

**О ВЫДЕЛЕНИИ И АНАЛИЗЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-  
ВРЕМЕННЫХ ГРУППИРОВОК МОЛОДИ КИЖУЧА  
(*ONCORHYNCHUS KISUTCH*) В БАССЕЙНЕ МАЛОЙ ЛОСОСЕВОЙ  
РЕКИ НАЧИЛОВА (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

**Е.В. Есин**

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), ул. Верхняя Красносельская, 17, Москва, 107140, Россия. E-mail: esinevgeniy@yandex.ru*

На основе сравнения размерно-весовых показателей, пластических и меристических признаков, структуры чешуи и скоростей роста молоди кижуча для одной из малых лососевых рек западной Камчатки показано, что мальки в пестряточной окраске из разных частей бассейна имеют достоверные фенотипические различия. Обособление пространственных группировок молоди кижуча происходит в соответствии со сменой биотопов, выделение которых проводилось по ландшафтно-гидрологическому принципу. Устойчивость биотопических группировок кижуча подтверждается относительно высокой фенетической однородностью двухлеток при сравнении уловов одного биотопа и за разные годы.

**ON DETACHMENT AND ANALYSIS OF SPATIALLY-TEMPORAL GROUPS  
OF YOUNG COHO SALMON (*ONCORHYNCHUS KISUTCH*) IN THE BASIN  
OF THE SMALL SALMONID RIVER NACHILOVA (WEST KAMCHATKA)**

**E.V. Esin**

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), V. Krasnoselskaya, 17, Moscow, 107140, Russia. E-mail: esinevgeniy@yandex.ru*

For the one of the west Kamchatka small salmonid rivers on the basis of comparison of young coho salmon size-weight indexes, plastic and meristic characteristics, scale structure and growth rate was shown that parr samples from different parts of the river basin had a reliable phenotypic differences. Isolating of young coho spatial groups take place under longitudinal changes in biotopes, that had been detachment on the basis of landscape-hydrological principle. Stability of the detailed coho groups confirms by relatively high phenotypic similarity of youngers in compare coho catches from one habitat and in the different years.

Ранее для Западной Камчатки было показано, что участки единой речной сети, различающиеся по типам русел (горные, полугорные, равнинные + прямолинейные, меандрирующие, разветвленные), характеризуются специфическим возрастно-видовым составом рыбного населения (Ермакова и др., 2005; Леман и др., 2005; Есин, Леман, 2007). В этой связи интерес представляет возможное наличие фенотипических различий у одновидовой молоди лососей, населяющей русла разного типа. Известно, что у многих представителей семейства Salmonidae с продолжительным пресноводным периодом жизни на стадии «пестрятки» (малька с полностью сформированными системами органов) в пределах единого речного бассейна выделяются в разной степени обособленные пространственно-

временные группировки (Коновалов, 1980; Иванков, 1985; Колпаков, Пономарчук, 2005), под которыми понимают совокупность особей, имеющих те или иные фенотипические, поведенческие или иные особенности вследствие развития и (или) продолжительного обитания в пределах определенного участка реки с характерным диапазоном условий (биотопа). Формирование устойчивых группировок оседлой молодежи в малых реках Западной Камчатки должно завершаться со стабилизацией водного и температурного режима в конце июня–начале июля после ската в главную реку смолтов и расселения кочующих особей (Карпенко, 1998; Павлов и др., 2006; Pavlov et al., 2005; и др.). Паводки пространственную структуру рыбного населения небольших притоков обычно не нарушают (McCart, 1967; Connor, 2002).

В данной работе проведена попытка выделения летних пространственных группировок в населении молодежи кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) из бассейна малой реки, отличающейся высоким разнообразием условий. Известно, что молодежь этого вида сразу после выхода из грунта и кратковременного первичного расселения (Смирнов, 1975; Neave, 1949; Sandercock, 1991) остается на избранных местах в течение длительного времени (Hoar, 1958; Martel, 1996) и зимует, не покидая района обитания (Murphy et al., 1986; Quinn, Peterson, 1996). Дальнейшее перераспределение молодежи кижуча в речном бассейне возможно лишь под действием мощных половодий или промерзания местообитаний (Гриценко и др., 1987; Scarlett, Cederholm, 1984; Giannico, Healey, 1998).

### Материал и методика

Полевые работы были выполнены в 2003–2007 гг. на р. Начилова (площадь водосбора 315 км<sup>2</sup>, длина 75 км), являющейся правобережным притоком р. Большая, и ее притоке – р. Микочева (площадь водосбора 85,7 км<sup>2</sup>, длина 18,5 км). Основные исследования проводили в июле каждого года при устойчиво низком уровне воды. В сентябре и декабре 2006 г., а также в мае 2007 г. в среднем и нижнем течении бассейна провели дополнительные исследования.

Ранее на основе типизации русловых процессов (Беркович и др., 1986; География..., 2004) нами было выделено 6 биотопов, последовательно сменяющих друг друга от истоков до устья р. Начилова (Леман и др., 2005). Верховья реки и ее притоков образованы горными порожистыми руслами (биотоп А: уклоны > 17 м на км русла, предельный расход в межень 0,15 м<sup>3</sup>/с, дно валунно-галечное, поймы нет), далее следуют прямолинейные горные русла без выраженных форм рельефа дна, т.е. без перекатов (биотоп В: уклоны 14–17 м/км, предельный расход 0,8 м<sup>3</sup>/с, дно галечно-валунное, поймы нет), затем – разветвленные горные русла с плесами и перекатами (биотоп С: уклоны 6–14 м/км, предельный расход 1,0 м<sup>3</sup>/с, дно галечное, ширина поймы 50–500 м); при выходе на равнину горные русла сменяются на меандрирующие равнинные (биотоп D: уклоны 2–5 м/км, расход 1,1–2,1 м<sup>3</sup>/с, дно песчано-галечное), в устье выделен специфический приустьевой участок равнинных русел (биотоп F: уклон 1,5 м/км, дно галечное, прикрытое илом), в среднем течении р. Микочева – болотное равнинное русло без рельефа дна, т.е. плесов, омутов и перекатов (биотоп E: уклон < 1 м/км, дно галечное, прикрытое остатками торфа, поймы нет). При ихтиологическом зонировании реки было показано, что каждый из выделенных биотопов характеризуется специфической структурой рыбного населения (количеством видов, возрастным и размерным составом) и количеством населяющей его молодежи (Леман и др., 2005; Есин, Леман, 2007).

Участки реки (станции), где проводился отлов молодежи кижуча, выбирались таким образом, чтобы охватить все разнообразие условий обитания вида и биотопическое разнообразие в бассейне (рис. 1). Для повышения эффективности лова молодежи в разных биотопах орудия подбирали с учетом особенностей русел. В горном поясе кижуча ловили раз-



**Рис. 1.** Схема расположения станций полевых работ (Н1-Н6, М1-М2) и границ биотопов в пределах басс. р. Начилова. Биотопы: А – порожисто-водопадные русла, В – прямолнейные горные русла, С – разветвленные горные русла, D – меандрирующие равнинные русла, Е – болотное русло, F – приустьевой участок

норазмерными сачками, в предгорном – сачками и электроловом (параметры: 400 В, 50 Мг, ширина импульса 5,5 мс), в равнинном – мальковым неводом длиной 10 м. Всего за 5 лет было выловлено около 1670 экз. кижуча возраста 0+ и 1+ в примерном соотношении 1 : 1.

