

Научная статья

УДК 597.552.511(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-774-792

EDN: GQWLLG



**КЕТА *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM)
МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ.
СООБЩЕНИЕ 2. МОЛОДЬ**

С.Л. Марченко*

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

Аннотация. Обобщены многолетние материалы по покатной миграции, качественным и количественным показателям, а также питанию молоди кеты материкового побережья Охотского моря. Показано, что начало покатной миграции связано с прогревом речных вод, а одним из факторов, определяющих ее динамику, является водность рек. Из рек региона в морское побережье молодь кеты скатывается круглосуточно. Изменчивость ее качественных показателей в период покатной миграции связана с выходом с нерестилищ молоди летней и осенней рас. В морском побережье молодь кеты задерживается до сентября. Спектр ее питания зависит от биотопа обитания.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, покатная миграция, биологическая характеристика, внутривидовая структура, Охотское море

Для цитирования: Марченко С.Л. Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря. Сообщение 2. Молодь // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 774–792. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-774-792. EDN: GQWLLG.

Original article

**Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the continental coast
of the Okhotsk Sea. Communication 2. The juveniles**

Sergey L. Marchenko

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okružnoy proezd, Moscow, 105187, Russia
Ph.D., adviser, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939

Abstract. Long-term data on downstream migration, qualitative and quantitative characteristics and feeding of juvenile chum salmon are generalized for the continental coast of the Okhotsk Sea. The downstream migration begins in conditions of certain heating of river waters; its dynamics depends on the rate of water flow and other environmental factors. The juveniles migrate from rivers to the coastal waters both in the daytime and at night. Their qualitative characteristics change in correspondence with escapement of either summer or autumn races

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

© Марченко С.Л., 2022

of chum salmon progeny from the spawning grounds. The juveniles stay in the coastal waters until September. Their food spectrum is determined by the inhabited biotope.

Keywords: chum salmon, *Oncorhynchus keta*, downstream migration, biological characteristics, intraspecific structure, Okhotsk Sea

For citation: Marchenko S.L. Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea. Communication 2. The juveniles, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 774–792. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-774-792. EDN: GQWLLG.

Введение

Одним из важнейших этапов государственного мониторинга, направленного на получение материалов, используемых при оценке перспектив состояния запасов кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1972) в краткосрочной перспективе, является исследование ее молоди. На материковом побережье Охотского моря к исследованию покатной молоди кеты приступили в 1960-е гг. Наибольшее развитие эти работы получили в конце 1990-х — первой половине 2010-х гг., когда сеть сезонных наблюдательных пунктов была расширена до 8–10 ед. и включала большую часть крупнейших по запасам кеты рек региона. В середине 2000-х — первой половине 2010-х гг. были организованы исследования раннего морского периода жизни молоди в морском прибрежье, но их проводили только на модельных полигонах в Тауйской губе.

Цель настоящего сообщения — обобщить многолетние данные по молоди кеты материкового побережья Охотского моря.

Материалы и методы

Материалы, составившие основу настоящей статьи, были собраны в реках материкового побережья Охотского моря, а также в морском прибрежье Тауйской губы (рис. 1).

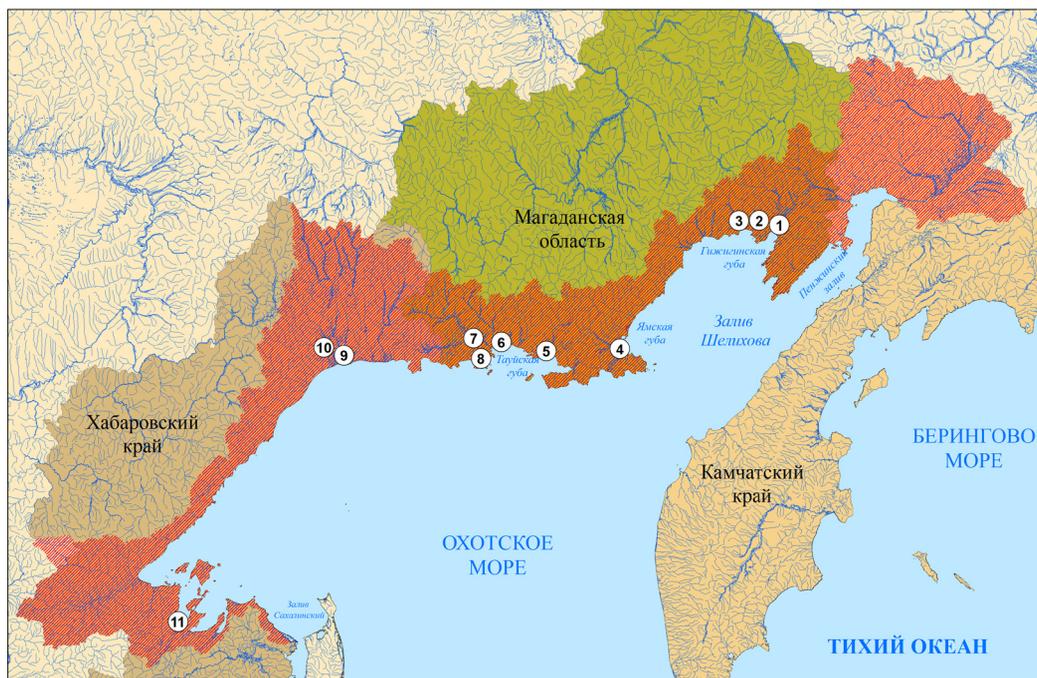


Рис. 1. Карта-схема района исследований покатной миграции молоди кеты на материковом побережье Охотского моря: 1 — Гижига, 2 — Большая Гарманда, 3 — Наяхан, 4 — Яма, 5 — Ола, 6 — Яна, 7 — Тауй, 8 — Мотыклейка, 9 — Кухтуй, 10 — Охота, 11 — Тугур

Fig. 1. Scheme of the survey area on the continental coast of the Okhotsk Sea. The water bodies: 1 — Gizhiga, 2 — Bolshaya Garmanda, 3 — Nayakhan, 4 — Yama, 5 — Ola, 6 — Yana, 7 — Tui, 8 — Motyklejka, 9 — Kukhtuj, 10 — Okhota, 11 — Tugur

Работы по учету покатной молодежи кеты проводили со второй половины мая по начало сентября. В 1960-е гг. специалисты Северо-восточной центральной ихтиологической лаборатории Охотскрыбвода (сейчас — Охотский филиал Главрыбвода) выполняли их на рыбоучетном заграждении, которое возводили после ледохода на р. Танон (правобережный приток р. Ола). С 1970-х гг. учет покатной молодежи кеты, как правило, проводили на гидрологических створах методом, предложенным А.Я. Таранцом [1939]. Для облова покатной молодежи использовали мягкую ловушку длиной 2 м с площадью входного отверстия 0,25 м², изготовленную из мельничного газа № 7 или безузелковой дели с ячейей 3 × 3 мм. Обловы проводили как каждую ночь, так и в режиме сутки через сутки. При постановке на лов длину отяжек регулировали таким образом, чтобы ловушка находилась в приповерхностном слое речного потока. Стандартная экспозиция ловушки — 10 мин. В период массовой покатной миграции и высокой концентрации влекомых частиц и мусора в потоке допускалось сокращение экспозиции. Напротив, в периоды разреженной миграции молодежи кеты застой ловушки увеличивали.

В период учета покатной молодежи кеты уровень воды измеряли по гидрологической линейке, температуру воды — при помощи термометра. Замеры проводили трижды в сутки: в 08:00, 16:00 и 24:00. Дополнительно на гидрологических створах, имевших две и более станций, температуру воды измеряли на каждой станции во время выставления ловушки на лов.

Исследования раннего морского периода жизни кеты проводили с конца мая — начала июня по июль на литоральных и сублиторальных участках Тауйской губы на удалении до 100 м от берега. Обловы выполняли с мотолодок, оборудованных подвесными моторами, и с берега. В качестве орудий лова использовали стандартный закидной равнокрылый безмотенный невод (длина — 12 м, ячей — 3 мм), закидной равнокрылый невод с мотней (длина — 70 м, ячей на крыльях — 10 мм и в мотне — 3 мм) и малый кошельковый невод (длина 55 м, ячей на крылья — 10 и 5 мм, в сливной части — 3 мм).

Отловленную молодежь фиксировали 4 %-ным раствором формалина. Собранный материал обрабатывали в камеральных условиях. Пробы группировали по пятиневкам. Перед анализом молодежь отмачивали в холодной проточной воде в течение 12 ч. Биологический анализ включал измерение длины тела по Смитту, массы тела остаточного желточного мешка и пищевого кома. Состав пищевого кома определяли под бинокулярными микроскопами МБС-1 и МБС-10 [Руководство..., 1961; Методическое пособие..., 1974]. Индивидуальные общие индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) вычисляли как отношение массы пищевого комка к массе рыбы, умноженное на 10000. Среднее значение ИНЖ определяли с учетом пустых желудков.

