетного ряда лет и 2,15% для поколений четных лет; возвраты от отложенной икры достигают соответственно 0,24 и 0,19%.

После выхода в прибрежье мальки распределяются в приливно-отливной зоне, которая быстрее освобождается ото льда и раньше прогревается. Молодь, скатывающаяся из рек, имеющих лиманы или впадающих в эстуарии или прибрежные лагуны, задерживается в них для нагула и физиологической адаптации. Период пребывания молодежи в прибрежье может составлять от нескольких суток до 80–90 сут, причем откочевка горбуши из приливно-отливной зоны в открытую часть моря происходит несколько раньше, чем у кеты. В течение июня и до середины июля молодежь обитает в прибрежных, хорошо прогреваемых бухтах и заливах – бух. Мелководная, Гертнера, Нерпичья и Токарева, рас-

*Информация о распространении всех лососевидных рыб в пределах их ареалов содержится в монографии «Лососевидные рыбы Северо-Востока России» (Черешнев и др., 2002).

положенных в зал. Одян и в Мотыклейском заливе. За время нагула в прибрежье горбуша в среднем достигает длины 8,1 см и массы 4,1 г (Афанасьев и др., 1994). В морском прибрежье происходит элиминация большей части поколений горбуши в результате выедания хищными рыбами, температурных стрессов, недостаточной обеспеченности кормом и других причин. Только от хищных рыб в прибрежье разных районов Дальнего Востока погибает до 52–62% скатившейся молоди (Гриценко и др., 1987; Карпенко, 1998), а общая гибель поколения может достигать 90% и более.

Откочевка молоди горбуши в море начинается с середины июля. Во второй половине июля она встречается уже на удалении до 25 миль от берега. В Охотском море сеголетки нагуливаются до глубокой осени. Наиболее плотные их скопления отмечены в центральной части северной половины Охотского моря к югу от 57° с.ш. и восточнее 143° в.д. Уловы за получасовое траление достигали 700 экз. К середине сентября сеголетки вырастают до 13–19 см и набирают массу 25–80 г. Откочевка в океан через Курильские проливы (в основном это проливы Фриза, Уруп и Бусоль) происходит с октября, массовый выход молоди отмечен с середины ноября. Однако сеголетки горбуши могут встречаться в глубоководной котловине Охотского моря в декабре и даже в январе – феврале (Шунтов, 1994; Горбатенко, 1996). К марту их численность значительно сокращается. Попадая в океан, молодь смещается в южном и юго-восточном направлении.

Анадромная миграция горбуши начинается в конце апреля – мае. Североохотская горбуша заходит из океана в Охотское море в числе мигрантов первой миграционной волны (Шубин, Коваленко, 2000). В середине июня рекруты появляются в Притауйском районе Охотского моря на широте 57–58°, а через 2 недели она подходит к нерестовым рекам Тауйской губы. Сроки нерестовой миграции в реки в значительной мере зависят от гидрологической обстановки в Охотском море: низкая ледовитость и быстрый прогрев воды в прибрежье могут обусловить более ранние сроки заходов, и наоборот, позднее очищение Охотского моря ото льда и слабый прогрев воды вызывают задержку нерестового хода на 8–10 сут от среднееголетних сроков.

Обычно заход в реки Тауйской губы производителей начинается в конце III декады июня. В годы малых и средних по численности возвратов заход отмечен с 26–28 июня, в годы мощных подходов (1992, 1993 г.) – с середины I декады июля. Период массового хода продолжается в течение 10–15 сут – с начала II по III декаду июля. Завершается нерестовая миграция обычно в конце I декады августа, но разрозненный ход может продолжаться до сентября.

В начале нерестового хода среди мигрантов преобладают самцы (до 70–80%), к середине соотношение полов выравнивается, и в конце миграции доминируют самки – до 65–70%. Со второй половины хода увеличивается количество рыб с хорошо выраженными признаками брачного наряда. Это свидетельствует о том, что про-

Таблица 1. Биологические показатели покатной молоди горбуши из рек Тауйской губы

Table 1. Biologic indices for anadromous pink salmon young fishes in rivers flowing into Tauisk Bay

Показатель	р. Тауй					р. Ола				
	1997 г.	1998 г.	1999 г.	2000 г.	2001 г.	1997 г.	1998 г.	1999 г.	2000 г.	2001 г.
Длина тела, мм	<u>32,09</u> 29–36	<u>31,30</u> 28–35	<u>31,2</u> 28–34	<u>32,4</u> 29–36	<u>31,4</u> 27–39	<u>30,69</u> 28–34	<u>31,70</u> 27–38	<u>32,3</u> 29–39	<u>32,4</u> 23–36	<u>30,9</u> 27–35
Масса тела, мг	<u>183,50</u> 121–260	<u>157,96</u> 90–220	<u>142,9</u> 91–204	<u>200,7</u> 137–264	<u>196,4</u> 126–272	<u>198,17</u> 133–282	<u>207,1</u> 127–310	<u>197,2</u> 123–380	<u>192,5</u> 114–272	<u>184,8</u> 117–265
Масса желточного мешка, % от массы тела	2,42	2,08	2,56	1,83	5,35	1,10	1,55	2,92	2,00	5,73
Доля рыб с желточным мешком, %	29,9	22,7	73,6	40,2	1,0	59,4	74,1	33,9	11,4	2,42
Средний общий индекс наполнения желудка, ‰	82,33	71,78	21,6	68,3	0,0	0,10	22,8	50,42	27,2	00,0
Доля питавшихся рыб, %	72,2	11,3	20,0	44,5	16,4	9,4	58,8	48,7	62,9	72,6
Коэффициент упитанности по Фультону	0,79	0,74	0,64	0,84	0,86	0,98	0,95	0,79	0,79	0,86
Всего рыб	137	150	220	418	414	500	243	700	455	124

Примечание. Над чертой – среднее значение, под чертой – колебание показателей.

Таблица 2. Биологические показатели горбуши рек Тауйской губы (1999 г.)
Table 2. Biologic indices for pink salmon in rivers flowing into Tauiisk Bay (1999)

Река	Длина тела, см			Масса тела, кг			Коэффициент зрелости, %		Плодовитость, икр.	Доля самок, %	Всего рыб
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки			
Кулькюты	$50,6 \pm 0,2$ 39,0–62,0	$47,7 \pm 0,1$ 40,0–54,0	$49,1 \pm 0,1$ 39,0–62,0	$1,33 \pm 0,01$ 0,62–2,66	$1,11 \pm 0,01$ 0,64–1,65	$1,22 \pm 0,01$ 0,62–2,66	$6,82 \pm 0,11$ 2,45–12,55	$13,94 \pm 0,16$ 7,32–23,60	1445 ± 11 841–2338	51	700
Ола	$49,5 \pm 0,2$ 39,5–63,0	$47,7 \pm 0,2$ 36,5–53,0	$48,7 \pm 0,1$ 36,5–63,0	$1,32 \pm 0,02$ 0,57–2,65	$1,14 \pm 0,01$ 0,62–1,99	$1,24 \pm 0,01$ 0,57–2,65	$6,70 \pm 0,10$ 1,79–13,17	$10,88 \pm 0,14$ 5,85–17,12	1494 ± 20 630–2528	43	574
Армань	$49,0 \pm 0,3$ 37,5–60,5	$46,3 \pm 0,1$ 39,5–53,0	$47,6 \pm 0,2$ 37,5–60,5	$1,46 \pm 0,03$ 0,60–2,44	$1,21 \pm 0,01$ 0,74–1,72	$1,33 \pm 0,02$ 0,60–2,44	$7,58 \pm 0,14$ 3,29–13,13	$10,78 \pm 0,14$ 6,55–18,53	1509 ± 13 896–2452	54	400
Тауй	$47,6 \pm 0,2$ 37,0–56,5	$46,0 \pm 0,2$ 40,0–51,0	$46,9 \pm 0,1$ 37,0–56,5	$1,41 \pm 0,02$ 0,57–2,41	$1,25 \pm 0,01$ 0,74–1,75	$1,34 \pm 0,01$ 0,57–2,41	$7,56 \pm 0,10$ 2,43–12,63	$11,51 \pm 0,12$ 7,11–18,27	1512 ± 18 762–2850	45	500
Быструха	$50,0 \pm 0,3$ 40,0–62,0	$47,4 \pm 0,2$ 38,0–56,0	$48,4 \pm 0,2$ 38,0–62,0	$1,38 \pm 0,03$ 0,70–2,45	$1,22 \pm 0,02$ 0,70–2,28	$1,28 \pm 0,02$ 0,64–2,54	$7,01 \pm 0,18$ 2,53–14,51	$14,86 \pm 0,21$ 7,06–15,80	1692 ± 29 738–2453	60	406

Примечание. Здесь и далее над чертой – среднее значение признака и ошибка средней, под чертой – колебания значений.

изводители первой половины хода, распределяясь по рекам, занимают нерестилища верхних и средних участков рек, а рыбы конца хода размножаются в основном на нижних нерестилищах. Судя по срокам и динамике нерестового хода, у горбуши Тауйской губы нет четко выраженных сезонных рас, хотя отмечена некоторая дискретность по срокам и численности нерестовых подходов в крупных водоемах (Ионов, 1987; Марченко, 1999).

Длина тела поклатной молодежи горбуши из двух главных рек Тауйской губы варьирует в пределах 23–39 (в среднем 30–32) мм, масса тела – 90–380 (140–200) мг. Доля питавшихся рыб составляет 9–72% от общего количества поклатников, масса желточного мешка невелика – 1,1–5,7%; упитанность варьирует от 0,64 до 0,98 (табл. 1).

Производители горбуши из рек Тауйской губы имеют относительно небольшие размеры тела по сравнению с горбушей других районов ее воспроизводства и сравнимы с горбушей северо-востока Камчатки. Размах колебаний по длине составляет 36–63 см при средних годовых показателях 47–49 см, по массе тела – 0,57–2,66 кг, в среднем 1,22–1,34 кг (табл. 2). Горбуша нечетных лет нереста крупнее горбуши четной линии лет на 0,9–1,2 см и на 0,08–0,09 кг, хотя обычно особи из малочисленных поколений больше. Возрастной состав горбуши самый простой среди всех видов тихоокеанских лососей. Абсолютное большинство рыб созревает на втором году жизни (1+).

В литературе имеются сведения о случаях созревания горбуши в возрасте менее одного года (0+) (Иванков и др., 1975; Ефанов, Кочнева, 1980; Никифорова, 1996) и на третьем году жизни (2+) (Смирнов, 1975; Лапко и др., 1994), но они единичны. Известен пример образования второй линии поколений горбуши в Великих Американских озерах в результате вселения рыб только одного поколения (Kwain, Chappel, 1978).

Коэффициент зрелости самцов горбуши, идущих на нерест в реки Тауйской губы, колебался от 1,79 до 14,51, в среднем по популяциям составил 7,47–8,01; самок соответственно 5,85–23,60, в среднем 11,65–13,14 (табл. 3). Коэффициент зрелости самок возрастает к концу нерестового хода, так как в это время мигрируют более зрелые самки, размножающиеся на нерестилищах нижнего течения рек.

Среднегодовое количество плодовитости охотоморской горбуши линий четных и нечетных лет для основных нерестовых рек варьируют от 1445 до 1603 икр., колеблясь от 146 до 4590. Плодовитость горбуши нечетных лет выше. Горбуша материкового побережья Охотского моря по сравнению с популяциями других районов имеет средние величины плодот-

витости. Размножение горбуши в реках Тауйской губы происходит в конце июля – августе, пик нереста приходится на II декаду августа. Нерестится горбуша в русловых частях рек, преимущественно в нижней части плесов перед перекатами, но значительное количество размножается и в центральной части мелководных плесов основного русла и проток. Наиболее крупные нерестилища горбуши показаны на рис. 1. Предпочитаемые глубины для нереста 0,5–0,7 м, иногда до 2,0 м. Температура руслового потока в реках во время нереста в зависимости от сроков и времени суток колеблется от 8 до 15 °С. В I декаде августа температура воды над нерестовыми буграми в дневное время суток изменялась от 9,5 до 10,7 °С, в буграх она на 0,1–0,2 °С ниже.

В ночное время суток температура в буграх несколько выше, чем в русловом потоке (Голованов, 1990). Скорость течения воды на нерестилищах 0,1–0,6 м/с, содержание растворенного в воде кислорода 8,0–10,7 мг/л, pH 6,8–7,1 (Волобуев, Рогатных, 1997).

Размеры нерестовых бугров североохотской горбуши (Голованов, 1982) меньше, чем горбуши из других районов Дальнего Востока (Смирнов, 1975). Средняя длина бугра составляет 96 см, ширина 68 см, площадь 0,62 м². Исходя из этого, оптимальная плотность заполнения нерестилищ должна составлять около 300 рыб на 100 м².

В зависимости от климатических условий районов воспроизводства и сроков нереста продолжительность эмбрионального развития горбуши варьирует в широких пределах – от 30 до 150 сут, а длительность пребывания икры и личинок в грунте достигает 240–280 сут (Смирнов, 1975; Heard, 1991). Количество градусо-дней может колебаться от 300 до 740 в зависимости от температуры воды (Смирнов, 1975). На лососевых рыбопроизводных заводах Магаданской области продолжительность инкубации икры горбуши при температуре 5,8–6,2 °С составляет 93–94 сут (578–600 градусо-дней), при температуре 6,9–7,1 °С – 84–86 сут (591–594 градусо-дней) (Хованская, 1994). Судя по срокам массового нереста (I декада августа) и динамике темпера-

Таблица 3. Показатели степени зрелости половых продуктов и упитанности производителей горбуши Тауйской губы (1991–2000 гг.)

