

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ МОЛОДИ КИЖУЧА
ONCORHYNCHUS KISUTCH ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ
В РЕКАХ УТХОЛОК И КАЛКАВЕЕМ
(СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

Е.А. Кириллова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33,
Москва, 119071, Россия. E-mail: ekirillova@sevin.ru*

Исследованы различные аспекты биологии молоди кижуча первого года жизни. Детально рассмотрено явление первичного расселения после выхода из грунта. Проанализированы размерные, весовые характеристики, жирность и особенности питания сеголеток кижуча в период первичного расселения и до периода снижения интенсивности питания осенью.

**SEVERAL PATTERNS OF BIOLOGY OF YOUNG OF THE YEAR COHO SALMON
ONCORHYNCHUS KISUTCH IN THE UTKHOLOK AND KALKAVEYEM RIVERS
(NORTHERN-EAST KAMCHATKA)**

E.A. Kirillova

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninskii prospect, 33, Moscow, 119071,
Russia. E-mail: ekirillova@sevin.ru*

Different patterns of biology of young of the year coho salmon had been investigated. Particular attention was focused on the primary dispersion after emerging. Size and weight characteristics, lipid level and feeding habits of young of the year coho salmon during primary dispersion and till the period of decreasing of feeding intensity in autumn were examined.

Кижуч *Oncorhynchus kisutch* – массовый вид в реках Камчатки. Пресноводный период жизни молоди кижуча разносторонне изучен, но доля исследований, посвященных особенностям биологии молоди этого вида именно в первый год жизни (со времени выхода из нерестовых бугров летом и до глубокой осени), относительно невелика (Грибанов, 1948; Смирнов, 1975; Зорбиди, 1998; Зорбиди, Польшинцев, 2000; Sharovalov, Taft, 1954; Chapman, 1962; Laufle et al., 1986; и др.).

Методика и материал

Материал собран в ходе комплексных исследований экологии молоди лососевых в р. Утхолок и её притоке – р. Калкавеем (северо-Западная Камчатка) в 2004–2006 гг. Для отлова молоди в зависимости от целей применяли ихтиопланктонные конусные сети, электролов и сети Киналёва. Биологический анализ и анализ питания проводили по стандартным

методикам (Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974). При расчётах общих и частных индексов наполнения желудка не учитывались рыбы с пустыми желудками. Степень наполнения желудочно-кишечного тракта оценивали по шкале Лебедева, жирность – по шкале Прозоровской (по: Никольский, 1974) на основе количества жира в полости тела. Статистическую обработку материала проводили по стандартным методикам, достоверность различий выборочных средних оценивали по критерию Стьюдента (Плохинский, 1970).

Результаты и обсуждение

Сеголетки кижуча начинали встречаться в уловах во второй декаде июня, когда проходило их первичное расселение вниз по течению с мест нереста производителей. Такое расселение является одной из форм покатной миграции (Павлов, Маслова, 2006; Павлов и др., 2006). Исследования первичного расселения молоди кижуча позволили выявить ряд закономерностей этого явления: масштабы и длительность его из года в год неодинаковы, определяются условиями окружающей среды, такими как температура и уровень воды (рис. 1).