Данные по концентрации хлорофилла-*a* в Мировом океане получены с сайта Национального Управления по авиации и космосу США (англ. National Aeronautics and Space Administration — NASA) [oceancolor.gsfc.nasa.gov]. Для приустьевых районов морского побережья данные по хлорофиллу-*a* были отобраны по полигонам шириной 12 морских миль от береговой линии в сторону моря при помощи скрипта, подготовленного автором в Model Builder ArcGIS.

Автор систематизировал и обобщил в электронные таблицы MS Excel материалы, накопленные Магаданским и Хабаровским филиалами ВНИРО, а также Охотским филиалом Главрыбвода, которые отражают фоновые условия обитания молодежи кеты, сроки и динамику ее покатной миграции, качественные и количественные показатели, а также питание. Автор принимал непосредственное участие в планировании и организации работ, а также в сборе и обработке материалов.

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

Результаты и их обсуждение

Сроки и динамика покатной миграции. Согласно исследованиям, которые выполняли на гидрологических створах, молодь кеты из рек материкового побережья Охотского моря скатывалась со второй половины мая до начала июля (рис. 2). Вместе с тем исследования, проведенные на рыбоучетном заграждении, показали, что из рек региона молодь кеты мигрировала до начала августа (рис. 3), а согласно визуальным наблюдениям и обловам малькового закидного невода — до конца августа — начала сентября.

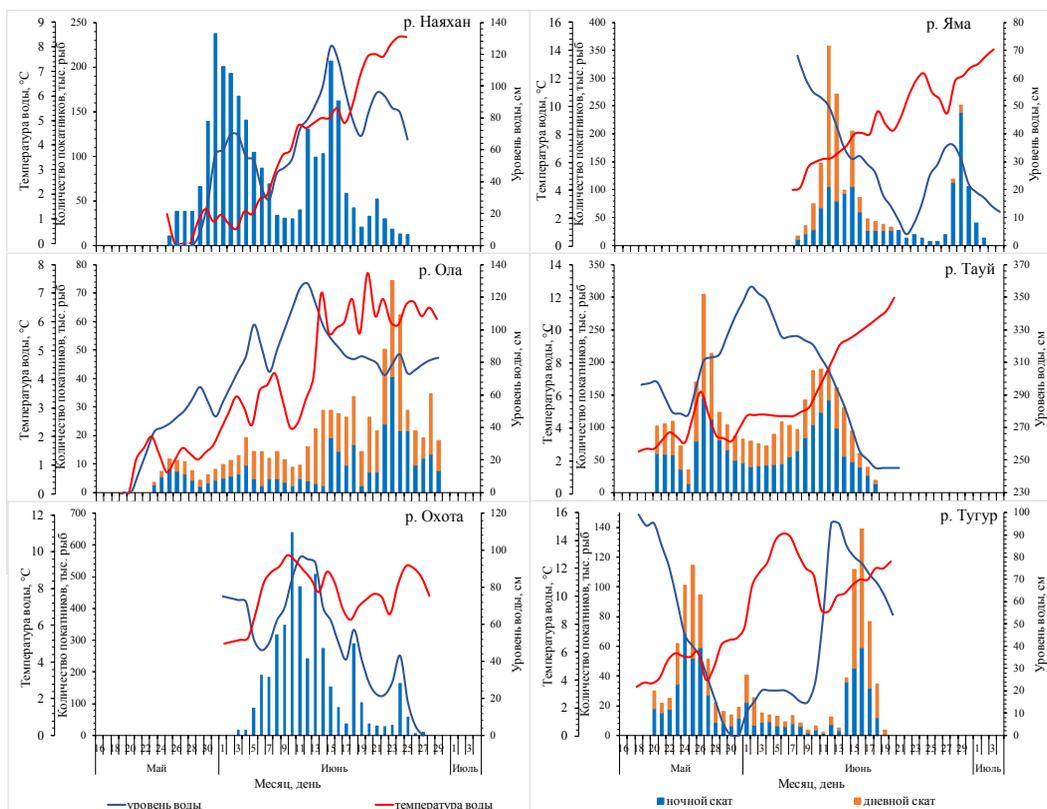


Рис. 2. Динамика покатной миграции молоди кеты, а также уровня и температуры воды в реках материкового побережья Охотского моря (в реках Найахан и Охота учетные работы проводили только в ночное время)

Fig. 2. Dynamics of the chum juveniles downstream migration and water level and temperature for the rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea (the data for the Nayakhan and Okhota Rivers are collected at night only)

Покатная миграция молоди кеты начиналась при прогреве речных вод до 0,4–0,5 °С. Устойчивый характер она приобретала при 2,7–3,3 °С, а массовый выход молоди из рек происходил при 3,9–9,2 °С. Максимальная температура воды, при которой в реках региона была отловлена покатная молодь кеты, равна 16,5 °С.

Массовая покатная миграция молоди кеты из рек материкового побережья Охотского моря совпадала с половодьем. В этот период в море скатывалось до 94 % общего числа покатников. Зачастую пики в динамике миграции были сопряжены с увеличением уровня воды и, соответственно, с возрастанием скорости течения и расхода (рис. 2–4).

Из рек региона молодь кеты скатывалась круглосуточно (см. рис. 2, 3). При этом в одни годы большая часть покатников мигрировала днем, в другие — ночью. В целом за 70-летний период наблюдений доля молоди, скатывавшейся днем, составила 55 %.

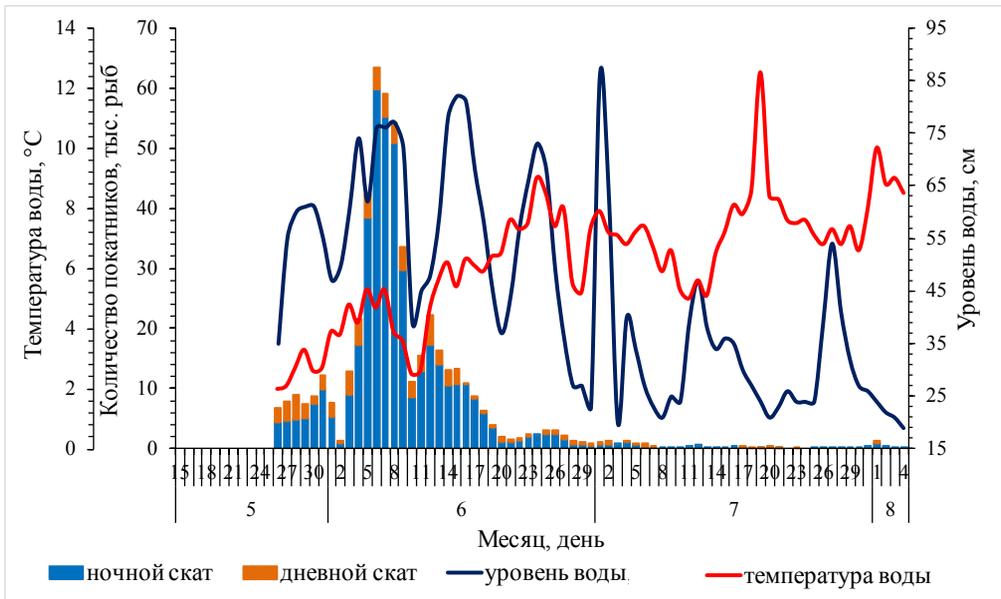


Рис. 3. Динамика покатной миграции молоди кеты, а также уровня и температуры воды в р. Ола в 1963 г.

Fig. 3. Dynamics of the chum juveniles downstream migration and water level and temperature for the Ola River in 1963

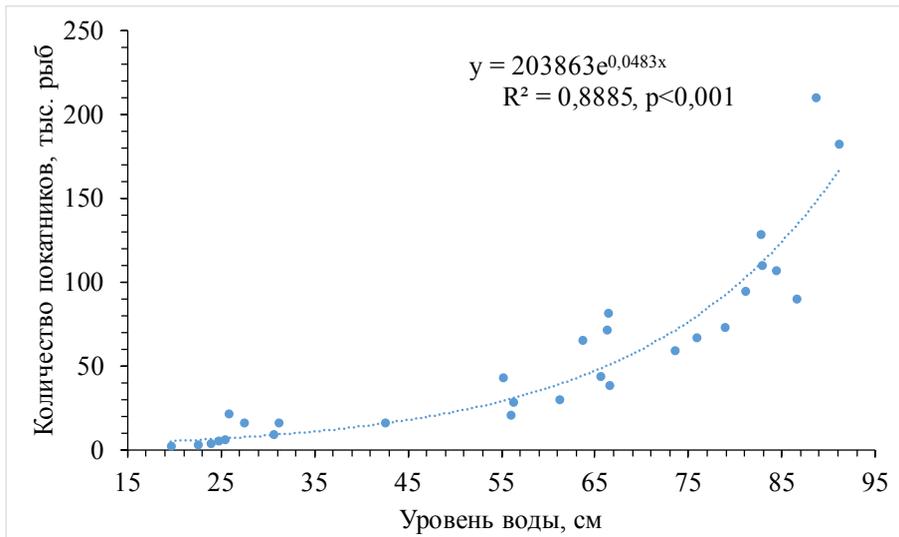


Рис. 4. Зависимость количества покатников кеты, скатившихся за сутки, от уровня воды в реках материкового побережья Охотского моря. Объединенные данные за 1999–2020 гг.

