

**ДЕВЯТИИГЛАЯ КОЛЮШКА *PUNGITIUS PUNGITIUS*  
ИЗ ОЗЁР НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ОБЛУКОВИНА  
(ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

**А.М. Токранов, А.А. Паскочина**

*Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,  
ул. Партизанская, 6, г. Петропавловск-Камчатский, 683000, Россия. E-mail: tok\_50@mail.ru*

По материалам, собранным в октябре 1998 г. и сентябре 2000 г., впервые дана характеристика размерно-вещного состава и питания девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* в небольших пойменных озёрах Тхуклу и Кривом, расположенных на западном побережье Камчатки в нижнем течении р. Облуковина. Установлено, что максимальная длина этой колюшки здесь достигает 70 мм, а масса тела – около 2 г. В данных озёрах девятииглая колюшка является нектобентофагом, основными объектами питания которому служат различные мелкие бентосные организмы (преимущественно Ostracoda, Bivalvia и Amphipoda), личинки Chironomidae и имаго Hemiptera. Обитание девятииглой колюшки в небольших замкнутых водоёмах с ограниченными кормовыми ресурсами совместно с малоротой корюшкой *Hypomesus olidus* привело к практически полному расхождению их пищевых спектров.

**NINE-SPINE STICKLEBACK *PUNGITIUS PUNGITIUS* FROM THE  
LAKES OF THE LOWER STREAM OF THE OBLUKOVINA RIVER  
(WESTERN KAMCHATKA)**

**A.M. Tokranov, A.A. Paskochina**

*Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute, Russian Academy of Sciences, FEB RAS,  
6 Partizanskaya St., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia. E-mail: tok\_50@mail.ru*

Based on the materials collected in October 1998 and September 2000, for the first time a characteristic of the size-weight composition and nutrition of the nine-spine stickleback *Pungitius pungitius* in the small floodplain lakes Thuklu and Krivoe, located on the western coast of Kamchatka in the lower stream of the Oblukovina River is given. It has been established that the maximum length of this stickleback here reaches 70 mm, and the body weight is about 2 g. In these lakes, the nine-spine stickleback is a nektobenthophage, the main food objects of which are various small benthic organisms (mainly Ostracoda, Bivalvia and Amphipoda), larvae of Chironomidae and adults of Hemiptera. The habitation of the nine-spine stickleback in small closed water bodies with limited food resources, together with the pond smelt *Hypomesus olidus*, has led to an almost complete divergence of their food spectra.

**Введение**

Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* является циркумполярным представителем ихтиофауны, широко распространённым в бассейнах Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов (Зюганов, 1991). Хотя эта мелкая стайная

рыба, максимальные размеры которой не превышают 90 мм, встречается на территории всего Камчатского края (Куренков, 1965; Шейко, Федоров, 2000), обитая как в пресных водоёмах (реки, озёра и др.), так и в солоноватых водах приустьевых участков рек, лагун и бухт (Роров, 1933; Виноградов, 1949; Токранов, 1994; Василец и др., 1999; Токранов, Бугаев, 2001; Мешкова, Смирнов, 2003; Маркевич, Панфилова, 2014; Коваль и др., 2015; Токранов, Шейко, 2015, и др.), сведения о её биологии в водоёмах Камчатки до настоящего времени довольно ограничены и фрагментарны (Крогиус и др., 1969; Луферов, Введенская, 1991; Введенская, 1992, 1993, 1994, 1997, 1998; Максименков, Токранов, 1994, 2000; Бугаев, 1995; Maximenkov, Tokranov, 1996; Бугаев и др., 2007; Максименков, 2007; Есин и др., 2009; Маркевич, Панфилова, 2014; Коваль и др., 2015; Павлов и др., 2016), особенно популяций из небольших удалённых и труднодоступных водоёмов. Материал по ним, как правило, собирается случайно или попутно во время выполнения каких-то других исследований, как это и произошло при обследовании пойменных озёр Тхуклу и Кривого в процессе выяснения обитания в них рыбы, впервые обнаруженной здесь в начале 1960-х годов и названной «камчатской ряпушкой» *Coregonus sardinella kamtschaticus*.

