

УДК 597.553.2(282.257.5)

**В.В. Виноградов, С.Ф. Золотухин
(Хабаровский филиал ТИНРО-центра, г. Хабаровск)**

**РОСТ МОЛОДИ КЕТЫ В ПЕРИОД
ЕЕ КАТАДРОМНОЙ МИГРАЦИИ В РУСЛЕ Р. АМУР**

Показаны особенности миграции молоди лососей в крупнейших лососевых реках. Представлены данные о росте молоди кеты в период ее миграции на более чем 1000 километром участке русла от нерестовых водоемов до лимана Амура. Исследуется рост пойманных в лимане Амура меченых на ЛРЗ Тепловском, Биджанском и Удинском особей молоди кеты. По-новому рассчитаны скорости миграции и время, необходимое для преодоления всего пути миграции молоди кеты в притоках и русле р. Амур. Приводятся данные по многолетней изменчивости размеров молоди кеты. Сравняется рост молоди кеты и горбуши в реке и лимане Амура.

Vinogradov V.V., Zolotukhin S.F. Young chum salmon growth during seaward migration in the Amur // *Izv. TINRO*. — 2007. — Vol. 150. — P. 163–179.

Growth of fall chum salmon smolts during their migration from spawning rivers up to the Amur estuary is investigated, taking into account new data on the smolts tagged on Teplovsky, Budzhansky, and Udinsky hatcheries. Besides, speed of the migration and time necessary for overcoming the whole distance are calculated with a new approach. Data on year-to-year variability of the smolts size are presented. Growth rates and its distinctive features are compared for chum and pink salmon smolts in the Amur and its estuary.

Миграция молоди кеты из реки к морю часто являлась предметом исследований биологов различных стран. Наиболее изучены миграции кеты от мест рождения до точки впадения нерестового притока в русло основной реки и в районах впадения рек в море. Наименее исследованными остаются периоды миграции в руслах крупных рек. По размерам бассейна с Амуром можно сравнить немного лососевых рек. Это Маккензи, Юкон, Фрезер, Колумбия в Северной Америке и Анадырь в Азии. Русло р. Амур в районе миграции молоди кеты значительно отличается от русел нерестовых притоков уровнем уклона, качеством и прозрачностью воды, температурным и уровенным режимами. Молодь осенней кеты мигрирует здесь по протяженному сильно прогреваемому равнинному участку русла. Такие резкие различия среды обитания должны определять экологические различия в поведении и развитии молоди кеты в период ее катадромной миграции.

Роль питания молоди кеты в период миграции к морю изучена недостаточно: известны состав объектов ее питания и две различных стратегии поведения молоди кеты в пресных водах. Первая (стратегия преобладающего количества молоди кеты) состоит в быстром достижении моря, вторая (стратегия меньшинства молоди кеты) — в задержке и нагуле в реке (Salo, 1991; Гриценко, 2002; Рослый, 2002).

Численность генерации в значительной мере определяется условиями среды на ранних этапах развития, в частности при нагуле молоди (Каев, 2003). О росте и разнообразии состава молоди кеты и горбуши мы судили по ее размерному составу, так как неоднородность молоди по длине тела обычно тесно связана с темпами роста рыб в процессе смены этапов развития (Васнецов, 1953).

Задачами настоящей работы явилось исследование изменений размеров тела молоди кеты на различных этапах миграции, а также оценка времени миграции молоди кеты от нерестовых водоемов до лимана в бассейне р. Амур.

Район работ представлен на рис. 1. Молодь кеты и горбуши для исследований отлавливалась стандартными методами. Методика проведения учетных работ в русле рек Амур и Амгунь описана в работах Ю.С. Рослого (1974, 2002). Исторический аспект всего комплекса исследований, связанный с учетом молоди лососей в притоках, а также в руслах рек Амур и Амгунь, подробно изложен С.Ф. Золотухиным (2005).

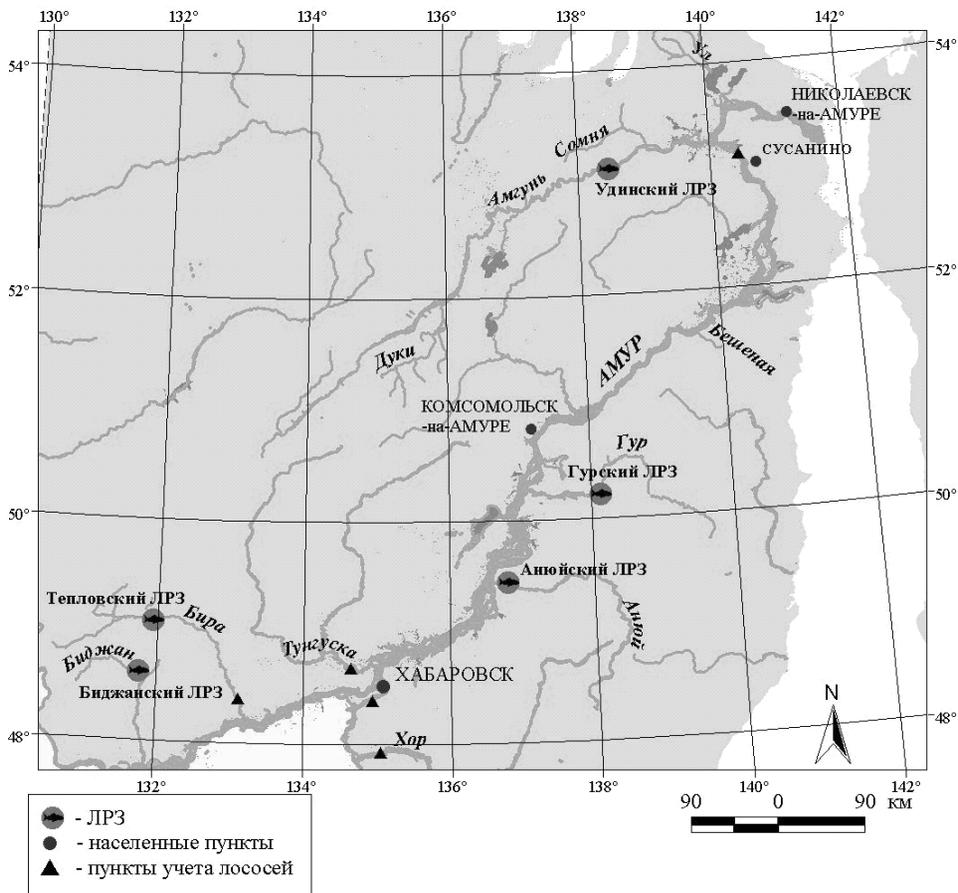


Рис. 1. Карта-схема района проведения научно-исследовательских работ
 Fig. 1. A map of the surveyed area in the Amur basin

Морфометрические показатели молоди кеты и горбуши в 1972–2002 гг. собраны в период проведения учетных работ в русле р. Амур в районе пос. Сусанино (около 130 км выше устья Амура). В районе, расположенном ниже, от пос. Сусанино до Сахалинского залива включительно, исследования молоди тихоокеанских лососей проводились на НИС “Волна”. Орудием лова был 5,4-метровый пелагический трал (Рослый и др., 1989). Биологический анализ проводили на молоди кеты, пойманной мальковыми ловушками во время проведения учетных работ на р. Бира (1989 г.) и в русле р. Амур (пос. Сусанино) в 1989, 2000–

2002 гг., а также из уловов пелагического трала в 1989–1993 гг. Объем выборки составлял обычно 100 особей в начале, середине и конце периода миграции. Биологический анализ включал определение длины (по Смитту), массы и высоты тела молоди. Длину и высоту тела молоди кеты измеряли штангенциркулем, а массу тела — в поле на торсионных весах с точностью 1,0 мг, в лаборатории на японских электронных весах AND ER-120A с точностью 0,1 мг.

Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Правдин, 1966; Плохинский, 1970).