Fig. 4. Daily number of the chum juveniles migrated downstream in dependence on the water level in the rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea, by integrated data for 1999–2020

Биологические показатели. Длина и масса тела молоди кеты, мигрировавшей из рек материкового побережья Охотского моря, варьировали в очень широких пределах — от 21 до 72 мм и от 87 до 4857 мг. Средние значения длины тела изменялись от 36,1 до 44,5 мм, а массы — от 348,2 до 753,1 мг. Доля рыб с желточным мешком среди покатников кеты колебалась от 8,2 до 98,0 %, средняя масса желточного мешка — от 2,8 до 22,7 мг, доля рыб, перешедших на внешнее питание, — от 13,0 до 92,0 %. ИНЖ был в пределах 18,72–230,14 ‰ (табл. 1).

Таблица 1

Биологические показатели покатников кеты, мигрировавших из рек материкового побережья Охотского моря (обобщенные данные за 1996–2020 гг.)

Table 1

Biological characteristics of the chum juveniles migrated downstream the rivers on the continental coast of the Okhotsk Sea, by integrated data for 1996–2020

Водоем	Длина по Смиту, мм	Масса тела, мг	Масса желточного мешка, мг	НЖК, ‰	Доля рыб, %		N, рыб
					С желточным мешком	Питавшихся	
Гижига	$36,12 \pm 0,24$ 32,00–44,00	$405,9 \pm 10,2$ 224,0–830,0	$19,58 \pm 2,56$ 1,00–78,00	–	51,6	74,2	93
Большая Гарманда	$36,74 \pm 0,15$ 21,00–42,70	$384,0 \pm 5,2$ 87,0–767,0	$13,86 \pm 2,98$ 1,80–42,00	60,17	8,2	44,7	208
Наяхан	$36,74 \pm 0,15$ 24,00–50,00	$364,6 \pm 1,5$ 88,0–950,0	$22,71 \pm 0,46$ 0,01–116,00	18,72	58,9	13,7	2860
Яма	$38,67 \pm 0,04$ 28,80–58,00	$427,5 \pm 1,9$ 129,0–4857,0	$9,33 \pm 0,27$ 0,10–96,00	67,26	28,8	19,5	7202
Ола	$37,76 \pm 0,13$ 30,00–58,00	$447,8 \pm 7,9$ 160,0–2010,0	$10,55 \pm 0,87$ 0,10–73,00	43,00	21,2	30,1	906
Яна	$42,92 \pm 0,63$ 36,00–72,00	$738,0 \pm 35,7$ 317,0–2753,0	$2,83 \pm 0,46$ 0,01–15,70	–	38,4	–	138
Тауй	$38,64 \pm 0,05$ 29,00–69,00	$480,9 \pm 2,7$ 119,7–3382,8	$9,03 \pm 0,23$ 0,01–95,00	115,99	26,4	51,8	7288
Моты-клейка	$36,99 \pm 0,07$ 30,00–44,00	$348,2 \pm 3,2$ 165,0–600,0	$5,75 \pm 0,47$ 1,00–70,00	30,13	34,9	32,3	800
Кухтуй	$38,61 \pm 0,20$ 34,00–45,00	$464,7 \pm 9,6$ 310,0–777,0	$10,04 \pm 0,66$ 1,00–30,00	–	98,0	13,0	99
Охота	$44,52 \pm 0,40$ 35,00–59,00	$753,1 \pm 26,0$ 288,0–2056,0	$11,50 \pm 2,88$ 1,00–72,00	115,85	15,0	92,0	187
Тугур	$37,06 \pm 0,10$ 29,00–50,90	$417,3 \pm 4,8$ 139,0–1353,0	–	230,14	–	32,1	1202
Общее	$38,27 \pm 0,03$ 21,00–72,00	$439,4 \pm 1,4$ 87,0–4857,0	$12,41 \pm 0,18$ 0,01–116,00	75,43	30,5	32,2	20983

Примечание. Над чертой — арифметическая средняя и ее ошибка; под чертой — пределы варьирования признака.

На протяжении покатной миграции размеры молоди кеты увеличивались и достигали максимальных значений в июле (рис. 5). Неоднородность размерного состава покатников отражала последовательную миграцию молоди кеты летней и осенней рас. Сроки нереста этих темпоральных группировок разобцены во времени, а температурные условия на нерестилищах кардинально различаются, что приводит к разновременности подъема молоди на плав.

Термический режим нерестилищ кеты летней расы зависит от тепла, поступающего от атмосферы и солнечной радиации. Основное тепло, необходимое для развития, икра и личинки кеты получают в предзимний период, оставшееся — фенологической весной непосредственно перед покатной миграцией. В зимний период на этих акваториях температура воды снижается до положительных значений, близких к 0 °С, что приводит к максимальному замедлению развития икры и личинок. Молодь летней расы кеты поднимается на плав непосредственно перед половодьем и в период его прохождения. Большая часть молоди скатывается в море с мая по начало — середину июня. Эта молодь в речной период жизни практически не питается, характеризуется небольшими размерами тела, а у части покатников сохраняется остаток желточного мешка (рис. 5).

На нерестилищах кеты осенней расы благодаря теплу, поступающему от разгружающихся ключей, температура воды не опускается до положительных значений,

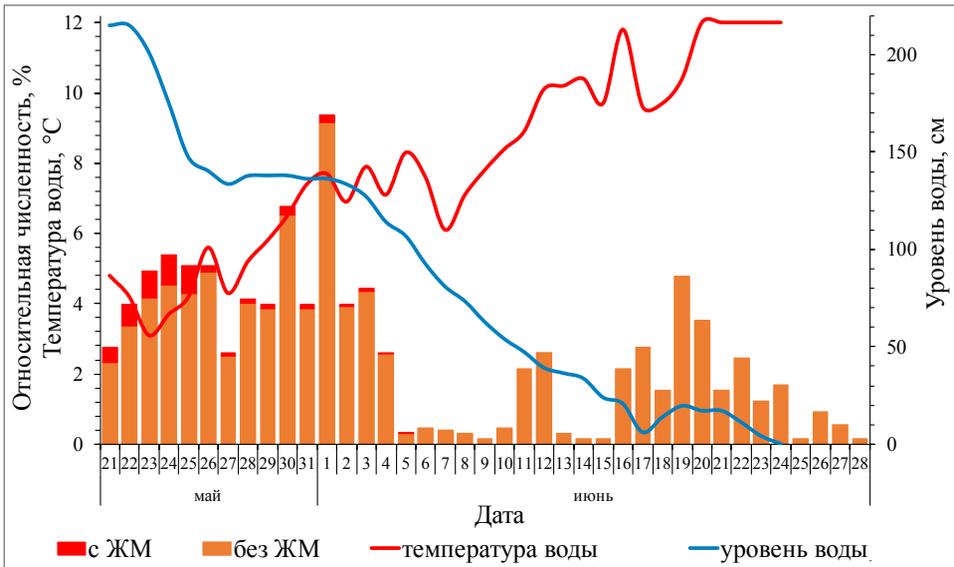


Рис. 5. Динамика покатной миграции кеты, а также уровня и температуры воды р. Тауй в 2002 г. ЖМ — желточный мешок

Fig. 5. Dynamics of the chum juveniles downstream migration and water level and temperature for the Tauj River in 2002. ЖМ — yolk sac

близких к 0 °С. В результате икра и личинки развиваются непрерывно, а молодь поднимается на плав за 1,0–1,5 мес. до половодья. В пресноводный период жизни она активно питается — ее ИНЖ варьирует от 223 до 356 ‰ [Волобуев, Марченко, 2011]. Эта молодь скатывается с нерестилищ главным образом с середины июня (рис. 6), имея значительный прирост длины тела, а у покатников длиной тела более 50 мм еще до выхода в море закладывается чешуя, которая состоит из 1–4 склеритов.

