

Научная статья

УДК 597.552.511(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-556-579

EDN: FRJIJM

**КИЖУЧ *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM)
МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ****С.Л. Марченко***

Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19

Аннотация. Кижуч — обычный компонент ихтиофауны водных объектов материкового побережья Охотского моря, а его основные запасы сконцентрированы в центральной части региона. Большая часть рыб в онтогенезе реализует проходную жизненную стратегию. Жилые рыбы известны только из трех озер, расположенных в бассейнах рек Иня, Ульбея и Охоты. Впервые показано, что темпоральная структура проходного кижуча в регионе представлена двумя формами: ранней и поздней. Их проход на нерест прослеживается по изменению качественных показателей рыб. В период нереста кижуч ранней и поздней форм занимает нерестилища, различающиеся гидрологическим и термическим режимами. После подъема на плав молодь кижуча живет в пресных водах от 1 до 3 лет. Морской период жизни продолжается обычно 1 год, реже рыбы возвращаются на нерест в год ската или после двух зимовок в море. Изменчивость качественных показателей кижуча и его численности главным образом связана с условиями воспроизводства и нагула. Определенный вклад в изменчивость размерно-возрастных показателей вносит эпигенетическая компонента, обусловленная реализацией кижучем в онтогенезе той или иной жизненной стратегии.

Ключевые слова: кижуч *Oncorhynchus kisutch*, биологическая характеристика, внутривидовая структура, воспроизводство, промысел

Для цитирования: Марченко С.Л. Кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 556–579. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-556-579. EDN: FRJIJM.

Original article

**Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) on the continental coast
of the Okhotsk Sea****Sergey L. Marchenko**

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okružnoy proezd, Moscow, 105187, Russia
Ph.D., adviser, slm@vniro.ru

Abstract. Coho salmon is a common object of ichthyofauna in the water bodies of the continental coast of the Okhotsk Sea, with the main stocks concentrated in the central part of the region. The

* Марченко Сергей Леонидович, кандидат биологических наук, советник, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939.

© Марченко С.Л., 2022

species exhibits mostly the anadromous life strategy in the ontogenesis, though the resident groups are known in three lakes located in the basins of Inya, Ul'beya and Okhota Rivers. Temporal structure of anadromous coho salmon is demonstrated for the first time within the region: the stock is presented by two forms, as early and late ones. Spawning runs of these forms could be indicated by changes of qualitative parameters of fish. Coho salmon of the early and late forms reproduce on spawning grounds with different hydrological and thermal regimes. Juvenile coho salmon spend from 1 to 3 years in the fresh water before the seaward migration. Duration of marine period of their life is usually 1 year, but rarely they return for spawning either in the year of seaward migration or after two winters in the sea. Variability of abundance and qualitative parameters of coho salmon is conditioned mainly by environments of reproduction and feeding, with some impact of epigenetic difference in size and age between the life strategies in ontogenesis.

Keywords: coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, biological characteristics, intraspecific structure, reproduction, commercial fishery

For citation: Marchenko S.L. Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 556–579. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-556-579. EDN: FRJJJM.

Введение

Первые, зачастую фрагментарные, сведения о кижуче *Oncorhynchus kisutch* в водных объектах материкового побережья Охотского моря датированы концом XIX — первой половиной XX века [Охотско-Камчатский край..., 1900; Линдберг, Дулькейт, 1929; Правдин, 1940; Шмидт, 1950]. К регулярному мониторингу кижуча в регионе приступили в начале 1960-х гг. Однако полные данные о состоянии его запасов, включавшие сведения как промысловые, так и о численности производителей, пропущенных на нерест, стали получать с конца 1970-х гг. Материалы по качественному составу кижуча до конца 1990-х гг. обычно собирали на 1–3, реже — на 4 или 5 модельных реках, и только с конца 1990-х гг. исследования были расширены до 7–9 модельных рек.

Несмотря на длительный период исследований, кижуч материкового побережья Охотского моря остается слабо изученным объектом, в отношении которого существует сравнительно немного публикаций. Наиболее полный обзор динамики численности, различных аспектов биологии и воспроизводства вида был представлен в монографии В.В. Волобуева и С.Л. Марченко [2011]. Настоящая статья дополняет ранее опубликованные данные.

Материалы и методы

Материковое побережье Охотского моря протянулось от р. Пенжина (Пенжинская губа) до мыса Меньшикова (зал. Сахалинский). Промысловое районирование региона выполнено на основе наличия информации о численности подходов кижуча, заполнении нерестилищ и сведений о его вылове для бассейнов отдельных водотоков. В Магаданской области выделены 4 группы рек: гижигинская, ямская, ольская и тауйская. Они объединены в район «северное побережье Охотского моря», в Хабаровском крае — одна группа рек, совпадающая по границам с Охотским районом (рис. 1).

Половозрелых рыб отлавливали активными (закидные невода, спиннинги, удочки) и пассивными (ставные и плавные сети, ставные невода) орудиями лова. Учет численности производителей кижуча проводили в соответствии с рекомендациями В.В. Кондюрина [1965] и А.В. Евзерова [1973, 1975].

В 1960-е гг. специалисты Северо-Восточной центральной ихтиологической лаборатории Охотскрыбвода (сейчас — Охотский филиал Главрыбвода) учитывали мигрирующую молодь кижуча на рыбоучетном заграждении, которое возводили после ледохода в р. Танон (правобережный приток р. Ола). Работы выполняли с конца мая по август включительно.

С конца 1990-х до середины 2010-х гг. специалисты Магаданского филиала ВНИРО (МагаданНИРО) проводили учет численности молоди кижуча методом, предложенным

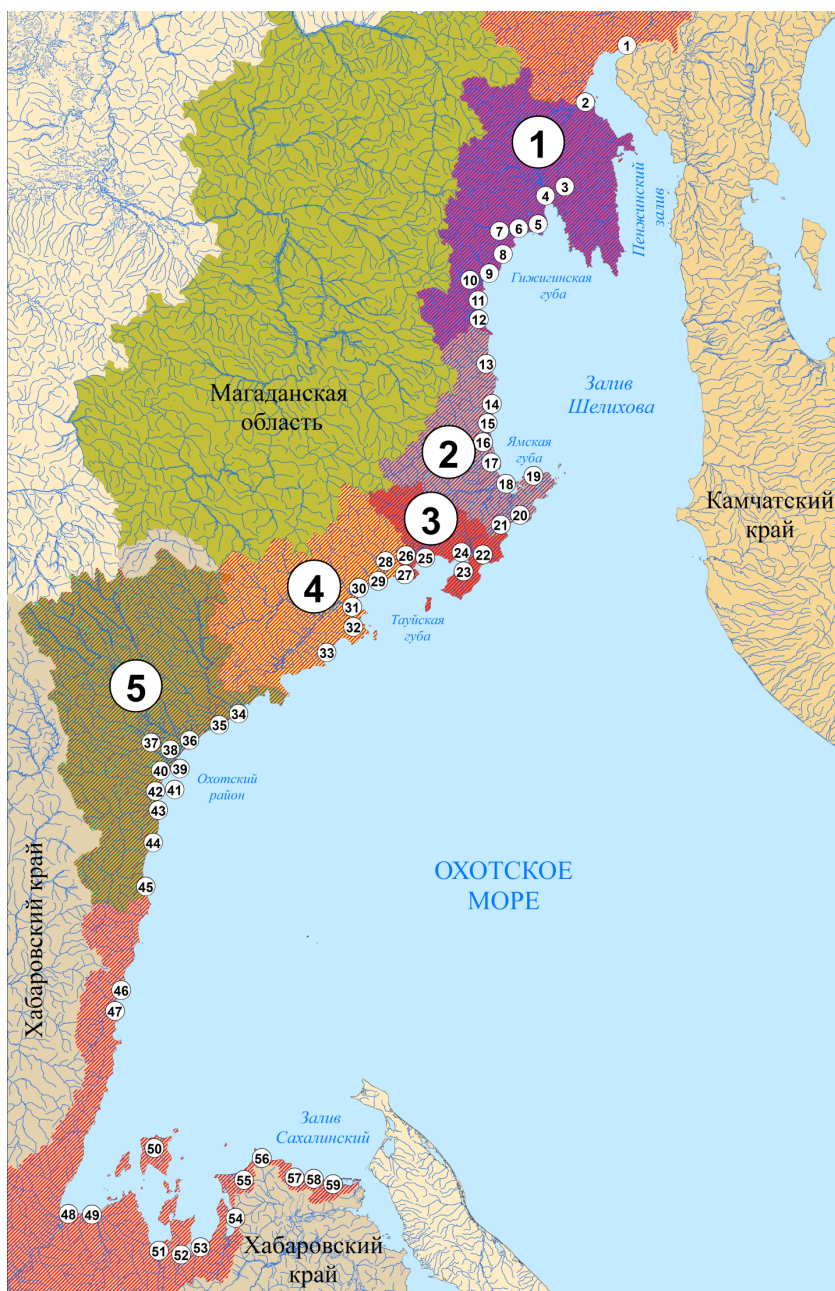


Рис. 1. Карта-схема распространения кижуча *Oncorhynchus kisutch* на материковом побережье Охотского моря. Промысловые районы: 1 — гижигинская группа рек, 2 — ямская группа рек, 3 — ольская группа рек, 4 — тауйская группа рек, 5 — Охотский район. Реки: 1 — Пенжина, 2 — Парень, 3 — Авекова, 4 — Гижига, 5 — Вархалам, 6 — Большая Гарманда, 7 — Наяхан, 8 — Уйкане, 9 — Таватум, 10 — Широкая, 11 — Пропащая, 12 — Вилига, 13 — Туманы, 14 — Угулан, 15 — Тахтояма, Гатчан, 16 — Иреть, Хобота, 17 — Малкачан, 18 — Яма, 19 — Иткилан, 20 — Шкиперова, 21 — Средняя, 22 — Сиглан, Сивуч, 23 — Кулькуты, 24 — Нюрчан, 25 — Ола, 26 — Дукча, Магаданка, 27 — Окса, 28 — Арманы, 29 — Ойра, 30 — Яна, 31 — Тауй, 32 — Оджана, Маллер, Мотыклея, Улукан, 33 — Шельтинга, 34 — Инья, 35 — Ульбея, 36 — Кухтуй, 37 — Охота, 38 — Урак, 39 — Чильчикан, 40 — Толмот, Чюкинянгра, 41 — Андыч, Американ, 42 — Красная речка, 43 — Улья, 44 — Гырбы, 45 — Унчи, 46 — Эйкан, 47 — Алдома, 48 — Уда, 49 — Тором, 50 — реки о. Большой Шантар, 51 — Тугур, Маймагун, 52 — Ульбан, 53 — Иткан, 54 — Иктинг, 55 — Мухтеля, 56 — Лонгари, 57 — Тывлинка, Тывлина, 58 — Коль, 59 — Иса. Штриховкой выделено материковое побережье Охотского моря

А.Я. Таранцом [1939] и модифицированным для учетных работ на гидрологических створах. Молодь ловили мягкой ловушкой, изготовленной из мельничного газа № 7. Исследования охватывали период с мая по конец июня — начало июля. Дополнительно в мае-августе молодь кижуча в реках облавливали мальковым закидным неводом, а также учебными орудиями лова.

Сбор биологического материала и регистрирующих возраст структур выполняли в соответствии с общепринятыми методическими рекомендациями [Clutter, Whitesel, 1956; Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974; Инструкция..., 1987*].

Биологический анализ отловленных особей включал в себя определение длины тела по Смитту, массы тела и гонад, а также определение пола и стадии зрелости гонад. У самок вычисляли индивидуальную абсолютную плодовитость.

Возраст кижуча определен по чешуе с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 (ОАО ЛЗОС, Россия). Чешуйки без признаков повреждения просматривали в проходящем свете при увеличении 7×8 . Количество склеритов и ширину годовых колец на чешуе определяли по наибольшему радиусу чешуи. Межсклеритные расстояния измеряли с помощью окуляр-микрометра. Темп роста рассчитан по формуле обратной пропорциональности с учетом длины, при которой у молоди тихоокеанских лососей закладывается базальная пластинка — 4 см [Зорбиди, Полынцев, 2000].

