

УДК 597.553.2(265.5)

А.Н.Старовойтов

**КЕТА (ONCORHYNCHUS KETA (WALBAUM))
В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ — БИОЛОГИЧЕСКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА. 1. СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И МИГРАЦИИ КЕТЫ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ
И ОТКРЫТЫХ ВОДАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ***

На основании анализа литературной информации и многочисленных оригинальных материалов информационного банка данных ТИНРО-центра приводятся схемы сезонного распределения и миграций азиатской кеты разных возрастов в Охотском и Беринговом морях, сопредельных с ними водах Тихого океана и в открытых водах северо-западной Пацифики. Проанализировано количественное распределение кеты в дальневосточных морях в связи с изменчивостью океано-логических условий. Отмечено, что в летний период в российских водах дальневосточных морей покатная молодь кеты начинает встречаться с конца июля — начала августа. В северных районах молодь мигрирует в открытые воды позднее. В южной глубоководной части Охотского моря максимум численности сеголеток кеты наблюдается в октябре. Нагул их здесь продолжается до первой половины зимы (январь—февраль). Основная масса посткатодромной молоди кеты покидает Охотское море, проходя через южные курильские проливы — Фриза и Буссоль, а из Берингова моря сеголетки азиатской кеты мигрируют через прол. Ближний и соседние с ним проливы Алеутских островов. В период зимне-весеннего нагула в океане кета первого и последующих морских лет жизни в основном держится в районе зоны смешения субарктической и субтропической водных масс при температуре 3–11 °С. К концу мая кета подходит из океана к Курильским, Алеутским и Командорским островам и начинает заходить в Охотское и Берингово моря, при этом для неполовозрелых рыб в период летнего нагула Берингово море служит основным нагульным водоемом, а Охотское — лишь второстепенным. Неполовозрелая кета старших возрастов покидает экономическую зону России в среднем на две—три недели раньше сеголеток. Летнее распределение половозрелой кеты и направления ее миграций в межгодовом аспекте не претерпевают существенных изменений. Вероятно, в северо-западной Пацифике существуют три основных направления миграций созревающей азиатской кеты из районов зимнего обитания. Первый — в направлении курило-камчатского района, второй — Алеутских и Командорских островов и, наконец, третий — в западном и юго-западном направлении, к Курильским островам. Исследования в районах сезонного нагула лососей показали, что температурные границы обитания кеты оказались значительно шире, чем было принято считать ранее, — от 1,5 до 19,0–20,0 °С. При этом кета первого морского года жизни предпочитает воды, температура которых не превышает 10,8 °С, а рыбы старших возрастов отмечались и в более теплых водах. Половозрелая кета способна проникать как за верхние, так и за нижние границы отмеченного оптимума, находясь не только в поверхностных слоях, но и мигрируя в широком диапазоне глубин. Количество заходящих на нагул в Охотское и Берингово моря неполовозрелых рыб зависит от интенсивности адвекции вод тихоокеанского происхождения — в годы ослабленного поступления тихоокеанских вод неполовозрелая кета менее активно мигрирует в эти водоемы и наоборот.

* Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 02-04-49488).

Starovoitov A.N. Chum salmon (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) in the Far East Seas — biological description of species. 1. Seasonal distribution and migrations of chum salmon in the Far East seas and offshore waters of the northwest Pacific Ocean // *Izv. TINRO.* — 2003. — Vol. 132. — P. 43–81.

Based on analysis of cited data and numerous original data of the information data bank of the TINRO-centre, a seasonal distribution and migration cycle patterns of Asian chum salmon different ages in the Okhotsk, Bering Seas, adjacent Pacific and offshore north-western Pacific waters are presented. The distribution of chum salmon in the Far East seas in connection with variability of sea surface temperature and water circulation is analysed. There is marked that chum salmon juveniles appear in offshore of Russian economic zone of Far East seas from end of July to August. In open waters of northern areas, the chum salmon juveniles appear later. In the southern deep-water part of the Okhotsk Sea, the maximum of chum salmon juveniles abundance is observed in October. In this areas the chum salmon juveniles reside in the first half of winter (January—February). Basically, juveniles of chum salmon leave the Okhotsk Sea passing through southern Kuril Straits — Friz and Bussol; and from Bering Sea the chum salmon juveniles migrate through Blizhnii (Near) Strait and around it. In the Pacific Ocean, during winter and spring feeding period, chum salmon basically keeps in the zone of mixing of subarctic and subtropical water, where surface temperature is 3–11 °C. To the end of May, chum salmon migrates to waters near Kuril, Aleutian and Commander Islands and begins to move into the Okhotsk and Bering Seas, herewith Bering Sea appears as the basic feeding area for immature chum salmon during summer time, and the Okhotsk — the minor one. In autumn, the distribution and migration cycle of immature chum salmon differ from distribution and migration of chum salmon juveniles. The immature chum salmon leaves the economic zone of Russia usually two—three weeks earlier than the juveniles. Summer distribution of maturing chum salmon and directions of its migrations have not undergone essential changes in interannual aspect. Probably in the northwest Pacific there are three basic directions of migrations of maturing Asian chum salmon from areas of winter and spring residing: the first — toward Kuril-Kamchatka area, the second — toward Aleutian and Commander Islands and the last — westward and southwestward to Kuril Islands.

The investigations in the Bering and Okhotsk Seas and offshore areas show that the SST borders of chum salmon distribution are much wider, than it was accepted earlier — from 1.5 up to 19.0–20.0 °C. There is noted that chum salmon of age 0.1 prefers the temperature < 10.8 °C and older ages are marked in warmer waters. Maturing chum salmon is capable to penetrate through both top and bottom borders of the noted optimum being not only in surface layer but also moving at a wide range of depth. The abundance of immature chum salmon moving to the Okhotsk and Bering Seas is depended on ocean circulation. In the years of weak current transport from ocean to these seas, the immature chum salmon has less active moving in these areas, and vice versa.

Представители рода *Oncorhynchus* (тихоокеанские лососи) привлекают к себе пристальное внимание ученых и практиков уже на протяжении более ста лет. Начало изучению тихоокеанских лососей положено русскими учеными (Солдатов, 1912; Кузнецов, 1937; Крашенинников, 1948). Их суждения по некоторым вопросам биологии этих рыб не утратили значения и в наши дни, хотя биологии пресноводного и морского периодов жизни лососей посвящено очень большое количество публикаций (Леванидов, 1969; Neave et al., 1976; Takagi et al., 1981; Бирман, 1985; Гриценко и др., 1987; Salo, 1991; Ogura, 1994; Бугаев, 1995; Карпенко, 1998; и др.). Однако, несмотря на то что лососи являются одной из наиболее исследованных групп рыб, многие стороны их биологии, в том числе представляющие интерес в связи с их хозяйственным использованием, остаются недостаточно изученными. В их число следует включить вопросы, связанные с исследованиями популяционной структуры и дифференциации популяций, местом и ролью в пресноводных, прибрежных и морских экосистемах, долгопериодными изменениями биологических показателей, влиянием различных факторов абиотического и биотического окру-

жения на структуру популяций и динамику численности, а также вопросы прогнозирования численности.

Ранее считалось, что численность поколений лососей определяется главным образом их выживаемостью в пресноводный период жизни. Поэтому основное внимание исследователей было направлено на изучение зависимости урожайности поколений от условий воспроизводства и выяснение механизмов их действия. Но несмотря на относительно хорошую изученность пресноводного периода жизни лососей, использование установленных связей для прогнозирования масштабов нерестовых подходов и определения рациональной доли изъятия далеко не всегда дает достаточно надежные результаты (Гриценко и др., 1987). В настоящее время вполне очевидно, что без углубления представлений о биологии морского периода жизни этих рыб не может быть существенного прогресса в повышении точности оценки окончательной урожайности поколений и прогнозирования их промыслового возврата. Изложенное выше в полной мере относится к кете, морской биологии которой посвящена настоящая статья.

Материалы, представленные нами, получены при комплексных экспедиционных исследованиях ТИНРО-центра в пелагиали дальневосточных морей (Охотского и Берингова), сопредельных водах Курильских островов и восточной Камчатки и открытых водах субарктической области Тихого океана в период с 1984 по 2000 г. Эти исследования носили характер комплексных макросъемок и проводились по программе лабораторий прикладной биоценологии и планктона дальневосточных морей ТИНРО-центра.

В экспедициях проводились траления трех типов — косое, ступенчатое и поверхностное. При исследованиях всего слоя эпипелагиали от 200 м до поверхности в случае отсутствия эхозаписей для равномерного облова выполнялись косые траления. Модернизированная схема косого облова — ступенчатое траление, обеспечивающее равномерный ход трала по трети часа в трех горизонтах, — использовалась в случае наличия эхозаписей. Причем начальный горизонт траления определялся глубиной нахождения эхозаписей нектона. При этих тралениях учет лососей проводился по времени работы трала в верхнем 50-метровом слое, а затем пересчитывался на час траления. В общей сложности за период исследований выполнено 5900 тралений.

При комплексных съемках использовался разноглубинный канатный трал РТ/ТМ 108/528 (44–55 м горизонтальное раскрытие и 40–50 м — вертикальное) и реже (на судах типа РТМС) более крупногабаритный РТ/ТМ 118/620 (раскрытие соответственно 80–90 и 50–60 м). Тралы имели мелкочейную (10 мм) вставку в кутцовой части тралового мешка на протяжении последних 10 м. Траления выполнялись со скоростью 4,5–5,5 уз. При такой скорости выведение щитка трала на поверхность достигалось при длине вытравленных ваеров 300–350 м. Траления выполнялись круглосуточно. Все данные по пространственному распределению траловых уловов кеты приводятся на час траления.

Биомасса и численность кеты на единицу обловленной площади определялась для каждой станции по формуле:

$$B(N) = m(n)/1,852 \cdot v \cdot t \cdot 0,001 \cdot a \cdot k,$$

где **B** — биомасса объекта, кг/км², **N** — численность объекта, экз./км², **m** — фактическая масса объекта в улове, кг, **n** — фактическое количество объекта в улове, экз., **a** — горизонтальное раскрытие устья трала, м, **t** — продолжительность траления, ч, **v** — скорость хода с тралом, узл., **k** — коэффициент уловистости.

Расчеты суммарной биомассы и численности кеты (тыс. т и млн шт) производились в соответствии с методом площадей (Аксютин, 1968; Никольский, 1974) путем умножения суммы биомасс (численности), полученных из формулы, на площадь района исследований.

Обработка траловых уловов кеты производилась следующим образом. Уловы менее 50 экз. подвергались полному биологическому анализу (ПБА) тотально.

Из более многочисленных уловов случайным образом отбирались пробы для биологического анализа (50 экз.) и массовых промеров (полностью или не менее 100 экз.).

Схема ПБА включала измерение длины тела от рыла до конца хвостового плавника (АС) и до основания лучей хвостового плавника (AD), общей массы тела и массы без внутренностей, определение пола, стадии зрелости гонад, наполнения желудка по 5-балльной шкале и состава пищевого комка. Также для лососей определялся гонадо-соматический индекс (ГСИ) — отношение массы гонад к массе рыбы без внутренностей. Всего за период с 1986 по 2000 г. биологическому анализу подвергнуто 14351 экз. кеты.

Скат и ранний морской период жизни. Из тихоокеанских лососей самую большую нерестовую часть ареала имеют кета и горбуша, причем первая освоила более обширные пространства с чрезвычайно разнообразным комплексом абиотических и биотических условий. Область географического распространения кеты в пресноводный период жизни простирается по азиатскому побережью от южной части п-ова Корея до арктического побережья моря Лаптевых (р. Лена) и по американскому — от п-ова Калифорния до моря Бофорта (р. Макензи) (Hartt, 1962, 1966; Бирман, 1985; Salo, 1991). Азиатская кета представлена множеством локальных популяций, которые репродуктивно изолированы и различаются рядом биологических особенностей (Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995). Внутрипопуляционная структура кеты достаточно сложна. Наличие у нее сезонных рас (форм) было показано еще И.И.Кузнецовым (1937) и Л.С.Бергом (1948), которые обосновали их существование широким распространением и разнообразием условий обитания вида. В настоящее время выделяют еще и весеннюю форму кеты (Заварина, 1995; Николаева и др., 1995).

Кета скатывается с нерестилиц в основном на стадии малька, хотя небольшая доля мигрантов состоит из поздних личинок (Леванидов, 1969; Смирнов, 1975). На азиатском побережье самый ранний скат отмечен из рек о. Хоккайдо, где молодь кеты мигрирует начиная с марта вплоть до конца июня. Хотя время начала ската для разных рек о. Хоккайдо сильно варьирует, его пик наблюдается от второй декады апреля до третьей декады мая (Kobayashi, Kurohagi, 1968; Salo, 1991). Из рек южных Курильских островов основная масса молоди кеты скатывается в конце мая — первой половине июня, образуя максимальные скопления в прибрежье во второй половине июня — начале июля (Каев, Чупахин, 1986). По данным О.Ф.Гриценко с соавторами (1987) и В.Н.Иванкова с соавторами (1999), скат кеты из рек восточного Сахалина начинается обычно в первых числах мая, но иногда в конце первой — начале второй декады мая. Скат мальков кеты из рек Камчатки происходит с начала апреля до июля, с пиком во второй декаде мая — первой декаде июня (Семко, 1954; Карпенко, 1998). Мальки из Анадыря начинают скатываться в третьей декаде мая — первой половине июня. В это время р. Анадырь и Анадырский лиман еще покрыты льдом (Путивкин, 1999). В реках северной части охотоморского побережья скат продолжается с мая до июля при максимуме в первой декаде июня (Волобуев, 1984).

В американской части нерестового ареала сроки ската кеты наиболее растянуты: с февраля до июня, с пиками в апреле и мае в южной его части, а в Пьюджет-Саунд скат начинается даже в январе. В самых северных районах, в реках Юкон и Нотак, скат продолжается с ранней весны до осени с пиком в июне—июле (Salo, 1991).

Продолжительность ската зависит от географического положения и размеров нерестового водоема, численности зашедших на нерест производителей, длительности нерестового хода и изменяется по годам. В среднем в реках северного побережья Сахалина скат мальков длится 64–86 сут (Гриценко и др., 1987). По В.И.Карпенко (1998) и Сало (Salo, 1991), скат мальков кеты из небольших рек может продолжаться около месяца, а из крупных речных систем (Амур, Камчатка, Анадырь, Тымь, Фрейзер, Юкон и др.) — более трех месяцев.

Скорость миграции молоди кеты даже в пределах одной реки неодинакова. Как отмечал Ю.С.Рослый (1975), это связано с тем, что одна часть молоди активно движется в потоке, а другая скатывается медленно, отходя к берегам на нагул. По данным того же автора (Рослый, 1975), скорость покатной миграции кеты в р. Амур изменяется от 69,4 до 127,2 км в сутки.

У некоторых особей скатывающейся молоди кеты отмечаются остатки желточного мешка. Как указывает В.И.Карпенко (1998), доля их может составлять от 3 до 52 %. Несомненно, такая молодь менее жизнестойка. Под признаком жизнестойкости О.Ф.Гриценко с соавторами (1987) подразумевают способность молоди прекратить скат в дневное время и уходить на нагул к берегам.

В реках северо-восточного побережья Сахалина те же авторы (Гриценко и др., 1987), выделяют две группы мигрантов молоди кеты. Первая включает особей длиной от 27 до 40 мм, скатывающихся преимущественно в период паводка, мало связанных с нагулом в реке, торопящихся покинуть ее для нагула в море. Вторая включает особей длиной от 40 до 54 мм. Эта молодь активно питается и растет в реке, увеличивая первоначальную массу в 2–3 раза.

Японские ученые (Kaeriyama, 1986; Irie, 1990) для рек северного Хоккайдо различают 3 типа покатной молоди кеты: 1) покатники “речного типа”, остающиеся для нагула в реке, а по достижении достаточных размеров мигрирующие в открытые воды; 2) покатники, совершающие “кормовые миграции” (foraging migration type) из рек в прибрежье и обратно; 3) покатники, выходящие на нагул в эстуарии рек или в воды с низкой соленостью (escape foragers).