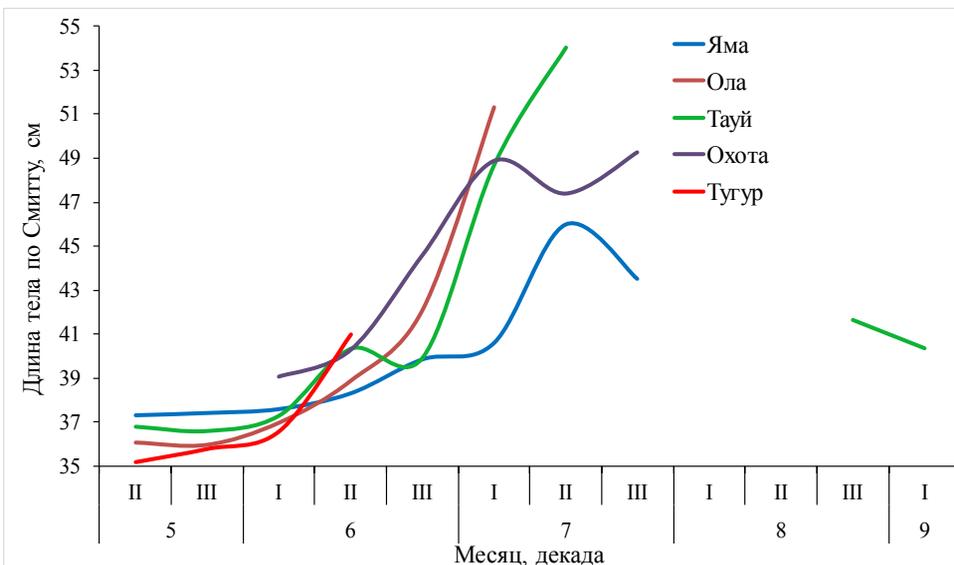


Рис. 6. Динамика средней длины тела покатной молоди кеты материкового побережья Охотского моря. Данные по динамике длины тела молоди кеты р. Тугур приведены по С.Е. Кульбачному [2010]

Fig. 6. Dynamics of mean body length for the chum juveniles migrated downstream the rivers on the continental coast of the Okhotsk Sea (the data for the Tugur River from Kulbachny [2010])

Разновременность покатной миграции мелкой и крупной молоди кеты прослеживалась по динамике вариационных рядов длины тела. Так, например, до начала июня включительно из р. Тауй скатывалась молодь длиной тела до 42 мм. В дальнейшем среди покатников появлялась крупная молодь, и по мере развития покатной миграции вариационные ряды длины тела покатников смещались в область бóльших значений (табл. 2). Аналогичная изменчивость известна для молоди кеты, мигрирующей как из других рек материкового побережья Охотского моря, например, Яма и Охотá (табл. 3, 4), так и из рек Камчатки и Сахалина, а также из р. Амур [Гриценко и др., 1987; Рослый, 2002; Павлов и др., 2010; Шевляков и др., 2014].

Таблица 2

Изменчивость вариационных рядов длины тела молоди кеты р. Тауй на протяжении покатной миграции, %

Table 2

Variability of body length for chum juveniles along their migration downstream the Tauj River, %

Длина молоди, мм	Год, месяц, пятидневка																
	1997									2002							
	V		VI				VII			V		VI				VIII	IX
	6	1	2	3	5	6	1	2	3	5	6	1	2	3	5	6	1
29	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,7	–	–	–	–	1,4	–	–
30	1,5	–	–	–	–	–	–	–	–	3,3	–	–	–	–	–	–	–
31	1,5	–	–	–	–	–	–	–	–	3,3	–	–	–	–	–	–	–
32	–	6,3	–	–	–	–	–	–	–	–	3,6	–	–	–	–	0,8	1,8
33	3,0	–	–	–	–	–	–	–	–	11,7	7,3	2,1	–	–	1,4	–	–
34	3,0	–	2,8	–	–	–	–	–	–	13,3	5,5	6,4	–	0,9	–	1,5	3,6
35	6,1	12,5	4,2	–	–	–	–	–	–	16,7	20,0	27,7	–	1,8	–	1,5	3,6
36	10,6	12,5	12,5	–	–	–	–	–	–	31,7	21,9	14,9	40,0	1,8	1,4	–	–
37	24,2	18,6	19,4	–	–	–	–	–	–	15,0	14,5	17,0	–	2,7	1,4	6,1	7,1
38	27,4	12,5	8,3	5,6	–	–	–	–	–	–	9,1	10,6	20,0	1,8	–	6,1	10,7
39	9,1	12,5	15,3	11,1	–	–	–	–	–	3,3	12,7	17,0	–	3,6	–	8,3	5,4
40	7,6	6,3	13,9	–	4,0	–	–	–	–	–	3,6	4,3	20,0	10,8	2,9	26,5	26,7
41	4,5	6,3	8,3	11,1	6,0	–	–	–	–	–	1,8	–	–	9,0	2,9	18,9	12,5
42	1,5	12,5	5,6	22,0	8,0	–	–	–	–	–	–	–	20,0	9,9	–	9,1	7,1
43	–	–	6,9	5,6	12,0	–	–	2,0	–	–	–	–	–	10,8	–	5,3	8,9
44	–	–	1,4	11,1	10,0	4,0	–	4,0	–	–	–	–	–	7,2	8,6	0,8	1,8
45	–	–	1,4	5,6	10,0	6,0	–	2,0	–	–	–	–	–	8,1	8,6	3,0	–
46	–	–	–	11,1	4,0	4,0	–	2,0	–	–	–	–	–	14,5	–	5,3	5,4
47	–	–	–	–	6,0	2,0	2,0	4,0	11,1	–	–	–	–	5,4	11,2	–	–
48	–	–	–	5,6	8,0	6,0	4,0	2,0	11,1	–	–	–	–	3,6	8,6	2,3	1,8
49	–	–	–	5,6	16,0	6,0	8,0	4,0	11,1	–	–	–	–	2,7	8,6	1,5	3,6
50	–	–	–	–	8,0	26,0	6,0	10,0	–	–	–	–	–	3,6	8,6	–	–
51	–	–	–	–	–	12,0	8,0	8,0	–	–	–	–	–	0,9	5,7	1,5	–
52	–	–	–	5,6	4,0	14,0	20,0	14,0	11,1	–	–	–	–	–	8,6	–	–
53	–	–	–	–	2,0	10,0	12,0	14,0	–	–	–	–	–	–	5,7	–	–
54	–	–	–	–	–	6,0	10,0	8,0	–	–	–	–	–	–	5,7	1,5	–
55	–	–	–	–	–	2,0	4,0	6,0	22,3	–	–	–	–	–	2,9	–	–
56	–	–	–	–	2,0	–	6,0	2,0	–	–	–	–	–	0,9	–	–	–
57	–	–	–	–	–	2,0	8,0	2,0	11,1	–	–	–	–	–	–	–	–
58	–	–	–	–	–	–	2,0	6,0	–	–	–	–	–	–	2,9	–	–
59	–	–	–	–	–	–	8,0	4,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
60	–	–	–	–	–	–	–	2,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
61	–	–	–	–	–	–	–	–	11,1	–	–	–	–	–	2,9	–	–
62	–	–	–	–	–	–	2,0	–	11,1	–	–	–	–	–	–	–	–
63	–	–	–	–	–	–	–	4,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 4

Изменчивость вариационных рядов длины тела молоди кеты р. Охотá на протяжении покатной миграции в 1999 г., %

Table 4

Variability of body length for chum juveniles along their migration downstream the Okhotá River in 1999, %

Длина молоди, мм	Год, месяц, пятидневка				
	VI		VII		
	2	4	2	4	6
35	–	3,6	–	–	–
36	8,0	3,6	–	–	–
37	12,0	7,1	–	–	–
38	20,0	7,1	–	–	–
39	18,0	10,7	–	2,0	–
40	26,0	14,3	4,0	–	–
41	6,0	32,1	–	–	–
42	4,0	10,7	4,0	6,0	–
43	4,0	3,6	4,0	4,0	–
44	2,0	3,6	2,0	8,0	–
45	–	–	6,0	10,0	–
46	–	–	6,0	10,0	37,5
47	–	–	16,0	14,0	–
48	–	3,6	10,0	16,0	–
49	–	–	6,0	2,0	–
50	–	–	8,0	8,0	37,5
51	–	–	12,0	4,0	–
52	–	–	4,0	10,0	12,5
54	–	–	2,0	4,0	12,5
55	–	–	8,0	2,0	–
56	–	–	2,0	–	–
57	–	–	4,0	–	–
59	–	–	2,0	–	–

Мелкие и крупные сеголетки кеты различались миграционным поведением. Первые для достижения нагульных акваторий, расположенных в морском побережье, мигрировали пассивно, используя транспортную силу потока. Они держались в приповерхностном слое в стрежневой части потока, а скорость их миграции была равна скорости течения. По сути эта миграция является универсальным механизмом расселения ранней молоди с нерестилищ к местам ее нагула [Павлов, 1979; Павлов и др., 2007, 2010, 2015].