Собранный материал обрабатывали по общепринятой методике (Правдин, 1966). У всех рыб определяли длину тела по Смитту ( $AC$ , мм) и полную массу с точностью до 0,1 г. На выборках «пестряток» длиной 75–105 мм, числом 24–33 экз. с каждой станции просчитывали по 25 пластических и 9 меристических признаков (буквенные обозначения в тексте – по Правдину). Структуру чешуи изучали по пробам, взятым на участке тела между задним краем спинного и передним краем жирового плавников над боковой линией (Мартынов, 1987). У каждой рыбы из выборки по трем чешуям подсчитывали количество склеритов и определяли длину (мм) приростов первого и второго года. Длину прироста рассчитывали как среднее между двумя радиусами, проведенными из середины малькового кольца перпендикулярно к склеритам.

Сравнение кижуча из выборок, принадлежащих разным биотопам, проводили на основе анализа скорости группового линейного роста (допускалось, что молодь кижуча постоянно держалась в пределах одного биотопа), структуры чешуи двухлеток и внешней морфологии. Для устранения влияния последствий фиксации на особей из разных выборок (Leslie, Moore, 1986) строго соблюдалась процедура фиксации и хранения материала в 4 %-ном растворе изотоничного формальдегида.

Скорость группового роста рассчитывали по формуле  $G = 100(\ln W_t - \ln W_0)/\Delta t$ , где  $W_t$  и  $W_0$  – средняя длина (мм) рыб, выловленных на одной станции с известным временным интервалом  $\Delta t$  (сутки).

Достоверность различий в приростах чешуи двухлеток определяли по критерию Стьюдента (метод – независимый по группам). Для устранения влияния порционности нарастания склеритов на конечное распределение их ширины использовали логарифмическую шкалу значений приростов (Джонгман и др., 1999). На основе анализа структуры чешуи выборки из разных биотопов сравнивали по скоростям индивидуального линейного

роста за период после возобновления сезонного роста на второй год жизни. В этом случае для вычисления длины тела в начальный момент использовали формулу расчета аллометрического роста  $AC = br^a$ , где  $AC$  – длина тела по Смитту, мм;  $b$  – константа интеграции;  $r$  – радиус чешуи;  $a$  – коэффициент регрессии (константа аллометрии). Зависимость строили для этапа роста при сформированной чешуе, что позволило избежать необходимости введения поправки Ли. Константы находили путем регрессионного анализа методом наименьших квадрат. Одновременно вычислялся коэффициент корреляции ( $R$ ) при  $P < 0,05$  между длиной тела и радиусом чешуи.

Для морфометрического разделения двухлеток из разных биотопов оценивали долю вклада отдельных морфометрических индексов (в % от длины тела) в общую дискриминацию. Использовали дискриминантный анализ с пошаговым включением признаков по статистике лямбды Уилкса (отношение детерминанта матриц внутригрупповых дисперсий индексов к детерминанту матрицы всех индексов). Графическое отображение результатов осуществляли методом канонического анализа в пространстве главных дискриминирующих корней (Дубров и др., 2003). Достоверность различий морфометрических индексов определяли при попарном сравнении значений по критерию Стьюдента. В анализе использовали только пары нормально распределенных параметров с дисперсионным отношением ниже порогового значения ( $P < 0,05$ ) (Джонгман и др., 1999).

Температуру воды в реке определяли по результатам работы термодатчика «Пират» производства ВНИРО, который был стационарно установлен на участке разветвлений и измерял температуру 2 раза в сутки (рис. 2), по результатам круглогодичной работы по-

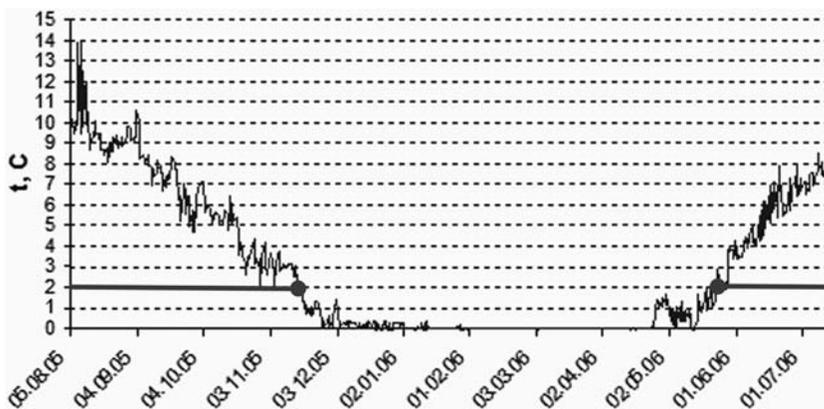


Рис. 2. Годовой ход температуры воды в среднем течении р. Начилова (станция НЗ), измеренный термодатчиком «Пират» в 2005–2006 гг. (даты указаны через каждые 30 сут)

стов Усть-Большерецкой метеостанции в нижнем течении реки и в ее устье, а также по собственным круглосуточным измерениям в июле 2006 г.

### Результаты и их обсуждение

*Различия по скоростям роста.* В мае 2007 г. при температуре воды 2,8–3,5 °С на всем протяжении реки за исключением верховий с порожистыми руслами ловились сеголетки кижуча длиной 27–31 мм, что соответствует размеру выхода личинок этого вида из грунта (Смирнов, 1975; Зорбиди, 1988; Shapovalov, Taft, 1954). Выход молоди во всех биотопах продолжается до середины июля, при этом ранее вышедшие сеголетки вырастают к этому моменту до 65 мм (средняя июльская длина в бассейне составляет 39,6 мм). К сентябрю молодь вырастает до 89 (в среднем 67,0) мм. Активный рост прекращается в ноябре с понижением температуры воды до 2,0 (Бретт, 1983) – 2,5 °С (McMahon, Hartman, 1989;

SandercocK, 1991) и возобновляется на следующий год не раньше мая. Длина годовиков, которые ловились в начале мая, начиная с разветвленных горных русел и ниже, колебалась в пределах 50–111 мм (в среднем по бассейну 77,2 мм). Период активного роста в бассейне составляет приблизительно 6 мес (рис. 2). В 2006–2007 гг. различия продолжительности периода роста между верхним (станция Н3) и нижним (Н6) течением не превысили одной недели.

Для оценки группового роста кижуча из разных биотопов использовали средние значения длины и массы молоди первого и второго года жизни, выловленной в бассейне в разные сезоны 2006–2007 гг. (табл. 1). Для каждой станции анализировали выборки по 24–29 экз. каждого возраста. Было установлено, что в течение первого лета жизни быстрее всего росли сеголетки на приустьевом участке (в среднем 0,78 % длины тела в сутки). Чуть медленнее росли сеголетки, обитающие в равнинных и болотных руслах

Таблица 2

Изменение средней групповой скорости роста (% длины тела/сутки) молоди кижуча в течение июля 2006 – мая 2007 г.