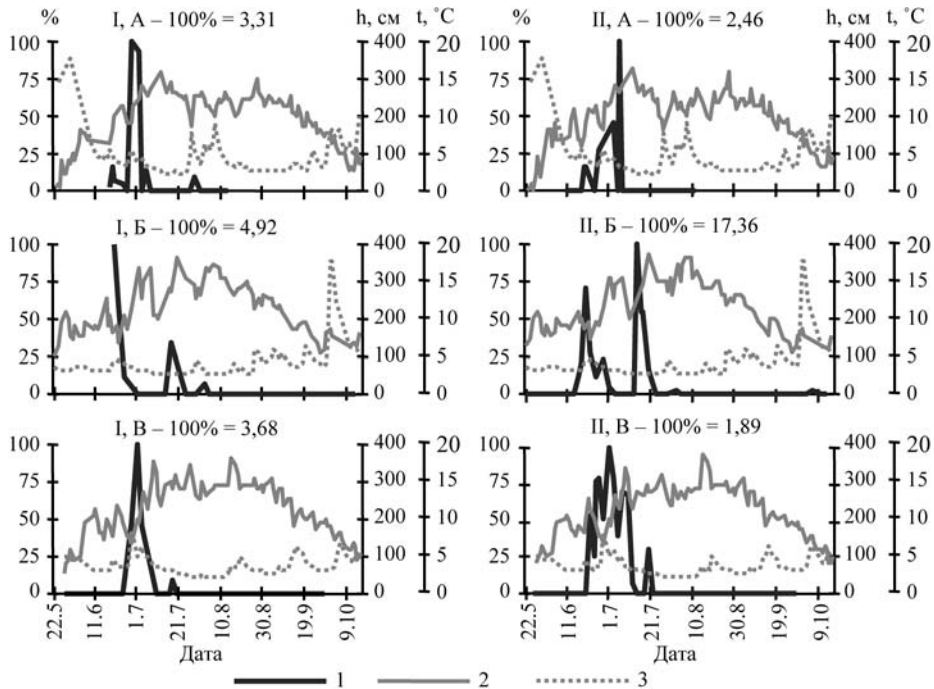


Рис. 1. Интенсивность покатной миграции сеголеток кижуча и её связь с температурой и уровнем воды в р. Утхолок (I) и р. Калкавеем (II). А – 2004 г., Б – 2005 г., В – 2006 г. За 100 % принята максимальная концентрация покатников (экз./100 м3), отмеченная в данный год. 1 – интенсивность покатной миграции, %; 2 – температура воды (t), °C; 3 – уровень воды (h), см

За три года исследований было показано, что покатная миграция сеголеток кижуча начинается, когда в реке устанавливается температура 6 °C и выше. Подъём уровня воды в паводки способствовал увеличению интенсивности миграции. Расселение сеголеток осуществляется исключительно в тёмное время суток, при освещённости менее 0,1 Лк.

В 2004 г., более многоводном и холодном, чем два последующие года, сеголетки кижуча, расселяющиеся по реке, были малочисленны, их концентрация в потоке была не-

велика (рис. 1 I, А; II, А). Было сделано предположение, что немногочисленные покатники (представленные личинками и ранними мальками) – это одна из первых генераций, покидающих нерестовые бугры, так как из литературы известно, что выход личинок из нерестовых бугров растянут во времени, и такие выходы происходят периодически (Грибанов, 1948; Смирнов, 1975; Зорбиди, 1998). Но до начала покатной миграции сеголетки кижуча в реке не попадались, так как по-видимому, находились ещё в грунте. Возможно, невысокая интенсивность покатной миграции сеголеток кижуча в 2004 г. обусловлена относительно высоким уровнем воды в течение всего сезона и, следовательно, достаточным количеством нагульных участков. Малое количество сеголеток кижуча, попадавших в ихтиопланктонные сети в 2004 г., также могло быть результатом их разреженности в потоке воды (низкой концентрации) при относительно высоком уровне воды.

В 2005 г., очень тёплом и маловодном по сравнению с 2004 г., наблюдалась массовая покатная миграция сеголеток кижуча (рис. 1 I, Б; II, Б). Начало покатной миграции совпало с небольшим подъёмом уровня воды, который, возможно, способствовал сносу течением особей, не готовых к расселению (отмечалось много мелких личинок с нерезорбированным желточным мешком и преанальной складкой). Причинами массовой и длительной миграции в данном году могли стать не только абиотические параметры среды (недостаток нагульных площадей из-за низкого уровня), но и биотические: второй пик покатной миграции в июле был зарегистрирован, когда начался нерестовый ход производителей кеты и горбуши. Вероятно, сокращение территорий из-за обмеления реки, пригодных для обитания сеголеток кижуча, в тоже время являющихся нерестилищами тихоокеанских лососей, заставило сеголеток мигрировать в другие участки речной системы. Особенно интенсивно происходила миграция из притоков (р. Калкавеем, в частности), где недостаток территории значительно острее, чем в основной реке – Утхолоке.

Покатная миграция сеголеток кижуча в 2006 г. (температурные условия были сопоставимы с таковыми в 2004 г.) не носила столь массового характера, как в 2005 г. (рис. 1 I, В; II, В). Она началась в притоке (р. Калкавеем) при стабильно низком уровне воды, интенсивность её была невелика, но на фоне начавшегося на следующие сутки паводка интенсивность миграции резко возросла. Расселение сеголеток в Утхолоке пришлось на подъем уровня воды во время дождевого паводка; в это же время снова резко возросла интенсивность покатной миграции в Калкавееме.

Данные литературы по биологии сеголеток кижуча весьма противоречивы. Одни авторы указывают, что кижуч на первом году жизни в основной своей массе не покидает нерестилищ и ведёт территориальный образ жизни (Смирнов, 1975; Chapman, 1962; Mason, Chapman, 1965), а покатная миграция реализуется только при неблагоприятных условиях среды, таких как высокая температура воды, пересыхание участков реки, пригодных для обитания (Shapovalov, Taft, 1954; Sigler et al., 1984; Chesney, Yokel, 2003). К тому же сокращение территорий, пригодных для обитания ранней молоди кижуча, может являться причиной обострения внутривидовой конкуренции за кормовые ресурсы, что вынуждает часть молоди мигрировать ниже по течению (Зорбиди, Польшцев, 2000; Mason, Chapman, 1965; Bramblett et al., 2002). Хотя D.W. Chapman (1962) предполагает, что покатная миграция ранней молоди кижуча может происходить в результате того, что молодь «поддаётся врождённому миграционному инстинкту».