Среднемультилетние сроки наступления ледохода в различных пунктах вдоль всего русла р. Амур взяты из водного кадастра (Многолетние данные о режиме ..., 1986). Продолжительность миграции и многолетняя динамика сроков ската (начало, пик, конец) молоди лососей в русле р. Амур (пос. Сусанино) представлены по данным управления “Амуррыбвод” и материалам сотрудников ХфТИНРО. Характеристики протяженности участков реки с одинаковой скоростью и данные о скорости течения воды на этих участках вдоль русла р. Амур, а также полный список всех притоков р. Амур от г. Хабаровск до г. Николаевск-на-Амуре взяты с лоцманской карты р. Амур (Лоцманская карта ..., 1968).

Сроки миграции

Скат молоди кеты из нерестовых притоков Амура и Усури начинается в отдельные годы уже в середине апреля, на некоторых реках (Бешеная, Ул, Кур) еще подо льдом. По многолетним наблюдениям, наиболее ранний скат молоди кеты зарегистрирован 23 апреля 1955 г. из р. Хор и 23 апреля из р. Анюй (Рослый, 1974). Миграция молоди может начинаться подо льдом, но основная масса молоди кеты начинает миграцию после вскрытия ледового покрова и очищения реки ото льда. Этот процесс в разные годы наступает в разные сроки с разбросом по времени около декады. Вдоль русла Амура период ледохода также растянут. Если в среднем течении реки основной ледоход приходится в основном на вторую — начало третьей декады апреля, то в районе нижнего Амура — только на вторую декаду мая (табл. 1). Необходимо отметить, что эти процессы тесно связаны с весенним поднятием уровня воды и паводками.

Таблица 1
Сроки наступления ледохода в различных пунктах вдоль русла р. Амур от пос. Нижнеспасское до пос. Чныррах

Table 1

The spring ice drifting time in different sites of the Amur basin

Пункт	Начало весеннего ледохода		
	Среднее	Раннее	Позднее
С. Нижнеспасское	27.04	18.04.68	05.05.43
С. Казакевичево	23.04	10.04.68	01.05.60
Г. Хабаровск	24.04	12.04.68	02.05.15
С. Троицкое	30.04	16.04.68	07.05.60
Г. Амурск	30.04	20.04.68	09.05.73
Г. Комсомольск-на-Амуре	03.05	19.04.68	12.05.33
С. Богородское	12.05	29.04.68	20.05.35
С. Воскресенское	14.05	01.05.68	21.05.35
С. Тахта	14.05	02.05.68	21.05.53
С. Маго	14.05	08.05.72	20.05.73
Г. Николаевск-на-Амуре	17.05	03.05.68	26.05.31
Пос. Чныррах	15.05	10.05.72	21.05.73

Примечание. Данные взяты из водного кадастра (Многолетние данные о режиме ..., 1986).

Учетные работы в русле Амура у пос. Сусанино, где есть возможность определить численность молоди кеты и горбуши всего бассейна р. Амур выше устья р. Амгунь, начинались сразу же после ледохода. Обычно это происходит в начале второй половины мая. Вероятно, к этому времени миграция молоди кеты уже идет подо льдом. Интенсивность ее невозможно определить, но поскольку в начале периода наблюдений в течение суток ловятся единичные экземпляры, то этими данными производившие учетные работы сотрудники Амуррыбвода пренебрегали.

Продолжительность миграции молоди кеты и горбуши охватывает промежуток времени от середины мая до конца июня, в редкие годы до первых чисел июля (табл. 2, 3). Наиболее вероятно, что это сроки самой интенсивной миграции молоди, так как учетные работы, по негласному правилу, продолжаются до того дня, когда улов ловушек составит 0 экз. Известно, что единичные экземпляры молоди кеты могут попадаться и в августе (Рослый, 2002).

Таблица 2
Многолетняя динамика миграции (начало, пик, конец) молоди кеты по данным учетных работ у пос. Сусанино

Table 2

Chum salmon smolts seaward migration time (early, middle, late) in the Amur near Susanino village (130 km up to river mouth)

Год	Динамика ската		
	Начало	Пик	Конец
1993	19.05	–	–
1994	22.05	–	25.06
1995	16.05	31.05	16.06
1996	21.05	31.05	14.06
1997	15.05	12.06	26.06
1998	15.05	18.06	26.06
1999	18.05	13.06	21.06
2000	24.05	07.06	17.06
2001	18.05	20.05–01.06	21.06
2002	15.05	17–23.05	18.06
2003	10.05	–	25.06
2004	18.05	–	25.06

Таблица 3
Многолетняя динамика миграции (начало, пик, конец) молоди горбуши по данным учетных работ в пос. Сусанино

Table 3

Pink salmon smolts seaward migration time (early, middle, late) in the Amur near Susanino village (130 km up to river mouth)

Год	Динамика ската		
	Начало	Пик	Конец
1993	19.05		
1994	30.05		21.06
1995	18.05	25.05	22.06
1996	18.05	01.06	13.06
1997	14.05	08.06	25.06
1998	20.05	27.05	23.06
1999	17.05	03.06	20.06
2000	28.05	31.05; 07.06	10.06
2001	18.05	03.06	25.06
2002	14.05	21.05	19.06
2003	10.05		25.06
2004	18.05		25.06
2005	24.05		24.06

Среднегодовое количество дней наиболее интенсивного ската молоди лососей составляет порядка 40 дней (рис. 2). Самые продолжительные периоды миграции молоди кеты отмечены в 1988 г. (63 дня) и в 1990 г. (62 дня).

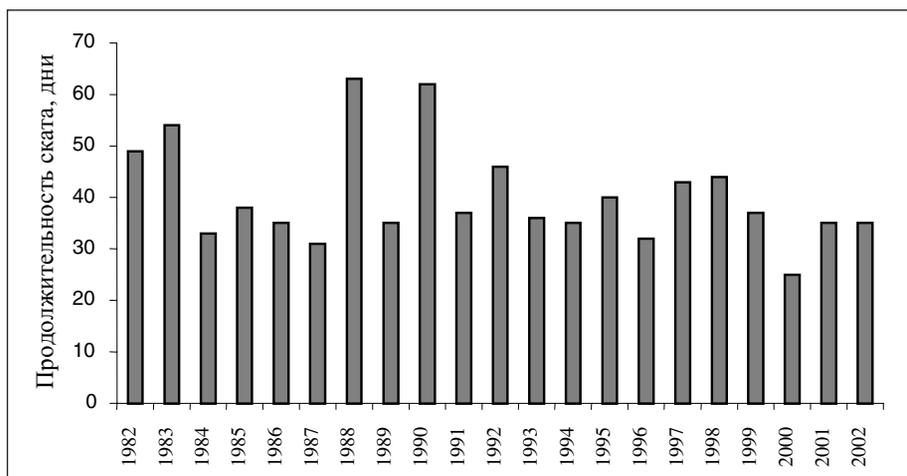


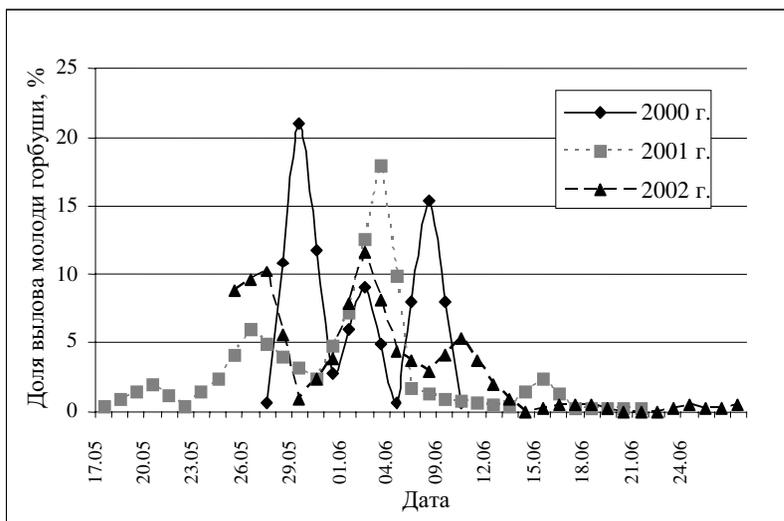
Рис. 2. Продолжительность миграции молоди кеты в русле Амура у пос. Сусанино в 1982–2002 гг.