Молодь кеты, скатившаяся в море, попадает в другую водную среду и нуждается в адаптации. Продолжительное время (месяц—полтора) мальки держатся стайками на незначительном удалении от устьев родных рек (Двинин, 1952; Леванидов, 1969). Миграции молоди лососей в мористые участки прибрежья и ее возврат в пресную (или опресненную) воду, отмеченные во многих местах воспроизводства (Neave, 1955; Шершнев, 1973; Salo, 1991; Kaeriyama, Ueda, 1998; Иванков и др., 1999), по-видимому, способствуют адаптации к жизни в морской воде. При резком переходе в морскую воду молодь лососей теряет двигательную активность и становится легкодоступной для хищников. В эстуариях крупных речных систем (реки Амур, Анадырь) молодь лососей первое время мигрирует в пределах распространения опресненных вод и может не возвращаться в пресные воды реки. Так, молодь кеты р. Анадырь после ската придерживается опресненных участков в юго-западной части Анадырского залива, прилегающей к устьевой зоне лимана, что способствует плавной ее адаптации к морским условиям (Путивкин, 1999).

Особенность молоди кеты относительно продолжительное время нагуливаться в эстуариях рек сказывается на распределении ее в море. В реках и в эстуарных зонах молодь кеты и горбуши держится стайками по 50–100 рыб (Леванидов, 1969; Гриценко и др., 1987), а в прибрежных зонах смешанные скопления молоди этих лососей могут достигать нескольких сотен и даже тысяч особей (Карпенко, 1998). Размеры особей в этих скоплениях неодинаковы — кета крупнее. Предварительно подрошенная заводская молодь кеты отличается большими размерами, нежели рыбы от естественного воспроизводства и, следовательно, быстрее покидает прибрежные воды.

Время, направление миграций и распределение молоди в морских районах тесно связаны с режимом рек и формированием соответствующих океанологических и кормовых условий в прибрежье. Основным фактором, стимулирующим миграции кеты из одной зоны прибрежных вод в другую, большинство исследователей считают температуру воды (Леванидов, 1969; Каев, Чупахин, 1986; Путивкин, 1999; и др.). Прогрев прибрежных вод выше 14 °С вызывает интенсивную миграцию молоди в мористые более холодные воды (Карпенко, 1998). К температурным условиям следует добавить и ряд других факторов. В частности, для прибрежных вод северной части Хоккайдо отмечено, что распределе-

ние молоди кеты тесно коррелирует не только с температурой воды, но и с распределением зоопланктона (Irie, 1990). Последнее, в свою очередь, находится в зависимости от положения границ водных масс (прибрежной и поверхностной охотоморской). Ирис (Irie, 1990) также связывает миграции посткатадромной кеты в прибрежных районах Хоккайдо с интенсивностью течения Ойясио. В.И.Карпенко (1998) поддерживает вывод о связи миграционных потоков молоди лососей с основными течениями (в частности ветвями Камчатского течения), прижимающими скопления молоди к берегам.

Максимальные скопления молоди в прибрежных водах восточной Камчатки отмечаются в июле—августе. В конце сентября при температуре воды 6,2–8,5 °С кета в прибрежных водах уже не встречается. Линейные размеры молоди кеты в период нагула (июнь—июль) в прибрежных водах Карагинского залива составляют 30–50 мм при массе 0,25–1,50 г (Карпенко, 1998). Сходные размеры имеет молодь и в других районах воспроизводства. Для прибрежных вод восточного побережья Сахалина в июне—июле они варьируют от 37,4 до 49,9 мм при массе 0,50–1,07 г (Иванков, 1999). В лимане Амура мальки кеты в мае имеют среднюю длину 31,2–37,2 мм и массу 2,34–3,65 г (Леванидов, 1969). Среднемноголетние показатели длины тела молоди анадырской кеты составляют 34,7 мм, масса 300 мг (Путивкин, 1999).

В дальнейшем посткатадромная молодь кеты перераспределяется в морские и океанические районы агрегированными скоплениями. При этом в состав уходящих в открытые воды скоплений входят рыбы, схожие по биологическому состоянию. Как следствие этого, сроки ската и продолжительность нагула в прибрежных районах у этих рыб практически совпадают. Скорость распространения молоди от берегов в разных районах неодинакова и испытывает колебания в зависимости от гидрологических условий, плотности популяции и обеспеченности кормами. По И.Б.Бирману (1985), в Охотском море и у берегов восточной Камчатки часть скатившейся из рек молоди кеты покидает прибрежные воды довольно рано и кое-где уже в августе встречается на расстоянии нескольких десятков и даже более сотни миль от берега.

Распределение посткатадромной кеты в открытых водах дальневосточных морей и сопредельных водах Тихого океана. По данным наших исследований, в летний период в российской экономической зоне дальневосточных морей в уловах эпипелагических тралений покотная молодь кеты начинает встречаться с конца июля — начала августа. Скорость рассеивания молоди в открытое море зависит от конкретных условий района и года (Бирман, 1985). Географическое положение районов воспроизводства в какой-то мере накладывает коррективы на сроки выхода сеголеток кеты из прибрежных районов: в северных районах молодь мигрирует в открытые воды позднее, нежели в южных. Однако это не является абсолютным правилом. Так, в 1995 г. в тихоокеанских водах Камчатки покотная молодь кеты единично (2–3 экз./час траления) отмечалась в уловах уже 28 июня при температуре поверхностных вод 5,3–7,1 °С, в то время как в южной части Охотского моря сеголетки кеты появились в уловах только в первой декаде августа.

В северо-восточной части Охотского моря (воды западной Камчатки) сеголетки кеты встречаются в уловах эпипелагических тралений начиная с середины августа. Прибрежные воды западной Камчатки к этому времени прогреваются до 10–11 °С, а толщина верхнего квазиоднородного слоя достигает 18–21 м. В августе 1997 г. посткатадромная молодь кеты единично (1–5 экз./час траления) отмечалась на незначительном удалении от п-ова Камчатка, над глубинами, не превышающими 200 м. Судя по равномерному относительно узкому распределению кеты вдоль западнокамчатского побережья, в это время молодь кеты предпочитала держаться в зоне шельфа, не выходя за внешние границы потока Западно-Камчатского течения.

В противоположной, северо-западной, части Охотского моря сеголетки кеты встречаются в прибрежных водах начиная с третьей декады июля, а к середине следующего месяца они уже обычны и в открытых водах.

Стимулом к массовой миграции молоди кеты в открытые районы Охотского моря, вероятно, могут быть различные факторы. Обычно отход молоди лососей из прибрежных районов связывают с осенним охлаждением вод (Бирман, 1985). Известно, что охлаждение мелководных районов происходит быстрее, чем глубоководных, однако говорить, что понижение температуры прибрежных вод является главенствующим стимулом к миграции в открытые воды, вряд ли имеет смысл. Более того, напротив, в южных районах Охотского моря интенсивный прогрев вод (до 18–20 °С и более) к концу лета вынуждает сеголеток покидать их.

В целом темп миграций и сроки нахождения кеты в конкретных районах, по-видимому, зависят не от отдельных факторов, а от комплекса условий, в том числе, очевидно, и от общей океанологической и гидробиологической ситуации, а также географического положения конкретных регионов.

Ряд экспедиций ТИНРО-центра, проведенных в Охотском море в осенний период, показал, что в сентябре—октябре посткатадромная молодежь кеты в массе уже отходит из прибрежных районов и перераспределяется в центральную глубоководную часть моря. В сентябре 1994 г. в северной части Охотского моря выделялись две области более высоких (24–57 экз./час) концентраций посткатадромной молоди кеты: центральная часть зал. Шелихова и район, ограниченный координатами 54–56° с.ш. и 152–155° в.д. (рис. 1). При различиях температуры поверхностных вод в 2 °С эти участки характеризовались максимальной толщиной верхнего изотермического слоя (свыше 24 м). Во время проведения работ в этих районах (14–23 сентября) период активных миграций кеты в южную котловину моря еще не наступил. Вероятно, сеголетки кеты покидают северные районы Охотского моря после разрушения верхнего изотермического

слоя, происходящего в результате конвективных процессов, с наступлением гидрологической осени.

В октябре (с 1 по 13) при обследовании западных и центральных районов Охотского моря сеголетки кеты присутствовали в уловах большинства тралений (в 27 из 38). Уловы их увеличивались в направлении от северо-западного к юго-восточному углу

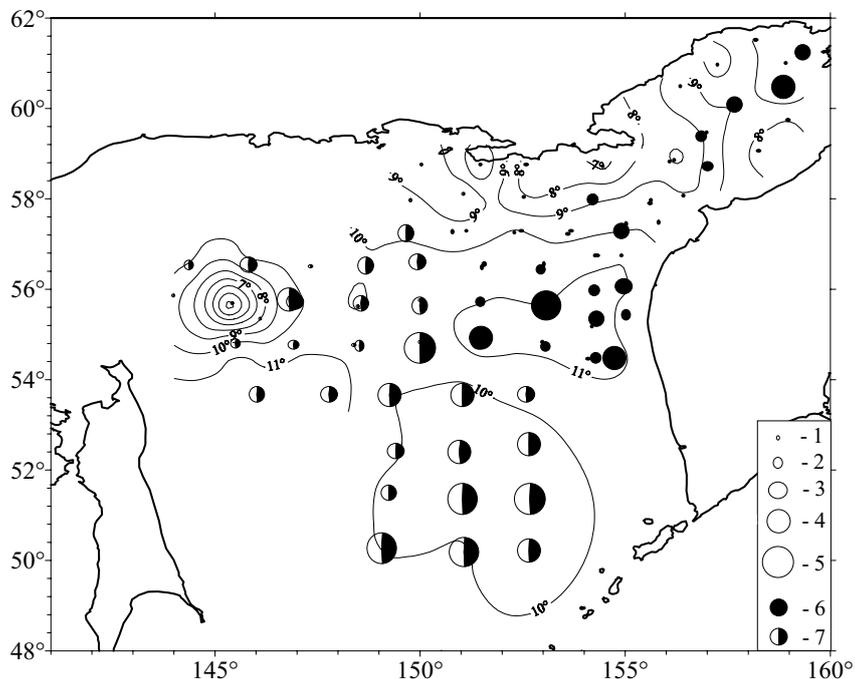


Рис. 1. Распределение уловов сеголеток кеты в сентябре—октябре 1994 г: 1 — 0, 2 — 1–10, 3 — 11–50, 4 — 51–100, 5 — 101 и более экз./час траления; 6 — сентябрь, 7 — октябрь

Fig. 1. Distribution of catches of chum salmon juveniles in September—October, 1994: 1 — 0, 2 — 1–10, 3 — 11–50, 4 — 51–100, 5 — 101 and more species per trawl hour; 6 — September, 7 — October

съемки (рис. 1). При этом средние размерно-массовые показатели сеголеток также возрастали в этом направлении.

Картина, полученная в 1994 г. для центральной части моря, в целом характерна для середины октября. Опыт многолетних морских экспедиционных исследований по учету молоди кеты и горбуши показал, что оптимальное время для проведения учетных работ в центральной и южной частях Охотского моря соответствует периоду с середины октября до середины ноября (Melnikov et al., 1999; Radchenko et al., 1999). В данное время молодь этих лососей концентрируется здесь перед тем, как перераспределиться в тихоокеанские воды Курильских островов, и легко может быть учтена в течение 2–3 нед среднетоннажным НИСом.

В течение трех последних лет (1998, 1999 и 2000) подобную съемку в южной части Охотского моря удалось провести во второй—третьей декаде октября — первой декаде ноября. Так, осенью 2000 г. значительные концентрации сеголеток кеты наблюдались в глубоководной котловине моря, а чрезвычайно низкие штучные их уловы были непосредственно в прикурильских водах (рис. 2).

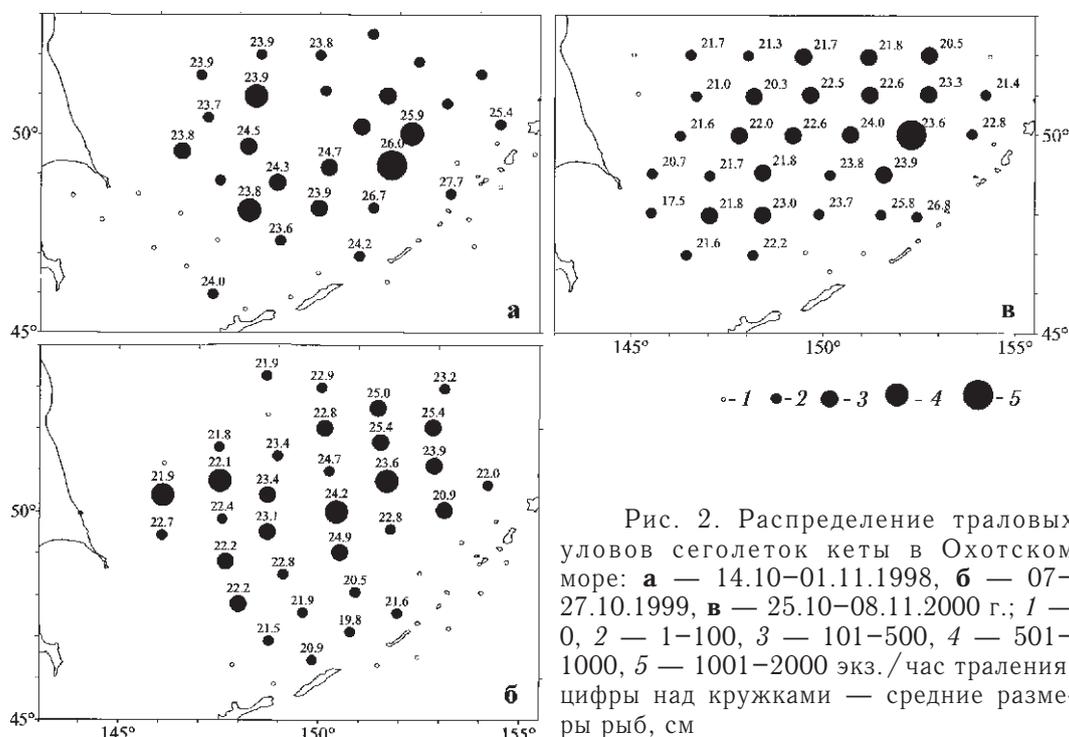


Fig. 2. Distribution of trawl catches of chum salmon juveniles in Okhotsk sea: **a** — 14.10–01.11.1998, **б** — 07–27.10.1999, **в** — 25.10–08.11.2000 г.; 1 — 0, 2 — 1–100, 3 — 101–500, 4 — 501–1000, 5 — 1001–2000 species per trawl hour. Numerals above circles are average fork length of fishes, cm

Как и молодь других лососей, значительная часть сеголеток кеты перед выходом в океан нагуливается в южной глубоководной котловине Охотского моря вплоть до зимы, однако период этого нагула у кеты может быть меньше, чем, например, у горбуши (Радченко и др., 1991). К концу октября посткатадромная кета, как правило, еще отсутствует в тихоокеанских водах Курильских островов. С другой стороны, в ноябре приток сеголеток из районов северной части Охотского моря, от берегов восточного Сахалина, западной Камчатки и северного Хоккайдо заканчивается. В это время мигрирующая молодь подходит к Курильским островам и в ноябре—декабре подросшая кета (длиной 24–32 см) в массе выходит в океан.