Биотоп	Станция	Периоды роста			
		Май–июль (59 дней)	Июль–сентябрь (63 дня)	Сентябрь–декабрь (81 день)	Декабрь–март (155 дней)
В	Н2	<u>0,32</u>	<u>0,85</u>	-	-
		-	-	-	-
С	Н3	<u>0,80</u>	<u>0,40</u>	<u>0,04</u>	<u>0,04</u>
		0,28	-	-	-
D	Н4	<u>0,53</u>	<u>0,91</u>	<u>0,10</u>	
		0,44	0,46	-	
	Н5	<u>0,49</u>	<u>0,92</u>	0,03	<u>0,01</u>
		0,41	0,49	0,10	-
	М2	<u>0,94</u>	<u>0,51</u>	0,01	<u>0,01</u>
		0,42	0,48	0,14	-
E	М1	<u>0,12</u>	<u>1,32</u>	<u>0,15</u>	
		0,17	0,16	-	
F	Н6	<u>0,53</u>	<u>1,03</u>	0,14	<u>0,10</u>
		0,02	0,37	0,00	-

Примечание. Над чертой – скорость роста сеголеток; под чертой – двухлеток.

(0,72 %/сут), причем если в июле–сентябре скорость роста в равнинных руслах не превышала 0,92 %/сут, то на болотном участке она достигала 1,36 %/сут. По-видимому, различия в динамике летней скорости роста между этими биотопами связаны с интенсивностью прогрева воды в летне-осенний период (Corey et al., 1981). Так, на равнинных руслах температура в июле колебалась от 11,8 до 12,4 °С (среднесуточное значение 12,1 °С), а на болотных – от 13,1 до 16,0 (в среднем 13,9) °С. В приустьевом биотопе июльская температура также достигала 16,0 °С (в среднем 13,8 °С). В горной области летом сеголетки росли медленнее: 0,59 %/сут на неразветвленных и 0,61 %/сут на разветвленных руслах. Вода прогревалась здесь до 10,0 (в среднем 8,9) и 10,7 (9,1) °С соответственно. С октября по конец мая молодь кижуча в бассейне практически не росла, предельные скорости достигали 0,1 %/сут. Самый короткий период задержки роста зафиксирован в приустьевом биотопе, где до декабря сохранялась скорость роста 0,14 %/сут. Самая высокая скорость роста в период с декабря по май зафиксирована у молоди из разветвленных горных русел (0,04 %/сут). На второй год жизни максимальной скоростью роста обладала молодь из равнинных русел (в среднем 0,71–0,73 % длины тела в сутки), на болотном и приустьевом участке этот показатель был в 4 раза ниже (табл.2).

Таблица 1

Сезонные изменения длины и массы молоди кижуча (пределы и среднее) на станциях полевых работ, приуроченных к разным биотопам (здесь и далее обозначение биотопов как на рис. 1)

Время лова	Возрастная группа	Биотопы и станции в их пределах										F	
		B		C		D		E		F			
		H2	H3	H4	H5	M2	M1					H6	
10–22. 07.2006 г.	0+	33–36 (34,3) 0,4–0,6 (0,5)	29–58 (45,4) 0,3–1,8 (1,2)	33–60 (38,7) 0,2–3,3 (1,0)	32–62 (38,4) 0,2–3,4 (0,9)	38–60 (50,0) 0,6–2,6 (1,6)	27–35 (30,9) 0,2–2,6 (1,5)						27–63 (39,2) 0,2–3,4 (0,8)
	1+	-	57–95 (73,9) 2,5–11,1 (6,7)	60–101 (89,3) 5,8–12,5 (9,5)	60–106 (89,4) 5,7–13,4 (9,7)	71–102 (89,1) 7,7–14,2 (11,2)	105–127 (112,1) 15,9–24,9 (19,0)						79–115 (98,2) 5,8–20,6 (12,3)
13–21. 09.2006 г.	0+	48–66 (58,7) 1,5–4,6 (3,2)	53–69 (58,5) 1,7–4,8 (2,3)	55–79 (68,5) 2,3–6,7 (4,6)	54–77 (68,8) 2,1–6,5 (4,7)	53–75 (68,7) 2,1–6,3 (4,7)	55–78 (70,5) 2,3–6,7 (5,0)						55–89 (75,2) 2,2–9,3 (5,8)
	1+	-	95 (-) 11,0 (-)	86–138 (119,0) 8,5–28,8 (18,7)	89–138 (120,9) 8,7–29,0 (19,3)	90–139 (120,3) 9,1–29,9 (19,0)	110–141 (123,4) 18,1–31,1 (21,5)						90–142 (124,2) 8,8–33,0 (21,6)
03–12. 12.2006 г.	0.	Не ловили	55–81 (59,9) 2,0–7,3 (3,1)	Не ловили	59–86 (69,9) 3,5–8,5 (5,7)	55–81 (69,0) 3,2–7,6 (5,4)	Не ловили						68–99 (84,3) 4,7–13,6 (8,1)
	1.	-	-	-	89–140 (131,2) 8,8–30,0 (26,1)	92–145 (134,2) 9,2–35,4 (27,4)	Не ловили						95–128 (118,5) 11,7–25,0 (21,5)
10–16. 05.2007 г.	0.	27–29 (28,4) 0,1 (-)	27–30 (28,3) 0,1 (-)	28–30 (28,6) 0,1 (-)	28–30 (28,7) 0,1 (-)	27–30 (28,5) 0,1 (-)	27–31 (28,8) 0,1–0,2 (0,1)						28–30 (28,7) 0,1 (-)
	1.	-	50–81 (63,1) 1,8–7,9 (3,5)	53–80 (69,0) 2,2–6,9 (4,9)	60–85 (69,9) 3,6–8,7 (5,8)	58–81 (69,3) 3,4–7,7 (5,5)	94–108 (101,6) 9,3–17,0 (13,3)						71–111 (97,4) 4,7–18,5 (11,1)

Примечание. Над чертой – длина, АС, мм; под чертой – масса, Q, г.

В результате, к июлю второго года жизни в распределении линейных размеров и массы кижуча из разных биотопов намечается следующая тенденция: наиболее мелкая молодь присутствовала в уловах разветвленных горных русл (средние значения длины и веса 73,9 мм и 6,7 г соответственно), наиболее крупная – на болотном участке (112,1 мм и 19,0 г). Двухлетки из равнинных русл обладали средними для бассейна размерами (в среднем 89,3 мм и 10,1 г), рыбы из приустьевых участков были несколько крупнее (98,2 мм и 12,3 г) (табл. 1).

Распределения линейных размеров в выборках двухлеток из июльских уловов 2006 г. на всех станциях, за исключением Н6, внешне носили симметричный одновершинный характер. Асимметрия и эксцесс распределений в выборках из горных и равнинных русл

были статистически не значимы. На приустьевом участке распределение было бимодальное. По-видимому, это связано присутствием в уловах как местной молодежи, так и иммигрантов из рек Начилова и Большая. По критерию Стьюдента молодежь из разных биотопов достоверно различалась длиной во всех парах сравнения (табл. 3), трансгрессия выборок не превышала 35 %. Стоит отметить, что группировка мелкого кочующего кижуча (floaters), которая выделяется в некоторых канадских реках наряду с крупными оседлыми особями (residuals) (Chapman, 1966; Puckett, Dill, 1985; Martel, 1996), в басс. р. Начилова нами не обнаружена. Очевидно, это связано с общей низкой численностью молодежи лососей и, как следствие, отсутствием конкуренции за места обитания.