Fig. 2. Duration of the Amur chum salmon smolts seaward migration in 1982–2002

График динамики ската молоди горбуши чаще имеет один пик, но в некоторые годы наблюдаются и два, причем один намного превосходит другой. Обычно пик ската молоди горбуши отмечается в конце мая — начале июня (рис. 3).

Рис. 3. Динамика миграции молоди горбуши в русле р. Амур (пос. Сусанино), выраженная в процентах от суммарной величины ската в 1999–2002 гг.

Fig. 3. Pink salmon smolts seaward migration dynamics (daily portion, %) near Susanino village (up to 100 km of river mouth) in 1999–2002



В сезонной динамике ската молоди кеты у пос. Сусанино обычно отмечают два пика ската, близкие по уровню (рис. 4). Первый наиболее часто наблюдается в конце мая — начале июня, а второй — в середине июня. Вероятно, это связано с тем, что молодь кеты первого пика мигрирует из рек Уссури, Бира, Биджан, Анюй и Тунгуска, а второй пик связан с миграцией молоди кеты из группы рек, расположенных ближе к устью Амура — от р. Гур и ниже.

В предгорных притоках Амура скат молоди кеты протекает в основном в ночное время суток. В период паводков, если вода в протоках мутная, незначительное увеличение миграционной активности наблюдается и днем (Леванидов,

1969). В равнинных участках русла (реки Уссури и Амур) миграция молоди кеты происходит только в светлое время суток (Рослый, 1974, 2002). Пик ее суточной миграционной активности отмечается дважды: в 15 ч (наибольший) и в 19 ч (рис. 5).

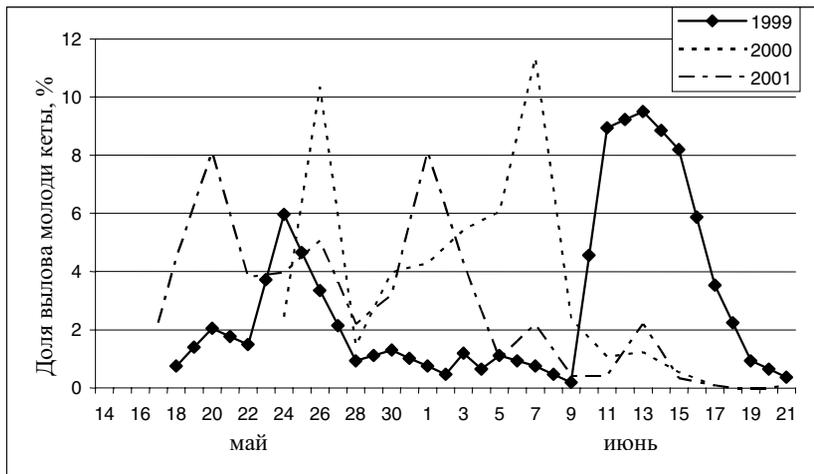


Рис. 4. Динамика миграции молоди кеты в русле р. Амур (пос. Сусанино), выраженная в процентах от суммарной величины ската в 1999–2001 гг.

Fig. 4. Chum salmon smolts seaward migration dynamics (daily portion, %) near Susanino village (up to 100 km of river mouth) in 1999–2001 гг.

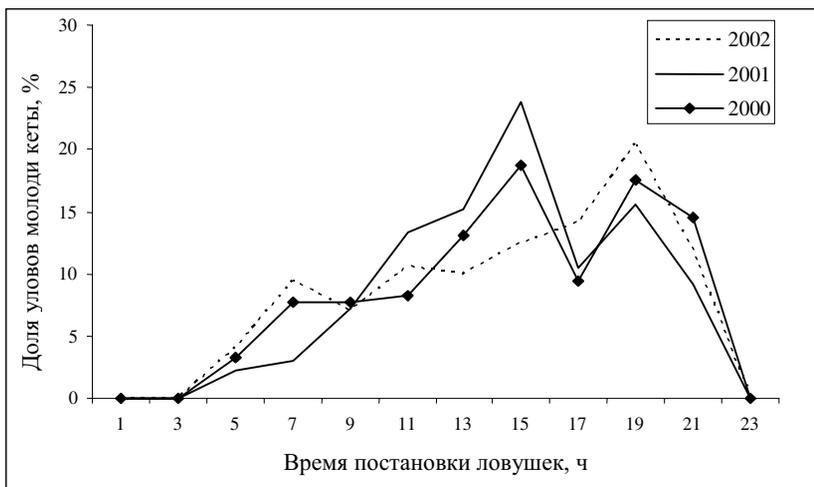


Рис. 5. Суточная динамика миграции молоди кеты в русле Амура (у пос. Сусанино) в 2000–2002 гг.

Fig. 5. Twenty-four hours dynamics of chum salmon smolts in the Amur channel near Susanino village (up to 100 km of river mouth) in 2000–2002

Скорость миграции молоди

Фактор протяженности миграции во времени, по нашему мнению, является главенствующим в проблеме изучения темпа роста молоди кеты. Часть исследователей (Neave, 1955; Kobayashi, Ishikawa, 1964) полагает, что миграция молоди кеты по руслу реки к морю является скорее пассивным процессом, чем активным. Другие (Леванидов, 1969; Костарев, 1970; Рослый, 2002) считают, что миграция молоди кеты в реках — это нагул и питание. Известно также, что при небольших скоростях воды (менее 30 см/с) молодь кеты мигрирует головой по течению, при больших скоростях она разворачивается головой против течения, а в турбулентных потоках перекаатов положение ее тела можно назвать случайным (Костарев, 1970; Iwata, 1982). Миграция молоди кеты — не непрерывный процесс. В притоках Амура молодь кеты мигрирует только в ночное время, за исключением редких случаев, когда в сильные паводки повышается мутность воды (Рослый, 1974). В русле Амура мигрирующая днем молодь амурской осенней кеты останавливается ночью на мелководье (Рослый, 2002). Это также подтверждается обнаружением молоди кеты в вентерных ловушках, которые ставят на

живца рыбаки-любители в протоках и заливах в конце апреля — мае. В реках побережья мигрирующая ночью молодь кеты задерживается днем в ямах, в тени камней и водорослей, и не покидает таких укрытий до наступления темноты или до момента, когда плотность собравшихся здесь рыб становится чрезвычайно высока (Iwata, 1982). Общепринято, что в коротких реках сроки миграции молоди кеты составляют около 30 дней, а в крупных — больше (Salo, 1991).

Проблемой изучения скорости миграции молоди лососей в русле р. Амур занимался Ю.С. Рослый (1974). В своих работах он приводит данные о скорости миграции молоди кеты (69,4 и 127,2 км/сут), основанные на расчетах четырех случаев поимки меченых мальков. По его расчетам, средняя арифметическая скорости миграции молоди кеты составляет около 100 км/сут. Основная часть протяженности суточной миграции молоди кеты обеспечивается за счет течения воды. Собственная скорость рыбы невелика. Так, в спокойных водах эстуария, Канале Худ (Пьюджет Саунд), скорость молоди кеты, средняя длина тела которой была менее 40 мм, составляла от 7 до 14 км в день (Вах, 1982). Учитывая данные Ю.С. Рослого (1974) и Бэкса (Вах, 1982), можно принять, что молодь кеты, двигаясь с той же скоростью, что и частица воды, но задерживаясь в темное время суток у берегов, приблизительно тратит на тот же путь времени не менее чем в два раза больше. Мы предположили, что за счет ночных остановок скорость миграции молоди кеты будет составлять величину, в два раза меньшую скорости течения воды, например, молодь кеты из р. Тунгуска (915 км от г. Николаевск-на-Амуре) имеет среднюю скорость миграции в русле Амура с учетом ночных остановок 2,0 км/ч, или 45,8 км/сут.