Table 3. Fatness and reproductive products maturity indices for spawning pink salmon in Tauisk Bay (1991–2000)

Река	Коэффициент зрелости		Коэффициент упитанности по Фультону		Всего рыб	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Кулькuty	7,61± 0,05	13,14± 0,06	1,28± 0,003	1,29± 0,002	2198	2598
Ола	7,47± 0,05	11,65± 0,06	1,33± 0,004	1,32± 0,003	1755	1994
Тауй	8,01± 0,04	12,12± 0,05	1,49± 0,003	1,49± 0,002	2495	2494

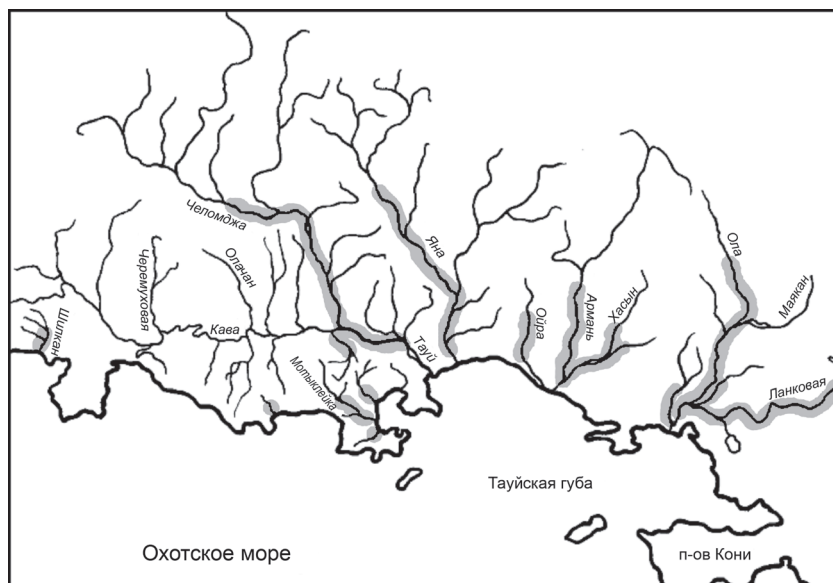


Рис. 1. Карта-схема расположения основных нерестилищ горбуши в реках Тауйской губы (Голованов, Марченко, 2001)

Fig. 1. A schematic map of main spawning grounds of pink salmon in rivers flowing into Tauisk Bay (Голованов, Марченко, 2001)

туры воды в период инкубации, выклев личинок в естественных условиях происходит в ноябре – декабре. После вылупления личинки находятся в грунте при температуре, близкой к 0 °С, в течение зимних месяцев. Их выход из нерестовых бугров начинается в мае с подъемом уровня воды, размывом и подвижками верхнего слоя руслового аллювия. На нерестилищах горбуша не задерживается и сносится течением вниз по реке в эстуарии и прибрежную зону моря.

Мальки горбуши в приливно-отливной зоне в начале нагула питаются гарпактицидами, мелкими бокоплавами, личинками насекомых, выносимыми из рек. Накормленность рыб в это время невысокая – 20–100%₀₀₀, много рыб встречается с пустыми желудками (до 80%). С ростом мальков пищевой спектр расширяется до 10 групп организмов, которые в порядке убывания значимости располагаются следующим образом: гарпактициды, личинки и икра рыб, калянусы, бокоплавы, личинки декапод, мизиды. Средние индексы наполнения желудков составляют

154,9–169,3‰. Отмечено значительное совпадение пищевых спектров молоди кеты и горбуши – индекс пищевого сходства достигает 54,0%, а суточный рацион – 10,1–13,2% от массы тела (Афанасьев и др., 1994).

С откочевкой в мористые районы пищевой спектр молоди горбуши расширяется и может включать до 40 видов организмов (Карпенко, 1998). В это время в ее питании преобладают копеподы, гиперииды, эвфаузииды и личинки крабов. В открытых водах дальневосточных морей пищевой спектр горбуши опять сужается, снижается и накормленность рыб (не более 150‰). В пищевом комке присутствуют личинки крабов, эвфаузииды, молодь рыб, крылоногие, щетинкочелюстные. В океане горбуша питается в основном макропланктоном – молодью кальмаров, рыб, ракообразными. Наполнение желудков в июле – августе варьирует от 2,1 до 3,0 баллов.

Наибольшая интенсивность потребления пищи горбушей в море отмечена в 19–21 ч, утренний пик в питании (в 7–8 ч) значительно меньше вечернего. Молодь горбуши длиной 20–30 см – планктонофаг, потребляет веслоногих, гипериид, щетинкочелюстных, эвфаузиид и ойкоплевр. Суточный рацион горбуши в феврале составлял 5, в марте – 10% массы тела. В апреле – мае у рекрутов он достигает 7% массы тела (Тутубалин, Чучукало, 1992). Мигрирующая на нерест горбуша питается сеголетками минтая, мойвы, песчанки, молодью кальмаров. Доля рыб в питании составляет 71%, кальмаров – 18, планктона – 11 (гиперииды, каляниды и личинки крабов). Общий средний индекс наполнения желудков колеблется от 48 до 158‰ (Горбатенко, Чучукало, 1989).

Упитанность самцов горбуши основных рек Тауйской губы составляет 1,28–1,49; самок –

1,29–1,49 (см. табл. 3). От начала к концу хода упитанность рыб снижается, что объясняется увеличением доли самок в конце анадромной миграции.

В Тауйской губе, как и на всем побережье Охотского моря, горбуша – самый многочисленный вид тихоокеанских лососей. Как правило, ее удельный вес в уловах достигает 70–80%. Особенностью биологии горбуши является очень высокая амплитуда колебаний численности, которая может различаться в поколениях в 50 раз и более. В многолетней динамике численности горбуши наблюдается несколько периодов подъемов и спадов запасов. Эти флуктуации в целом закономерны, проявляются с периодичностью 10–12 лет и обнаруживают в большинстве случаев сильную положительную связь с изменением солнечной активности. Исключение составил лишь период с 1965 по 1973 г., когда наблюдалась депрессия запасов, обусловленная мощным развитием океанического промысла лососей (Леванидов и др., 1970). Отрезок времени до 1964 г. считается периодом благополучия стад, когда вылов горбуши на северном побережье достигал 10, в Охотском районе – 17 тыс. т.

С 1966 г. до середины 1970-х гг. наблюдалось сильное снижение запасов горбуши на всем материковом побережье. В последующие годы ее численность увеличивалась и к 1992 г. достигла уровня 1940–1960-х гг. – подходы составили 39 млн рыб, вылов – 12 тыс. т (рис. 2). Согласно многолетним данным, к 2000–2001 гг. можно было ожидать некоторого увеличения возвратов горбуши. Однако результаты учетов производителей на нерестилищах и выживаемости скатывающейся в море молоди показали крайне низкий уровень ее воспроизводства. При резко сни-

зившейся во второй половине 1990-х гг. численности подходов – с 10–12 до 1,0–0,5 млн рыб, значительно возрос пресс браконьерского вылова, а береговое изъятие горбуши достигало 80–90% от подхода, т. е. на нерест пропускалось в 8–10 раз меньше производителей, чем это необходимо. В большей степени снизились запасы горбуши четного ряда лет. После очередной смены доминирующих поколений с 2000 г. преобладающей по численности стала линия нечетных лет. В последние годы вылов горбуши в Тауйской губе по линии четных лет снизился с 6,37 тыс. т (1998 г.) до 204 т (2002 г.), по линии нечетных лет, напротив, возрос с 1,7–1,9 (1997, 1999 г.) до 4,0 тыс. т (2001 г.). Особенно урожайным был 2003 г., когда вылов в Тауйской губе составил 5,4 тыс. т.

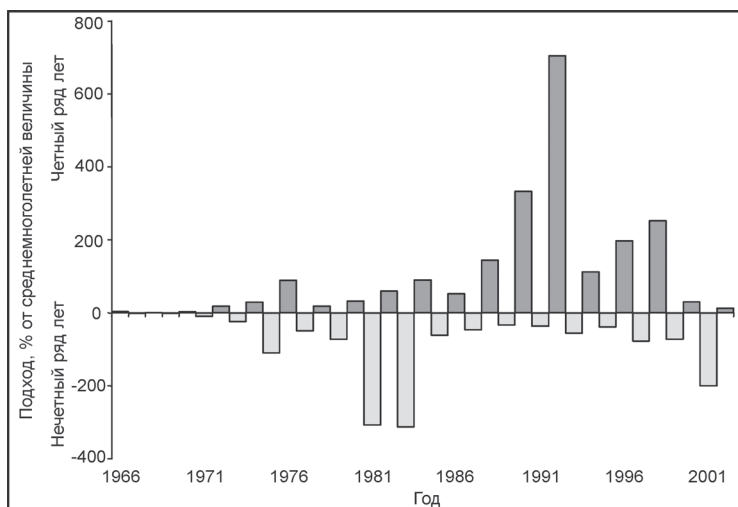


Рис. 2. Динамика ежегодных подходов горбуши четного и нечетного рядов лет в реки Тауйской губы (1966–2002 гг.)

Fig. 2. The even-and-odd year dynamics of pink salmon in rivers flowing into Tauisk Bay (1966–2002)

В Тауйской губе выделяют два основных района воспроизводства горбуши – Ольскую группу рек, впадающих в зал. Одян, и Тауйскую группу рек, впадающих в заливы Амахтонский и Мотыклейский (см. рис. 1). Первой базовой рекой для группы и в целом для Тауйской губы является Ола, среднемноголетняя доля уловов которой, независимо от численности подходов, весьма высокая и достигает 84,5–87,0%. Следующей по значимости в этой группе рек является Бургурчан (5,6–6,1%); остальные реки имеют существенно меньшее значение из-за малой протяженности и водности (Голованов, Марченко, 2001). В Тауйской группе рек больше всего горбуши заходит в р. Тауй, удельный вес которой в годы низкой численности составляет 48,3%, в годы высокой численности – 55,6%; доля второй по значимости р. Яна вдвое меньше – соответственно 24,6 и 28,3%, третьей – р. Армань – 13,4 и 6,9% (Голованов, Марченко, 2001). Следует также отметить негативное влияние на выживаемость молоди в прибрежье аномальных в климатическом отношении лет, когда в результате преобладания ветров южного и юго-западного направления в мае – июне довольно широкая полоса прибрежных акваторий губы оказывалась покрытой толстым паковым льдом. Особенно четко это проявилось в 1999 и 2001 г. Высокая ледовитость препятствует прогреву прибрежных вод и тормозит развитие кормовых организмов. Кроме того, низкие температуры прибрежной зоны оказывают стрессовое влияние на скатившуюся в прибрежье молодь. В целом абиотический фон прибрежья во многом определяет численность формирующихся поколений горбуши.

Горбушу постоянно разводят на лососевых рыбопроизводных заводах Магаданской области, сосредоточенных на побережье Тауйской губы. Ежегодно в море выпускают от 1 до 40 млн экз. молоди. Коэффициенты возврата искусственно воспроизводимой горбуши не оценены, однако, судя по фактическим подходам, они крайне низки. Так, от 22,5 млн экз. молоди, выпущенной в 1998 г. с Арманского ЛРЗ, возврата в 2000 г. практически не было (Волобуев, Голованов, 2001).

Кета (*Oncorhynchus keta*). В Тауйской губе населяет все крупные реки и ряд малых. Как правило, в малых реках преобладает ранняя кета, в крупных – поздняя, однако они могут сосуществовать в бассейне одной реки (Волобуев, 1983а, 1986).

Кета, как и горбуша, характеризуется коротким пресноводным периодом жизни: после вылупления личинки проводят 1–1,5 мес в грунте и до 3 мес мальки могут нагуливаться на нерестилищах. Скат мальков в море происходит весной – летом этого же года. Однако в редких случаях из-за позднего выклева, физиологической неподготовленности и отсутствия побудительных обстоятельств (водность рек, фотопериод и др.) возможна зимовка молоди кеты в родных реках (Волобуев, 1983б, 1984).

Как было отмечено, кета Тауйской губы биологически неоднородна и дифференцирована на две экологические формы – раннюю и позднюю (Волобуев и др., 1990). Эти формы различаются сроками и местами размножения, размерами, массой тела, плодовитостью, генетической структурой (Медников и др., 1988; Волобуев, Волобуев, 2000).

После выхода из грунта (апрель – май) молодь кеты держится на мелководных (глубина 10–20 см) и хорошо прогреваемых (до 4,5–6,0°C) участках нерестилищ. Мальки образуют плотные стаи, занимающие по площади до 1,5–2,5 м². В момент опасности они прячутся в обрастаниях дна или под камнями. Приуроченность молоди к тепловодным участкам нерестилищ объясняется благоприятными условиями для нагула и роста. В этот период здесь отмечены небольшая скорость течения, повышенная (по отношению к другим участкам реки) температура воды, отсутствие хищных рыб, рыбоядных птиц и хорошее развитие кормовых организмов за счет высокого содержания в воде биогенов (вследствие разлагающихся в воде трупов производителей кеты). В апреле – мае биомасса бентоса на таких участках нерестилищ довольно высока и варьирует в пределах 25,9–52,5 г/м², в том числе биомасса кормового бентоса – 13,6–28,8 г/м² (Волобуев, 1984). Сходные черты экологии мо-

Таблица 4. Некоторые биологические показатели молоди поздней кеты р. Челомджа

Table 4. Biologic indices for the late-spawning chum salmon young fishes in the Chelomja River

Показатель	1980–1985	1986–1990	1991–1996	1997–2000
Длина тела, мм	36,2± 0,73	35,5± 0,29	36,1± 0,12	38,3± 0,14
Масса тела, мг	359,5± 9,51	344,1± 14,9	353,1± 17,7	420,2± 7,10
Масса желточного мешка, % от массы тела	4,06± 0,58	6,10± 1,77	5,83± 2,76	3,70± 0,38
Общий индекс наполнения желудков, ‰	159,0± 15,9	67,0± 17,7	126,3± 30,8	198,7
Доля питавшихся рыб, %	49,0± 2,4	38,3± 2,0	33,2± 7,9	83,5
Коэффициент упитанности по Фультону	1,04± 0,06	1,08± 0,02	1,06± 0,05	1,02± 0,009
Всего рыб	1353	1440	1295	498

лоди кеты в предпокатной период были отмечены другими авторами (Леванидов, 1969; Костарев, 1970а).