Таблица 3

Оценки достоверности различий между длинами тела и приростами чешуи (мм) кижуча 1+, выловленного в июле 2006 г. в разных биотопах, по критерию Стьюдента (сравнение с выборкой из биотопа F выполнено формально, так как не соблюдено условие нормальности ее распределения)

Параметр	Пары сравниваемых выборок					
	C – D	C – E	C – F	D – E	D – F	E – F
Длина тела, AC	-7,18***	-8,25***	-7,56***	-2,30**	-3,90***	1,68*
Длина первой годовой зоны	-8,12***	-7,22***	-9,64***	-1,89	-3,90***	-3,09**
Длина прироста второго года	-2,31*	-11,17***	-2,97**	-9,01***	1,74	1,98
Количество степеней свободы, df	90	47	52	89	94	51

Примечание. \* –  $0,95 < P < 0,99$ ; \*\* –  $0,99 < P < 0,999$ ; \*\*\* –  $P > 0,999$ .

*Различия по размерам и структуре чешуи.* Исследования показали, что в биотопах разветвленных горных и меандрирующих равнинных русел, а также в болотном русле распределения log-преобразованных приростов чешуи двухлеток кижуча в июле 2006 г. внешне носили симметричный одновершинный характер. Асимметрия и эксцесс распределений были статистически не значимы. То же справедливо и для самостоятельных выборок, взятых со станций Н4, Н5 и М2 в пределах одного биотопа. В это же время распределение величины log-приростов чешуи кижуча из уловов приустьевого участка бимодальное – асимметрия и ее ошибка для модуля логарифма длины чешуи равна 0,50; эксцесс – 1,46, его ошибка – 0,83 (аналогичные показатели на станции Н5, расположенной в 7 км выше по течению, составляют для асимметрии 0,35 против 0,46, для эксцесса – 0,24 против 0,92) (рис. 3).

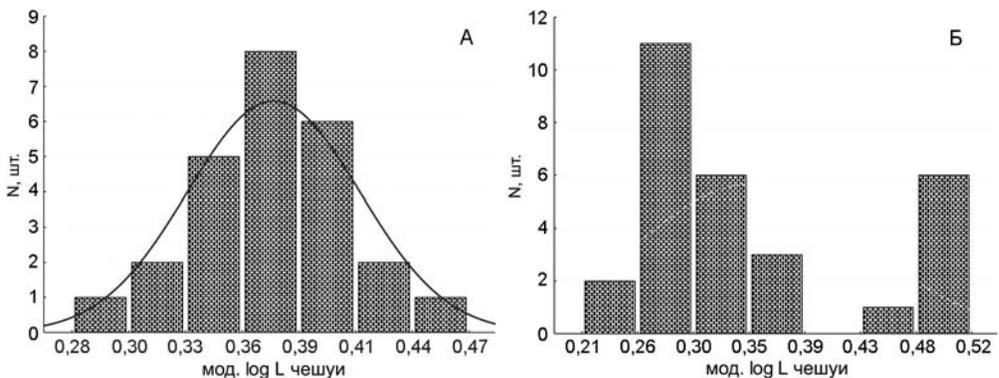


Рис. 3. Распределение log приростов чешуи кижуча 1+ из уловов равнинного русла, станция Н5 (А), и приустьевого участка, станция Н6 (Б)

Закладка чешуи у кижуча происходит на стадии формирования дефинитивного числа жаберных тычинок и пилорических придатков при размерах 40–43 мм и вне зависимости от скорости достижения этой стадии (Смирнов, 1975). В басс. р. Начилова средняя длина тела при закладке чешуи во всех биотопах составляет 41,8 мм (вычислена по уравнению линейной зависимости между числом склеритов на чешуе и длиной тела (Леман, Чебанова, 2002). При этом к июлю второго года жизни у кижуча из разных биотопов размеры приростов чешуи и соответствующее им количество склеритов достоверно различались в большинстве пар сравнения (табл. 3).

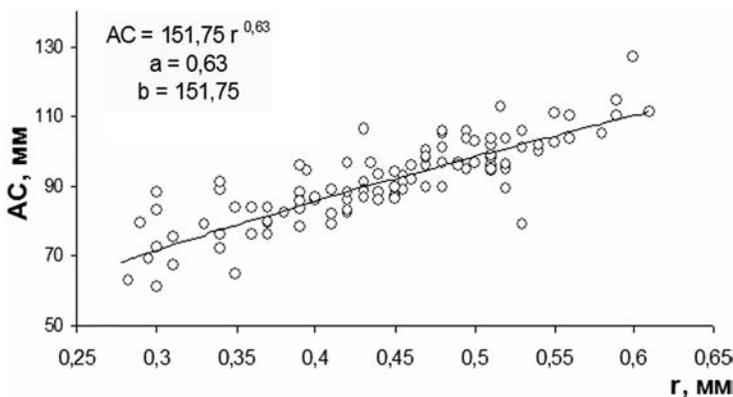
Наиболее мелкой чешуей к концу первого года жизни обладали рыбы из разветвленных горных русел, наиболее крупной – рыбы из болотного русла и приустьевого участка. На второй год жизни незавершенный прирост чешуи и количество склеритов больше у молоди из меандрирующих равнинных русел, 2-я зона роста кижуча из болотных русел и приустьевого участка была меньше в 1,5 раза (табл. 4).

Таблица 4

**Пределы варьирования и средние значения промеров чешуи кижуча 1+, выловленного в июле 2006 г. в разных биотопах**

Параметр	Биотоп			
	C (n = 25)	D (n = 67)	E (n = 24)	F (n = 29)
Число склеритов, шт. в первой годовой зоне роста	5–8 (6,2)	6–11 (8,8)	7–12 (10,3)	6–13 (10,5)
после зимнего сужения	3–6 (4,6)	4–9 (8,2)	6–12 (6,3)	3–11 (6,3)
Длина прироста, мм первого года	0,15–0,30 (0,22)	0,22–0,45 (0,30)	0,22–0,45 (0,32)	0,19–0,47 (0,32)
второго года	0,08–0,18 (0,12)	0,18–0,30 (0,24)	0,08–0,24 (0,15)	0,09–0,26 (0,16)

Из зависимости между радиусом чешуи и длиной тела двухлеток, выловленных в июле 2006 г., были получены константы для уравнения аллометрического роста (рис. 4). Коэффициент корреляции для зависимости составляет 0,84.