Для того чтобы рассчитать, какой период времени необходим молоди кеты на преодоление расстояния от нерестовых рек до лимана Амура, нам потребовалось рассчитать скорость течения воды в р. Амур. Используя данные карты (Лощманская карта ..., 1968) бассейна р. Амур, на которой приведены скорости течения воды на разных участках, мы рассчитали суммарную скорость течения частицы воды и время, за которое она преодолевает это расстояние (табл. 4).

В дополнение к этому мы составили список всех притоков р. Амур, сгруппировав реки по участкам, на которых наблюдались одинаковые скорости течения воды р. Амур (табл. 5). По данным табл. 5 легко определить, на каком расстоянии находится устье притока от лимана Амура.

На всем протяжении р. Амур от г. Хабаровск до г. Николаевск скорость течения воды на разных участках различается из-за разницы в уклонах. Самый продолжительный путь миграции преодолевает молодь кеты из рек Уссури, Бира, Биджан, Тунгуска и Анюй. Если брать отсчет от г. Хабаровск, то на преодоление расстояния до лимана Амура молодь кеты потратит около 20 сут. Естественно, чем ближе река расположена к лиману, тем меньше время миграции. Из этого факта следует предположение, что молодь кеты, мигрирующая дольше, должна быть крупнее молоди из тех рек, что расположены ближе к лиману Амура. Но на самом деле оказалось, что молодь кеты в лимане Амура сразу после миграции в русле этой реки по своим морфометрическим показателям не отличалась от молоди кеты из других притоков р. Амур. К этому выводу мы пришли в результате анализа контрольных групп молоди кеты, которые были помечены в 1989 г. на трех ЛРЗ — Тепловском, Биджанском и Удинском, — а затем часть их (34 экз.) были пойманы в лимане р. Амур в период НИР. Эти материалы мы представляем более подробно.

В 1989 г. имелась возможность проследить все этапы миграции молоди кеты в русле Амура. На Тепловском, Биджанском и Удинском ЛРЗ выполнили мечение молоди кеты путем ампутации ее плавников в различных комбинациях. В мае на р. Бира провели учетные работы по определению количества молоди кеты в период ее миграции к руслу р. Амур. В те годы считалось, что в р. Бира в основном нерестится кета заводского развития, а доля “дикой” была мала и,

Calculation for time which the Amur chum salmon needs to reach different sites in the Amur basin

Начальный пункт (расстояние от пункта до г. Николаевск-на-Амуре)	Скорость течения реки, км/ч		Участок р. Амур, км		Длина участка, км		Время, за которое частица воды проходит участок, ч		Время, за которое частица воды достигает г. Николаевск-на-Амуре, час		Время, за которое молодь лососей при скате достигает г. Николаевск-на-Амуре, сут	
	км/ч	км/ч	км	км	км	км	ч	ч	ч	ч	сут	сут
Хабаровск (930)	4,25		930-880	50	50	12	234	10	10	20		
Р. Тунгуска (915)												
Вятское (850)	4,25		883-843	40	40	10	222	9	9	18		
Елабуга (837)	5,50		844-803	41	41	8	212	9	9	18		
Р. Дайхылга	4,75		807-767	40	40	8	205	9	9	18		
Троицкое (729)	4,75		768-726	42	42	9	197	8	8	16		
Р. Анюй (755)												
Малмыж (663)	3,75		731-691	40	40	11	188	8	8	16		
Вознесенское (625)	5,00		692-652	40	40	8	177	8	8	16		
Р. Гур (630)	4,50		656-619	37	37	8	169	7	7	14		
Рыбозавод (625)												
Комсомольск-на-Амуре (567)	3,75		621-577	44	44	12	161	7	7	14		
	4,50		578-539	39	39	10	149	6	6	12		
Верхнетаμβовское (536)	4,00		542-504	38	38	10	139	6	6	12		
Среднетаμβовское (500)	4,75		509-471	38	38	8	130	6	6	12		
Нижнетаμβовское (470)	5,00		471-433	38	38	8	122	5	5	10		
	4,25		433-392	41	41	10	114	5	5	10		
Сухановка (374)	4,50		397-352	45	45	10	105	4	4	8		
	4,75		356-311	45	45	10	95	4	4	8		
	3,25		314-273	41	41	13	85	4	4	8		
Мариинское (280)	4,25		277-253	24	24	6	73	3	3	6		
	4,50		255-212	43	43	10	67	3	3	6		

Богородское (190)	4,25	214-175	39	10	57	2	4
	4,75	178-136	42	9	48	2	4
Воскресенское (120)	3,50	136-97	39	11	39	2	4
Сусанино (130)	3,00	101-64	37	13	28	1	2
Тахта (74)	4,25	64-33	31	7	16	0,5	1
	4,25	36-0	36	9	0	0	0
Николаевск-на-Амуре							

вероятно, не превышала 1 % (Ходжер и др., 1989). В лимане Амура в мае—июле вели лов молоди лососей мальковым неводом (Рослый и др., 1989), было поймано 34 экз. меченой молоди кеты. Анализ этих материалов приводит нас к новому пониманию экологических особенностей миграции молоди осенней кеты от нерестовых рек до лимана Амура. Мы считаем эти наблюдения принципиально важными, поэтому детально опишем весь процесс мечения на заводах и данные морфометрических показателей молоди кеты, выпущенной с ЛРЗ в 1989 г.

На Биджанском ЛРЗ (р. Биджан) мечение молоди кеты проводилось с 13 по 31 марта 1989 г. Количество меченых мальков составило 560,8 тыс. экз., или 2 % общего количества выпущенной Биджанским ЛРЗ молоди кеты (28030,0 тыс. экз.). У мальков осенней кеты был ампутирован жировой плавник. На Тепловском ЛРЗ (р. Бира) мечение осенней кеты проводили с 10 по 25 апреля ампутированием левого брюшного плавника. Количество мальков составило 311,9 тыс. экз., или 3 % общего объема выпуска Тепловского ЛРЗ. На Удинском ЛРЗ (р. Амгунь) мечение осуществлялось ампутированием анального и жирового плавников в мае. Помечено 180 тыс. экз., или 1 % от 17472,8 тыс. экз., выпущенных Удинским ЛРЗ (Ходжер и др., 1989).

В целом можно считать, что начало миграции молоди лососей вызывается возникающей в определенный момент биологической необходимостью в перемене биотопа. Она может обуславливаться меняющимися требованиями организма к условиям среды в связи с прохождением им различных стадий жизненного цикла, но может быть вызвана и резкими изменениями условий среды, выходящими за пределы адаптации в данной стадии развития. В процессе роста молоди лососей возрастают их пищевые потребности, а следовательно, возникает необходимость в территориальном расселении (Леванидов, 1962).

Выпуск заводской молоди кеты с Биджанского ЛРЗ в 1989 г. начался в марте, когда средняя масса молоди кеты составляла 308,8 мг. В начале мая она достигла 727,0 мг (lim 550-950 мг), и больше мальки не набирали массу до конца мая. Средняя масса скатившихся мальков составила 568,0 мг. Количество мальков с массой от 200 до 350 мг составляло 28,25 %, от 350 до 500 мг — 16,83 %, доля мальков массой от 500 до 700 мг — 28,57 %, от 700 мг и выше — 26,35 % общей выборки. К первой декаде мая, к концу выпуска основной массы молоди, средняя масса скатившейся молоди составляла 416,6 мг (Ходжер и др., 1989).

Выпуск молоди на Тепловском ЛРЗ в 1989 г. начался в первой половине апреля (Ходжер и др., 1989). Доля молоди кеты Тепловского ЛРЗ с навеской от 200 до 350 мг составляла 31,25 %, от 350 до 500 мг — 34,50 %, а от 500 до 700 мг — 22,25 %. Остальная часть молоди имела навеску от 700 мг и выше, что составляло 12,0 % общего количества скатившейся молоди. Средняя навеска выпускаемой молоди (10340,3 тыс. экз.) — 474,7 мг (табл. 6).