Начало ската молоди кеты совпадает с наступлением весеннего паводка – обычно это конец II декады мая. Основными факторами, определяющими ее миграционное поведение, являются фотопериод, подъем уровня воды, увеличение скорости течения и уменьшение прозрачности воды. Пик покатной миграции наступает обычно в начале I декады июня. Скат основной массы молоди заканчивается в конце июня, незначительная часть мигрирует в июле. В течение суток наибольшее количество молоди скатывается в темное время – с 0 до 3 ч. Разреженный скат наблюдается в дневное время, особенно в пасмурные дни, и с подъемом уровня воды. Отметим, что скат части молоди (по экспертной оценке, до 15–20%) происходит еще до ледохода и паводка. Это, как правило, крупная молодь, рано вышедшая из бугров и нагуливавшаяся на нерестилищах. Основные биологические показатели покатной молоди поздней кеты за ряд лет приведены в табл. 4.

Сроки ската и биологические характеристики молоди ранней кеты могут отличаться в зависимости от типа и величины водоема. Скат молоди из р. Кава (протяженность 280 км) равнинного типа происходит с середины июня до конца июля. Пик миграции отмечен в конце I декады июля. Основная масса молоди скатывается в темное время суток. Сроки, суточная динамика ската и биологические показатели молоди ранней кеты из небольших горных рек не отличаются от таковых поздней формы. Так, в р. Мотыклейка (протяженность 49 км) молодь ранней кеты совершает покатную миграцию со II декады мая по конец июня, т. е. в те же сроки, что и молодь поздней кеты; бульшая ее часть скатывается также в темное время суток.

Среднегодовое значение коэффициента ската кеты в реках юго-западной части побережья составил 15,7% (Костарев, 1970б); в реках северо-восточного участка показатели ската гораздо ниже – 2,1–9,6%, что, возможно, обусловлено более суровыми климатическими условиями. Среднегодовое значение коэффициента возврата кеты от отложенной икры варьирует в пределах 0,11–0,13%.

Отметим, что в предпокатной и покатной период молодь кеты в реках Тауйской губы интенсивно поедается сибирским хариусом, который выступает в роли основного факультативного хищника в пресных водах. В конце мая – июне хариус в районе нерестилищ питается в основном молодь кеты, которая составляет 56–95% от массы пищевого комка при частоте встречаемости до 100%. В желудках хариуса находили до 120–170 экз. молоди кеты. В среднем за годы наблюдений (1978–1992 гг.) количество маль-

ков кеты на один желудок колебалось от 10 до 42 экз. Частные индексы наполнения желудков были высокими – 256–343‰ (Волобуев, Рогатных, 1998).

После ската из рек молодь кеты некоторое время проходит физиологическую адаптацию в лиманах, эстуарных участках рек и опресненных зонах побережья. При проведении обловов молоди кеты в эстуариях и прибрежной части Тауйской губы с 6 июня по 28 июля 1990 г. средняя длина рыб в уловах составила 42,2 мм, масса тела – 649 мг, общий индекс наполнения желудков – 155–169‰. За месяц длина рыб увеличилась в 1,8 (с 33 до 60 мм), масса тела – в 10,8 раза (с 246 до 2652 мг). В целом сроки пребывания молоди кеты в побережье могут достигать 3 мес (Афанасьев и др., 1994). Столь длительное время пребывания в прибрежной зоне объясняется разновременностью ската, биологической разнокачественностью молоди и более жесткими фоновыми условиями прибрежных вод региона.

Результаты тралений прибрежных акваторий Тауйской губы в июне 1990 г. показали, что основная масса молоди до середины июля обитает в прибрежной зоне. Частота встречаемости ее в уловах составила в первой половине июня 10%, во второй – около 7%. Наиболее плотные скопления молоди кеты обнаружены в районе зал. Речной – м. Харбиз, у восточного побережья п-ова Старицкого и в районе п-ова Онацевича. Во второй половине июня молодь кеты встречена только на двух станциях – м. Харбиз и п-ове Онацевича. По-видимому, в теплые в гидрологическом отношении годы отход молоди от берега происходит уже со второй половины июня. По мере удаления от берега температура воды понижалась, количество молоди в уловах уменьшалось, но размеры ее увеличивались. Траловая съемка прибрежной части шельфа (10–30-мильная зона) показала, что с середины по конец июля наибольшие уловы сеголеток кеты приурочены к самым прогретым участкам – до 12–14 °С. Средняя длина сеголеток кеты составила 57,3 мм (39,3–77,3 мм), масса тела – 4,48 г (2,13–7,98 г). Накормленность достигала в среднем 233‰. Основной район нагула кеты в Охотском море в период откочевки (вторая половина августа – сентябрь) находится между 54–57 ° с.ш. и 144–154 ° в.д. В октябре – ноябре происходит миграция сеголеток кеты из Охотского моря через Курильские проливы в океан (Шунтов, 1989а).

Зимовка и 2–4-летний нагул кеты происходит в приалеутском районе Тихого океана, что подтверждается результатами мечения: особи, помеченные в мае – июле в водах Алеутской гряды, ловились на северном побережье Охотского моря в августе – сентябре (Бирман, 1985; Атлас....., 2002). Границы предпочитаемых темпе-

ратур для кеты в период обитания в океане лежат в пределах 2,3–11,0 °С (Бирман, 1985; Walker et al., 1999). Кета является самым эвритермным видом из всех тихоокеанских лососей. В период нагула в океане она может совершать вертикальные миграции на глубину до 250 м (Walker et al., 1999; Федоров и др., 2003). Во время анадромной миграции в море в темное время суток кета поднимается в приповерхностный 10-метровый слой; днем, по-видимому, опускается на глубину, о чем свидетельствуют слабые уловы на сеть при проведении дрейферного лова днем.

Анадромная миграция кеты, нагуливающейся в северо-западной части Тихого океана, начинается с апреля в направлении Охотского моря, куда она попадает в основном через Четвертый Курильский пролив (Бирман, 1985), а также через другие проливы, находящиеся между Четвертым проливом и прол. Фриза (Шунтов, 1994). Как показали наблюдения, проведенные в притауйском районе Охотского моря (56–57° с.ш. – 146–153° в.д.) на судах-дрейфероловах в 1993–1995 гг., миграция кеты к побережью не ограничивается только прибрежными водами, а охватывает всю акваторию открытого моря, где миграционные потоки распределяются веерообразно (Волобуев и др., 1995). Кета, как и другие лососи, в период морских миграций может использовать морские течения, однако корректировка и контроль генерального направления движения осуществляется, по-видимому, с помощью взаимодействия магнетитовых структур, находящихся в теле рыб, и геомагнитного поля. Отметим, что в притауйском районе интенсивный ход кеты отмечен уже в первой пятидневке июня, когда уловы на сеть достигали 10–12 экз. при температуре поверхности воды 1,6–2,5 °С.

Подходы первых производителей кеты к нерестовым рекам Тауйской губы начинаются в I–II декаде июня. Массовый заход в реки происходит в I декаде июля. Пик хода, как правило, приходится на I–II декаду августа. Заканчивается нерестовая миграция в основном в I–II декаде сентября. Разреженный ход в некоторые реки продолжается до ноября. Продолжительность анадромной миграции зависит от численности подходов: сроки нерестового хода увеличиваются в годы мощных подходов кеты.

Как уже отмечалось, нерестовая миграция кеты в реки побережья состоит из миграционных потоков двух форм кеты – ранней и поздней. Временного разрыва между этими потоками нет – в начале миграции идут особи ранней кеты, в середине – смешанные скопления из рыб конца хода ранней и начала хода поздней форм, в конце – поздняя кета. Поэтому в некоторых реках (Тауй, Ола, Яна и др.) выражены два пика миграционной активности: один – в июле, второй – в августе. По срокам анадромной миграции (июнь – июль) ранняя кета сходна с летней (по срокам хода) кетой западной Камчатки, восточного Сахалина, Амура, северной и центральной Аляски, Алеутских островов. Поздняя кета по этому признаку сходна с осенней кетой Амура, Юкона, рек центральной и юго-восточной Аляски, Британской Колумбии, штатов Вашингтон и Орегон, Курильских и Японских островов (Salo, 1991).

В начале анадромной миграции кета обладает высокой упитанностью, менее зрелыми половыми продуктами и, распределяясь по рекам, занимает верхние нерестилища. Кета более поздних подходов имеет уже заметные признаки брачного наряда, более зрелые половые продукты и заполняет в основном нижние нерестилища. Срок миграции кеты от устья до верхних нерестилищ в зависимости от протяженности реки составляет от 1 до 3–4 нед.

Средняя длина тела поклатной молодежи из р. Кава (протяженность 280 км) поколения 1996 г. составила 52,1 (43–63) мм, масса тела – 1296 (648–2433) мг. Крупная молодежь уже имела чешую с 1–4 (в среднем 2,57) склеритами. Средняя длина тела поклатной молодежи в р. Мотык-лейка равнялась 35,6 (30–42) мм, масса – 266 (165–580) мг. Значительные размеры молодежи ранней кеты р. Кава обусловлены, по-видимому, особенностями воспроизводства в бассейне этой реки. Нерест происходит преимущественно в предгорных притоках первого-второго порядков, значительно удаленных от устья. Скатываясь весной с нерестилищ, молодежь попадает в русло реки, где находит хорошие условия для нагула и роста. Река Кава играет роль выростно-

Таблица 5. Биологические показатели кеты из рек Тауйской губы (1992 г.)

Table 5. Biologic indices for chum salmon in rivers flowing into Tauisk Bay (1992)

Река	Длина тела, см	Масса тела, кг	Абсолютная плодовитость, икр.	Коэффициент упитанности по Фультону, %	Коэффициент зрелости, %		Доля рыб в возрасте 3+, %	Всего рыб
					Самцы	Самки		
Армань	$61,9 \pm 0,25$ 50–77	$3,42 \pm 0,048$ 1,83–6,45	$2450 \pm 32,9$ 1024–3965	$1,42 \pm 0,009$ 1,06–2,61	$6,86 \pm 0,10$ 3,13–10,56	$11,70 \pm 1,16$ 4,27–19,91	79,7	262
Тауй (ранняя кета)	$60,8 \pm 0,33$ 51–74	$3,31 \pm 0,065$ 1,87–6,40	$2300 \pm 24,1$ 1115–3395	$1,43 \pm 0,01$ 1,09–1,93	$6,76 \pm 0,08$ 4,11–9,89	$11,39 \pm 0,15$ 6,33–15,78	67,1	200
Тауй (поздняя кета)	$63,3 \pm 0,23$ 53–74	$3,89 \pm 0,049$ 1,71–10,35	$2267 \pm 24,5$ 1150–3792	$1,51 \pm 0,01$ 1,10–2,06	$6,11 \pm 0,07$ 3,15–11,06	$10,85 \pm 0,14$ 6,80–20,23	67,1	300

го водоема для скатывающейся молоди. В р. Мотыклейка (протяженность 49 км) молодь не имеет возможности длительного речного нагула и быстро выносятся весенним паводком в морское побережье. Поэтому ее биологические показатели не отличаются от таковых поздней кеты.

Траловые съемки в северной части Охотского моря (севернее 54° с.ш.) показали, что в период откочевки в океан в сентябре сеголетки кеты достигают длины 16–22 см и массы 47–111 г.

Средняя масса тела кеты в притауйском районе в июне во время ее интенсивного хода на нерест составила 2,5–2,7 кг. Во II декаде июля масса кеты заметно увеличилась, в уловах стала встречаться более крупная рыба, что свидетельствует о начале хода поздней кеты. В июле средняя масса тела кеты достигала уже 2,7–3,2 кг.

Для кеты характерен половой диморфизм по размерно-весовым характеристикам: самцы, как правило, крупнее самок. За весь ряд наблюдений минимальная длина производителей кеты составила 47,0 см, максимальная – 83 см, масса тела соответственно 1,18 и 10,35 кг. В табл. 5 приведены некоторые биологические характеристики кеты основных рек Тауйской губы.

Кета ранней формы отличается от поздней по срокам нерестового хода и ряду биологических показателей (см. табл. 5). В реках Тауйской губы, как и в других регионах Дальнего Востока, в начале нерестового хода преобладают крупные рыбы старших возрастных групп (4–5+ лет), в основном самцы (до 60–70%). К середине нерестовой миграции соотношение полов выравнивается, доминируют особи возраста 3–4+ лет. В конце хода рыбы старших возрастных групп практически отсутствуют, среди мигрантов появляются мелкие трехлетние (2+ года) рыбы, доля самок возрастает до 60–65%.

Кета, воспроизводящаяся в реках Тауйской губы, возвращается на нерест в основном в возрасте 3–6 лет (2–5+ года), рыбы в возрасте 1+ и 6+ лет встречаются очень редко. Среднеголетняя (1961–2002 гг.) доля рыб разных возрастных групп в подходах кеты р. Тауй составила: 2+ – 4,3%, 3+ – 54,3%, 4+ – 37,3%, 5+ – 3,8%, 6+ – 0,3%. Доминирующая группа в подходах – четырехлетки (3+), однако с середины 1990-х гг. заметно возросла в подходах доля 6-летних рыб (5+): в среднем до 13,6%, при максимальном значении 50,7%. Это свидетельствует о старении популяции, ее тугорослости, причиной чего, вероятно, является напряженность внутри- и межвидовых пищевых отношений в океане на местах основного нагула.

