

УДК 597.553.2

ПРОХОДНАЯ МАЛЬМА (*SALVELINUS MALMA*) КАМЧАТКИ

И. В. Тиллер



Обобщены многолетние данные, характеризующие биологию и состояние запасов проходной мальмы Камчатки. Рассмотрены основные этапы жизненного цикла мальмы (сроки нереста, миграции, морской нагул). Произведена оценка смертности и состояния запасов этого вида на Камчатке. Приведены данные о динамике вылова мальмы на Камчатке. Возрастная структура, характеризующаяся значительной долей старших возрастных групп (7–9 лет), нестабильная интенсивность промысла свидетельствуют о явном недоиспользовании запасов мальмы на северо-востоке Камчатки.

I. V. Tiller. Anadromous malma trout (*Salvelinus malma*) of Kamchatka // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 9. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2007. P. 79–95.

Long-term data to characterize biology and stock abundance state of malma trout in Kamchatka have been generalized. The principle periods (time of spawning, migrations, feeding in the sea) of malma trout life have been analyzed. The stock abundance state and the mortality rate of this species in Kamchatka have been assessed. The age structure, typically including a huge part of older age groups (7–9-years-old fishes), and the unstable intensity of fishing can indicate of an obvious underuse of malma trout stock in the North-East of Kamchatka.

Гольцы р. *Salvelinus* широко распространены в северной части бассейнов Тихого и Атлантического, а также по побережью Северного Ледовитого океанов. На своем огромном ареале они образуют несколько внутривидовых биологических форм (Амстиславский, 1976; Савваитова, 1961, 1963, 1976; Hammar, 1989), но основное промысловое значение имеют только проходные, представители которых наиболее многочисленны. Внутривидовая дифференциация гольца на различные формы делает его удобным объектом для изучения проблемы видообразования у рыб, поэтому значительная часть исследований, как отечественных так и зарубежных, посвящена вопросам происхождения и систематики гольцов. При этом одни исследователи считают все известные ранее виды гольцов самостоятельными (Глубоковский, 1977, 1980, 1983; Викторский, 1978; Черешнев, 1978, 1982; Глубоковский, Черешнев, 1981; Delacy, Morton, 1943; McPhail, 1961; McPhail, Lindsey, 1970; Morrow, 1980).

Согласно другой точки зрения, все многообразие видов и форм гольца, за исключением кунджи (*Salvelinus leucomenis*), объединяется в один полиморфный вид *Salvelinus alpinus* complex, включающий в себя «альпиноидную», «высокоарктическую» и «мальмоидную» формы (Барсуков, 1960; Савваитова, 1961, 1961а, 1976, 1982, 1983, 1989; Мина, 1962; Гриценко, 1975; Медников, Максимов, 1978; Савваитова, Волобуев, 1978; Савваитова, Максимов, 1980).

Достаточно обширна литература, содержащая сведения по биологии различных форм гольца северного побережья Охотского моря и Чукотки

(Волобуев, 1973, 1975, 1975а; Гудков, Скопец, 1987; Гудков, 1990; Черешнев, 1981; Черешнев и др., 1989, 2002), Сахалина и Курильских островов (Гриценко, 1969, 1970, 1971; Гриценко, Чуриков, 1976, 1977; Андреев и др., 1978; Шершнев и др., 1986), Камчатки и Командорских островов (Савваитова, 1960, 1963; Савваитова, Кохменко, 1971; Савваитова, Максимов, 1970, 1975), Аляски (Armstrong, 1970). В работах приводятся данные по возрасту, росту, размерно-весовой и половой структуре, плодовитости. Однако недостаток этих сведений в отношении проходной формы гольца и их фрагментарность не позволяют их использовать в целях рыбохозяйственной практики. Публикации, содержащие сведения о биологии проходного гольца Камчатки, относительно немногочисленны, не могут послужить базой для оценки численности гольца и представляют в основном теоретический интерес (Савваитова, 1961, 1963; Семко, 1954; Семко, Троицкий, 1971).

Исследованиями В.В. Волобуева и др. (1979) установлено, что мальмоидная форма проходного гольца приурочена к бассейну Тихого океана. В камчатских реках воспроизводится проходная форма гольца, по внешним признакам относимая к мальме. Подтверждением ее принадлежности к мальме служит также сходство кариотипов (Васильев, 1975) и краниологических характеристик (Васильева, 1979) проходного гольца западного и восточного побережий Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы сборов мальмы на реках северо-восточного и западного побе-

режий Камчатки (Хайлюля, Камчатка, Кихчик, Большая), собранные автором и сотрудниками КамчатНИРО и Севвострыбвода.

Орудиями лова половозрелых рыб служили речной закидной и морской ставной невода. Молодь мальмы отлавливалась в реке сетями с ячеей 12–18 мм во время покатной миграции. Общее количество собранного материала составляет 9817 экз.

Во всех пробах у рыб измерены длина, масса, масса без внутренностей, определены возраст и пол, подсчитаны коэффициенты упитанности и зрелости. Темп роста рассчитан у 288 экз. гольца по формуле прямой пропорциональности Э. Леа (Правдин, 1966) и с поправками по методу П.К. Гудкова и М.Б. Скопеца (1989). Возраст гольцов определен по отолитам. Измерения годовых колец производились по наименьшему радиусу. Для правильного понимания характера роста необходимо точное определение возраста рыбы. У гольцов для этой цели обычно используют отолиты. При применении чешуи возраст оказывается заниженным на 1–4 года, чаще на два года (Gullestad, 1974; Dutil, Power, 1977). Использование отолитов дает более надежный результат, однако и в этом случае возможно занижение возраста за счет пропуска первого годового кольца. Работы с описанием методики определения возраста проходного гольца пока немногочисленны (Гудков, Скопец, 1989; Grainger, 1953; Andrews, Lear, 1956). На отолите, как и на чешуе, различают зоны летнего и зимнего роста. Зоны летнего роста в проходящем свете непрозрачные, темные и широкие; зимние зоны узкие и прозрачные, с малым содержанием кальция. Отсчет лет производится по зонам зимнего роста. Первое годовое кольцо обычно плохо очерчено, расплывчато и с трудом поддается измерению. Нередко оно принимается за ядро отолита, и отсчет первого года производится уже по второму годовому кольцу. В этом случае при реконструкции роста размеры гольца к концу первого года оказываются свыше 10 см. Однако исследование отолитов молодых гольца размером менее 10 см, а также последние данные по методике реконструкции роста гольца (Гудков, 1990; Гудков, Скопец, 1989), убеждают нас в том, что прирост первого года жизни проходного гольца никогда не достигает 10 см. Характер питания изучен у 1663 экз. проходного гольца. Плодовитость определена у 240 экз. гольца на четвертой стадии зрелости икры, когда полностью произошло рассасывание атретических клеток. Икринки просчитывались из навески пять грам-

мов, которая бралась из середины одного из ястыков.

При расчете уравнений регрессии, коэффициентов корреляции использовалась «Биометрия» (Плохинский, 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нерест

Проходные гольцы являются полициклическими рыбами с единовременным нерестом. О сроках созревания мальмы можно судить по возрастному составу и степени развития половых продуктов. Впервые проходная мальма на Камчатке созревает в возрасте 4–6 лет. В р. Хайлюле она становится половозрелой в массе в 6–7 лет, в других реках, занимающих более южное положение (Кихчик, Коль), в пять лет, после двух–трех выходов в море. Мальма р. Тауй по времени созревания близка к хайлюлинской (Волобуев, 1975). На Сахалине проходная мальма впервые созревает в три года, в массе — в 4–5 лет. В отличие от мальмы Камчатки, почти все особи вида на севере Сахалина и Хоккайдо созревают после первой миграции в море (Гриценко, 1971; Гриценко, Чуриков, 1976; Шершнева и др., 1986; Komiyama et al., 1982). В бассейнах Северного Ледовитого (Есипов, 1935; Сластников, 1935), северной части Атлантического океанов (Grainger, 1953) и в р. Анадырь на Чукотке (Черешнев и др., 1989) мальма созревает на шестом–седьмом и двенадцатом году жизни. Таким образом, скорость созревания гольцов находится в связи с продолжительностью жизни. Продолжительность жизни и скорость созревания находятся в тесной связи с длительностью вегетационного периода, который значительно короче в северной части ареала мальмы.

Особенность полового цикла проходной мальмы состоит в том, что часть взрослых самок, уже нерестившихся раньше, не созревает к очередному периоду размножения. Подобная особенность — пропуск нереста — отмечается и у мальмы р. Тауй (Волобуев, 1975), проходного гольца Баффиновой Земли (Grainger, 1953), американской паллии (Vladykov, 1956) и других северных районов ареала (Armstrong, 1974), но отсутствует у проходной мальмы из сахалинских рек (Гриценко, 1971). На наш взгляд, это связано с длительностью нагула и, в конечном итоге, с физиологическим состоянием рыбы. У более северных популяций мальмы, которые зимуют в реках, поздно освобождающихся ото льда, период морского нагула составляет максимум два месяца. За этот срок не все рыбы успевают накопить энергетический запас, достаточный

для созревания, и некоторая часть рыб пропускает нерест. В р. Саранной на о. Беринга, по сведениям К.А. Савvaitовой и В.А. Максимова (1975), доля самок, пропускающих нерест, составила около 40%. П.К. Гудков (1990) считает, что в р. Чаун на Чукотке большая часть популяции нерестится один, реже — два раза в течение жизни. По всей вероятности, количество нерестующих в реках самок, находящихся в различных климатических условиях, должно быть различно, причем чем более суровы условия обитания, тем большая часть рыб пропускает нерест. Естественно, что доля самок, пропускающих нерест, должна колебаться и по годам в зависимости от условий и длительности нагула. Чтобы с достаточно большой уверенностью судить о готовности особи к нересту, необходимо гистологическое исследование гонад. Работы по изучению полового цикла и созреванию мальмы пока немногочисленны (Гриценко, 1971; Колюшев, 1973; Vladykov, 1956).