Сведения об объемах вылова кижуча в водных объектах материкового побережья Охотского моря до 2009 г. предоставлены Охотским филиалом Главрыбвода, с 2009 г. — Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства.

Для северо-восточного участка материкового побережья Охотского моря привлечены литературные данные, для участка региона, расположенного южнее Охотского района, — опросные сведения.

На базе архивных материалов, которые хранились в МагаданНИРО и в Охотском филиале Главрыбвода, автор сформировал и заполнил электронные таблицы данными, отражающими промысловую статистику (с 1925 г.), результаты биологических анализов (с 1961 г.) и аэровизуального учета (с 1976 г.) производителей кижуча. Кроме того, в электронные таблицы были сведены результаты учета покнатной молоди кижуча и данные о ее биологических характеристиках. Автор был инициатором расширения сети сезонных наблюдательных пунктов, на которых осуществляли сбор материалов по качественному составу производителей кижуча, с 3 до 9. Сбор полевого материала в реках северного побережья Охотского моря (Гижига, Ола, Тауй, Мотыклейка) с 1995 по 2014 г. и последующая камеральная обработка выполнены как самим автором, так и при его непосредственном участии.

Fig. 1. Scheme of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* distribution on the continental coast of the Okhotsk Sea. Fishing grounds: 1 — Gizhiginskaya group of rivers, 2 — Yamskaya group of rivers, 3 — Ol'skaya group of rivers, 4 — Tauyskaya group of rivers, 5 — Okhotsk district. The rivers: 1 — Penzhina, 2 — Paren', 3 — Averkova, 4 — Gizhiga, 5 — Varhaham, 6 — Bolshaya Garmanda, 7 — Nayakhan, 8 — Uykane, 9 — Tavatum, 10 — Shirokaya, 11 — Propashchaya, 12 — Viliga, 13 — Tumany, 14 — Ugulan, 15 — Takhtoyama and Gatchan, 16 — Iret' and Hobota, 17 — Malkachan, 18 — Yama, 19 — Itkilan, 20 — Shkiperova, 21 — Srednyaya, 22 — Siglan and Sivuch, 23 — Kul'kuty, 24 — Nyurchan, 25 — Ola, 26 — Dukcha and Magadanka, 27 — Oksa, 28 — Arman', 29 — Oyra, 30 — Yana, 31 — Tauy, 32 — Odzhana, Maller, Moty'kleyka and Ulukan, 33 — Shel'tinga, 34 — Inya, 35 — Ul'beya, 36 — Kukhtuy, 37 — Okhota, 38 — Urak, 39 — Chil'chikan, 40 — Tolmot and Chyukinyangra, 41 — Andych and American, 42 — Krasnaya, 43 — Ul'ya, 44 — Gyrbu, 45 — Unchi, 46 — Eykan, 47 — Aldoma, 48 — Uda, 49 — Thorom, 50 — rivers of Bolshoy Shantar Island, 51 — Tugur and Maymagun, 52 — Ul'ban, 53 — Itkan, 54 — Iktingo, 55 — Mukhtela, 56 — Longari, 57 — Tyvlinka and Tyvlina, 58 — Kol', 59 — Iska

* Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНП бассейновых управлений рыбоохраны и станциях ТИНРО. Владивосток: ТИНРО, 1987. 23 с.

Классификация рек по протяженности на средние (10–100 км) и крупные (> 100 км) выполнена в соответствии с рекомендациями А.И. Чеботарева [1975].

Жизненные стратегии описаны по М.К. Глубоковскому и С.Л. Марченко [2019].

Статистическая обработка материалов выполнена автором в электронных таблицах MS Excel в соответствии с рекомендациями И.Ф. Правдина [1966] и Г.Ф. Лакина [1980]. Визуализация данных на топооснове проведена в ArcGIS, графики и таблицы построены в MS Excel.

Результаты и их обсуждение

Распространение

Кижуч воспроизводится в большинстве средних и крупных рек материкового побережья Охотского моря. Недостаток данных о встречаемости вида на п-ове Тайгонос (между р. Парень и р. Авёкова) и на других протяженных отрезках побережья (р. Шельтинга — р. Иня, р. Унчи — р. Эйкан, р. Алдома — р. Уда и р. Тором — р. Тугун) (рис. 1) обусловлен в первую очередь отсутствием исследований в этих районах.

Внутривидовая дифференциация

В онтогенезе кижуч материкового побережья Охотского моря реализует, как правило, проходную жизненную стратегию. Однако у части рыб весь жизненный цикл проходит в пресных водах, что соответствует резидентной жизненной стратегии [Глубоковский, Марченко, 2019].

Основу численности кижуча в регионе формируют рыбы проходной формы, среди которых доминирует типично анадромный фенотип. Для особей этого фенотипа характерны протяженные (до нескольких тысяч километров) и длительные (до нескольких лет) нагульные миграции в течение морского периода жизни. Кроме того, проходной кижуч в регионе представлен карликовым анадромным фенотипом (каюрками). Такие особи возвращаются на нерест в год ската после кратковременного нагула в морском прибрежье [Марченко и др., 2013].

Темпоральная подразделенность проходного кижуча материкового побережья Охотского моря изучена недостаточно. Считается, что в регионе воспроизводится ранняя форма [Волобуев, Марченко, 2011], но есть обоснованное предположение о существовании малочисленной поздней темпоральной формы [Зорбиди и др., 2006].

Жилой кижуч материкового побережья Охотского моря представлен типично резидентным фенотипом [Глубоковский, Марченко, 2019]. Кижуч жилого карликового (неотенического) фенотипа [Глубоковский, Марченко, 2019] в водных объектах материкового побережья Охотского моря не обнаружен. В настоящее время он описан только для водных объектов Камчатки [Кириллова и др., 2021].

Жилая форма

Первое упоминание о резидентных особях кижуча материкового побережья Охотского моря содержится в работе Ф.Ф. Голованова [Голованов, 1931; цит. по Правдину, 1940], который писал, что в озерах среднего течения р. Охоты имеются взрослые рыбы, по окраске и форме соответствующие кижучу, но небольшие — 30–35 см, возможно, что это озерная форма кижуча.

Позже кижуч типично резидентного фенотипа был обнаружен в озерах Хэл-Деги (бассейн р. Иня), Березовое (бассейн р. Ульбея) и Корраль (Уегинские озера, бассейн р. Охоты) [Волобуев, Рогатных, 1982; Волобуев, Марченко, 2011]. Он представлен рыбами обоих полов длиной до 40 см, тело которых имеет золотистый оттенок, а грудные, брюшные и анальный плавники окрашены в красный цвет [Волобуев, 1977; Волобуев, Рогатных, 1982].

Проходная форма

Сроки нерестовой миграции. Гонцы кижуча типично анадромного фенотипа в реках материкового побережья Охотского моря появляются в конце июля, реже — в

середине июля. По материалам Н.В. Слюнина [Охотско-Камчатский край..., 1900], в конце XIX века в реках Охота и Кухтуй ход кижуча начинался 6 июля (по старому стилю), что соответствует 19 июля по современному летоисчислению.

Согласно промысловой статистике массовая нерестовая миграция кижуча в реки региона продолжается со второй половины августа по середину — конец сентября (рис. 2). Необходимо отметить, что сроки завершения хода, приведенные на рис. 2, соответствуют прекращению промышленного рыболовства. Причин этому как минимум две. Во-первых, кижуча в регионе добывают вместе с кетой *Oncorhynchus keta* в качестве компонента многовидового лососевого промысла, а его специализированный промышленный лов не ведут. Соответственно, с завершением вылова более многочисленной кеты прекращают и добычу кижуча. Во-вторых, в сентябре в промысловых районах материкового побережья Охотского моря ухудшаются гидрометеорологические условия. Это резко ограничивает возможности рыболовства и является основной причиной завершения добычи тихоокеанских лососей. Однако по моим наблюдениям относительно высокая интенсивность хода кижуча сохраняется как минимум до середины календарной осени. Так, при проведении сетных обловов в р. Ола в начале октября вылов на одну ставную сеть длиной 50 м за полусуточную экспозицию достигал 12–20 особей.

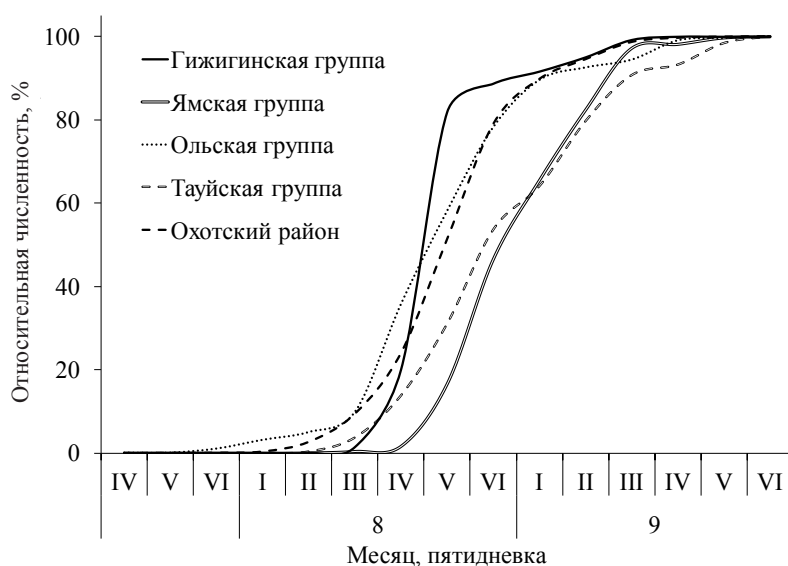


Рис. 2. Сроки нерестовой миграции кижуча *Oncorhynchus kisutch* в реки промысловых районов материкового побережья Охотского моря

Fig. 2. Timing of coho salmon spawning migration to the rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea, by fishing grounds

Ход кижуча типично анадромного фенотипа в реки промысловых районов материкового побережья Охотского моря завершается поздно — отдельных рыб с неразвитыми нерестовыми изменениями отмечают на нерестилищах до января включительно.

Гонцы каюрок кижуча в реки региона заходят в начале августа, а их основная миграция приходится на конец августа — начало октября.

Информация о сроках нерестового хода кижуча в реки материкового побережья Охотского моря, где его численность низка, отрывочна и касается только типично анадромного фенотипа. В р. Пенжина кижуч заходит в сентябре [Коваль и др., 2015], а в реки южной части материкового побережья — в сентябре-октябре (устное сообщение С.Е. Кульбачного).

Возрастной состав. Кижуч, как и другие виды тихоокеанских лососей с длительным пресноводным периодом жизни, имеет сложную возрастную структуру, которая формируется за счет различной длительности пресноводного и морского периодов

жизни. Кижуч материкового побережья Охотского моря представлен 8 возрастными группами (табл. 1). В литературе [Рогатных, 1990] есть данные о том, что из рек региона молодь кижуча может мигрировать в море сеголетками. Однако в обобщенных автором настоящей статьи результатах определения возраста с 1961 г., включавших более 34 тыс. образцов, данные о производителях кижуча, скатившихся в море сеголетками, отсутствуют.