Летом 1961 г. во время обследования рыбохозяйственной экспедицией Камчатрыбвода озёр на территории Камчатки в небольшом пойменном оз. Тхуклу нижнего течения р. Облуковина, впадающей в Охотское море, участниками этой экспедиции вентером были выловлены два взрослых экземпляра небольшой рыбы размером 15–16,5 см, которых они зафиксировали и вместе с попавшими в планктонную сеть 12 сеголетками длиной 19–23 мм передали в Камчатское отделение Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (в настоящее время – Камчатский филиал ВНИРО или КамчатНИРО). Его сотрудники И.И. Куренков и А.Г. Остроумов, сделав морфологическое описание зафиксированных рыб, пришли к заключению, что они являются особями сибирской ряпушки *Coregonus sardinella*, которую назвали «камчатской ряпушкой», изложив результаты своих исследований в двух кратких публикациях (Куренков, Остроумов, 1964, 1965).

Нахождение сибирской ряпушки в маленьком и изолированном пойменном озере на значительном удалении к югу от границы её основного ареала – бассейна рек Пенжины и Таловки (Коваль и др., 2015), безусловно, вызывало у ихтиологов немало вопросов и определённых сомнений. Но провести повторное обследование данного водоёма из-за его удалённости и труднодоступности не удавалось почти четыре десятилетия. Фотографий зафиксированных экземпляров, по которым сделано описание, не сохранилось, а сами они, к сожалению, также были утеряны в начале 1970-х годов во время переезда Камчатского отделения ТИНРО из старого в новое здание.

Однако в конце 1990-х годов при подготовке ихтиологической части «Каталога позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий» сотруднику Камчатского института экологии и природопользования – КИЭП (в настоящее время – Камчатский филиал Тихоокеанского института географии) ДВО РАН Б.А. Шейко с коллегами в 1998 г. удалось повторно обследовать оз. Тхуклу, а в 2000 г. – расположенное недалеко от него оз. Кривое в нижнем течении р. Облуковина. В результате проведённого обследования, ни в том, ни в другом озере ряпушка обнаружена не была. Как оказалось, в этих небольших и мелководных водоёмах обитает всего лишь по два представителя ихтиофауны – обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (максимальная длина выловленных особей

достигала 121 мм) и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, по которым и был собран материал. По итогам обследования двух данных озёр, Б.А. Шейко пришёл к заключению, что рыбы, описанные ранее как камчатская ряпушка *Coregonus sardinella kamtschaticus*, в действительности являются неправильно определёнными крупными особями обыкновенной малоротой корюшки (Шейко, Фёдоров, 2000).

Если материалы по традиционно являющейся на Камчатке объектом местного промысла и любительского рыболовства малоротой корюшке, буквально, сразу же передали специалистам КамчатНИРО, которые их обработали, а полученные результаты вскоре опубликовали (Василец и др., 2000), то сборы по девятииглой колюшке более двух десятилетий пролежали в фондах Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН и были обработаны только в прошлом году. Поэтому полученные нами результаты обработки материалов, собранных сотрудниками КИЭП ДВО РАН в 1998 г. в оз. Тхуклу и в 2000 г. в оз. Кривое, позволяют впервые охарактеризовать размерно-весовой состав и питание девятииглой колюшки в этих расположенных на западном побережье Камчатки небольших пойменных озёрах нижнего течения р. Облуковина, впадающей в Охотское море.