Другие авторы (Кириллов и др., 2007; Hoar, 1958; Northcote 1962; Au, 1972; Hayes, 1988; Pavlov et al., 2005 и др.) отмечают, что эта миграция не обязательно индуцируется конкурентными отношениями либо ухудшением условий обитания, а в большинстве случаев является ничем иным, как расселением молоди по водоему, направленным на освоение новых нагульных площадей в пределах речной системы. Это расселение является закономерным процессом, масштабы которого определяются условиями среды в конкретный год.

Наши данные позволяют согласиться с последней точкой зрения, в пользу которой свидетельствуют: близкие из года в год сроки начала и длительность покатной миграции

сеголеток кижуча и зависимость их вариаций от температурного режима в данный год; начало миграции при низком и стабильном уровне воды (в р. Калкавеем в 2005 и 2006 гг.); осуществление миграции исключительно в ночной период.

Первые покатники кижуча были длиной 25–28 мм, с нерезорбированным у большинства желточным мешком и преанальной складкой. По мере роста интенсивности расселения среди покатников встречались особи с желточным мешком в различной степени резорбции или вовсе без него. Длина их составляла 25–32 мм. Доля сеголеток без желточного мешка возрастала день ото дня, а к завершению первичного расселения особей с желточным мешком практически не встречалось. Когда прошло расселение основной массы сеголеток, в потоке стали попадаться мелкие, тощие, без следов желточного мешка особи, по-видимому подлежащие элиминации.

Считается, что не вся вышедшая из гнёзд молодь кижуча расселяется по реке, а лишь её часть: особи, вышедшие из гнёзд раньше, занимают индивидуальные нагульные участки вблизи нерестилиц, которые агрессивно охраняют (Смирнов, 1975; Зорбиди, Полинцев, 2000; Sharovalov, Taft, 1954; Chapman, 1962; Mason, Chapman, 1965). Соответственно молодь, покинувшая гнёзда позднее, вынуждена расселяться по реке вследствие агрессивного поведения сеголеток, раньше занявших близлежащие территории.

Покатная молодь отличается по ряду морфологических (размер, масса, степень резорбции желточного мешка) и физиологических (уровень жирности) параметров от той, что остаётся ночью в прибрежье и не выходит в поток (табл. 1). Сеголетки из прибрежной группировки – это, по-видимому, расселившиеся ранее и уже занявшие индивидуальные нагульные участки. Возможно, занятые этими мальками участки – это и есть наиболее выгодные территории вблизи нерестилиц.

Таблица 1

Длина и масса сеголеток кижуча, совершающих покатную миграцию (А) и остающихся ночью в прибрежье (Б), 2006 г.

	Группировка	N, экз.	Среднее	Min	Max	Стат. откл.	t	p
L, мм	А	47	32,7	28	34	1,4	-4,3141	<0,0001
	Б	49	35,1	29	47	3,56		
Q, мг	А	47	247,6	145	312	43,95	-3,9913	0,00013
	Б	49	351,2	151,5	1003	172,75		

Размеры покатников варьировали в очень узких пределах: длина подавляющего большинства составляла 33–34 мм, лишь несколько пойманных покатников имели меньшие размеры (28–32 мм). В прибрежье разброс по размерам был очень велик: длина мальков составляла 29–47 мм. Таким образом, в расселении участвовали только особи определенного размера, а в прибрежье в основном находились самые крупные особи (>34 мм), раньше всех занявшие нагульные участки. Ко времени, когда был осуществлён одновременный отлов сеголеток в потоке и в прибрежье, первичное расселение длилось уже 16 сут. Учитывая, что в этот период держалась стабильно высокая температура воды (в среднем 11 °С), сеголетки, занявшие нагульные участки раньше, имели возможность интенсивно питаться и расти. Особи из прибрежья длиной 33–34 мм, по-видимому, заняли индивидуальные участки недавно. Самые мелкие (<32 мм), возможно более слабые, особи попали в поток случайно и были принесены течением на данный участок реки. Вследствие острой конкуренции за кормовые ресурсы с более крупными и сильными особями своего вида и агрессивного поведения последних они не смогли начать интенсивно питаться и, израсходовав запасы желтка, остались в прибрежье. Более крупные сеголетки (как ранее занявшие участок, так и вновь прибывшие), по-видимому, прогоняют из прибрежья более

слабых, которые снова попадают в поток. Агрессия молоди кижуча первого года жизни как причина иммиграции неоднократно упоминалась в литературе (Зорбиди, Полинцев, 2000; Sharovalov, Taft, 1954; Chapman, 1962; Mason, Chapman, 1965). Поэтому среди покатников иногда встречались особи меньше 32 мм, а к концу периода расселения количество их значительно возросло.

Сеголетки кижуча, совершающие покатную миграцию ночью, достоверно ($t = 4,1059$, $p < 0,0001$) отличаются более высокой жирностью от сеголеток, находящихся днём в прибрежье (рис. 2).

