

УДК 597.553.2

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

**ОСОБЕННОСТИ НЕРЕСТА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ
МОЙВЫ *MALLOTUS CATERVARIUS*
(PENNANT, 1784) И МОРСКОЙ МАЛОРОТОЙ
КОРЮШКИ *HYPOMESUS JAPONICUS* (BREVOORT,
1856) (СЕМ. OSMERIDAE) В НЕКОТОРЫХ
ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНАХ о. САХАЛИН В 2017 г.**

О. Н. Мухаметова (olga.sakhniro@gmail.com)

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО»)

Сахалинский филиал («СахНИРО»)
Россия, г. Южно-Сахалинск, 693023, ул. Комсомольская, 196

Мухаметова О. Н. Особенности нереста дальневосточной мойвы *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784) и морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) (сем. Osmeridae) в некоторых прибрежных районах о. Сахалин в 2017 г. // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды «СахНИРО». – Южно-Сахалинск : «СахНИРО», 2020. – Т. 16. – С. 61–83.

В 2017 г. впервые после многолетнего перерыва на западном побережье о. Сахалин и в заливе Анива было проведено обследование нерестилищ мойвы *Mallotus catervarius*, что позволило обновить необходимую для прогнозных оценок информацию по распределению, уровню численности и состоянию икры в период современного роста запасов. Средняя плотность икры в Татарском проливе и в заливе Анива имела близкую величину – 0,691 млн экз./м² и 0,655 млн экз./м² соответственно. На большинстве участков гибель икры не превышала 10–20%. В северо-восточной части залива Анива были обнаружены совместные нерестилища мойвы и морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus*, доля икры которой варьировалась от 2 до 44% от суммарной численности донной икры.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: дальневосточная мойва *Mallotus catervarius*, морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus*, залив Анива, Татарский пролив, нерестилища, икра, численность, смертность.

Табл. – 4, ил. – 9, библиогр. – 44.

Moukhametova O. N. Specific features of capelin's *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784) and surf smelt's *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) (Osmeridae) spawning in some coastal areas of Sakhalin Island in 2017 // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the "SakhNIRO". – Yuzhno-Sakhalinsk : "SakhNIRO", 2020. – Vol. 16. – P. 61–83.

In 2017, for the first time after a long break, on the West coast of Sakhalin and in Aniva Bay study of capelin's *Mallotus catervarius* spawning grounds was carried out, that allowed to update the forecast information about distribution, abundance and condition of eggs during present increase of stocks. Close value of average density was observed in Tatar Strait and in Aniva Bay –

0.691 million ind./m² and 0.655 million ind./m², respectively. In the most part of places the death of eggs did not exceed 10–20%. In the northeastern part of Aniva Bay joint spawning grounds of capelin and Japanese surf smelt *Hypomesus japonicus* was found. Proportion of smelt eggs varied from 2 to 44% of total value of demersal eggs.

KEYWORDS: capelin *Mallotus catervarius*, Japanese surf smelt *Hypomesus japonicus*, Aniva Bay, Tatar Strait, spawning grounds, eggs, abundance, mortality.

Tabl. – 4, fig. – 9, ref. – 44.

ВВЕДЕНИЕ

Дальневосточная мойва *Mallotus catervarius* (Pennant 1784) является короткоцикловым видом со значительными межгодовыми колебаниями численности. Исследования ее нерестилищ позволяют определить количество, размеры, соотношение стадий развития, смертность икры, что важно для понимания условий воспроизводства и оценки выживаемости на ранних этапах онтогенеза. Целесообразность обследования нерестилищ появляется только в годы высокой численности. В прибрежных водах о. Сахалин масштабные исследования размножения мойвы и особенностей ее эмбриогенеза были проведены более 30 лет назад – в 1970–1980-е гг. (Великанов, 1984, 1988, 1990, 1991, 1994). В последующий период ряды наблюдений были прерваны из-за значительного сокращения запасов этого вида. Очередная кратковременная вспышка численности была зарегистрирована в 2002 г. (Великанов, 2001; Шунтов и др., 2002). Но уже к 2003 г. подходы мойвы к нерестилищам снова снизились. С 2016 г. начался новый период роста запасов мойвы, как в Татарском проливе, так и у берегов восточного Сахалина и в других районах Охотского моря (Новикова, Наумова, 2017; Великанов, 2018), что вызвало необходимость получения современных данных о локализации зон нереста и особенностях распределения и развития икры в прогностических целях.

Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) по особенностям нереста близка к мойве. Икрометание корюшки происходит на литорали на песчано-галечных грунтах в конце весны–начале лета, в большинстве районов – на опресненных участках морской прибрежной зоны, а также в лагунах и солоноватоводных озерах лагунного происхождения (Шадрин, 1989а; Василец, 2000; Парпура, Колпаков, 2001). Несмотря на определенные различия в требованиях к температурным условиям и солености, на некоторых участках нерест этих двух видов может перекрываться в пространстве и времени. Цель данной работы – изучение современного состояния литоральных нерестилищ и особенностей развития икры мойвы и морской малоротой корюшки у побережья о. Сахалин.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пробы грунта на нерестилищах мойвы собирали в период массового подхода рыб на икрометание. Участки исследований были выбраны с учетом установленных ранее основных мест икрометания мойвы (Великанов, 1994). На западном побережье Сахалина исследования проводили с 25 апреля по 3 мая 2017 г. от с. Лопатино на юге до с. Надеждино на севере в границах от 46°36' до 49°16' с. ш. В заливе Анива на западном побережье пробы отбирали 13 июня

вблизи устьев рек Таранай и Урюм и 16 июня на участке от пос. Пригородное до с. Озерское (рис. 1). Грунт с икрой мойвы на большинстве участков брали с трех горизонтов – на урезе воды, в одном метре от уреза в сторону берега (зона осушки) и в одном метре от уреза в сторону моря (до глубины 0,5–0,7 м), используя металлическую трубку с площадью пробоотбора 0,002 м². Глубина погружения трубки составляла 15–20 см. В районе с. Новоселова дополнительно были отобраны пробы в двух метрах от уреза воды в сторону моря. Всего было обработано 126 проб с 19 участков, из них 75 проб на западном побережье Сахалина и 51 проба в заливе Анива (табл. 1).

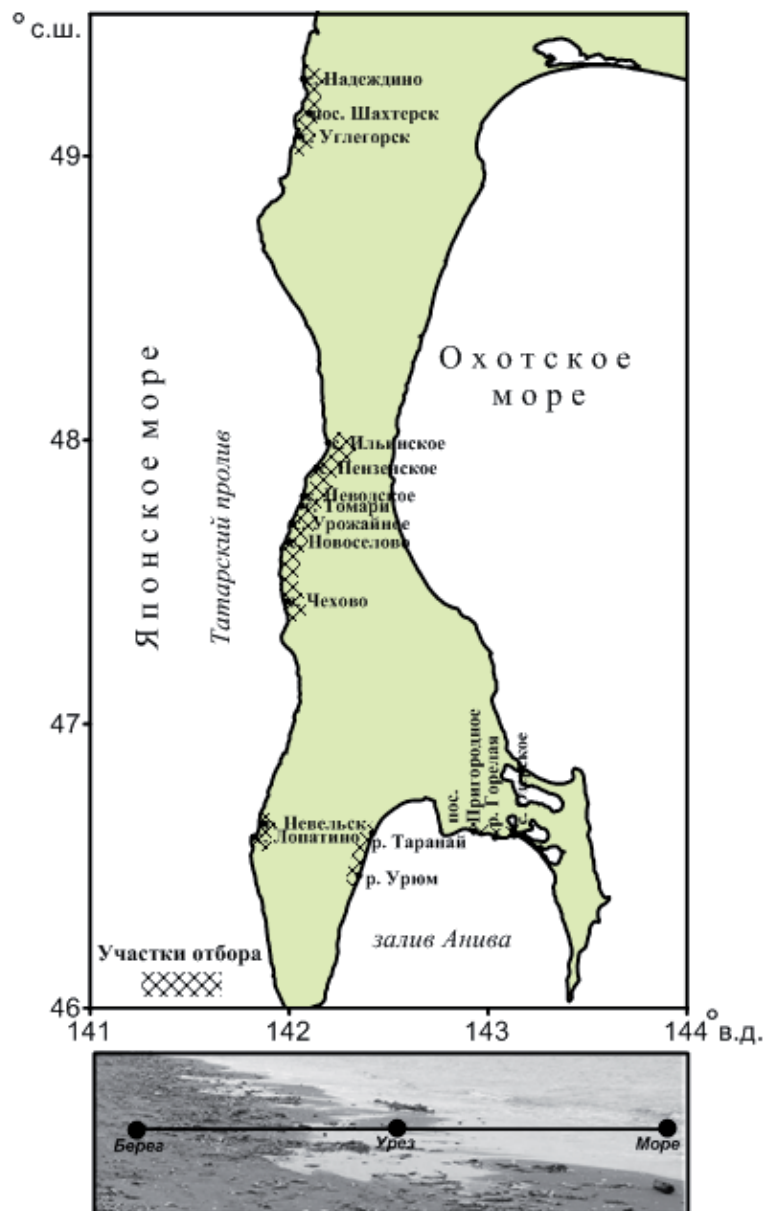


Рис. 1. Район отбора проб
Fig. 1. Area of sampling

Таблица 1

Районы исследований и объем собранного материала

Table 1

Studied areas and number of samples

№ п/п.	Район	Координаты		2017 г.	
		широта	долгота	дата	пробы, шт.
Западное побережье о. Сахалин					
1	с. Надеждино	49°16'15"	142°04'19"	30.04– 01.05.2017	3
2	пос. Шахтерск	49°09'00"	142°06'00"		6
3	г. Углегорск	49°04'00"	142°02'05"		6
4	с. Ильинское	47°59'19"	142°12'03"	25.04.2017	9
				30.04.2017	6
6	с. Неводское	47°48'17"	142°04'26"	25.04.2017	9
7	г. Томари	47°46'00"	142°04'00"		9
9	с. Новоселово	47°38'30"	141°59'26"	03.05.2017	12
10	с. Чехово	47°26'00"	141°59'00"		9
11	г. Невельск	46°39'00"	141°52'00"	25.04.2017	3
12	с. Лопатино	46°36'10"	141°49'11"		3
Залив Анива					
13	р. Урюм	46°28'02"	142°21'08"	13.06.2017	6
14	р. Таранай	46°37'05"	142°25'14"		6
15	пос. Пригородное (пляж)	46,37'49"	142,53'43"	16.06.2017	12
16	пос. Пригородное (участок 1 к востоку)	46,37'17"	142,55'28"		9
17	пос. Пригородное (участок 2 к востоку)	46,37'37"	142,57'24"		3
18	р. Горелая	46°36'14"	143°02'01"		3
19	с. Озерское	46°36'34"	143°07'53"		12
Итого					126