Средние показатели коэффициента зрелости охотоморской кеты в приустьевых участках варьировали от 5,39 до 7,20% у самцов и от 10,85 до 13,36% у самок (см. табл. 5). По мере приближения к нерестилищам коэффициент зрелости

самцов ранней кеты снижается до 3,6%, поздней – до 4,0%, что объясняется качественными изменениями, происходящими в семенниках во время речной миграции. Коэффициент зрелости самок, напротив, возрастает в 1,5–2,0 раза вследствие увеличения размера и массы икринок и составляет 22,5–24,5%. Масса гонад отдельных самок на нерестилищах достигает 1200 г.

Абсолютная плодовитость охотоморской кеты скоррелирована с длиной тела (Костарев, 1970б; Клоков, 1975). Крайние значения плодовитости варьируют в пределах 1007–8030, в среднем 2267–3127 икр. Кета ранней формы имеет большую плодовитость по сравнению с одноразмерными особями поздней кеты, что обусловлено меньшими размерами ее икринок (Медников и др., 1988; Волобуев и др., 1990), которые зависят от степени зрелости гонад. Показано, что кета, размножающаяся в реках большой протяженности, имеет в устье более мелкую икру, и наоборот. В настоящее время показатели плодовитости охотоморской поздней кеты приближаются к таковым 1970-х гг. (Клоков, 1975), а плодовитость кеты ранней формы сходна с плодовитостью летней амурской и западнокамчатской кеты (Смирнов, 1975; Платошина, 1984).

Нерест тауйской кеты происходит с июля по ноябрь включительно, в некоторых реках – до января (Волобуев, 1984). Ранняя кета нерестует в июле – августе как в малых, так и в крупных реках – в основном русле и в притоках первого и второго порядков. Размножение происходит при температуре воды 9,8–14,0 °С, скорости течения 0,2–0,8 м/с, рН 6,7–7,3, содержании кислорода 9,0–11,56 мг/л. На нерестилищах ранней кеты не обнаружено выходов грунтовых вод, икра инкубируется в подрусловом потоке. В декабре температура воды на нерестилищах понижается до 0,1 °С. В притоках и в основном русле рек кета строит гнезда в конце плесов перед перекатами, на участках дна с галечным грунтом и глубиной от 0,3 до 1,5–2,0 м. На таких участках скорость руслового потока наибольшая, возрастает гидростатический напор на ложе реки, за счет чего увеличивается водопроницаемость нерестового субстрата. Топография нерестилищ ранней кеты сходна с таковыми горбуши (Волобуев, Кузичин, 1988; Волобуев и др., 1992).

Размножение поздней кеты в реках Тауйской губы происходит в среднем и верхнем течении крупных и средних по протяженности рек. Основной нерест протекает в сентябре – ноябре в притоках, протоках, затоках и лимнокренах. Размножается поздняя кета на нерестилищах ключевого типа, расположенных в зонах выхода грунтовых вод. Наиболее постоянными и продуктивными являются ключевые нерестилища, питаемые водами подрусловых таликов с примесью глубинных вод подмерзлотного гори-

зонта. Нерестилища такого типа являются многолетними и образуются в местах локальных разломов земной коры. Скорость течения в местах нереста поздней кеты в зависимости от типа водоема (ключ, протока, лимнокрен) может колебаться от 0,03 до 0,8 м/с; глубина, на которой кета строит гнезда, – от 0,2 до 1,5–2,0 м, рН 6,3–6,8, содержание кислорода в воде 9,5–13,5 мг/л (Волобуев, 1984; Волобуев, Рогатных, 1997). Участки речных систем, на которых происходит размножение поздней кеты, отличаются довольно устойчивым дебитом грунтового потока в течение года и меньшими, чем в русле рек, годовыми колебаниями температуры. Во время нереста температура воды в разных водотоках может колебаться от 4 до 9 °С, понижаясь к концу зимы до 1,1–2,4 °С. В случае истощения глубинных вод температура воды может опускаться до 0,5–0,8 °С.

Ранняя и поздняя формы охотоморской кеты различаются темпами эмбрионально-личиночного развития. У ранней кеты высокая скорость развития наблюдается в начальный период эмбриогенеза, что обусловлено повышенной температурой воды в летние месяцы (9–13 °С). В дальнейшем с понижением температуры (в зимнее время до 0,1–0,2 °С) развитие эмбрионов замедляется. Для поздней кеты характерен более равномерный темп развития, что также связано с особенностями температурного режима на нерестилищах кеты этой формы. Диапазон изменений температуры в период инкубации икры поздней кеты эже, чем ранней, – от 7–8 до 1,5–2,5 °С. Инкубация контрольных закладок икры поздней кеты в природной обстановке (р. Челомджа) продолжалась с 22 октября по 25 февраля. Начало вылупления отмечено на 112-е сутки (10 февраля), массовое вылупление – на 117–122-е сутки (с 15 по 20 февраля). Количество градусо-дней от начала до окончания инкубации

колебалось от 353 до 405. В процессе инкубации отход икры (в пяти инкубаторах) составил 12,7–47,0%, в среднем 30,9%. Поскольку вылупление личинок в контрольных партиях икры наблюдалось 15–25 февраля, можно предполагать, что в естественных условиях оно происходит с января по март, а в некоторых случаях и в более позднее время. До конца марта личинки находятся в грунте, в течение апреля и до середины мая происходит их выход из бугров. Сопоставляя сроки нереста и температурный режим на нерестилищах кеты ранней формы, можно заключить, что темп эмбриогенеза у нее сходен с таковым у горбуши: высокая скорость развития в начальный период (июль – август), снижение осенью (сентябрь – октябрь) и замедление в зимнее время, когда температура воды приближается к 0 °С. Сроки выхода личинок ранней кеты из бугров и ската также приурочены к весеннему паводку.

Предпокатная молодь кеты в реке интенсивно питается. Средние значения индекса наполнения ее желудков в конце апреля – начале мая колебались от 223 до 356, максимальные достигали 688‰ (табл. 6). У покатной молоди в конце мая – в июне индексы наполнения желудков были гораздо ниже – в среднем 83–209‰ (см. табл. 6). Предпокатная молодь кеты питается амфибиотическими насекомыми. Основные значения имеют личинки и куколки хирономид (до 98% по частоте встречаемости), мошек, мелких форм веснянок и поденок; водные клещи встречаются редко и в небольшом количестве.

Основу питания молоди кеты в литоральной зоне моря составляют выносимые рекой насекомые и их личинки, кумовые раки, амфиподы, личинки полихет; пищевой спектр довольно широк и может включать несколько десятков видов и групп животных. Накормленность и состав пищи определяются гидрологическим режимом рек и прибрежных участков моря (уров-

Таблица 6. Некоторые показатели питания молоди кеты (апрель – июнь) р. Челомджа

Table 6. Some feeding indices for chum salmon young fishes (since April through June) in the Chelomja River

Показатель	Предпокатная молодь				Покатная молодь					
	23.04	30.04	8.05	14.05	19.05	28.05	4.06	10.06	15.06	25.06
Общий индекс наполнения желудков, ‰	350 142–661	356 110–688	223 117–390	342 96–672	119 35–294	102 65–202	83 60–129	115 58–142	186 91–345	209 103–634
Частота встречаемости хирономид, %	75	100	100	95	65	35	10	50	40	50
Доля питавшихся рыб, %	100	100	95	100	85	25	30	25	70	60
Длина тела, мм	37,4	37,3	37,2	38,1	37,3	36,7	35,2	35,6	35,5	37,4
Масса тела, мг	368	388	374	421	364	297	274	319	308	348
Всего рыб, экз.	47	50	20	20	20	20	20	20	20	20
Температура воды, °С	4,5	4,6	4,6	4,8	0,2	0,2	4,2	5,6	6,9	9,1

нем воды, циклом приливов и отливов), освещенностью в ночное время. Рацион неполовозрелой (длиной 30–40 см) кеты в море включает преимущественно копепод, гипериид и мо-

Запасы кеты стали снижаться с активизацией в 1950-е гг. японского океанического промысла азиатских лососей. Уловы Японии стали возрастать, и к 1955 г. они сравнялись с российскими

береговыми уловами, а с 1957 г. стали значительно превышать их. Увеличение японского океанического вылова азиатских лососей сопровождалось снижением уровня отечественного прибрежного промысла. В результате совокупного влияния морского и прибрежного промысла в сочетании с устойчивым дефицитом производителей на нерестилищах запасы кеты материкового побережья Охотского моря сократились почти на порядок (Костарев, 1983). Кроме того, снижение подходов лососей совпало с чередой лет, климатически неблагоприятных для воспроизводства кеты, что обусловило появление ряда неурожайных поколений.

В период депрессии 1960–1970 гг. численность кеты снизилась более чем в 3 раза по отношению к уровню

запасов 1930–1940-х гг. Чрезмерная эксплуатация привела в конечном итоге к подрыву ресурсов кеты, что выразилось в депрессии численности ее стад, начавшейся в конце 1960-х и продолжавшейся до середины 1970-х гг. Очередной подъем численности стад лососей на североохотском побережье начался в начале 1980-х гг., и к середине 1990-х гг. ее запасы достигли максимального за последепрессийный период уровня – вылов в пределах Тауйской губы в 1994–1996 гг. достигал 1,0–1,3 тыс. т. В последующий год он снизился до 0,5–0,6 тыс. т, а в 1998 г. составил 0,3 тыс. т (см. рис. 3). Очередное снижение запасов кеты Тауйской губы обусловлено мощным прессом браконьерского вылова в 1990-е гг. и влиянием дрефтерного промысла в российской экономической зоне – по экспертной оценке, им добывалось до 40% кеты материкового побережья Охотского моря (Волобуев, Голованов, 2001). Доля кеты, воспроизводящейся в реках Тауйской губы, составляет около 20% от численности возвратов всей североохотской кеты. На северном побережье наиболее высокая численность кеты отмечена в районе Гижигинской губы, куда в 1960-е гг. на нерест подходило до 2 млн рыб, во второй по значимости район Ямской губы на нерест подходило до 1,4 млн рыб и в реки Тауйской губы – до 0,7 млн рыб.

Кижуч (*Oncorhynchus kisutch*). На материковом побережье Охотского моря наибольшей численности достигает в охотской группе рек (Смирнов, 1975; Волобуев, Рогатных, 1982а, б; Че-

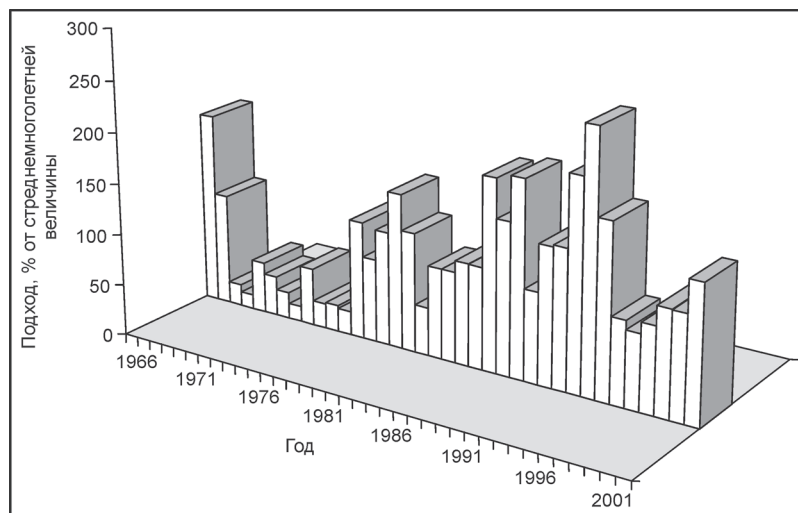


Рис. 3. Динамика ежегодных подходов кеты в реки Тауйской губы с 1966 по 2001 г.

Fig. 3. The annual dynamics of chum salmon in rivers flowing into Tauiisk Bay, 1966–2001

лодь рыб, а более крупных особей – крылоногих моллюсков (более 50% от массы пищевого комка, почти повсеместно) (Волков и др., 1997). Здесь кета потребляет также аппендикулярий, гребневиков, эвфаузиид; доля nektona (рыбы и кальмары) в ее питании обычно сравнительно невелика (Salo, 1991).

Средний коэффициент упитанности кеты популяций Тауйской губы снижается к концу хода с 1,53–1,49 до 1,40–1,37%, что, очевидно, объясняется увеличением в них доли самок и самцов младших возрастных групп. В течение сезона показатели упитанности колебались от 1,06 до 2,61%, упитанность поздней кеты выше (см. табл. 5).

Для оценки состояния запасов и хозяйственного значения вида в Тауйской губе использованы данные статистики вылова и аэроучета производителей в нерестовых реках с середины 1960-х гг. В динамике численности кеты Тауйской губы, как и всего побережья, можно выделить несколько периодов: первый – высокой численности до начала морского и берегового промысла; второй – снижения численности, связанный с усилением океанического и берегового промысла, что обусловило депрессию запасов; третий – последепрессийного восстановления и стабилизации численности; и последний (современный) – нового снижения численности и преддепрессивного состояния запасов. Достоверные сведения о динамике ежегодных подходов кеты к побережью Тауйской губы имеются за период с 1966 по 2001 г. (рис. 3).

решнев и др., 2002). В пределах Тауйской губы обитает в рр. Тауй, Яна, Армань, Ола. В океане охотоморский кижуч распространен от 160 до 175° в.д. и от 42 до 52° с.ш. (Атлас....., 2002).