У самок проходной мальмы р. Хайлюля северо-восточного побережья Камчатки, пойманных в сентябре незадолго до нереста, ооциты гонад третьей стадии развития по шкале визуальной оценки зрелости проходят период трофоплазматического роста. На данном этапе этот период характеризуется интенсивной вакуолизацией протоплазмы. Кроме того, на яйценосных пластинках присутствовали клетки со слабой вакуолизацией протоплазмы, а также ооциты периода протоплазматического роста. Слабо вакуолизованные клетки отличаются меньшими размерами и являются атретичными яйцами (ооциты периода большого роста, прекратившие свое развитие) и рассасываются в процессе созревания рыбы (Vladykov, 1956). Предполагается, что резорбция атретичных фолликул способствует более быстрому развитию созревающих яиц. Количество атретичных клеток увеличивается при ухудшении условий существования (Гриценко, 1971; Колюшев, 1973; Vladykov, 1956). Ооциты, находящиеся на различных ступенях протоплазматического роста, являются генерацией икры будущего года. По данным М.Я. Иевлевой (1958), изучавшей гистологическое строение гонад горбуши в период морских миграций, в мае у рыб начинается процесс отложения глыбковидного желтка, сначала по периферии, а затем заполняющего всю клетку. По визуальной шкале зрелости гонады горбуши находились на третьей стадии. В связи с этим можно полагать, что те самки мальмы, у которых в ооцитах на третьей стадии зрелости в период массового созревания рыб протекал

процесс вакуолизации плазмы, не должны участвовать в нересте текущего года, так как основным признаком готовности рыбы к размножению является интенсивное накопление в клетках глыбковидного желтка. Коэффициент зрелости гонад, в ооцитах которых не наблюдалось глыбковидного желтка, в начале сентября в среднем составлял 0,8, а у созревающих рыб 16,6.

Плодовитость камчатской мальмы практически не изучена. Изменения плодовитости во многих случаях могут быть использованы для оценки состояния популяции и как одно из первых звеньев в цепи показателей для прогноза будущего поколения рыб.

В пределах обширного ареала у проходного гольца бассейна Тихого океана наблюдаются значительные колебания средней абсолютной плодовитости. Наибольшая — у мальмы из р. Хайлюля на Камчатке и тауйской северного побережья Охотского моря (Волюбуев, 1975): соответственно, 2730 и 2420 икринок. Плодовитость анадромной формы Юго-Восточной Аляски составляет 1850–1900 икринок (Blackett, 1968; 1973). Средняя плодовитость сахалинской проходной мальмы составляет 1325–1860 икринок (Гриценко, 1971), из р. Саранной на о. Беринга — 1700 икринок (Савvaitова, Максимов, 1975). Динамика индивидуальной абсолютной плодовитости мальмы, в зависимости от возраста, длины и массы тела, в основном подчиняется закономерностям, общим для всех рыб, то есть с увеличением значений этих показателей увеличивается и абсолютная плодовитость (Иогансен, 1955; Лапин, Юровицкий, 1959; Зотин, 1961; Никольский, 1953, 1974 и др.) (табл. 1).

Что касается относительной плодовитости, то здесь прослеживается некоторая тенденция ее снижения с увеличением возраста и размеров рыб, особенно по средним многолетним показателям. Снижение относительной плодовитости с возрастом и увеличением размеров тела, на наш взгляд,

Таблица 1. Плодовитость камчатской проходной мальмы из р. Хайлюля

Возраст	Абсолют.	Относит.	Длина	Абсолют.	Относит.	Масса	Абсолют.
5+	1644	3,4	30–32	1308	3,5	0,30–0,50	1666
6+	1955	3,2	33–35	1600	3,7	0,51–0,70	1948
7+	2523	3,2	36–38	1750	3,1	0,71–0,90	2439
8+	2673	3,1	39–41	2184	3,1	0,91–1,10	2973
9+	2515	2,9	42–44	2590	3,1	1,11–1,30	3281
10+	3238	2,7	45–47	2476	3,0	1,31–1,50	3647
—	—	—	48–50	3445	2,7	1,51–1,70	4470
—	—	—	51–53	4560	2,9	1,71–1,90	4930

происходит за счет более быстрого темпа нарастания длины и массы по сравнению со скоростью приращения плодовитости. Подобное явление отмечено также у тауйской проходной мальмы (Волобуев, 1975) и других видов рыб (Пробатов, Фридлянд, 1957; Спановская и др., 1963; Волобуев, Никулин, 1970).

Наибольший интерес представляет динамика абсолютной и относительной плодовитости по годам (табл. 2).

Независимо от изменения абсолютной плодовитости, количество продуцируемой икры на единицу массы на протяжении четырех лет (1979–1982) оставалось почти неизменным. Реагируя на изменение условий среды колебаниями абсолютной плодовитости, популяция сохраняет свою воспроизводительную способность на одном уровне, на что указывает слабая изменчивость относительной плодовитости. Термин «воспроизводительная способность» предложен Г.Н. Монастырским (1952), под которым подразумевается «темп восстановления нерестового стада рыб, обусловленный величиной пополнения». По его мнению, воспроизводительная способность тем выше, чем проще состав нерестовой популяции, короче жизненный цикл рыбы, чем раньше рыба созревает и выше ее плодовитость. Таким образом, воспроизводительная способность мальмы зависит не только от величины плодовитости, но и от периодичности нереста, времени наступления половой зрелости, соотношения полов. Для суждения о воспроизводительной способности гольца с учетом указанных факторов мы воспользовались формулой популяционной плодовитости, предложенной В.С. Ивлевым (1953):

$$P = \frac{NF}{Tt}, \text{ где}$$

P — популяционная плодовитость; N — средняя абсолютная плодовитость; F — средний процент самок в популяции; T — средний возраст рыб в популяции; t — средний промежуток между нерестами.

Таблица 2. Динамика плодовитости проходной мальмы из р. Хайлюля

Плодовитость	1978	1979	1980	1981	1982	1984
Относительная	2,9	3,2	3,2	3,2	3,1	3,0
Абсолютная, шт.	2340	2550	2550	2316	2730	2320

Так как часть самок пропускает очередной нерест, то средний промежуток между нерестами будет больше одного года. С учетом этих условий рассчитан показатель популяционной плодовитости (табл. 3).

Популяционная плодовитость отражает приспособленность популяции к существованию в условиях различной обеспеченности пищей и смертности. За счет увеличения среднего промежутка между нерестами и среднего возраста (а при большем среднем возрасте увеличивается естественная смертность) показатель популяционной плодовитости заметно снизился в 1984 г. по сравнению с 1981 г. Он отражает тенденцию изменения воспроизводительной способности, которая тем ниже, чем позже созревает рыба, и чем больше промежуток между нерестами.

Колебания плодовитости отражают реакцию рыб на изменяющиеся условия среды, в частности на изменение обеспеченностью пищей, а лабильность кормовой базы, в конечном счете, является одним из факторов регуляции численности. Следовательно, может существовать опосредованная связь между динамикой плодовитости и численностью популяции. Такая связь у некоторых видов морских и пресноводных рыб отмечена Г.Д. Поляковым (1968). Он установил, что в связи с ухудшением условий питания значение абсолютной плодовитости снижается у самок наиболее многочисленных поколений, так как они быстрее других истребят наличный запас пищи, которая в наибольшей степени соответствует их потребностям. Данное утверждение, очевидно, справедливо и в отношении проходной мальмы. В таблице 4 показаны относительная численность и абсолютная плодовитость самок двух наиболее многочисленных возрастных групп нерестовой части популяции мальмы р. Хайлюля за ряд лет.

Прослеживается явная тенденция снижения или увеличения плодовитости при соответствующем увеличении или снижении относительной численности возрастных групп. Особенно четко эта связь заметна в возрастной группе 6+. У старших возрастных групп такой зависимости не наблюдается из-за их малочисленности. Таким образом, позднее созревание гольца, неежегодный нерест

Таблица 3. Популяционная плодовитость камчатской проходной мальмы из р. Хайлюля

Год	Абсолютная плодовитость	Ср. возраст популяции	Ср. промеж. между нер.	Ср. % самок в популяции	Популяц. плодovit.
1981	2360	6,9	1,10	62	193
1982	2730	7,2	1,16	52	170
1984	2320	7,0	1,20	59	163

Таблица 4. Плодовитость проходной мальмы в зависимости от ее относительной численности

Год	1978	1979	1980	1981	1982	1984
6+	1935	2077	1810	2099	2167	1900
Числ., %	25	16	35	22	15	20
7+	2415	2705	2674	2372	2752	2440
Числ., %	30	15	28	40	40	30

свидетельствуют о том, что его воспроизводительная способность находится на низком уровне.