Обработку проб грунта производили в соответствии с имеющимися рекомендациями (Великанов, 1984). Для видовой идентификации икры мойвы и корюшки использовали работы А. М. Шадрина (1988, 1989а) с описанием строения оболочек и развития эмбрионов. Классификация грунтов на нерестилищах дана по «Атласу подводных...» (1990). Статистический анализ выполняли при помощи пакета «Анализ данных» в Microsoft Excel и программы Statistica.

В каждой пробе у 50–100 икринок каждого вида (в случае меньшего количества, у всех икринок) при помощи окуляра-микрометра измеряли наибольший диаметр, просматривали стадии развития, отдельно учитывая мертвые икринки и икринки с нарушением развития. Для удобства анализа сложный процесс эмбриогенеза, состоящий из IV–VII этапов (Шадрин, 1988, 1989а; Юсупов, Санталова, 2016), был приведен к четырем стадиям, принятым в рыбохозяйственных исследованиях (Расс, 1965; Расс, Казанова, 1966; Рекомендации по сбору..., 1987). Длительность эмбриогенеза мойвы и его отдельных этапов рассчитывали по логарифмическому уравнению (Юсупов, Санталова, 2016):

$$y = -502,8 \ln(x) + 1549,6,$$

где: x – температура воды, y – длительность эмбриогенеза, ч.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Дальневосточная мойва *Mallotus catervarius*

В присахалинских водах для мойвы характерны значительные, мало-предсказуемые колебания запасов. В Восточно-Сахалинской подзоне в 2003–2011 гг. ее годовой вылов колебался от 0,029 до 0,573 тыс. т, в 2017 г. увеличился до 4,317 тыс. т. В Западно-Сахалинской позоне улов возрос с 0,051 тыс. т в 2013 г. до 4,268 тыс. т в 2017 г. (**Состояние промысловых...**, 2019).

Мойва имеет донную икру, прикрепляющуюся к частицам грунта. Значительная по протяженности часть литорали о. Сахалин, занятая песчано-галечными грунтами, является потенциальной зоной икрометания мойвы. В Татарском проливе нерестилища могут занимать всю прибрежную полосу от мыса Кузнецова до мыса Тык. Икрометание протекает в заливах Анива и Терпения, у юго-восточного и северо-восточного побережья Сахалина, а также в Сахалинском заливе (**Промысловые рыбы...**, 1993). Наиболее значимый вклад в воспроизводство мойвы вносят нерестилища западного Сахалина (**Великанов, 1991**). Протяженность зоны икрометания существенно увеличивается в периоды роста численности производителей (**Великанов, 1994**). В Татарском проливе нерест мойвы начинается при достижении устойчивых положительных температур. При придонной температуре от 0 до 6°C в апреле – начале мая мойва образует плотные преднерестовые скопления до глубины 70 м и держится в прибрежной зоне до окончания нереста. Сроки нереста различны в разных районах Сахалина, а также могут отличаться на разных участках в пределах одного района. На западном побережье острова окончание нереста приходится на середину июня (**Великанов, 1980**).

Для мойвы, размножающейся у берегов о. Сахалин, характерен литоральный тип икрометания в узкой прибрежной полосе до глубины 1–2 м. В Тауйской губе в некоторые годы отмечали икрометания мойвы на глубинах до 7 м (**Белый, Санталова, 2014; Юсупов, Санталова, 2016**). На Сахалинских нерестилищах ширина литоральной зоны с икрой варьируется, в зависимости от уклона дна, от 1,5 до 25 м. Глубина залегания икры зависит от состава грунта. У западного Сахалина и в заливе Анива икра может встречаться до глубины 18–20 см (**Великанов, 1984**). Развитие икры мойвы возможно при солености от 10 до 34‰, но на нижней границе диапазона наблюдается увеличение смертности и количества аномалий (**Шадрин, 1989 б**). Численность икры подвержена значительной межгодовой изменчивости. На юго-западном побережье Сахалина этот показатель может варьировать в 24-кратном размере (**Великанов, 1991**). Мойва, воспроизводящаяся у побережья о. Сахалин, подразделяется на несколько самостоятельных группировок, различающихся флуктуацией запасов и другими биологическими характеристиками (**Великанов, 1993, 1994**).

Численность икры. Исследование нерестилищ в 2017 г. показало, что высокие плотности икры мойвы (более 1 млн экз./м²) встречаются как на западном побережье Сахалина, так и в заливе Анива. Максимальная средняя величина – около 2,9 млн экз./м², была зарегистрирована в районе с. Лопатино. Концентрациями около 2 млн экз./м² характеризовались нерестилища в районе г. Углегорск и пос. Пригородное. Вблизи с. Озерское количество икры превышало 1 млн экз./м². На остальных обследованных участках численность была значительно ниже (**табл. 2**).

Таблица 2

Средняя численность икры мойвы на разных участках западного побережья о. Сахалин и залива Анива

Table 2

Average density of capelin eggs at different sites of the West coast of Sakhalin and in Aniva Bay

Район	Преобладающая фракция грунта, мм	N, млн экз./м ²		
		3-я декада апреля	1-я декада мая	2-я декада июня
Западное побережье о. Сахалин				
г. Невельск	0,1–3	0,012	–	–
с. Лопатино	0,6–0,7	2,882	–	–
с. Чехово	0,3–3	–*	0,453	–
с. Новоселово	0,3–5	–	0,397	–
с. Урожайное	1,0–4,0	–	–	–
г. Томари	0,4–8,0	0,771	–	–
с. Неводское	0,2–5,0	0,351	–	–
с. Пензенское	1,0–6,0	–	–	–
с. Ильинское	0,3–7,0	0,252	0,448	–
г. Углегорск	0,2–0,6	–	2,016	–
с. Надеждино	0,1–2	–	0,083	–
с. Шахтерск	0,1–0,3	–	0,484	–
Залив Анива				
р. Урюм	1–4	–	–	0,069
р. Таранай	0,5–3	–	–	0,013
пос. Пригородное	0,5–6	–	–	1,361
р. Горелая	2–6	–	–	0,454
с. Озерское	0,5–4	–	–	1,162

* Прочерки в таблице указывают на отсутствие данных.

Вариации плотности на отдельных участках были весьма значительными. На западном побережье Сахалина повышенной плотностью икры отличался участок в районе г. Углегорска – до 5,5 млн экз./м², в заливе Анива – пляж вблизи пос. Пригородное – до 7,8 млн экз./м². Осреднение данных по плотности икры на западном побережье и в заливе Анива дало близкие значения – 0,691 и 0,655 млн экз./м² соответственно. При смешанных грунтах на нерестилищах (от 0,1 до 50 мм и более) субстратом для икры мойвы являлся преимущественно крупный песок и мелкий гравий с размером частиц от 0,5–0,7 до 3–5 мм.

На всех горизонтах основные концентрации икры (от 56 до 76% точек отбора) лежали в диапазоне значений до 0,5 млн экз./м². От 16 до 33% значений находились в пределах от 0,51 до 1,0 млн экз./м². Концентрации свыше 3 млн экз./м² наблюдались на всех горизонтах, но очень локально. Более высокие значения были отмечены только на берегу и в море (рис. 2). Осреднение по всем участкам показало максимальную плотность икры на морских станциях – 0,814±1,454 млн экз./м². На урезе и в зоне осушки численность икры была близка – 0,460±0,668 млн экз./м² и 0,496±1,035 млн экз./м². В двух метрах от уреза численность икры снижа-

лась до $0,570 \pm 0,312$ млн экз./м², но малое число точек не позволяет в полной мере оценить эту величину. На всех горизонтах были отмечены значительные вариации плотности в результивных точках: на береговых станциях – от 0,002 до 5,514 млн экз./м²; на урезе – от 0,009 до 3,243 млн экз./м²; на морских станциях – от 0,010 до 8,345 млн экз./м². Число станций без икры на берегу и на урезе было максимальным – около 11%, в море снижалось до 3%. Статистически достоверные различия в распределении икры по горизонтам отсутствовали. Надо полагать, что если определенная закономерность в распределении икры и бывает непосредственно во время нереста, в последующий период при длительном эмбриогенезе она нарушается под воздействием приливов и отливов, волн, ветра, штормовых нагонов, выедания хищниками и других факторов.