Крупные сеголетки кеты из рек в морское побережье мигрировали активно. Как правило, они держались в толще воды на периферии потока, и скорость их миграции была существенно ниже скорости речного потока. В случае, если крупная молодь выходила в стрежневой поток, то она мигрировала со скоростью, превышающей скорость течения [Гриценко, 2002; Рослый, 2002; Павлов и др., 2011; Шевляков и др., 2014].

Остается открытым вопрос о том, к какой темпоральной группировке принадлежит молодь кеты, которая скатывается из р. Тауй в конце августа — начале сентября. Так, в 2002 г. закидным неводом была отловлена молодь кеты, которая была крупнее покатников кеты летней расы, но мельче молоди осенней расы. Кроме того, среди этих рыб присутствовали особи, имевшие остаточный желточный мешок (табл. 5). Повторно в бассейне р. Тауй молодь, имевшая сходные биологические показатели, была отловлена в конце августа 2003 г. в р. Челомджа на участке, расположенном примерно на 1 км выше слияния с р. Кава. Проба состояла из мальков с длиной тела от 36 до 68 мм и массой

Таблица 5
Table 5Биологические показатели покатников кеты р. Тауй в 2002 г.
Biological characteristics of the chum salmon juveniles migrated downstream the Tauji River in 2002

Показатель	Месяц, декада									
	Май		Июнь			Август		Сентябрь		
	V	VI	I	II	III	V	VI	I	II	III
Длина тела по Смитту, мм	34,98 ± 0,26	36,27 ± 0,20	36,60 ± 0,18	38,40 ± 0,78	43,32 ± 0,26	48,30 ± 0,69	41,11 ± 0,31	40,38 ± 0,46		
Масса тела, мг	29,00–39,00	32,00–41,00	33,00–40,00	36,00–42,00	34,00–56,00	29,00–61,00	32,00–54,00	32,00–49,00		
Масса желточного мешка, % от массы тела	300,3 ± 8,4	331,8 ± 7,1	356,7 ± 6,5	441,0 ± 27,5	665,3 ± 13,4	1042,3 ± 47,4	570,3 ± 17,5	527,6 ± 22,8		
Доля рыб с желточным мешком, %	151,0–441,0	174,0–477,0	256,0–516,0	364,0–597,0	258,0–1245,0	151,0–2212,0	269,0–1511,0	269,0–1060,0		
Средний общий индекс наполнения желудка, ‰	5,7 ± 1,7	3,2 ± 1,6	2,9 ± 1,9	0,0	0,0	0,0	4,9 ± 3,0	7,3 ± 4,2		
Доля питающихся рыб, %	43,3	12,6	10,6	0,0	0,0	0,0	4,5	7,1		
N, экз.	157,82	224,18	220,51	380,95	269,03	174,97	176,34	99,85		
	68,3	82,9	85,1	100,0	93,2	90,0	85,6	50,0		
	60	111	94	10	222	70	132	56		

Примечание. Над чертой — арифметическая средняя и ее ошибка; под чертой — пределы варьирования признака.

от 289 до 2258 мг (соответственно в среднем 44,8 и 691,9 мг). Около четверти покатников имели остаточный желточный мешок, но 97 % из них уже перешли на внешнее питание.

Питание покатной молоди.

Спектр питания покатной молоди кеты в реках был довольно широким (табл. 6). В его состав входили организмы автохтонного и аллохтонного происхождения. Однако доля последних в пищевом коме значительно ниже. Основу питания составляли представители двух отрядов амфибиотических насекомых: Diptera (сем. Chironomidae, Simuliidae) и Ephemeroptera. Кроме того, молодь тауйской кеты активно потребляла представителей отр. Plecoptera, а молодь ямской кеты — представителей отр. Plecoptera. Примечательно, что у покатной молоди кеты в р. Тауй в питании присутствовала молодь гольяна *Phoxinus* sp. (табл. 6). По данным С.Е. Кульбачного [2010], у покатной молоди кеты в р. Тугур 27,5 % в питании занимала икра азиатской корюшки (*Osmerus dentex* Steindachner & Kner, 1870).

У покатников кеты значительную долю пищевого кома формировали неидентифицированные остатки. Например, в реках Яма и Тауй доля мальков с неопределенными пищевыми компонентами превышала 90 %, а в реках Наяхан и Ола была на уровне соответственно 30 и 70 %. Кроме того, для молоди кеты рек Наяхан, Яма и Ола было характерно наличие в желудках не кормовых объектов — водорослей и песчинок (табл. 6).

В спектр питания молоди кеты входили представители сем. Mermetidae (класс Nematoda, тип Nematelminthes) (табл. 6). На первых этапах развития они паразитируют на насекомых, и при поедании последних молодью мерметиды выступают как дополнительный пищевой объект.

Таблица 6

Спектр питания молоди кеты в реках материкового побережья Охотского моря

Table 6

Food spectrum for chum salmon juveniles in the rivers on the continental coast of the Okhotsk Sea

Компонент питания	Река												
	Наяхан			Яма			Ола			Тайй			
	ЧВ	ЗП	СЧ	ЧВ	ЗП	СЧ	ЧВ	ЗП	СЧ	ЧВ	ЗП	СЧ	
<i>Tun Nemathelminthes — Круглые черви</i>													
Класс Nematoda													
Сем. Mermetidae — Мерметиды	0,6	0,54	0,006	1,3	0,4	0,013	2,2	1,0	0,022	—	—	—	
<i>Tun Annelida — Кольчатые черви</i>													
Класс Oligochaeta — Малоцетинковые	—	—	—	3,4	1,1	0,034	1,3	0,6	0,013	1,4	0,5	0,007	
<i>Tun Mollusca — Моллюски</i>													
Класс Bivalvia — Двустворчатые	—	—	—	0,4	0,1	0,004	—	—	—	—	—	—	
<i>Tun Arthropoda — Членистоногие</i>													
Класс Crustacea — Ракообразные	0,4	0,36	0,004	6,0	2,0	0,060	—	—	—	—	—	—	
Класс Arachnida — Паукообразные	—	—	—	1,7	0,6	0,017	—	—	—	1,4	0,5	0,007	
Класс Insecta — Насекомые													
Отр. Collembola — Ногохвостки	0,6	0,5	0,006	1,3	0,4	0,013	1,7	0,8	0,017	—	—	—	
Отр. Ephemeroptera — Поденки	Larvae	17,4	15,9	0,174	83,0	27,4	0,830	37,4	17,9	0,374	50,0	16,1	0,238
	Imago	—	—	—	—	—	—	0,4	0,2	0,004	—	—	—
Отр. Plecoptera — Веснянки	Larvae	3,8	3,4	0,038	22,1	7,4	0,221	10,9	5,2	0,109	31,3	10,1	0,149
	Imago	0,4	0,4	0,004	11,5	3,9	0,115	1,7	0,8	0,017	0,7	0,2	0,003
Отр. Homoptera — Равнокрылые	0,6	0,5	0,006	0,4	0,1	0,004	0,9	0,4	0,009	1,1	0,3	0,005	
Отр. Heteroptera — Клопы	—	—	—	0,4	0,1	0,004	0,9	0,4	0,009	—	—	—	
Отр. Coleoptera — Жесткокрылые	0,2	0,2	0,002	0,4	0,1	0,004	0,4	0,2	0,004	0,4	0,1	0,002	
Отр. Trichoptera — Ручейники	Pupae	0,2	0,2	0,002	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Larvae	—	—	—	2,1	0,7	0,021	1,3	0,6	0,013	0,4	0,1	0,002
	Imago	0,2	0,2	0,002	—	—	—	0,4	0,2	0,004	1,1	0,3	0,005
Отр. Diptera — Двукрылые													
Сем. Chironomidae — Хирономиды	Larvae	22,3	20,4	0,223	36,6	12,2	0,366	36,1	17,3	0,361	51,1	16,5	0,243
	Pupae	4,3	4,0	0,043	15,7	5,2	0,157	13,5	6,4	0,135	5,3	1,7	0,025
	Imago	—	—	—	1,3	0,4	0,013	1,7	0,8	0,017	1,4	0,5	0,007
Сем. Simuliidae — Мошки	Larvae	0,6	0,5	0,006	4,7	1,5	0,047	3,0	1,4	0,030	46,1	14,9	0,220
	Pupae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	0,1	0,002
	Imago	—	—	—	1,7	0,6	0,017	0,4	0,2	0,004	5,6	1,8	0,027
Сем. Ceratopogonidae — Мокрецы	Larvae	—	—	—	1,3	0,4	0,013	—	—	—	3,2	1,0	0,015
Сем. Blepharoceridae — Блефароцериды	Larvae	—	—	—	0,9	0,3	—	—	—	—	—	—	—
Прочие	Larvae	1,8	1,6	0,018	6,8	2,2	0,068	2,6	1,2	0,026	5,3	1,7	0,025
	Pupae	0,4	0,4	0,004	0,9	0,3	0,009	0,9	0,4	0,009	6,3	2,0	0,030
	Imago	0,2	0,2	0,002	1,3	0,4	0,013	0,9	0,4	0,009	0,7	0,2	0,003
<i>Tun Chordata — Хордовые</i>													
Молодь рыб	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,7	0,2	0,003
<i>Прочие</i>													
Alga — Водоросли	24,1	22,1	0,241	3,8	1,3	0,038	20,0	9,5	0,200	0,4	0,1	0,002	
Песчинки	2,0	1,8	0,020	1,7	0,6	0,017	2,6	1,2	0,026	—	—	—	
Неидентифицированные остатки	29,4	26,8	0,292	91,9	30,3	0,038	67,8	32,9	0,678	96,5	31,1	0,460	

Примечание. ЧВ — частота встречаемости, %; ЗП — значение в пище, % от всего количества; СЧ — среднее количество для одной особи.