Перед нерестом мальма приобретает брачный наряд. На теле появляются многочисленные мелкие оранжевые пятна с красноватым оттенком, спина темнеет, брюхо становится ярко-розовым. Челюсти удлиняются. Нижняя челюсть загибается кверху крюком, который вкладывается в выемку, образующуюся в верхней челюсти. Брачные изменения головы самок выражены слабее, чем у самцов. У взрослых особей, пропускающих нерест, брачная окраска выражена очень слабо. Мальма нерестится в среднем и верхнем участках реки, главным образом, в протоках с небольшой скоростью течения на грунтах с мелким галечником. Массовый нерест начинается в середине сентября и заканчивается в основном через 15–20 дней. Так же как и тихоокеанские лососи, самки откладывают икру в гнезда, вырытые ими в грунте, и засыпают кладку галькой. В исследованных популяциях проходной мальмы Камчатки половая структура характеризуется преобладанием самок, иногда очень значительным (табл. 5). Это же явление характерно для популяций проходной мальмы р. Тауй (Волобуев, 1975) и сахалинских рек (Гриценко, 1971; Гриценко, Чуриков, 1976), то есть является биологической особенностью проходной формы. Самки созревают несколько ранее самцов и раньше выбывают из нерестового стада за счет повышенной смертности в старших возрастных группах (Гриценко, Чуриков, 1976; Armstrong, Moggow, 1980), для которых характерен наибольший процент самцов. Среди жилой формы, напротив, доля самок составляет менее половины популяции.

Среди гольцов р. *Salvelinus* имеются карликовые и жилые формы (Савваитова, 1960, 1961; Волобуев, 1978), которые могут пополнять недостаток проходных самцов на нерестилищах. Однако не только карликовые самцы принимают участие в регулировании половой структуры проходного стада на нерестилище. Известно, что часть самок проходной мальмы пропускает нерест (Волобуев, 1975; Савваитова, Максимов, 1975; Armstrong, 1974; Vladykov, 1956). Если в период хода на нерест

наблюдается значительное преобладание самок в уловах, то в пробах с нерестилищ половое соотношение близко к равному (табл. 6).

После нереста мальма откочевывает на плесы и ямы основного русла реки и крупных проток на зимовку.

Таблица 5. Соотношение полов в популяциях мальмы из рек Камчатки

Река	Возрастные группы										n
	Пол	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Хайлюля	Самцы	7	29	77	26	15	12	10	5	181	
	Самки	7	37	117	50	43	23	14	5	293	
	% самок	50	56	60	66	74	66	58	50	62	
Большая	Самцы		3	81	72	12	3			171	
	Самки		3	94	99	21				219	
	% самок		50	54	58	63				56	
Николка (жилой)	Самцы	3	14	23	19	8	4			71	
	Самки	1	4	7	9	3				24	
	% самок	25	23	23	32	24				25	

Таблица 6. Соотношение полов в уловах мигрирующей проходной мальмы (август) и на нерестилищах (сентябрь)

Месяц	Самцы (шт.)	Самки (шт.)	Самки, %
Август	120	225	65
Сентябрь	135	144	52

Скат

Весной мальма скатывается в море на нагул. Начало нагульной миграции зависит от времени вскрытия на реке ледового покрова. Мальма начинает мигрировать вниз по реке еще до подъема уровня воды. Первыми скатываются наиболее крупные производители и молодежь. По мнению некоторых исследователей, основная масса молодежи наиболее младших возрастов скатывается раньше взрослых рыб, причем миграция может проходить и подо льдом (Черешнев, Штундук, 1987; Grainger, 1953). Основная масса катадромной мальмы из р. Хайлюля скатывается в конце мая – начале июня. Скат продолжается обычно до начала июля. В этот период в реке могут присутствовать как катадромные, так и анадромные особи. В отдельные годы, когда в реке изобилует покатная молодежь горбуши, часть стада мальмы может вообще не выходить дальше эстуария. В реках западного побережья Камчатки, таких как Кихчик, Коль, Кехта, скат мальмы происходит в более ранние и сжатые сроки; к концу мая рыбы в этих реках практически нет.

Возраст, в котором проходная мальма впервые скатывается в море, колеблется в широких пределах. Минимальный возраст ската, один год, отме-

чен П.К. Гудковым (1990) в р. Чаун арктического побережья Чукотки. Смолты девятилетнего возраста обнаружены в реках охотоморского побережья (Гудков, Скопец, 1987). Основная масса молоди из этих рек впервые скатывается в возрасте 3–4 и 4–5 лет (Волобуев, 1975; Гудков, Скопец, 1987; Черешнев, Штундюк, 1987; Черешнев и др., 1989). У мальмы о. Сахалин О.Ф. Гриценко и А.А. Чуриков (1976) отмечают возраст смолтов от 3 до 7 лет. В р. Хайлюля проходная мальма впервые начинает мигрировать в море в возрасте двух лет, но количество двухгодовалых покатников в уловах относительно невелико. Основная масса впервые скатывающейся молоди в пробах имела возраст 4–5 лет, максимальный возраст смолта шесть лет (Тиллер, 1983). В р. Кихчик отмечены годовалые покатники. По данным К.А. Савваитовой (1961), в р. Паратунке, впадающей в Авачинскую бухту, молодь живет до ската 3–5 лет. Таким образом, в возрастном составе покатной молоди, мальмы в реках Камчатки насчитывается шесть возрастных групп. Помимо впервые скатывающейся молоди существует категория неполовозрелых особей, которые уже провели один и более нагулов в море. На Камчатке такую мальму называют «тысячником». В возрастном составе «тысячника» пять групп, основу составляют четыре. Минимальный возраст этой молоди в уловах — три года, максимальный — семь лет. Это та часть популяции, которая является пополнением нерестового стада. Возрастная структура «тысячника» по годам несколько варьирует, в основном изменяется соотношение младших и старших возрастных групп. Относительная численность доминирующих в возрастном составе пятигодовалых рыб изменяется слабо.

Прходная мальма имеет сложную возрастную структуру, насчитывающую десятки возрастных групп за счет большого разнообразия сочетаний морских и пресноводных лет. Таких групп у гольца р. Хайлюля насчитывается до 23 (табл. 7). Наи-

более часто встречаются возрастные группы 3,4+ и 4,4+ (семь и восемь лет с четырьмя выходами в море). Рыбы с пятью речными годами довольно многочисленны и составляют от 10,6 до 12,6%. У мальмы р. Большая на западном побережье Камчатки — от десяти до шестнадцати возрастных групп. Наиболее встречающиеся возрастные группы 2.3+, 2.4+ (пять и шесть лет с двумя выходами в море) (табл. 8).

Пресноводный возраст проходной мальмы р. Камчатка достигает семи лет (табл. 9), в то время как в других реках полуострова гольц живет до ската в море не более шести лет. В реке Камчатка насчитывается также наибольшее количество возрастных категорий, по сравнению с другими реками — 28. Большинство особей мальмы р. Камчатка проводит в пресной воде 4–5 лет, в отличие от других популяций, у которых модальный пресноводный возраст 3–4 года. Наиболее встречающиеся возрастные группы 2.4+ и 3.4+ (шесть и семь лет с двумя и тремя выходами в море и четырехлетним пресноводным периодом). Максимальный пресноводный возраст проходной мальмы наблюдается в наиболее крупных реках полуострова, что объясняется лучшими кормовыми условиями этих водотоков, которые дают возможность гольцу задержаться в пресной воде на больший срок. По этой же причине в реке Камчатка наблюдается многообразие форм гольца (Савваитова, 1989). Такие реки как Кихчик относительно невелики и, по-видимому, обладают ограниченными кормовыми ресурсами, поэтому большинство молоди гольца скатывается из них в возрасте двух–трех лет (табл. 10). В них немногочисленны и жилые формы.