По степени привязанности к пресным и морским водам кижуч относится к группе видов тихоокеанских лососей с длительным пресноводным, но сравнительно коротким морским периодом жизни. Незначительная часть его потомства может скатываться в море в возрасте сеголеток и трех лет, однако большая часть потомства мигрирует в море в возрасте одного и двух лет. Кижуч – типично проходная рыба, но в то же время он хорошо приспосабливается к оседлому существованию в замкнутых водоемах, образуя жилые формы, которые, однако, редки (Смирнов, 1975; Леванидов, 1976; Куренков и др., 1983; Введенская, Куренков, 1988). Установлено, что максимальной численности кижуч достигает в центральных частях своего репродуктивного ареала на Азиатском и Североамериканском континентах. В море кижуч проводит от одного до трех лет, обычно один полный год (13–15 мес), после чего возвращается в реки для размножения.

Молодь кижуча в первое время после выхода из бугров обитает в прибрежных участках нерестовых протоков, зачастую заваленными упавшими деревьями и древесными остатками, которые представляют естественные укрытия, куда молодь прячется в момент опасности. В дальнейшем она активно распределяется по всему речному бассейну, населяя как основное русло, так и водотоки придаточной системы: притоки, старицы, затоны, ключи. Наиболее типичные станции обитания молоди кижуча – приглубые участки водотоков с замедленным течением. Отмечены случаи, когда на отдельных участках рек Тауйской губы температура воды достигала 20–24 °С, что, однако, не мешало молоди активно двигаться и питаться. Это свидетельствует о довольно широких границах температурной адаптации молоди кижуча (Рогатных, 1990). Зимует молодь на ямах основного русла, куда скатывается осенью из придаточной системы, но может обитать и на незамерзающих участках нерестилищ. После одного или двух лет нагула в пресных водах молодь смолтифицируется и скатывается в море.

В среднем течении нерестовых рек Тауйской губы скат молоди кижуча начинается 15–20 мая и в основном заканчивается в 20-х числах июня. Пик миграции приходится на конец мая – начало июня. В приустьевых участках рек период покатной миграции более растянут. Так, в р. Тауй скат кижуча продолжается с 25 мая по 10–12 июля, что, возможно, объясняется различным гидрологическим режимом двух основных рек, образующих общую систему Тауя, – Челомджа и Кавы. В р. Ола отмечены два максиму-

ма покатной миграции – весенний, в конце мая – июне, и летний, в конце июля – августе. Возможно, это обусловлено гидрологией водоема, так как почти всегда пики ската молоди совпадают с подъемами уровня воды в реке. Кроме того, продолжительный период катадромной миграции молоди кижуча и выхода ее из рек в прибрежье обусловлен растянутыми сроками нереста, выхода личинок из бугров, биологической разнокачественностью рыб одной генерации. Как правило, интенсивность ската увеличивается с подъемом уровня воды.

Основная масса покатников кижуча (до 92%) мигрирует в темное время суток – с 24 до 4 ч. Согласно многолетним данным учета покатной молоди кижуча на р. Челомджа, большая часть покатников (62%) представлена годовиками, меньшая – двухгодовиками (38%). Трехгодовики встречаются крайне редко. В р. Ола в 1999 г. среди покатников также больше было двухгодовиков (79%); годовики составили 11%, а трехгодовики – 10%. В то же время, наряду со смолтифицированной молодью, в учетные ловушки часто попадают сеголетки кижуча. Доля их в отдельные годы составляет от 20 до 65%. Повидимому, они выносятся из нерестовых протоков паводком, но в дальнейшем большинство из них не скатывается в море, а рассредоточивается по бассейну реки для нагула. Однако небольшой процент сеголеток, очевидно, все же скатывается в море, так как изредка встречаются рыбы, у которых не отмечаются признаки пресноводного периода жизни (Волобуев, Рогатных, 1982а).

Большая часть покатников кижуча достигает прибрежья в конце июня – июле. Результаты обловов молоди лососей в прибрежье Тауйской губы показали, что кижуч в уловах встречается единично. Очевидно, это можно объяснить тем, что он является наименее массовым среди других видов, имеет гораздо большие размеры тела во время ската, чем кета и горбуша, более подготовлен к обитанию в море и поэтому быстрее откочевывает в открытые пространства Тауйской губы. По результатам траловых обловов прибрежья Тауйской губы в июле 1987 г., длина молоди кижуча составляла 11,5–12,0 см, масса тела – 18,3–24,5 г при 3–10% от общей численности молоди лососей в уловах. В питании молоди отмечены личинки крабов, песчанки, минтая, а также мошки и жуки. Индексы наполнения желудков были невысокие – 60–117⁰/₁₀₀₀.

В прибрежье молодь держится стайно, о чем свидетельствуют траловые уловы одноразмерных особей: от 3 до 18 экз. за траление. В августе молодь кижуча встречалась на удалении 30–35 миль от берега, достигала длины 20,7–23,4 см (в среднем 21,7) и массы тела 150–175 г (154,3). К сентябрю молодь североохотского кижуча откоче-

ывает в юго-западном направлении и образует основные скопления между 56–58° с.ш. и 140–146° в.д. Она избегает участков моря с температурой ниже 8 °С и концентрируется в районах с поверхностной температурой от 9 до 13 °С. Сходное температурное предпочтение молоди кижуча в Охотском море было отмечено также В. Г. Ерохиным (1987).

В сентябре, с понижением температуры воды, молодь начинает смещаться в южном и юго-восточном направлении. Кижуч покидает Охотское море раньше других видов лососей. В сентябре начинается, а в октябре продолжается массовый выход кижуча в океан в основном через северные Курильские проливы (Бирман, 1985; Ерохин, 1987). Однако некоторая часть кижуча выходит в океан и через южные Курильские проливы (Шунтов, 1989а, б). К началу ноября большая часть кижуча покидает Охотское море. В конце ноября – начале декабря его молодь в прикурильских водах встречается в небольшом количестве (Шунтов, 1989а, б), так как она откочевывает в более южные районы. В зимний период кижуч встречается в зоне смешения субарктической и субтропической водных масс, в температурных пределах 5–11 °С (Бирман, 1985; Глебов, 2000). В океане кижуч проводит в основном немногим больше года, однако часть его может задерживаться до 2–3 лет.

Анадромная миграция кижуча начинается позже, чем у других видов лососей. В Северо-Охотоморской подзоне (56°30' с.ш. – 151°00' в.д.) единично кижуч появляется в I декаде июля. В начале III декады июля уловы на сеть составляли 0,03–0,09 экз. Пик преднерестовой миграции приходится на конец I – II декаду августа. В I декаде августа уловы составляли 0,2–0,3 экз./сеть, во II – 0,8–1,0. Заканчивается преднерестовая миграция кижуча в I декаде сентября, когда уловы понижаются до 0,02 экз./сеть, а температура воды достигает 14,5–15,3 °С.

В реках Тауйской губы нерестовая миграция кижуча начинается в I декаде августа, наиболее многочисленны его подходы в III декаде августа – I декаде сентября. Нерестовый ход растянут по времени, подходы основной массы кижуча прекращаются к концу сентября, но отдельные особи продолжают входить в реки до декабря. В некоторых районах Камчатки и Сахалина отмечены два хода кижуча – летний и осенний (Смирнов, 1975; Зорбиди, 1990). В реках Тауйской губы четко выражен только один ход кижуча – осенний (Волобуев, Рогатных, 1982б; Таболин, Марченко, 2001). В отличие от горбуши и кеты, кижуч не избегает сильного течения, зачастую идет вверх по стрелю реки, придерживаясь глубоких мест и крутых берегов; его миграционный путь также невелик – от 30–40 до 150–200 км.

Размеры производителей кижуча, мигрирующих в реки Тауйской губы, значительно варьируют. Наиболее велика амплитуда колебаний длины тела у самцов. Размерный ряд самцов представлен рыбами длиной от 29 до 81 см. Внутри этой группы условно можно выделить следующие размерные группы: 29–38 см (каюрки – скороспелые особи, проводящие в море около 3 мес), 50–60, 60–70 и 70–80 см. Во всех популяциях модальная группа самцов кижуча представлена рыбами длиной 60–70 см (60–92%), на долю размерных групп 50–60 и 70–80 см приходится 2–30% от общей численности самцов. Длина самок варьирует от 47 до 75 см, в разных популяциях доминируют рыбы длиной 60–70 см (80–100%). В группах 50–60 и 70–80 см доля самок невелика и составляет соответственно 6–19 и 0,5–0,7%.

Максимальная масса тела самцов достигает 8,7 кг, самок – 7,0 кг, каюрок – 295–850 г. В начале нерестовой миграции обычно преобладают более крупные особи. Средние длина и масса тела кижуча варьируют от 65 до 69 см и от 3,5 до 4,7 кг (табл. 7). Абсолютная плодовитость кижуча Тауйской губы колеблется в пределах 1678–8260, в среднем 4520–5244 икр. Доля самок в популяциях варьирует в широких пределах (табл. 7, 8). Изменения некоторых показателей биологической структуры кижуча р. Тауй за последние 10 лет приведены в табл. 8.

Кижуч, как и другие виды тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни, характеризуется сложным возрастным составом популяций. Усложнение его происходит за счет различного сочетания числа лет, проведенных рыбами в реках и море. В целом для кижуча в пределах ареала известно 10 возрастных групп (Смирнов, 1975). Возрастной состав кижуча Тауйской губы представлен 8 возрастными группами: 0.1+, 1.0+, 1.1+, 1.2+, 2.1+, 2.2+, 3.1+ и 3.2+ года, но самые многочисленные – группы 1.1+ и 2.1+ года, составляющие более 90% подходов (табл. 9).

В реках Тауйской губы в небольшом количестве встречаются рыбы с нулевым морским периодом жизни (каюрки), нагуливающиеся в море одно лето после ската, а также особи с двумя и тремя полными годами морской жизни. Доля каюрок в популяции составляет 0,3–0,5%, особи двух других возрастных групп встречаются в еще меньшем количестве (Волобуев, Рогатных, 1982а). Отметим, что до середины 1990-х гг. преобладали рыбы с одним пресноводным годом жизни, со второй половины 1990-х гг. – с двумя (см. табл. 8).

Длина тела сеголеток кижуча варьирует в пределах 35,1–40,2 мм, масса – 0,362–0,511 мг. Средняя длина покатников кижуча р. Ола составила 14,3 (11–17) см, масса – 34,7 (17–54) г.

Таблица 7. Биологические показатели кижуча рек Тайвской губы в 2000 г.

Table 7. Biologic indices for coho salmon in rivers flowing into Tauisk Bay (2000)

Река	Длина тела, см			Масса тела, кг			АП, икр.	Доля самок, %
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола		
Ола	66,6	68,8	67,9	3,49	3,99	3,78	4844	57,5
Яна	68,7	67,3	68,1	4,67	4,25	4,49	4520	43,1
Тайв	67,0	65,1	66,1	4,67	4,26	4,48	5244	47,1

Таблица 8. Биологические показатели кижуча р. Тайв

Table 8. Biologic indices for coho salmon in the Tai River

Год	Длина тела, см			Масса тела, кг			АП, икр.	Доля самок, %	Возрастной состав, %		
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			1.1+	2.1+	3.1+
1990	68,2	65,8	65,8	4,56	4,12	4,36	4708	51,8	62,3	36,7	1,0
1991	65,9	64,5	65,3	4,18	3,97	4,09	4789	43,3	67,6	31,5	0,9
1992	67,9	65,6	67	4,69	4,26	4,56	5071	42,5	75,6	23,6	0,8
1993	66,7	65,1	65,9	4,38	4,05	4,22	4953	47,3	75,1	24,2	0,7
1995	69,1	66,6	67,8	4,72	4,19	4,44	4939	52	72,6	26,3	1,1
1996	65,9	65,1	65,5	4,3	4,11	4,2	4638	53	33,0	66,0	1,0
1997	64,5	64,3	64,4	4,1	3,99	4,08	4748	51	57,0	41,0	2,0
1998	65,2	63	64,2	3,92	3,63	3,79	4715	45	26,5	72,5	1,2
1999	65,2	63,3	64,6	3,98	3,68	3,89	4529	30	19,8	77,9	2,3
2000	66,3	64,8	65,5	4,58	4,17	4,37	5244	49	7,9	88,5	3,6

Таблица 9. Возрастной состав кижуча Тайвской губы, %

Table 9. The age structure of coho salmon in Tauisk Bay, %

Река	1998 г.			1999 г.			2000 г.		
	1.1+	2.1+	3.1+	1.1+	2.1+	3.1+	1.1+	2.1+	3.1+
Ола	21,5	77,4	1,1	10,8	85,4	2,8	20,0	78,3	1,7
Яна	7,7	91,9	0,4	34,2	65,1	0,7	11,0	86,3	2,7
Тайв	48,8	49,8	1,4	43,8	55,9	0,3	25,4	71,5	3,1

Практически вся (93,5%) молодь питалась, средний индекс наполнения желудков составил 100,3‰ (табл. 10).

Покатная молодь кижуча р. Тайв в этом же году была мельче: средняя длина 10,8 (8–14) см, масса – 17,4 (8–34) г. Интенсивность питания тайвской молоди была выше – 183,7‰ (табл. 11).

Длина двухлеток кижуча (1+) в Охотском море в сентябре 1986–1990 гг. варьировала в интервале 24,1–28,5 см, масса – 214–362 г; трехлетки (2+) достигали длины 31 см и массы 419 г; доля двухлеток в уловах составляла 94%, трехлеток – 6% (табл. 12).