Так, начиная с первой декады ноября 1994 г. в тихоокеанских водах южных Курильских островов уловы сеголеток кеты достигали 1070–1540 экз./час траления при температуре поверхностных вод 4,1–5,3 °С (рис. 3). Необходимо отметить различия в распределении сеголеток кеты с охотоморской и тихоокеанской сторон Курильских островов. В Охотском море максимальные концентрации молоди кеты обнаружены у прол. Фриза, в то время как в океане максимум уловов (до 1724 экз./час) был получен севернее — на траверзе прол. Буссоль, где температура на поверхности составляла 5,2–6,8 °С (рис. 3). Вдоль всего юго-восточного побережья о-вов Итуруп и Кунашир наблюдалось поле низких температур (2,1–3,0 °С). Кета здесь присутствовала только в одном из 30 тралений. Также не результативными по уловам сеголеток были траления южнее этого района (прол. Екатерины). Идентичная картина отмечена и в ноябре следующего года (1995): кета отсутствовала в уловах 5 траловых станций, выполненных с океанской стороны южнее о. Уруп, где существовала низкотемпературная зона с температурой в ядре 1,3 °С, а слой скачка наблюдался выше 30 м. Севернее этого района температура на поверхности составляла 4,2–5,7 °С при 50-метровом изотермическом слое. В этом районе практически все траления были результативны по уловам сеголеток кеты.

Незначительные уловы сеголеток кеты (или их полное отсутствие) в сравнительно холодных охотоморских или океанских водах, по-видимому, не могут быть объяснены только ограничивающим влиянием температуры. По нашему мнению, отмеченные проливы (Фриза и Буссоль) являются главными “воротами”, через которые сеголетки кеты покидают воды Охотского моря. Думается,

что такой путь миграции является более целесообразным. В этом случае сеголетки имеют возможность до поздней осени (и даже зимы) использовать кормовые ресурсы медленно охлаждающейся глубоководной котловины моря. В пользу этого мы склонны трактовать и пространственное распределение посткатадромной кеты в южной части Охотского моря.

В условиях возросшей численности японской кеты индустриального воспроизводства (часть которой, несомненно, нагуливается в южной части Охотского моря) посткатадромная кета вполне может использовать для выхода в океан не только южные, но и северные курильские проливы. Однако мнение,

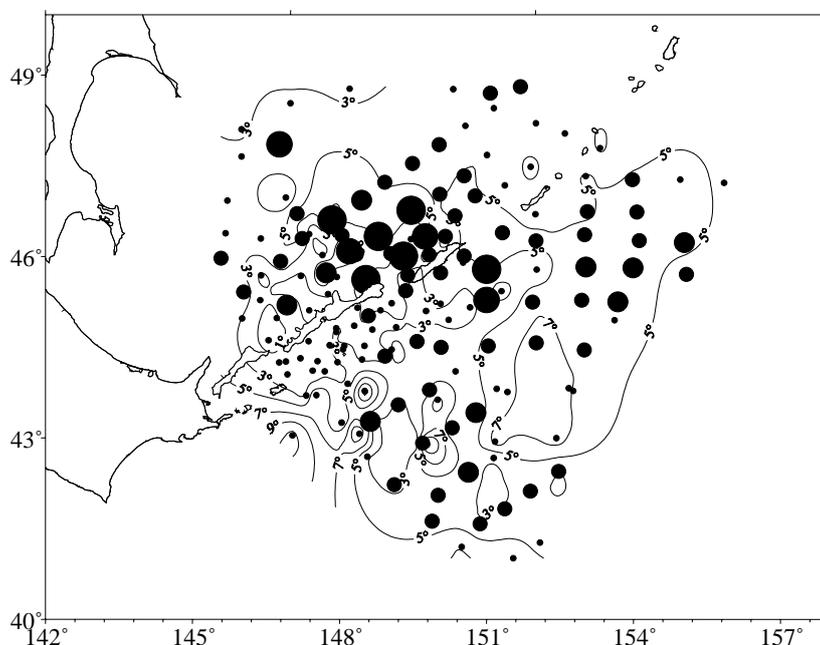


Рис. 3. Распределение траловых уловов сеголеток кеты 09.11.1994–27.01.1995 г. Условные обозначения как на рис. 2; изолинии — температура воды на поверхности, °С

Fig. 3. Distribution of trawl catches of chum salmon juveniles 09.11.1994–27.01.1995. Lines show surface water temperature. Conventional signs as in fig. 2, °С

что миграции сеголеток горбуши и кеты через проливы северной части гряды более мощные, чем через южные (Neave et al., 1976), на наш взгляд, не верно.

Относительно продолжительности пребывания посткатадромной кеты в водах южной части Охотского моря информация скудна и противоречива. Ряд авторов (Neave et al., 1976; Бирман, 1985; Salo, 1991) считает, что к январю сеголетки кеты покидают воды Охотского моря. С другой стороны, посткатадромная горбуша — вид так же, как и кета, с коротким пресноводным периодом жизни, — зимой задерживается в Охотском море, причем в довольно больших количествах (Радченко и др., 1991; Шунтов, 1994). Исследования, выполненные на НИС “ТИНРО” зимой 1992 г., подтверждают последнее — часть посткатадромной кеты 12–25 января еще нагуливалась в южной части Охотского моря. В центральной котловине юга моря кета встречалась единично (1–3 экз./час траления), максимум же уловов (14–23 экз./час) был получен с охотоморской стороны о. Уруп и прол. Фриза.

Особенностью гидрологической обстановки в южной части Охотского моря в 1990-е гг. стало усиление адвекции теплых вод Японского моря (течение Соя). Отепляющее влияние этих вод, несомненно, создает благоприятный для нагула молоди лососей температурный фон. В январе 1992 г. кета встречалась при температуре поверхностных вод 2,1–2,4 °С. В то же время на станциях, расположенных северо-восточнее, где температура не превышала 0,9–1,5 °С, сеголетки кеты отсутствовали.

Берингово море имеет исключительно большое значение для нагула лососей (Бирман, 1985; Шунтов, 1989; Радченко, 1994). Однако материалов по распределению и биологии кеты в первый морской год жизни для этого региона собрано не так много. В частности, в 1980-е и 1990-е гг. была слабо охвачена траловыми съемками северная часть моря. С другой стороны, именно для прибрежной зоны Берингова моря получено наибольшее количество информации по раннему морскому периоду жизни самых массовых лососей — горбуши и кеты (Карпенко, 1998; Путивкин, 1999).

Судя по литературным данным (Бирман, 1985; Карпенко, 1998), периодом наиболее интенсивного ската молоди кеты западноберингоморских стад является июнь—июль (во всяком случае, в июле основная масса молоди уже достигает моря). Несмотря на столь раннюю миграцию молоди, большинство исследователей придерживается мнения, что по крайней мере в течение первых трех месяцев после ската большинство ее не уходит далеко в море от мест своего рождения, а продолжает нагуливаться на сравнительно узких акваториях побережья (Бирман, 1969; Карпенко, 1998; и др.). Исключение составляет кета, скатывающаяся из крупной речной системы Анадыря. Здесь она мигрирует в море в более поздние сроки, а завершение ската наблюдается в августе—сентябре (Штуднюк, 1994; Путивкин, 1999).

Экспедиционные исследования 1986 и 1987 гг. в северо-западной части Берингова моря дали следующие результаты: в сентябре сеголетки кеты в прибрежных и открытых водах северной части моря (анадырский и олюторско-наваринский районы) не встречались совсем. Трудно допустить, что они к этому времени уже успели отойти в южные районы. С другой стороны, в юго-западной части моря посткатадромная кета с первых чисел октября 1986 г. была обычна в уловах по всей акватории (рис. 4). Следовательно, прибрежные воды здесь она в массе покидала в сентябре, а в октябре выходила за пределы восточно-камчатского шельфа.

К октябрю, вероятно, выходят в открытые воды сеголетки от анадырского и олюторско-наваринского побережья. В конце октября 1988 г. в последнем из указанных районов сеголетки кеты еще встречались. В сентябре же не было поймано ни одного экземпляра. Это подтверждает вывод о сроках миграции посткатадромной кеты в северных водах моря. В 1986 и 1987 гг. съемки прово-

дидлись от северных (сентябрь) к южным районам (октябрь—ноябрь), что не позволило захватить начало массовой миграции сеголеток кеты севернее мыса Олюторского. В 1990-е гг. эти районы вообще не были охвачены траловыми съемками. Все это в определенной степени создало дефицит информации по биологии кеты на первых этапах ее жизни в море, в частности многочисленной на севере анадырской кеты.

Есть мнение (Takagi et al., 1981), что сеголетки горбуши из северо-западных районов Берингова моря на юг мигрируют вдоль берегов с Восточно-Камчатским течением и только позднее поворачивают на восток. Другие авторы (Бирман, 1985; Карпенко, 1998; Путивкин, 1999) также не исключают влияния течений на распределение молоди горбуши и кеты, и поддерживают мнение об общих районах нагула и путях миграций этих видов лососей. Исходя из этого можно предположить, что северо-западные районы моря некоторая часть сеголеток кеты поки-

дает двигаясь вместе с горбушей в южном направлении вдоль побережья олюторско-наваринского района. В период откочевки миграционные потоки молоди совпадают с основными течениями, прижимающими скопления молоди к берегам. Это положение подтверждают данные о распределении молоди кеты у о-вов Хонсю и Хоккайдо (Irie, 1990), в канале Гуд (Вашингтон) (Вах, 1983) и прол. Литке (Карпенко, 1998).

В прибрежных водах Карагинского залива сеголетки кеты отмечаются начиная с июля—августа (Карпенко, 1998). При этом часть молоди задерживается на нагул в прибрежных районах, в то время как другая стремится покинуть шельфовые воды, рассредоточиваясь в открытых районах моря (Карпенко, 1998).

Данные 1980-х гг. показывают, что в Карагинском заливе посткатадромная кета появляется в уловах начиная с сентября. При анализе распределения покатников кеты в 1986 (рис. 4) и 1987 гг. (рис. 5) заметно, что ее основные скопления наблюдались в северной и южной частях залива, что предполагает два пути миграций в глубоководную часть моря.

Одна часть сеголеток кеты из этого района и, вероятно, часть кеты от мыса Олюторского проделывают дальнейший путь с водами Камчатского течения, постепенно удаляясь от берегов и покидая экономическую зону России в

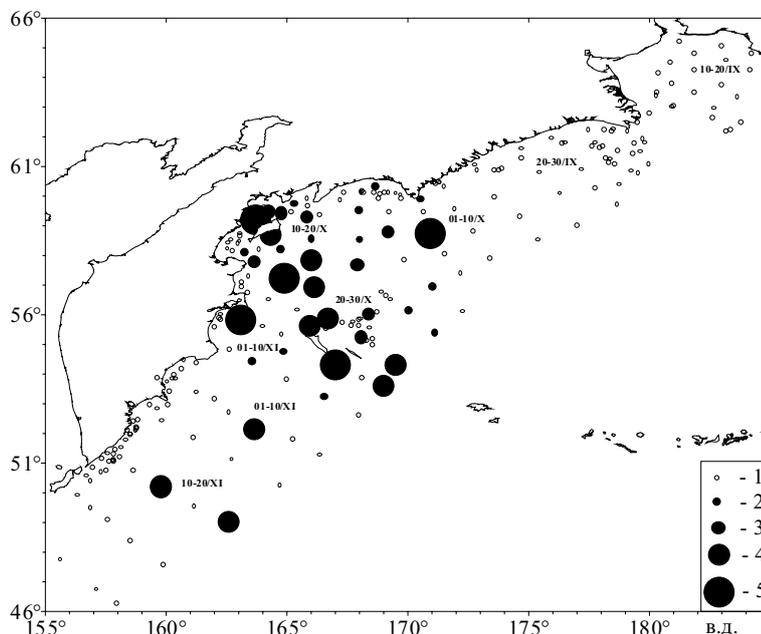


Рис. 4. Пространственное распределение уловов сеголеток кеты 11.09–22.11.1986 г.: 1 — 0, 2 — 1–10, 3 — 11–20, 4 — 21–50, 5 — 51 и более экз./час траления; цифрами обозначены даты работ в районах

Fig. 4. Distribution of trawl catches of chum salmon juveniles 11.09–22.11.1986: 1 — 0, 2 — 1–10, 3 — 11–20, 4 — 21–50, 5 — 51 and more species per trawl hour; numerals are dates of survey

пределах 48–50° с.ш. (Радченко, 1994). Другая часть кеты от карагинско-олюторского района мигрирует через глубоководную часть моря, выходя в Тихий океан через прол. Ближний и соседние с ним проливы Алеутских островов (см. рис. 4). Во второй—третьей декадах октября в глубоководную Командорскую котловину подходит и часть сеголеток из рек, расположенных севернее, в частности анадырская кета, дальнейшие миграции которой происходят преимущественно в юго-восточном направлении. Описанная схема хорошо согласуется с известными представлениями о миграциях посткатадромной кеты в западной части Берингова моря (Salo, 1991; Ogura, 1994).

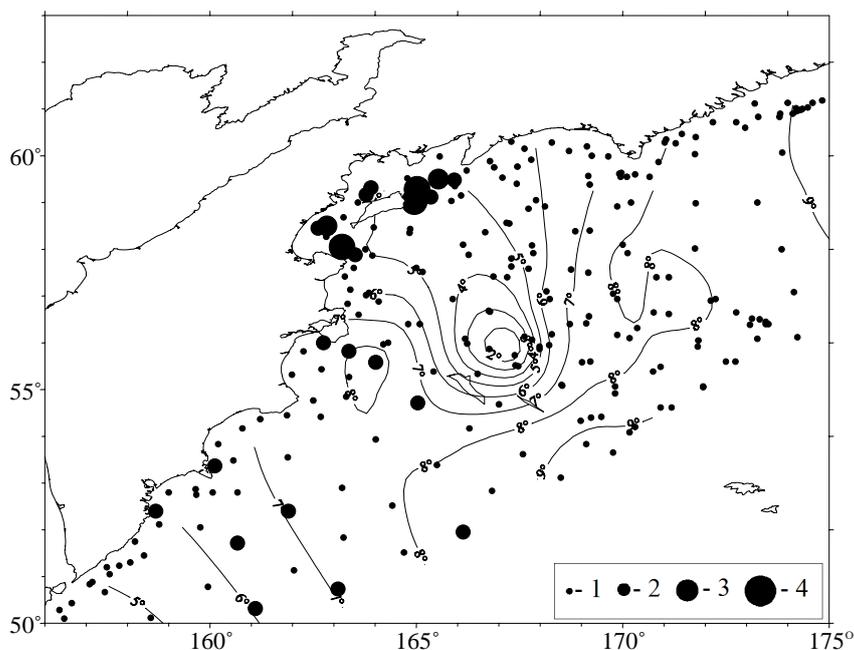


Рис. 5. Распределение уловов сеголеток кеты 01.09–11.11.1987 г.: 1 — 0, 2 — 1–10, 3 — 11–25, 4 — 26–50 экз./час траления; изолинии — температура воды на поверхности, °С

Fig. 5. Distribution of trawl catches of chum salmon juveniles 01.09–11.11.1987: 1 — 0, 2 — 1–10, 3 — 11–25, 4 — 26–50 species per trawl hour; lines show surface water temperature, °С

1986 г. (Радченко, 1994). В конце ноября — начале декабря 1988 г. часть сеголеток кеты (выловлено 27 экз.) перед выходом в океан задерживалась в центральной глубоководной котловине моря. В ноябре же аномально холодного 1991 г. в центральной части Алеутской котловины был пойман только 1 экз.

В целом динамику распределения посткатадромной кеты в водах западной части Берингова моря можно соотнести с расположением поверхностной изотермы 4 °С. При более низких температурах кета в Беринговом море встречается лишь случайно. В южной же глубоководной котловине Охотского моря и в прикурильских водах в ноябре—январе сеголетки кеты встречаются при температурах поверхностных вод 2–3 °С.