Разновременность ската мальмы в море и большое разнообразие сочетаний пресноводных лет и лет с выходами в море отражается на размерном составе одновозрастных групп, что позволяет ей занимать максимум экологических ниш, как в море, так и в реке. Широкий диапазон разме-

Таблица 7. Соотношение возрастных групп в уловах проходной мальмы из р. Хайлюля (%)

Кол-во выходов в море	1997 г.					1998 г.					1999 г.				
	Речные годы					Речные годы					Речные годы				
	2	3	4	5	6	2	3	4	5	6	2	3	4	5	6
1	–	–	1	–	–	–	–	1,6	1,1	–	–	–	1,6	–	–
2	–	2	8	5	0,5	–	0,5	7,5	4,2	–	–	1,1	2,1	–	0,6
3	–	4	20	4	2,0	–	5,8	15,0	2,1	–	–	5,8	15,4	5,8	1,1
4	0,5	7	27	3	–	0,5	3,7	18,1	2,1	1,1	1,1	7,9	28,6	2,2	0,6
5	1,0	6	5	0,6	–	0,5	7,5	10,6	2,1	–	0,6	5,3	10,6	2,6	–
6	–	1	2	–	–	–	2,1	7,5	–	–	–	2,1	3,2	–	–
7	–	–	0,4	–	–	–	3,7	1,1	–	–	0,6	0,6	0,5	–	–
8	–	–	–	–	–	1,1	0,5	–	–	–	–	–	–	–	–
Сумма, %	1,5	20,0	63,4	12,6	2,5	2,1	23,9	61,2	11,7	1,1	2,3	22,8	62,0	10,6	2,3

Таблица 8. Соотношение возрастных групп в уловах проходной мальмы р. Большая, %

Кол-во выходов в море	1990 г.					1991 г.					1995 г.				
	Речные					Речные					Речные				
	2	3	4	5	Σ%	2	3	4	5	Σ%	2	3	4	5	Σ%
1		4,6	16,5	4,6	25,7		0,7	8,7	1,3	100,4		2,4	9,7	1,2	13,3
2	6,5	18,8	18,8	3,8	47,9		12,0	50,9	4,0	66,9		3,6	54,1	2,4	60,1
3	5,0	8,8	3,8		17,6	4,7	8,7	8,0		21,4	1,2	10,9	10,9	1,2	24,2
4	3,8	1,1	1,9		6,8			1,0		1,0			2,4		2,4
5	1,5	0,5			2,0										
Σ%	16,8	33,8	41,0	8,4	100	4,7	21,4	68,6	5,3	100	1,2	16,9	77,1	4,8	100

Таблица 9. Соотношение возрастных групп в уловах проходной мальмы р. Камчатка, %

Кол-во выходов в море	Речные годы							Σ%
	1	2	3	4	5	6	7	
1			1,4	8,7	8,2	0,8	0,3	19,4
2		0,5	7,1	10,1	9,3	0,8		27,8
3		1,6	6,8	11,5	4,4	0,8		25,1
4		2,7	3,0	7,5	0,8			14,0
5		1,1	1,9	4,4	1,9			9,3
6			1,1	2,2				3,3
7			0,5	0,3				0,8
9			0,3					0,3
Σ%		5,9	22,1	44,7	24,6	2,4	0,3	100

ров мальмы одного возраста можно рассматривать как приспособление для расширения и лучшего освоения кормовой базы в целях ослабления пищевой конкуренции. При одинаковом общем возрасте большую длину имеют рыбы, прожившие меньшее число лет в пресной воде (следовательно, с большим количеством лет с миграциями в море). Соответственно, при одинаковом возрасте после первого ската более крупными рыбами являются те, что провели больше времени в пресной воде (табл. 11).

В таблице 12 приведены средние величины приростов длины и массы тела мальмы, скатившейся в море в возрасте двух и шести лет, полученные на основании данных по обратному рас-

числению темпа роста и зависимости между длиной и массой тела.

До ската в море приросты длины сравнительно невелики и колеблются в силу естественной разнокачественности особей. С переходом на морской нагул линейный прирост резко увеличивается, и к концу жизни происходит равномерное замедление роста. Приросты массы тела неуклонно увеличиваются с возрастом, резко возрастая с переходом к морскому нагулу, и достигают максимума к концу жизни. Темп нарастания массы в первые два года жизни наибольший, после ската в море наблюдается тенденция его снижения. Аналогично снижается темп нарастания длины.

Такая же закономерность просматривается при анализе роста мальмы, скатившейся двухгодовиками. Однако замедление темпа линейного прироста у них происходит в более раннем возрасте.

Скат проходной мальмы по времени совпадает со скатом молоди тихоокеанских лососей. Наиболее доступной для хищников в этот период является горбуша, скатывающаяся в море сразу после выхода из гнезд и образующая большие концентрации на сравнительно ограниченных пространствах. Проходная мальма, размножающаяся в реках Камчатки, поедает молодь тихоокеанских лососей, нередко в значительных количествах. Исследование питания покатной мальмы проводи-

Таблица 10. Соотношение возрастных групп в уловах проходной мальмы из р. Кихчик, %

Кол-во выходов в море	Речные годы																				
	1992 г.						1996 г.					1997 г.				1998 г.					
	2	3	4	5	6	Σ%	2	3	4	5	Σ%	2	3	4	Σ%	2	3	4	5	Σ%	
1	0,5	0,5	5,5	1,4		7,9	2	2	2	6		9,7	6,2	15,9		4,1	6,2	4,1		14,4	
2	13,4	29,1	7,4			49,9	16	55	4	2	77	2,7	15,9	10,6	29,2	5,2	19,6	9,3	2,1		36,2
3	28,2	7,7	1,4	0,5	0,5	34,3	3	3	5	1	12	14,2	29,2	7,1	50,5	3,1	10,3	13,4	2,1		28,9
4	7,4	0,5				7,9	1	2	2		5	3,5	0,9		4,4	4,1	11,3	3,1			18,5
5																					
6																				1	1
7																				1	1
Σ%	49,5	33,8	14,3	1,9	0,5	100	20	62	13	5	100	20,4	55,7	23,9	100	12,4	45,3	34,0	8,3		100

Таблица 11. Длина проходной мальмы (см) р. Хайлюля в зависимости от возраста, дифференцированной на речной и с периодами выхода в море

Возраст		1997	1998	1999
Пять лет	2,3*	—	31,5	32,5
	1,4	—	33,3	30,7
Шесть лет	4,2	40,0	40,5	45
	3,3	39	37,6	37,3
	2,4	37,7	35,6	36,4
	1,5	—	30,7	—
Семь лет	5,2	52,3	55,0	50,0
	4,3	44,7	46,0	44,4
	3,4	40,4	41,2	41,1
	2,5	34,6	36,4	—
Восемь лет	5,3	51,0	50,5	52,7
	4,4	46,3	45,7	48,5
	3,5	39,6	43,2	43,5
	2,6	33,0	—	39,0
Девять лет	7,2	—	—	63,0
	6,3	61,3	60,1	53,8
	5,4	50,3	52,2	52,4
	4,5	44,9	49,2	48,0
	3,6	43,0	—	44,5
	2,7	37,0	—	—
Десять лет	8,2	—	66,5	—
	7,3	—	65,2	64,0
	6,4	62,6	61,2	57,7
	5,5	55,3	56,6	54,3
	4,6	—	49,5	49,0
	3,7	—	—	54,0

* — первая цифра обозначает пресноводный возраст, после запятой — количество выходов в море

лось на северо-востоке Камчатки. В начале ската интенсивность питания и накормленность обычно невелики (Волобуев, 1975; Тиллер, Введенская, 1988). В это время еще слаба интенсивность дрефта беспозвоночных, молодь горбуши скатывается также единично, пока не произойдет паводкового подъема воды. С началом массового ската молоди горбуши в первой декаде июня мальма полностью переключается на рыбный корм и потребляет его в течение трех-четырех недель (табл. 13).

Таблица 12. Динамика приростов длины и массы тела в зависимости от возраста мальмы, скатившейся в море в шесть лет и два года

Возраст		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Прирост длины	6	4,3	3,8	4,7	3,3	3,6	3,4	7,1	7,1	6,5	6,5
	2	5,9	5,5	6,8	5,8	6,0	5,4	5,0	4,3	4,3	—
Прирост массы	6	1,0	3,8	12,6	15,8	26,0	33,0	105,0	160,0	205,0	227,0
	2	2,0	11,0	34,0	55,0	88,0	112,0	135,0	143,0	170,0	—
Темп нарост. длины, %	6	—	84	130	70	109	94	209	100	91	86
	2	—	93	124	85	103	95	93	86	100	—
Темп нарост. массы, %	6	—	390	332	125	164	126	318	152	128	111
	2	—	550	309	162	160	127	120	105	119	—

Молодь горбуши в это время питается практически вся мальма, достигшая размеров 26–30 см. В течение суток наиболее активное питание наблюдается во время самого интенсивного ската молоди. Промеры и взвешивание мальков из желудков показали, что мальма выедает более мелкую молодь ($t_{st} = 3,14$; $p < 0,001$), однако по массе тела достоверных различий между молодь из желудков и из ловушек не обнаружено. Около 40% потребляемой молоди горбуши имело остатки желточного мешка. Его масса варьировала от 4 до 22 мг, в среднем 5,4% от массы тела, и, возможно, часть молоди, отягощенная достаточно крупным желточным мешком могла быть более доступна хищнику. В желудках мальмы отмечалась молодь как с наполненным желудочно-кишечным трактом, так и с пустым. Преимущественного выедания кормящейся молоди не отмечено.

В некоторые годы молодь горбуши составляет основную часть пищи проходной мальмы во время ее миграции в море. Этому благоприятствуют три основных условия: 1 — перекрывание сроков ската горбуши и мальмы в море, 2 — высокая плотность скоплений покатников горбуши, 3 — скат молоди в светлое время суток с пиком на восходе солнца. Немаловажное значение имеет, конечно, и численность хищника. В четные годы, когда скатывается молодь урожайного поколения, количество покатников в желудках мальмы достигало 400–940 экз. Индекс потребления превышал 1000‰ и в 1990 г. составил в среднем 795‰.