### Материал и методика

Материал для данного сообщения собран сотрудниками Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН Б.А. Шейко, А.В. Демидкиным и О.В. Шейко во время проведения обследования в октябре 1998 г. оз. Тхуклу и в сентябре 2000 г. оз. Кривое нижнего течения впадающей в Охотское море р. Облуковина (рис. 1). Обловы выполнены мальковым неводом 15 x 2 м (ячея в крыльях – 6, в кутке – 3 мм). Пойманные 2 октября 1998 г. в оз. Тхуклу и 8 сентября 2000 г. в оз. Кривое особи девятииглой колюшки (соответственно 561 и 183 экз.) первоначально были зафиксированы в 6 % формалине, а затем переведены в 70 ° этиловый спирт для хранения в коллекционном фонде Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН.

Во время камеральной обработки из каждой зафиксированной пробы случайным образом отобрано по 100 экз. девятииглой колюшки, у которых в лабораторных условиях с точностью до 1 мм измерена общая длина ( $TL$ ), с точностью до 10 мг на электронных весах оценена масса тела и определён пол. Анализ содержимого желудков всех исследованных особей девятииглой колюшки осуществляли количественно-весовым методом в соответствии с «Методическим пособием...» (1974). Статистическую обработку проводили по общепринятой методике (Лакин, 1980).

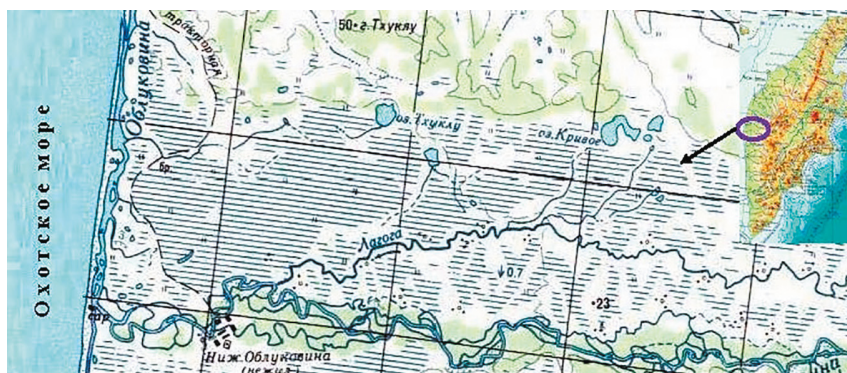


Рис. 1. Расположение пойменных озёр Тхуклу и Кривого в нижнем течении р. Облуковина

### Результаты и обсуждение

Согласно имеющимся данным, оба обследованных пойменных озера нижнего течения р. Облуковина являются бессточными и довольно мелководными. Площадь оз. Тхуклу составляет всего около 23 га, а оз. Кривое – немного больше (точных данных о его площади нам обнаружить не удалось). Их максимальные глубины в сентябре–октябре повсеместно не превышают 1–1,5 м. Для оз. Тхуклу характерны в основном песчано-галечные, а для оз. Кривое – песчано-илистые грунты.

Результаты обловов мальковым неводом свидетельствуют, что девятииглая колюшка была довольно многочисленна в обоих озёрах. Размеры пойманных рыб варьировали от 37 до 56 (в среднем  $46,5 \pm 0,5$ ) мм, а масса тела – от 0,24 до 1,03 (в среднем  $0,47 \pm 0,03$ ) г в оз. Тхуклу, и от 24 до 70 (в среднем  $47,5 \pm 1,2$ ) мм и от 0,08 до 2,10 (в среднем  $0,92 \pm 0,06$ ) г в оз. Кривое (рис. 2). Однако, если в первом из них в уловах доминировали особи длиной 41–55 мм (90 %) с массой тела менее 1 г (99 %), то во втором преобладали рыбы двух модальных групп – 31–40 и 51–65 мм (28 и 56 %) с массой тела менее 0,5 и 1,0–1,5 г (38 и 36 %). Доля самцов в уловах была несколько выше (в оз. Тхуклу – 57, в оз. Кривое – 53 %), чем самок.