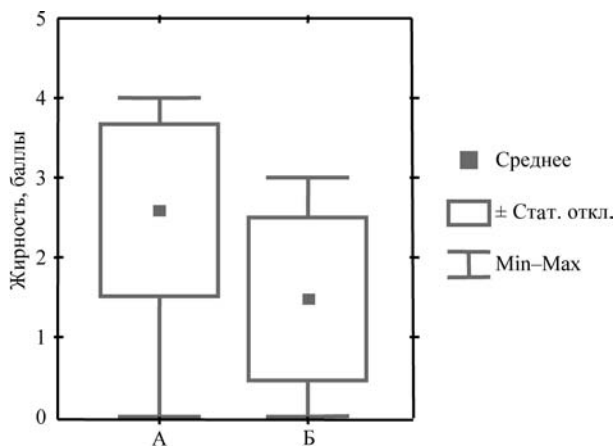


Рис. 2. Жирность сеголеток кижуча, совершающих покатную миграцию ночью (А) и находящихся днём в прибрежье (Б) (июнь 2006 г.)

В силу того что днём в прибрежье находятся как рыбы, совершающие покатную миграцию ночью, так и рыбы, не выходящие ночью в поток, следует полагать, что в расселении участвуют особи, достигшие определённого, достаточно высокого уровня жирности. По-видимому, это особи, имеющие достаточный запас энергии, наличие которого определяет успешную реализацию расселения. А маложирные, мелкие и, по-видимому, нежизнеспособные особи попадают в поток вынужденно.

Сеголетки кижуча, совершающие покатную миграцию ночью, интенсивно питаются накануне, в вечерние сумерки. В ночное время 53 % покатников имели пустые желудки, у остальных рыб степень наполнения желудков была невысока (в среднем 1,7 балла, максимум 4 балла), а пища находилась в пилорической части желудка; средний общий индекс наполнения желудков составлял всего 3,9 ‰ (максимум 50 ‰). Практически у всех покатников (кроме 9 экз.) кишечник был заполнен пищей (в среднем 3 балла, максимум 5 баллов).

В прибрежье сеголетки кижуча интенсивно питались в первой половине дня (пустые желудки были у 4,7 % особей): желудки в кардиальном и пилорическом отделах были заполнены пищей (в среднем 3,8 балла, максимум 5 баллов), в то время как наполнение кишечника было невелико (в среднем 1,8 балла, максимум 4 балла). Накормленность их в дневное время составляла в среднем 178,3 ‰ (максимум 424,1 ‰). Таким образом, питание сеголеток кижуча наиболее интенсивно в вечерние сумерки и в дневное время, при высокой освещенности.

Вне зависимости от времени суток основным (по массе) компонентом пищевого комка были куколки двукрылых – в подавляющем большинстве хирономид (целые организмы и экзувии) – 54 % вечером, 74 % днём. Личинки хирономид неизменно присутствовали в пищевом комке (8 % – в вечерний период, 17 % – в дневной) (рис. 3). О том, что личинки и куколки хирономид являются основным компонентом питания ранней молоди кижуча,