У кижуча, как и у других лососей, размножающихся на местах выходов грунтовых вод глубокого залегания, хорошо развит хоминг –

инстинкт возврата к месту рождения (Смирнов, 1975; Леванидов, 1976; Sandercock, 1991). У производителей во время нереста брачный наряд может быть выражен в различной степени. Окраска текущих самок варьирует от почти серебристой (со слабым розовым фоном) до интенсивно красной с бурыми поперечными полосами. Серебристые текущие самцы встречаются редко, у подавляющего большинства их окраска во время нереста варьирует от розовой до темно-красной. У мелких самцов и каюрок элементы брачного наряда проявляются незначительно. Период размножения охотоморского кижуча растянут с сентября по январь.

Отметим, что чем короче длина водоема, тем более зрелыми подходят к устью производители. Индекс зрелости гонад увеличивается к концу анадромной миграции (табл. 13). С приближением к нерестилищам у самок он также увеличивается до 24–26%, а масса гонад может достигать 1300 г.

Нерестилища кижуча обычно приурочены к среднему течению рек. Нерестовые гнезда он строит в местах выходов грунтовых вод. Зачастую кета и кижуч размножаются на одних и тех же нерестилищах, однако на сме-

шанных нерестилищах кижуч предпочитает для размножения участки с более низкими температурами. Как правило, топография нерестилищ этих видов различна. Места нереста кижуча – ключевые протоки, ключи, русловые участки, затоны и реке – лимнокрены. Преобладающий тип нерестилищ – небольшие протоки, расположенные под коренным берегом со слабым (0,1–0,5 м/с) течением и глубиной 0,5–1,5 м; их питание осуществляется за счет таликовых надмерзлотных и глубинных подмерзлотных вод. Второй по значимости тип нерестилищ – выходы таликовых вод, фильтрующихся через аллювий из вышележащей протоки (Волобуев, Рогатных, 1997).

В октябре температура руслового потока над нерестовыми буграми кижуча варьирует от 0,7

Таблица 10. Биологическая характеристика покатной молоди кижуча р. Ола (1999 г.)

Table 10. Biologic indices for anadromous coho salmon young fishes in the Ola River (1999)

Показатель	Возраст, лет			Вся молодь
	1.0	2.0	3.0	
Длина тела, см	$\frac{13,7}{11-15}$	$\frac{14,3}{11,8-16,8}$	$\frac{14,2}{13,5-15,5}$	$\frac{14,2}{11,0-16,8}$
Масса тела, г	$\frac{32,03}{17,8-39,3}$	$\frac{34,80}{17,1-53,6}$	$\frac{36,37}{32,7-41,9}$	$\frac{34,73}{17,1-53,6}$
Средний общий индекс наполнения желудков, ‰	116,39	104,48	779,8	100,3
Доля питавшихся рыб, %	100,0	91,5	100,0	93,5
Упитанность по Фультону	1,47	1,47	1,53	1,47
Всего рыб, экз.	10	71	3	93,0
Доля возрастной группы, %	11,9	84,5	3,6	100,0

Примечание. Над чертой – средние значения, под чертой – колебания показателя.

Таблица 11. Биологическая характеристика покатной молоди кижуча р. Тауй (1999 г.)

Table 11. Biologic indices for anadromous coho salmon young fishes in the Taui River (1999)

Показатель	Возраст, лет		Вся молодь
	1.0	2.0	
Длина тела, см	$\frac{10,1}{8,5-13,1}$	$\frac{11,1}{9,1-11,9}$	$\frac{10,8}{8,5-14,4}$
Масса тела, г	$\frac{14,03}{8,7-27,3}$	$\frac{18,40}{10,8-26,2}$	$\frac{17,41}{8,5-34,1}$
Средний общий индекс наполнения желудков, ‰	221,55	143,84	183,7
Упитанность по Фультону	1,60	1,69	1,66
Всего рыб, экз.	6	13	29
Доля возрастной группы, %	31,6	68,4	100,0

Таблица 12. Биологические показатели двухлеток кижуча

Table 12. Biologic indices for 2-years old coho salmon

Показатель	1986 г.	1987 г.	1988 г.	1989 г.	1990 г.	Среднее
Длина тела, см	28,1	24,1	28,5	26,8	27,5	27,0
Масса тела, г	—	214,0	362,2	268,2	262,9	276,8
Доля самок, %	42,0	51,4	60,5	44,7	47,8	57,3
Всего рыб	31	35	145	61	23	195

до 4,0 °C, в буграх она выше 0,8–5,4 °C (чаще всего 2,5–4,0 °C). В течение зимы обычно наблюдается постепенное снижение температуры воды в буграх до 0,3–1,2 °C. В летнее время (июнь) на нерестилищах температура руслового потока (в среднем 4,6 °C) превышает температуру воды в грунте нерестилищ кижуча (3,0 °C). В зависимости от температуры на разных нерестилищах температуры и сроки эмбриогенеза кижуча варьируют (Волобуев, Рогатных, 1997).

Эмбриональное развитие кижуча в бассейне р. Тауй длится с сентября по март. Температура в это время понижается с 8,2–5,3 до 0,15–0,20 °C.

Период инкубации икры в экспериментальной закладке составил 410–480 градусо-дней. Свободные эмбрионы имеют среднюю длину 19,5 мм и массу 138 мг; их вылупление в грунте нерестилищ происходит, очевидно, с февраля по апрель. Затем в течение еще 1,5 мес они растут и формируются за счет эндогенного питания. Выход мальков из грунта в природе растянут из-за разных сроков нереста и инкубации икры при разной температуре, обычно он происходит в мае – июне. Однако, судя по разнокачественности молоди одного поколения, часть ее может выходить из грунта и в более поздние сроки (Рогатных, 1983).

Вскоре после выхода из бугров, с повышением температуры воды, молодь начинает активно питаться, в основном личинками хирономид. По мере роста рыб доля хирономид в их питании уменьшается, зато возрастает доля более крупных форм бентоса – личинок ручейников, веснянок и поделок. В летнее время значительную долю в питании молоди составляют наземные и воздушные насекомые. Основной нагул молоди в бассейне нерестовой реки продолжается в течение летних месяцев; с понижением температуры в сентябре – октябре и в течение всей зимы интенсивность питания снижается в несколько раз (Зорбиди, 1990; Гриценко, 1973).

Основу питания покатного кижуча в р. Ола составляют личинки хирономид, двукрылых, веснянок и молодь горбуши (до 30% от массы пищевого комка). В питании молоди из р. Тауй преобладают хирономиды, двукрылые, веснянки и поделки.

Основные объекты питания молоди кижуча во время летнего нагула в море – молодь минтая (45–100% по массе), кальмаров (2–10%) и личинки крабов (3–80%); накормленность рыб довольно высокая – 346–810‰.

Упитанность (по Кларк) самцов кижуча, мигрирующих в реки побережья, несколько

Таблица 13. Динамика упитанности и зрелости кижуча р. Тауй

Table 13. Fatness and maturity dynamics of coho salmon in the Tauy River

Дата	Пол	Коэффициент упитанности, %	Коэффициент зрелости, %	Всего рыб
12.08	Самцы	$1,69 \pm 0,02$ 1,11–2,02	$7,58 \pm 0,14$ 4,88–11,47	79
	Самки	$1,63 \pm 0,01$ 1,38–1,95	$13,46 \pm 0,28$ 8,62–20,78	71
20.08	Самцы	$1,74 \pm 0,02$ 1,35–2,17	$7,33 \pm 0,15$ 5,16–10,59	56
	Самки	$1,62 \pm 0,02$ 1,36–1,91	$14,12 \pm 0,38$ 9,56–19,07	44
27.08	Самцы	$1,68 \pm 0,03$ 1,11–2,06	$8,02 \pm 0,34$ 4,44–19,67	50
	Самки	$1,58 \pm 0,02$ 1,36–1,85	$15,19 \pm 0,36$ 9,97–21,51	50

выше, чем самок, и колеблется от 1,11 до 2,17, в среднем 1,68–1,74. Упитанность самок изменяется от 1,36 до 1,95, в среднем 1,58–1,63. Упитанность, как правило, снижается к концу нерестового хода, что объясняется уменьшением размеров рыб и увеличением в конце хода доли самок, упитанность которых ниже, чем у самцов (см. табл. 13).

На материковом побережье Охотского моря кижуч занимает третье место по численности и значимости в уловах после горбуши и кеты. Его добывают в основном в качестве прилова при промысле кеты и горбуши, а также как объект спортивно-лицензионного рыболовства и рыболовства. Доля кижуча в уловах лососей обычно составляет 2–9% (Волобуев, Рогатных, 1982б), но фактический вылов кижуча выше официальных данных, так как часть его не выделяется при промысле кеты. Кроме того, значительная

доля вылова остается неучтенной за счет нелегального промысла.

В 1960–1970-е гг. ежегодный вылов кижуча в Тауйской губе не превышал 55 т. В 1980-е гг. он увеличился до 34–127 т в год. В 1990-е гг. промысловое изъятие кижуча достигло максимальных величин – 47–285 т (рис. 4).

В 2000–2002 гг. вылов кижуча составлял от 67 до 116 т. Определенную долю в воспроизводство кижуча Тауйской губы внесла деятельность лососевых рыболовных заводов: с 1984 г. ежегодный выпуск молоди кижуча, в том числе и подрощенного, колебался от 25 до 1200 тыс. рыб (Волобуев, Голованов, 2001).

В связи с усилением берегового промысла в 1990-е гг. значительно возросла интенсивность изъятия кижуча – до 70–80% подхода, тогда как в 1970–1980-е гг. она не превышала 32–35%. Сохранение такого уровня добычи (70–80%) для популяций кижуча, размножающихся в водоемах с весьма суровым климатом, неизбежно приведет к снижению численности и подрыву его запасов. Спасают вид от полного уничтожения поздние сроки нерестового хода и уменьшение в это время промыслового и браконьерского вылова. Поэтому для сохранения эффективного уровня воспроизводства кижуча его промысловое изъятие не должно превышать 40%, а сроки промысла должны быть существенно ограничены (Таболин, Марченко, 2001).

Нерка (*Oncorhynchus nerka*). В пределах Тауйской губы наибольшей численности достигает в бассейне р. Ола; единично, но регулярно встречается в рр. Армань, Ойра, Тауй, Быструха, Яна, Кулькаты.

Нерка относится к группе видов тихоокеанских лососей с длительными пресноводным и морским периодами жизни. Ее молодь после выхода из бугров обычно 1–3 года проводит в пресных водоемах, после чего скатывается в море и мигрирует на нагул в океан. Часть поколений нерки развивается по карликовому типу и созревает в озерах без выхода в море. В океане нерка проводит от 1 до 4 лет (чаще 2–3 года), после чего возвращается для размножения в родные водоемы. Максимальная продолжительность жизни в пресных водах составляет 6+ лет, в море – 5+ лет; в некоторых популяциях небольшая часть особей мигрирует на нагул в море в год своего рождения (в возрасте 0+ лет).

Из всех видов тихоокеанских лососей нерка выделяется наиболее ярко выраженным хомингом и сложной популяционной орга-

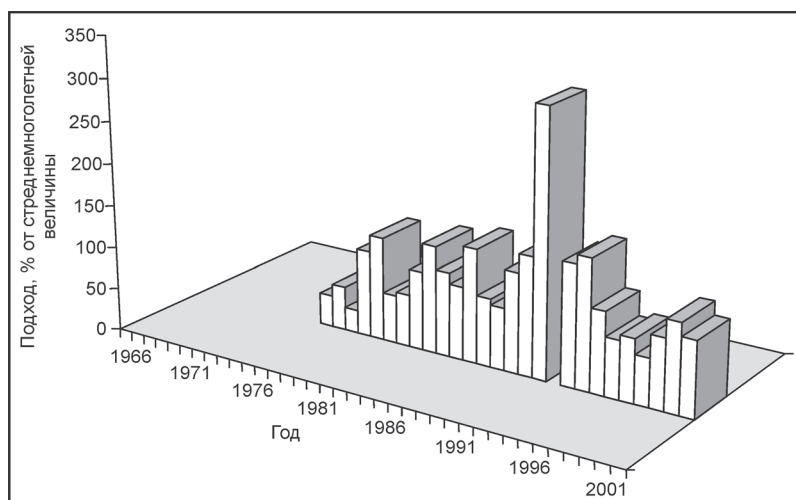


Рис. 4. Динамика ежегодных подходов кижуча в реки Тауйской губы с 1966 по 2001 г.

Fig. 4. The annual dynamics of coho salmon in rivers flowing into Tauisk Bay, 1966–2001

низацией. Она образует множество четко обособленных локальных стад, дифференцированных на более мелкие структурные подразделения: сезонные расы, субпопуляции, демы. На обоих континентах имеются популяции жилой нерки, называемой кокани, весь жизненный цикл которой проходит в озерах (Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Бирман, 1985; Бугаев, 1995; Burgner, 1991). В реках Тауйской губы обитает в основном лимнофильная (озерная) по характеру нереста нерка; реофильная (речная) форма отмечена в бассейнах рр. Ола и Гижига. У нерки известны сезонные расы, которые дифференцированы как по местам размножения, так и по срокам миграции на нерест: ранняя (весенняя) нерка подходит на нерест в конце мая – июне, поздняя (летняя) – в июле – августе (Смирнов, 1975). Ход на нерест нерки обеих рас может продолжаться с мая по ноябрь (Коновалов, 1980). Ранняя (весенняя) нерка воспроизводится преимущественно в притоках озер, поздняя – на литорали озер. Однако жестких различий по местам размножения у нерки обеих рас нет (Коновалов, 1980; Бугаев, 1995). Наличие сезонных рас, обособленных по местам размножения, отмечено и у жилой нерки (Куренков, 1972; Vernon, 1957). На охотоморском побережье, в том числе и в Тауйской губе, нерка представлена популяциями с летним ходом на нерест.