Как показал анализ состава пищевых организмов, девятииглая колюшка в озёрах Тхуклу и Кривом, как и в ряде других водоёмов Камчатки (Максименков, Токранов, 1994, 2000; Максименков, 2007, и др.), является нектобентофагом, основными объектами питания которому в первом из них

служат различные бентосные организмы (79,8 % по массе, преобладают *Bivalvia*, *Ostracoda*, *Amphipoda* – соответственно 34,4, 30,5 и 13,6 %), и личинки *Chironomidae* (17,5 % по массе), а во втором – бентосные организмы (27,5 % по массе, доминируют *Bivalvia*, *Gastropoda*, *Ostracoda* и *Amphipoda*), личинки *Chironomidae* (55,3 %) и имаго *Hemiptera* (13,2 % по массе) (рис. 3).

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют проанализировать изменение состава пищи у девятииглой колюшки разного размера в оз. Кривое (рис. 4). Хотя основными объектами питания всем её особям длиной от 24 до 70 мм здесь служат личинки *Chironomidae*, доля которых составляет 52,2–70,7 % по массе, по мере увеличения размеров рыб потребление ими *Ostracoda* сокращается с 30,0 % у молоди до 0,3 % по массе у самых крупных экземпляров (свыше 60 мм). Однако возрастает использование в пищу мелких двустворчатых моллюсков диаметром

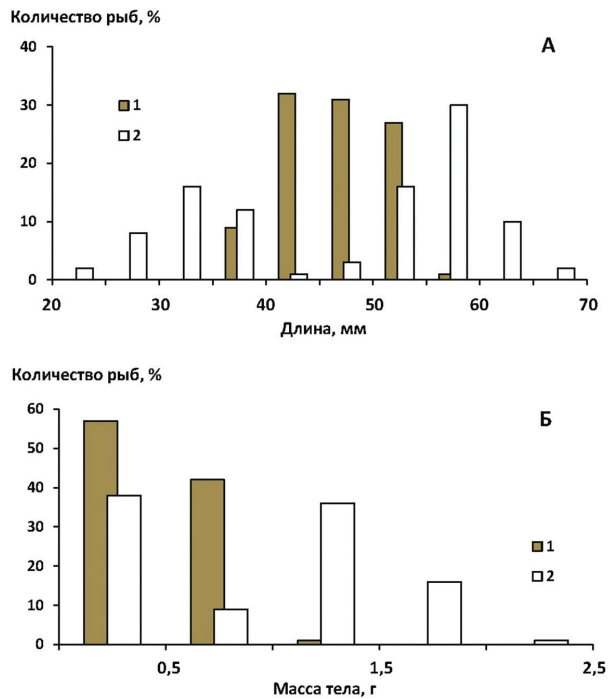


Рис. 2. Размерный (А) и весовой (Б) состав девятииглой колюшки в озёрах Тхуклу (1, N = 100) и Кривом (2, N = 100) нижнего течения р. Облуковина

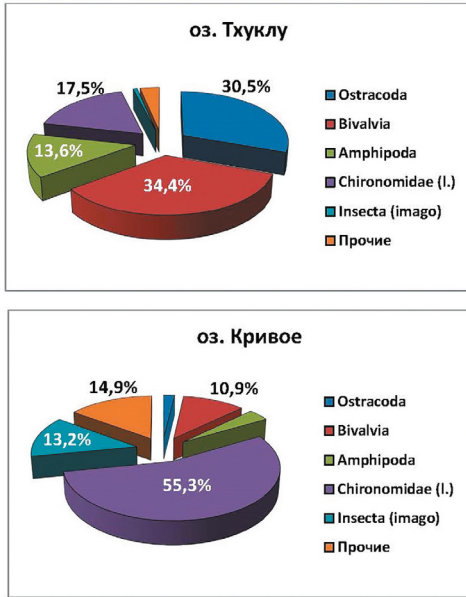


Рис. 3. Состав пищи (в % по массе) девятииглой колюшки в озёрах Тхуклу (октябрь 1998 г.) и Кривом (сентябрь 2000 г.)