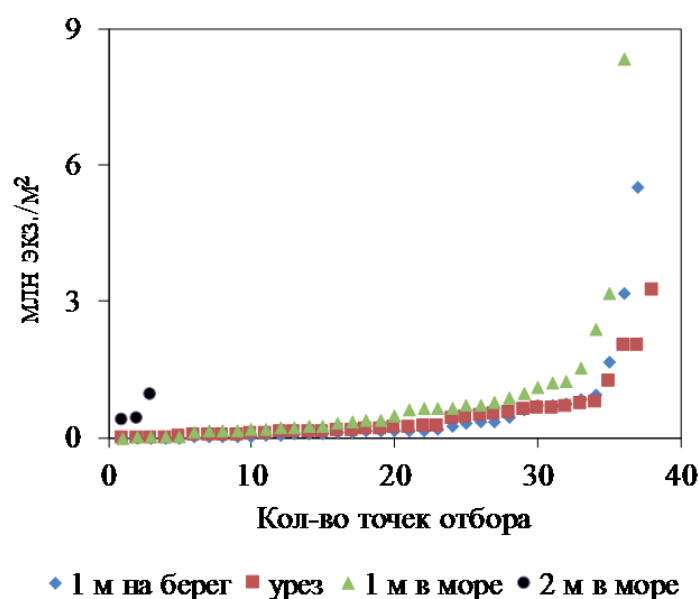


Рис. 2. Численность икры мойвы на разных горизонтах литорали
 Fig. 2. Density of capelin eggs on different littoral levels

Осредненное распределение икры мойвы по горизонтам на западном побережье Сахалина и в заливе Анива имело некоторые отличия. На западном побережье максимальные концентрации икры – 0,875 млн экз./м², были отмечены в море, минимальные – 0,404 млн экз./м², на урезе. В заливе Анива максимальная плотность – 0,974 млн экз./м², икры приходилась на линию уреза, незначительно снижалась на морских станциях и падала до минимума – 0,388 млн экз./м², на берегу. Различия в распределении икры мойвы по горизонтам могли определяться разной конфигурацией береговой линии и прибойной деятельностью.

Анализ распределения плотности икры на участках западного побережья Сахалина, обследованных в конце прошлого столетия (Великанов, 1984) и в 2016–2017 гг. показал близкие значения в районе 49–50° с. ш., значительную межгодовую вариабельность в районе 47–48° с. ш. и снижение плотности в 2017 г. на юге района. В заливе Анива на западном побережье концентрация

икры оставалась на низком уровне. На северо-востоке залива современная величина плотности была существенно ниже, полученной в конце прошлого столетия (табл. 3).

Таблица 3

Численность учтенной икры мойвы на западном побережье о. Сахалин и в заливе Анива в периоды роста запасов (2016–2017 и 1978–1979 гг.)

Table 3

Abundance of estimated capelin eggs on the West coast of Sakhalin and in Aniva Bay during periods of high stocks (2016–2017 and 1978–1979)

Район		Численность икры, млн экз./м ²		
		1978–1979 (по: Великанов, 1984)	2016	2017
Западный Сахалин	49–50° с. ш.	0,918	–	0,854
	47–48° с. ш.	0,436	3,746	0,435
	46–47° с. ш.	6,734	–	1,447
Залив Анива	Западное побережье	0,030	–	0,041
	Северо-восточное побережье	10,352	–	0,716

Расположение мест с повышенными концентрациями икры в пределах отдельных участков сильно менялось. Вблизи с. Ильинское средняя концентрация икры мойвы в 2017 г. 0,25–0,45 млн экз./м² была ниже, чем в 1970–1980-е гг. – 1,42 млн экз./м² (Великанов, 1988), в 2016 г., напротив, значительно выше – 3,75 млн экз./м². В районе г. Томари, плотность икры в 2017 г. (0,77 млн экз./м²), превышала концентрацию 1978 г. (0,44 млн экз./м²) (Великанов, 1991). Вблизи с. Ильинское даже в течение одной декады концентрации икры могли изменяться более чем на порядок. В 2016 г. с 21 по 29 апреля было зарегистрировано увеличение средней плотности с 0,3 до 3,75 млн экз./м².

Средняя величина, рассчитанная для западного Сахалина в 2017 г. – 0,69 млн экз./м², была немного ниже аналогичного значения 1978 г. – 0,73 млн экз./м². Но в целом, можно считать, что современный уровень воспроизводства мойвы сопоставим с периодом высокой численности, наблюдавшимся в конце 20-го столетия. Как в 80-е годы прошлого столетия, так и в 2017 г., южный участок характеризовался максимальными концентрациями икры (Великанов, 1994). В средней части обследованного района (с. Чехов – р. Ильинка) плотность снижалась и увеличивалась к северу. В заливе Анива, так же, как и ранее, прослеживалось увеличение концентраций икры от западного к северо-восточному побережью. В 80-е годы прошлого столетия в районе с. Озерское в грунте, наряду с икрой, было обнаружено достаточно большое количество личинок и предличинок мойвы. Их доля была максимальной – почти 33%, на значительном удалении от уреза воды (10 м) и снижалась в 1,5 м от уреза до 4,6% (Великанов, 1988). В 2017 г. в грунте была обнаружена только одна предличинка мойвы длиной около 6 мм на урезе воды в районе пляжа пос. Пригородное.

Размеры икринок. В 2017 средний диаметр икринок мойвы, собранных на разных участках, находился в диапазоне от 1 до 1,1 мм (рис. 3). В Татарском проливе предельные размеры икринок изменялись от 0,94 до 1,24 мм при вариациях по участкам от 1,046 до 1,085 мм. Для всего обследованного участка

побережья диаметр в среднем составил $1,059 \pm 0,040$ мм. Наиболее крупные икринки были отмечены в районе р. Ильинка и г. Томари. Размеры незначительно снижались в северном направлении к району г. Углегорск – с. Надеждино и более заметно – к югу. Самые мелкие икринки были отмечены в районе с. Лопатино. По имеющимся в литературе данным в Татарском проливе икра мойвы и ранее была более крупной – в среднем 1,1 мм при вариациях 1,07–1,14 (Шадрин, 1988). Наши данные показали большую вариабельность размеров икры.

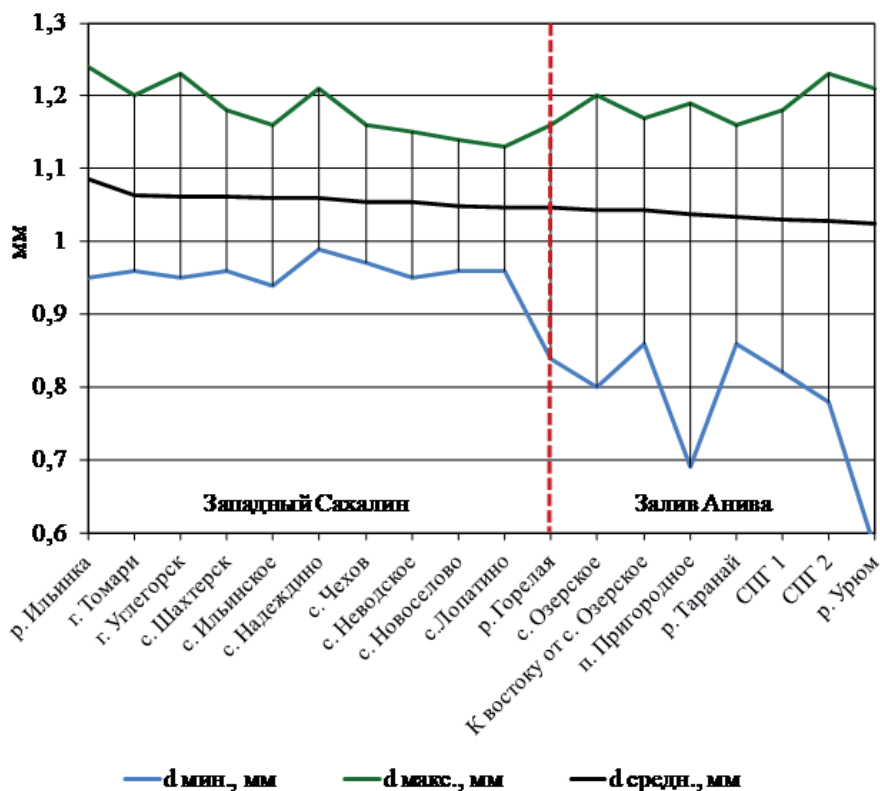


Рис. 3. Диаметр икринок мойвы на разных участках западного побережья о. Сахалин и в заливе Анива

Fig. 3. Diameter of capelin eggs in different places of the West coast of Sakhalin and in Aniva Bay

В заливе Анива икра имела меньшие размеры, чем у западного побережья Сахалина, но характеризовалась большим диапазоном их вариаций. В 2017 г. диаметр икринок составлял 0,68–1,23 мм. Средние размеры икринок по участкам изменялись от 1,025 до 1,046 мм. Средний диаметр икры в заливе составил $1,036 \pm 0,063$ мм, что несколько больше значений, полученных в предыдущий период высокой численности мойвы. В 1985 г. в районе с. Озерское средний диаметр икринок изменялся от $0,99 \pm 0,05$ до $1,0 \pm 0,05$ мм (Великанов, 1988). По имеющимся данным, в Охотском море размеры икры мойвы уменьшаются в северном направлении – до $0,980 \pm 0,003$ мм при вариациях от 0,83 до 1,080 мм в Тауйской губе и до 0,930 мм при вариациях от 0,8 до 1,1 мм у побе-

режья западной Камчатки (**Юсупов, Санталова, 2016**). По данным исследований митохондриальной ДНК все группировки мойвы, населяющие Охотское море, относятся к единой панмиктической популяции (**Скурихина и др., 2008**). Отсутствие генетических различий позволяет предположить, что биологические показатели рыб, в том числе, размеры икры в значительной степени зависят от особенностей внешней среды в районах обитания отдельных группировок.