В четные годы степень выедания была незначительна и составила в среднем 2% от покатной молоди горбуши (от 1 до 3%). В нечетные годы, когда скатывается молодь неурожайных поколений, степень выедания выше, хотя логично было бы предположить обратное. Объясняется это явление достаточно просто. При значительном варьировании количества покатников молоди горбуши по годам, численность мальмы в реке изменяется не столь значительно. Существенным условием, определяющим степень выедания молоди, является

Таблица 13. Потребление мальмой молоди горбуши в период ската в июне по декадам

Показатели	1982 год			1985 год			1988 год		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Среднее количество молоди в желудке, шт.	0,1	112	117	1	21	12	61	330	312
Средний индекс потребления, ‰	4	248	325	9	66	34	170	780	760
Частота Встречаемости, %	1	62	12	5	80	60	50	100	80
Количество исследованных желудков, шт.	120	102	73	200	150	164	129	80	90

ся плотность ската, под которой подразумевается количество покатной молоди, проходящей через единицу поперечного сечения реки за единицу времени. Как правило, плотность ската находится в прямой зависимости от численности покатников, но поскольку горбуша скатывается отдельными стайками, молодь часто создает плотные скопления и при незначительной численности, что и способствует ее относительно большому выеданию по сравнению с высокочисленным поколением. Анализ динамики выедания молоди мальмой в реке показывает, что прослеживается тенденция к снижению уровня элиминации с ростом численности покатников ($r = -0.86, P < 0,05$). Между выеданием и численностью хищника достоверной связи не найдено ($r = 0,04$). Кроме того, степень выедания тем ниже, чем выше обеспеченность хищника пищей ($r = -0.91, P < 0,05$). Сопоставление данных по выеданию молоди горбуши с кратностью возврата соответствующего поколения показало, что достоверной связи между этими показателями не наблюдается ($r = 0,10$) (Тиллер, 1999).

Это означает, что выедание мальмой молоди горбуши в реке в целом незначительно влияет на возврат производителей. Очевидно, что в отношении выедания мальмой наиболее уязвимой оказывается горбуша неурожайных поколений. Можно считать, что молодь горбуши играет значительную роль в питании гольца реках северо-востока Камчатки. Однако при исторически сложившихся биоценологических отношениях выедание мальмой молоди в реке не является решающим фактором в формировании численности возврата производителей горбуши.

Морской нагул

В море проходная мальма может удаляться от берега на расстояние свыше 100 км (Дарда, 1964; Горбатенко, Чеблукова, 1990; Grainger, 1953; Hunter, 1966; Mishima, 1975). В наших уловах в Беринговом море мальма встречалась в уловах на

расстоянии 300 км от ближайшего берега. Кроме того, в море она совершает и местные кормовые миграции, часть ее может преодолевать довольно значительные расстояния, до 940 км (Jensen, Berg, 1977). По данным американских исследователей (Armstrong, Morrow, 1980; McCart, 1980), максимальное удаление мальмы от родной реки достигает 350 км. Вполне вероятно, что такие особи не возвращаются обратно и на нерест идут в любые близлежащие реки. Таким образом может происходить обмен генофондом между разными популяциями и отсюда становятся понятными сходство кариотипов (Васильев, 1975) и морфологическая однородность отдельных стад.

Нагул в море длится 1–2 месяца, в зависимости от гидрометеорологических условий и от обеспеченности пищей. Сведений о питании мальмы в период морского нагула почти нет. По данным Л.Д. Андриевской (1957) и Е.Х. Грейнджера (Grainger, 1953), основу ее питания в море составляют гипериииды и рыбы, а также мизиды и амфиподы (Armstrong, Morrow, 1980). В уловах мальмы из Берингова моря в питании также преобладали гипериииды и эвфаузииды, причем основная пищевая активность приходится на светлое время суток (Волков и др., 1994, 1995).

Анадромная миграция

Анадромная миграция проходной мальмы в реки северо-востока Камчатки начинается в первой декаде июля. В начале хода преобладают рыбы старшего возраста. К концу миграции увеличивается доля младших особей (табл. 14, 15).

Последними идут на зимовку мелкие неполовозрелые рыбы. Молодь держится обособленно от взрослых рыб и образует большие стаи по несколько сот штук. В реке молодь рассредоточивается по мелким протокам со слабыми течением. Поднимаясь по реке к местам нереста и зимовки, основная масса мальмы, так же как и лососей, предпочитает двигаться вблизи берегов, где течение воды слабее.

Во время анадромной миграции при переходе из морской среды в пресную воду мальма полностью прекращает питаться. У анадромной мальмы в реке пищевая активность невелика. Основную массу пищевого комка составляла икра лососей, но средний индекс наполнения и частота встречаемости невелики. Пищевой спектр мальмы в этот период неширок. Помимо икры в желудках в небольшом количестве содержались личинки веснянок, рыба (молодь гольца размером 5–6 см), личинки мух, мелкие камни от 0,5 до 1,0 см в поперечнике. Камни, видимо, попадают в пищеварительный тракт при подборе корма с грунта.

Несмотря на довольно значительное потребление лососевой икры, мальма не оказывает негативного влияния на воспроизводство лососей, потому что она поедает икру, вымытую из гнезда и впоследствии погибающую. Потери икры вызываются, главным образом, течением в момент нереста и перекопкой гнезд позднее подошедшими производителями и достигают 12–36% (Гриценко, 1969). К началу сентября заканчивается основной нерест лососей. В питании мальмы возрастает роль бентических организмов. Пищевой спектр значительно расширяется. В составе пищи появляются лиманиды (Limanidae), личинки хирономид (Chironomidae), куколки поденок (Ephemeroptera), личинки ручейников (Trichoptera), воздушные насекомые. Накормленность рыб, однако, остается невысокой. Максимальный индекс наполнения желудков в этот период составил 53‰. Наибольшее значение в пище имели куколки поденок и икра кеты.

Перед нерестом голец практически прекращает питаться. Из 50 рыб, выловленных 4 сентября

в районе нерестилищ, в желудках только двух экземпляров была обнаружена пища. Индексы наполнения составили соответственно 50 и 18‰. Таким образом, интенсивность питания анадромной мальмы в реке вплоть до нереста остается невысокой. Значение бентоса в пище относительно невелико. В ряде случаев значительное потребление гольцом икры лососей объясняется легкой доступностью последней, особенно в годы заходов высокочисленных поколений лососей.

Смертность

Для того чтобы подойти к оценке запасов, необходимо знать смертность рыб эксплуатируемой популяции. В настоящее время имеется много методов, используемых для оценки запасов морских и пресноводных рыб, основными элементами которых являются различные площадные съемки и улов на усилии. Однако в отношении мальмы, как проходной формы, эти методы применить трудно, если возможно. Сложно также воспользоваться методом, основанном на предположении о закономерном количественном отношении родительского стада и потомства, разработанном для тихоокеанских лососей (Риккер, 1957; 1971), поскольку мальма имеет весьма сложную возрастную структуру и нерестится неоднократно. Метод учета численности проходных рыб, основанный на выборочном облове мигрирующих рыб, впервые предложен Ф.И. Барановым (1960). Однако таким способом почти невозможно установить абсолютную численность прошедших рыб. Это связано с неравномерностью распределения движущихся рыб в русле реки, разной уловистостью невода в отношении рыб, встречающихся с ним в разные фазы при-

Таблица 14. Соотношение возрастных групп проходной мальмы западного побережья Камчатки в период анадромной миграции, %

Дата	Средний возраст	Относительная численность возрастных групп						
		3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
7.08	6,6	–	4	6	34	40	12	4
14.08	6,2	–	2	12	52	32	2	–
21.08	5,5	2	20	28	32	14	4	–

Таблица 15. Соотношение возрастных групп проходной мальмы северо-восточного побережья Камчатки в период анадромной миграции, %

Дата	Средний возраст	Относительная численность возрастных групп						
		4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
8.07	7,2	1	10	16	34	22	15	2
13.07	7,0	1	13	24	23	21	15	3
24.07	6,9	4	21	30	26	12	4	3
30.07	6,4	5	19	31	26	14	4	1

тонения. Для учета тихоокеанских лососей это метод довольно широко используется, особенно на небольших реках, где есть специальные заграждения для пропуска и учета производителей.

Наиболее приемлемыми методами оценки численности проходного гольца, на наш взгляд, являются такие, которые предполагают использование показателей смертности. В настоящее время работы в этом направлении немногочисленны и являются как бы рекогносцировочными, то есть на гольце апробируются методы, используемые на других видах рыб (Шершнева и др., 1986; Moore, 1975; Jensen, Berg, 1977). В отношении камчатской мальмы таких исследований не проводилось, и расчет его смертности производится впервые. В основу методов определения мгновенного коэффициента общей смертности по изменению возрастной структуры положены явления колебания численности отдельных поколений, определяющие изменчивость возрастного состава стада. Одной из причин, влияющих на величину этого коэффициента, является воздействие флуктуаций численности той или иной возрастной группы на показатель общей численности популяции (Бивертон, Холт, 1958; Засосов, 1970). Поэтому для рыб, у которых урожайное поколение во много раз превышает остальные, этот метод малопригоден, так как дает большую ошибку. У гольца такие флуктуации незначительны, численность урожайного поколения может превышать остальные не более чем в два раза. При оценке общей смертности часто используется метод, основанный на соотношении относительной численности одного поколения в два смежных года (Бивертон, Холт, 1958):

$$Z = \ln N_t - \ln N_{t+1}, \text{ где:}$$

N_t — индекс численности рыб для возрастной группы t ; N_{t+1} — индекс численности рыб для возрастной группы $t+1$.

Результаты расчетов представлены в табл. 16.