List of the Amur tributaries

Участок русла Амура, км от устья Амура	Река (расстояние до г. Николаевск-на-Амуре, км)
930–880	Тунгуска (915)
883–843	На этом участке притоков нет
844–803	Кулаху (820); Бахта
807–767	Дайхылга
768–726	На этом участке притоков нет
731–691	Белая, Черная; Анюй (755); Дичинка
692–652	На этом участке притоков нет
656–619	Тоуру (635); Хийтя; Гурский рыбозавод (625); Гур (630)
621–577	Бол. Куркал
578–539	На этом участке притоков нет
542–504	Сиутару; Яркина; Бол. Березовая
509–471	Грин (Горюн) (503); Арзан (481); Горная (490) Аксян (486); Туганина (474); Мачтовая (497); Верх. Гайтра; Халбинка (495); Бол. Гайтер; Курга; Филатов; Тягинская; Арзан; Щучка
471–433	Хальзан (470); Дурал (465); Быстрая (463); Дальняя (453); Халдами (453); Ульчи (451); Писуй (437); Ягодная (446); Мал. Ады; Солонцовая; Быстрая; Ягодная; Симасы; Шелехова; Хаяси; Яуги; Олхка; Мал. Писуй; Писуй
433–392	Амуркан (Бомбовая) (417); Горная; Ягодная (418); Дауй (410); Точильная (408); Балаганы (407); Карги (402); Майкан; Амуркан
397–352	Мачтовая (367); Мятая (362); Бешеная (361); Огинская (355); Огинская 2-я (353); Ситога (393); Медвежий (388); Известковый (385); Мамонтов; Прямой; Мал. Черемшаный; Бол. Черемшаный; Горелая; Станковая; Пульса; Быстрая
356–311	Лимури; Кадинская (330)
314–273	Юдинка (210)
277–253	Перебоевка
255–212	На этом участке притоков нет
214–175	Утица (200); Черемошная (197); Казима; Доусуласу, Ухта, Мельничный, Пуидауна; Лев. Пушню; Прав. Пушню, Чертовка, Гера
178–136	Бычкова Падь; Тельниковская, Устьева; Татарка; Голубничный, Каменистый, Хилка (155); Казимшту
136–97	Акша (115); Кини (135); Урпли; Амгунь (98); Дыньменская; Шамохина; Емихов; Летучий ключ; Бол. Ельник
101–64	Кухтеринка (85), Кук; Глубокая Падь (76), Кабачинская Падь (75)
64–33	Чуйга (54); Ема (40); Средн. Ема
36–0	Третья (30); Бол. Ключи (35); Каки-Сиги (22); Большая (17); Бухтянская (17); Первая; Вторая; Третья; Лига (5)

Примечание. Данные взяты из “Лощманской карты нижнего Амура” (1968).

В 1989 г. пункт учета молоди кеты находился перед устьевой частью р. Бира в 240 км от Тепловского ЛРЗ. Учетные работы проводили в период со 2 мая по 15 июня. Мальковые ловушки выставлялись с троса, натянутого поперек р. Бира. Основная часть заводской молоди кеты (80 %) в р. Бира мигрировала во

второй декаде мая. Молодь скатывалась только в ночное время, пик интенсивности ската приходился на 24 час с постепенным снижением к 6 час утра. Такая суточная динамика ската характерна для многих нерестовых рек предгорного типа в бассейне р. Амур (Рослый, 1974). Всего за период наблюдений было учтено 625 тыс. экз. молоди кеты, а включая 20 %-ную долю покатников в апреле и возможные ошибки в расчетах всего в 1989 г. в устье р. Бира скатилось около 1 млн экз. молоди осенней кеты (Ходжер и др., 1989). За весь период учетных работ масса тела молоди кеты изменялась в пределах от 371 до 517 мг, в среднем 471 мг, а средняя длина тела АС составляла 37,4 мм. Коэффициент упитанности по Фультону был невысоким, всего 0,88. Накормленность молоди кеты за весь период ската была тоже довольно низкой, средний индекс наполнения составлял 255 ‰ (Ходжер и др., 1989).

Таблица 6

Масса тела скатывающейся молоди кеты (Тепловский, Биджанский ЛРЗ, 1989 г.), мг
Table 6

Teplovsky and Bidzhansky hatcheries fall chum salmon growth, mg			
Тепловский		Биджанский	
Период выпуска	Средняя масса в начале периода	Период выпуска	Средняя масса в начале периода
17–27.04	341,0	21–31.03	319,4
27.04–07.05	323,0	31.03–11.04	371,5
07–17.05	362,5	11–21.04	495,5
17–27.05	397,6	21.04–03.05	652,5
27.05–06.06	464,1	03–17.05	727,0
06–16.06	585,0	17–27.05	727,0
16–26.06	731,5	27.05–07.06	730,0

В этом же 1989 г. в мае—июле в низовьях Амура, включая акваторию лимана и частично Сахалинского залива, Ю.С. Рослым и Г.В. Новомодным проводились работы по изучению миграции молоди кеты и горбуши (Новомодный, 2003). В пелагический мальковый трал было поймано 32 малька кеты без жирового плавника (из Биджанского ЛРЗ) и 2 малька кеты без жирового и анального плавников (из Удинского ЛРЗ) (табл. 7).

Таблица 7

Место поимки и размеры меченой молоди осенней кеты в 1989 г.

Table 7

Place of tagged hatchery fall chum smolts recovery and its size in 1989

Молодь	Дата	04.06	06.06	10.06	15.06	16.06	01.07	04.07	Среднее
	без	Место поимки	Устье Амура	Хуссинский фарватер	Устье Амура	Устье Амура	Банка Зотова	Устье Амура	
жирового	АС, мм	43,0	46,3	40,8	43,0	48,0	44,0	45,0	44,4
плавника	Lim	41–45	39–52	35–47			38–51	43–47	35–52
	Масса, мг	470	670	380			610	280	480
	N, экз.	8	3	13	1	1	4	2	32
Молодь без	Дата	10.06	09.07						Среднее
жирового и	АС, мм	40	48						44
анального	Масса, мг								570
плавников	N, экз.	1	1						2

В 1989 г. молодь осенней кеты с Биджанского ЛРЗ достигла устья Амура в начале июня (04.06), а продолжительность ее миграции составляла 1 мес (до

4 июля). Молодь кеты, несмотря на продолжительную миграцию от завода до устья Амура, значительно не изменила рост и массу тела. После месяца миграции минимальные величины длины молоди кеты составляли 35 мм. Можно предположить, что в русле р. Амур молодь кеты или получает недостаточно корма, или много тратит энергии на движение, или мигрирует в условиях стресса. Поимка меченой молоди кеты приводит нас к очень важным выводам. Во-первых, вероятно, молодь кеты одной реки (притока Амура) держится сплоченной стаей и слабо рассеивается даже после продолжительной миграции. Во-вторых, молодь осенней кеты из верхних притоков после месячной миграции по своим размерам не отличается от только что попавшей в русло Амура молоди из нижних притоков бассейна р. Амур. В-третьих, сроки миграции молоди кеты в небольших и крупных реках оказались сходными, что, возможно, определено эволюционно.

Рост молоди

При рассмотрении динамики роста молоди кеты в бассейне р. Амур необходимо учитывать, что стартовые показатели длины тела и массы меняются в зависимости от того, в какой период времени она покинула нерестовые реки. Процесс миграции молоди лососей растянут по времени, но основная масса скатывается в пик ската (см. рис. 4), который обычно продолжается 5–7 дней. Благодаря массовости ската размерно-весовые показатели в этот период наиболее достоверно отражают средние величины популяционных группировок молоди кеты (табл. 8). Средние морфометрические показатели молоди, покидающей нерестовые реки, по оценкам разных авторов, различаются, но незначительно. Например, по данным В.Я. Леванидова (1969), молодь кеты, покидающая нерестовые реки, притоки р. Амур, была размером от 31,2 до 37,2 мм, ее масса изменялась от 226 до 369 мг. Нерестовые водоемы р. Анюй молодь кеты оставляла длиной 29,0–38,7 мм и массой 136,0–484,0 мг, а в среднем 33,11 мм и 248,9 мг (Шишаев и др., 1999).