Размеры икринок рыб и их вариабельность могут определяться условиями зимовки и нагула, возрастом самок, временем нереста и другими факторами (**Грауман, 1972; Early life history..., 1997; Kennedy et al., 2007; Овсянников, 2004; Feiner et al., 2016**). Маловарьбирующиеся показатели являются, как правило, результатом более стабильных условий. В большинстве случаев более крупная икра с повышенным содержанием жира характерна для группировок, обитающих при низких температурах, что является адаптивным механизмом, ведущим к увеличению запасов питательных веществ и улучшению выживаемости потомства. В водах Сахалина мойва относится к видам, у которых наиболее крупные особи и икринки встречаются в южных частях ареала – в Татарском проливе и в заливе Анива (**Великанов, 2018**). В Татарском проливе обитает мойва средней длиной 16,3–16,7 см и массой 30,8–34,5 г. Для мойвы этого района характерен наиболее быстрый линейный рост, особенно в первый год жизни (**Великанов, 1990**), что может быть результатом лучших условий нагула и зимовки. В Охотском море наблюдается уменьшение размерно-весовых характеристик мойвы до 16,0 см и 31,9 г в заливе Анива (**Новикова, Наумова, 2017; Великанов, 2018**) до 14,6 см и 21,8 г в Тауйской губе (**Белый, Санталова, 2014**). Таким образом, прослеживается связь между диаметром икринок на нерестилищах и размерами производителей.

Размер икринки не оказывает сильного влияния на устойчивость эмбрионов к изменению окружающей среды. А вот численность пополнения коррелирует с размерами особей в личиночный период, определяющими продолжительность данной фазы. Из икры меньшего диаметра выходят более мелкие эмбрионы (**рис. 4**), что удлиняет период их роста и выхода из-под пресса хищников и, соответственно, увеличивает элиминацию (**Pepin, Myers, 1990**). Более крупный размер икринок и лучшая выживаемость потомства, что ниже будет подтверждено относительно меньшей гибелью (*см. раздел «Смертность»*), может являться одной из причин повышенной устойчивости запаса мойвы в Татарском проливе. В 2020 г. на Западном побережье Сахалина все еще наблюдались высокие нерестовые подходы, в то время, как на других участках (залив Анива, залив Мордвинова) численность этого вида существенно снизилась. По данным промысловой статистики в конце мая в Западно-Сахалинской подзоне вылов мойвы составил 13,1 тыс. т, в Восточно-Сахалинской подзоне – всего 0,5 тыс. т.

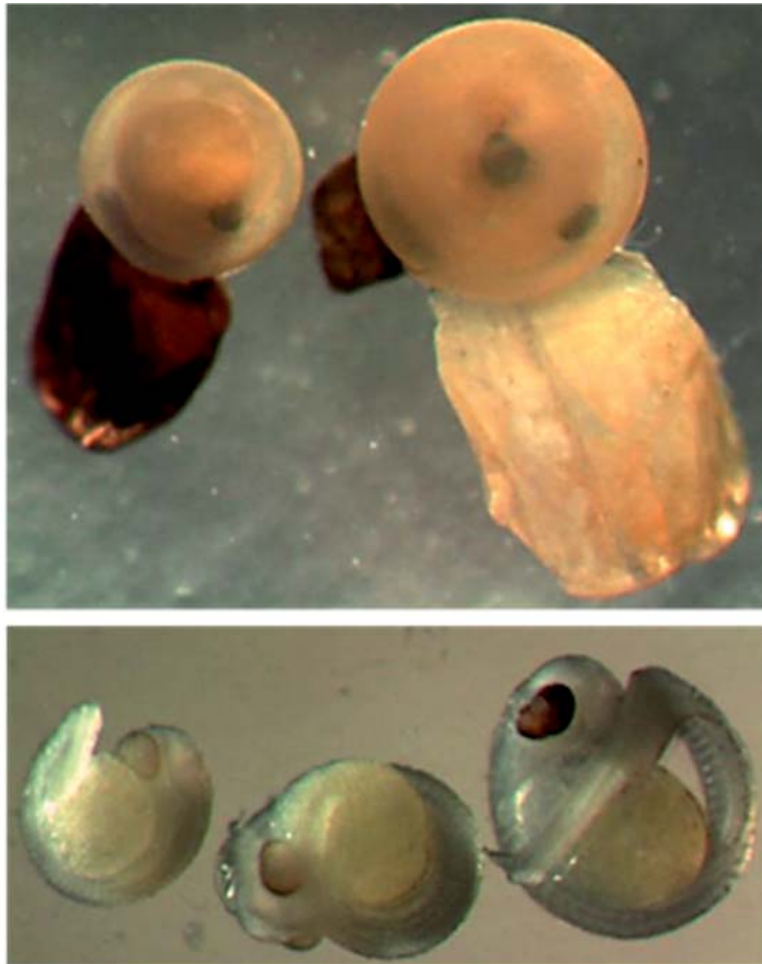


Рис. 4. Вариации размеров эмбрионов мойвы из икринок разного диаметра (слева направо): 0,87, 1,06, 1,16 мм (залив Анива, урез воды)

Fig. 4. Variability of capelin embryos sizes from eggs with different diameters (from left to right): 0,87, 1,06, 1,16 mm (Aniva Bay, the edge of water)

В экспериментальных условиях диаметр икры мойвы в течение эмбриогенеза оставался стабильным, возрастая только перед выклевом (Шадрин, 1988). На естественных нерестилищах изменения размеров икры имели более сложный характер, отличающийся на разных горизонтах. В районе западного Сахалина максимальный диаметр был получен для I стадии на береговых станциях и для II стадии на урезе и в море. К III стадии во всех местах отбора средние размеры снижались и вновь незначительно возрастали к IV стадии на берегу и в море. На всех горизонтах перивителлиновое пространство мало изменялось на начальных стадиях и заметно сокращалось с ростом и развитием эмбриона на завершающих стадиях (рис. 5). В заливе Анива размеры икринок уменьшались ко II стадии, особенно заметно на береговых станциях, и увеличивались к IV стадии. Данных по размерам перивителлинового пространства для залива Анивы нет. Выявленные тренды в большинстве случаев были статистически недостоверны в результате естественной вариабельности.

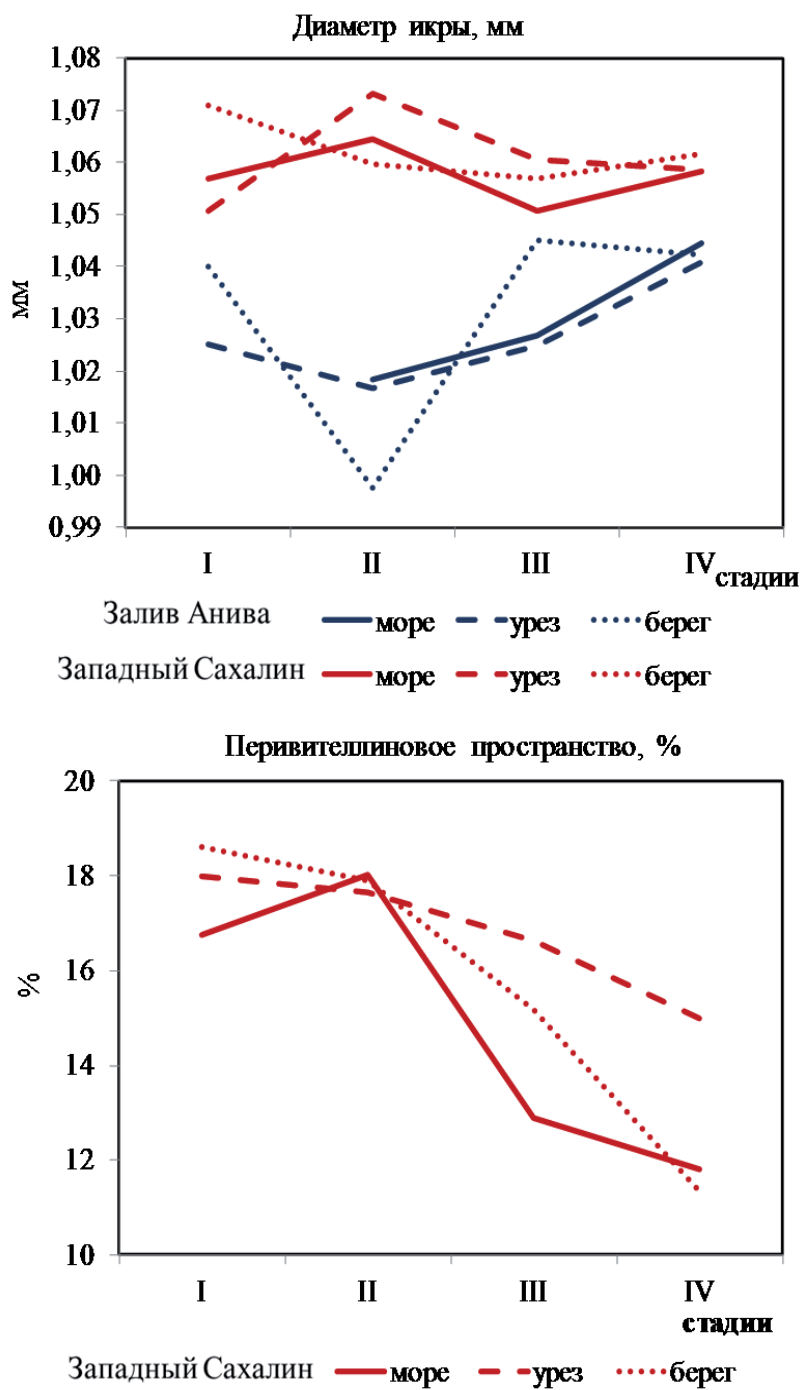


Рис. 5. Изменения диаметра икринок мойвы и размеров перивителлинового пространства на разных стадиях эмбриогенеза

Fig. 5. Changes in diameter of capelin eggs and the sizes of perivitelline space at different stages of embryogenesis

Перивителлиновое пространство, образующееся после оплодотворения икринки, выполняет защитные и обменные функции (Строшкова и др., 2018; Ханайченко, Гирагосов, 2019). В процессе эмбриогенеза его размеры меняются, в зависимости от условий развития икринок. У рыб с донной и придонной икрой (навага, треска, голомянка), в большей степени подверженной механическому воздействию, размеры перивителлинового пространства, как правило, существенно увеличиваются к завершению эмбриогенеза (Буслов, Сергеева, 2013; Черняев, 2019). У рыб с пелагической икрой относительные размеры перивителлинового пространства могут сокращаться, абсолютные – незначительно возрастать. Основная адаптация данной группы идет по пути увеличения размеров желтка. У донных икринок мойвы, по результатам исследований 2017 г., максимальные размеры перивителлинового пространства приходились на начальные стадии эмбриогенеза, наиболее уязвимые к любому внешнему воздействию.