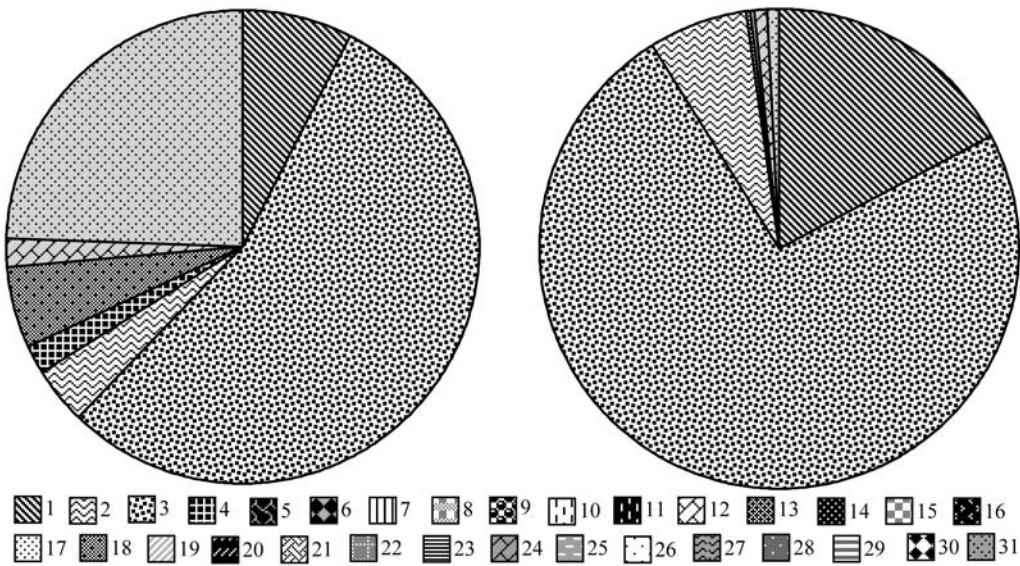


Рис. 3. Спектры питания и значение (% по массе) отдельных компонентов пищевого комка у сеголеток кижуча во время расселения ночью (А) и в прибрежье днём (Б) (июнь 2006 г.). 1 – Diptera (larvae); 2 – Diptera (imago); 3 – Diptera (pupae); 4 – Ephemeroptera (larvae); 5 – Plecoptera (larvae); 6 – Trichoptera (larvae); 7 – Amphipoda; 8 – Gastropoda; 9 – Hydracarina; 10 – Hemiptera, Corixidae; 11 – Ephemeroptera (imago); 12 – Plecoptera (imago); 13 – Trichoptera (imago); 14 – Икра т/о лососей; 15 – Ткани трупов т/о лососей; 16 – Чешуя т/о лососей; 17 – Паразиты из трупов т/о лососей; 18 – Insecta (imago); 19 – Coleoptera (larvae); 20 – Coleoptera (imago); 21 – Hymenoptera (imago); 22 – Lepidoptera (larvae); 23 – Lepidoptera (imago); 24 – Collembola; 25 – Arachnida, Acariformes – наземные; 26 – Arachnida, Aranei; 27 – Hemiptera – наземные; 28 – Oligochaeta; 29 – Растительные остатки; 30 – Минеральные частицы; 31 – Неопределенная масса

указывали Ж.Х. Зорбиди (1998) и В.В. Чебанова (2002). Ночью в пищевом комке также встречались личинки подёнок, имаго амфибиотических (Diptera) и воздушных насекомых, коллемболы, т.е. объекты автохтонного и аллохтонного дрейфа (рис. 3, А). По-видимому, это связано с особенностями поведения молоди, расселяющейся по реке: в сумерках она активно выходит на границу с транзитным течением и питается в толще и на поверхности воды. Состав пищевого комка (личинки и куколки хирономид) в дневное время обусловлен тем, что днём сеголетки кижуча придерживались участков, являющихся типичными местами обитания личинок и куколок хирономид (рис. 3, Б).

Расселившиеся сеголетки кижуча обитали преимущественно под отвесными берегами, где есть растительность, но не в застойных зонах (заливах, закосях). В местах их обитания обязательно было слабое, зачастую обратное, течение (5–10 см/с.). Сеголетки кижуча объединялись группами по несколько особей, вместе с ними часто встречались девятииглые колюшки *Pungitius pungitius* и *P. sinensis*. Самые крупные особи кижуча держались обособленно.

По мере роста сеголетки кижуча занимали более глубокие и открытые участки в реке (например, большие заливы в галечных косах), но всегда такие, где течение очень слабое. Периодически вместе с ними встречались сеголетки микижи *Parasalmo mykiss*. Нередко сеголетки кижуча отмечались в смешанных стаях с девятииглой колюшкой.

Спектр питания сеголеток кижуча расширялся по мере их роста (рис. 4), увеличивалась доля организмов более крупных размеров: в пищевом комке отмечались различные донные беспозвоночные, амфибиотические и воздушные насекомые, наземные беспозвоночные, икра лососевых рыб. В частности, закономерно увеличивалась доля бокоплавов и крупных воздушных насекомых.

В первой декаде сентября, во время нереста кеты и горбуши, сеголетки кижуча держались вблизи нерестилищ. К этому времени они в большинстве своём достигли разме-