**Рис. 4.** Зависимость между длиной тела кижуча 1+ и величиной полного радиуса чешуи

Далее из уравнения были восстановлены длины тел годовиков и рассчитаны скорости роста молоди на второй год жизни (табл. 5); длины выловленных в июле двухлеток приведены в табл. 1. Видно, что полученная зависимость репрезентативно отражает особенность роста молоди кижуча в разных биотопах – все восстановленные значения длин и скоростей роста соответствуют таковым для наблюдаемых данных (табл. 2). Так, самый

Показатели линейного роста молоди кижуча из разных биотопов в мае–июле 2006 г., восстановленные с помощью уравнения аллометрического роста

Биотоп	Станция	Пределы и средняя длины тела годовиков, АС, мм	Скорость роста за период с мая по июль, % длины тела / сутки	
			$M \pm m$	lim
C	H3	47–76 (60,0)	$0,35 \pm 0,03$	0,17–0,55
D	H4	53–80 (66,6)	$0,49 \pm 0,03$	0,21–0,75
	H5	60–85 (70,0)	$0,41 \pm 0,03$	0,19 – 0,85
	M2	58–79 (69,5)	$0,42 \pm 0,03$	0,30–0,61
E	M1	94–108 (101,6)	$0,17 \pm 0,02$	0,05–0,42
F	H6	75–109 (97,8)	$0,02 \pm 0,03$	0,00–0,78

медленный темп роста зафиксирован на приустьевом участке и болотном русле, самый быстрый – в меандрирующем равнинном русле притока. Выборка молоди из устья отличалась максимальным разбросом по скорости роста, что подтверждает гипотезу о гетерогенности ее состава.

*Фенетические различия.* Поскольку кижуч откладывает икру в места выхода грунтовых вод, имеющих стабильный температурный и гидрохимический режим (Грибанов, 1948; Леман, 2003), эмбриональное развитие вида во всех биотопах происходит в идентичных условиях. Именно с этим связано отсутствие различий по меристическим признакам, число которых зависит от температуры во время эмбриогенеза (Павлов, 1989). Из 9 исследованных счетных параметров (*ll, D, A, P, V, r. br., sp. br., pc, vert*) достоверные различия между выборками из разных биотопов наблюдаются только по количеству жаберных тычинок; при этом величина различий минимальная, она видимо, не имеет экологической обусловленности. Среднее число жаберных тычинок у молоди из разветвленных горных русел составляет 21,6, изменяясь от 20 до 23, из равнинных – 22,0 (от 20 до 24), из болотных – 21,8 (от 20 до 23), на приустьевом участке – 21,7 (от 19 до 23). Диапазон колебания величин всех признаков находится в пределах изменчивости, характерной для вида (Черешнев и др., 2002).

Для сравнения двухлеток кижуча из разных биотопов по пропорциям тела из выборок всех станций за 2004 г. отобрали одноразмерную молодь. Тщ есть в анализе использовали выборки, которые достоверно не различались по распределениям длин тела. Это позволило исключить влияние аллометрического роста на результаты сравнения. Диапазоны изменчивости и средние значения пластических признаков одноразмерной молоди из разных биотопов приведены в табл. 6.

«Пестрятки» кижуча отличаются оседлым образом жизни (Murphy et al., 1986; Quinn, Peterson, 1996), вследствие чего на формирование их внешнего облика (пластических признаков) на протяжении жизни оказывают воздействие местные специфические условия биотопа. Парное сравнение морфометрических индексов двухлеток кижуча (распределение индексов было изначально проверено на соответствие нормальному) показало наличие достоверных различий между выборками из разных биотопов по 9–19 из 25 возможных сочетаний сравниваемых пар (табл. 7). Объединение выборок в одну привело к потере симметрии и одновершинности распределения 17 индексов и лишь длина головы (*c*), длины челюстей (*lm, lmx, lmd*), высоты тела (*H, h*), длина анального плавника (*LA*) и антевентральное расстояние (*aV*) не утратили нормальности распределения.

Размах изменчивости признаков, выражающейся в отношении достоверно отличающихся пар сравнения к числу сравниваемых пар, у биотопически подразделенных выборок невысок. Это может быть объяснено генетическим единством нерестового стада кижуча малой реки. Тем не менее наличие достоверных различий по большинству пара-

Таблица 6

Морфометрическая характеристика кнужча I+, выловленного в разных биотопах в июле 2004 г. (индексы в % от длины тела)