Завершающие этапы характеризовались усиленным органогенезом и были направлены на формирование максимально развитого эмбриона, способного выжить в суровых условиях прибойной полосы. Изменчивость размеров икринок на разных горизонтах в процессе эмбриогенеза, вероятно, была связана с изменчивостью условий среды на локальных участках литорали. Как на западном побережье о. Сахалин, так и в заливе Анива, тенденция изменений диаметра икры на верхнем горизонте (берег) отличалась от трендов на урезе и в море. Определенный вклад в вариацию размеров могла вносить и разнокачественность выметываемых половых продуктов. Если в эксперименте закладывается икра от небольшого числа особей, то в природных условиях даже на небольших участках происходит развитие икры от производителей, сильно различающихся биологическими характеристиками (Состояние промысловых..., 2019).

Стадии развития икры

У Западного побережья Сахалина был отмечен достаточно быстрый переход икры на завершающие стадии развития. В первый период отбора (25 апреля) преобладали ранние стадии развития – I и II. Их доля была особенно высока на юге района вблизи с. Лопатино – почти 96% от суммарного количества. На участке от г. Томари до р. Ильинка увеличивался вклад III и IV стадий (рис. 6). Судя по соотношению стадий развития икры, подходы мойвы на нерест в район г. Невельск – с. Лопатино начались позже, чем к участку от г. Томари до с. Ильинское (залив Делангля). Этому мог способствовать лучший прогрев прибрежных мелководий залива, по сравнению с южными участками, где температура бывает ниже в результате поступления холодных охотоморских вод (Шевченко и др., 2005; Пищальник и др., 2011).

К концу апреля на участке с. Ильинское – пос. Шахтерск от 43 до 79% икры уже находились на IV стадии. Преобладание I стадии (69% от общего количества икры), свидетельствующее о продолжавшемся достаточно интенсивном икрометании, было отмечено только на севере обследованного района, вблизи с. Надеждино. В остальных местах нерест мойвы подходил к концу. На участке от с. Ильинское до пос. Шахтерск доля икры на I стадии составляла не более 0,8–7,9%. К 3 мая ее количество сократилось до 0,5–0,8%. Таким образом, первую декаду мая можно считать временем завершения нереста мойвы у побережья западного Сахалина.

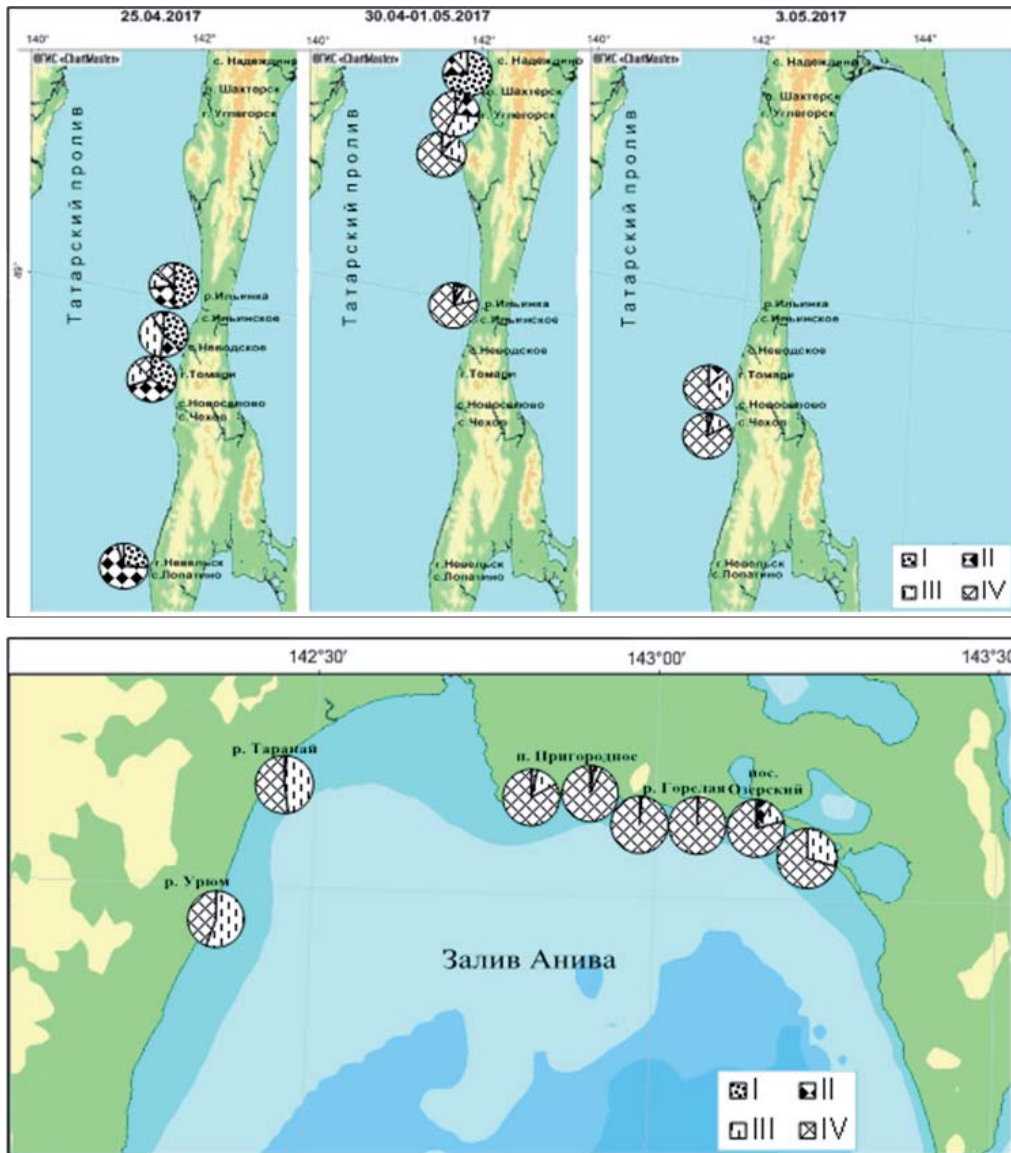


Рис. 6. Соотношение икры мойвы на разных стадиях развития (%) на западном побережье о. Сахалин (сверху) и в заливе Анива (снизу)

Fig. 6. The ratio of capelin eggs at different stages of development (%) on the West coast of Sakhalin (above) and in Aniva Bay (below)

Работы на нерестилищах залива Анива были выполнены позднее, чем в Татарском проливе – в середине июня. На всех участках доминировали икринки на завершающих стадиях развития. Доля IV стадии была наиболее высокой в северо-восточной части залива – от 70–79% в районе с. Озерское и восточнее и до 93–99,5% на участке от пос. Пригородное до р. Горелая. У западного побережья икрометание протекало в более поздние сроки. Доля икры на IV стадии варьировалась от 44% вблизи р. Урюм до 52% вблизи р. Таранай. В 80-е годы прошлого столетия на западном побережье залива (район р. Таранай)

икрометание мойвы, напротив, происходило раньше, чем на восточном побережье (Великанов, 1984). Очевидно, сроки и очередность подходов в отдельные районы может меняться, в зависимости от текущих условий.

На береговых станциях наблюдалось ускоренное развитие икры, что прослеживалось по более высокой доле икринок на IV стадии. На западном Сахалине относительный вклад завершающей стадии возрастал от моря к урезу с 41 до 47% и далее в сторону берега до 52%. Изменение доли I стадии шло в обратной последовательности – 19–16–7% соответственно. Аналогичная тенденция была выявлена и в ранее проведенных исследованиях (Великанов, 2001). Увеличение темпов эмбриогенеза на осушаемых участках, очевидно, была связано с лучшими условиями прогрева. В море и на урезу развитие икры происходило при пониженном температурном фоне.

В заливе Анива икра на I стадии на береговых станциях отсутствовала. Численность икры на IV стадии была минимальной на урезе – 46% на западном побережье и 88,7% на северо-восточном, и возрастала, как в сторону моря, так и в сторону берега. Причиной некоторого замедления эмбриогенеза на урезе могла стать высокая вариабельность условий на границе двух сред.