Массовый выход сеголеток кеты в океанские воды от побережья восточной Камчатки происходит примерно в то же время, что и в Беринговом море, поскольку начиная с октября она уже встречается на значительном удалении от Камчатки. К середине ноября сеголетки кеты окончательно покидают прибрежные воды восточной Камчатки. В это время посткатадромная молодь рассредоточивается в открытых океанских водах, где температуры поверхностных вод выше прибрежных на 3–4 °С (Соболевский и др., 1994). Линейные размеры этой молоди во второй декаде ноября в среднем достигают 23,6–24,5 см.

Западную часть Берингова моря сеголетки кеты в массе покидают к концу ноября. Однако сроки отхода молоди как из прибрежных районов, так и из центральных зависят от температурного режима года, а точнее — от температуры поверхностной водной массы. Так, в 1987 г. отход молоди начался на 10–15 дней раньше, чем в более теплом

Дальнейшее перераспределение сеголеток кеты происходит широким фронтом в восточном и юго-восточном направлениях. В отличие от западнокамчатской кеты, молодь восточного побережья Камчатки после выхода из прибрежных районов сразу мигрирует в открытые океанские воды. Однако уже здесь, на удалении 150–200 миль от берега, она может задерживаться до декабря. Как и в Беринговом море, молодь кеты встречается в тихоокеанских водах при температуре поверхностных вод не ниже 3–5 °С (рис. 6). К концу первого зимнего месяца она, вероятно, окончательно покидает пределы экономической зоны России и начиная с февраля встречается в открытых водах северо-западной части Тихого океана.

Характеризуя общие закономерности осеннего распределения молоди кеты первого морского года жизни, можно, с одной стороны, отметить высокий темп миграций сеголеток кеты из непосредственно прибрежной зоны обширных северных мелководных районов и вод шельфа в открытое море (характерно, что происходит это еще при высоких температурах воды, входящих в диапазон оптимальных значений для вида). С другой стороны, нельзя не заметить длительную задержку сеголеток кеты в медленно охлаждающихся глубоководных районах Охотского и Берингова морей. Миграции молоди кеты от мелководья Карагинского залива и восточнокамчатского шельфа, казалось бы, можно объяснить неблагоприятными кормовыми условиями, складывающимися здесь осенью в результате выедания макропланктона конкурентами кеты (из рыб в основном минтай) (Шунтов и др., 1993; Радченко, 1994). В противоположность этому, на обширном североохотоморском шельфе, где до глубокой осени нагуливаются многочисленные здесь минтай и сельдь, общая биомасса макропланктона и его концентрации на единицу площади выше, чем в глубоководной части моря (Волков, 1996). Благоприятны кормовые условия и на мелководье Анадырского залива (Путивкин, 1999).

По нашему мнению, тяготение на определенном этапе жизни в море посткатадромной молоди кеты к районам, находящимся под влиянием океанических водных масс (глубоководные котловины морей, западнокамчатский свал, находящийся под влиянием переносимых Западно-Камчатским течением вод океанского происхождения), является проявлением жизненной стратегии, направленной на освоение кормовых ресурсов именно океанской пелагиали. Это определяет формирование соответствующей системы адаптации к самому длительному — морскому (точнее, океаническому) — периоду жизни.

По нашему мнению, тяготение на определенном этапе жизни в море посткатадромной молоди кеты к районам, находящимся под влиянием океанических водных масс (глубоководные котловины морей, западнокамчатский свал, находящийся под влиянием переносимых Западно-Камчатским течением вод океанского происхождения), является проявлением жизненной стратегии, направленной на освоение кормовых ресурсов именно океанской пелагиали. Это определяет формирование соответствующей системы адаптации к самому длительному — морскому (точнее, океаническому) — периоду жизни.

Распределение и миграции азиатской кеты в период зимне-весеннего нагула. Вопрос о зимнем распространении азиатской кеты в первый морской год жизни в литературе освещен недостаточно. Информация,

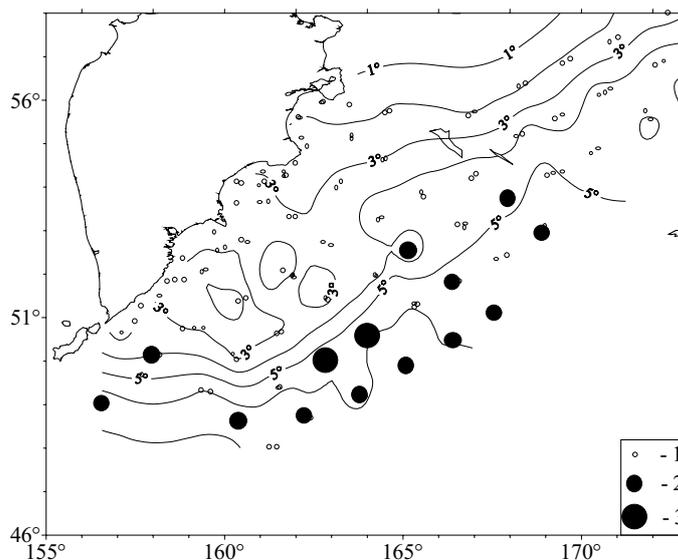


Рис. 6. Пространственное распределение уловов сеголеток кеты 12.11–29.12.1991 г.: 1 — 0, 2 — 1–10, 3 — 11–25 экз./час траления

Fig. 6. Distribution of trawl catches of chum salmon juveniles 12.11–29.12.1991: 1 — 0, 2 — 1–10, 3 — 11–25 species per trawl hour

полученная в промысловых и научно-исследовательских экспедициях 1960–1980-х гг., дает лишь приблизительное представление о районах нагула и распределении кеты этой возрастной группы на обширных акваториях Северной Пацифики (Hartt, 1962, 1966; Neave et al., 1976; Бирман, 1985; Ogura, 1994). Несколько расширить представления о биологии лососей в зимний период нагула позволили комплексные экспедиции ТИНРО-центра, проведенные в конце 1980-х — начале 1990-х гг. в северо-западной части Тихого океана. К настоящему времени материалы, собранные в этих экспедициях, частично опубликованы (Глебов, Рассадников, 1997; Старцев, Рассадников, 1997).

Исследования в открытых водах северо-западной части Тихого океана были проведены в зимне-весенний период 1986–1992 гг. По данным этих экспедиций можно заключить, что основная масса посткатадромной кеты к концу января — началу февраля подходит к зоне Субарктического фронта. В течение весны кета первого морского года жизни встречается в районе между 152° в.д.– 170° з.д. и 40 – 46° с.ш. Несомненно, часть рыб в ходе освоения новых жизненных пространств распространяется восточнее указанной границы, где смешивается с кетой американских популяций (Бирман, 1985; Salo, 1991; Ogura, 1994).

Температура поверхностных вод во второй декаде февраля — марте в местах, где встречалась кета, составляла 3 – 11°C . Максимум уловов кеты (до 980 экз./час траления) отмечался на участке, ограниченном координатами 40 – 43° с.ш. и 160 – 170° в.д. (рис. 7), ближе к северной периферии фронтальной зоны. В этот район мигрирует кета из тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки, т.е. рыба большинства азиатских стад, включая многочисленную японскую (Neave et al., 1976; Ogura, 1994; Myers et al., 1996). Судя по неоднородности распределения и невысокой численности кеты в уловах юго-западных и западных станций, можно заключить, что к марту часть рыб уже перераспределилась из этого района. Вероятно, некоторое ее количество находилось севернее и северо-восточнее границ макрополигона, где исследования не проводились.

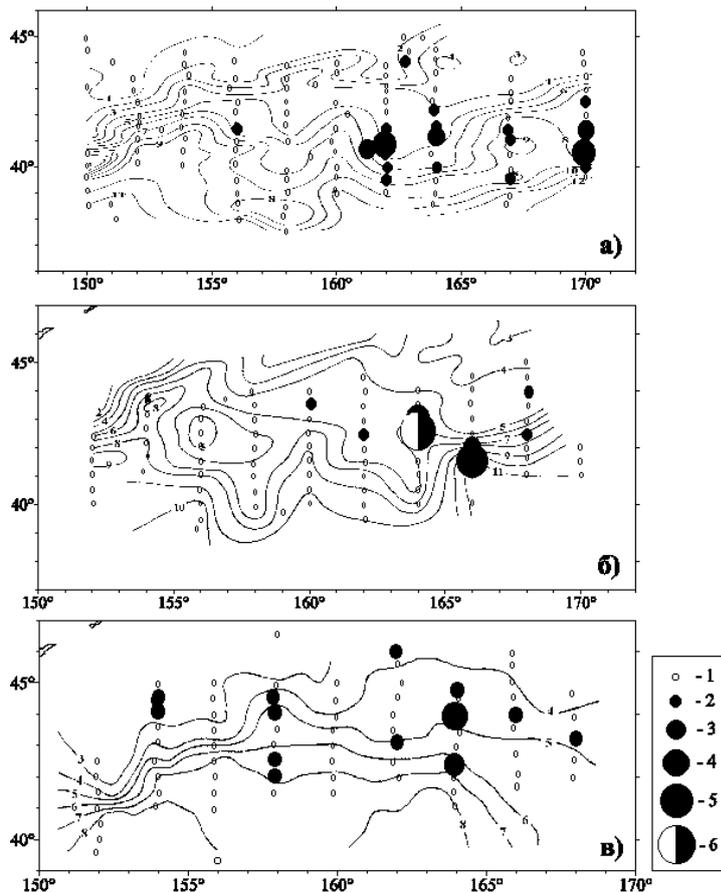
В апреле—мае восточнее и несколько севернее этого района кета первого морского года жизни встречалась при температурах поверхностных вод не ниже 4°C . Максимум уловов наблюдался у северной и южной периферии съемки. Западнее 170° в.д., где температуры не превышали 2 – 3°C , кета полностью отсутствовала.

В целом весеннее распределение кеты в районах исследований можно охарактеризовать как неравномерно-пятнистое (рис. 7). Объяснить это, вероятно, можно исходя из представлений о не однофакторном, а многофакторном влиянии условий на ее распределение. Судя по широкому диапазону температур, при которых встречались сеголетки (3 – 10°C), можно заключить, что температура воды если и оказывает лимитирующее действие на распределение кеты, то только наряду с действием других факторов. Здесь стоит оговориться, что вывод о высокой пластичности кеты по отношению к условиям среды (в частности к температуре) не распространяется на пороговые для вида значения температур. Более убедительными выглядят доводы в пользу влияния на распределение кеты водных масс различного происхождения, а также зависимости ее распределения от положения зоны Субарктического фронта и связанных с ним мезомасштабных вихрей различных ориентаций, которые обеспечивают условия для нагула. Ниже мы более подробно рассмотрим взаимосвязь распределения кеты с фоновыми условиями.

Представления о районах зимне-весеннего нагула кеты старших возрастных групп до конца 1980-х гг. складывались главным образом на основе данных мечения рыб и дальнейшего учета производителей в нерестовых реках (Бирман, 1985; Коновалов, 1980). Эти исследования позволили определить границы распространения кеты из различных географических регионов и соста-

Рис. 7. Распределение уловов сеголеток кеты в тихоокеанских водах северо-западной Пацифики: **а** — 12.02–30.04.1987, **б** — 22.02–19.03.1989, **в** — 21.02–20.03.1991 г.; 1 — 0, 2 — 1–50, 3 — 51–100, 4 — 101–250, 5 — 251–500, 6 — 501 и более экз./час траления; изолинии — температура воды на поверхности, °С

Fig. 7. Distribution of trawl catches of chum salmon juveniles in northwest Pacific ocean: **a** — 12.02–30.04.1987, **б** — 22.02–19.03.1989, **в** — 21.02–20.03.1991; 1 — 0, 2 — 1–50, 3 — 51–100, 4 — 101–250, 5 — 251–500, 6 — 501 and more species per trawl hour; lines show surface water temperature, °С



вить ряд генерализованных схем (Hartt, 1962, 1966; Neave et al., 1976; Ogura, 1994; Myers et al., 1996). Согласно последним наибольшее разнообразие стад кеты отмечено в приалеутском районе Тихого океана. По данным исследователей (Hartt, 1962, 1966; Neave et al., 1976; Бирман, 1985), кета американского происхождения распространяется на запад приблизительно до 177° в.д. и, вероятно, до 170° з.д. численно преобладает над азиатскими стадами этого вида. В этом же районе и западнее зимует кета почти всех дальневосточных стад. Миграции их прослежены к восточному и западному побережьям Камчатки, в р. Анадырь, к северному побережью Охотского моря, в реки Сахалина и Курильских островов, о. Хоккайдо и в р. Амур. До конца пока не ясно распространение в океане кеты Приморья. Возврат меток в реки Приморья наблюдался от единичных экземпляров кеты, помеченных в апреле—июне восточнее (150–170° в.д. и 40–45° с.ш.) о. Хоккайдо (Ogura, 1994; Myers et al., 1996). Несмотря на большие масштабы мечения, восточнее указанных координат ее присутствие обнаружено не было. Дальше других на восток проникает кета овов Хоккайдо и Хонсю (вплоть до 145° з.д.) и кета восточнокамчатских популяций (приблизительно до 150° з.д.). Помимо этого считается, что осенняя кета, как созревающая позже, совершает более далекие миграции от родных рек, чем летняя (Бирман, 1985). Таким образом, районы нагула кеты американских и азиатских популяций перекрываются от 177° в.д. до 145° з.д.

Северные и южные границы распространения кеты в океане определяются положением изотерм, соответствующих предельным для вида значениям температуры 1–15 °С (Коновалов, 1980; Бирман, 1985). Столь обширное распространение азиатской кеты в тихоокеанских водах большинство исследователей связывают с ее продолжительным сроком жизни и наличием в море одновременно нескольких поколений.

Данные траловых зимне-весенних съемок ТИНРО-центра в открытых водах Тихого океана показали, что кета второго морского года жизни и старше (длиной от 35 см и более) встречается в уловах от 152° в.д. до 175° з.д. Результативные по уловам кеты траления были выполнены в диапазоне температур 3–11 °С, а максимум уловов наблюдался при 5–8 °С. По распределению уловов (рис. 8) заметно, что основная часть кеты этих возрастов в феврале—марте держалась восточнее 160° в.д. Незначительные уловы кеты в западной части района исследований, казалось бы, можно объяснить наличием здесь высокоградиентных температурных зон. Помимо этого район западнее 170° в.д. находится под воздействием более холодных вод одной из ветвей течения Ойясио, и в марте на значительной площади его акватории преобладают температуры 3–4 °С. С другой стороны, известно, что преданадромная и нагульная кета в период летнего нагула отнюдь не избегает низкотемпературных зон, а свободно проходит их (Шунтов и др., 1993; Шунтов, 1994).