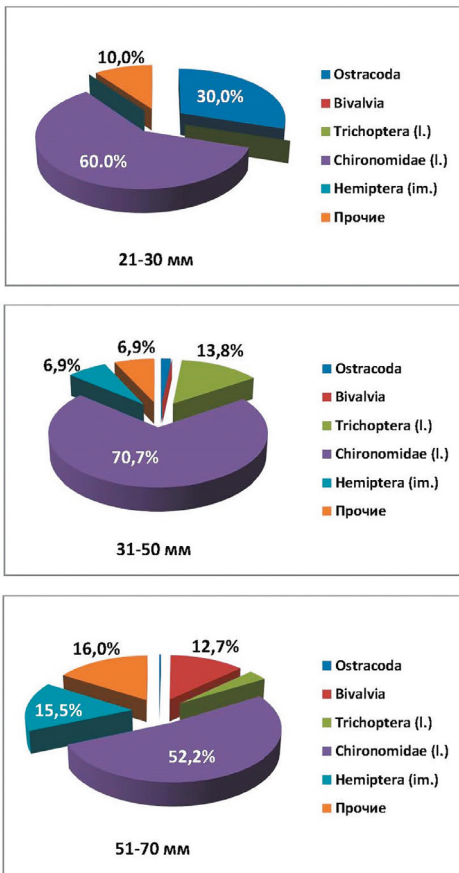


Рис. 4. Состав пищи (в % по массе) особей девятииглой колюшки разного размера в оз. Кривое (сентябрь 2000 г.)

1–2 мм (до 12,7 %) и имаго насекомых (до 15,5 % по массе), представленных, главным образом водяными клопами-гребляками.

Ранее опубликованные сведения о составе пищи малоротой корюшки в оз. Тхуклу (Василец и др., 2000), выловленной здесь в октябре 1998 г. одновременно с девятииглой колюшкой, позволяют сравнить степень сходства состава их пищи в данном водоёме (рис. 5). Как свидетельствуют полученные результаты, этот показатель не превышает 1,5 % по массе, что обусловлено различными биотопами нагула. Если особи девятииглой колюшки кормятся преимущественно у дна и основными пищевыми объектами им служат донные и придонные беспозвоночные, а также личинки комаров-звонцов, то малоротая корюшка питается в толще воды, потребляя, главным образом, имаго различных насекомых и собственную молодь.

## Заключение

Резюмируя вышесказанное, следует отметить, что девятииглая колюшка довольно многочисленна в обоих озёрах. Размеры её пойманных особей варьировали от 37 до 56 (в среднем 46,5) мм, а масса тела – от 0,24 до 1,03 (в среднем около 0,5) г в оз. Тхуклу, и от 24 до 70 (в среднем 47,5) мм и от 0,08 до 2,10 (в среднем 0,92) г в оз. Кривое. Однако, если в первом из них в уловах доминировали рыбы длиной 41–55 мм (90 %) с массой тела менее 1 г (99 %), то во втором преобладали особи двух модальных групп – 31–40 и 51–65 мм (28 и 56 %) с массой тела менее 0,5 и 1,0–1,5 г (38 и 36 %).

В пойменных озёрах Тхуклу и Кривом нижнего течения р. Облуковина девятииглая колюшка является нектобентофагом, основными объектами питания которому в первом из них служат различные мелкие бентосные организмы (79,8 %) и личинки Chironomidae (17,5 % по массе), а во втором – бентосные

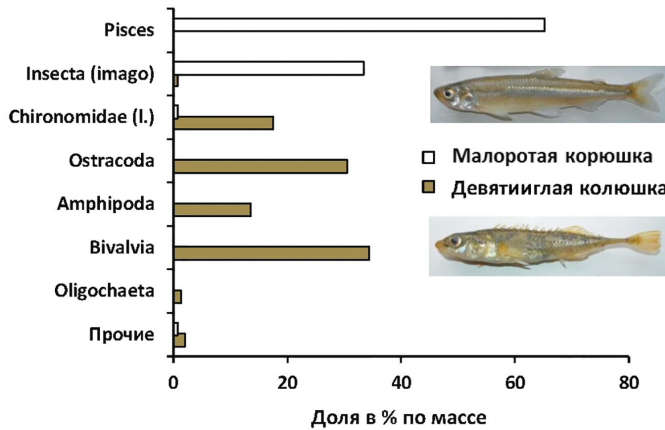


Рис. 5. Сходство состава пищи (в % по массе) девятииглой колюшки и малоротой корюшки (по: Василец и др., 2000) в оз. Тхуклу (октябрь 1998 г.)