В экспериментальных условиях при температуре 6–8°C (6,5°C в среднем) единичные случаи выхода эмбрионов из оболочек были зарегистрированы через 530 часов (22,1 суток) после оплодотворения. Весь процесс выклева завершался в течение 3–4 суток (Шадрин, 1988). При температуре 7,4–13,6°C (в среднем 8,7°C) развитие длилось в течение 415 часов (17,3 суток) (Юсупов, Санталова, 2016). Начальные стадии эмбриогенеза занимали небольшую часть от общего периода. Около 58–68% времени приходилось на IV стадию развития. При существовавших в 2017 г. температурных условиях длительность перехода икры мойвы с I на IV стадию составляла около 7–10 суток в Татарском проливе (р-н с. Чехов) и от 4 до 8 сут. на разных участках залива Анива. Расчетное время начала икрометания мойвы в Татарском проливе (район с. Ильинское) – первая декада апреля и в заливе Анива – конец мая – начало июня (табл. 4), соответствовало фактическому началу нереста.

Таблица 4

**Расчетная длительность эмбриогенеза мойвы на разных участках
о. Сахалин в 2017 г.**

Table 4

**Estimated duration of capelin embryogenesis at different sites
of Sakhalin in 2017**

Показатель	Татарский пролив (03.05.2017)	Залив Анива (16.06.2017)		
	район с. Чехов	район пос. Пригородное	р. Горелая и район к востоку от с. Озерское	с. Озерское
Температура, °С	5,3	8,8	7	8
Длительность эмбриогенеза, ч	711,077	456,135	571,196	504,057
Длительность эмбриогенеза, сут.	29,63	19,01	23,80	21,00

Смертность икры. Смертность икры значительно варьировала на разных участках. На западном побережье Сахалина 25 апреля на участке г. Томари – р. Ильинка доля погибших икринок не превышала 5–14% (**рис. 7**). К 30 апреля было отмечено увеличение смертности икры до 24% (район с. Ильинское). Близкое значение получено у пос. Шахтерск – около 22%. На остальных участках доля погибших икринок не превышала 7–12%. В районе с. Чехов – с. Новоселово гибель икринок сохранялась на уровне 12–19%. Таким образом, на большей части обследованного района смертность икры оценивалась в диапазоне 10–20%. Реже этот показатель был ниже 10% и значительно выше только на юге в районе г. Невельск – с. Лопатино – около 44%. В заливе Анива на всех участках, кроме самой восточной точки, элиминировалось от 18 до 31% икринок, чаще составляя около 20%. Значительно отличалось место нереста, расположенное к востоку от с. Озерское, где доля погибших икринок превышала 80%.

В 2017 г. средний уровень смертности икры мойвы на нерестилищах залива Анива – 23,4%, был выше, чем у западного побережья Сахалина – 15,4%. В целом, этот показатель был сопоставимым или незначительно превышал соответствующую величину для периода 1970–1980-х гг. – 7–13% для западного Сахалина (**Великанов, 1991**) и 11–38% для залива Анива (**Великанов, 1988, 1990, 1991**).

На западном побережье Сахалина доля погибших икринок была минимальной на уреze воды – 12%, максимальной – в зоне осушки – 18%. В заливе Анива смертность икры возрастала от нижнего к верхнему горизонту литорали – с 18 до 33%. Следует отметить, что на отдельных участках нерестилищ изменение доли погибшей икры по направлению от моря к берегу не имело устойчивой тенденции. Как на Западном Сахалине, так и в заливе Анива, на береговых станциях примерно в равном соотношении отмечали, как увеличение, так и снижение доли погибших икринок вплоть до нулевых значений. Таким образом, на уровень смертности сильное влияние оказывали локальные условия развития.

Ранее для залива Анива были получены данные об увеличении смертности икры мойвы на IV стадии развития (**Великанов, 1988**). В наших исследованиях такая закономерность не обнаружена. Более высокий процент гибели был отмечен у икры на I стадии развития. Была обнаружена положительная корреляция между выживаемостью и численностью икры на IV стадии ($R=0,74$). В Татарском проливе статистически значимая связь между выживаемостью и численностью икры на IV стадии отсутствовала. Но все же полученные данные позволяют полагать, что устойчивость эмбрионов мойвы на IV стадии должна быть довольно высокой, как и у других видов рыб, за исключением периодов действия критических факторов – снижения резистентности перед выклевом, резких перепадов термогалинных параметров, прохождения мощных циклонов, увеличения антропогенного пресса, на литоральных нерестилищах проявляющегося в основном в виде механического повреждения икринок при движении людей и техники во время промысла.

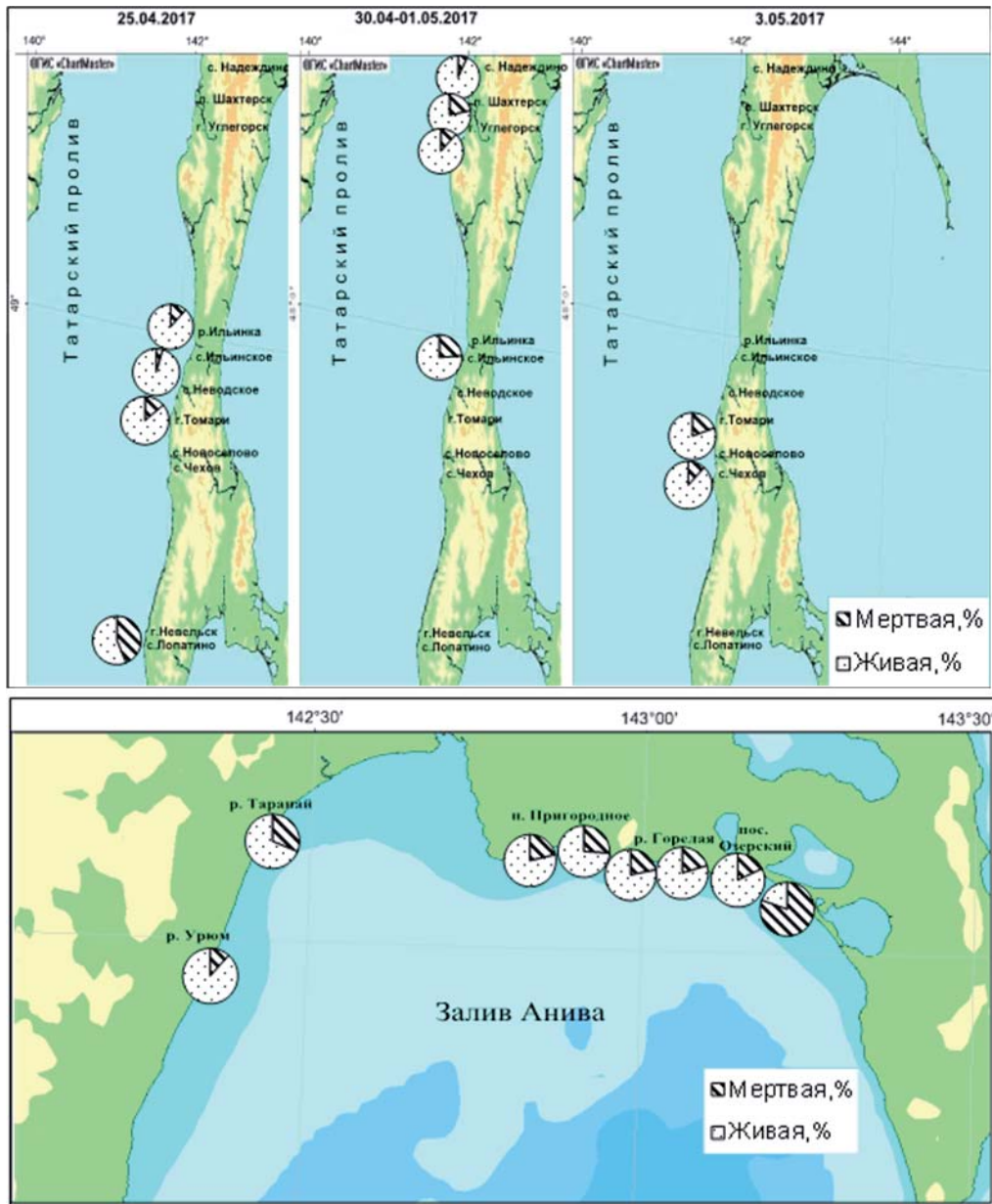


Рис. 7. Доля погибшей икры мойвы на западном побережье о. Сахалин и в заливе Анива
 Fig. 7. Proportion of capelin egg's mortality on the West coast of Sakhalin and in Aniva Bay

Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus*. Морская малоротая корюшка уступает мойве по численности и колебаниям запасов. В Западно-Сахалинской подзоне ее вылов изменялся от 0,020 тыс. т в 2012 г. до 0,298 тыс. т в 2017 г. В Восточно-Сахалинской подзоне вылов в 2016 и 2017 гг. составил соответственно 0,393 и 1,044 тыс. т (**Состояние промысловых..., 2019**). Этот вид предположительно не совершает протяженных миграций, обитая в прибрежных водах на протяжении всего жизненного цикла (**Василец, 2000**). Массовый нерестовый ход на юге о. Сахалин (озера Тунайча, Изменчивое, южное и юго-

восточное побережье) происходит в мае. Пик икрометания приходится на май–июнь (Гриценко, Чуриков, 1983; Заварзина, 2004). Икра развивается в литоральной зоне на песчаном грунте. Существуют фитофильные группировки корюшки, откладывающие икру на водоросли (Парпура, Колпаков, 2001; Гавренков Платошина, 2003). Оптимальной для развития икры является температура от 6 до 12°C, соленость – от 4 до 12‰ (Шадрин, 1989б; Ву Куэт Тхань, 2018). В Приморье в зал. Посыета отмечен подледный нерест фитофильной группировки, протекающий в марте–апреле при температуре от 1 до 6°C и продолжающийся после таяния льда при более высоких температурах (Гавренков, Платошина, 2003). Личинки в планктоне встречаются в июне–июле, реже – в мае (Мухаметова, Баланов, 2013; Moukhametova, 2016).