Величина среднего мгновенного коэффициента общей смертности для мальмы северо-востока составила 0,95 и для западно-камчатского — 1,08, а общая годовая убыль, соответственно, 61 и 66%.

Значение общей годовой убыли можно определить также по формуле Ф.И. Баранова (1971):

$$\varphi = \frac{N}{S}, \text{ где:}$$

N — численность возрастной группы, для которой определяется убыль, в процентах; S — общая сумма процентов возрастных групп, начиная с того возраста, для которого определяется убыль. Найденная общая годовая убыль в среднем составила для гольца северо-востока Камчатки 0,52 и для

гольца западного побережья — 0,63, что соответствует мгновенным коэффициентам общей смертности 0,77 и 0,99.

При графическом методе (Бивертон, Холт, 1969) по оси абсцисс откладывается возраст в годах, а по оси ординат натуральные логарифмы численности особей по возрастным группам (поколениям). По нанесенным точкам проводится средняя прямая или ломаная линия, характеризующая по углу наклона темп общей смертности. Тангенс этого угла представляет собой мгновенный коэффициент общей убыли Z . Общая годовичная смертность рассчитывается по формуле:

$$\varphi = 1 - e^{-Z}$$

Полученные различными методами показатели годичной смертности близки по величине: у мальмы северо-восточного побережья — 0,66; 0,52; 0,61 (ср. 0,58) и у мальмы западного побережья Камчатки — 0,66; 0,63 (ср. 0,64).

Состояние запасов

Проходная мальма на Камчатке является перспективным объектом промысла и спортивного рыболовства на Камчатке. Она представляет собой один из немногих видов лососевидных рыб, лов которых можно осуществлять в течение всего года в отличие от тихоокеанских лососей. Хотя запасы мальмы сравнительно невелики, она играет достаточно большую роль в экономике области. За всю историю промысла ее наибольшее количество добыто на западном побережье Камчатки в середине 50-х годов. Это объясняется тем, что с 1954 г., когда резко сократились запасы тихоокеанских лососей вследствие интенсивного японского морского промысла, добыче мальмы было уделено большее внимание. Ее усиленный лов в течение трех лет привел к резкому сокращению добычи, возможно вследствие подрыва запасов, но не исключено и снижение численности мальмы от естественных причин. Так или иначе, уловы по западному побережью сократились повсеместно и особенно ощутимо в южной части (в 27–28 раз). Динамика уловов по отдельным районам западного побережья в основных чертах совпадает между собой. Периодограммы рядов, построенные на ПЭВМ с помощью прикладной программы “Mesosaur”, показывают несколько периодов колебаний уловов мальмы по районам (табл. 17).

Данные таблицы показывают поразительное совпадение периодичности уловов мальмы в разных районах западного побережья Камчатки. Наиболее значимыми являются двадцативосьми-, шести- и восьмилетние циклы. Не подлежит сомне-

Таблица 16. Мгновенный коэффициент общей смертности проходной мальмы Камчатки по данным относительной численности одного поколения в смежные годы

Год	Возрастные группы (северо-восток)				Z	Возрастные группы (западное побережье)				Z
	6/7	7/8	8/9	9/10		5/6	6/7	7/8	8/9	
1978–1979	0,51	0,79	1,09	1,04	0,86					
1979–1980		0,27	1,05	1,12	0,81					
1980–1981		0,55	0,77	0,49	0,60	0,38	1,48	1,29		1,05
1981–1982		0,41	1,11	1,08	0,87	0,16	0,50	1,69		0,78
1982–1983		1,00	2,52	2,54	2,02	0,34	1,33	1,91	1,79	1,34
1983–1984		0,38	0,90	0,92	0,73	0,44	0,39	0,49	2,12	0,86
1984–1985		0,12	1,21	1,07	0,80		0,59	1,87	2,99	1,36
Средняя					0,95					1,08

нию, что популяции животных, приспособленные к среде своего обитания, обладают, в соответствии с происходящими в ней процессами, способностью контролировать свою численность. Периодичность вылова, по всей видимости, отражает периодичность колебания запасов мальмы.

Собранный на протяжении ряда лет материал по биостатистике проходной мальмы дал возможность произвести ретроспективную оценку ее запасов и интенсивности вылова (табл. 18).

Как видно из таблицы, добыча мальмы на западе Камчатки велась достаточно активно, а в 1985–1988 гг. интенсивность промысла превышала 60%, что крайне нежелательно во избежание перелова. Величина промыслового изъятия должна быть ниже уровня убыли от естественной смертности (Тюрин, 1962) и для мальмы составлять не более 40%. Снижение уловов мальмы на востоке Камчатки отмечается в те же периоды, что и на западном побережье. Явная депрессия наблюдается в шестидесятые, семидесятые годы. Характерно, что в этот же период отмечается снижение уловов горбуши как на западе, так и на востоке Камчатки. Это явно неслучайное совпадение говорит о том, что популяции этих видов однозначно реагируют на факторы, регулирующие их численность. По районам восточного побережья не наблюдается такой совпадающей периодики вылова мальмы, как на западе Камчатки, но по значимости на первом месте также стоят тридцати- и шестилетние циклы (табл. 19).

Таблица 17. Периоды колебаний уловов мальмы на западном побережье Камчатки

Район	Периоды, лет						
Озерная	28	8	6,2	5,1	4,3	3,1	2
Октябрьский	28	14	9,3	6,2	5,1	4,3	3,1 2,1
Кировский	28	14	8	6,2	5,1	4,3	3,1 2
Крутогоровский	28	14	8	6,2		4,3	3,1 2
Хайрюзовский	28	8	6,2	5,1	4,3		

Резкие колебания интенсивности вылова мальмы на северо-востоке Камчатки свидетельствуют о нерегулярном промысле в этом районе, однако при появлении достаточно многочисленного пополнения интенсивность вылова значительно возрастает (табл. 20).

Наибольшие уловы мальмы на востоке дает крупнейшая река полуострова — Камчатка. Перспективна р. Восточная Озерная, запасы мальмы которой осваиваются недостаточно. Достаточно длительный период облавливаются и дают неплохие уловы реки Жупанова, Налычева, Вахиль.

Основу промысловых уловов мальмы на западном побережье Камчатки составляют 5–6 годовалые рыбы, на северо-востоке — 6–7 годовалые.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проходная мальма Камчатки насчитывает до 28

Таблица 18. Интенсивность вылова и запас гольца на западе Камчатки

Годы промысла	Уловы, тонн	Средний вес, кг	Интенсивность вылова, %	Запас, тыс. шт.
1978	2250	0,489	43	10629,4
1979	1086	0,424	24	10434,1
1980	2610	0,532	47	10433,7
1981	1460	0,532	37	7436,3
1982	1260	0,451	35	8014,9
1983	830	0,449	20	9364,6
1984	1540	0,475	25	12908,8
1985	5050	0,519	64	15251,3
1986	2720	0,563	63	7730,3
1987	980	0,480	50	4066,7
1988	950	0,495	68	2825,8
1989	361	0,593	37	7637,8
1990	371	0,689	36	1489,7
1991	491	0,641	51	1489,3
1992	330	0,550	51	1165,5
1993	176	0,588	23	1292,7
1994	170	0,537	17	1877,9
1995	383	0,616	23	2688,3

Таблица 19. Периоды колебаний уловов мальмы по районам восточного побережья Камчатки

Район	Периоды, лет									
	30	15	6,6	5,4	4	3,5	3,1	2,5	2	
Олоторский	30	15	6,6	5,4	4	3,5	3,1	2,5	2	
Корф	30	15	12	7,5	6	4,2	3,5	3,1	2,6	2
Карагинский	29	19	12	8	6,4		3,2	2,9	2,6	2
Петропавловск	30	15		7,5	6	4	3,3	3	2,5	2
Усть-Камчатск	30		10		6	4,6	3,7	3,1	2,5	

Таблица 20. Запас и интенсивность вылова гольца на северо-востоке Камчатки

Годы промысла	Улов, т	Средний вес, кг	Интенсивность вылова, %	Запас, тыс. шт.
1978	50	0,895	6	927,2
1979	55	0,663	5,5	1510,0
1980	246	0,479	23,5	2186,3
1981	442	0,664	33	1996,5
1982	67	0,918	4	1863,7
1983	1046	0,939	48	2300,9
1984	26	0,835	1,5	1480,5
1985	317	0,525	36	1659,2
1986	444	0,827	39	1362,6
1987	239	0,787	26	1184,7
1988	220	0,784	26	1067,9
1989	113	0,795	1,5	929,9
1990	314	0,951	38,1	854,1
1991	215	0,586	30,0	1224,6
1992	55	0,744	6,4	1152,1
1993	484	0,867	39,5	1414,6

возрастных групп за счет большого разнообразия сочетаний пресноводных и морских лет. Возрастная структура мальмы различных рек характеризуется незначительной изменчивостью, что свидетельствует о ее стабильности и незначительных колебаниях численности поколений.

Для проходной формы мальмы в половой структуре характерно преобладание самок, иногда весьма значительное.