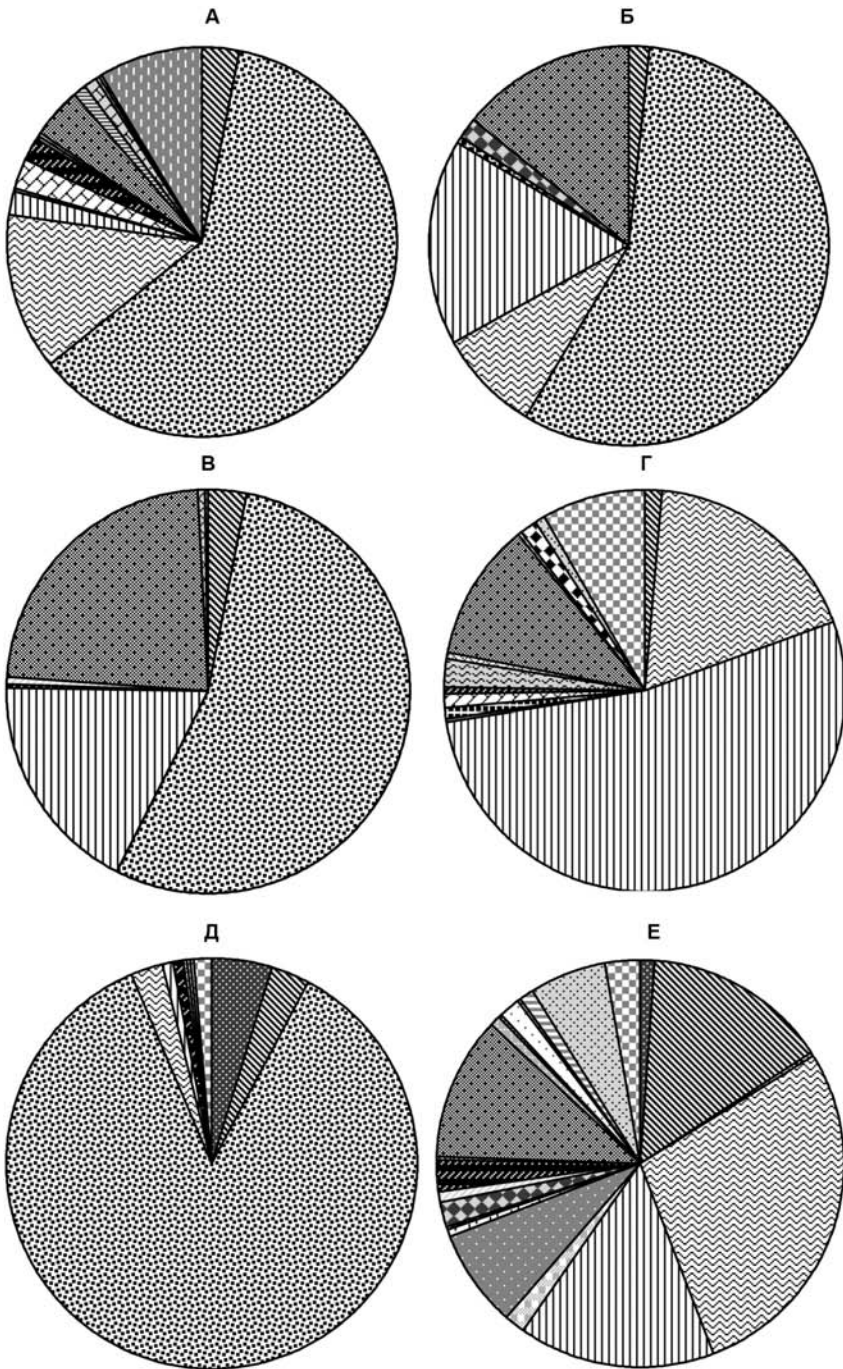


Рис. 4. Изменения спектра питания и значение (% по массе) отдельных компонентов пищевого комка у сеголеток кижуча в летне-осенний период (А – 12 июля, Б – 25 июля, В – 31 июля, Г – 21 августа, Д – 4 сентября, Е – 8 октября, 2006 г.). Обозначения см. на рис. 3

ров, позволявших им питаться икрой тихоокеанских лососей (рис. 4, Д). Когда в большом количестве появились трупы отнерестившейся кеты и горбуши, молодь кижуча питалась их тканями и беспозвоночными, участвующими в разложении трупов (некрупными ручейниками, бокоплавами, подёнками, личинками мух) (рис. 4 Г, Д). Трупы лососей, лежа-

щие в воде, были для сеголеток кижуча не только источником пищи, но и укрытием, создающим гидравлическую тень.

К концу сентября–началу октября (т.е. спустя более 3 мес. после выхода из нерестовых бугров и расселения) значительно увеличился разброс по размерно-весовым показателям и жирности. Длина сеголеток кижуча в этот период составляла в среднем 52,4 мм, масса – 1801,1 мг (табл. 2).

Средние показатели жирности осенью были значительно выше, чем в летние месяцы (рис. 5) – по-видимому, наиболее интенсивное жиронакопление происходит именно в сентябре, когда сеголетки кижуча имеют возможность питаться наиболее калорийным и легко усвояемым кормом.

Таблица 2

Длина и масса сеголеток кижуча в конце сентября–начале октября 2006 г.

	N, экз.	Среднее	Min	Max	Стат. откл.
L, мм	51	52,38	37,2	73,2	9,405
Q, мг	51	1801,14	506	4264	976,415

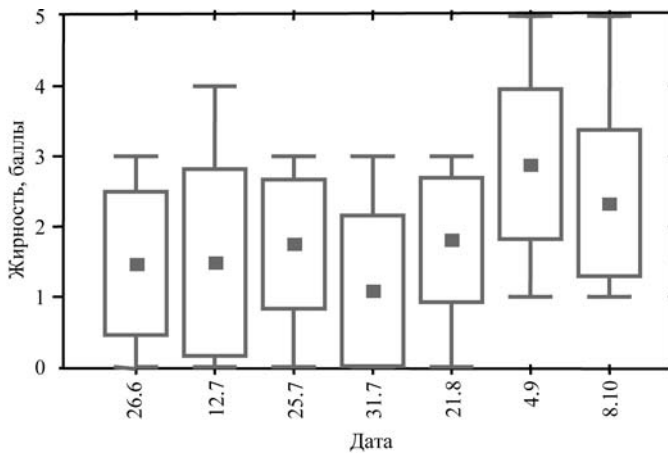


Рис. 5. Жирность сеголеток кижуча в осенне-летний период (2006 г.). Обозначения см. на рис. 2