организмы (27,5 %), личинки Chironomidae (55,3 %) и имаго Hemiptera (13,2 % по массе).

Сравнение состава пищи девятииглой колюшки и малоротой корюшки в озере Тхуклу, свидетельствует о том, что обитание этих видов рыб в небольшом замкнутом водоёме, где количество кормовых ресурсов ограничено, а численность потребителей достаточно высока, привело к практически полному расхождению спектров их питания. Если особи девятииглой колюшки нагуливаются преимущественно у дна и основными кормовыми объектами им служат различные мелкие донные, придонные беспозвоночные и личинки комаров-звонцов, то малоротая корюшка питается в толще воды, потребляя, главным образом, имаго разных насекомых и собственную молодь. По всей видимости, развитие каннибализма у этого вида в оз. Тхуклу, как это уже отмечалось ранее (Василец и др., 2000), обусловлено ограниченным количеством кормовых организмов в небольшом по площади замкнутом водоёме при достаточно высокой численности их потребителей.

### Благодарности

Авторы благодарят бывших сотрудников Камчатского института экологии и природопользования (в настоящее время – Камчатский филиал ТИГ) ДВО РАН Б.А. Шейко, А.В. Демидкина и О.В. Шейко, выполнивших в 1998 и 2000 гг. обследование озёр Тхуклу и Кривого и собравших материал по девятииглой колюшке.

### Литература

- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатка. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 459 с.
- Василец П.М., Карпенко В.И., Максименков В.В. 1999. Ихтиофауна эстуариев рек Восточной Камчатки // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: тезисы докладов областной научно-практической конференции (Петропавловск-Камчатский 10–12 июня 1999 г.). Петропавловск-Камчатский: Госкомкамчатэкология. С. 48–49.
- Василец П.М., Максименков В.В., Травина Т.Н., Травин С.А. 2000. О биологии малоротой корюшки *Hypomesus olidus* в водах Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. Вып. V. С. 94–100.