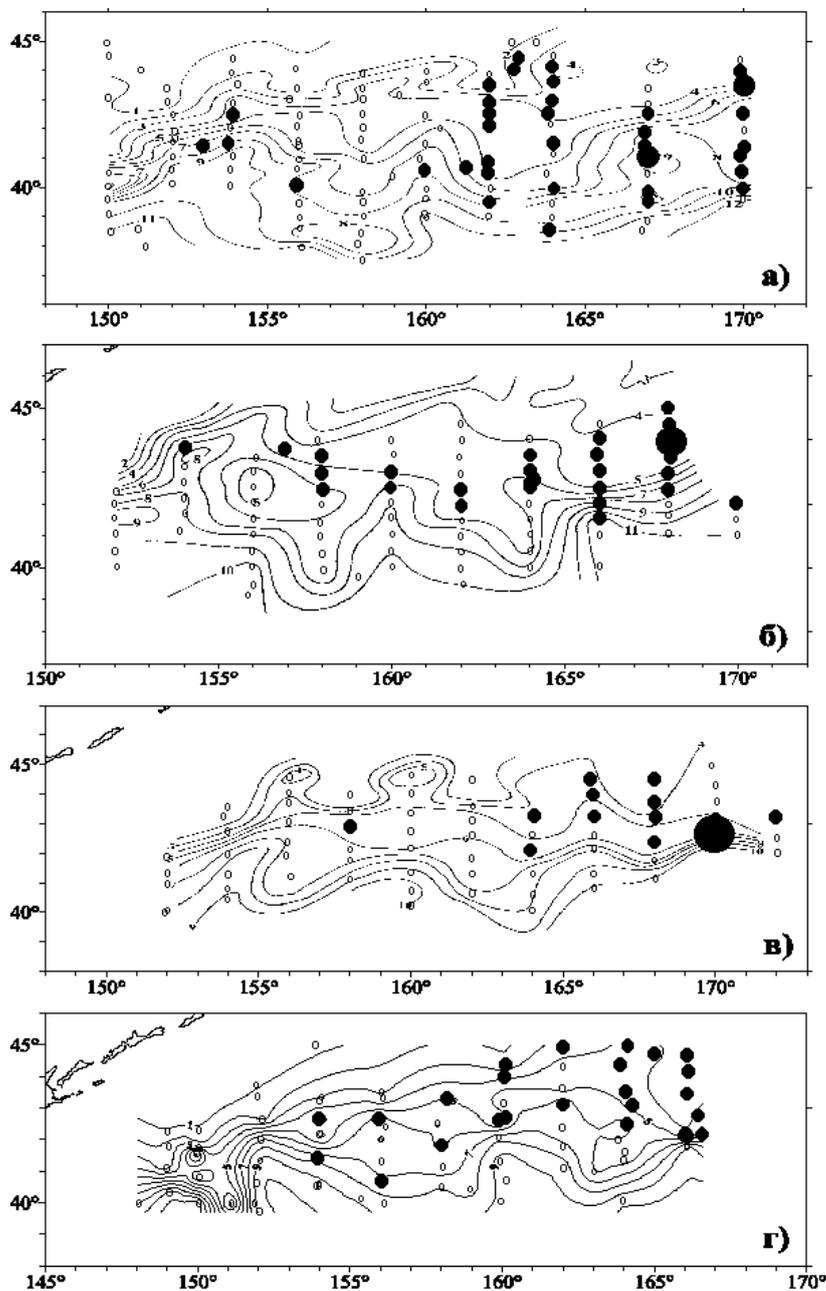


Рис. 8. Распределение уловов кеты возраста 2 года и старше в водах северо-западной Пацифики: а — 12.02–30.04.1987, б — 22.02–19.03.1989, в — 19.02–20.03.1990, г — 09.03–13.04.1992 г. Условные обозначения как на рис. 7; изолинии — температура воды на поверхности, °С

Fig. 8. Distribution of trawl catches of chum salmon 2 age and older in northwest Pacific ocean: а — 12.02–30.04.1987, б — 22.02–19.03.1989, в — 19.02–20.03.1990, г — 09.03–13.04.1992. Conventional signs as in fig. 7; lines show surface water temperature, °С

На наш взгляд, такое распределение кеты старших возрастов можно объяснить исходя из сроков их сезонных (осенне-зимних) миграций. Неполовозрелая кета в массе выходит в открытые воды Тихого океана раньше сеголеток (не позднее декабря) и, вероятно, к концу марта перераспределяется восточнее рассматриваемого района. Помимо этого неполовозрелая кета старших возрастов заходит на нагул в Охотское море и прикурильские воды в небольших количествах, а миграции неполовозрелых рыб из восточнокамчатских вод и западной части Берингова моря происходят восточнее рассматриваемого района.

По мере сезонного прогрева вод кета смещается на север и северо-запад. В мае при температуре воды 3–4 °С она появляется в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки. Так, со второй декады мая 1987 г. кета была равномерно распределена в тихоокеанских водах северных Курильских островов, а с первой декады июня встречалась в тихоокеанских водах южных Курильских островов. К концу мая неполовозрелая кета подходит к проливам Алеутских и Командорских островов и начинает заходить в Берингово море. Северный тренд миграций кеты закладывается еще весной, когда она только начинает свое движение из районов зимнего обитания в открытом океане.

Распределение кеты в период преданадромных миграций. *Неполовозрелая кета.* Известно, что кета почти всех азиатских стад в период сезонного нагула (лето и осень) в больших количествах заходит в Берингово море и сопредельные воды Тихого океана (Manzer et al., 1965; Sano, 1966; Salo, 1991; Ogura, 1994). Данные учетных траловых съемок ТИНРО-центра в западной части Берингова моря и в водах восточной Камчатки свидетельствуют о доминировании (зачастую исключительном) среди нагульных скоплений лососей кеты, что не соответствует реальной численности популяций этого вида, размножающихся в реках прилегающего побережья материка (Шунтов, 1989; Шунтов и др., 1993; Путивкин, 1999).

В отношении Охотского моря и сопредельных с ним вод Тихого океана как районов сезонного (май—август) нагула неполовозрелой кеты, исключая сеголеток, мнения противоречивы. Так, А.М.Каев (1999) считает, что создается впечатление, что Охотское море и сопредельные воды Тихого океана используются местными популяциями кеты для нагула лишь дважды — в возрасте сеголетки и в год возврата на нерест. Несомненно, Охотское море, в особенности его северная часть, является лишь периферией области нагула для неполовозрелой кеты (Старовойтов, 1998). Однако, несмотря на это, заход сюда рыб с явным отсутствием признаков созревания гонад (III стадия зрелости, ГСИ до 0,1–0,5 %) очевиден. Ежегодные экспедиционные исследования ТИНРО-центра в эпипелагиали дальневосточных морей с практически тотальным охватом акваторий на протяжении разных сезонов дают все новые доказательства этому. Данные, полученные ранее И.Б.Бирманом, также указывают на присутствие в эпипелагиали Охотского моря неполовозрелой кеты: "...вместе с нерестовыми стадами, а также вслед за ними проходит в Охотское море, поднимаясь далеко на север, и значительная масса неполовозрелых рыб" (Бирман, 1968, с. 39). Однако цитируемый автор указывал на то, что среди нагульной неполовозрелой кеты в Охотском море большая часть приходится на двухлеток. По нашим данным, в уловах эпипелагических тралений, выполненных в Охотском море в летний период 1990-х гг., кета возраста 1+ встречалась лишь единично (1–2 экз./час траления) (рис. 9). Неполовозрелая кета здесь была представлена преимущественно особями старших возрастов, а не рыбами второго морского года жизни.

В июле двухлетки кеты также единично встречаются в тихоокеанских водах восточной Камчатки и северных Курильских островов. Часть их заходит в Берингово море (рис. 9). В августе—сентябре 1987 г. в открытых водах Алеутской и Командорской котловин основу уловов составляла кета предположительно возраста 1+ с длиной тела от 32 до 40 см, а средние значения соответственно 36,9 и 38,2 см.

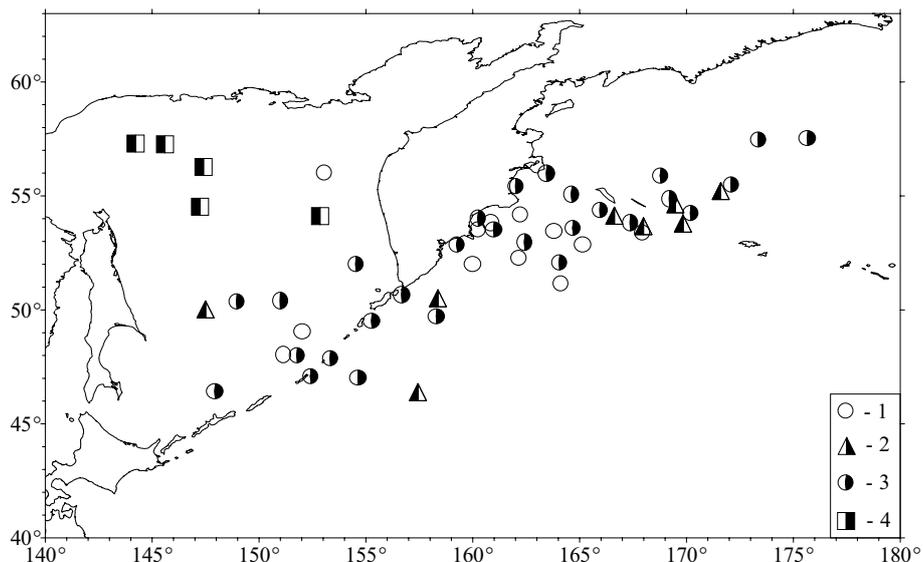


Рис. 9. Места поимки двухлеток (1+) кеты в летний период 1990-х гг.: 1 — 30.06–26.07.1991, 2 — 01–23.07.1993, 3 — 12.07–19.08.1995, 4 — 30.07–28.08.1997

Fig. 9. The places of catch of chum salmon 1+ age in summer 1990th: 1 — 30.06–26.07.1991, 2 — 01–23.07.1993, 3 — 12.07–19.08.1995, 4 — 30.07–28.08.1997

Приведенные данные свидетельствуют в пользу того, что двухлетки кеты в летне-осенний период нагуливаются не только в районах зимовки, но и осваивают ресурсы пелагиали Берингова и Охотского морей. Летняя миграция двухлеток кеты в Охотское море наблюдается, однако нет оснований для выводов о ее массовости.

Начиная с мая неполовозрелая кета старших возрастов встречается в водах восточной Камчатки, а к началу следующего месяца (июнь) — и в юго-западной части Берингова моря. Так, уже в первой декаде июня 1991 и 1995 гг. в юго-западной части Берингова моря кета отсутствовала в уловах лишь в ряде шельфовых тралений (рис. 10). К востоку, в центральной части моря, неполовозрелая кета штучно отмечалась в уловах со второй половины июня, а максимум ее уловов был получен в июле (рис. 10). Начиная с первых чисел августа неполовозрелые рыбы широко распространяются по всей площади западной части Берингова моря и поднимаются в его северную часть, вплоть до чукотского шельфа.

Осеннее распределение и миграции кеты в западной части Берингова моря подробно исследовались в 1986–1988 гг. На севере моря в середине августа — сентябре 1987 г. в траловых уловах преобладала (до 70 % численности) крупная (длиной 52–67 см) неполовозрелая кета. В юго-западной части моря неполовозрелая кета преимущественно нагуливалась в глубоководных районах, а в северо-западной она в значительных количествах (до 77 экз./час траления) отмечалась на шельфе над глубинами до 100 м и вблизи Анадырского залива.

В целом распределение кеты в западной части Берингова моря в летне-осенний период можно представить в виде схемы: в прибрежных районах держится крупная неполовозрелая рыба, над свалом глубин и внешним шельфом — неполовозрелая возраста 2+ и старше, а в открытых водах глубоководных котловин — преимущественно сеголетки и двухлетки.

Схема осенних миграций кеты старших возрастных групп отличается от таковой двухлеток и сеголеток. Двухлетки и более старшие возрастные группы кеты в массе мигрируют из западной части Берингова моря в юго-восточном и восточном направлениях. При этом старшие возрастные группы неполовозрелой кеты покидают экономическую зону России несколько раньше двухлеток и сеголеток. Так, по данным исследований, в октябре—ноябре 1988 г. в Алеутской котловине облавливалась преимущественно кета предположительно на вто-

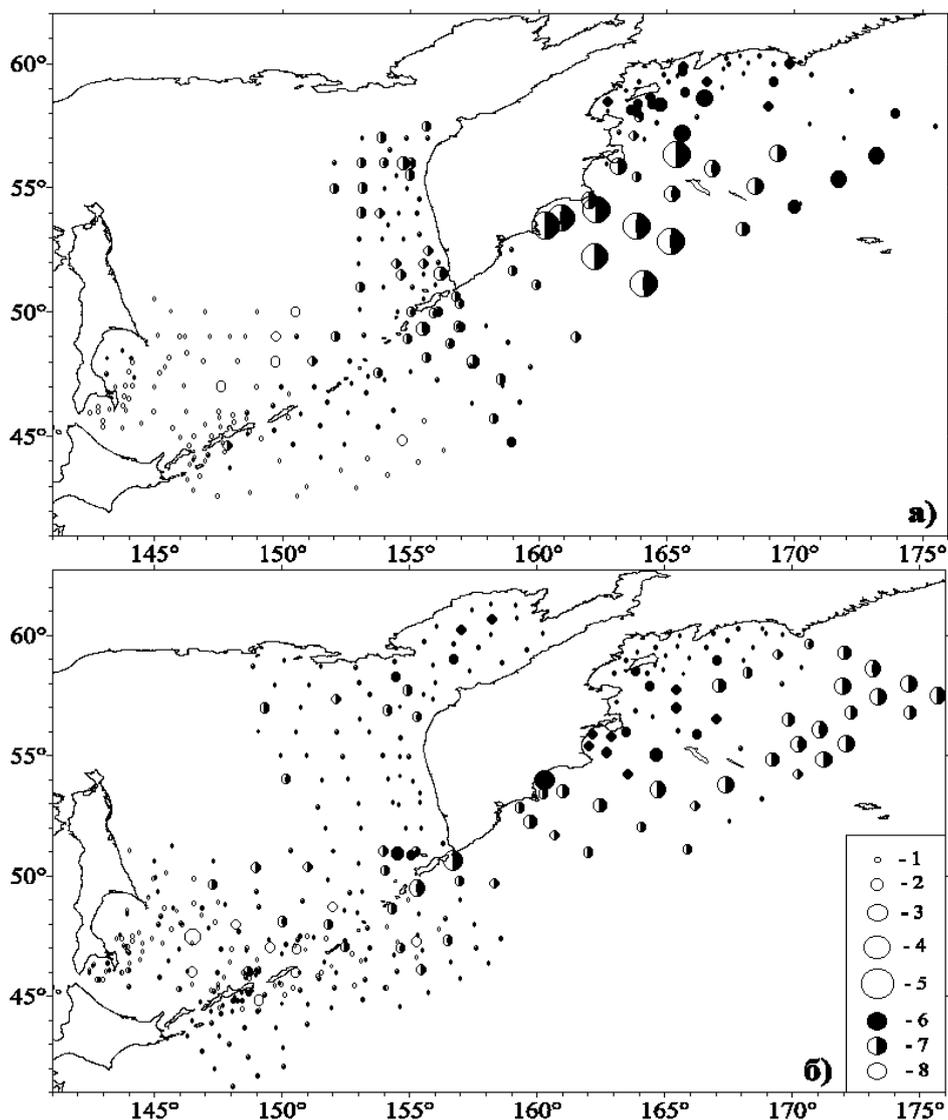


Рис. 10. Распределение уловов неполовозрелой кеты летом 1991 (а) и 1995 (б) гг.: 1 — 0, 2 — 1–5, 3 — 6–10, 4 — 11–20, 5 — 21 и более экз./час траления; 6 — июнь, 7 — июль, 8 — август

Fig. 10. Distribution of trawl catches of immature chum salmon in summer 1991 (а) and 1995 (б): 1 — 0, 2 — 1–5, 3 — 6–10, 4 — 11–20, 5 — 21 and more species per trawl hour; 6 — June, 7 — July, 8 — August

ром морском году жизни (средняя длина 40,5 см) и сеголетки. Крупные же неполовозрелые рыбы присутствовали здесь лишь штучно. В начале декабря 1988 г. в эпипелагиали западной части Берингова моря встречались только отдельные экземпляры сеголеток кеты.

Данные экспедиций 1987 и 1990 гг. также подтверждают вывод о более поздней миграции кеты младших возрастов. В октябре—ноябре 1987 г. в юго-восточной части Командорской котловины моря неполовозрелая кета (кроме сеголеток) в уловах была представлена рыбами, средние размеры которых составляли 38–48 см. За проливами, в тихоокеанских водах, неполовозрелая кета была крупнее — 52,3–72,0 см (рис. 11). В октябре 1990 г. (23–30 октября) западнее 175° в.д. в уловах 12 результативных тралений присутствовала исключительно кета, средние размеры которой не превышали 35,8–42,3 см. Здесь же, в Алеутской котловине, на 3 станциях были встречены и ее сеголетки.