Признак	Биотопы											
	C, n = 25 (АС 75-94 (81,9) мм)			D, n = 50 (АС 75-97 (89,2) мм)			E, n = 24 (АС 95-108 (89,0) мм)			F, n = 33 (АС 84-105 (92,4) мм)		
	M ± m	lim	std. dev.	M ± m	lim	std. dev.	M ± m	lim	std. dev.	M ± m	lim	std. dev.
<i>c</i>	24,2 ± 0,2	22,9 – 25,8	0,8	24,0 ± 0,1	23,0 – 25,3	0,6	23,0 ± 0,2	21,5 – 24,8	0,6	23,4 ± 0,1	22,3 – 25,3	0,6
<i>ao</i>	5,9 ± 0,1	5,4 – 6,6	0,3	5,3 ± 0,0	4,5 – 6,2	0,3	5,5 ± 0,1	5,0 – 5,9	0,3	5,0 ± 0,1	4,3 – 5,8	0,4
<i>o</i>	6,8 ± 0,1	5,5 – 7,9	0,6	6,9 ± 0,1	6,0 – 7,7	0,4	5,7 ± 0,1	5,4 – 6,1	0,5	6,7 ± 0,1	5,8 – 7,6	0,4
<i>op</i>	12,0 ± 0,1	10,7 – 13,1	0,5	11,9 ± 0,1	11,1 – 13,3	0,5	11,5 ± 0,1	10,8 – 12,1	0,5	11,5 ± 0,1	10,3 – 12,4	0,5
<i>io</i>	6,9 ± 0,1	5,6 – 7,8	0,5	6,5 ± 0,1	5,7 – 7,2	0,4	6,2 ± 0,1	5,5 – 6,8	0,4	6,1 ± 0,1	5,1 – 6,9	0,5
<i>hcz</i>	17,1 ± 0,1	15,9 – 18,2	0,6	16,8 ± 0,1	15,7 – 17,7	0,5	16,1 ± 0,2	14,4 – 17,4	0,6	16,5 ± 0,2	14,2 – 18,6	0,9
<i>lm</i>	12,9 ± 0,1	12,1 – 13,7	0,4	12,7 ± 0,1	11,7 – 13,7	0,4	11,9 ± 0,1	11,3 – 12,4	0,4	12,6 ± 0,1	11,7 – 13,9	0,5
<i>lmx</i>	10,7 ± 0,1	9,2 – 11,5	0,6	10,8 ± 0,1	10,3 – 12,2	0,4	9,9 ± 0,1	9,1 – 10,5	0,6	10,5 ± 0,1	9,0 – 11,4	0,5
<i>hmx</i>	2,1 ± 0,0	1,8 – 3,0	0,2	2,2 ± 0,0	2,1 – 2,5	0,1	2,0 ± 0,0	1,9 – 2,5	0,1	2,2 ± 0,0	1,9 – 2,5	0,2
<i>lmd</i>	15,1 ± 0,1	14,2 – 16,3	0,6	15,1 ± 0,1	14,3 – 16,4	0,5	14,4 ± 0,1	13,5 – 15,3	0,6	14,9 ± 0,1	14,0 – 16,5	0,5
<i>H</i>	21,7 ± 0,4	19,3 – 25,4	1,8	22,3 ± 0,1	20,5 – 23,6	0,7	22,9 ± 0,2	21,9 – 24,0	0,9	22,1 ± 0,2	19,8 – 24,2	1,0
<i>h</i>	8,1 ± 0,1	7,2 – 9,2	0,5	8,2 ± 0,1	7,3 – 9,1	0,4	8,1 ± 0,1	7,5 – 8,6	0,5	7,9 ± 0,1	7,1 – 8,6	0,3
<i>pl</i>	14,9 ± 0,2	13,6 – 17,0	0,9	15,7 ± 0,1	14,7 – 18,2	0,7	15,7 ± 0,2	14,7 – 17,2	0,9	15,7 ± 0,2	13,9 – 17,3	0,9
<i>lD</i>	11,0 ± 0,1	10,0 – 12,4	0,6	10,9 ± 0,1	9,3 – 13,1	0,7	10,5 ± 0,1	8,3 – 11,6	0,6	10,9 ± 0,1	9,5 – 12,4	0,7
<i>hD</i>	17,4 ± 0,2	13,7 – 19,1	1,1	16,9 ± 0,1	15,8 – 19,3	0,8	15,2 ± 0,1	14,3 – 15,7	0,9	16,3 ± 0,1	15,0 – 17,9	0,7
<i>lA</i>	13,0 ± 0,1	12,1 – 14,4	0,5	13,0 ± 0,1	10,9 – 14,2	0,6	12,8 ± 0,2	11,7 – 14,1	0,5	12,9 ± 0,1	11,6 – 14,4	0,7
<i>hA</i>	14,5 ± 0,2	13,0 – 15,7	0,8	13,5 ± 0,1	12,2 – 15,3	0,8	12,2 ± 0,1	11,4 – 12,6	0,8	12,6 ± 0,1	10,7 – 14,2	0,9
<i>lP</i>	15,0 ± 0,2	13,5 – 16,4	0,8	14,8 ± 0,1	13,3 – 16,0	0,5	13,7 ± 0,1	13,1 – 14,4	0,8	14,4 ± 0,1	12,8 – 15,8	0,8
<i>lV</i>	12,0 ± 0,1	9,8 – 13,1	0,8	11,8 ± 0,1	10,5 – 12,8	0,6	11,0 ± 0,1	10,3 – 11,6	0,6	11,7 ± 0,1	10,5 – 13,1	0,6
<i>aD</i>	45,8 ± 0,2	44,2 – 47,5	1,0	46,0 ± 0,1	41,8 – 48,4	1,0	46,3 ± 0,2	43,4 – 50,6	1,0	45,9 ± 0,2	43,5 – 47,6	1,0
<i>pD</i>	37,0 ± 0,3	33,7 – 39,1	1,3	38,9 ± 0,1	36,8 – 41,0	1,0	39,1 ± 0,3	36,5 – 40,7	1,0	38,8 ± 0,2	36,7 – 40,6	0,9
<i>aV</i>	48,2 ± 0,2	44,5 – 50,4	1,3	49,8 ± 0,2	46,0 – 52,9	1,4	50,0 ± 0,2	46,9 – 51,6	1,1	49,8 ± 0,1	48,4 – 51,4	0,8
<i>aA</i>	62,9 ± 0,2	60,0 – 65,0	1,3	64,5 ± 0,2	58,2 – 67,2	1,5	65,9 ± 0,2	59,8 – 68,3	1,3	65,4 ± 0,2	63,5 – 67,7	0,9
<i>P-V</i>	26,9 ± 0,2	23,2 – 29,0	1,2	28,5 ± 0,1	25,5 – 31,4	1,0	28,3 ± 0,2	27,0 – 30,6	0,9	28,0 ± 0,2	25,8 – 29,3	1,0
<i>V-A</i>	15,6 ± 0,1	14,4 – 16,9	0,7	16,4 ± 0,1	13,6 – 17,9	0,7	16,8 ± 0,1	16,0 – 17,5	0,7	16,4 ± 0,1	14,1 – 17,7	0,8

Оценки достоверности различий между фенотипами кижуча 1+, выловленного в июле 2004 г. разных биотопах, по критерию Стьюдента

Признак	Пары сравниваемых выборок					
	C – D	C – E	C – F	D – E	D – F	E – F
<i>c</i>	1,15	5,10***	4,56***	6,15***	1,74	1,98
<i>ao</i>	7,24***	4,30***	8,89***	1,78	3,76***	4,22***
<i>o</i>	1,18	0,98	0,99	2,87**	3,25**	-5,54***
<i>op</i>	1,92	4,62***	4,16***	3,18**	0,99	1,67
<i>io</i>	4,10***	4,37***	5,92***	1,99	3,56***	0,95
<i>hcz</i>	2,28**	3,43**	2,90**	2,94**	1,93	1,78
<i>lm</i>	1,98	9,57***	1,45	9,35***	1,76	-2,75**
<i>lmx</i>	1,89	5,40***	1,17	2,97**	3,82***	-3,38**
<i>hmx</i>	1,89	3,83***	1,55	6,86***	2,51*	1,38
<i>lmd</i>	0,78	5,61***	1,98	6,99***	2,12*	-4,44***
<i>H</i>	1,75	1,56	1,97	-3,21**	1,35	3,43**
<i>h</i>	1,19	1,57	1,60	1,98	3,04**	1,77
<i>pl</i>	-4,54***	-3,51***	-3,21**	1,99	1,78	1,43
<i>lD</i>	1,56	2,93**	1,39	2,82**	1,55	1,77
<i>hD</i>	4,60***	9,77***	4,11***	4,08***	3,64***	1,94
<i>lA</i>	1,78	1,39	1,56	1,12	1,63	1,67
<i>hA</i>	4,80***	1,89	8,35***	6,56***	1,33	-2,66*
<i>lP</i>	1,13	6,87***	3,97***	3,83***	4,01***	-4,06***
<i>lV</i>	1,79	4,76***	1,19	6,14***	1,88	-5,00***
<i>aD</i>	1,18	1,89	1,45	1,56	1,47	1,30
<i>pD</i>	-7,51***	-6,24***	-6,29***	1,67	1,97	1,73
<i>aV</i>	-5,29***	-5,25***	-6,56***	1,87	1,93	1,59
<i>aA</i>	-5,13***	-7,92***	-9,31***	-3,28**	-3,17**	1,78
<i>P-V</i>	-6,69***	-5,51***	-4,20***	1,70	3,56***	2,78**
<i>V-A</i>	-4,71***	-7,51***	-4,52***	1,11	1,87	1,83

Примечание. \* – 0,95 < P < 0,99; \*\* – 0,99 < P < 0,999; \*\*\* – P > 0,999.

метров свидетельствует о морфологической дифференциации одномерной молодежи из разных биотопов. Очевидно, что морфологические особенности молодежи кижуча из летних пространственных группировок отражают в своей основе адаптации представителей этих группировок к факторам среды обитания (скорости течения, турбулентности потока и т.п.). Наибольшие различия выборок проявляются в высоте спинного (*hD*) и длине грудных плавников (*lP*), положении анального (*aA*) и парных плавников (*P-V*, *V-A*), а также длине рыла (*ao*); наименьшие – в высоте тела (*H*, *h*), положении спинного плавника (*aD*) и пропорциях элементов головы (длина верхней челюсти, высота глаза, длина жаберной крышки).