- Введенская Т.Л. 1992.** Питание и пищевые взаимоотношения рыб в литорали оз. Дальнего (Камчатка): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ. 25 с.
- Введенская Т.Л. 1993.** Пищевые рационы рыб в литорали оз. Дальнего // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. Вып. II. С. 130–139.
- Введенская Т.Л. 1994.** Пищевые взаимоотношения рыб в литоральной зоне красничьих озер // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: материалы V Всероссийского совещания. Москва, 1994 г. СПб.: ГосНИОРХ. С. 26–28.
- Введенская Т.Л. 1997.** Значение отдельных групп кормовых организмов в питании молоди нерки, кижуча, голецов и разновозрастной трех- и девятииглой колюшек // Первый Конгресс ихтиологов России: тезисы докладов. Астрахань, сентябрь 1997 г. М.: Изд-во ВНИРО. С. 142.
- Введенская Т.Л. 1998.** Результаты обследования ихтиокомплекса в районе разработки Аметистового золоторудного месторождения // Северо-Восток России: экономика и народонаселение: расширенные тезисы докладов региональной научной конференции «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее». Т. 1. Магадан, 31 марта-2 апреля 1998 г. Магадан: ОАО «Северовостокзолото». С. 100.
- Виноградов К.А. 1949.** О сезонных изменениях состава ихтиофауны Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Зоологический журнал. Т. 28. Вып. 6. С. 573–574.
- Есин Е.Л., Чебанова В.В., Леман В.Н. 2009.** Экосистема малой лососевой реки Западной Камчатки (среда обитания, донное население и ихтиофауна). М.: Товарищество научных изданий КМК. 171 с.
- Зюганов В.В. 1991.** Семейство колюшковых (Gasterosteidae) Мировой фауны. Л.: Наука. 261 с. (Фауна СССР: Новая серия. № 137. Рыбы. Т. 5. Вып. 1).
- Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В., Карась А., Горин С.Л., Шатило И.В., Погодаев Е.Г., Шубкин С.В., Заварина Л.О., Фролов О.В., Жаравин М.В., Коптев С.В. 2015.** Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 37. С. 53–145. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.37.53-145
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. 1969.** Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (опыт кибернетического моделирования). Л.: Наука. 86 с.
- Куренков И.И. 1965.** Зоогеография пресноводных рыб Камчатки // Вопросы географии Камчатки. Вып. 3. С. 25–34.
- Куренков И.И., Остроумов А.Г. 1964.** Камчатская ряпушка // Вопросы географии Камчатки. Вып. 2. С. 115.
- Куренков И.И., Остроумов А.Г. 1965.** Нахождение ряпушки (*Coregonus sardinella* Val.) на Камчатке // Вопросы ихтиологии. Т. 5. Вып. 3. С. 558–560.
- Лакин Г.Ф. 1980.** Биометрия. М.: Высшая школа. 292 с.
- Луферов В.П., Введенская Т.Л. 1991.** Выедание беспозвоночных сеголетками нерки и колюшками в литорали Дальнего озера (Камчатка) // VI Съезд Всесоюзного гидробиологического общества: тезисы докладов. Т. 2. Мурманск, 8–11 октября 1991 г. Мурманск: Полярная правда. С. 188–189.
- Максименков В.В. 2007.** Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 278 с.
- Максименков В.В., Токранов А.М. 1994.** Питание девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Gasterosteidae) в эстуарии и нижнем течении р. Большая (западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т. 34. № 5. С. 697–702.
- Максименков В.В., Токранов А.М. 2000.** Пищевые взаимоотношения рыб в эстуарии реки Большая (западная Камчатка). 2. Биотопические особенности питания и пищевые взаимоотношения // Вопросы ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 31–42.
- Маркевич Г.Н., Панфилова П.Н. 2014.** Современное состояние и многолетние изменения ихтиофауны эстуария реки Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 32. С. 21–34.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974.** М.: Наука. 254 с.
- Мешкова М.Г., Смирнов Б.П. 2003.** Ихтиофауна озера Большой Виллой // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IV научной конференции. Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 71–76.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Кучерявый А.В., Пичугин М.Ю. 2016.** Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Товарищество научных изданий КМК. 197 с.

- Токранов А.М. 1994.** Состав сообщества рыб эстуария р. Большая (западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т. 34. № 1. С. 5–12.
- Токранов А.М., Бугаев В.Ф. 2001.** Сообщество рыб приустьевой зоны р. Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Сборник материалов II научной конференции. Петропавловск-Камчатский, 9–10 апреля 2001 г. Петропавловск-Камчатский: Камшат. С. 97–98.
- Токранов А.М., Шейко Б.А. 2015.** Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 36. С. 48–54. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.36.48-54
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000.** Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holosephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С. 7–69.
- Maximenkov V.V., Tokranov A.M. 1996.** Feeding and food relationships of juvenile fishes in the Bolshaya river estuary (Western Kamchatka) // International Symposium on the Role of Forage Fishes in Marine Ecosystems (14<sup>th</sup> Lowell Wakefield Fisheries Symposium): Abstracts. Anchorage, Alaska, USA, November 13–16, 1996. Anchorage: Alaska Sea Grant College Program. University of Alaska Fairbanks. P. 6–7.
- Попов А.М. 1933.** Fishes of Avatcha Bay on the Southern Coast of Kamtchatka // Copeia. N 2. P. 59–67.