Ранний морской период. Массовая миграция молоди кеты фенологической весной из рек в морское побережье совпала с началом интенсивного цветения микроводорослей, что прослеживалось по динамике концентрации хлорофилла-*a* (рис. 7).

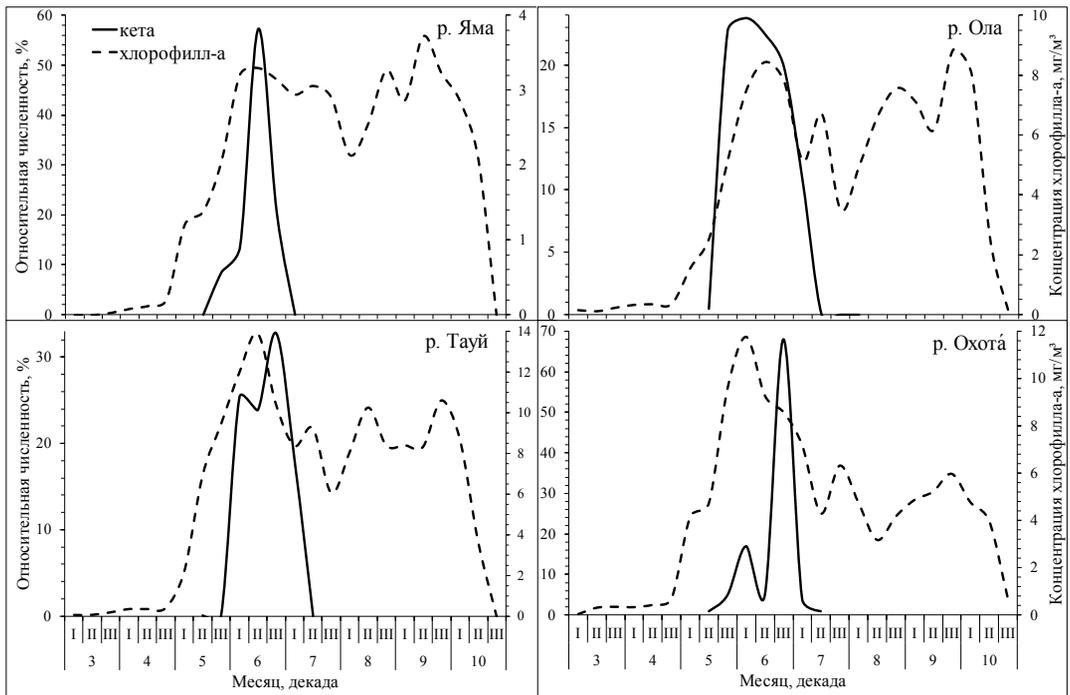


Рис. 7. Осредненные динамики покатной миграции молоди кеты и концентрации хлорофилла-а в приустьевых зонах рек в 2002–2014 гг.

Fig. 7. Averaged dynamics of the chum juveniles downstream migration and concentration of chlorophyll *a* at the river mouths in 2002–2014

Обильное развитие фитопланктона, как известно, предшествует вспышке развития кормового зоопланктона [Eslinger et al., 2001], от плотности которого напрямую зависит выживаемость молоди всех тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни [Willette et al., 2001; Beamish et al., 2004; Moss et al., 2005; Farley et al., 2007].

На выживаемость молоди тихоокеанских лососей влияет не только обилие, но и доступность кормовых объектов, которая, в том числе, определяется размерным составом последних. Это обстоятельство, по-видимому, является одной из причин разновременности миграции в море мелких и крупных сеголеток кеты: для первых — крупные кормовые объекты недоступны, а потребление вторыми мелкоразмерных жертв не компенсирует энергетических затрат на их добычу. Длительное голодание, сопровождающееся потерей 25–30 % массы тела, приводит к гибели молоди [Ивлев, 1955; Федоров, Богданова, 1978].

Молодь кеты обладает высокой толерантностью к водам с морской соленостью [Weisbart, 1968]. В частности, уже через три дня после выхода из рек она отмечена в морском прибрежье, на удалении более 10 км от устья родной реки [Горяинов, Крупянко, 2007].

В охотоморском прибрежье молодь кеты нагуливается до 3 мес. [Афанасьев и др., 1994]. Однако, если принимать во внимание, что из рек материкового побережья Охотского моря она выходит с мая по сентябрь, то длительность нагула в морском прибрежье может достигать 5 мес.

В морском прибрежье Таййской губы молодь кеты отмечена при температуре воды от 1,8 до 18,8 °С, но основные скопления она формировала на акваториях, прогретых до 4–12 °С (рис. 8).

Динамика линейно-весовых показателей молоди кеты в морском прибрежье в приустьевых зонах рек соответствовала изменению ее качественного состава в период покатной миграции (см. табл. 2–4), с учетом роста молоди (табл. 7). В начале июля длина и масса ее тела достигали соответственно 87–110 (средняя — 98,6) мм и 5,5–11,0 (средняя — 7,9) г.

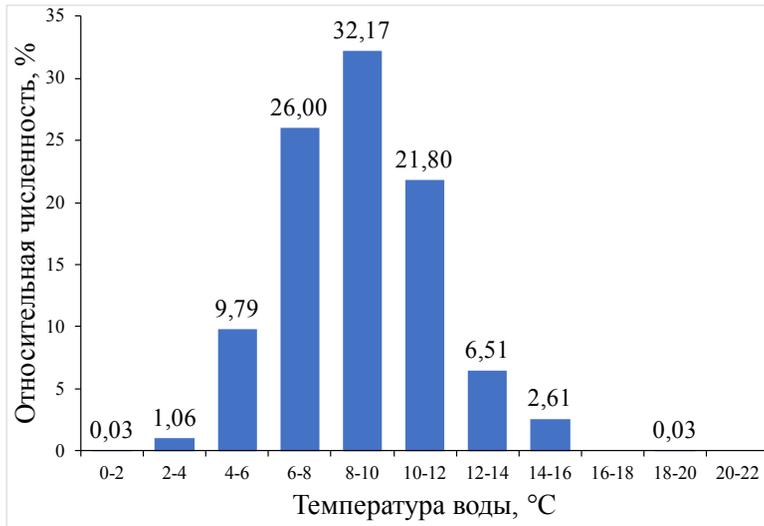


Рис. 8. Распределение нагульной молоди кеты в соответствии с температурным режимом вод морского побережья

Fig. 8. Distribution of feeding chum juveniles relative to temperature regime of the coastal waters

Таблица 7

Изменчивость вариационных рядов длины тела молоди кеты в морском побережье в Тауйской губе, %

Table 7

Variability of body length for chum juveniles in the coastal waters of the Taujskaya Guba Bay, %

Длина молоди, мм	Месяц, пятидневка											
	Май	Июнь						Июль				
	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V
30	—	—	—	—	2,0	—	—	—	—	—	—	—
31	11,1	—	—	—	2,0	—	—	—	—	—	—	—
32	—	—	—	0,8	—	—	—	—	—	—	—	—
33	—	4,3	—	0,8	—	0,5	—	—	—	—	—	—
34	—	—	0,8	1,6	2,0	0,5	—	—	—	—	—	—
35	22,2	13,0	2,5	1,6	2,0	2,1	—	—	—	—	—	—
36	55,6	8,7	6,3	3,3	—	5,3	—	—	—	—	—	—
37	—	13,0	3,8	6,6	2,0	7,0	0,9	—	—	—	—	—
38	—	8,7	10,0	10,7	8,0	4,3	0,9	—	—	—	—	—
39	—	22,0	7,5	12,3	6,0	6,4	—	—	0,9	—	—	100,0
40	11,1	17,4	11,3	4,9	4,0	5,9	—	—	—	—	—	—
41	—	4,3	7,5	14,0	10,0	5,3	2,6	—	—	—	—	—
42	—	—	11,3	6,6	8,0	8,6	1,7	1,1	0,9	—	—	—
43	—	4,3	10,0	6,6	12,0	8,6	4,3	—	1,8	—	—	—
44	—	4,3	6,3	10,7	14,0	7,5	3,4	—	—	—	—	—
45	—	—	8,8	4,9	10,0	9,1	10,0	—	1,8	2,6	—	—
46	—	—	5,0	1,6	2,0	4,8	9,4	2,2	2,7	—	—	—
47	—	—	1,3	4,9	2,0	6,4	5,1	3,3	3,6	7,9	—	—
48	—	—	2,5	1,6	6,0	4,3	5,1	3,3	2,7	2,6	—	—
49	—	—	2,5	2,5	2,0	3,2	4,3	1,1	2,7	—	—	—
50	—	—	1,3	0,8	2,0	1,6	7,7	3,3	1,8	—	—	—
51	—	—	1,3	0,8	—	2,1	6,8	4,4	6,4	2,6	—	—
52	—	—	—	—	2,0	2,7	0,9	1,1	2,7	—	—	—
53	—	—	—	—	—	1,1	2,6	6,5	9,1	5,3	—	—
54	—	—	—	0,8	—	1,1	1,7	5,5	7,3	5,3	—	—