В 2017 г. смешанные нерестилища мойвы и морской малоротой корюшки были обнаружены в заливе Анива – в районе пос. Пригородное, р. Горелая и к востоку от с. Озерское. На совместных с мойвой нерестилищах икринки корюшки хорошо идентифицируются по наличию грибовидной «ножки», образующейся опадающей вторичной оболочкой, с помощью которой крепятся к субстрату. У икры мойвы такого возраста нет. При отделении икры мойвы от субстрата в месте крепления на оболочке обычно остается заметное уплотнение (рис. 8). Размеры икринок корюшки в среднем больше, чем мойвы, оболочка тоньше и прозрачнее.

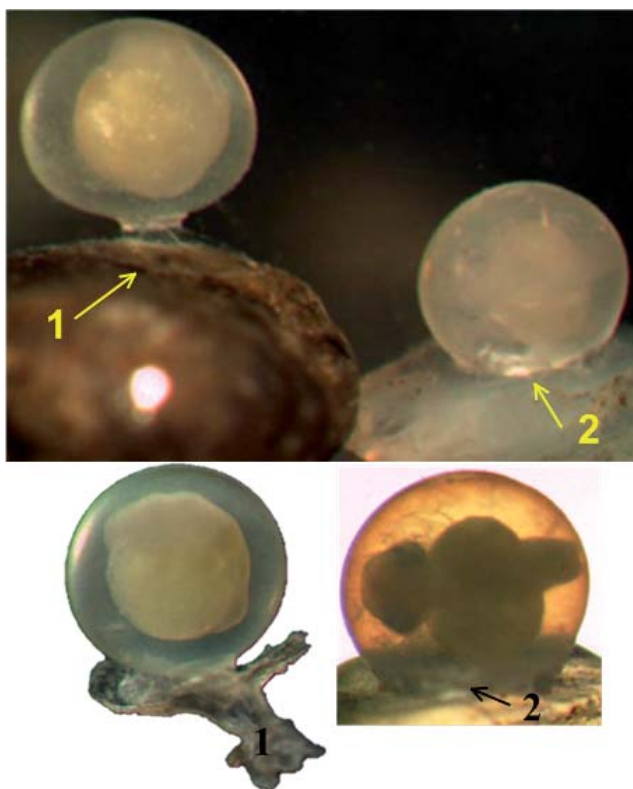


Рис. 8. Икра морской малоротой корюшки (слева) и мойвы (справа): 1 – грибовидная «ножка»; 2 – уплотнение оболочки

Fig. 8. Eggs of Japanese surf smelt (left) and capelin (right): 1 – mushroom-shaped outgrowth; 2 – flat base of egg cover

Вблизи пляжа пос. Пригородное икру корюшки отмечали на 50% станций. Ее доля варьировала от 1 до 44% от суммарного количества икры двух видов, и в среднем составляла около 9%. На результивных станциях плотность икры изменялась от 0,009 до 0,819 млн экз./м². Скопления с максимальной численностью были отмечены в 200 и 300 м к западу от основного участка отбора. На основном участке и на расстоянии 400 м от него икра в пробах встречалась редко. Значительная часть икры корюшки была сосредоточена на морских станциях, реже на урезе (рис. 9). Диаметр икры изменялся от 1,08 до 1,34 мм при среднем значении 1,215±0,046 мм. Корюшка подошла на нерест позднее мойвы. Преобладала икра на II и III стадиях развития – 50 и 35% соответственно. Смертность была невысокой – 6,1%.

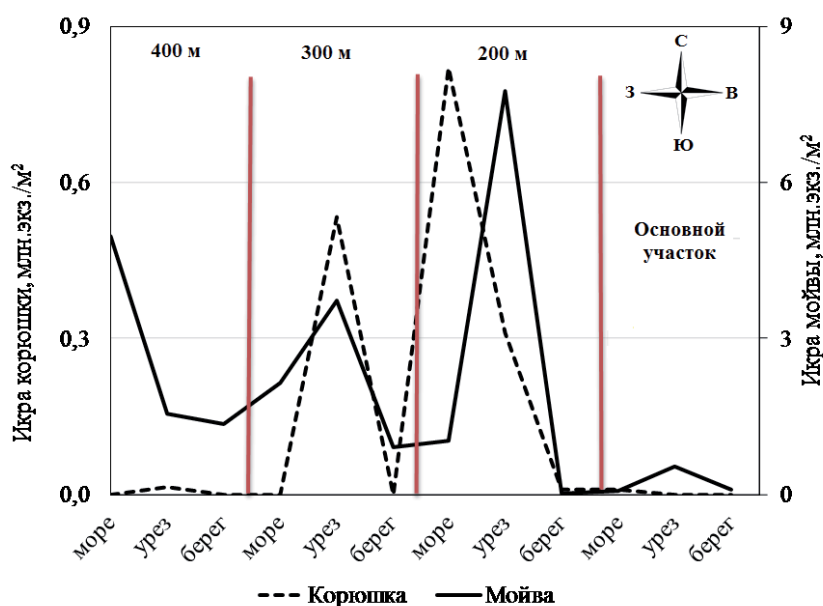


Рис. 9. Численность икры морской малоротой корюшки и мойвы в районе пляжа пос. Пригородное

Fig. 9. Density of Japanese surf smelt and capelin eggs on the beach area of Prigorodnoye

Вблизи р. Горелая икра морской малоротой корюшки с низкой плотностью была обнаружена только на морской и береговой станциях. Численность икры в результивных точках изменялась от 0,004 до 0,049 млн экз./м² при средней величине 0,018 млн экз./м². Доля икры корюшки в суммарной численности донной икры варьировалась от 2 до 5%, в среднем около 2,3%. Размеры икринок изменялись от 1,0 до 1,23 мм, составив в среднем 1,163±0,084 мм. Вся икра находилась на завершающих III и IV стадиях, с преобладанием последней (83%).

Участок к востоку от с. Озерское характеризовался максимальным вкладом икры морской малоротой корюшки в общую численность донной икры – от 40 до 54% на отдельных станциях (в среднем 44%). Плотность икры варьировалась от 0,092 до 0,310 млн экз./м² (в среднем 0,184 млн экз./м²), увеличиваясь от нижнего горизонта литорали в сторону уреза и достигала максимума на береговой станции. Изменение плотности икры корюшки было аналогичным

распределению на данном участке по горизонтам икры мойвы. Диаметр икры корюшки варьировал от 1,10 до 1,32 мм, в среднем составляя $1,201 \pm 0,042$ мм. Среди живых икринок были отмечены все стадии развития. Большая часть икры находилась на III стадии – 59%. Элиминация икры корюшки, как и икры мойвы, была очень высокой – от 33 до 100%, в среднем – 67%, что также указывает на воздействие общих негативных факторов, значительно увеличивающих на данном участке смертность, по сравнению с другими участками нерестилищ залива.

Упоминания о нерестилищах морской малоротой корюшки найдены в фондах «СахНИРО» (**Отчет о результатах...**, 2001). В устье лагуны Буссе плотность икры корюшки варьировалась от 0,127 до 0,158 млн экз./м² при средней концентрации 0,143 млн экз./м², что достаточно близко к величине плотности, полученной в 2017 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования 2017 г. показали значительную вариабельность концентраций икры мойвы, как в пределах районов, так и на локальных участках нерестилищ. Максимальной плотностью икры – более 1 млн экз./м², характеризовались нерестилища в районе с. Лопатино и г. Углегорск на западном побережье Сахалина и в районе пляжа пос. Пригородное в заливе Анива. Средние концентрации икры на западном побережье о. Сахалин и в заливе Анива были близки – 0,691 и 0,655 млн экз./м² соответственно. На западном побережье о. Сахалин икринок мойвы были в среднем крупнее – 1,059 мм против 1,036 мм в заливе Анива.

Доля мертвой икры на большинстве участков не превышала 10–20%. Максимальная гибель, вероятно, вызванная механическим повреждением икры при промысле, была зарегистрирована в районе с. Лопатино (около 44%) на западном побережье Сахалина и к востоку от с. Озерское (более 80%) в заливе Анива.

Современные данные по распределению, численности и смертности икры близки к результатам исследований, полученным в 80-е гг. прошлого столетия. Но отмечены и некоторые различия. В 2017 г. более ранние нерестовые подходы происходили в северо-восточной части залива Анива, в 80-е гг. – в западной части. В 2017 г. более высокая гибель икры мойвы, как и других видов рыб, происходила на I стадии развития. Ранее повышенную смертность регистрировали в завершающий период эмбриогенеза. К особенностям раннего онтогенеза мойвы можно отнести увеличение диаметра икринок к IV стадии и сокращение перивителлинового пространства за счет роста и развития эмбриона, тогда как у других видов рыб с донной икрой, размеры икринок возрастают к завершению эмбриогенеза в результате увеличения перивителлинового пространства. В икринках мойвы максимальные размеры перивителлинового пространства приходились на начальные стадии, наиболее уязвимые к внешнему воздействию.

В заливе Анива на некоторых участках нерестилищ икра мойвы развивалась совместно с икрой морской малоротой корюшки. Основные места развития икры корюшки с плотностью около 0,2 млн экз./м² были расположены в районе пос. Пригородное и к востоку от с. Озерское. Нерест корюшки проис-

ходил несколько позже, чем мойвы. Преобладала икра на III стадии развития, в то время как более 70% икринок мойвы на этих же участках уже перешли на IV стадию.