Таблица 1
Возрастной состав проходного кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря, %

Table 1
Age composition of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* on the continental coast of the Okhotsk Sea, %

Река	Возраст, годы								N, экз.
	1.0+	1.1+	1.2+	2.0+	2.1+	2.2+	3.1+	3.2+	
Северное побережье Охотского моря									
Гижигинская группа рек									
Авекова	—	21,33	—	—	74,67	—	4,00	—	150
Большая Гарманда	—	21,74	—	—	73,91	—	4,35	—	23
Гижига	—	51,00	—	—	48,00	—	1,00	—	100
По группе рек	—	32,23	—	—	64,84	—	2,93	—	273
Ямская группа рек									
Туманы	—	60,00	—	—	40,00	—	—	—	15
Яма	—	15,59	0,21	0,03	77,43	2,66	4,08	—	3306
По группе рек	—	15,77	0,21	0,03	77,27	2,65	4,07	—	3321
Ольская группа рек									
Сиглан	—	65,55	—	—	33,61	—	0,84	—	238
Кулькuty	—	73,91	—	—	26,09	—	—	—	23
Ола	0,19	37,78	0,04	0,03	58,17	1,32	2,46	0,01	6875
По группе рек	0,18	38,82	0,04	0,03	57,24	1,28	2,40	0,01	7136
Тауйская группа рек									
Армань	—	31,12	—	—	68,10	—	0,78	—	511
Яна	—	20,13	0,34	—	68,70	7,54	3,29	—	2374
Тауй	0,08	38,92	0,14	0,09	55,71	1,63	3,39	0,04	10358
Мотыклейка	0,43	34,96	—	—	58,88	—	5,73	—	698
Улукан	—	15,69	—	—	82,35	—	1,96	—	51
Быструха	—	23,52	—	—	62,75	—	13,73	—	51
По группе рек	0,08	35,13	0,16	0,06	58,63	2,48	3,43	0,03	14043
По северному побережью	0,10	33,56	0,13	0,05	60,80	2,13	3,21	0,02	24773
Охотский район									
Иня	—	37,62	—	—	61,86	—	0,52	—	194
Кухтуй	—	69,23	0,12	0,01	30,27	0,03	0,34	—	7641
Охота	—	73,33	0,63	—	22,67	3,26	0,11	—	1751
По району	—	69,34	0,21	0,01	29,52	0,62	0,30	—	9586
По региону	0,07	43,55	0,15	0,04	52,07	1,71	2,40	0,01	34359

Ежегодно основу подходов кижуча в реках региона формируют рыбы, прожившие в море один год, — 98,02 %. Доля особей, вернувшихся на нерест после двух лет морского нагула и в год ската в море (каюрки), низкая — соответственно 1,87 и 0,11 %.

На северном побережье Охотского моря в 1961–1975 и 1996–2020 гг. в подходах кижуча доминировали рыбы с двумя, а в 1976–1995 гг. — с одним годом пресноводного нагула. Доля рыб с тремя речными годами, как правило, низкая (табл. 1, рис. 3), но в отдельные годы в реках Ола, Яна и Тауй она достигала 16,7–45,2 %.

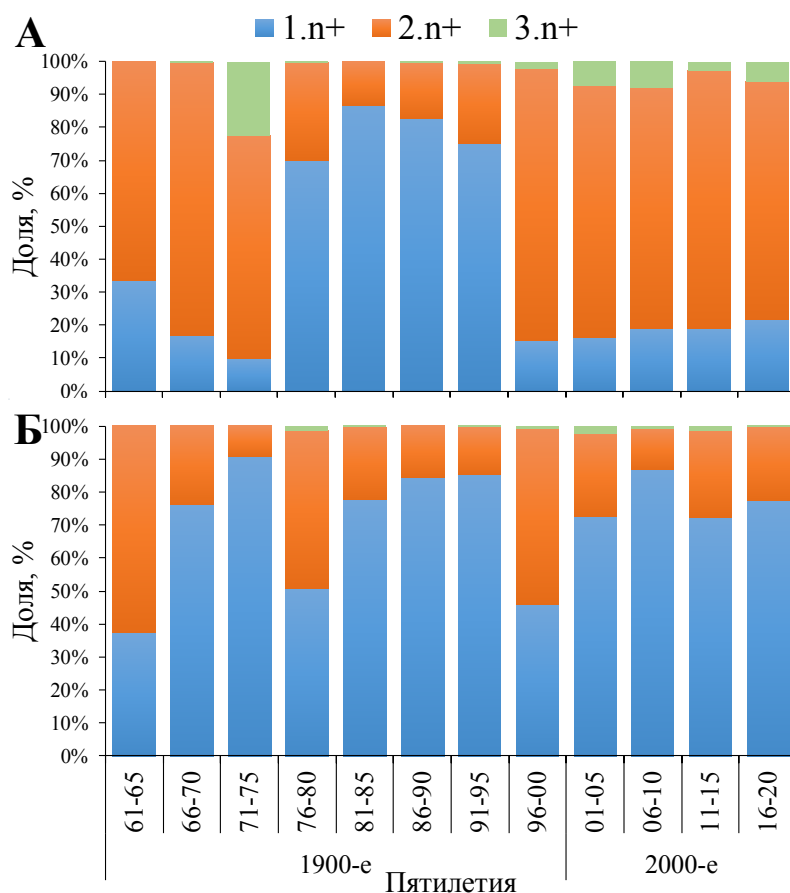


Рис. 3. Доля рыб с 1, 2 и 3 речными годами в подходах кижуча *Oncorhynchus kisutch* в 1961–2020 гг.: **А** — северное побережье Охотского моря; **Б** — Охотский район

Fig. 3. Proportion of fish with 1, 2, and 3 riverine years in the runs of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in 1961–2020: **A** — northern coast of the Okhotsk Sea; **B** — Okhotsk district

В реках Охотского района подходы кижуча, как правило, состоят из рыб с одним годом речного нагула. Лишь в 1961–1965 и 1996–2000 гг. среди производителей доминировали особи, прожившие в пресной воде два года (табл. 1, рис. 3).

Длина и масса тела. Плодовитость. Длина и масса проходного кижуча в реках материкового побережья Охотского моря варьируют соответственно от 27,0 до 84,0 см (средняя — 64,9 см) и от 0,29 до 8,73 кг (средняя — 3,82 кг). Индивидуальная абсолютная плодовитость изменяется в очень широких пределах — от 435 до 13219 икр. при средней — 4602 икр. (табл. 2), но у большей части самок (около 90 %) этот показатель варьирует от 2700 до 6200 икр.

Кижуч типично анадромного фенотипа представлен крупными особями, длина и масса тела которых равны соответственно 64,9 см (от 45,5 до 84,0 см) и 3,78 кг (от 0,98 до 8,73 кг). Как правило, у кижуча самцы крупнее самок. Однако в ряде рек либо самки крупнее самцов, например Большая Гарманда, Кулькuty, Ола, Армань, Быструха и Иня, либо самцы и самки не имеют достоверных различий по линейно-весовым показателям, например в реках Яма, Яна и Мотыклейка (табл. 2).

Кижуч карликового анадромного фенотипа из-за непродолжительного (от нескольких недель до нескольких месяцев) нагула в морских водах имеет небольшие линейно-весовые показатели: длина тела — от 27,0 до 42,7 см (средняя — 36,0 см), масса — от 0,29 до 1,10 кг (средняя — 0,66 кг). Каюрки представлены только самцами.

Таблица 2

Биологические характеристики проходного кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря

Table 2

Biological parameters of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* on the continental coast of the Okhotsk Sea

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Северное побережье Охотского моря									
Гижигинская группа рек									
Авекова	<u>65,2±0,5</u> 54,0–78,0	<u>64,9±0,4</u> 56,0–71,0	<u>65,0±0,3</u> 54,0–78,0	<u>3,38±0,09</u> 1,88–5,97	<u>3,29±0,06</u> 2,18–4,40	<u>3,34±0,06</u> 1,88–5,97	<u>5440±161</u> 2296–9514	46,0	150
Гижига	<u>67,8±0,7</u> 49,0–78,0	<u>65,2±0,5</u> 60,6–76,0	<u>66,7±0,5</u> 49,0–78,0	<u>3,59±0,11</u> 1,14–5,63	<u>3,35±0,07</u> 2,63–4,76	<u>3,49±0,07</u> 1,14–5,63	<u>4899±164</u> 3708–6246	42,0	100
Большая Гарманда	<u>60,6±2,6</u> 43,0–67,0	<u>64,8±0,6</u> 61,0–67,9	<u>63,1±1,1</u> 43,0–67,9	<u>2,88±0,34</u> 1,01–3,99	<u>3,63±0,09</u> 3,06–4,12	<u>3,34±0,16</u> 1,01–4,12	<u>5317±276</u> 4419–6602	60,9	23
По группе рек	<u>65,9±0,5</u> 43,0–78,0	<u>65,0±0,3</u> 56,0–76,0	<u>65,5±0,3</u> 43,0–78,0	<u>3,43±0,07</u> 1,01–5,97	<u>3,35±0,04</u> 2,18–4,76	<u>3,39±0,04</u> 1,01–5,97	<u>5323±125</u> 2296–9514	45,8	273
Ямская группа рек									
Туманы	<u>70,1±0,8</u> 66,0–76,0	<u>67,7±1,5</u> 65,0–70,0	<u>69,6±0,7</u> 65,0–76,0	<u>4,61±0,13</u> 4,15–5,67	<u>4,25±0,09</u> 4,13–4,42	<u>4,54±0,11</u> 4,13–5,67	<u>5377±566</u> 4309–6237	20,0	15
Яма	<u>64,9±0,1</u> 27,0–79,5	<u>64,9±0,1</u> 50,5–77,0	<u>64,9±0,1</u> 27,0–79,5	<u>3,58±0,02</u> 0,29–7,17	<u>3,58±0,02</u> 1,52–6,12	<u>3,58±0,01</u> 0,29–7,17	<u>4637±28</u> 435–10125	42,9	3848
По группе рек	<u>64,9±0,1</u> 27,0–79,5	<u>64,9±0,1</u> 50,5–77,0	<u>64,9±0,1</u> 27,0–79,5	<u>3,58±0,02</u> 0,29–7,17	<u>3,59±0,02</u> 1,52–6,12	<u>3,58±0,01</u> 0,29–7,17	<u>4638±28</u> 435–10125	42,8	3863
Ольская группа рек									
Сиглан	<u>64,2±0,4</u> 49,0–73,0	<u>63,2±0,3</u> 54,0–72,5	<u>63,8±0,3</u> 49,0–73,0	<u>3,38±0,08</u> 1,36–5,47	<u>3,22±0,05</u> 1,76–4,90	<u>3,31±0,05</u> 1,36–5,47	<u>4594±116</u> 2700–7436	43,7	238
Кулькuty	<u>57,9±2,1</u> 39,0–71,0	<u>61,7±1,9</u> 54,0–64,5	<u>58,7±1,7</u> 39,0–71,0	<u>2,34±0,24</u> 0,62–4,35	<u>2,90±0,31</u> 1,73–3,40	<u>2,46±0,21</u> 0,62–4,35	<u>3777±469</u> 2419–5057	21,7	23
Ола	<u>62,7±0,1</u> 28,0–80,0	<u>63,7±0,1</u> 40,0–78,0	<u>63,2±0,1</u> 28,0–80,0	<u>3,26±0,02</u> 0,35–7,07	<u>3,41±0,01</u> 1,53–7,10	<u>3,33±0,01</u> 0,35–7,10	<u>4415±21</u> 888–9600	49,2	7649
По группе рек	<u>62,7±0,1</u> 28,0–80,0	<u>63,6±0,1</u> 40,0–78,0	<u>63,2±0,1</u> 28,0–80,0	<u>3,26±0,02</u> 0,35–7,07	<u>3,41±0,01</u> 1,53–7,10	<u>3,33±0,01</u> 0,35–7,10	<u>4417±21</u> 888–9600	49,0	7910
Тауйская группа рек									
Армань	<u>61,6±0,4</u> 42,5–81,5	<u>63,3±0,3</u> 48,5–73,0	<u>62,4±0,3</u> 42,5–81,5	<u>3,01±0,07</u> 0,89–8,60	<u>3,34±0,04</u> 1,46–5,34	<u>3,16±0,04</u> 0,89–8,60	<u>4343±58</u> 2247–6270	45,1	525
Яна	<u>65,1±0,2</u> 40,5–82,1	<u>65,2±0,1</u> 48,5–77,4	<u>65,1±0,1</u> 40,5–82,1	<u>3,74±0,03</u> 0,85–8,55	<u>3,76±0,02</u> 1,60–6,90	<u>3,75±0,02</u> 0,85–8,55	<u>4655±32</u> 1448–9984	49,5	2747
Тауй	<u>66,1±0,1</u> 32,0–84,0	<u>64,7±0,1</u> 47,0–76,0	<u>65,4±0,1</u> 32,0–84,0	<u>4,04±0,02</u> 0,43–8,73	<u>3,79±0,01</u> 1,21–6,96	<u>3,91±0,01</u> 0,43–8,73	<u>4329±18</u> 537–11570	48,8	10834
Моты-клейка	<u>64,2±0,3</u> 44,0–77,0	<u>64,2±0,2</u> 53,0–73,0	<u>64,2±0,2</u> 44,0–77,0	<u>3,42±0,05</u> 0,87–6,33	<u>3,48±0,04</u> 1,72–5,15	<u>3,44±0,03</u> 0,87–6,33	<u>4626±93</u> 2795–6272	43,3	698
Улукан	<u>67,4±0,9</u> 53,5–80,0	<u>67,1±0,7</u> 63,0–72,0	<u>67,3±0,7</u> 53,5–80,0	<u>3,57±0,17</u> 1,93–6,58	<u>3,45±0,12</u> 2,82–4,35	<u>3,53±0,12</u> 1,93–6,58	<u>5259±312</u> 3135–8125	27,5	51
Быструха	<u>62,7±1,1</u> 48,0–75,0	<u>64,0±0,7</u> 57,0–73,0	<u>63,4±0,6</u> 48,0–75,0	<u>3,00±0,15</u> 1,20–4,45	<u>3,15±0,11</u> 1,94–4,59	<u>3,08±0,09</u> 1,20–4,59	<u>4015±332</u> 700–7150	52,8	72
По группе рек	<u>65,5±0,1</u> 32,0–84,0	<u>64,6±0,1</u> 47,0–77,4	<u>65,1±0,1</u> 32,0–84,0	<u>3,84±0,01</u> 0,43–8,73	<u>3,71±0,01</u> 1,21–6,96	<u>3,78±0,01</u> 0,43–8,73	<u>4376±14</u> 537–11570	47,9	14927
По северному побережью	<u>66,3±0,1</u> 36,7–80,3	<u>65,1±0,1</u> 45,0–79,0	<u>65,7±0,1</u> 36,7–80,3	<u>4,25±0,01</u> 0,66–8,57	<u>4,08±0,01</u> 1,65–6,97	<u>4,16±0,01</u> 0,66–8,57	<u>4860±11</u> 1183–13219	47,5	26973