Длина молоди, мм	Месяц, пятидневка											
	Май	Июнь						Июль				
	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V
55	–	–	–	–	2,0	–	7,7	5,5	2,7	2,6	–	–
56	–	–	–	0,8	–	1,1	3,4	3,3	10,5	–	33,4	–
57	–	–	–	–	–	–	2,6	4,4	4,5	2,6	33,3	–
58	–	–	–	–	–	–	3,4	1,1	0,9	2,6	–	–
59	–	–	–	–	–	–	3,4	2,2	6,4	2,6	–	–
60	–	–	–	0,8	–	–	–	4,4	3,6	7,9	–	–
61	–	–	–	–	–	–	0,9	1,1	0,9	7,9	–	–
62	–	–	–	–	–	0,5	3,4	8,8	3,6	2,6	33,3	–
63	–	–	–	–	–	–	2,6	5,5	2,7	5,3	–	–
64	–	–	–	–	–	–	0,9	5,5	1,8	–	–	–
65	–	–	–	–	–	–	–	4,4	1,8	5,3	–	–
66	–	–	–	–	–	–	1,7	2,2	0,9	–	–	–
67	–	–	–	–	–	–	1,7	3,3	–	2,6	–	–
68	–	–	–	–	–	–	–	3,3	–	2,6	–	–
69	–	–	–	–	–	–	0,9	2,2	–	2,6	–	–
70	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5,5	–	–
71	–	–	–	–	–	–	–	2,2	–	5,3	–	–
72	–	–	–	–	–	–	–	2,2	–	–	–	–
73	–	–	–	–	–	–	–	1,1	–	–	–	–
74	–	–	–	–	–	–	–	2,2	–	–	–	–
75	–	–	–	–	–	–	–	1,1	–	7,9	–	–
76	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2,6	–	–
77	–	–	–	–	–	–	–	1,1	–	–	–	–
78	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2,6	–	–
79	–	–	–	–	–	–	–	1,1	–	–	–	–
83	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2,6	–	–
87	–	–	–	–	–	–	–	–	0,9	–	–	–
93	–	–	–	–	–	–	–	–	0,9	–	–	–
95	–	–	–	–	–	–	–	–	1,8	–	–	–
96	–	–	–	–	–	–	–	–	0,9	–	–	–
97	–	–	–	–	–	–	–	–	1,8	–	–	–
98	–	–	–	–	–	–	–	–	0,9	–	–	–
99	–	–	–	–	–	–	–	–	1,8	–	–	–
100	–	–	–	–	–	–	–	–	2,7	–	–	–
101	–	–	–	–	–	–	–	–	0,9	–	–	–
105	–	–	–	–	–	–	–	–	1,8	–	–	–
110	–	–	–	–	–	–	–	–	0,9	–	–	–

Спектр питания молоди кеты в морском побережье зависел от биотопа, в котором она нагуливалась. В приустьевых зонах рек основу питания молоди кеты составляли личинки, куколки и имаго амфибиотических насекомых (представители отрядов Diptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera). Небольшую роль в питании играли пауки (Arachnida), клещи (Acarina), коллемболы (Collembola) и наземные насекомые, попавшие в воду и выносимые речным потоком. По мере откочевки в морские воды в питании возрастала доля морских ракообразных. Как правило, основу пищевого кома формировали представители Harpacticoida, Gammaridae, Decapoda, а также личинки рыб (например, мойвы *Mallotus villosus*) [Жарникова, Хаменкова, 2009].

Хищные рыбы, обитающие в морском побережье, не оказывали значительного влияния на выживаемость молоди кеты: из обследованных 1875 желудков рыб молодь кеты обнаружена только у двух особей азиатской корюшки и у одного экземпляра мальмы *Salvelinus malma*.

Выводы

Молодь кеты из рек материкового побережья Охотского моря в морское побережье мигрирует с мая по начало сентября. Массовый скат приурочен к половодью. Молодь выходит из рек и в темное, и в светлое время суток.

Средние значения длины и массы тела покатной молоди кеты изменяются соответственно от 36,1 до 44,5 мм и от 348,2 до 753,1 мг. Доля рыб с желточным мешком среди покатников варьирует от 8,2 до 98,0 %. На внешнее питание в реках переходит от 13,0 до 92,0 % молоди, ее средний ИНЖ варьирует от 18,72 до 115,99 ‰. Основу питания покатной молоди кеты составляют представители отрядов Diptera (сем. Chironomidae) и Ephemeroptera. Второстепенными кормовыми объектами являются представители сем. Simuliidae (отр. Diptera) и отр. Plecoptera. Кроме того, в р. Тауй покатная молодь кеты питается молодью гольяна, а в р. Тугур — икрой азиатской корюшки.

С мая по начало июня из рек региона мигрирует молодь кеты летней расы. Она характеризуется небольшими размерами и наличием у значительной доли особей остаточного желточного мешка. С начала июня среди покатников появляется крупная молодь кеты осенней расы. Мелкие и крупные покатники кеты различаются миграционным поведением: первые мигрируют пассивно, используя транспортную силу речного потока, вторые — активно, перемещаясь между побережьем и стрежневым потоком. В реках крупная молодь кеты интенсивно питается. В настоящее время не установлена принадлежность к определенной темпоральной группировке молоди кеты, мигрирующей из р. Тауй в конце августа — начале сентября.

Разновременный выход мелкой и крупной молоди кеты из рек, по-видимому, связан с доступностью кормовых объектов в морском побережье по размерам.

Динамика линейно-весовых показателей молоди кеты в морском побережье в приустьевой зоне рек соответствует изменчивости качественного состава покатников в реках с учетом их роста. Спектр питания нагульной молоди зависит от биотопа: в приустьевой части рек основу ее питания формируют амфибиотические насекомые, а по мере откочевки в морские воды в питании возрастает доля морских ракообразных. В морском побережье Тауйской губы молодь кеты присутствует до сентября включительно.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотрудникам Магаданского и Хабаровского филиалов ВНИРО, Охотского филиала Главрыбвода и Охотского территориального управления Росрыболовства, Института биологических проблем Севера ДВО РАН, участвовавшим в сборе материалов по молоди кеты материкового побережья Охотского моря, а также предоставившим данные для настоящей работы.

Автор выражает глубокую признательность С.Е. Кульбачному (ХабаровскНИРО) и Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО, ИПЭЭ РАН) за ценные советы и замечания в процессе работы над статьей.

The author is sincerely thankful to the staff of Magadan and Khabarovsk branches of VNIRO, Okhotsk branch of Glavrybvod, Okhotsk Territorial Administration of the Federal Fishery Agency, Institute of Biological Problems of the North, and Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences for collection of the data on chum salmon juveniles on the continental coast of the Okhotsk Sea and the data submission for this study.

The author appreciates valuable advices and remarks for the article from S.E. Kulbachny (KhabarovskNIRO) and E.A. Kirillova (KamchatNIRO, IPEE RAS).

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.
All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Список литературы

- Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Кузнецов С.А., Ракитина М.В.** Распределение, размерно-весовая характеристика и питание молоди лососевых рыб в прибрежной зоне Тауйской губы Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе : сб. науч. тр. — СПб. : ГосНИОРХ, 1994. — Вып. 308. — С. 42–54.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л.** Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 303 с.
- Горяинов А.А., Крупяно Н.Н.** Заводское воспроизводство тихоокеанских лососей в Приморском крае (итоги 20-летней деятельности) // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 47–69.
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 166 с.
- Жарникова В.Д., Хаменкова Е.В.** Питание молоди кеты в Ольском лимане Тауйской губы в весенне-летний период // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — Вып. 3. — С. 102–115.
- Ивлев В.С.** Экспериментальная экология питания рыб : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1955. — 252 с.
- Кульбачный С.Е.** Экология и структура популяций кеты северо-западной части континентального побережья Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2010. — 24 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1980. — 292 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях** / отв. ред. Е.В. Боруцкий. — М. : Наука, 1974. — 254 с.
- Павлов Д.С.** Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды : моногр. — М. : Наука, 1979. — 319 с.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Черешкевич Ф.Г.** Покатная миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) // Биология внутренних вод. — 2015. — № 4. — С. 64–75. DOI: 10.7868/S0320965215040129.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И.** Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 3–44.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И.** Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 27–73.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.** Механизмы покатной миграции молоди речных рыб : моногр. — М. : Наука, 2007. — 213 с.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Рослый Ю.С.** Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура : моногр. — Хабаровск : Хабаровск. кн. изд-во, 2002. — 210 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях** / отв. ред. Е.Н. Павловский. — М. : АН СССР, 1961. — 263 с.