Тенденции динамики численности проявляются в характере межгодовой изменчивости плодовитости. Двухлетняя цикличность изменения доли самок и абсолютная плодовитость доминантных возрастных групп находятся в обратной зависимости от численности мальмы. В динамике промысловых уловов прослеживаются 28-, 8- и 6-летние колебания. Не ежегодный нерест части половозрелых самок, позднее массовое созревание (5–7 лет) свидетельствуют о низкой воспроизводительной способности проходной мальмы камчатских рек.

Анализ динамики выедания молоди мальмой в реке показывает, что прослеживается тенденция к снижению уровня элиминации с ростом численности покотников ($r = -0.86, P < 0,05$). Между выеда-

нием и численностью хищника достоверной связи не найдено ($r = 0,04$). Кроме того, степень выедания тем ниже, чем выше обеспеченность хищника пищей ($r = -0.91, P < 0,05$). Сопоставление данных по выеданию молоди с кратностью возврата соответствующего поколения горбуши показало, что хищничество мальмы в реке в целом не оказывает отрицательного влияния на численность возврата производителей.

Многолетние данные по размерному и возрастному составу позволили использовать их для расчета смертности мальмы. Полученные различными методами показатели годичной убыли у мальмы северо-восточного и западного побережья близки по величине, что позволило их использовать для оценки ее запасов. Возрастная структура, характеризующаяся значительной долей старших возрастных групп (7–9 лет), нестабильная интенсивность промысла свидетельствуют о явном недоиспользовании запасов мальмы на северо-востоке Камчатки.

ЛИТЕРАТУРА

Амстиславский А.З. 1976. О двух формах гольца р. *Salvelinus* из оз. Большое Щучье (Полярный Урал) // Экология. № 2. С. 86–89.

Андреевская Л.Д. 1957. Летние миграции тихоокеанских лососей и их питание в морской период жизни // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 44. С. 75–98.

Андреев В.Л., Иванков В.Н., Броневский А.М. 1978. Экология и морфологические особенности мальмы Южных Курильских островов // Экология. № 1. С. 55–60.

Баранов Ф.И. 1960. Техника промышленного рыболовства. М.: Пищепромиздат, 695 с.

Баранов Ф.И. 1970. Об оптимальной интенсивности рыболовства. Избранные тр. Т. 3. М.: Пищ. пром-сть. С. 115–129.

Барсуков В.В. 1960. К систематике чукотских гольцов р. *Salvelinus* // Вопросы ихтиологии. Т. 14. С. 3–17.

Бивертон Р., Холт С. 1958. Обзор методов определения смертности облавливаемых популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 57 с.

Бивертон Р., Холт С. 1969. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-сть, 248 с.

Васильев В.П. 1975. Кариотипы некоторых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* водоемов

- Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 15. Вып. 3 (92). С. 417–430.
- Васильева Е.Д. 1979. Краниологическая характеристика проходного гольца (род *Salvelinus*, *Salmonidae*) полуострова Камчатка // *Вопр. ихтиологии*. Т. 19. Вып. 1. С. 73–84.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 112 с.
- Волков А.Ф., Чучукало В.И., Ефимкин А.Я. 1994. Численность мальмы и ее питание в Беринговом море в летний период // Тез. докл. Всерос. конф. «Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел)». Астрахань. КаспНИРХ, С. 414–416.
- Волков А.Ф., Чучукало В.И., Радченко В.И., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. 1995. Питание мальмы в Беринговом море в летний период // *Океанология*. Т. 35. № 6. С. 909–915.
- Волобуев В.В. 1973. К биологии проходного гольца р. *Salvelinus* некоторых рек северной части Охотского моря // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 6. С. 119–130.
- Волобуев В.В. 1975. Некоторые особенности биологии проходного гольца (р. *Salvelinus*) р. Тауй // *Гидробиологические исследования внутренних водоемов северо-востока СССР*. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. С. 321–336.
- Волобуев В.В. 1975. Структура популяции проходного гольца (р. *Salvelinus*) р. Тауй // *Гидробиологические исследования внутренних водоемов северо-востока СССР*. ДВНЦ АН СССР. Владивосток. С. 337–353.
- Волобуев В.В. 1978. О карликовых ручьевых гольцах рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson материкового побережья Охотского моря // *Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии*. ДВНЦ АН СССР. Т. 49 (52). Владивосток. С. 96–111.
- Волобуев В.В., Васильева Е.Д., Савваитова К.А. 1979. О систематическом статусе чукотских проходных гольцов рода *Salvelinus* // *Вопросы ихтиологии*. Вып. 19. № 3. С. 408–418.
- Волобуев В.В., Никулин О.А. 1970. Материалы к биологии анадырской кеты // *Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 71. С. 219–229.
- Глубоковский М.К. 1977. Таксономические отношения гольцов рода *Salvelinus* в бассейне реки Камчат-ки // *Биология моря*. № 3. С. 24–35.
- Глубоковский М.К. 1980. Некоторые вопросы популяционной структуры у гольцов (*Salvelinus*) // *Популяционная биология и систематика лососевых*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 58–64.
- Глубоковский М.К. 1983. Систематика, эволюция, и рациональное использование гольцов // Тез. координационного совещ. по лососевидным рыбам. Л.: Наука. С. 39–40.
- Глубоковский М.К., Черешнев И.А. 1981. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики // *Вопр. ихтиологии*. Вып. 21. № 5. С. 771–786.
- Гриценко О.Ф. 1975. Систематика и происхождение сахалинских гольцов р. *Salvelinus* // *Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии*. Т. 56. С. 141–160.
- Гриценко О.Ф. 1969. Питание гольца в реках Сахалина // *Вопросы ихтиологии*. Т. 9. Вып. 3 (56). С. 516–525.
- Гриценко О.Ф. 1970. Жирность и упитанность гольца из водоемов Сахалина // *Вопр. ихтиологии*. Т. 10. Вып. 1 (60). С. 117–124.
- Гриценко О.Ф. 1971. Рост, созревание и плодовитость гольца *Salvelinus alpinus* L. рек Сахалина // *Вопросы ихтиологии*. Т. 11. Вып. 4 (69). С. 664–667.
- Гриценко О.Ф., Чуриков А.А. 1976. Биология гольцов р. *Salvelinus* и их место в ихтиоценозах заливов Северо-Восточного Сахалина. 1. Миграции, возраст, рост, созревание // *Вопр. ихтиологии*. Т. 161. Вып. 6 (101). С. 1012–1021. 2. 1977. Питание // *Вопр. ихтиологии*. Т. 17. Вып. 4 (105). С. 668–676.
- Гудков П.К. 1990. Материалы по биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* бассейна р. Чаун. (Арктическое побережье Чукотки) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 30. Вып. 3. С. 404–415.
- Гудков П.К., Скопец М.Б. 1987. К вопросу о структуре популяций и некоторых особенностях биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) бассейна Охотского моря // *Биол. пресноводн. рыб Дальнего Востока*. Владивосток. ДВО АН СССР. С. 79–88.
- Гудков П.К., Скопец М.Б. 1989. К методике определения возраста первого ската в море и обратного расчисления роста проходных гольцов р. *Salvelinus* // *Вопросы ихтиологии*. Т. 29. Вып. 4. С. 601–608.
- Горбатенко К.М., Чеблукова А.В. 1990. Условия обитания и состав сообществ рыб эпипелагиали

- Охотского моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 1. С. 21–30.
- Дарда М.А. 1964. Некоторые данные по биологии гольцов рода *Salvelinus* из Японского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 55. С. 227–229.
- Есипов В.К. 1935. Материалы по биологии и промыслу новоземельского гольца (*Salvelinus alpinus*) // Тр. Арктич. ин-та. Т. 17. С. 5–72.
- Засосов А.В. 1970. Теоретические основы рыболовства. М.: Пищ. пром-сть, 291 с.
- Зотин А.И. 1961. Относительная плодовитость и размеры яиц // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 2 (19). С. 307–313.
- Ивлев В.С. 1953. Метод оценки популяционной плодовитости рыб // Тр. Латв. отд. ВНИРО. Вып. 1. С. 37–42.
- Иевлева М.Я. 1968. Состояние гонад горбуши на морском этапе нерестовой миграции // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 53–72.
- Иоганзен Б.Г. 1955. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопр. ихтиологии. Вып. 36. С. 57–68.
- Колюшев А.И. 1973. Материалы по созреванию проходных гольцов и палий (р. *Salvelinus*) озер Имандра и Умбозеро // Вопросы ихтиологии. Т. 13. Вып. 4 (81). С. 633–645.
- Латин Ю.Е., Юровицкий Ю.Г. 1959. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб // Журн. общей биологии. Т. 20. Вып. 6. С. 439–446.
- Мина М.В. 1962. Данные по экологии и систематике озерных гольцов р. *Salvelinus* дельты р. Лены // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. (23). С. 230–241.
- Монастырский Г.Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб // Тр. ВНИРО. Т. 21. С. 31–162.
- Медников Б.М., Максимов В.А. 1979. Генетическая дивергенция гольцов (*Salvelinus*) Чукотского полуострова и проблемы видообразования в этой группе // Биохим. и популяцион. генет. рыб. Л.: Наука. С. 45–48.
- Никольский Г.В. 1953. О теоретических основах работ по динамике численности рыб // Тр. Всес. конф. по вопр. рыб. хоз-ва. М.: Изд-во АН СССР. С. 77–93.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 444 с.
- Плохинский Н.А. 1961. Биометрия. Новосибирск: Со АН СССР, 364 с.
- Поляков Г.Д. 1968. Взаимосвязь изменчивости плодовитости с численностью, структурой и условиями питания популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 1 (48). С. 66–81.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 366 с.
- Пробатов А.Н., Фридлянд И.Г. 1957. Некоторые закономерности изменения плодовитости у тихоокеанской сельди // Уч. зап. Ростовск. гос. ун-та. Тр. биол. почв. ф-та. Вып. 58. С. 27–34.
- Риккер У.Е. 1957. Запас и пополнение // Материалы междунар. конф. по охране запасов рыб. М.: МРП СССР. С. 51–93.
- Риккер У.Е. 1971. Сопоставление двух кривых воспроизводства // Рыб. хоз-во. № 3. С. 19–21. № 4. С. 10–13.
- Савваитова К.А. 1960. О карликовых самцах р. *Salvelinus* (Salmonidae) // Докл. АН СССР. Т. 135. № 1. С. 217–220.
- Савваитова К.А. 1961. О внутривидовых биологических формах *Salvelinus alpinus* L. Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 4 (21). С. 695–706.
- Савваитова К.А. 1961. О систематическом положении камчатских гольцов рода *Salvelinus* // Зоол. журн. Т. 40. Вып. 11. С. 1696–1703.
- Савваитова К.А. 1963. О росте внутривидовых биологических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* L. Камчатки // Вестник Московского университета. Серия VI. Биол. почв. № 1. С. 17–23.
- Савваитова К.А. 1976. О симпатрических морфоэкологических группировках у гольцов р. *Salvelinus* // Зоол. журн. Вып. 55. № 1. С. 1677–1688.
- Савваитова К.А. 1982. Формообразование и структура популяционных систем у лососевых рыб (на примере гольцов и камчатских благородных лососей) // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 36 с.
- Савваитова К.А. 1983. Применение концепции биологического вида к оценке систематического положения гольца р. *Salvelinus* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 6. С. 883–893.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы

- хозяйственного использования). М.: ВО Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А., Волобуев В.В. 1978. К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae, Salmoniformes) // Зоол. журн. Т. 57. № 10. С. 1534–1544.
- Савваитова К.А., Кохменко Л.В. 1971. Некоторые особенности биологии симпатрических гольцов (*Salvelinus alpinus* L.) из бассейна оз. Азабачьего // Вестник МГУ. Биология, почвовед. № 3. С. 37–42.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1970. Каменный голец из бассейна р. Камчатки // Научн. докл. Высш. шк. Биол. Науки. № 5. С. 7–20.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1975. Голец (*Salvelinus alpinus*) (Salmoniformes, Salmonidae) водоемов о. Беринга (Командорские острова) // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 12. С. 1847–1859.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1980. Формообразование у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) из озер дельты Лены // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 12. С. 1320–1330.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 41. С. 3–110.
- Семко Р.С., Троицкий М.В. 1971. Камчатский голец и основы правил рыболовства // Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод, 32 с.
- Сластников Г.С. 1935. О возрасте и темпе роста новоземельского гольца // Тр. Арктич. ин-та. Т. 18. С. 73–90.
- Спановская В.Д., Григораши В.А., Лягина Т.Н. 1963. Динамика плодовитости рыб на примере плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 1 (26). С. 67–83.
- Тиллер И.В. 1983. К биологии молоди проходного гольца р. Хайлюля (Камчатка) // Тез. X Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». (Магадан, октябрь 1983). Магадан: АН ДВНЦ. С. 219.
- Тиллер И.В. 1999. Выедание гольцом *Salvelinus malma* молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Хайлюля (Камчатка) и его влияние на возврат производителей // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 64–68.
- Тиллер И.В., Введенская Т.Л. 1988. Питание проходной формы и молоди гольца *Salvelinus alpinus sensu lato* в р. Хайлюля (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 28. № 1. С. 103–109.
- Тюрин П.В. 1962. Фактор естественной смертности и его значение при регулировании рыболовства // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 3 (24). С. 403–427.
- Черешнев И.А. 1978. Систематическое положение гольцов р. *Salvelinus* берингоморского побережья Чукотского полуострова // Биол. моря. № 1. С. 36–46.
- Черешнев И.А. Материалы по биологии проходных лососей Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. 1981. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. С. 116–146.
- Черешнев И.А. 1982. К вопросу о таксономическом статусе симпатрических проходных гольцов р. *Salvelinus* (Salmonidae) Восточной Чукотки // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 6. С. 922–936.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток. Дальнаука. С. 401–425.
- Черешнев И.А., Гудков П.К., Нейман М.Ю. 1989. Первые данные по биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walb) (Salmonidae) бассейна р. Чегитунь (арктическое побережье Восточной Чукотки) // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 1. С. 68–83.
- Черешнев И.А., Штундюк Ю.В. 1987. К изучению биологии гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) бассейна р. Анадырь. Материалы по систематике и биологии проходного гольца-мальмы *Salvelinus malma* // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. С. 55–78.
- Шершнев А.П., Белобржеский В.А., Руднев В.А. 1986. Структура популяции и особенности миграции проходного гольца р. Мелкая Северо-Восточного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 2. С. 279–284.
- Armstrong R.H. 1970. Age, food, migration of Dolli Varden smolts in Southeastern Alaska // J. Fish. Res. Board of Canada. V. 27. № 6. P. 991–1004.
- Armstrong R.H. 1974. Migration of anadromous Dolli Varden (*Salvelinus malma*) in Southeastern Alaska // J. Fish. Res. Board of Canada. V. 31. № 4. P. 435–444.
- Armstrong R.H., Morrow I.E. 1980. The Dolli Varden charr, *Salvelinus malma*. Charrs // Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* (ed. E.K. Balon) Published by Dr. Junk E.V. Publishers. The Hague, Netherland. P. 99–141.
- Blackett R.F. 1968. Spawning behavior, fecundity and early life history of anadromous Dolli Varden *Salvelinus*

- Malma* (Walb.) in Southeastern Alaska // Alaska dep. Fish and Game Res. Rep. № 6. P. 220–231.
- Blackett R.F. 1973. Fecundity of resident and anadromous Dolli Varden (*Salvelinus malma*) in southeastern Alaska // J. Res. Board Canada. V. 30. № 4. P. 543–548.
- Delasy A.C., Morton W.M. 1943. Taxonomy and habits of the chars *Salvelinus malma* and *S. alpinus* of the Karluk drainage system // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 72. P. 79–91.
- Dutil J.D., Power G. 1977. Validité de la lecture des otolithes comparée à celle de la lecture des écailles pour la détermination de l'âge de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) // Natur. Can. V. 104. № 4. P. 361–367.
- Jensen K.W., Berg M. 1977. Growth, mortality and migration of the anadromous char, *Salvelinus alpinus* L. in the Vardner River, Troms, Northern Norway Rept // Inst. Freshwater Res. Drottningholm. T. 56. P. 70–80.
- Grainger E.H. 1953. On the age, growth, migration, reproductive potential and feeding habits of the Arctic char (*Salvelinus alpinus*) of Frobisher Bay, Baffin Island // J. Fish. Res. Board of Canada. V. 10. № 6. P. 326–370.
- Gullestad N. 1974. On lack of winter zones in the centre of scales from Arctic char (*Salmo alpinus*) // Norw. J. Sool. V. 22. № 2. P. 141–143.
- Hammar. 1989. Freshwater ecosystems of Polar Regions: Vulnerable Resources // AMBIO. V. 18. № 1. P. 6–22.
- Hunter E.G. 1966. The Arctic char // Fisheries of Canada. V. 9. № 3. P. 17–19.
- Komiyama E., Ohtaishi N., Maekawa K. 1982. Occurrence of the Dolli Varden in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan. J. Ichthyol. V. 29. N 3. P. 298–302.
- McCarty P.J. 1980. A review of the systematics and ecology of arctic char *Salvelinus alpinus*, in the Western Arctic // Can. Technical Rep. Fisheries and Aquatic Sciences. № 935. P. 1–89.
- McPhail I.D. 1961. Field systematic study of *Salvelinus alpinus* complex in North America // J. Fish. Res. Board Canada. V. 18. № 5. P. 793–816.
- McPhail I.D., Lindsay C.C. 1970. Freshwater fishes of North Western Canada and Alaska // Bull. Fish. Res. Board Canada. V. 173. P. 1–381.
- Mishima S. 1975. A biological study of the anadromous Dolli Varden *Salvelinus malma* (Walb.) distribution in the west coast of the Kamchatka in summer season, 1972–1974 // Bull. Faculty of Fisheries, Hokkaido University. № 26. P. 154–168.
- Morrow J.E. 1980. Analysis of the Dolli Varden charr *Salvelinus malma* of northwestern North America and northwestern Siberia // Charrs. Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* (ed. E.K. Balon) Published by Dr. Junk E.V. Publishers. The Hague, Netherlands. P. 323–338.
- Vladykov W.D. 1956. Fecundity of wild speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) in Quebec lakes // J. Fish. Res. Board of Canada. V. 13. № 6. P. 799–841.
- Moore J.W. 1975. Distribution, movement and mortality of anadromous arctic char *Salvelinus alpinus* L. in the Cumberland Sound area of Baffin Island // J. Fish. Biol. V. 7. № 3. P. 339–348.