Окончание табл. 2
Table 2 finished

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Охотский район									
Иня	64,4±0,4 42,5–75,8	65,1±0,2 50,8–73,5	64,8±0,2 42,5–75,8	3,98±0,07 1,47–6,78	4,16±0,05 2,26–6,42	4,07±0,05 1,47–6,78	4988±65 2196–7314	49,4	397
Кухтуй	66,4±0,1 36,7–80,3	65,2±0,1 50,5–79,0	65,7±0,0 36,7–80,3	4,27±0,02 0,66–8,57	4,08±0,01 1,65–6,97	4,17±0,01 0,66–8,57	4852±12 1183–13219	52,9	11020
Охота	66,2±0,2 46,0–80,0	65,0±0,1 45,0–78,0	65,6±0,1 45,0–80,0	4,24±0,03 1,22–8,45	4,05±0,02 1,70–6,87	4,14±0,02 1,22–8,45	4888±33 1475–12281	49,8	2257
Толмот	66,1±0,6 52,4–71,4	63,9±0,4 57,7–70,0	64,8±0,3 52,4–71,4	4,16±0,13 1,85–5,60	3,85±0,08 2,61–5,09	3,97±0,07 1,85–5,60	4664±81 3363–5798	60,0	100
По району	66,3±0,1 36,7–80,3	65,1±0,1 45,0–79,0	65,7±0,1 36,7–80,3	4,25±0,01 0,66–8,57	4,08±0,01 1,65–6,97	4,16±0,01 0,66–8,57	4860±11 1183–13219	52,3	13774
По региону	65,2±0,0 27,0–84,0	64,7±0,1 40,0–79,0	64,9±0,1 27,0–84,0	3,85±0,01 0,29–8,73	3,78±0,01 1,21–7,10	3,82±0,01 0,29–8,73	4602±8 435–13219	49,3	40747

Примечание. Над чертой — среднее арифметическое и стандартная ошибка; под чертой — пределы варьирования признака.

Межгодовая изменчивость биологических характеристик. В реки северного побережья Охотского моря наиболее крупный кижуч заходил во второй половине 1980-х — первой половине 1990-х гг. Со второй половины 1990-х по конец 2010-х гг. показатели его длины и массы тела снизились соответственно на 4,5 см и 1,14 кг (рис. 4).

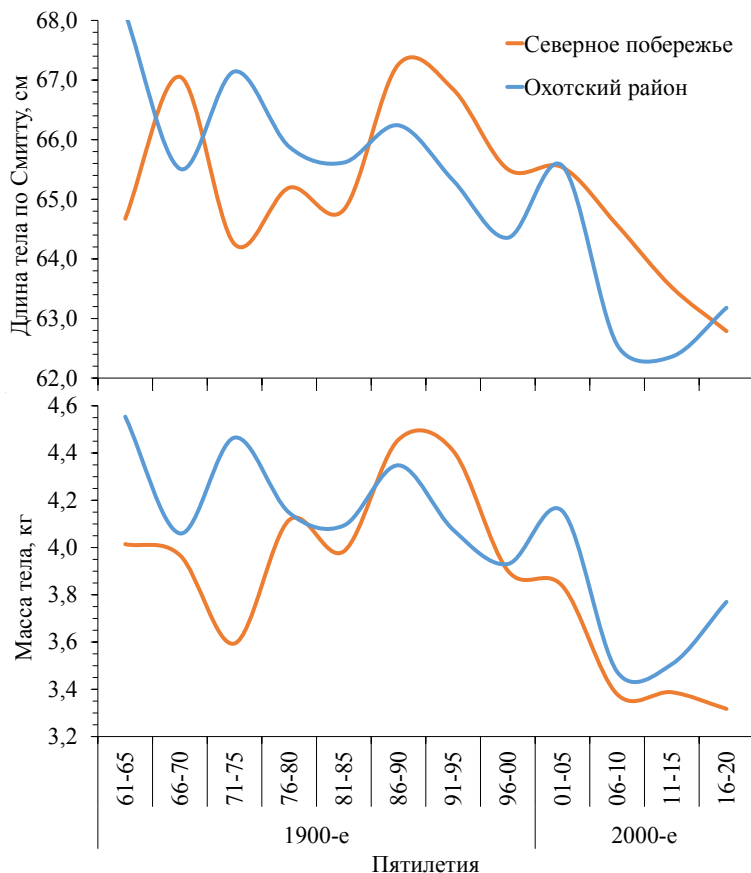


Рис. 4. Динамика средних показателей длины и массы тела кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря

Fig. 4. Dynamics of average length and weight of body for coho salmon *Oncorhynchus kisutch* on the continental coast of the Okhotsk Sea

В Охотском районе средние показатели длины и массы тела кижуча с 1960-х по 2000-е гг. включительно снизились соответственно на 5,6 см и 1,08 кг. В 2010-е гг. линейно-весовые показатели производителей незначительно выросли — соответственно на 0,8 см и 0,26 кг. Увеличение размеров кижуча Охотского района происходило периодически, в последовательные 15-летние периоды, — в 1971–1975, 1986–1990, 2001–2005 и в 2016–2020 гг., но в каждый последующий пик размеры рыб были меньше, чем в предыдущий (рис. 4).

Долгопериодные изменения плодовитости анадромного кижуча материкового побережья Охотского моря согласуются с динамикой размеров его тела. Эта связь закономерна, так как плодовитость кижуча тесно скоррелирована с его массой тела ($y = 1154,8x^{1,0026}$, $R = 0,91$, $p < 0,001$). У кижуча северного побережья Охотского моря наиболее высокая средняя плодовитость была во второй половине 1980-х — первой половине 1990-х гг. — 4956–5018 икр., а ко второй половине 2000-х гг. она снизилась до 3911 икр. В 2010-е гг. средняя плодовитость проходного кижуча северного побережья Охотского моря незначительно выросла — до 4065–4199 икр. Средняя плодовитость проходного кижуча Охотского района с 1960-х по первую половину 2010-х гг. уменьшилась на 1939 икр. — с 5221 до 3282 икр. Рост показателя отмечен только во второй половине 2010-х гг. — до 4059 икр.

Изменчивость биологических характеристик в течение нерестового хода. У кижуча типично анадромного фенотипа материкового побережья Охотского моря в сентябре наблюдается резкое изменение качественных показателей, например длины тела, гонадосоматического индекса и соотношения полов (рис. 5). По мнению ряда исследователей [Иванков, 1967; Гриценко, 2002; Зорбиди, 2010], такие изменения свидетельствуют о подходах рыб, принадлежащих разным темпоральным формам.

Выявленные изменения качественных показателей кижуча аналогичны таковым у ранней и поздней темпоральных форм кижуча Камчатки [Зорбиди, 2010] и подтверждают предположение Ж.Х. Зорбиди с соавторами [2006] о наличии у кижуча материкового побережья Охотского моря как минимум двух темпоральных форм.

Структура чешуи. Темп роста

На чешуе кижуча типично анадромного фенотипа материкового побережья Охотского моря формируется 52–69 склеритов. Изменчивость их количества в первую очередь связана с длительностью пресноводного периода жизни рыб. У рыб, скатившихся в море после одного, двух и трех лет нагула в реках, на чешуе закладывается соответственно 11–12, 16–18 и 19–23 склерита. За первый год жизни в море на чешуе закладывается от 26 до 33 склеритов. Прирост последнего года жизни — 8–17 склеритов (табл. 3).

Согласно результатам обратного расчисления средняя длина молоди кижуча, скатившейся после одного, двух и трех лет жизни в пресных водах, варьирует соответственно от 8,9 до 9,7, от 12,0 до 13,1 и от 13,6 до 15,8 см. За первый год жизни в море кижуч вырастает до 41,1–53,0 см, а прирост последнего года жизни варьирует от 7,7 до 20,9 см (табл. 3). В целом прирост длины тела кижуча за время морского нагула составляет 46,0–57,2 см.

Результаты обратного расчисления длины покатной молоди соответствуют наблюдаемым данным — из рек материкового побережья Охотского моря молодь кижуча на втором (1+), третьем (2+) и четвертом (3+) годах жизни скатывается при длине тела 6,7–12,2, 7,5–17,4 и 13,3–18,4 см, а ее чешуя состоит соответственно из 8–16, 11–25 и 18–28 склеритов.