В первые дни после вылупления личинки нерки характеризуются отрицательным фототаксисом, ведут малоподвижный образ жизни и до резорбции желточного мешка прячутся среди обрастаний и камней. К экзогенному питанию они приступают после подъема на плав и исчезновения желточного мешка при длине тела 26–28 мм. Личинки с озерных нерестилищ первое время (2–3 мес) обитают в прибрежной литоральной зоне на мелководье. Обычно глубина распространения молоди не превышает 10 м.

К середине лета сеголетки перемещаются в пелагическую часть озер, где обитают в основном в эпипелагиали, питаются зоопланктоном. В дневное время молодь обычно не встречается глубже 25 м, однако может опускаться и ниже термоклина в слой с температурой 4–5 °С. Ночью молодь рассредоточивается в эпилимнионе на глубине до 10–15 м. Это обычная схема вертикальных суточных миграций молоди в неричьих озерах, определяемая распространением и ритмикой суточных миграций зоопланктона. Диапазон предпочитаемых температур молоди нерки в озерах лежит в пределах 4–18 °С. В дневное время молодь держится в стаях, которые распадаются в сумерки и темное время, а с восходом солнца опять образуются. Такая ритмика характерна для летне-осеннего периода, в зимнее же время молодь держится разреженно и

вновь собирается в стаи в период предпокатного роста и ската (Смирнов, 1975; Бугаев, 1995; Burgner, 1991).

Катадромной миграции нерки предшествуют некоторые морфологические, физиологические и поведенческие изменения, которые происходят в организме предпокатной молоди. Под действием нейро-гуморальных факторов, которые сопряжены с изменениями среды обитания, происходит смолтификация молоди. Ее тело уплощается, мальковая окраска тускнеет, наблюдается «посеребрение» наружных покровов, характерное для пелагических рыб. Установлено, что «серебрение» тела находится под эндогенным контролем, тогда как рост и уровень активности физиологических процессов определяется факторами среды. Фотопериод является основным природным контролирующим фактором, синхронизирующим эндогенные ритмы с сезонными изменениями среды. Сигнальными факторами, определяющими характер и динамику покатной миграции нерки, являются время вскрытия озер ото льда и температура воды в истоке озер. Массовая миграция обычно начинается после прогрева воды в истоке выше 4,4 °С, но может происходить и при более низких температурах – 2,0–3,3 °С (Бугаев, 1995; Burgner, 1991).

В бассейне р. Ола из оз. Большой Мак-Мак молодь нерки скатывается с I декады июня по I декаду июля (Пузиков, 1998). Скат молоди из камчатских озерно-речных систем происходит в течение 3 мес – со второй половины мая по конец августа (Бугаев, 1995). В оз. Дальнее на Камчатке скат нерки начинается в первые дни после вскрытия озера и прогрева воды выше 4 °С; наиболее активен он при температуре 14–15 °С и длится июнь – июль. В течение суток бульшая часть молоди выходит из озера с 20 до 2 ч. Пик суточной миграции приходится на середину ночи.

После ската из рек молодь в течение 1,5–3 мес нагуливается в прибрежье. Длительность ее пребывания здесь определяется физиологическим состоянием и условиями обитания: пищевой обеспеченностью, температурным фоном, течениями, прессом хищников, изрезанностью береговой линии и т. д. На северо-восточном побережье Камчатки скатившаяся молодь у берега держится недолго – в течение июня – начала июля. Затем она откочевывает в более мористые участки – в августе встречается в 15–30 милях от берега, а к середине сентября уже в 80–120 милях от берега (Карпенко, 1998).

Основной район зимовки азиатской нерки расположен между 43–50° с.ш. и 150° в.д. – 177° з.д. (Атлас....., 2002). В море и океане значительных вертикальных перемещений у нерки не отмечено, основная ее масса обитает в 10–15-метровом приповерхностном слое. Однако в летние месяцы (июль – август) она может опус-

Таблица 14. Некоторые биологические показатели проходной нерки р. Ола
Table 14. Some biologic indices for migrating sockeye salmon in the Ola River

Год	Длина тела, см			Масса тела, кг			Коэффициент зрелости, %		АП, икр.	Доля самок %	Всего рыб
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки			
1995	64,2±0,7 55,0–70,0	61,4±0,3 58,0–67,0	62,5±0,3 55,0–70,0	3,11±0,09 1,80–3,90	2,57±0,04 1,90–3,35	2,77±0,05 1,80–3,90	1,55±0,15 0,64–4,88	4,76±0,14 0,90–7,08	3154±436 2057–5495	63,9	97
1996	64,5±1,0 51,0–71,0	62,0±0,3 55,0–72,0	62,7±0,4 51,0–72,0	3,10±0,13 1,53–4,20	2,66±0,05 1,87–3,98	2,80±0,06 1,53–4,20	1,49±0,15 0,58–4,81	4,52±0,10 1,76–6,02	–	69,1	97
1997	65,6±0,7 52,0–71,0	62,2±0,4 54,0–69,0	63,6±0,4 52,0–71,0	3,10±0,11 1,62–4,00	2,55±0,05 1,73–3,38	2,78±0,06 1,62–5,26	2,71±0,17 0,61–5,26	5,28±0,13 3,66–7,56	–	58,6	99
1998	58,6±1,9 48,0–67,0	58,6±0,8 50,0–64,0	58,6±0,8 48,0–67,0	2,34±0,26 1,14–4,00	2,31±0,09 1,40–3,36	2,32±0,10 1,14–4,00	–	–	–	68,2	44
1999	62,2±0,9 56,0–68,0	59,8±0,3 51,0–68,0	60,8±0,3 50,0–71,5	2,85±0,13 1,93–3,63	2,49±0,04 1,60–5,31	2,63±0,04 1,43–5,31	4,02±0,54 0,94–6,97	5,17±0,10 1,90–7,64	3656±71 1088–5580	63,0	181

каться на глубины более 80 м. Диапазон предпочитаемых температур в это время составляет 8–14 °C (6–18 °C) (Walker et al., 1999).

Преднерестовая миграция охотоморской нерки в районе 55–56° с.ш. и 150–151° в.д. отмечена в I декаде июня, заканчивается в I декаде июля. Нерестовая миграция в р. Ола начинается в начале июня, заканчивается в июле. К нерестилищам основная масса производителей подходит в конце июля – начале августа, но разреженный ход продолжается до конца сентября (Никитин, 1975; Волобуев, Путивкин, 1998; Волобуев, Рогатных, 1998).

Нерка Тауйской губы характеризуется сравнительно небольшими размерами. Средняя длина тела варьирует от 59 до 64 см, масса тела – от 2,32 до 2,80 кг. Максимальная длина составляет 72, минимальная – 48 см, масса соответственно – 5,3 и 1,4 кг (табл. 14). Рыбы, проведенные в море большее количество лет, обычно крупнее рыб, имеющих меньшую продолжительность жизни в море. Отметим преобладание в популяциях нерки самок, что объясняется наличием на нерестилищах карликовых немигрирующих самцов, которые компенсируют недостаток численности проходных. В популяции ольской нерки, судя по значительному преобладанию доли самок (58,6–69,1%), по-видимому, также имеются карликовые самцы.

Возрастной состав нерки самый сложный среди всех видов тихоокеанских лососей. Общее количество возрастных групп азиатской нерки достигает 20, а в некоторых крупных популяциях (рр. Камчатка, Большая) варьирует в пределах 12–14 (Бугаев, 1995). Учитывая предельные значения пресноводного (6+ лет) и морского (5+ лет) возрастов, количество возрастных групп у вида в целом по ареалу достигает 41, однако в популяциях обычно доминируют рыбы двух-трех возрастных групп. Возрастной состав нерки Тауйской губы представлен рыбами с 1–3 пресноводными и 2–4 морскими годами жизни. Всего насчитывается 7 возрастных групп. Преобладают рыбы с 1–2 годами пресноводной жизни – более 95% и с 3 годами жизни в море – более 87%. В р. Ола доминируют особи 1.3+ и 2.3+ лет (табл. 15).

Таблица 15. Возрастной состав проходной нерки р. Ола, %

Table 15. The age structure of migrating sockeye salmon in the Ola River, %

Год	Возраст							Всего рыб
	1.2+	1.3+	2.2+	1.4+	2.3+	3.2+	3.3+	
1995	0,5	52,6	1,0	0,5	45,4	–	–	100
1996	2,1	16,5	5,2	–	71,1	1,0	4,1	100
1997	2,0	49,5	9,1	1,0	37,4	–	1,0	100
1999	2,8	82,3	5,5	–	8,8	0,6	–	181

Несмотря на ранние сроки анадромной миграции, размножение нерки происходит в августе – сентябре. Это обусловлено тем, что нерка имеет наиболее продолжительный миграционный путь по сравнению с другими видами лососей, обитающими в реках материкового побережья Охотского моря, поэтому и самцы и самки подходят к устьям рек со слабо развитыми гонадами. Коэффициент зрелости самцов в среднем по годам колеблется от 1,49 до 4,02, самок – от 4,76 до 5,28% и ниже, чем у всех других видов лососей. Абсолютная плодовитость варьирует в пределах 1088–5580, в среднем – 3154–3656 икр. (см. табл. 14). У нерки довольно мелкая икра, диаметром 5,6–5,8 мм, массой 0,103–0,129 мг (Смирнов, 1975). Близкие показатели плодовитости у нерки оз. Большое Уегинское – 1892–3533 (3011) икр. (Никулин, 1970).

Большая часть охотоморской нерки, в том числе и тауйской, относится к поздней (летней) форме, которая размножается в озерах, расположенных в среднем и верхнем течении рек. Прежде чем приступить к нересту, производители заходят в озеро и некоторое время (до месяца) держатся в толще воды, а затем после созревания распределяются по нерестилищам. Нерестилища расположены по литорали озера на выходах грунтовых вод. Глубина здесь варьирует от 0,5 до 4–5 м. Так, поверхностная температура воды в Большом Уегинском озере (бассейн р. Охота) в сезон открытой воды изменялась от 2,0 °C (май) до 18,7 °C (июль), понижаясь к сентябрю до 7–9 °C. Вертикальное распределение температуры в эпипелагиали озера показывает наличие температурного скачка в июле – сентябре на глубине 10 м – 6,5–7,2 °C (Никулин, 1975; наши наблюдения).

Обследование мелководных нерестилищ нерки в Большом Уегинском озере показало, что температура воды над буграми в конце сентября колебалась от 8,5 до 11,6 °C, поверхностная температура воды – от 13,4 до 14,6 °C. На глубине 20–28 см в грунте нерестовых бугров температура изменялась в более узком диапазоне – от 7,1 до 7,6 °C. Очевидно, нерка строит нерестовые гнезда на участках литорали с выходами глубинных подземных вод с довольно стабильной температурой. Содержание кислорода в воде в районе нерестилищ с мая по сентябрь составило 9,6–11,8 мг/л, минимальное содержание отмечено в июле – 9,6–9,9 мг/л; pH была близка к нейтральной и за период открытой воды изменялась от 6,8 до 7,2.

Эмбрионально-личиночное развитие нерки до выхода личинок из грунта длится 5–8 мес и самое продолжительное по сравнению с таковым всех других видов тихоокеанских лососей (Смирнов, 1975; Burgner, 1991). Сроки инкубации в зависимости от температуры воды могут варьировать в пределах 55–185 сут, количество градусо-дней 454–783. К началу массового вы-

лупления эмбрионы достигают длины 19–23 мм и массы 112–146 мг (Смирнов, 1975). В озерах бассейна р. Ола выход личинок нерки из бугров происходит с середины мая по начало июня (Пузиков, 1998).

В питании личинок нерки преобладают зоопланктон и личинки мелких форм хирономид (Смирнов, 1975; Введенская, 1995; Burgner, 1991). В первое лето жизни молодь на нерестилищах питается преимущественно личинками амфибиотических насекомых, в меньшей мере поедает имаго воздушных насекомых, водяных клещей, личинок жуков. Потребление иного корма происходит при дефиците или малых концентрациях зоопланктона. В неричьих озерах у молоди нерки возникают напряженные конкурентные пищевые отношения с трехиглой колюшкой (Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Бугаев, 1995; Burgner, 1991).

У скатившейся молоди в прибрежье довольно широкий спектр питания (более 20 объектов) и значительные колебания накормленности. Самый широкий диапазон у сеголеток, у которых в питании велика доля пресноводных насекомых, выносимых из рек. В начальный период морской жизни годовики нерки активно питаются различными организмами, предпочитая копепод и насекомых, а кроме них – амфипод, эвфаузиид и личинок рыб. Темп роста молоди в это время составляет 0,6 мм/сут (Healey, 1980). Мористее спектр питания нерки всех возрастов сходен с таковым кеты и горбуши и включает преимущественно морских ракообразных (копеподы, молодь эвфаузиид, гиперииды, личинки крабов, мизиды и кумовые раки), из рыб потребляются личинки мойвы, сеголетки горбуши, молодь песчанки, сельди и камбал (Карпенко, 1998; Burgner, 1991). В морской период жизни планктонный характер питания сохраняется – неполовозрелая нерка потребляет планктонных ракообразных (калянусов, эвфаузиид, гипериид, креветок), личинок крабов, моллюсков, молодь кальмаров, крылоногих моллюсков; кроме них отмечены рыбы – серебрянка, мальки терпугов, миктофиды (Чучукало и др., 1994). Спектр питания нерки в наибольшей степени сходен с таковым у горбуши (Смирнов, 1975). В восточной части Охотского моря в ее питании доминируют копеподы, эвфаузииды и гиперииды. Суточные рационы нерки варьируют от 2,1 до 5,4% массы тела, индексы наполнения желудков – от 50 до 180‰. В питании прослеживаются два пика: один в 12–14, второй в 18–20 ч (Волков и др., 1997; Чучукало и др., 1994).