Была выявлена достоверная связь жирности с размерами рыб: более крупные – как правило, более жирные (рис. 6, А). Значения индексов наполнения (ИН) желудка у более крупных сеголеток кижуча с высоким содержанием жира были ниже, чем у особей с низким содержанием жира и имеющих меньшие размеры (рис. 6, Б). Осенью продолжали интенсивно питаться преимущественно сеголетки кижуча, имевшие меньшие размеры и меньшее содержание жира (рис 6, Б, В). В этот период в реке не остаётся практически никакого доступного корма кроме бокоплавов и различных аллохтонных организмов (имаго воздушных насекомых, наземных беспозвоночных, смываемых дождевыми паводками). Спектр питания в осенний период самый широкий (рис. 4. Е) – сеголетки кижуча потребляют любой доступный корм.

Сеголетки кижуча, набравшие достаточные жировые запасы за лето и начало осени, неохотно потребляли этот корм, который в значительной степени не усваивается (хитин насекомых эвакуируется из кишечника непереваренным). Маложирная мелкая молодь продолжала интенсивно питаться до зимы.

Переход в августе–сентябре на питание более калорийной пищей (икра, ткани разлагающихся лососей, личинки мух) по сравнению с насекомыми и бокоплавами есть важный этап нагула, когда происходит накопление жировых запасов, от которого зависит выживаемость молоди зимой.

Осенью сеголетки кижуча занимали преимущественно экотопы в затишных участках реки: крупные заливы, парафлювиальные родники, связанные с основным руслом.

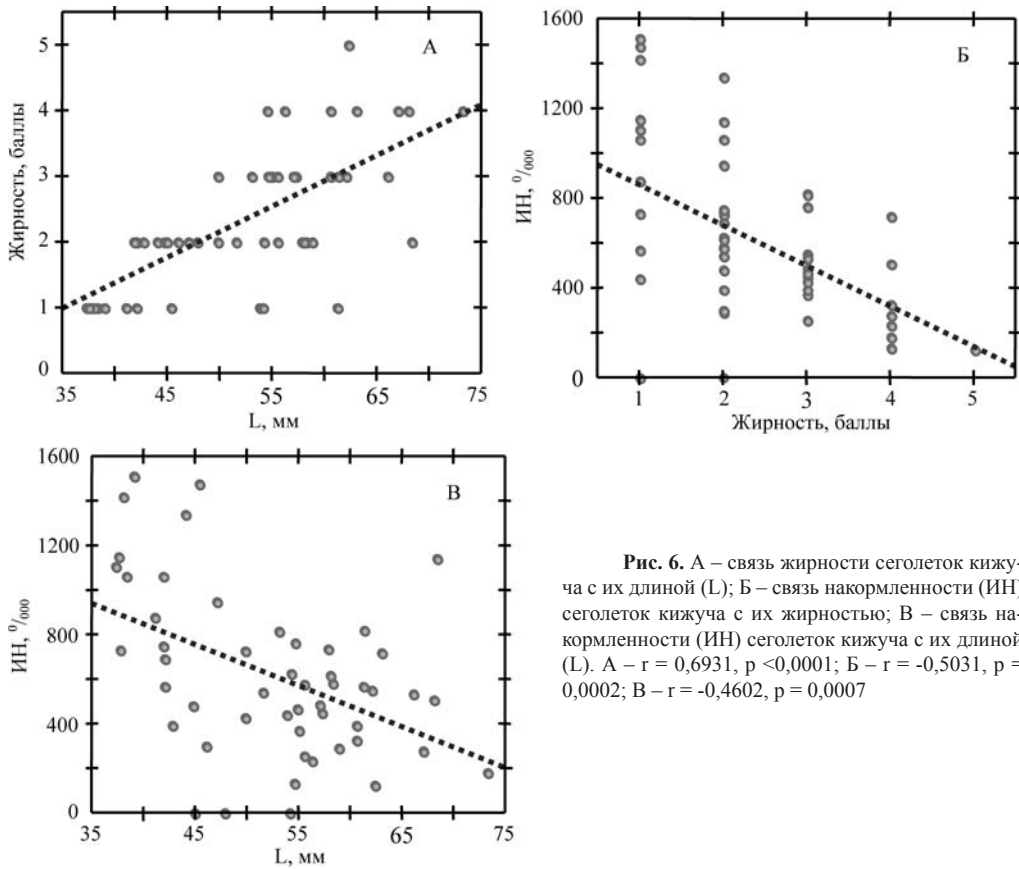


Рис. 6. А – связь жирности сеголеток кижуча с их длиной (L); Б – связь накормленности (ИН) сеголеток кижуча с их жирностью; В – связь накормленности (ИН) сеголеток кижуча с их длиной (L). А – $r = 0,6931$, $p < 0,0001$; Б – $r = -0,5031$, $p = 0,0002$; В – $r = -0,4602$, $p = 0,0007$

Часто в основном русле, в прибрежном мелководье, сеголетки кижуча попадались у лежащих в воде трупов лососей: по 1–5 особей, фактически, жили под трупом и питались им. В большом количестве они встречались в некрупных притоках Утхолока и Калкавеема – в этих ручьях расположены нерестилища кижуча. В паводки сеголетки кижуча расселялись среди затопленной водой растительности или под отвесные берега.