Идентичное распределение икры корюшки и мойвы по горизонтам в местах совместного нереста, а также сходные изменения в величине смертности, в частности, ее увеличение у икры обоих видов на участке к востоку от с. Озерское, указывали на приоритетное воздействие общих внешних факторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признательна Н. К. Заварзиной и Д. С. Заварзину, являвшимся инициаторами и основным участниками отбора проб грунта с нерестилищ мойвы, а также всем специалистам СахНИРО, оказавшим помощь в сборе и первичной обработке материала.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас подводных ландшафтов Японского моря / И. С. Арзамасцев, Б. В. Преображенский. – М. : Наука, 1990. – 223 с.

Белый М. Н., Санталова М. Ю. К вопросу о состоянии запаса мойвы северной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2014. – Вып. 33. – С. 25–30.

Буслов А. В., Сергеева Н. П. Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб дальневосточных морей // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2013. – Вып. 29. – С. 5–69.

Василец П. М. Корюшки прибрежных вод Камчатки : Дис. ... канд. биол. наук. – П-Камчат. : КамчатНИРО, 2000. – 192 с.

Великанов А. Я. Интенсивность нереста и оценка численности производителей мойвы *Mallotus villosus socialis* у берегов острова Сахалин // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Ю-Сах. : СахНИРО, 1994. – С. 72–76.

Великанов А. Я. Весеннее распределение и некоторые черты биологии мойвы *Mallotus villosus socialis* (Pallas) Татарского пролива // Изв. ТИНРО. – 1980. – Т. 104. – С. 128–133.

Великанов А. Я. К экологии размножения дальневосточной мойвы *Mallotus villosus socialis* у берегов острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – 1984. – Т. 24, вып. 3. – С. 425–430.

Великанов А. Я. Данные об икринках и личинках дальневосточной мойвы *Mallotus villosus socialis* у берегов южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28, вып. 4. – С. 644–648.

Великанов А. Я. Экология и перспективы промыслового использования мойвы шельфовых вод острова Сахалин : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток : ИБМ ДВО АН СССР, 1990. – 24 с.

Великанов А. Я. Межгодовая изменчивость нерестового потенциала и смертность икры дальневосточной мойвы у берегов Сахалина // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. – Астрахань, 1991. – С. 47–48.

Великанов А. Я. Мойва // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Охотское море. – 1993. – Т. 9, Вып. 2. – С. 105–109.

Великанов А. Я. Флуктуация численности мойвы (*Mallotus villosus socialis*) в Японском и Охотском морях в связи с климатическими изменениями // Тез. докл. международная научно-практической конференции «Прибрежное рыболовство – XXI век», г. Южно-Сахалинск, 19–21 сентября, 2001 г. – Ю-Сах., 2001. – С. 21–22.

Великанов А. Я. Дальневосточная мойва: распределение, особенности биологии, динамика биомассы, проблемы и перспективы промыслового освоения // Вопр. рыболовства. – 2018. – Т. 19, № 3. – С. 300–326.

Бу Куэт Тхань. Изменчивость количественных признаков двух видов малоротых корюшек *Hypomesus japonicus* и *H. nipponensis* (Teleostei: Osmeridae) в популяциях взрослых особей в природе и у молоди в условиях искусственного разведения : Дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток : ДВФУ, **2018.** – 204 с.

Гавренков Ю. И., Платошина Л. К. Биология и экология размножения малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) Приморья // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – **2003.** – Вып. 2. – С. 425–435.

Грауман Г. Б. Изменение биохимического состава икры в зависимости от морфо-биологических особенностей самок балтийской трески // Тр. ВНИРО. – **1972.** – Т. 85. – С. 63–67.

Гриценко О. Ф., Чуриков А. А. Систематика малоротых корюшек рода *Hypomeus* (Osmeridae) азиатского побережья Тихого океана // Зоол. журн. – **1983.** – Т. 62, вып. 4. – С. 553–563

Заварзина Н. К. Некоторые биологические особенности малоротых корюшек рода *Hypomesus* из озера Тунайча // VII региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов, молодых преподавателей и сотрудников вызов и научных организаций Дальнего Востока России. Тезисы докладов. 18–20 ноября 2004 г., Владивосток: ДВФУ, **2004.** – С. 51–53.

Мухаметова О. Н., Баланов А. А. Ихтиопланктон лагунных озер юго-восточной части острова Сахалин. – Ю-Сах. : СахНИРО, **2013.** – 188 с.

Новикова О. В., Наумова Т. Н. Промысел тихоокеанской мойвы (*Mallotus villosus catervarius*) в дальневосточном бассейне в 2010–2016 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – **2017.** – Вып. 45. – С. 34–43.

Овсянников Е. Е. Размерный состав пелагической икры минтая *Theragra chalcogramma* на нерестилищах северной части Охотского моря // Биология моря. – **2004.** – Т. 30, № 6. – С. 479–482.

Отчет о результатах обследования нерестилищ сельди, мойвы у юго-западного, юго-восточного побережий Сахалина, в заливе Анива с 03 по 22 июня 2001 г. / Э. Р. Ившина, Г. В. Голос. – Ю-Сах. : СахНИРО, **2001.** – 26 с.

Парпура И. З., Колпаков Н. В. Биология и внутривидовая дифференциация корюшек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. – **2001.** – Вып. 1. – С. 284–296.

Пищальник В. М., Леонов А. В., Архипкин В. С., Мелкий В. А. Математическое моделирование условий функционирования экосистемы Татарского пролива. – Ю-Сах. : СахГУ, **2011.** – 104 с.

Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов. – Ю-Сах., **1993.** – 192 с.

Расс Т. С. Инструкция по поиску рыбы по плавающей икре. – Пекин, **1965.** – 31 с.

Расс Т. С., Казанова И. И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. – М. : Пищ. пром-ть, **1966.** – 43 с.

Рекомендации по сбору и обработке ихтиопланктона зоны течения Куроисио. – Владивосток : ТИНРО, **1987.** – 70 с.

Скурихина Л. А., Олейник А. Г., Ковпак Н. Е. Изменчивость митохондриальной ДНК тихоокеанской мойвы (*Mallotus villosus catervarius*) Охотского моря по данным PCR-RFLP-анализа // Генетика. – **2008.** – Т. 44, № 7. – С. 929–937.

Состояние промысловых ресурсов. Прогноз общего вылова гидробионтов по Дальневосточному рыбохозяйственному бассейну на 2019 г. (краткая версия). – **2019.** – 447 с.

Строшкова А. В., Рачкова Н. А., Вайнерман Е. С., Воротников Б. Ю. Биохимические основания создания защитных мембран на примере икры рыб // Вестник науки и образования Северо-Запада России. – **2018.** – Т. 4, № 2. – С. 1–12.

Ханайченко А. Н., Гиригосов В. Е. Морфологические особенности черноморского калкана *Scophthalmus maeoticus* в период эмбрионального развития // Мор. биол. журн. – **2019.** – Т. 4, № 4. – С. 62–81.

Черняев Ж. А. Биология размножения и развития эндемичных коттоидных рыб озера Байкал. – М. : Товарищество науч. изд. КМК, **2019.** – 253 с.

- Шадрин А. М.** Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. II. Мойва *Mallotus villosus socialis* // Вопр. ихтиологии. – **1988**. – Т. 28, вып. 4. – С. 632–643.
- Шадрин А. М.** Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. III. Морская малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* // Вопр. ихтиологии. – **1989а**. – Т. 29, вып. 2. – С. 289–301.
- Шадрин А. М.** Развитие дальневосточных корюшковых (Osmeridae) в условиях разной солености : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М. : ВНИРО, **1989 б**. – 23 с.
- Шевченко Г. В., Кантаков Г. А., Частиков В. Н.** Анализ данных инструментальных измерений течений в проливе Лаперуза // Изв. ТИНРО. – **2005**. – Т. 140. – С. 203–227.
- Шунтов В. П., Дулепова Е. П., Волвенко И. В.** Современный статус и многолетняя динамика биологических ресурсов дальневосточной экономической зоны России // Изв. ТИНРО. – **2002**. – Т. 130, ч. 1. – С. 3–11.
- Юсупов Р. Р., Санталова М. Ю.** Репродуктивная биология и развитие тихоокеанской мойвы *Mallotus villosus catervarius* Тайфунской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. – **2016**. – Т. 185. – С. 49–66.
- Early life history and recruitment in fish populations: Fish and fisheries series 21 / Edited by R. C. Chambers, E. A. Trippel.** – London : Chapman and Hall, **1997**. – 585 p.
- Feiner Z. S., Wang H.-Y., Einhouse D. W., Jackson J. R., Rutherford E.S., Schelb Ch., Vandergoot Ch. S., Zorn T. G., Höök T. O.** Thermal environment and maternal effects shape egg size in a freshwater fish // Ecosphere. – **2016**. – Vol. 7. – P. 1–16.
- Kennedy J., Geffen A. J., Nash R. D. M.** Maternal influences on egg and larval characteristics of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) // J. Sea Research. – **2007**. – Vol. 58. – P. 65–77.
- Moukhametova O. N.** General features of ichthyoplankton structure in Busse Lagoon (Aniva Bay, South Sakhalin) // Proceedings of the 31st International Symposium on Okhotsk Sea & Sea Ice (Mombetsu, Hokkaido, Japan, 21–24 February 2016). – Mombetsu, **2016**. – P. 293–296.
- Pepin P. A., Myers R. A.** Significance of Egg and Larva Size to Recruitment Variability of Temperate Marine Fish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – **1991**. – Vol. 48. – P. 1820–1828.