Упитанность производителей нерки р. Ола в среднем по годам колеблется от 1,17 до 1,39, причем у самцов она выше, чем у самок (табл. 16).

Численность нерки в Тауйской губе невелика. Основная популяция вида обитает в бассейне р. Ола и не превышает 10 тыс. рыб (Пузиков, 1998). Тем не менее она представляет интерес

Таблица 16. Упитанность производителей нерки из р. Ола

Table 16. Fatness of spawning sockeye salmon in the Ola River

Год	Упитанность по Ф ультону		
	Самцы	Самки	Оба пола
1995	1,39 1,21–1,62	1,29 1,13–1,52	1,35 1,06–1,62
1996	1,37 1,19–1,62	1,26 1,11–1,50	1,35 1,15–1,64
1997	1,27 0,97–1,46	1,17 0,87–1,35	1,26 0,97–1,65
1998	1,37 1,20–1,58	1,25 1,11–1,43	1,36 1,10–1,62

для увеличения стада проходной нерки за счет мероприятий по ее искусственному воспроизводству. После проведенных ФГУ «Охотскрыбвод» работ по фертилизации и зарыблению этих озер сеголетками нерки возвраты ее в р. Ола несколько возросли. Согласно промысловой статистике, вылов нерки в Тауйской губе за последние 10 лет (1991–2000 гг.) колебался от 0,3 до 2 т.

Отметим, что нерка является самым ценным в экономическом отношении видом тихоокеанских лососей, поэтому в условиях дефицита производителей одного из основных промысловых видов на охотоморском побережье – кеты – имеет смысл увеличивать объемы искусственного воспроизводства нерки. Существует реальная возможность довести численность стад этого вида в регионе до нескольких сотен тысяч рыб, используя методы искусственного воспроизводства и фертилизации природных водоемов, тем более что для этого имеется достаточный нерестовый фонд. Лососевыми рыбоводными заводами, расположенными в Тауйской губе, начиная с 1990 г. в реки и озера выпущено 1814 тыс. искусственно выращенной молоди нерки.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций / под ред. О. Ф. Гриценко. – М. : ВНИРО, 2002. – 190 с.
- Афанасьев Н. Н., Михайлов В. И., Кузнецов С. А., Ракитина М. В. Распределение, размерно-весовая характеристика и питание молоди лососевых рыб в прибрежной зоне Тауйской губы Охотского моря : сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. – 1994. – № 308. – С. 42–54.
- Бирман И. Б. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. – М. : Агропромиздат, 1985. – 207 с.
- Бугаев В. Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). – М. : Колос, 1995. – 464 с.
- Введенская Т. Л. Питание сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) на мелководье некоторых озер Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. – Петропавловск-Камчатский, 1995. – Вып. 3. – С. 145–147.
- Введенская Т. Л., Куренков С. И. Некоторые черты биологии пресноводного кижуча оз. Дальнего (Камчатка) / III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам : тез. докл. – Тольятти, 1988. – С. 55–56.
- Волков А. Ф., Ефимкин А. Я., Чучукало В. И. Региональные особенности питания азиатских лососей в летний период // Изв. ТИНРО. – 1997. – Т. 122. – С. 324–341.
- Волобуев В. В. О зимовке молоди кеты в родном нерестовом водоеме : тез. докл. X Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983а. – Ч. 2. – С. 158.
- Волобуев В. В. О внутривидовой дифференциации кеты р. Тауй (Североохотоморское побережье) // Там же. – 1983б. – С. 155–156.
- Волобуев В. В. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экологии ее молоди в бассейне р. Тауй (североохотоморское побережье) // Вопр. ихтиологии. – 1984. – Т. 24. – Вып. 6. – С. 953–963.
- Волобуев В. В. О внутривидовой неоднородности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря : тез. докл. XI Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 22–23.
- Волобуев В. В., Волобуев М. В. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 4. – С. 516–529.
- Волобуев В. В., Голованов И. С. Запасы тихоокеанских лососей Магаданской области // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – Магадан, 2001. – Вып. 1. – С. 123–133.
- Волобуев В. В., Кузищин К. В. К экологии размножения ранней формы кеты в реках материкового побережья Охотского моря : тез. докл. IV Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. – Мурманск, 1988. – Ч. 1. – С. 43–45.
- Волобуев В. В., Путивкин С. В. Экологическая структура популяций нерки Северо-Востока Азии // Биологическое разнообразие животных Сибири. – Томск, 1998. – С. 126–127.
- Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. Некоторые данные о структуре популяций кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982а. – С. 64–68.
- Волобуев В. В., Рогатных А. Ю. Эколого-морфологическая характеристика кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1982б. – Т. 22. – Вып. 6. – С. 974–980.
- 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-Дэги (континентальное побережье Охотского моря) // Биоло-

гическое разнообразие животных Сибири. – Томск, 1998. – С. 42–43.

Волобуев В. В., Путивкин С. В., Тюрнин В. Б. Дрифтерный промысел тихоокеанских лососей в Охотском море // Рыб. хоз-во. – 1995. – № 5. – С. 51.

Волобуев В. В., Рогатных А. Ю., Кузицин К. В. О внутривидовых формах *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, № 2. – С. 221–228.

Волобуев В. В., Рогатных А. Ю., Царев Ю. М., Кузицин К. В. Морфобиологическая дифференциация ранней и поздней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Тауй // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1992. – С. 72–80.

Глебов И. И. Экология чавычи и кижуча азиатских стад в морской период жизни : автореф. дис. канд. биол. наук. – Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2000. – 24 с.

Голованов И. С. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1982. – Т. 22, № 4. – С. 568–575.

Голованов И. С. О гидрологическом режиме нерестилищ горбуши северного побережья Охотского моря / Междунар. симпоз. по тихоокеанским лососям : тез. докл. – Владивосток, 1990. – С. 71–74.

Голованов И. С., Марченко С. Л. Современное состояние запасов, биология, динамика численности и проблемы промысла горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) материкового побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. МагаданНИРО. – Магадан, 2001. – Вып. 1. – С. 134–143.

Горбатенко К. М. Питание молоди горбуши и кеты в эпипелагиали Охотского моря в зимний период // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 234–243.

Горбатенко К. М., Чукуало В. И. Питание и суточные рационы лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море в летне-осенний период // Вопр. ихтиологии. – 1989. – Т. 29, № 3. – С. 456–465.

Гриценко О. Ф. Биология симы и кижуча северного Сахалина. – М. : Изд-во ВНИРО, 1973. – 40 с.

Гриценко О. Ф., Ковтун А. А., Косткин В. К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. – М. : Агропромиздат, 1987. – 166 с.

Ерохин В. Г. Распределение молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в прикамчатских водах Охотского моря // Вопр. ихтиологии. – 1987. – Т. 27, № 5. – С. 860–863.

Ефанов В. Н., Кочнева З. П. О вторичной поимке половозрелого самца горбуши в возрасте менее года // Биология моря. – 1980. – № 2. – С. 88–89.

Зорбиди Ж. Х. Сезонные расы у кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, № 1. – С. 31–40.

Иванков В. Н., Митрофанов Ю. А., Бушуев В. П. Случай созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в возрасте менее одного года // Вопр. ихтиологии. – 1975. – Т. 15, № 3. – С. 556–557.

Ионов А. В. Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресновод-

ных рыб Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1987. – С. 35–48.

Карпенко В. И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. – М. : ВНИРО, 1998. – 165 с.

Клоков В. К. О плодовитости популяций кеты северного побережья Охотского моря // Тр. ВНИРО. – 1975. – Т. 106. – С. 85–96.

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

Костарев В. Л. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Изв. ТИНРО. – 1970а. – Т. 71. – С. 145–158.

Костарев В. Л. Колебания выживаемости охотской кеты // Изв. ТИНРО. – 1970б. – Т. 71. – С. 123–131.

Костарев В. Л. Естественное воспроизводство и использование запасов дальневосточной кеты : тез. докл. X Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983. – Ч. 2. – С. 186–187.

Куренков С. И. Морфологические особенности жилой красной Кроноцкого озера // Изв. ТИНРО. – 1972. – Т. 82. – С. 125–134.

Куренков С. И., Горшков С. А., Толстяк Т. И. Распространение и особенности биологии пресноводной формы кижуча // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. – Л. : Наука, 1983. – С. 117–118.

Лапко В. В., Радченко В. И., Иванов О. А. Поимка неполовозрелых двухлетков горбуши // Биология моря. – 1994. – № 3. – С. 238–241.

Леванидов В. Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. – 1969. – Т. 67. – С. 242 с.

Леванидов В. Я. Экологические параллели внутри рода *Oncorhynchus* // Экология и систематика лососевидных рыб. – Л. : Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1976. – С. 69–73.

Леванидов В. Я., Зорбиди Ж. Х., Николаева Е. Т. Современное состояние запасов тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 73. – С. 3–24.

Марченко С. Л. Внутривидовые группировки горбуши р. Ола : тез. докл. конф. молодых ученых «Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов». – Владивосток, 1999. – С. 24–26.

Медников Б. М., Волобуев В. В., Горшков В. А. и др. Структура нерестовой популяции *Oncorhynchus keta* бассейна р. Тауй (по данным молекулярной гибридизации ДНК) // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28, № 5. – С. 724–730.

Никуфорова Г. В. О нахождении половозрелых сеголеток горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в водоемах юго-восточного Сахалина // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36, № 6. – С. 840–841.

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) // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 71. – С. 205–215.

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

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.

Пузиков П. И. Нерка североохомотоморского побережья и методы формирования ее заводских популяций // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения. – Магадан, 1998. – Т. 1. – С. 104–105.

Рогатных А. Ю. О естественном воспроизводстве кижуча – *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) в реках североохомотского побережья : тез. докл. X Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». – Магадан, 1983. – Ч. 2. – С. 205.

Рогатных А. Ю. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря (особенности распространения, структура популяций, экология и промысел) : автореф. дис. канд. биол. наук. – М., 1990. – 24 с.

Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. – М. : Изд-во МГУ, 1975. – 336 с.

Табалин А. П., Марченко С. Л. Состояние запасов и биология кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. – Магадан : МагаданНИРО, 2001. – С. 159–166.

Тутубалин Б. Г., Чуцукало В. И. Питание тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северной части Тихого океана в зимне-весенний период // Биологические ресурсы Тихого океана. – М. : ВНИРО, 1992. – С. 77–85.

Федоров В. В., Черешнев И. А., Назаркин М. В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – 204 с.

Хованская Л. Л. Инкубация икры лососевых рыб в условиях рыбоводных заводов Северо-Востока России : сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. – 1994. – № 308. – С. 101–119.

Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука, 2002. – 496 с.

Чуцукало В. И., Волков А. Ф., Ефимкин А. Я., Кузнецова Н. А. Питание и суточные рационы нерки (*Oncorhynchus nerka*) в летний период // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 123–127.

Шубин А. О., Коваленко С. А. О временной структуре охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в океане на путях ее преднерестовой миграции // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 5. – С. 648–654.

Шунтов В. П. Распределение молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. ихтиологии. – 1989а. – Т. 29, № 2. – С. 239–248.

Шунтов В. П. Распределение молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Беринговом море и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. ихтиологии. – 1989б. – Т. 29, № 6. – С. 883–891.

Шунтов В. П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 3–41.

Burgner R. L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific salmon life histories / eds. C. Groot, L. Margolis. – Vancouver, 1991. – P. 3–117.

Healey M. C. The ecology of juvenile salmon in Georgia Strait, British Columbia // Salmon ecosystems of the North Pacific. – Corvallis, OR: Oregon State Univ. Press, 1980. – P. 203–229.

Heard W. R. Life history of pink salmon // Pacific salmon life histories / eds. C. Groot, L. Margolis. – Vancouver, 1991. – P. 119–230.

Kwain W., Chappel J. A. First evidence for even-year spawning pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, in Lake Superior // J. Fish. Res. Board Can. – 1978. – Vol. 35, No 6. – P. 1373–1376.

Salo E. O. Life history of Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon life histories / eds. C. Groot, L. Margolis. – Vancouver, 1991. – P. 233–309.

Sandercock F. K. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific salmon life histories / eds. C. Groot, L. Margolis. – Vancouver, 1991. – P. 395–445.

Vernon E. H. Morphometric comparisons of three races of kokanee (*Oncorhynchus nerka*) within a large British Columbia lake // J. Fish. Res. Board Can. – 1957. – No 14. – P. 573–598.

Walker R. V., Myers K. W., Davis N. D. U. S. Releases and recoveries of salmonid data storage tags and disk tags in the North Pacific Ocean and Bering Sea, 1999 // NPAFC. – Document 412. – 1999. – 20 p.

Поступила в редакцию 17.03.2005 г.

BIOLOGY AND DYNAMICS OF DIADROMOUS AND RESIDENT SALMONOID STOCKS IN RIVERS FLOWING INTO TAUISK BAY, THE SEA OF OKHOTSK

1. Pacific Salmon

V. V. Volobuev, I. A. Chereshev, A. V. Shestakov

This is the generalization of data, which have been obtained through long-term studies of biology of commercial Pacific salmon species including pink salmon, chum salmon, coho salmon and sockeye salmon, which spawn in the rivers flowing into Tauisk Bay, the Sea of Okhotsk. The fish stock dynamics has been examined including changes in their numbers as a result of climatic and sea water conditions at the end of the last century and at the beginning of this one, fishing activities and other industrial effects. The existing salmon population is examined and fish-saving measures are proposed.

Key words: Tauisk Bay, the Sea of Okhotsk, Pacific salmon, biology, salmon stock dynamics, fishing activities.