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

Федоров К.Е., Богданова Л.С. Рост и развитие личинок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в условиях разных температур и режимов кормления // Вопр. ихтиол. — 1978. — Т. 18, вып. 4. — С. 650–659.

Шевляков Е.А., Хивренко Д.Ю., Базаркин Г.В. Некоторые результаты исследований покатной молоди тихоокеанских лососей р. Камчатки в современный период (2000–2010 гг.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — Вып. 32. — С. 35–47.

Beamish R.J., Mahnken C., Neville C.M. Evidence That Reduced Early Marine Growth is Associated with Lower Marine Survival of Coho Salmon // Trans. Am. Fish. Soc. — 2004. — Vol. 133, Iss. 1. — P. 26–33. DOI: 10.1577/T03-028.

Eslinger D.L., Cooney R.T., McRoy C.P. et al. Plankton dynamics: observed and modelled responses to physical conditions in Prince William Sound, Alaska // Fish. Oceanogr. — 2001. — Vol. 10, Iss. s1. — P. 81–96. DOI: 10.1046/j.1054-6006.2001.00036.x.

Farley Jr.E.V., Murphy J.M., Adkison M.D. et al. Early marine growth in relation to marine-stage survival rates for Alaska sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Fish. Bull. — 2007. — Vol. 105, Iss. 1. — P. 121–130.

Moss J.H., Beauchamp D.A., Cross A.D. et al. Evidence for Size-Selective Mortality after the First Summer of Ocean Growth by Pink Salmon // Trans. Am. Fish. Soc. — 2005. — Vol. 134, Iss. 5. — P. 1313–1322. DOI: 10.1577/T05-054.1.

Weisbart M. Osmotic and ionic regulation in embryo, alevins and fry of the five species of Pacific salmon // Can. J. Zool. — 1968. — Vol. 46, № 3. — P. 385–397. DOI: 10.1139/z68-056.

Willette T.M., Cooney R.T., Patrick V. et al. Ecological processes influencing mortality of juvenile salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Prince William Sound, Alaska // Fish. Oceanogr. — 2001. — Vol. 10, Iss. s1. — P. 14–41. DOI: 10.1046/j.1054-6006.2001.00043.x.

References

Afanasiev, N.N., Mikhailov, V.I., Kuznetsov, S.A., and Rakitina, M.V., Distribution, size-weight characteristics and young nutrition of salmon fish, engaged in the protection of the Tauiskaya Bay of the Sea of Okhotsk, in *Biologicheskkiye osnovy razvitiya lososovodstva v Magadanskom regione* (Biological basis for the development of salmon breeding in the Magadan region), St. Petersburg: GosNIORKh, 1994, no. 308, pp. 42–54.

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

Goryainov, A.A. and Krupyanko, N.N., Hatchery reproduction of Pacific salmon in Primorsky Krai (results of 20 years of activity), in *Byull. no. 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoii programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 2 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 47–69.

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

Gritsenko, O.F., Kovtun, A.A., and Kostkin, V.K., *Ekologiya i vosпроизводство kety i gorbushi* (Ecology and Reproduction of Chum and Pink Salmon), Moscow: Agropromizdat, 1987.

Zharnikova, V.D. and Khamenkova, E.V., Feeding of juvenile chum salmon in the Olsky estuary of the Tauyskaya Bay in spring and summer, in *Sostoyanie rybkhozyaistvennykh issledovaniy v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya* (The Status of Fisheries Research in the Northern Sea of Okhotsk), Magadan: MagadanNIRO, 2009, no. 3, pp. 102–115.

Ivlev, V.S., *Eksperimental'naya ekologiya pitaniya ryb* (Experimental ecology of fish nutrition), Moscow: Pishchepromizdat, 1955.

Kulbachny, S.E., Ecology and structure of chum salmon populations in the northwestern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2010.

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

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

Pavlov, D.S., *Biologicheskiye osnovy upravleniya povedeniyem ryb v potoke vody* (Biological bases of fish behavior control in water flow), Moscow: Nauka, 1979.

Pavlov, D.S., Kirillov P.I., Kirillova, E.A., and Chereshekevich, F.G., Downstream migration of fry of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) in the Malaya Huzi River (northeastern Sakhalin), *Inland Water Biology*, 2015, vol. 8, no. 4, pp. 384–394. doi 10.1134/S1995082915040124

Pavlov, D.S., Kirillova, E.A., and Kirillov, P.I., Downstream migration in the juveniles of salmonids in the Utkholok River and in its tributaries (north-west Kamchatka). Paper 1. Downstream migration in the yong of the year, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 3–14.

Pavlov, D.S., Kirillova, E.A., and Kirillov, P.I., Downstream migration in the juveniles of salmonids in the Utkholok River and in its tributaries (north-west Kamchatka). Part 2. Downstream migration in juveniles of the second and subsequent years of life, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 164, pp. 27–73.

Pavlov, D.S., Lupandin, A.I., and Kostin, V.V., *Mekhanizmy pokatnoy migratsii molodi rechnykh ryb* (Mechanisms of downstream migration of juvenile river fish), Moscow: Nauka, 2007.

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

Roslyi, Yu.S., *Dinamika populyatsii i vosproizvodstvo tikhookeanskikh lososei v basseine Amura* (Dynamics of Populations and Reproduction of Pacific Salmon in the Amur River Basin), Khabarovsk: Khabarovskoye Knizhnoye Izd., 2002.

Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya ryb v yestestvennykh usloviyakh (Guide to the study of fish nutrition in natural conditions), Pavlovskiy, Ye.N., ed., Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1961.

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

Fedorov, K.E. and Bogdanova, L.S., Growth and development of larvae of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) under conditions of different temperatures and feeding regimes, *Vopr. Ikhtiol.*, 1978, vol. 18, no. 4, pp. 650–659.

Shevlyakov, E.A., Khivrenko, D.Yu., and Bazarkin, G.V., Some results of studies of downstream juveniles of the Pacific salmon of the river Kamchatka in the modern period (2000–2010), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2014, vol. 32, pp. 35–47.

Beamish, R.J., Mahnken, C., and Neville, C.M., Evidence That Reduced Early Marine Growth is Associated with Lower Marine Survival of Coho Salmon, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2004, vol. 133, no. 1, pp. 26–33. doi10.1577/T03-028

Eslinger, D.L., Cooney, R.T., McRoy, C.P., Ward, A., Kline Jr., Th.C., Simpson, E.P., Wang, J., and Allen, J.R., Plankton dynamics: observed and modelled responses to physical conditions in Prince William Sound, Alaska, *Fish. Oceanogr.*, 2001, vol. 10, no. s1, pp. 81–96. doi 10.1046/j.1054-6006.2001.00036.x

Farley Jr., E.V., Murphy, J.M., Adkison, M.D., Eisner, L.B., Helle, J.H., Moss, J.H., and Nielsen, J., Early marine growth in relation to marine-stage survival rates for Alaska sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Fish. Bull.*, 2007, vol. 105, no. 1, pp. 121–130.

Moss, J.H., Beauchamp, D.A., Cross, A.D., Myers, K., Farley Jr., E.V., Murphy, J.M., and Helle, J.H., Evidence for Size-Selective Mortality after the First Summer of Ocean Growth by Pink Salmon, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2005, vol. 134, no. 5, pp. 1313–1322. doi 10.1577/T05-054.1

Weisbart, M., Osmotic and ionic regulation in embryo, alevins and fry of the five species of Pacific salmon, *Can. J. Zool.*, 1968, vol. 46, no. 3, pp. 385–397. doi 10.1139/z68-056

Willette, T.M., Cooney, R.T., Patrick, V., Mason, D.M., Thomas, G.L., and Scheel, D., Ecological processes influencing mortality of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) in Prince William Sound, Alaska, *Fish. Oceanogr.*, 2001, vol. 10, no. s1, pp. 14–41. doi 10.1046/j.1054-6006.2001.00043.x

Поступила в редакцию 18.07.2022 г.

После доработки 10.08.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

The article was submitted 18.07.2022; approved after reviewing 10.08.2022;
accepted for publication 21.11.2022