Таблица 8

Средняя длина тела АС молоди кеты в русле р. Амур (у пос. Сусанино) за период 2000–2002 гг., мм

Table 8

Amur chum salmon smolts average body size (АС, mm) near Susanino village (up to 100 km of river mouth) during 2000–2002

Пяти-дневка (условная)	2000 г.		2001 г.		2002 г.	
	$\frac{M \pm m}{\text{Lim}}$	σ	$\frac{M \pm m}{\text{Lim}}$	σ	$\frac{M \pm m}{\text{Lim}}$	σ
23–25.05	$\frac{40,9 \pm 0,83}{34,0-55,0}$	4,60	$\frac{37,9 \pm 0,3}{30,0-48,0}$	3,89	$\frac{37,9 \pm 0,32}{32,0-46,0}$	2,81
26–31.05	$\frac{40,2 \pm 0,38}{31,0-64,0}$	1,17	$\frac{40,4 \pm 0,66}{32,0-57,0}$	4,99	$\frac{39,6 \pm 0,41}{31,0-53,5}$	4,13
01–05.06	$\frac{36,9 \pm 0,21}{31,0-49,0}$	2,80	$\frac{39,4 \pm 0,36}{32,0-52,0}$	3,34	$\frac{41,1 \pm 0,41}{32,0-55,0}$	4,33
06–10.06	$\frac{37,3 \pm 0,29}{31,0-51,0}$	2,76	$\frac{37,3 \pm 0,52}{33,0-46,0}$	3,63	$\frac{40,7 \pm 0,37}{33,5-50,0}$	3,39
11–15.06	$\frac{37,6 \pm 0,51}{30,0-44,0}$	2,99	$\frac{40,5 \pm 0,38}{32,0-49,0}$	2,51	$\frac{39,42 \pm 0,71}{32,0-46,0}$	4,20
16–20.06	–	–	–	–	$\frac{37,3 \pm 0,5}{31,5-44,5}$	3,37
21–25.06	–	–	–	–	$\frac{39,0 \pm 0,85}{33,0-48,5}$	4,32

Примечание. М — среднее значение, m — ошибка средней, σ — стандартное отклонение.

Следующий пункт, где ведутся многолетние наблюдения за морфометрическими показателями и численностью мигрирующей молоди лососей, — учетный створ, расположенный ниже пос. Сусанино. Многолетний ряд (более 30 лет) наблюдений дает нам основание утверждать, что средние показатели молоди кеты изменяются незначительно (рис. 6). Это относится к средним показателям размеров молоди кеты как в течение 40 дней наблюдений в период наиболее интенсивной миграции, так и в многолетнем плане. Изменения длины тела молоди кеты, по наблюдениям 2000–2002 гг., находились в пределах от 36,9 до 41,1 мм (рис. 7).

Рис. 6. Длина АС и масса тела молоди кеты у пос. Сусанино за период 1972–2002 гг.

Fig. 6. Amur chum salmon smolts body size and weight dynamics near Susanino village (up to 100 km of river mouth) during 1972–2002

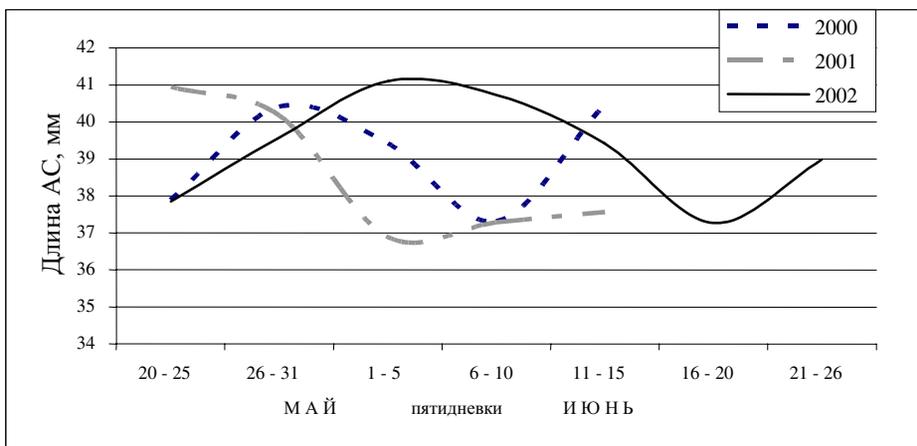
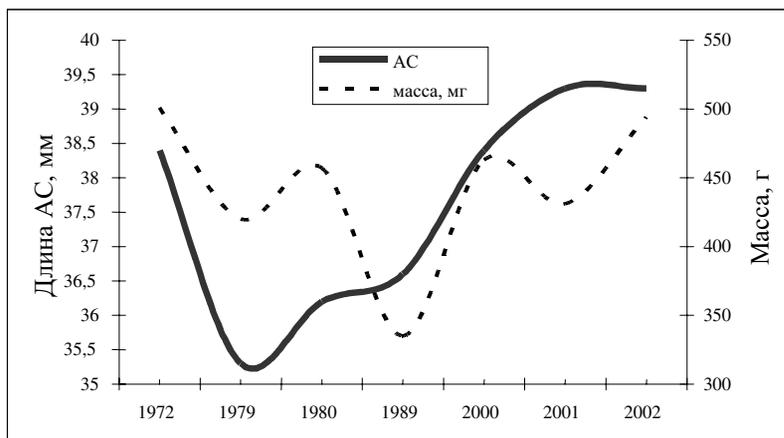


Рис. 7. Средняя длина АС молоди кеты у пос. Сусанино по условным пятидневкам за период 2000–2002 гг.

Fig. 7. Amur chum salmon smolts body size AC dynamics by five-days near Susanino village (up to 100 km of river mouth) during 2000–2002

Если брать для рассмотрения средние показатели длины и массы тела в пик ската, то эти величины будут даже больше (40,7–40,9 мм), чем за весь период миграции (табл. 8).

Размеры молоди кеты в период пика ската оказались выше, чем в начале и в конце, что, вероятно, связано с наличием в этот период в пункте учета максимального количества группировок молоди из различных нерестовых притоков Амура.

По данным Каерияма (Каегуама, 1986), у молоди кеты после вылупления различают несколько стадий морфофизиологических перестроек, которые протекают при определенных размерах тела: личинки — от 20 до 32 мм, мальки — от 38 до 55 мм, ранние сеголетки — от 50 до 80 мм и поздние сеголетки — от 80 до 120 мм. На этом завершается морфофизиологическая перестройка ювенильных осо-

бей, направленная на усиление функций плавания и питания (Kaeriyama, 1986). Размеры покатников явно указывают на стратегию амурской кеты: основная доля молоди будет расти не в реке, а в море. Другую стратегию мы можем видеть на примере р. Юкон, расположенной в северной части ареала кеты. Здесь гораздо больший уровень разнообразия размеров тела молоди кеты (от 29 до 107 мм с наибольшей долей особей менее 70 мм), что подразумевает нормальные условия для ее нагула, питание и рост в период миграции по руслу Юкона (Salo, 1991). По нашему мнению, миграция молоди кеты в Амуре — крупной реке южной части ареала кеты — в период потеплений климата происходит в условиях стресса, связанного с большой протяженностью тепловодного участка миграции. Это увеличивает смертность молоди осенней кеты Амура в речной период жизни (Золотухин, 2006).