При многофакторном разделении двухлеток кижуча, относящихся к самостоятельным группировкам разных биотопов (численность использованных в анализе выборок приведена в табл. 6), в функцию многомерной дискриминации включаются 18 из 25 индексов морфометрических промеров. Распределение всех индексов соответствует нормальному, асимметрия и эксцесс незначимы. Дисперсия 8 из 18 дискриминирующих параметров (по статистике Лямбды Уилкса) достоверно различается во всех группах сравнения. К наиболее значимым разделяющим индексам относятся признаки, которые проявляли максимальную изменчивость при попарном сравнении: длина грудных (*lP*), высота спинного (*hD*) и анального (*hA*) плавников, расстояние между парными плавниками (*P-V*), положение анального плавника (*aA*), длина и ширина рыла (*ao* и *io*). Максимальное зна-

чение лямбды Уилкса, величина которой демонстрирует степень общности по параметру, составляет 0,021. Объекты включаются в состав групп, выделенных по типу биотопов, с вероятностью 97 %.

На графике канонического анализа факторные области кижуча из разветвленных горных, меандрирующих равнинных и болотных русл не трансgressируют, и только область выборки приустьевого кижуча перекрывается с областями остальных равнинных русл (рис. 5).

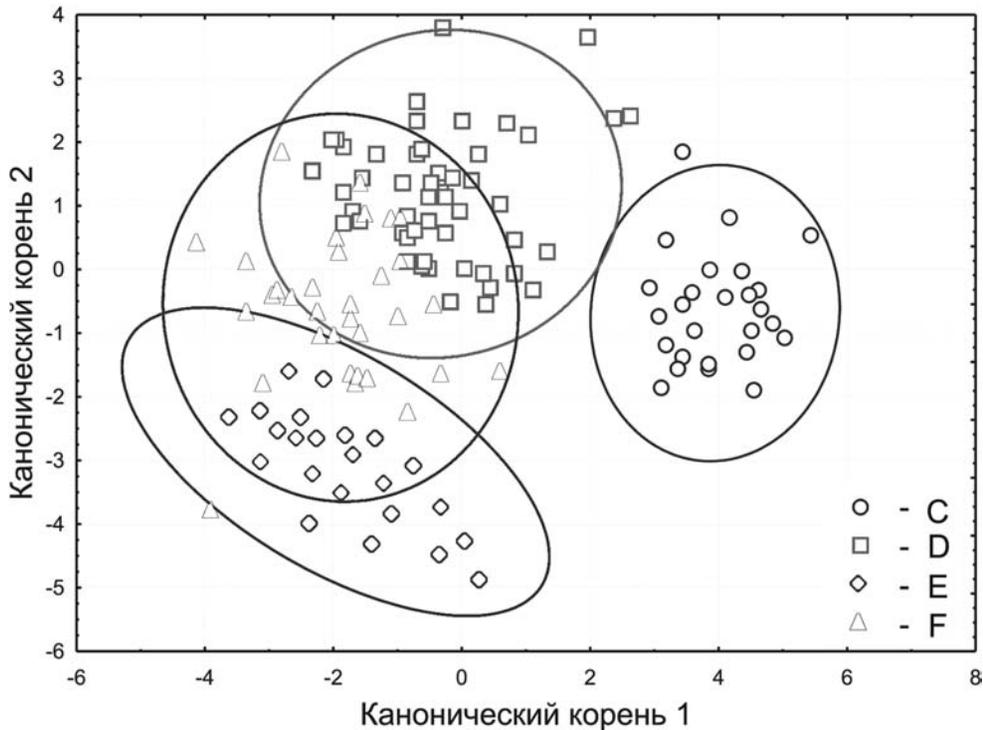


Рис. 5. Канонический анализ выборок кижуча возраста 1+, выловленного в июле 2004 г. в разных биотопах, по совокупности пластических признаков

Обоснованность выделения летних пространственных группировок молоди кижуча подтверждается результатами сравнения выборок, выловленных на разных станциях в пределах одного биотопа меандрирующих равнинных русл. Анализ морфометрии кижуча длиной 78–102 мм из июльских уловов станций Н4, Н5 и М2 (выборки по 24–27 экз.) за 2005 г. показал, что выборки достоверно различались по 5–13 из 25 сравниваемых пар, однако все различия проявлялись лишь в какой-то одной паре сравнения. Многофакторное разделение выборок было возможно лишь на основании длины хвостового стебля (*pl*), дисперсии прочих параметров перекрывались. Объекты включаются в состав выделенных групп с вероятностью 79 %.

Межгодовые изменения внешних признаков двухлеток кижуча внутри биотопа меандрирующего равнинного русла также меньше различий между «пестрятками» из разных биотопов. В уловах станции М2 изменения пластических признаков в выборках за 2003, 2004 и 2005 гг. (по 25 экз.) затронули 18 из 25 параметров. Дисперсия 10 индексов (*lmx*, *aV*, *lm*, *h*, *io*, *lmd*, *H*, *hD*, *pl* и *lP*) различалась во всех группах сравнения, однако она была в 2 раза уже, чем при анализе выборок из разных биотопов – максимальная лямбда Уилкса составила 0,049 против 0,021 соответственно. Объекты включаются в состав выделенных групп с вероятностью 85 %.

### Заключение

На примере одной из малых лососевых рек Западной Камчатки показано, что в соответствии со сменой биотопов в ее бассейне происходит последовательная смена пространственно-временных группировок молоди кижуча – одного из местных массовых видов рыб с продолжительным пресноводным периодом жизни и территориальным типом поведения.

Результаты изучения морфобиологических особенностей «пестряток» кижуча из четырех речных биотопов, последовательно сменяющих друг друга вниз по течению, дают основание считать, что внешняя морфология рыб из разных группировок в большей степени формируется под влиянием специфических условий обитания в отдельных биотопах, а не наследственными факторами. На фоне отсутствия достоверных различий по меристическим признакам двухлетки кижуча из разных биотопов достоверно различаются по 9–19 из 25 пластических признаков, а также по скорости роста, структуре и темпам нарастания чешуи. Во внешней морфологии наибольшие различия получены по признакам, характеризующим положение и длину плавников, высоту тела. По-видимому, это связано с особенностями локомоции в потоке, характер которого различается в разных биотопах. Так, если в горных руслах с мощным потоком эффективнее иметь низкое тело и короткие парные плавники, далеко расставленные плавники, то в болотном – высокое тело и длинные парные плавники. Совершенно очевидно, что подобная морфоэкологическая пластичность молоди на организменном уровне позволяет рыбному населению эффективно приспосабливаться к внешним условиям и более полно использовать ресурсы среды на всем протяжении речного бассейна. Особенность формирования группировки приустьевых участков заключается в присутствии здесь как местной молоди со специфическими признаками, так иммигрантов, скатившихся из вышележащих биотопов или поднявшихся из главной реки.