Естественное воспроизводство. Оптимальная температура воды для нереста кижуча находится в пределах 4,4–9,4 °C. Икра, отложенная при температуре воды ниже 0,6 °C, полностью погибает. Верхняя летальная граница температуры воды для развивающейся икры равна 16 °C. Нижняя летальная граница для развивающейся икры,

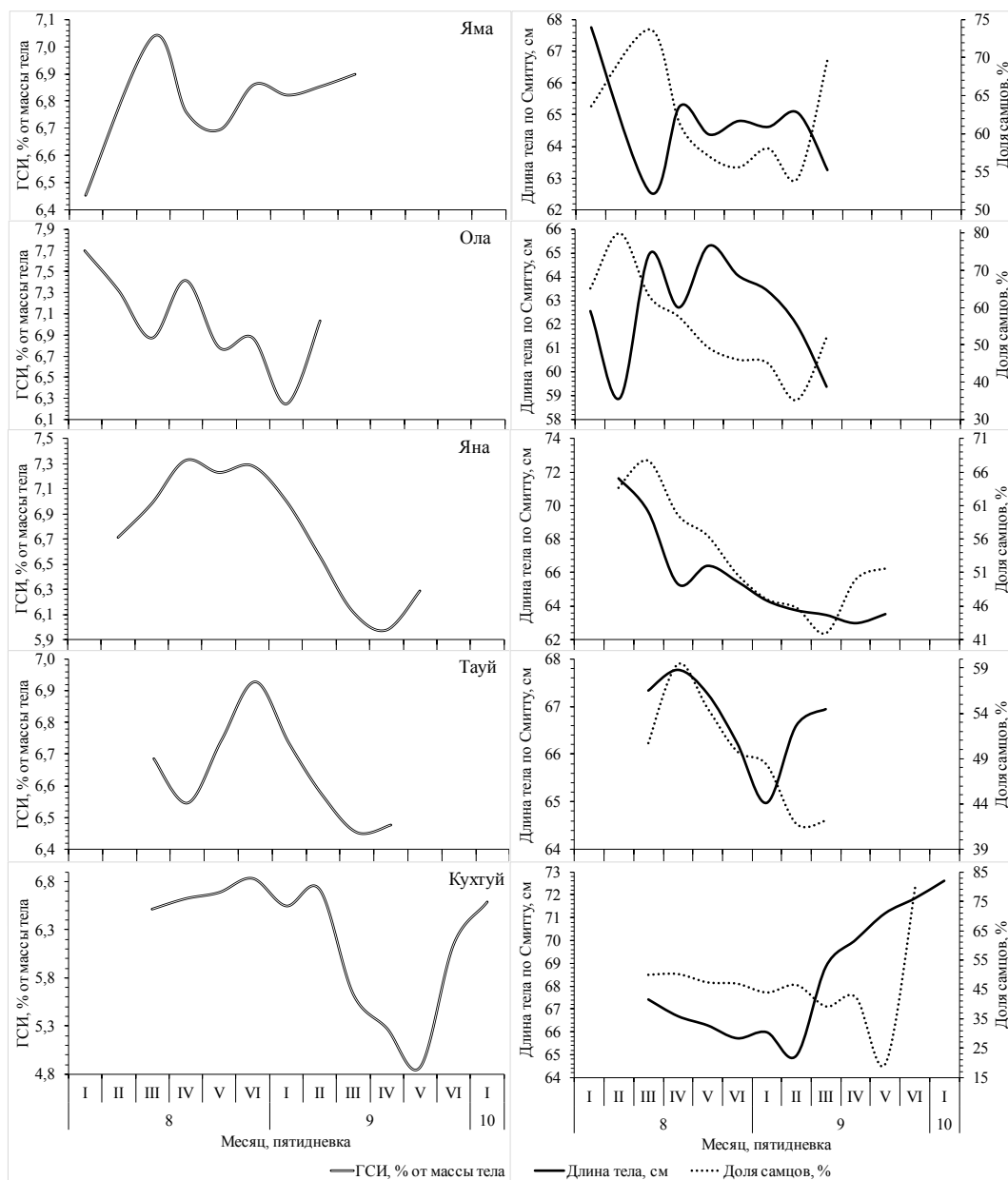


Рис. 5. Динамика биологических характеристик самцов кижуча *Oncorhynchus kisutch* некоторых рек материкового побережья Охотского моря

Fig. 5. Dynamics of biological parameters for coho salmon males from the Yama, Ola, Yana, Tauy, and Kuchtuy Rivers

не прошедшей эпобиолю, равна 2,0 °C. В зависимости от температуры воды процесс эпобиолии завершается через 11–25 сут (105–115 градусо-дней) от оплодотворения. После этого икра становится резистентной к положительной температуре, близкой к 0 °C [Смирнов, 1975; Dong, 1981; Tang et al., 1987; Bell, 1990; Murray et al., 1990].

Для нереста кижуч всегда занимает акватории с выходами ключей [Семко, 1954; Рогатных, 1990; Зорбиди, 2010]. На основе различий в генезисе грунтовых вод, глубине, проточности и термическом режиме нерестилища кижуча в реках материкового побережья Охотского моря можно разделить на два типа. Первый тип представляет собой проточные акватории с выходами таликовых вод, расположенные, как правило,

Таблица 3
Структура чешуи и темп роста кижуча *Oncorhynchus kisutch* типично анадромного фенотипа некоторых рек материкового побережья Охотского моря

Table 3

Scale structure and growth rate for coho salmon of typical anadromous phenotype from some rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea

Год	Воз- раст, годы	Количество склеритов, шт.						Темп роста, см					Дли- на тела, см	N, экз.
		Речной период			Морской период		Все- го	Речной период			Морской период			
		1-й год	2-й год	3-й год	1-й год	Прирост последнего года жизни		1-й год	2-й год	3-й год	1-й год	Прирост последнего года жизни		
Р. Яма														
2005	1.1+	11	–	–	28	13	52	9,1	–	–	41,1	18,4	59,5	34
	2.1+	8	8	–	28	14	58	7,2	12,0	–	43,9	19,5	63,4	108
	3.1+	9	5	7	26	14	61	7,3	11,2	15,8	49,3	20,4	69,7	3
2006	1.1+	11	–	–	33	11	55	9,5	–	–	47,3	16,4	63,7	13
	2.1+	8	8	–	30	11	57	7,3	12,5	–	49,4	15,5	64,9	76
	3.1+	7	8	6	30	15	66	6,1	11,0	15,3	51,6	20,9	72,5	4
Р. Ола														
2005	1.1+	12	–	–	29	14	55	9,6	–	–	42,4	18,9	61,3	7
	2.1+	8	9	–	26	15	58	7,5	13,1	–	44,3	19,8	64,1	16
2007	1.1+	12	–	–	30	14	56	9,4	–	–	42,4	18,8	61,2	11
	2.1+	9	9	–	29	13	60	7,6	13,0	–	46,7	16,6	63,3	53
	3.1+	7	8	4	32	8	59	7,3	12,1	15,5	53,8	7,7	61,5	1
Р. Тайй														
2005	1.1+	12	–	–	29	14	55	9,7	–	–	45,0	19,3	64,3	26
	2.1+	9	8	–	29	14	60	7,6	12,4	–	46,5	17,7	64,2	116
2006	1.1+	11	–	–	31	11	53	9,3	–	–	47,0	15,5	62,5	16
	2.1+	9	8	–	31	10	58	7,9	12,8	–	52,0	14,1	66,1	72
2007	1.1+	11	–	–	31	14	56	8,9	–	–	45,4	19,8	65,2	6
	2.1+	9	8	–	30	14	61	7,9	12,6	–	47,4	17,9	65,3	39
	3.1+	8	8	7	28	17	68	6,2	10,0	13,6	44,5	20,8	65,3	2

в верховьях рек. Нерестилища этого типа характеризуются низкой скоростью течения (до 0,3–0,5 м/с) и небольшими глубинами (0,3–1,0 м). Их термический режим в значительной мере зависит от тепла, поступающего от атмосферы. В период воспроизводства кижуча вода на нерестилищах может прогреваться до 19,0 °С [Смирнов, 1975], а в период эмбриогенеза и развития личинок она остывает до 0,2–0,3 °С. Зимой на акваториях нерестилищ формируются покровные льды.

Неустойчивый температурный режим нерестилищ первого типа ограничивает период эффективного воспроизводства кижуча датой, после которой отложенная икра не может набрать достаточное количество тепла для завершения эпиболии. Во второй половине октября вода на нерестилищах этого типа остывает до температуры, летальной для икры кижуча, не прошедшей стадию эпиболии. Ограничения, накладываемые термическим режимом на развитие икры, предопределяют, что эффективный нерест кижуча в реках материкового побережья Охотского моря на нерестилищах первого типа возможен с начала сентября до середины октября.

Второй тип нерестилищ — это акватории, на которых разгружаются глубинные подмерзлотные воды. Обычно они расположены в протоках, отходящих от основного русла, в затоках и лимнокренах. Для этих акваторий характерно слабое течение (в протоках) — до 0,10–0,15 м/с — или его отсутствие (в лимнокренах и затоках), а также относительно большие глубины (до 1,5 м). Зимой даже при понижении температуры воздуха до минус 45,0 °С и ниже нерестилища второго типа не покрываются льдом.

Благодаря стабильной температуре разгружающихся глубинных подмерзлотных вод нерест кижуча на этих участках продолжается до января включительно.

Воспроизводство кижуча материкового побережья Охотского моря на нерестилищах двух типов подтверждает наличие у него двух темпоральных форм.

Грунты на нерестилищах кижуча часто имеют в своем составе высокую долю ила [Koski, 1966; Смирнов, 1975]. Это снижает их водопроницаемость и негативно сказывается на скорости транспорта растворенных в воде газов и продуктов метаболизма в нерестовых буграх. Адаптация кижуча к дефициту кислорода в раннем онтогенезе прослеживается по высокой плотности кровеносной сети у его эмбрионов и личинок. Например, к моменту вылупления длина капилляров на 1 мм² поверхности желточного мешка достигает 9,5 мм и более [Смирнов, 1975]. Кроме того, резистентность к продуктам метаболизма обеспечивает астаксантин. Среди тихоокеанских лососей по его содержанию в икре кижуч уступает только нерке — 7,2 против 9,6 мг% [Яржомбек, 1966, 1970].

В реках материкового побережья Охотского моря инкубация икры кижуча на нерестилищах второго типа продолжается около 4,5 мес. Массовый выклев личинок проходит на 130–133-е сут (410–420 градусо-дней) от оплодотворения икры [Рогатных, 1987]. В грунте личинки остаются в течение 1,0–1,5 мес. Из бугров молодь выходит с апреля по июнь.

Экология и биология молоди в пресных водах. После выхода из нерестовых бугров молодь кижуча ведет территориальный образ жизни и агрессивно отгоняет всех пришельцев от индивидуальных участков. При достижении длины около 50 мм агрессивность мальков снижается [Mason, Chapman, 1965], и они расселяются на акватории с замедленным течением, в том числе на равнинные участки рек и в озера. Расселение по речным или озерно-речным системам происходит в форме денатантных и контранатантных миграций.

Характерными биотопами для нагульной молоди кижуча в пресных водных объектах материкового побережья Охотского моря, как и на ареале в целом [Смирнов, 1975; Sandercock, 1991], являются мелководные, хорошо прогреваемые слабопроточные участки с зарослями макрофитов, завалами деревьев, крупными валунами, галечными и песчаными косами. Молодь кижуча формирует как моновидовые скопления, так и смешанные с одноразмерной молодью гольцов *Salvelinus*, хариусов *Thymallus*, голянов *Phoxinus*, китайских голянов *Rhynchocypris*, многоиглых *Pungitius* и трехиглых *Gasterosteus* колюшек.

Спектр питания молоди кижуча зависит от ее размеров. В начале малькового периода основу питания формируют личинки комаров-звонцов сем. Chironomidae (отр. Diptera). По мере роста спектр питания молоди расширяется, в нем появляются куколки комаров-звонцов, личинки веснянок (отр. Plecoptera), поденок (отр. Ephemeroptera), ручейников (отр. Trichoptera) и другие организмы бентоса.

У молоди длиной более 40 мм в питании обычными становятся имаго амфибиотических насекомых, а также наземных членистоногих: коллемболы *Collembola*, клещи *Acarina*, клопы *Heteroptera*, жуки *Coleoptera*, равнокрылые (отр. Homoptera) и др. Во второй половине лета в питании молоди кижуча появляется икра тихоокеанских лососей, а также ткани погибших после нереста производителей. Кроме того, существенную роль в питании играют личинки мясных мух сем. Calliphoridae (отр. Diptera), которые развиваются на снетке тихоокеанских лососей и которых смыкает течение.

В возрасте 1+ молодь кижуча переходит к хищному образу жизни. В реках материкового побережья Охотского моря она потребляет молодь горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты, многоиглых и трехиглых колюшек, а также гольцов, хариуса и голянов. Отмечены случаи каннибализма.