Можно заключить, что молодь кеты, значительный период времени мигрирующая в русле р. Амур, выростала незначительно по сравнению со стартовыми средними показателями. Средние размерно-весовые показатели молоди кеты р. Амур лежат в близких пределах, сходных с размерами молоди кеты из других, расположенных далеко друг от друга рек: Алдома (северо-западное побережье Охотского моря), Коппи (материковое побережье Татарского пролива Японского моря), Барабашевка (побережье зал. Петра Великого Японского моря). Масса тела, при которой молодь южноприморской кеты выходит из рек в прибрежье, в среднем составляет 460–590 мг, а откочевка в открытые воды обычно начинается при массе от 900 до 2000 мг (Горяинов, 1998). В 2003 г. в устье р. Алдома молодь кеты имела средние размеры 35,9 мм (lim 31,0–42,0 мм) и массу тела 416,8 мг (lim 231,0–740,0 мг) в пробе из 100 экз. (Виноградов и др., 2003). На р. Коппи в 2005 г. средняя длина тела молоди кеты составляла 35,8 мм (lim 28,5–42,0 мм), масса — 285,8 мг (lim 206,0–520,0 мг) в пробе из 65 экз. (Виноградов, 2005).

Несмотря на то что миграция и питание молоди в дневное время не считаются необычным явлением, японские и американские исследователи считают такие особенности поведения более свойственными искусственно выращенной молоди, чем природной (Salo, 1991). Темп роста молоди кеты, питавшейся в дневное время, значительно уступает росту молоди, питавшейся ночью (Kobayashi, 1960; Salo, 1991). Интенсивное питание молоди в районе нерестилищ, в эстуариях и в прибрежье азиатской части ареала кеты отмечали многие исследователи (Костарев, 1970; Salo, 1991; Карпенко, 1998; Рослый, 2002; Черешнев и др., 2002; и др.). Питание молоди кеты в руслах крупных рек во время миграции к морю остается неизученным, так как трудно отделить только что вошедшую из притоков в русло Амура молодь от мигрантов из “верхних” нерестовых притоков. Вероятно, на участке от нерестовых притоков Амура до моря питание в условиях температурного стресса является невозможным для большей части молоди кеты. Так, в реках северного побережья Охотского моря отмечено существенное снижение доли питавшейся молоди кеты (с 95–100 до 25–85 %), после того как она покинула нерестовые притоки и вошла в основное русло реки (Черешнев и др., 2002), поэтому вопрос о питании и росте молоди кеты в руслах крупных рек Азии остается открытым.

После достижения лимана р. Амур молодь кеты продолжает расти медленно до середины июля, а затем происходит “вспышка” в динамике ее роста. Лиман р. Амур молодь кеты покидает с длиной тела более 45–50 мм и массой 800–1600 мг (рис. 8–10).

На рис. 7–10 представлены динамика роста и изменения длины тела покатной молоди кеты в реке и Амурском лимане. В реке ее рост был слабым (рис. 7). В лимане сначала шел постепенный рост длины тела молоди кеты и синхронное увеличение массы. Этот процесс продолжался в 1989 г. до 17 июня, а затем наступил такой же одновременный спад, который продолжался до 12 июля. Далее следовало повторное резкое увеличение этих же показателей. Вероятно, мы наблюдали группировки молоди кеты, скатившиеся в разное время из разных рек. В середине срока миграции молоди кеты отмечались наиболее крупные особи.

Рис. 8. Длина АС
молоди кеты в лимане
Амура в июне—июле
1989 г. (N = 632)

Fig. 8. Changes in
chum salmon body size
(АС) in the Amur estu-
ary during June—July,
1989 (N = 632)

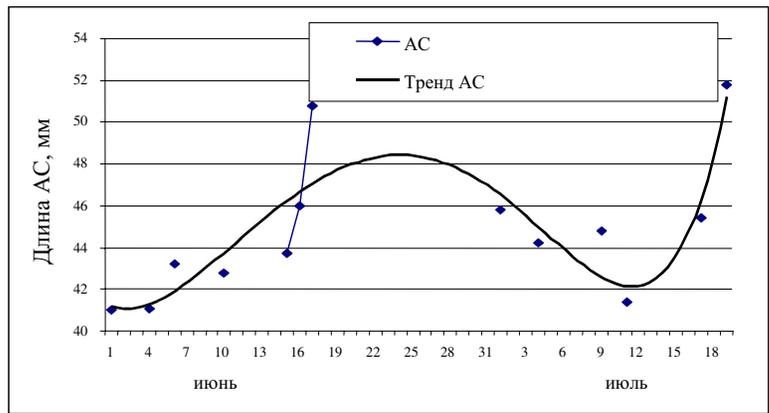


Рис. 9. Длина АС
молоди кеты в лимане
Амура в июне—июле
1990 г. (N = 680)

Fig. 9. Changes in
chum salmon body size
(АС) in the Amur estu-
ary during June—July,
1990 (N = 680)

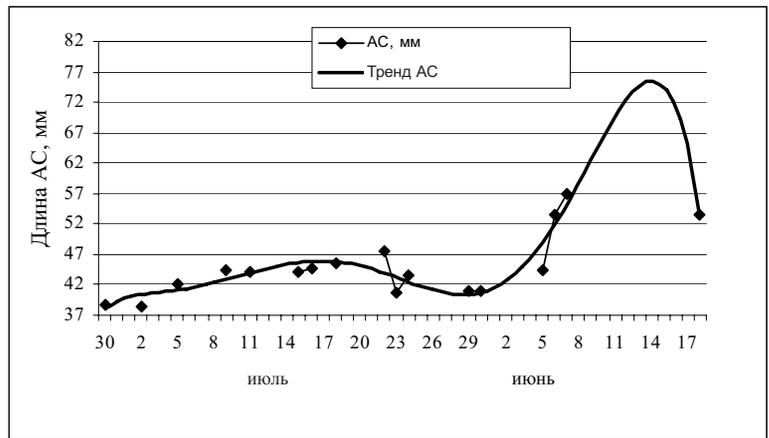
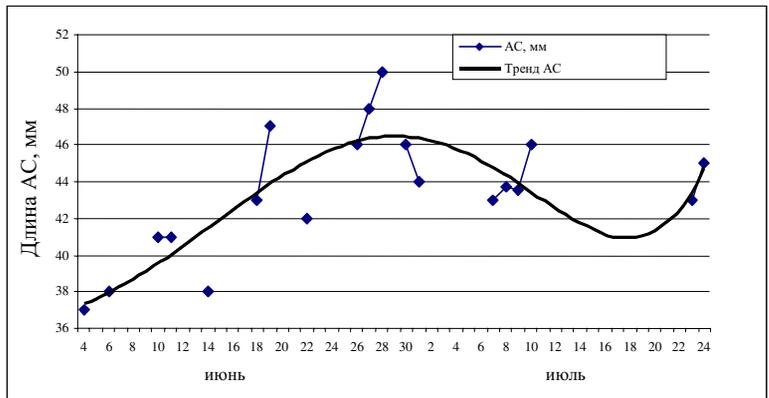


Рис. 10. Длина
АС молоди кеты в ли-
мане Амура в июне—
июле 1991 г. (N = 428)

Fig. 10. Changes
in chum salmon body
size (АС) in the Amur
estuary during June—
July, 1991 (N = 428)



Вхождение новых групп молоди кеты в лиман Амура и Сахалинский залив можно отмечать по пульсациям размерного ряда. Снижения средних размеров тела молоди можно оценивать как динамику подходов покатников кеты различных притоков к лиману Амура. Такие снижения длины тела в 1991 г. отмечались 12–14 июня, 20–21 июня, 29 июня — 1 июля и 23 июля (см. рис. 10).

Размеры тела молоди горбуши в лимане р. Амур изменяются в значительно меньших пределах, чем у молоди кеты, и это наблюдается как в нерестовых реках, так и в русле р. Амур. Лишь достигнув лимана р. Амур, молодь горбуши начинает интенсивно расти (рис. 11). Рост молоди горбуши резко усиливается в середине июля, как и у молоди кеты, и по темпу обгоняет рост молоди кеты. Молодь горбуши до ухода из лимана р. Амур имеет длину тела более 60 мм и массу 1600 мг.