Полученные фенетические различия между двухлетками кижуча из разных биотопов выше межгодовых различий в одном и том же биотопе и различий между кижучем с разных участков в пределах одного биотопа, что также подтверждает справедливость выделенных биотопических группировок.

Установление факта, что летние группировки рыб одного вида из разных частей речного бассейна оказываются по многим биологическим признакам разнородными, важно и с методологической точки зрения. Различия в биологических параметрах у одного вида из разных биотопов в пределах единого речного бассейна могут быть настолько существенными, что сами по себе способны выступать в качестве биологических особенностей вида. В связи с этим характеристику сообществ в биотопически разнородной среде следует давать с привлечением пространственной изменчивости признаков (с учетом пространственно-временной структуры населения). В противном случае можно получить достоверные различия между выборками молоди двух соседних рек, определяемые спецификой условий жизни в локальных местообитаниях (биотопах), а не биологическими особенностями популяций этих рек.

Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю – заведующему лабораторией воспроизводства лососевых рыб ВНИРО В.Н. Леману, директору Карымайского КНП КамчатНИРО С.Н. Паутову, научному сотруднику ВНИРО С.Р. Чалову. Работа выполнена при поддержке ВНИРО, КамчатНИРО и проекта ПРООН/ГЭФ «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование».

### Литература

- Беркович К.М., Кирик О.М., Сваткова Т.Г., Чалов Р.С. 1986. Применение картографического метода при изучении русловых процессов // География и природ. ресурсы. № 3. С. 99–108.
- Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 210 с.

- Бретт Дж.Р. 1983. Факторы среды и рост. Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть. С. 275–345.
- География, общество и окружающая среда. 2004. Том 6. Динамика и взаимодействия атмосферы и гидросферы. М.: Городец. 592 с.
- Грибанов В.И. 1948. Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* Walb.). Биологический очерк // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 43–101.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат. 165 с.
- Джонгман Р.ГГ., ТерБрак С.Дж.Ф., ВанТогерен О.Ф.Р. 1999. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: Изд-во РАСХН. 306 с.
- Дубров А.М., Мхитарян В.С., Трошин Л.И. 2003. Многомерные статистические методы: учебник. Для экономистов и менеджеров. М.: Финансы и статистика. 352 с.
- Ермакова А.С., Есин Е.В., Чалов С.Р. 2005. Разнообразие условий среды обитания и структуры сообществ молоди рыб в водотоках бассейна р. Большой. Предварительные выводы // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Вып. 6. С. 56–60.
- Есин Е.В., Леман В.Н. 2007. Распределение рыб и биотопическая структура бассейна малой лососевой реки (р. Начилова, Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. В печати.
- Зорбиои Ж.Х. 1988. Экология ранних стадий развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* поздней расы // Вопр. ихтиологии. Т. 28, вып. 1. С. 70–75.
- Иванков В.Н. 1985. Эко типы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР. С. 85–91.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО. 165 с.
- Колпаков Н.В., Пономарчук А.С. 2005. Морфологическая дифференциация молоди симы *Oncorhynchus tshawytscha* (Salmonidae) бассейна р. Серебрянка (северное Приморье) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 3. С. 510–518.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука. 237 с.
- Леман В.Н., Чебанова В.В. 2002. Возможности повышения эффективности искусственного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экология заводской молоди в бассейне реки Большая (западная Камчатка) // Тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 141. С. 215–228.
- Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 2. С. 12–34.
- Леман В.Н., Есин Е.В., Чалов С.Р., Чебанова В.В. 2005. Продольное зонирование малой лососевой реки по характеру русловых процессов, макрозообентосу и ихтиофауне (река Начилова, Западная Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 3. С. 18–35.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося / АН СССР. Уральское отд-ние Коми научный центр. Сыктывкар. 36 с.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые: Биология развития и воспроизводство. М.: Изд-во МГУ. 213 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Груздева М.А., Стэнфорд Дж.А. 2006. Покатная миграция молоди лососевых рыб и круглоротых в бассейне реки Утхолок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский. Вып. 7. С. 112–115.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат. 270 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 335 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Charman D.W. 1966. Food and space as regulators of salmon populations in streams. Amer. Naturalist. Vol. 100, N 913. P. 345–357.
- Connor W.P. 2002. Juvenile life history, downstream migration rate, and survival of wild Snake River fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Diss. Abst. Int. Pt. B – Sci. & Eng. Vol. 62, N 10. P. 4288.
- Corey P., Leith D., English M. 1981. A growth model for coho salmon including effects of varying ration & temperature // Aquacult. Vol. 30. P. 145–155.

- Giannico G.R., Healey M.C. 1998. Effects of flow and food on winter movements of juvenile coho salmon // Transactions of the Am. Fish. Soc. N 127. P. 645–651.
- Hoar W.S. 1958. The behavior of chum, pink and coho salmon in relation to seaward migration // J. Fish. Res. Board Can. N 8. P. 241–263.
- Leslie J.K., Moore J.E. 1986. Changes in length of fixed and preserved young freshwater fish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. N 43. P. 1079–1081.
- Martel G. 1996. Growth rate and influence of predation risk on territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. N 53. P. 660–669.
- McCart P. 1967. Behavior and ecology of sockeye salmon fry in the Babine River // J. Fish. Res. Board Can. N 24. P. 375–428.
- McMahon T.E., Hartman G.F. 1989. Influence of cover complexity and current velocity on winter habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. N 46. P. 1551–1557.
- Murphy M.L., Heifetz J., Johnson S.W., Koski, K.V., Thedinga J.F. 1986. Effects of clear-cut logging with and without buffer strips on juvenile salmonids in Alaskan streams // Can. J. Fish. Aquat. Sci. N 43. P. 1521–1533.
- Neave F. 1949. Game fish populations of the Cowichan river // Bull. Fish. Res. Board. Can. N 84. P. 1–32.
- Pavlov D.S., Kuzishin K.V., Kirillov P.I., Gruzdeva M.A., Maslova E.A., Mal'tsev A.Yu., Stanford D.A., Savvaitova K.A., Ellis B. 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol Rivers (Western Kamchatka) // J. of Ichthyology. Vol. 45, N 2. P. 185–198.
- Puckett K.J., Dill L.M. 1985. The energetics of feeding territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Behaviour. N 92. P. 97–111.
- Sandercock F.K. 1991. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific salmon life histories / ed. Groot C., Margolis L. UBC Press, Vancouver, Canada. P. 395–445.
- Scarlett W.J., Cederholm C.J. 1984. Juvenile coho salmon fall-winter utilization of two small tributaries of the Clearwater River, Jefferson Country, Washington // Proceeding of the Olympic Wild Fish Conference. March 23–25, 1983. Fisheries Technology Program, Peninsula College, Post Angeles, Wa. P. 227–242.
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management. Calif. Dep. Fish. Bull. 98. 375 p.
- Quinn T.P., Peterson N.P. 1996. The influence of habitat complexity and fish size on over-winter survival and growth of individually marked juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Big Beef Creek, Washington // Can. J. Fish. Aquat. Sci. N 53. P. 1555–1564.