Таким образом, к первой зиме сеголетки кижуча характеризуются высокой разнокачественностью по линейным размерам, массе, характеру и интенсивности питания и жиронакопления. Возможно, эта разнокачественность особей является основой для формирования внутрипопуляционного разнообразия и механизмом поддержания численности популяции.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов: РФФИ (05–04–48395а) и «Ведущие научные школы» (НШРИ–112/101/707), программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофонда», Центра Дикого Лосося (Портленд, Орегон, США), а также проекта ПРООН, ГЭФ и Правительства РФ «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование».

Литература

- Грибанов В.П. 1948. Кижуч // Изв. ТИНРО. Т. 28. С. 45–101.
 Зорбиди Ж.Х. 1998. Морфобиологическая разнокачественность и выживаемость кижуча *O. kisutch* (Walb.) (Salmonidae) в период раннего онтогенеза на примере поздней расы // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 4. С. 131–139.

- Зорбиди Ж.Х., Полынцев Я.В. 2000. Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки. // Исследования водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 5. С. 80–93.
- Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Павлов Д.С. 2007. Некоторые особенности биологии ранней молоди микижи *Parasalmo mykiss* в р. Утхолок (северо-западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы VIII международной научной конференции, посвященной 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 51–55.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа. 366 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: материалы VII международной научной конференции, посвященной 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 112–115.
- Павлов Д.С., Маслова Е.А. 2006. Покатная миграция и питание молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в северной части ареала на Камчатке // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 314–326.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Высшая школа. 234 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 376 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 333 с.
- Чебанова В.В. 2002. О значении бентоса и дрефты донных беспозвоночных в питании молоди лососей // Сб. науч. тр. Вып. 6. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 260–271.
- Au D.W.K. 1972. Population dynamics of the coho salmon and its response to logging in three coastal streams. Corvallis, OR: Oregon State University. Ph. D. dissertation. 245 p.
- Bramblett R.G., Bryant M.D., Wright B.E., White R.G. 2002. Seasonal use of small tributary and main-stem habitats by juvenile steelhead, coho salmon, and Dolly Varden in a southeastern Alaska drainage basin. // Transactions of the American Fisheries Society. Vol. 131 P. 498–506.
- Chapman D.W. 1962. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Board Can. Vol. 19. N 6. P. 1047–1080.
- Chesney, W.R., Yokel E. M. 2003. Shasta and Scott River juvenile salmonid outmigrant study, 2001–2002. Project 2a1 // Annual report. California Department of Fish and Game, Northern California, North Coast Region, Steelhead Research and Monitoring Program. 44 p.
- Hayes J.W. 1988. Comparative stream residence of juvenile brown and rainbow trout in a small lake inlet tributary, Scotts Creek, New Zealand // New Zealand J. of Marine and Freshwater Research. Vol. 22 P. 181–188.
- Hoar W.S. 1958. The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol. 15 P. 391–428.
- Laufle J.C., Pauley G.B., Shepard M.F. 1986. Species Profiles: Life Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (Pacific Northwest). Coho Salmon // Biological Report 82(11.48). Washington Cooperative Fishery Research Unit College of Ocean and Fishery Sciences. University of Washington. Seattle, WA 98195. 18 p.
- Mason J.C., Chapman D.W. 1965. Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioral ecology of juvenile coho salmon in stream channels // J. Fish. Res. Board. Can. Vol. 22. P. 173–190.
- Northcote T.G. 1962. Migratory behaviour of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in outlet and inlet streams of Loon Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board. Can. Vol. 19, N 2. P. 201–270.
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al. 2005. Downstream Migration of Juveniles of Kamchatka Mykiss *Parasalmo mykiss* from Tributaries of the Utkholok and Kol Rivers (Western Kamchatka) // Journal of Ichthyology. Vol. 45, Suppl. 2. P. 185–198.
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California. Calif. Dep. Of Fish and Game. Fish Bull. N 98. 375 p.
- Sigler J.W., Bjornn T.C., Everest F.H. 1984. Effects of Chronic Turbidity on Density and Growth of Steelheads and Coho Salmon // Transactions of the American Fisheries Society. Vol. 113. P. 142–150.