Вероятно, этот быстрый рост горбуши вне пресных вод заложен эволюционно, так как возраст полового созревания этого вида самый ранний среди всех лососей.

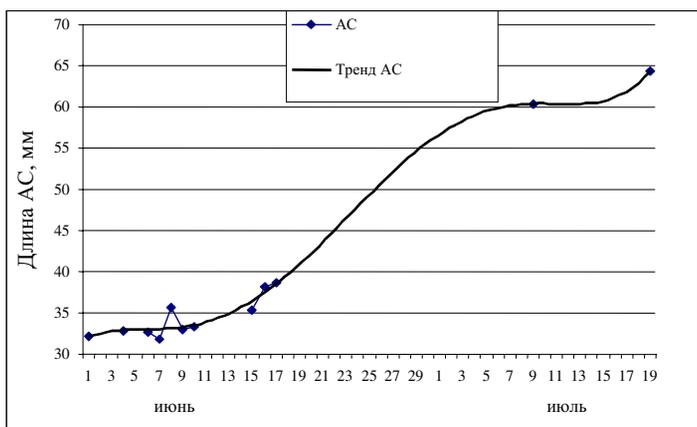


Рис. 11. Длина АС молоди горбуши в лимане Амура в июне—июле 1989 г. (N = 377)

Fig. 11. Changes in pink salmon body size (АС) in the Amur estuary during June—July, 1989 (N = 377)

В эстуарии Амура после ската из бассейна реки молодь лососей нагуливается от 15 до 30 сут, используя богатую кормовую базу лимана (Рослый, 2002). Кроме нагула, здесь происходит физиологическая адаптация молоди лососей к морской воде. Резкий значительный рост молоди кеты, по нашим предположениям, можно объяснить наличием качественно новой кормовой базы — планктона.

Из всего сказанного выше можно сделать следующие выводы.

Минимальная скорость миграции молоди кеты в русле Амура, с учетом ночных остановок, имеет значение 2,0 км/ч (45,8 км/сут). Продолжительность миграции от устья рек Бира, Биджан, Уссури, Тунгуска (1500–950 км от устья р. Амур) составляет 20–30 дней. Длительность миграции молоди в крупной реке (Амур) сравнима с таковой в небольших реках материкового побережья.

Наибольшее разнообразие размерного состава молоди кеты наблюдается во время самой интенсивной миграции молоди в конце мая — начале июня. Этот принцип сохраняется с начала миграции из нерестовых рек и до этапа миграции из русла Амура в лиман реки и далее в Сахалинский залив.

Скатывающаяся в Амурский лиман молодь осенней кеты из рек среднего течения Амура по размерному составу не отличается от осенней кеты из нижних притоков реки ни на генетическом уровне (Рослый, 2002), ни по размерам тела.

Группировки молоди кеты каждого притока р. Амур в период миграции по руслу Амура мало смешиваются с другими подобными группировками.

Размеры молоди кеты за период миграции от нерестовых рек до лимана р. Амур увеличиваются незначительно — средняя длина тела покидающих пресную воду особей составляет 36–41 мм. Рост молоди амурской осенней кеты начинается в лимане р. Амур в период с третьей декады июня и до начала первой декады июля, а в середине июля начинается ее интенсивный рост. Начало усиленного роста молоди горбуши в лимане Амура наступает раньше, чем у молоди кеты, и темп ее роста выше.

Литература

Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 207–217.

Виноградов В.В. Результат учетных работ по скату молоди приморской горбуши и кеты в р. Коппи в 2005 году: Отчет о НИР / ХфТИНРО. № 1512. — Хабаровск, 2005. — 20 с.

Виноградов В.В., Литвинцев А.А., Кучит О.В. Учет покатной молоди лососей и результаты исследований, биологической структуры популяций проходных лососей в реках Аяно-Майского района в 2003 году: Отчет о НИР / ХфТИНРО. № 1408. — Хабаровск, 2003. — 64 с.

Горяинов А.А. Условия нагула молоди кеты в прибрежье бухты Нарва (залив Петра Великого) // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 123. — С. 375–380.

- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). — М.: ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Золотухин С.Ф.** Динамика температуры воды в реке и численность амурской осенней кеты // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 145. — С. 178–190.
- Золотухин С.Ф.** История развития методики и техники учета молоди лососей на примере р. Амур // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 97–107.
- Каев А.М.** Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. — Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2003. — 288 с.
- Карпенко В.И.** Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. — М.: ВНИРО, 1998. — 165 с.
- Костарев В.Л.** Качественный учет покатной молоди охотской кеты // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 145–158.
- Леванидов В.Я.** Запасы амурских лососей и гидростроительство // Изв. ТИНРО. — 1962. — Т. 48. — С. 133–140.
- Леванидов В.Я.** Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура: Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — 243 с.
- Лоцманская карта нижнего Амура от г. Хабаровска до г. Николаевска. Масштаб 1:50000.** — М.: Изд-во Моск. обл. гидрограф. управл., 1968. — 32 с.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши: Государственный водный кадастр.** — Л.: ГМИ, 1986. — Т. 1, вып. 19. — 411 с.
- Новомодный Г.В.** О направлениях миграции лососей рода *Oncorhynchus* в Амурском лимане // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток: Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 484–489.
- Плохинский В.А.** Биометрия. — М.: МГУ, 1970. — 369 с.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Рослый Ю.С.** Влияние условий обитания в пресноводный период жизни на численность и структуру популяций молоди амурской кеты: Дис. ... канд. биол. наук. — Хабаровск, 1974. — 179 с.
- Рослый Ю.С.** Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. — Хабаровск, 2002. — 210 с.
- Рослый Ю.С., Юхименко С.С., Панасенко Н.М. и др.** Результаты изучения численности и популяционной структуры амурских проходных лососей. Горбуша в СЗТО. Горбуша сев. Приморья, распределение и миграции молоди лососей в морском побережье в 1989 году: Отчет о НИР / ХфТИНРО. № 1096. — Хабаровск, 1989. — 116 с.
- Ходжер Л.Ч., Пробатов Н.С., Харитонов В.В. и др.** Совершенствование биотехники искусственного воспроизводства осенней кеты на рыбоводных заводах Хабаровского края: Отчет о НИР / ХфТИНРО. № 1094. — Хабаровск, 1989. — 103 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов В.С.** Лососевидные рыбы северо-востока России. — Владивосток: Дальнаука, 2002. — 265 с.
- Шишаев А.В., Миронова Т.Н., Балушкин В.А. и др.** Биологический мониторинг амурской осенней кеты заводского происхождения: Отчет о НИР / ХфТИНРО. № 1205. — Хабаровск, 1999. — 55 с.
- Вах N.J.** Seasonal and annual variations in the movement of juvenile chum salmon through Hood Canal, Washington // Proceeding of the salmon and trout migratory behavior Symposium / Eds E.L. Brannon, E.O. Salo. — Seattle: School of Fisheries, University of Washington, 1982. — P. 208–218.
- Iwata M.** Downstream migration and seawater adaptability of chum salmon fry // Proceedings of the North Pacific Aquaculture Symposium: Alaska Sea Grant Rep. — 1982. — № 82(2). — P. 51–59.
- Kaeriyama M.** Ecological study on early life of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. — 1986. — № 40. — P. 31–92.
- Kobayashi T.** An ecological study of the salmon fry, *Oncorhynchus keta* (Walbaum). VI: Note on the feeding activity of chum salmon fry // Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. — 1960. — № 26. — P. 577–580. (Яп. яз., англ. реф.)
- Kobayashi T., Ishikawa Y.** An ecological study of the salmon fry, *Oncorhynchus keta* (Walbaum). VIII: The growth and feeding habit of the fry during seaward migration // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. — 1964. — № 18. — P. 7–12. (Яп. яз., англ. реф.)
- Neave F.** Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1955. — № 12. — P. 369–374.
- Salo E.O.** Life history of Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon life histories / Eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver: UBC Press, 1991. — P. 231–309.

Поступила в редакцию 8.06.07 г.