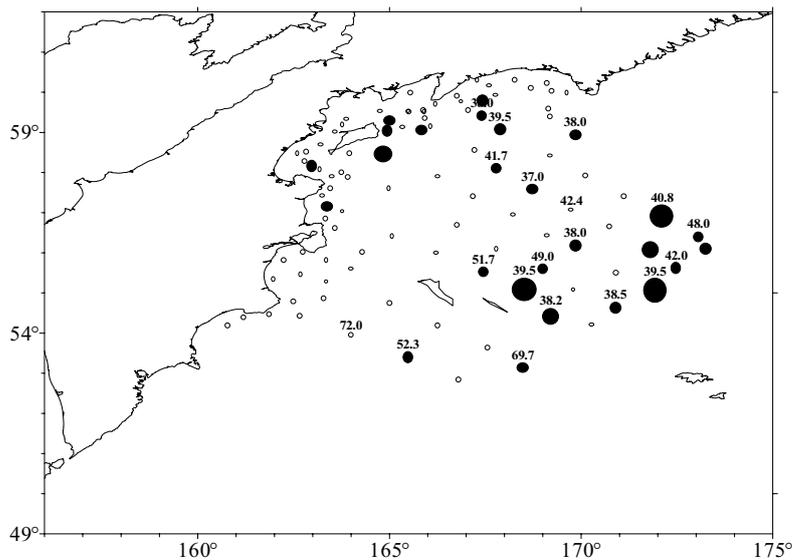


Рис. 11. Распределение уловов неполовозрелой кеты 01.10–05.11.1987 г. Градации уловов как на рис. 10; цифры над кружками — средняя длина кеты, см

Fig. 11. Distribution of trawl catches of immature chum salmon 01.10–05.11.1987. Conventional signs as in fig. 10; numerals above circles are average fork length of fishes, cm

Таким образом, кета второго морского года жизни, как и сеголетки, покидает воды Берингова моря в среднем на две—три недели позже кеты старших возрастов. Расхождения в сроках миграций и выборе районов нагула неполовозрелой кеты разных размерно-возрастных когорт, вероятно, связаны с дискретностью их горизонтального распределения в период летнего нагула. Крупноразмерная неполовозрелая

кета движется в авангарде, доходя до зоны шельфа и свала глубин. Кета, прошедшая в море 1 год, мигрирует в западную часть моря несколько позднее и преимущественно задерживается в глубоководной зоне. Сюда же, в медленно остывающие воды Командорской и Алеутской котловин, к осени подходят сеголетки. Кета этих возрастных групп продолжает нагуливаться здесь до глубокой осени, когда воды шельфа уже значительно остывают. Кета старших возрастных когорт, в отличие от посткатадромной молодежи, мигрирует в тихоокеанские воды без образования плотных концентраций по пути следования вплоть до периферии Субарктического фронта (Радченко, 1994).

Приведенная схема распределения неполовозрелой кеты в период летне-осеннего нагула является важным фрагментом, который определяется жизненной стратегией тихоокеанских лососей, заключающейся в постоянном движении и рассредоточении по пригодной для нагула акватории с целью максимально широкого освоения ее ресурсов. Последнее справедливо не только для акватории Берингова моря, но и для Охотского, а также тихоокеанских вод восточной Камчатки и Курильских островов.

На схемах распределения неполовозрелой кеты, построенных по данным 1991 и 1995 гг. (см. рис. 10), заметно, что основная масса неполовозрелой кеты мигрирует в Охотское море через северные курильские проливы. После проникновения в Охотское море дальнейшие ее миграции проходят в пределах западнокамчатского шельфа и свала глубин.

В воды западной Камчатки в течение летних месяцев постоянно происходит приток все новых рекрутов неполовозрелых рыб. Вероятно, это связано с волнами хода половозрелой рыбы, вслед за которой идет и часть неполовозрелой. Примечательно то обстоятельство, что дискретность распределения неполовозрелой кеты различных размерно-возрастных когорт, отмеченная в эпиэпелагиали Берингова моря, наблюдалась и в Охотском море. Результаты анализа распределения неполовозрелой кеты показывают, что в Охотское море первыми (в июне — начале июля) заходят крупноразмерные рыбы, средние размеры тела которых превышают 50 см. Вслед за ними с задержкой в одну—две недели

следует кета меньших размеров. Пространственное распределение последней так же, как и в эпипелагиали Берингова моря, разобщено: крупная рыба предпочитает держаться в пределах шельфа и редко встречается за 100-метровой изобатой, кета же меньших размеров облавливается в районах свала глубин и лишь единично отмечается в уловах прибрежных тралений. В западных и центральных районах севера Охотского моря неполовозрелая кета присутствовала в значительно меньших количествах, однако и здесь в ее распределении была заметна эта закономерность: в центральных районах облавливалась кета, средние размеры которой были меньше, чем у рыб, пойманных в прибрежных районах (рис. 12).

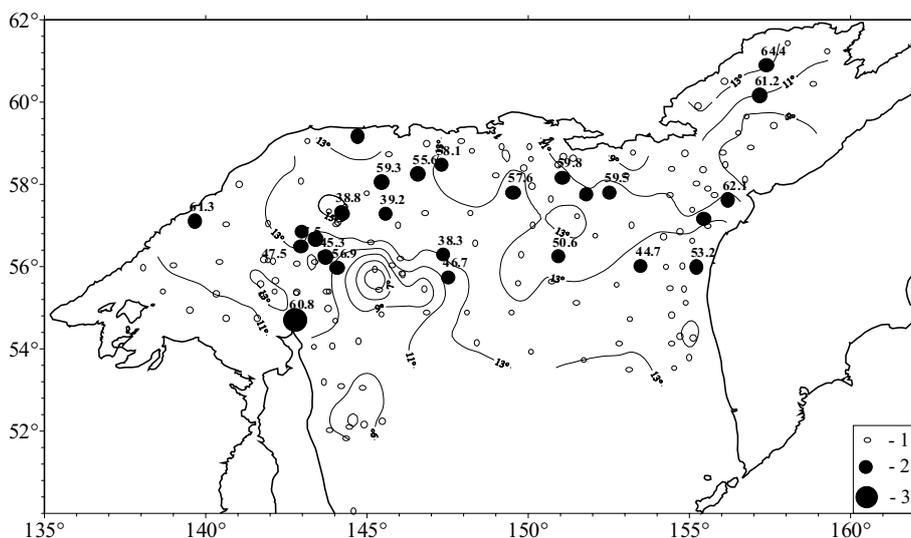


Рис. 12. Распределение уловов неполовозрелой кеты 09.07–16.08.1997 г.: 1 — 0, 2 — 1–5, 3 — 6–10 экз./час траления; цифрами обозначены средние размеры неполовозрелой кеты, см; изолинии — температура воды на поверхности, °С

Fig. 12. Distribution of trawl catches of immature chum salmon 09.07–16.08.1997: 1 — 0, 2 — 1–5, 3 — 6–10 species per trawl hour; numerals above circles are average fork length of immature chum salmon, cm; lines show surface water temperature, °C

По нашему мнению, большинство неполовозрелых рыб мигрирует в северо-западную часть моря из восточных районов (в частности из районов, прилегающих к западнокамчатскому побережью), описывая в ходе миграции широкий полукруг на некотором удалении от североохотоморского побережья. Меньшее число мигрантов проходит в северном направлении от центральной южной котловины моря и от средних курильских проливов. Перераспределение неполовозрелой кеты из северных районов на юг моря, вероятно, происходит с окончанием последнего летнего месяца. К сентябрю—октябрю эта группа рыб встречается в северной части моря лишь штучно. В то же время неполовозрелая кета уже облавливается с тихоокеанской стороны Курильской гряды.

Несомненно, основная масса нагульной кеты покидает воды Охотского моря раньше сеголеток, однако часть неполовозрелых рыб может продолжать нагуливаться на юге моря до глубокой осени: в ноябре в этом районе еще сохраняются благоприятные поверхностные температуры (Радченко и др., 1991). Самая длительная задержка неполовозрелой кеты в Охотском море была отмечена зимой 1994 г. До второй декады декабря кета единично (1–3 экз./час траления) еще встречалась с охотоморской стороны южных Курильских островов. Данные исследований в осенне-зимний период 1990-х гг. свидетельствуют в пользу того, что пути миграций неполовозрелых рыб старших возрастов из южной части моря совпадают с таковыми сеголеток — Охотское море неполовозрелая кета в массе покидает, проходя через проливы Фриза и Буссоль.

Половозрелая кета. Характер распределения созревающих рыб в районах зимовки и нагула соотносится со сроками их нерестовой миграции (Neave et al., 1976; Бирман, 1985; Salo, 1991; Ogura, 1994). Протяженность нагульных миграций и последовательность начала нерестовой миграции определяются, с одной стороны, принадлежностью к сезонной расе, а с другой — географическим положением районов воспроизводства (Бирман, 1985). Как правило, более далекие миграции от родных рек и более поздний ход наблюдается у рыб осенней расы южных районов воспроизводства.

В летний и осенний периоды в эпипелагиали дальневосточных морей и сопредельных тихоокеанских водах наблюдается массовая экспансия преданадромной кеты. Ее распределение в морских и океанических районах в этот период представляет собой сложную картину, являющуюся результатом наложения путей миграций многочисленных популяций летней и осенней рас и возрастных групп.

Основываясь на известных схемах миграций (Hartt, 1962, 1966; Neave et al., 1976; Бирман, 1985; Salo, 1991) и еще не опубликованных результатах экспедиционных работ ТИПРО-центра, можно отметить, что генеральные направления миграций преданадромной кеты в межгодовом аспекте не претерпевают существенных изменений. Вероятно, в северо-западной Пацифике существуют три основных направления миграций созревающей кеты из районов зимнего обитания. Первый — в направлении курило-камчатского района, второй — Алеутских и Командорских островов и, наконец, третий — в западном и юго-западном направлении, к Курильским островам.

В отличие от Охотского, в Берингово море мигрирует часть созревающей кеты, нерест которой связан с реками не только берингоморского побережья, но и других регионов. В частности, по данным мечения 1956–1995 гг. установлено, что в западную часть Берингова моря в летние месяцы (главным образом в июле) заходит азиатская половозрелая кета японских, западнокамчатских, восточносахалинских популяций, а также кета менее многочисленных стад (Salo, 1991; Ogura, 1994; Myers et al., 1996). При этом наиболее обширное летнее распространение в Беринговом море (вплоть до Анадырского залива) имеет созревающая кета, места воспроизводства которой находятся в реках Японских островов (Myers et al., 1996). Созревающая кета североохотских, курильских популяций и кета р. Амур в июле—августе отмечаются и в тихоокеанских водах восточной Камчатки (Ogura, 1994; Myers et al., 1996).

Наши данные показывают, что в воды восточной Камчатки и в западную часть Берингова моря созревающая кета подходит к концу мая — началу июня (рис. 13). Об этом же свидетельствуют данные других исследователей (Salo, 1991; Ogura, 1994). Ко второй декаде июня преданадромные рыбы начинают перераспределяться в прибрежные районы юго-западной части моря. В третьей декаде июня 1991 г. в юго-западной части Берингова моря половозрелая кета, несмотря на невысокую численность в уловах, была представлена крупными рыбами (длиной 57–71 см), преимущественно самками (88 %) с коэффициентом зрелости (средним) 3,4 %. В это же время в Карагинском заливе единично облавливалась половозрелая кета, гонадо-соматические индексы которой достигали у самцов 12, а у самок 14,8 %. Вероятнее всего, это были представители относительно немногочисленной головной части хода восточнокамчатской летней кеты. В конце июня — начале июля 1993 и 1995 гг. половозрелые рыбы предпочитали держаться в открытых водах и полностью отсутствовали в прибрежье юго-западной части моря (рис. 13). Во время июльских наблюдений в восточнокамчатских водах практически все траления (до 98 % общего числа) были результативны по уловам кеты. Созревающая кета составляла до трети общей численности пойманных рыб, имела длину от 50 до 71 см, массу от 2000 до 4900 г и гонады на III стадии зрелости и выше (средний ГСИ у самок до 8,1 % и у самцов до 6,5 %). Следует отметить, что исключительно все особи крупнее 54 см имели созревающие гонады, а рыбы мельче 50 см оказы-

вались неполовозрелыми. Судя по размерам и стадиям зрелости созревающих особей, в июле здесь присутствовала часть кеты осеннего хода р. Анадырь, нерест которой в массе завершается в сентябре (Путивкин, 1999), а также осенняя кета других стад, нерестящаяся с сентября по ноябрь.

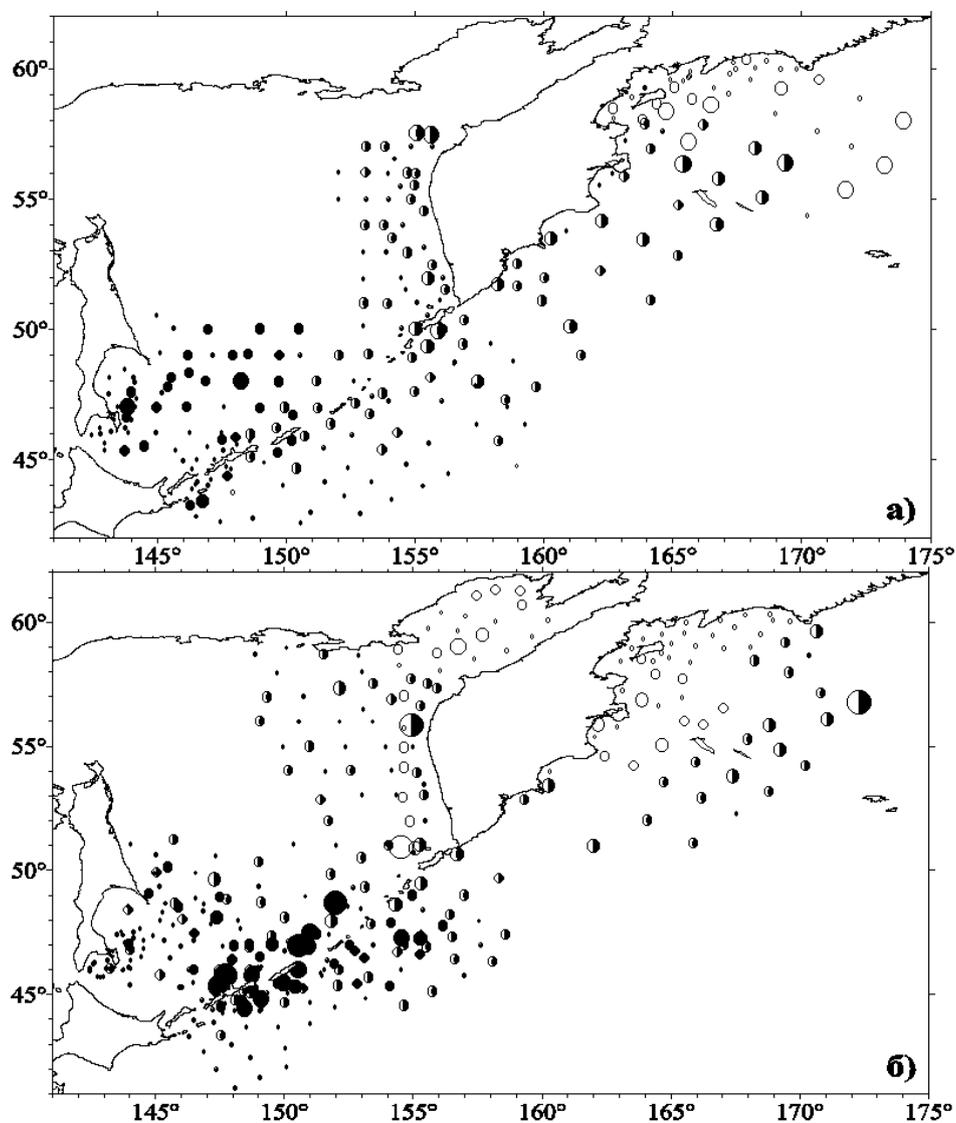


Рис. 13. Распределение уловов половозрелой кеты летом 1991 (а) и 1995 (б) гг. Условные обозначения как на рис. 10

Fig. 13. Distribution of trawl catches of mature chum salmon in 1991 (a) and 1995 (б). Conventional signs as in fig. 10

В июле 1992 г. подавляющее большинство половозрелых рыб (74 % численности созревающей кеты) было сосредоточено в олюторско-карагинском районе. Доля рыб с гонадами на III и III–IV стадиях зрелости составляла 7,8 %, ГСИ самок изменялся от 3,5 до 16,5 % при среднем 7,4 %. Соотношение полов у кеты оказалось близким 1: 1, существенных различий по размерно-весовым характеристикам между полами выявлено не было.