Для молоди кижуча материкового побережья Охотского моря характерна сезонная изменчивость интенсивности питания. В мае, июне и в июле средний общий индекс наполнения ее желудков равен 181,5, 111,0 и 268,9 ‰, в октябре и ноябре — 302,0 и 235,0 ‰, в декабре и январе — 45,0 и 3,7 ‰ [Рогатных, 1987; Волобуев, Марченко, 2011]. Снижение интенсивности питания кижуча в июне связано с развитием половодья, в условиях которого высокая скорость течения и мутность воды препятствуют эффек-

тивной добыче кормовых объектов [Piccolo et al., 2008], а в декабре и в январе — с выхолаживанием воды соответственно до 3,2–3,8 °С и до 1,5–2,0 °С.

Миграции молоди кижуча в бассейнах рек региона начинаются в конце мая с прогревом воды выше 3 °С. Большая часть молоди — около 72 % — мигрирует, как правило, в ночные часы (рис. 6).

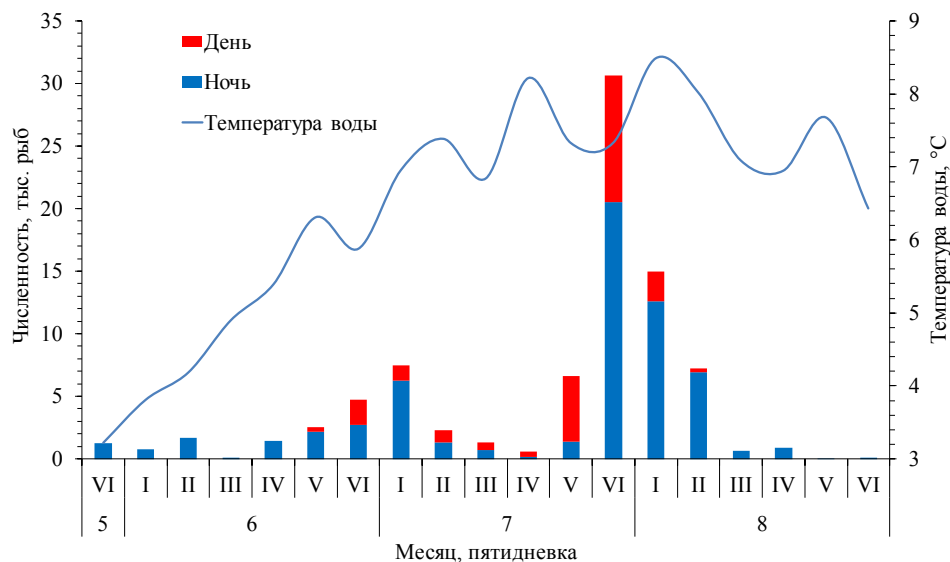


Рис. 6. Динамика температуры воды и миграции молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в р. Ола

Fig. 6. Dynamics of water temperature and downstream migration of coho salmon juveniles in the Ola River

В динамике миграции молоди кижуча в реках материкового побережья Охотского моря присутствовали два пика (рис. 6). Первый приходился на вторую половину июня — начало июля. Его главным образом формировала молодь длиной от 6,7 до 18,4 см в возрасте 1+–3+ лет, мигрировавшая на нагул в море. Второй пик был в конце июля — первой половине августа. Он отражает расселение молоди в бассейнах рек. Туводные миграции совершали сеголетки длиной тела до 5,5–6,1 см, а также рыбы старших возрастных групп, оставшиеся на нагул в реках. В этот период доля пресмолтлов среди мигрантов незначительна.

Нижний предел длины покатников кижуча соответствует пороговой для смолтификации длине тела — 70–80 мм [Conte et al., 1966]. В условиях материкового побережья Охотского моря молодь кижуча поднимается на плав в апреле-июне, а пороговой длины для ската в море она достигает не раньше октября. В это время условия в морском прибрежье неблагоприятны для начала морского нагула. Кроме того, на фоне осеннего выхолаживания вод снижается интенсивность питания молоди кижуча, что ограничивает возможность ее смолтификации, требующей от организма высоких затрат энергии.

Динамика численности. В реках материкового побережья Охотского моря проходной кижуч наибольшей численности достигает в р. Яма и на участке от р. Ола до р. Улья включительно. Основными нерестовыми водотоками являются реки Охотá, Тауй и Кухтуй, в которые в 1976–2020 гг. на нерест проходило в среднем 111,2, 40,7 и 38,5 тыс. производителей. Кроме того, в относительно больших количествах кижуч проходит в реки Парень, Гижига, Наяхан (см. рис. 1, 7).

В р. Пенжина кижуч — редкий объект добычи [Коваль и др., 2015, 2018]. При этом в расположенной немного юго-западнее р. Парень среднемноголетняя численность его подходов превышает 5 тыс. особей. В реках юго-западной части материкового побережья Охотского моря, южнее р. Унчи, численность кижуча невысока (рис. 1, 7).

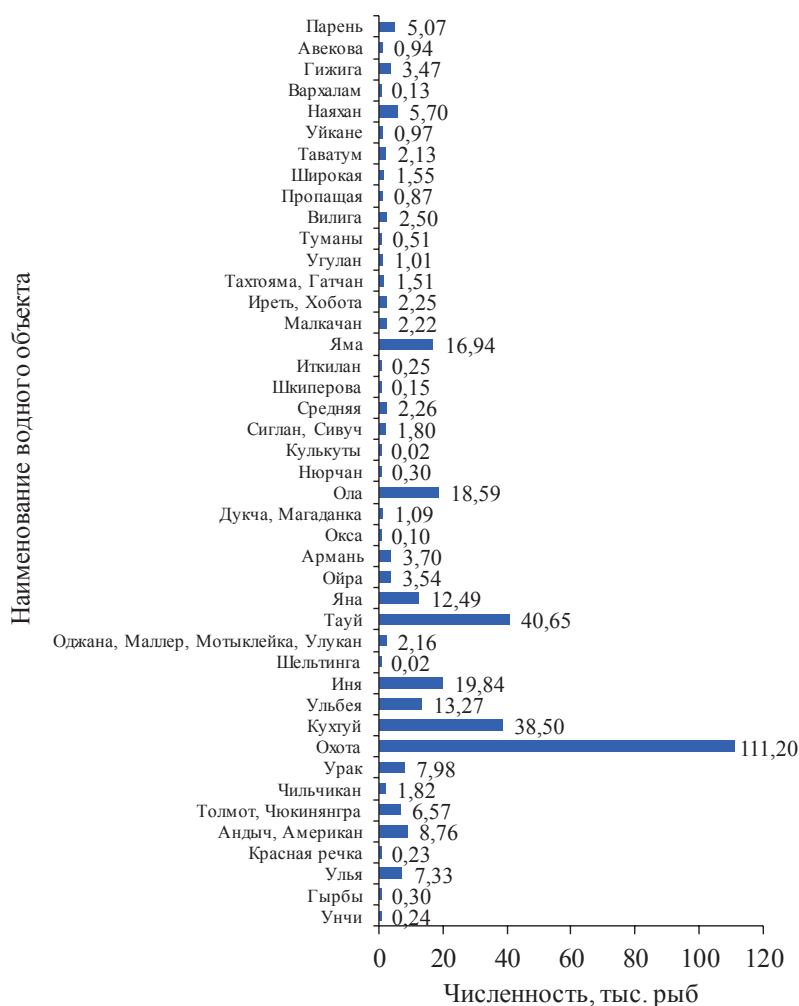


Рис. 7. Среднемноголетняя численность подходов кижуча *Oncorhynchus kisutch* в нерестовые реки материкового побережья Охотского моря

Fig. 7. Mean long-term abundance of coho salmon runs to the spawning rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea

Состояние запасов и промысел

По объему добычи в водных объектах материкового побережья Охотского моря кижуч занимает третье место, уступая горбуше и кете. Ежегодно его доля в общем вылове тихоокеанских лососей варьирует от 0,2 до 7,7 %. В годы низкой численности подходов горбуши доля кижуча в уловах существенно возрастает. Например, на северном побережье Охотского моря в 2014 г. он сформировал 12,8 % вылова тихоокеанских лососей, в Охотском районе в 1980-м и 1992-м гг. — соответственно 12,7 и 13,4 %.

Вылов кижуча в 1925–2020 гг. варьировал от 0,7 до 1159,0 т, в том числе на северном побережье Охотского моря — от 0,7 до 325,0 т, в Охотском районе — от 1,5 до 1159,0 т (рис. 8). На материковом побережье Охотского моря в 1925–2020 гг. было два периода высокой численности и, соответственно, высоких уловов кижуча — 1930-е — первая половина 1960-х гг. и 1990–2010-е гг. В эти периоды среднегодовой вылов был на уровне соответственно 412,3 и 486,8 т. Наименьший среднегодовой вылов кижуча — 43,2 т — наблюдался во второй половине 1960-х — первой половине 1970-х гг., а минимальные уловы были получены в 1968 и 1973 гг. — соответственно 2,2 и 6,0 т. Период восстановления запасов кижуча после депрессии численности при-

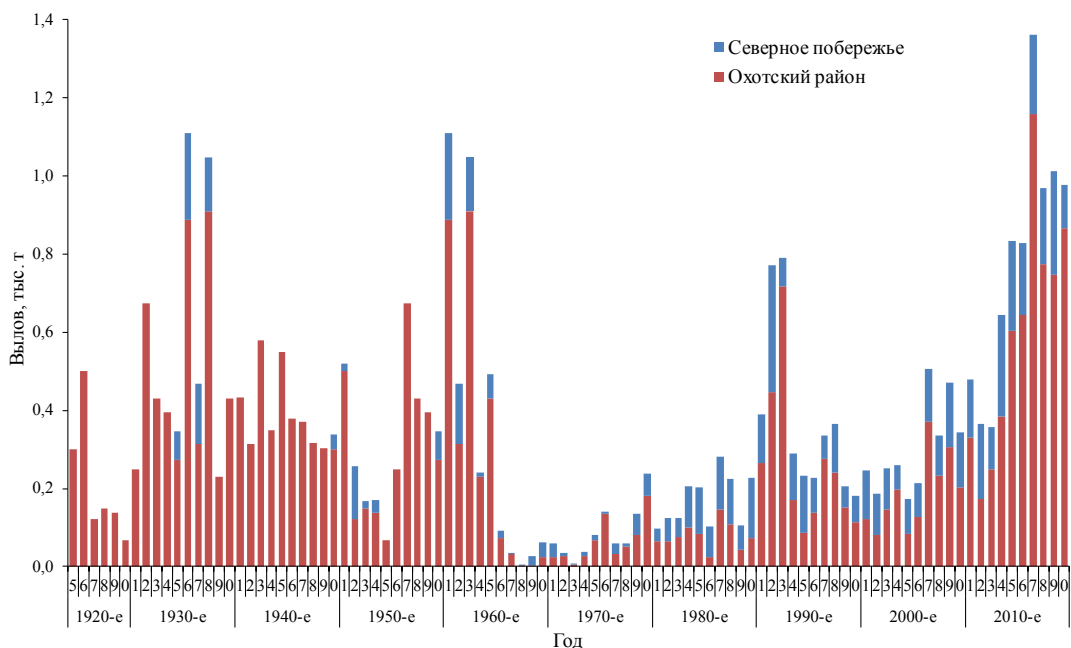


Рис. 8. Динамика вылова кижуча *Oncorhynchus kisutch* в промысловых районах материкового побережья Охотского моря в 1925–2020 гг.

Fig. 8. Dynamics of commercial harvest of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in 1925–2020, by fishing grounds on the continental coast of the Okhotsk Sea

шелся на вторую половину 1970-х — 1980-е гг. В этот период среднегодовой вылов кижуча составил 155,3 т (рис. 8).

Формирование численности и биологических характеристик

Увеличение вылова кижуча материкового побережья Охотского моря в 1960–2010-е гг. было тесно связано с ростом температуры воздуха и сопутствующим изменением количества градусо-дней в теплый период года (рис. 9).