К августу созревающая кета перераспределяется в северные прибрежные районы Берингова моря. В частности, в августе 1987 г. половозрелые рыбы концентрировались на чукотском шельфе (91 % общего количества выловленных здесь самок и 56 % самцов кеты). Температуры поверхностных вод к

этому времени здесь составляли 4–7 °С. В отличие от кеты, пойманной южнее (у мыса Наварин и на олюторском шельфе), в Анадырском заливе созревающая кета имела невысокие значения ГСИ, редко превышающие 5 % у самок и 3 % у самцов. Преднерестовая кета в южных районах была крупнее (65–76 см), а ГСИ этих рыб составлял у самок 6,0–8,5, у самцов 4,8–5,3 %. Несомненно, что в обоих районах присутствовала осенняя кета как “местного” происхождения, которая нагуливалась в преддверии анадромной миграции на шельфе, так и созревающая из других регионов, нерест которой будет происходить в октябре—ноябре. Несколько позднее (сентябрь) в меньших количествах (5,7 %) половозрелая кета встречалась и на карагинском шельфе. В отличие от более северных районов, здесь присутствовали рыбы на IV стадии зрелости (ГСИ самок более 12 %), что свидетельствует о том, что в ближайшее время начнутся миграции в реки.

Основная масса созревающей кеты, направляющейся на нерест из районов зимнего нагула к рекам охотоморского побережья, к апрелю—маю минует воды, непосредственно прилегающие к Алеутской гряде, и к середине последнего месяца подходит в прикурильский район Тихого океана (Salo, 1991; Ogura, 1994). В июне—июле сюда же спускаются вдоль восточного побережья Камчатки и рыбы, нагульный миграционный цикл которых проходит через воды Берингова моря (Бирман, 1985). Вероятно, существует еще один тренд миграций созревающей кеты из тихоокеанских вод — непосредственно в западном направлении к средним и северным курильским проливам.

Скопления кеты в прикурильских водах Тихого океана были обнаружены еще при исследовательских сетедрейфах в апреле—августе 1959–1960 гг. (Фролов, 1964). При этом высказывалось предположение о ранней миграции (по сравнению с другими видами лососей) кеты разных стад в Охотское море (Фролов, 1964). Ранее полученные (Фролов, 1964; Бирман, 1985) и современные (Кловач и др., 1996; Каев, 1999) данные дрейферного лова лососей в тихоокеанских водах Курильских островов показывают, что уже с мая наблюдаются мощные подходы кеты в этот район, а в июне она многочисленна и с охотоморской стороны. При этом сроки проникновения созревающей кеты в Охотское море и время ее массового хода в реки охотоморского региона различаются на один—два месяца. Из этого следует, что созревающая кета использует Охотское море как нагульный водоем перед миграцией в реки на нерест (Каев, 1999).

Перераспределение половозрелых рыб в Охотском море происходит относительно широким фронтом. Известные схемы миграций созревающей кеты (Бирман, 1985; Ogura, 1994; Myers et al., 1996), основанные на данных мечения, показывают, что северными Курильскими проливами (главным образом Четвертым Курильским) проходят в Охотское море западнокамчатская кета, кета североохотоморского побережья и часть кеты восточно-сахалинского и амурского стад. Центральными и южными проливами, в основном Фриза и Буссоль, проходят амурская и сахалинская кета и значительная часть южнокурильской и хоккайдской. Наши данные в общем согласуются с этими схемами. В июле ход кеты с охотоморской стороны северных курильских проливов бывает ориентирован преимущественно в северном направлении (Старовойтов, 1997). Возможно, часть этих рыб после прохождения курильских проливов отклоняется от общего потока в сторону центральной котловины, перераспределяясь в дальнейшем в различных направлениях. На наш взгляд, в разгар хода (июль) половозрелая кета в массе мигрирует от северных Курильских проливов к рекам западнокамчатского побережья, в северо-восточную часть моря (зал. Шелихова) и к североохотоморским районам. Подтверждением этому могут служить и летние наблюдения 1991 и 1995 гг. В эти годы в первую—вторую декаду июля у самок половозрелой кеты, которые преобладали в прибрежных районах (I, II, VII и VIII), относительная зрелость гонад была выше (ГСИ 5,1–6,1 %), чем у самок в мористых районах (VI и IX), где их ГСИ не превысил 4,7 %.

В северную часть Охотского моря созревающая кета мигрирует и вдоль побережья восточного Сахалина. Так, летом 1997 г. подходы кеты к северо-западному побережью Охотского моря были выше прогнозируемых более чем в 2 раза (Shuntov et al., 1997). Перераспределение половозрелых рыб в этот район происходило от северо-восточного побережья Сахалина, а не из центральных глубоководных районов. В значительных количествах в центральных и северо-восточных районах северной части моря половозрелая кета в уловах не отмечалась. Биологические показатели созревающей кеты в этих районах (у северо-восточного побережья Сахалина и северо-западного побережья Охотского моря) отличались большим сходством, чем с рыбами, встреченными в северо-восточной части моря: в обоих районах преобладали самцы, а у самок наблюдались высокие коэффициенты зрелости гонад (ГСИ 5,7–7,1 %).

Также вдоль северо-восточного побережья о. Сахалин проходят миграции половозрелой кеты амурских группировок (Бирман, 1985). Однако в отличие от рыбы, нерестящейся в реках североохотоморского побережья, ход амурской осенней кеты происходит в более поздние сроки. Так, в первой половине августа 1994 г. в уловах контрольных эпипелагических тралений у северо-восточного побережья Сахалина присутствовали половозрелые рыбы, предположительно относящиеся к осенненерестующей амурской расе кеты — это были крупные особи (средняя длина 68,6 см) с коэффициентами зрелости гонад у самок в среднем 11,2, а у самцов — 6,7 %.

В южную часть Охотского моря созревающая кета мигрирует, двигаясь широким глубоко эшелонированным фронтом (Шунтов и др., 1995). Часть ее проходит северными курильскими проливами, предпочитая из них Четвертый Курильский. Южнее последнего миграции половозрелых рыб в массе происходят через центральные курильские проливы (главным образом проливы Крузенштерна, Буссоль и Фриза). Более южные тренды миграций (через прол. Екатерины) отмечаются лишь для единичных представителей этой группы кеты (Salo, 1991; Ogura, 1994).

Говоря об эшелонированном ходе половозрелых рыб, мы имеем в виду следующее. Как известно (Бирман, 1968; Шунтов и др., 1993), подходы созревающей кеты к конкретным районам воспроизводства носят волнообразный характер. При миграциях в открытых морских районах агрегированность этих скоплений в некоторой степени сохраняется. Сопоставляя схемы сезонного распределения половозрелых рыб, можно заметить, что в июле отчетливо прослеживается тренд миграций в западнокамчатские воды, в июле—августе — в направлении восточного побережья Сахалина, а в августе—сентябре — в южно-курильский район (рис. 13). Сроки этих ходов соотносятся со временем начала анадромных миграций в реки конкретных регионов (Бирман, 1985; Гриценко и др., 1987; Salo, 1991; и др.). При этом в прикурильских водах Тихого океана подходы кеты напоминают две большие “волны”. В период спада между ними (июль — первая половина августа) вся прикурильская зона Тихого океана и южная часть Охотского моря оккупируется горбушей (Каев, 1999).

Наиболее поздний и продолжительный ход осенненерестующей кеты происходит в южных районах воспроизводства — к рекам южных Курильских и Японских островов (Sano, 1966; Salo, 1991; Ogura, 1994). Преднерестовая кета японских популяций и кета южных Курильских островов начинает подходить в южно-курильский район с первой декады августа. Разгар хода наблюдается с первой декады сентября по октябрь и длится вплоть до конца ноября. Так, с третьей декады октября 1991 и 1994 гг. половозрелая кета в южной части Охотского моря встречалась только единично. В тихоокеанских водах Курильских островов, напротив, отмечается очередная волна подхода половозрелых рыб. К середине ноября уловы ее здесь достигали 17–57 экз./час траления при температурах поверхностных вод не ниже 3,6 °С. Миграции кеты происходили на некотором

удалении от Курильских островов в южном направлении. Очевидно, что заход ее в больших количествах в Охотское море в это время маловероятен.

Некоторые закономерности количественного распределения кеты в дальневосточных морях в связи с фоновыми условиями. Механизмы воздействия элементов структуры вод на состав и динамику планктонных и нектонных сообществ весьма разнообразны. В конечном счете суть этого воздействия сводится к формированию некоторых градиентов условий и ресурсов, определяющих пространственное распределение и перераспределение планктона и нектона (Бигон и др., 1989; Радченко, 1994).

Ответные реакции видов и сообществ организмов, как правило, вызываются факторами, действующими на биоту совместно, и при этом наряду с прямым наблюдается и опосредованное их влияние. Поэтому при поиске зависимостей необходим комплексный подход. Рассмотрение влияния отдельно взятого фактора зачастую не приводит к выявлению определенных закономерностей. Например, в ряде случаев изменения температуры тесно связаны с изменениями какого-либо иного условия среды так, что они практически неразделимы. С другой стороны, температура воды может непосредственно влиять на распределение отдельных видов планктона и нектона (Парин, 1962). Лососи, являющиеся пойкилотермными животными, наделены хотя бы частичной способностью к регулированию температуры тела — пусть это только поведенческая реакция, состоящая в перемещении в нужном направлении вдоль температурного градиента (Бигон и др., 1989).

У многих рыб пелагиали существует температурный оптимум для переваривания пищи, часто отличающийся от температуры слоя концентрации кормовых организмов (Одум, 1986). Известно (LeBlond, 1999), что для реализации максимального потенциала роста многие рыбы “интегрируют” кормовые ресурсы и температуру. Так, в классическом исследовании Бретта с соавторами (Brett et al., 1969) было показано, что при снижении величины рациона нерки лучший ее рост происходит в более холодной воде. Аналогичная зависимость между величиной рациона и температурой отмечена для гольца (Brett et al., 1969). Вероятно, возможна и обратная динамика: при увеличении количества доступной пищи лососи переходят в более теплые воды, таким образом принудительно контролируя метаболические процессы.

Еще одним из зависимых от структуры вод (наиболее крупным элементом которой являются водные массы, обладающие относительно постоянным соотношением температуры и солености в свойственном им интервале) абиотическим фактором для тихоокеанских лососей можно считать пространство (Бигон и др., 1989). Изменение величины и качества пространства, в частности в результате трансформации водных масс, приводит в действие механизмы факторов, зависящих от плотности, в том числе стартовые механизмы миграций представителей планктона и нектона.

В отечественной и зарубежной литературе последних лет стали весьма популярны работы, посвященные исследованиям влияния климато-океанологических перестроек глобального масштаба на биологические показатели и динамику численности тихоокеанских лососей (Beamish, Bouillon, 1993; Ishida, Ito, 1993; Welch et al., 1995; Hayward, 1997; Helle, Hoffman, 1998; Кляшторин, 2000). Непосредственным следствием климатических изменений явились перестройки в схемах циркуляции вод дальневосточных морей (Хен, 1989; Радченко, 1994) и перестройки океанологического фона в субарктической Пацифике, выразившиеся в 1980–1990-х гг. в потеплении вод в районах зимне-весеннего обитания лососей (Hollowed, Wooster, 1991; Hayward, 1997; Ishida et al., 1998; Freeland, 1999). Таким образом, одним из составляющих факторов меньшего масштаба в этих работах рассматривается динамика температуры поверхностных вод в районах сезонного обитания лососей. Исследователи (Welch et al., 1995; Hayward, 1997; и др.) пришли к выводу, что, если не произойдет смены температурного режима в сторону похолодания, продукция лосо-

сей будет оставаться на прежнем уровне или даже произойдет ее снижение в северной части Пацифики. Если температурные условия начала 1990-х гг. сохранятся и в дальнейшем, то снижение кормности и продуктивности на различных трофических уровнях будет иметь характер тенденции (LeBlond, 1999).

Ряд обобщенных параметрических моделей, разработанных канадскими исследователями применительно к лососям, позволил им определить границы распространения этих рыб в открытых водах субарктической Пацифики, которые оказались значительно уже, чем было принято считать ранее (Welch et al., 1995). Для кеты в период весеннего нагула этими авторами (Welch et al., 1995) был определен верхний температурный лимит, за пределами которого она не была встречена — 10,4 °С.

Ранее установленные температурные границы обитания кеты (Manzer et al., 1965; Смирнов, 1975; Бирман, 1985), а также данные наших исследований в районах сезонного нагула лососей показывают иные результаты. Так, в феврале—мае 1987–1991 гг. в открытых водах Тихого океана кета встречалась при температуре поверхностных вод от 1,8 до 12,0 °С (рис. 14, а—г). При этом кета первого морского года жизни предпочитала воды, температура которых не превышала 10,8 °С, а рыбы старших возрастов отмечались и в более теплых водах.

Летние исследования в период преданадромных миграций кеты в Сахалино-Курильском регионе и водах восточной Камчатки показали, что созревающие рыбы встречаются при температуре от 2,2 до 19,0 °С (рис. 14, д—з). На схожие температуры встречаемости созревающей кеты указывал А.И.Смирнов (1975): в Охотском море кета вылавливались при температуре до 18,7 °С — значительно более высокой, чем та, при которой она нагуливается в океане. Различия в температурных лимитах встречаемости половозрелой и нагуливающейся кеты связывались с изменением физиологического состояния рыб при переходе от кормовой миграции к нерестовой (Фролов, 1964).

Нижние температурные границы встречаемости кеты выглядят не менее неопределенными. Считается (Manzer et al., 1965; Бирман, 1985; Welch et al., 1995; и др.), что кета в массе наблюдается в водах с температурой не ниже 3–4 °С, хотя не единичны случаи поимки неполовозрелой кеты и особенно ее сеголеток зимой в южной части Охотского моря и в океанских водах, где температуры поверхностных вод не превышает 1–2 °С. О зимнем нагуле горбуши (температурные условия и районы обитания которой схожи с кетой) в Охотском море при температурах, которые считались критическими для этого вида, писал и В.И.Радченко с соавторами (1991).

Совместные исследования американских и японских ученых, проведенные в последние годы (данные 1998 г.), показали неожиданные по отношению к классическим представлениям результаты (Walker et al., 2000). Основываясь на данных мечения лососей в центральной части Берингова моря телеметрическими метками, снабженными термодатчиками, исследователи установили, что кета на протяжении летнего и осеннего нагула свободно мигрирует в широком диапазоне температур, проникая в слои с температурой от минус 1 до плюс 22 °С (Walker et al., 2000). Низкие температуры (минус 1 — плюс 1 °С) наблюдались не в поверхностных слоях, а на глубинах 50–275 м, при этом вертикальные перемещения части помеченных рыб от поверхностных в глубинные слои и обратно происходили в течение суток (Walker et al., 2000). О вертикальных миграциях кеты сообщалось и ранее (Ogura, 1994; Ogura, Ishida, 1995). Случаи поимки кеты и других лососей при проведении донных и придонных тралений, в частности при промысле минтая, не являются единичными. Так, в июле и августе кета облавливалась у дна в Карагинском заливе и в северо-западной части Берингова моря как в прибрежных, так и в удаленных от берега районах (Радченко, Глебов, 1998). По данным В.И.Радченко, И.И.Глебова (1998), в сентябре кета довольно обычна и в придонных слоях Анадырс-

кого залива. При этом здесь держатся крупные (средняя длина 63,1 см) созревающие особи.