В безледовый период года термический режим водных объектов напрямую зависит от температуры воздуха [Важнов, 1976; Erickson, Stefan, 2000]. Это позволяет предположить, что потепление климата сопровождалось улучшением термических условий нагула молоди. Например, с 1960-х по 2010-е гг. в водных объектах материкового побережья Охотского моря период, в который температура воды оптимальна для нагула молоди кижуча (3–14 °C [Bell, 1990]), увеличился со 123–128 до 143–148 дней. При этом термический режим нагульных водоемов не выходил за верхнюю границу термопреферендума молоди кижуча.

Увеличение количества тепла, поступавшего в нерестовые реки, по-видимому, повысило эффективность воспроизводства кижуча на мелководных проточных нерестилищах с неустойчивым термическим режимом (нерестилища первого типа). В силу небольшой глубины приоритет в размножении на этих акваториях имеют производители с небольшими размерами тела [Кирпичников, 1979; Коновалов, Шевляков, 1980]. Соответственно, рост их численности в подходах был причиной изменения размеров кижуча материкового побережья Охотского моря (см. рис. 4).

Термический режим нерестово-выростных водных объектов — не единственный фактор, влияющий на динамику численности кижуча в регионе, что прослеживается, например, по отклонению от общего тренда данных за 1961–1965 и 1991–1995 гг., а для северного побережья Охотского моря также и за 2011–2015 гг. (рис. 9). В р. Ола численность подходов кижуча тесно связана с численностью горбуши (рис. 10). Данная зависимость объясняется тем, что молодь горбуши — кормовой объект для молоди

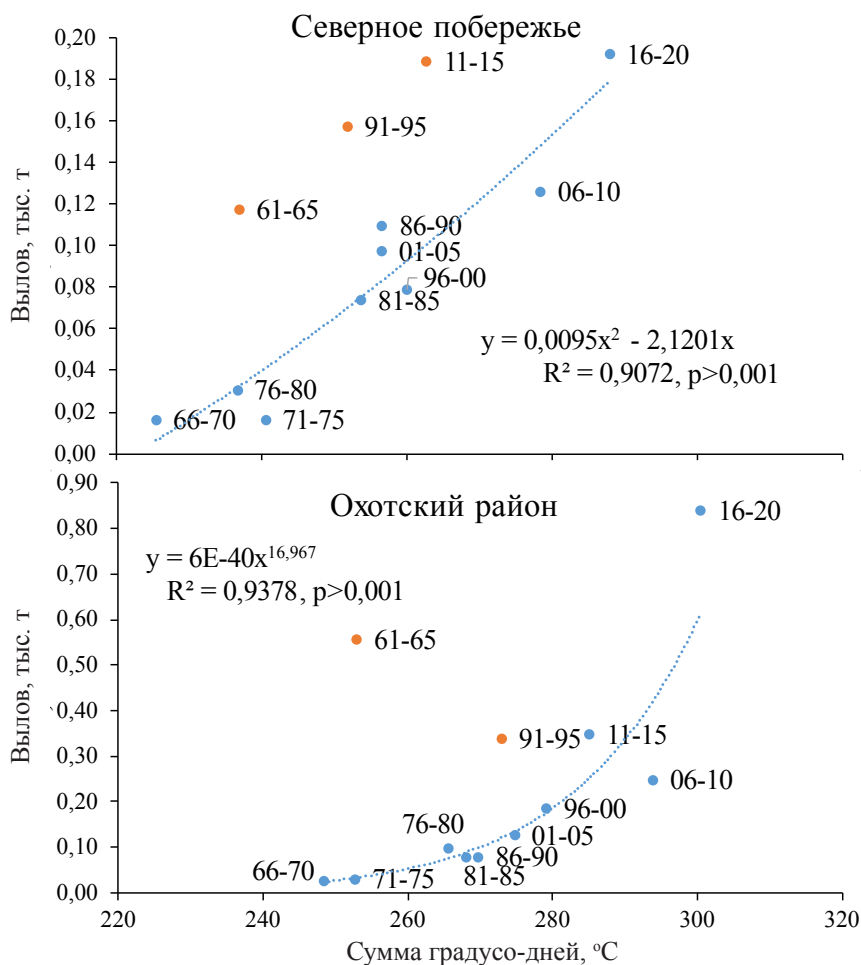


Рис. 9. Зависимость объема добычи кижуча *Oncorhynchus kisutch* в 1960–2010-е гг. от суммы градусо-дней (данные осреднены по пятилетиям)

Fig. 9. Dependence of the harvest of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the 1960–2010s on the sum of degree days (data are averaged by five-year periods)

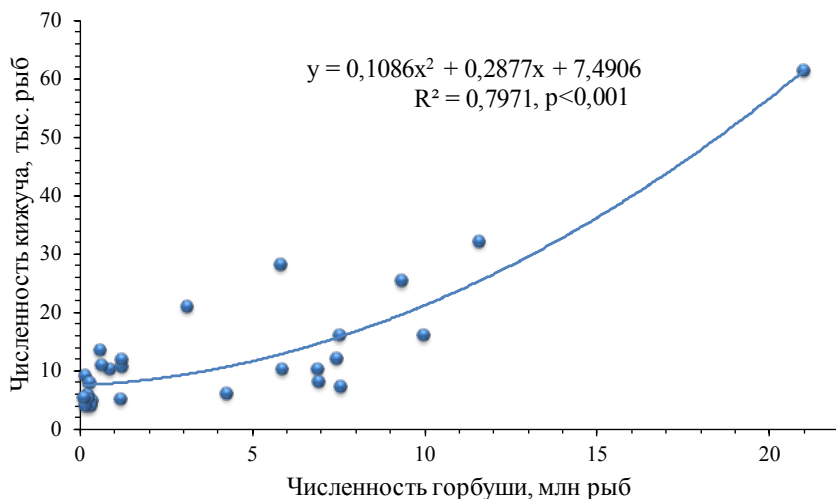


Рис. 10. Зависимость ежегодной численности подходов кижуча *Oncorhynchus kisutch* от численности подходов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*

Fig. 10. Abundance of coho salmon annual runs in dependence on abundance of pink salmon runs

кижуча в возрасте 1+ и старше. Более того, покатная миграция смолтов кижуча синхронизирована с миграцией в море сеголеток горбуши [Кириллова, 2009], что обеспечивает покатников кижуча высококалорийным кормом и, соответственно, положительно сказывается на их выживаемости.

Выводы

Кижуч воспроизводится во всех средних и крупных реках материкового побережья Охотского моря. Наибольшей численности он достигает в р. Яма и на участке от р. Ола до р. Улья включительно. Здесь же сосредоточен его промысел.

В онтогенезе кижуч материкового побережья Охотского моря реализует анадромную и резидентную жизненные стратегии. Проходная форма представлена типично анадромным и карликовым анадромным (каюрки) фенотипами, резидентная форма — только типично резидентным фенотипом. В регионе по численности преобладает кижуч типично анадромного фенотипа.

В регионе кижуч представлен ранней и поздней темпоральными формами. Их проход на нерест прослеживается по изменению биологических характеристик производителей. Темпоральную подразделенность кижуча подтверждает наличие нерестилищ двух типов.

Молодь кижуча в реках материкового побережья Охотского моря поднимается на плав в апреле-июне. Ее пресноводный нагул продолжается 1–3 года. Для молоди характерен широкий спектр питания. Кормовыми объектами сеголеток являются разнообразные беспозвоночные, и в первую очередь — амфибиотические и воздушные насекомые. В возрасте 1+ молодь кижуча переходит на хищничество. В течение года у молоди выражена сезонная изменчивость интенсивности питания. Пороговой длины тела для миграции в море ($> 7\text{--}8$ см) молодь кижуча достигает в возрасте 1+.

Возрастной состав кижуча материкового побережья Охотского моря включает 8 возрастных групп. Доминируют особи, прожившие 1–2 года в пресных водах и 1 год в море. В зависимости от продолжительности жизни на чешуе кижуча типично анадромного фенотипа формируется 52–69 склеритов. Наибольшее их количество характерно для рыб с длительным периодом речного нагула.

Длина, масса и индивидуальная абсолютная плодовитость кижуча варьируют в широких пределах — от 27,0 до 84,0 см (средняя — 64,9), от 0,29 до 8,73 кг (средняя — 3,82) и от 435 до 13219 икр. (средняя — 4602). Изменчивость биологических характеристик кижуча в регионе главным образом связана с условиями его воспроизводства. Географическая изменчивость обусловлена доступностью нерестовых акваторий первого и второго типов, а межгодовая — эффективностью воспроизводства на мелководных участках. Вклад в изменчивость размерно-возрастных показателей вносит эпигенетическая компонента, обусловленная реализацией кижучем в онтогенезе той или иной жизненной стратегии.

Динамику численности кижуча определяют условия его воспроизводства и пресноводного нагула, а также обеспеченность покатной молоди высококалорийными кормовыми объектами, например молодью горбуши.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотрудникам Магаданского и Хабаровского филиалов ВНИРО, Охотского филиала Главрыбвода и Охотского теруправления Росрыболовства, с которыми автор собирал материалы для настоящей статьи и которые предоставили данные по кижучу материкового побережья Охотского моря.

Автор глубоко признателен Е.А. Кирилловой (ИПЭЭ РАН) за ценные советы и замечания в процессе работы над статьей.

The author expresses his sincere gratitude to colleagues from Magadan and Khabarovsk branches of VNIRO, Okhotsk branch of Glavrybvod, and Okhotsk regional arm of Russian

Federal Agency of Fishery for joint collection of materials for the article and for the provided data on coho salmon over the continental coast of the Okhotsk Sea.

The author is grateful to E.A. Kirillova (IPEE RAS) for her valuable advises and comments during the work on the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The research was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Список литературы

- Важнов А.Н.** Гидрология рек : моногр. — М. : МГУ, 1976. — 339 с.
- Волобуев В.В.** О карликовой форме нейвы *Salvelinus neiva* (Salmoniformes, Salmonidae) из оз. Корраль (басс. р. Охота) // Зоол. журн. — 1977. — Т. 56, вып. 3. — С. 405–411.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л.** Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 303 с.
- 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, 1982. — С. 64–68.
- Глубоковский М.К., Марченко С.Л.** К вопросу о становлении жизненных стратегий у тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* (Salmonidae) // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 59, № 4. — С. 429. DOI: 10.1134/S0042875219040064.
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Евзеров А.В.** Оценка достоверности результатов разовых аэровизуальных учетов лососей // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 113–118.
- Евзеров А.В.** Оценка погрешностей аэровизуального метода учета лососей // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 82–84.
- Зорбиди Ж.Х.** Многолетние тенденции в изменении численности нерестовых подходов и структуры стад камчатского кижуча // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2010. — Вып. 16. — С. 68–83.
- Зорбиди Ж.Х., Полынцев Я.В.** Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2000. — Вып. 5. — С. 80–93.
- Зорбиди Ж.Х., Толстяк Т.И., Маслов А.В.** Характеристика внутривидовых форм азиатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2006. — Вып. 8. — С. 126–141.
- Иванков В.Н.** О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.
- Кириллова Е.А.** Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ИПЭЭ РАН, 2009. — 22 с.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Малютин А.М. и др.** Жилой кижуч *Oncorhynchus kisutch* в азиатской части ареала. К вопросу о пресноводной компоненте в структуре вида // Вопр. ихтиол. — 2021. — Т. 61, № 5. — С. 553–575. DOI: 10.31857/S0042875221050118.
- Кирпичников В.С.** Генетические основы селекции рыб : моногр. — Л. : Наука, 1979. — 391 с.
- Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В. и др.** Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (северо-западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2015. — Вып. 37. — С. 53–145. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.53-145.
- Коваль М.В., Есин Е.В., Горин С.Л. и др.** Видовое разнообразие, распространение и расселение рыб в реках бассейна Пенжинской губы // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 6. — С. 648–658. DOI: 10.1134/S0042875218050132.

Кондюрин В.В. Некоторые данные по аэровизуальному учету тихоокеанских лососей и обследованию нерестовых рек материкового побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 156–159.

Коновалов С.М., Шевляков А.Г. Наследование размеров, формы и массы тела у тихоокеанских лососей // Популяционная биология и систематика лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 30–50.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1980. — 292 с.

Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. Материалы по рыбам Шантарского моря : Изв. ТОНС. — 1929. — Т. 3, вып. 1. — 139 с.

Марченко С.Л., Волобуев В.В., Макаров Д.В. Биологическая структура кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 29. — С. 70–83.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / отв. ред. Е.В. Боруцкий. — М. : Наука, 1974. — 254 с.

Охотско-Камчатский край: Естественно-историческое описание : в 2 т. / сост. Н.В. Слюнин. — СПб. : Мин. фин., 1900. — Т. 1. — 690 с. Т. 2: Приложения. — 167 с.

Правдин И.Ф. Обзор исследований дальневосточных лососевых : Изв. ТИНРО. — 1940. — Т. 18. — 108 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

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

Рогатных А.Ю. Результаты зимних наблюдений за воспроизводством кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) в бассейне р. Тауй // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. — С. 49–54.

Семко Р.С. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 3–109.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.

Таранец А.Я. Исследование нерестилищ кеты и горбуши в р. Иски // Рыб. хоз-во. — 1939. — № 12. — С. 14–18.

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

Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1950. — 370 с.

Яржомбек А.А. Динамика жира и астаксантина в гонадах лососей // Вopr. ихтиол. — 1966. — Т. 6, вып. 1(38). — С. 171–176.

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

Bell M.C. Fisheries handbook of engineering requirements and biological criteria. — U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, Portland, Oregon, 1990. — 290 p.

Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales : Int. Pacif. Salmon Fish. Comm. — 1956. — Vol. 9. — 159 p.

Conte F.P., Wagner H.H., Fessler J., Gnose C. Development of osmotic and ionic regulation in juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* // Comparative Biochemistry and Physiology. — 1966. — Vol. 18, Iss. 1. — P. 1–15. DOI: 10.1016/0010-406X(66)90327-6.

Dong J.N. Thermal tolerance and rate of development of coho salmon embryos : M.S. Thesis. — Seattle : Univ. of Washington, 1981. — 51 p.

Erickson T.R., Stefan H.G. Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods // J. Hydrologic Engineering. — 2000. — Vol. 5, № 3. — P. 317–321. DOI: 10.1061/(ASCE)1084-0699(2000)5:3(317).

Koski K.V. The survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) from egg deposition to emergence in three Oregon coastal streams : M. Sc. Thesis. — Corvallis : Oregon State Univ., 1966. — 84 p.

Mason J.C., Chapman D.W. Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1965. — Vol. 22, № 1. — P. 173–190. DOI: 10.1139/f65-015.

Murray C.B., Beacham T.D., McPhail J.D. Influence of parental stock and incubation temperature on the early development of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in British Columbia // Can. J. Zool. — 1990. — Vol. 68, № 2. — P. 347–358. DOI: 10.1139/z90-050.

Piccolo J.J., Hughes N.F., Bryant M.D. Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2008. — Vol. 65, № 2. — P. 266–275. DOI: 10.1139/f07-172.

Sandercock F.K. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 395–446.

Tang J., Bryant M.D., Brannon E.L. Effect of temperature extremes on the mortality and development rates of coho salmon embryos and alevins // Prog. Fish. Cult. — 1987. — Vol. 49, Iss. 3. — P. 167–174. DOI: 10.1577/1548-8640(1987)49<167:EOTEOT>2.0.CO;2.

References

Vazhnov, A.N., *Gidrologiya rek* (Hydrology of rivers), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1976.

Volobuev, V.V., On the dwarf form of *Salvelinus neiva* (Salmoniformes, Salmonidae) from the Korral Like (Okhota river basin), *Zool. Zh.*, 1977, vol. 56, no. 3, pp. 405–411.

Volobuev, V.V. and Marchenko, S.L., *Tikhookeanskiye lososi kontinental'nogo poberezh'ya Okhotskogo morya (biologiya, populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti, promysel)* (Pacific Salmon of the Continental Coast of the Okhotsk Sea (Biology, Population Structure, Abundance Dynamics, Fishery)), Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2011.

Volobuev, V.V. and Rogatnykh, A.Yu., Some data on the population structure of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) on the mainland coast of the Sea of Okhotsk, *Biologiya presnovodnykh zhivotnykh Dal'nego Vostoka*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1982, pp. 64–68.

Glubokovsky, M.K. and Marchenko, S.L., On the issue of life strategy formation in Pacific Salmon of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 4, pp. 516–526. doi 10.1134/S0032945219040040

Gritsenko, O.F., *Prokhodnye ryby ostrova Sakhalin (sistematika, ekologiya, promysel)* (Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries)), Moscow: VNIRO, 2002.

Evzerov, A.V., The reliable estimation of the results of single aerovisual salmon registrations, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 86, pp. 113–118.

Evzerov, A.V., Estimate of errors occurring in the aerea visual method of counting salmon, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 82–84.

Zorbidi, Z.H., Long-term trends in spawning run abundance dynamics and structure of kamchatkan coho salmon stock, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2010, vol. 16, pp. 68–83.

Zorbidi, Z.H. and Polyntsev, Ya.V., Biological and morphometric characteristics of juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2000, vol. 5, pp. 80–93.

Zorbidi, Z.H., Tolstyak, T.I., and Maslov, A.V., Characterization of intraspecific morphs of Asian coho salmon *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (Salmonidae), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2006, vol. 8, pp. 126–141.

Ivankov, V.N., On seasonal races of pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 143–151.

Kirillova, E.A., Downstream migration of juveniles of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (regularities and mechanisms), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: IPEE RAN, 2009.

Kirillova, E.A., Kirillov, P.I., Kuzishchin, K.V., Pavlov, D.S., Malyutina, A.M., and Gruzdeva, M.A., Resident coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the asian part of range. Revisiting the freshwater component in the structure of the species, *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 5, pp. 709–730. doi 10.1134/S003294522105009X

Kirpichnikov, V.S., *Geneticheskiye osnovy selektsii ryb* (Genetic bases of fish breeding), Leningrad: Nauka, 1979.

Koval, M.V., Esin, E.V., Bugaev, A.V., Karas, V.A., Gorin, S.L., Shatilo, I.V., Pogodaev, E.G., Shubkin, S.V., Zavarina, L.O., Frolov, O.V., Zharavin, M.V., and Koptev, S.V., Freshwater ichthyofauna of the Penzhina and Talovka rivers (north-west Kamchatka), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2015, vol. 37, pp. 53–145. doi 10.15853/2072-8212.2015.37.53-145

Koval, M.V., Galyamov, R.S., Esin, E.V., Gorin, S.L., and Koshel, V.E., Fish Species Diversity, Distribution, and Dispersal in the Rivers of the Penzhina Bay Catchment Area, *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 6, pp. 795–807. doi 10.1134/S0032945218050119

Kondyurin, V.V., Some data on airborne surveys of Pacific salmon and survey of spawning rivers on the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 59, pp. 156–159.

Kononov, S.M. and Shevlyakov, A.G., Inheritance of size, shape and body weight in Pacific salmon, in *Populyatsionnaya biologiya i sistematika lososevykh* (Population Biology and Taxonomy of Salmon), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1980, pp. 30–50.

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1980.

Lindberg, G.U. and Dulcate, G.D., Materials on the fish of the Shantar Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1929, vol. 3, no. 1.

Marchenko, S.L., Volobuev, V.V., and Makarov, D.V., Biological structure of coho *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) of the continental sea-shore of the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2013, vol. 29, pp. 70–83.

Metodicheskoye posobiye po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnosheniy ryb v yestestvennykh usloviyakh (Toolkit for the study of nutrition and nutritional relationships of fish in vivo), Borutsky, E.V., ed., Moscow: Nauka, 1974.

Slyunin, N.V., *Okhotsko-Kamchat-skiy kray: Yestestvenno-istoricheskoye opisaniye : v 2 T.* (Okhotsk-Kamchatka Territory: Natural-historical description: in 2 Vol.), St. Petersburg : Min. Fin., 1900, vol. 1; vol. 2: *Prilozheniya* (Applications).

Pravdin, I.F., Review of Research on Far Eastern Salmonids, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1940, vol. 18.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Rogatnykh, A.Yu., Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) of the mainland coast of the Sea of Okhotsk (distribution features, population structure, ecology and fishing), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1990.

Rogatnykh, A.Yu., The results of winter observations of the reproduction of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) in the basin of the river Taui, in *Biologiya presnovodnykh ryb Dal'nego Vostoka* (Biology of freshwater fish of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1987, pp. 49–54.

Semko, R.S., Stocks of West Kamchatka salmon and their commercial use, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 3–109.

Smirnov, A.I., *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.

Taranets, A.Ya., A study of spawning grounds of chum and pink salmon in the Iski River, *Rybn. Khoz.*, 1939, no. 12, pp. 14–18.

Chebotaev, A.I., *Obshchaya gidrologiya (vody sushi)* (General hydrology (land waters)), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1975.

Schmidt, P.Yu., *Ryby Okhotskogo morya* (Fishes of the Sea of Okhotsk), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1950.

Yarzhombek, A.A., Dynamics of fat and astaxanthin in salmon gonads, *Vopr. Ikhtiol.*, 1966, vol. 6, no. 1(38), pp. 171–176.

Yarzhombek, A.A., Salmon carotenoids and their relationship with the reproduction of these fish, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 69, pp. 234–267.

Bell, M.C., *Fisheries handbook of engineering requirements and biological criteria*, U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, Portland, Oregon, 1990.

Clutter, R.I. and Whitesel, L.E., Collection and interpretation of sockeye salmon scales, *Int. Pac. Salmon Fish. Comm.*, 1956, vol. 9.

Conte, F.P., Wagner, H.H., Fessler, J., and Gnose, C., Development of osmotic and ionic regulation in juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch*, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1966, vol. 18, no. 1, pp. 1–15. doi 10.1016/0010-406X(66)90327-6

Dong, J.N., *Thermal tolerance and rate of development of coho salmon embryos: M.S. thesis*, Seattle: Univ. of Washington, 1981.

Erickson, T.R. and Stefan, H.G., Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods, *J. Hydrologic Engineering*, 2000, vol. 5, pp. 317–321. doi 10.1061/(ASCE)1084-0699(2000)5:3(317)

Koski, K.V., *The survival of coho salmon (Oncorhynchus kisutch) from egg deposition to emergence in three Oregon coastal streams: M. Sc. Thesis*, Corvallis: Oregon State Univ., 1966.

Mason, J.C. and Chapman, D.W., Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels, *J. Fish. Res. Bd Canada*, 1965, vol. 22, no. 1, pp. 173–190. doi 10.1139/f65-015

Murray, C.B., Beacham, T.D., and McPhail, J.D., Influence of parental stock and incubation temperature on the early development of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in British Columbia, *Can. J. Zool.*, 1990, vol. 68, no. 2, pp. 347–358. doi 10.1139/z90-050

Piccolo, J.J., Hughes, N.F., and Bryant, M.D., Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2008, vol. 65, no. 2, pp. 266–275. doi 10.1139/f07-172

Sandercock, F.K., Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 395–446.

Tang, J., Bryant, M.D., and Brannon, E.L., Effect of temperature extremes on the mortality and development rates of coho salmon embryos and alevins, *Prog. Fish. Cult.*, 1987, vol. 49, no. 3, pp. 167–174. doi 10.1577/1548-8640(1987)49<167:EOTEOT>2.0.CO;2

Instruktsiya o poryadke provedeniya obyazatel'nykh nablyudeniyy za dal'nevostochnymi lososyevymi na KNS i KNP basseynovykh upravleniy rybookhrany i stantsiyakh TINRO (Instructions on the procedure for conducting mandatory observations of Far Eastern salmonids at the CNS and CNP of basin fisheries protection departments and TINRO stations), Vladivostok: TINRO, 1987.

Поступила в редакцию 21.06.2022 г.

После доработки 30.06.2022 г.

Принята к публикации 1.09.2022 г.

*The article was submitted 21.06.2022; approved after reviewing 30.06.2022;
accepted for publication 1.09.2022*