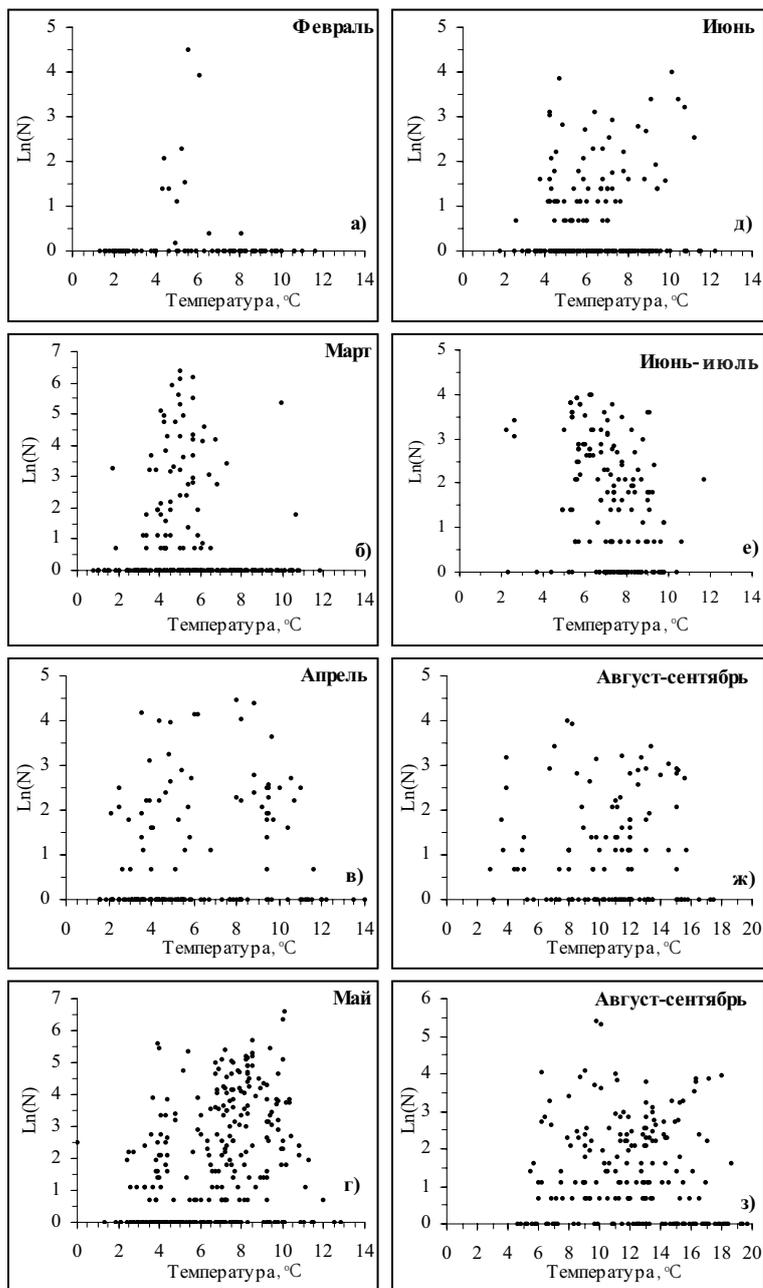


Рис. 14. Сезонное распределение численности ($\ln(N)$) кеты (включая рыб первого морского года жизни) в зависимости от температуры воды на поверхности в открытых водах северо-западной Пацифики (а—г), тихоокеанских водах Курильских островов (д), водах восточной Камчатки (е), тихоокеанских водах южных Курильских островов (ж) и южной части Охотского моря (з) по данным комплексных съемок 1987–1991 гг. (а—д) и 1991–1997 гг. (е—з)

Fig. 14. Seasonal distribution of chum salmon abundance ($\ln(N)$) (including chum salmon juveniles) depending on surface water temperature in north-western Pacific waters (а—г), in pacific waters of Kuril Islands (д), in pacific waters of Eastern Kamchatka (е), in pacific waters of southern Kuril islands (ж) and southern part of Okhotsk Sea (з) based on data complex expeditions in 1987–1991 (а—д) and 1991–1997 (е—з)

Тем не менее традиционные представления (Бирман, 1985) о преимущественном обитании тихоокеанских лососей в верхнем слое пелагиали (0–50 м) справедливы и сейчас. Значительные вертикальные перемещения совершают лишь отдельные рыбы, при этом в большинстве случаев — созревающие (Ogura, Ishida, 1995; Walker et al., 2000). Столь контрастная смена районов обитания, на наш взгляд, диктуется энергетикой физиологических процессов: в естественной среде лососи максимально используют рост в условиях ограниченных кормовых ресурсов (Brett et al., 1969). Приуроченность части созревающей кеты в преднерестовый период к придонным слоям (Радченко, Глебов, 1998) или слоям залегания термоклина (Ogura, 1994; Walker et al., 2000) может быть связана с особенностями роста или полового созревания при относительно низких температурах.

Таким образом, жесткие определения температурных барьеров, ограничивающих распределение кеты, не всегда корректны. Несомненно, что большинство рыб избирает для нагула определенный температурный оптимум и лишь сравнительно небольшое количество их встречается за его пределами. Тем не менее границы этого оптимума скорее являются полупроницаемыми мембранами, но не барьерами для кеты.

Объясняя распределение тихоокеанских лососей в море, обычно оперируют не только данными о температуре воды на поверхности, но и схемами циркуляции вод. Известно (Шунтов и др., 1995; Старовойтов, 1998), что прямое сопоставление схем количественного распределения кеты и полей течений в межгодовом аспекте не всегда дает однозначные результаты. Неоднократно отмечалось, что лососи, совершающие преданадромные миграции, свободно проходят через районы с любым направлением течений, в том числе и высокоградиентные зоны (Шунтов и др., 1993). С другой стороны, было показано (Радченко, 1994; Шунтов и др., 1998), что циркуляция вод пелагиали является фактором комплексного воздействия среды на nekton, в том числе на лососей. Составляющими этого воздействия могут быть трансформация водных масс пелагиали, а также формирование динамических образований и зстойных зон на поверхности моря.

С начала 1990-х гг. в пелагических экосистемах северо-западной Пацифики произошли глобальные изменения, которые во многом обусловлены климато-океанологическими перестройками (Шунтов, Дулепова, 1991; Радченко и др., 1998; Шунтов, 1998). Различия схем циркуляции вод в Охотском и Беринговом морях в 1980-е и 1990-е гг. выразились в изменении динамики вод и уменьшении водообмена между дальневосточными морями и океаном.

На основании литературных данных было высказано предположение (Радченко, 1994), что главную причину океанологических перестроек, произошедших в Беринговом море, следует искать в динамике Аляскинского течения под воздействием поля приземного давления (Favorite et al., 1976). В дальнейшем эта гипотеза подтвердилась.

В отличие от Охотского моря, объем вод Тихого океана, поступающих в Берингово море, позволяет считать, что в глубоководной части моря циркулируют, по сути, тихоокеанские воды, непрерывно трансформирующиеся в процессе движения по его акватории (Favorite et al., 1976; Хен, 1989). Учитывая столь зависимый от поступления тихоокеанских вод гидрологический режим Берингова моря, резонно предположить, что изменения в схеме течений и, соответственно, динамике водных масс, наблюдаемые в первой половине 1990-х гг., отразятся на пространственном распределении и миграциях лососей и, в частности, на наиболее многочисленной здесь нагульной кете.

Краткий анализ геострофической циркуляции вод Берингова моря в начале 1990-х гг. показывает, что, несмотря на межгодовую изменчивость, ей присущи следующие характерные черты: начиная с осени 1990 г. наблюдался западный перенос тихоокеанских вод от прол. Ближнего в Камчатский пролив. Взаимодействие потока вод из прол. Ближнего с Камчатским течением способствовало образованию зон повышенной динамической активности в глубоководной котловине юго-западной части Берингова моря и изменению здесь циклонической схемы циркуляции (Радченко, 1994). В годы ослабления Алеутского течения (1990–1991 гг., 1995 г.) была хорошо выражена северная ветвь Западного Субарктического круговорота с последующим слиянием ее с Камчатским течением. С указанными изменениями в циркуляции вод связываются существенные перестройки в структуре пелагических сообществ и даже ландшафтов Северной Пацифики, а также в составе и распределении многих гидробионтов и промысловых рыб (Shuntov et al., 1993; Шунтов и др., 1995).

Учитывая вышеизложенное, лето 1993 г. интересно тем, что вновь хорошо было выражено Аляскинское течение, что способствовало интенсивному по-

ступлению океанских вод в Берингово море через проливы Алеутской гряды. В районе прол. Ближнего одна ветвь этого течения заходила в Берингово море, а вторая южнее Командорских островов проходила в южном направлении. Таким образом, в последнем из указанных районов движение вод было обратным по сравнению с направлением течений в 1990–1992 и 1995 гг.

Летом 1995 г. гидрологическая ситуация в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах в некоторых чертах напоминала таковую 1993 г. Хотя океанские воды в Берингово море проникали, однако это происходило не через прол. Ближний. Одна ветвь потока океанских вод заходила в Берингово море западнее о. Беринга, а вторая отклонялась в противоположном направлении и сливалась с потоком вод Восточно-Камчатского течения.

При сопоставлении данных по количественному распределению кеты в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах океана в первой половине 1990-х гг. обнаруживаются весьма существенные различия. Так, в 1991 г. более половины кеты (58 % общей биомассы) было учтено в водах восточной Камчатки. При этом южнее Командорских островов в значительном количестве встречались как созревающая, так и неполовозрелая кета (табл. 1). Схожая ситуация сложилась и летом 1995 г. В это время 41 % (60,0 тыс. т) общей биомассы кеты был учтен в юго-западной части Берингова моря и 59 % (85,5 тыс. т) — в тихоокеанских водах. Летом 1993 г. получены полностью противоположные данные: более 75 % (40,1 тыс. т) всей кеты держалось в это время в Беринговом море. Особенно явное тяготение к северным водам было выражено у неполовозрелых особей (табл. 1).

На наш взгляд, существенное влияние на перераспределение кеты в северные районы летом 1993 г. оказало усиленное поступление океанских вод в Берингово море через проливы Алеутской гряды. Это обстоятельство могло способствовать более северному проникновению кеты уже на начальных этапах ее весенней миграции из районов зимнего обитания, и этим, видимо, можно объяснить ранний заход большей части учтенной в 1993 г. кеты в юго-западную часть моря (рис. 15).

В другие годы исследований также обнаруживалось влияние динамики вод океанского происхождения на перераспределение кеты. Как видно на рис. 15, летом 1991 и 1995 гг. основные концентрации кеты были отмечены в глубоководной Командорской котловине, которая находилась под воздействием трансформированных тихоокеанских вод, и южнее Камчатского пролива, куда проникали воды северо-западной ветви Западного Субарктического круговорота. Летом 1992 г., несмотря на то что исследования проводились только в юго-западных районах Берингова моря, отмеченные зависимости вновь наблюдались. Большая часть результативных по уловам кеты тралений пришлась на зоны конвергенций — в районе слияния вод Камчатского течения и потока тихоокеанских вод из прол. Ближнего и компенсационной дивергентной зоны к северо-востоку от нее.

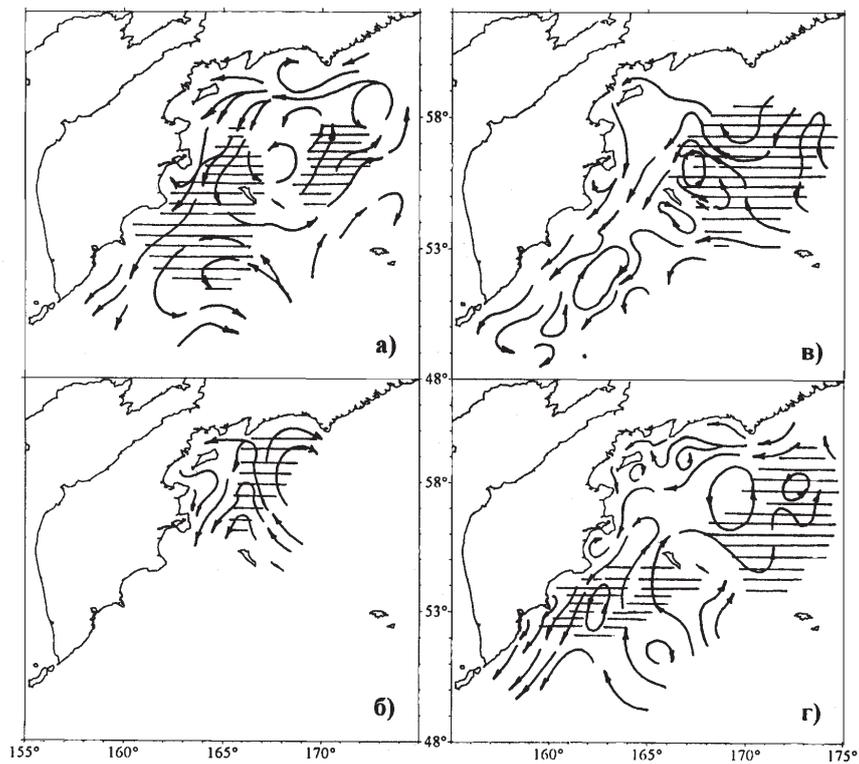
К этому добавим, что рассматриваемые ситуации были характерны только для периода 1990-х гг. Сопоставление количественного распределения кеты и схем геострофической циркуляции вод в Беринговом море в конце 1980-х гг., когда перенос тихоокеанских вод через проливы Алеутской гряды был хорошо выражен, не показывает столь однозначных результатов. Так, летом 1987 г. кета была равномерно распределена практически на всей акватории западной части моря. Схожая картина наблюдалась и в 1986 г. (Шунтов, 1989).

Выше мы уже отмечали, что распределение созревающей, неполовозрелой кеты и ее сеголеток в Беринговом море имеет ряд особенностей. В частности, в прибрежных районах в период преданадромных миграций в уловах абсолютно преобладают созревающие рыбы, что вполне объяснимо скорым началом их захода в реки. У неполовозрелой кеты большая степень свободы в выборе районов нагула, так как отсутствует влияние факторов, связанных с нерестом. Кроме этого, неполовозрелые рыбы, вероятно, отличаются большей активностью в поиске корма, так как питание для них — один из главных

внутренних стимулов к смене локальных районов обитания. На это же скорее всего направлена и стратегия максимально широкого освоения пригодных для нагула акваторий. Перемещения этой группы рыб скорее являются просто переходом от одних полей нагула к другим, что недостаточно для характеристики миграций преднерестовой кеты. Тяготение нагуливающейся и, в меньшей степени, созревающей кеты к океаническим водам (в частности глубоководным котловинам Берингова моря, находящимся под влиянием водных масс океанского происхождения), на наш взгляд, является фрагментом ее жизненного цикла, основная часть которого связана с водами именно океанской пелагиали.

Рис. 15. Геострофические течения на поверхности в западной части Берингова моря и в тихоокеанских водах восточной Камчатки летом 1991 (а), 1992 (б), 1993 (в) и 1995 (г) гг. Штриховкой показаны районы концентраций неполовозрелой кеты (без сеголеток)

Fig. 15. Geostrophic currents on surfaces in western part of Bering sea pacific waters of Eastern Kamchatka in 1991 (а), 1992 (б), 1993 (в) and 1995 (г). Shading shows areas of concentration of immature chum salmon (without of chum salmon juveniles)



Анализ количественного распределения кеты в связи с динамикой океанологических условий будет неполным, если не принять во внимание количественные показатели распределения и состава кормовых организмов, являющихся ресурсом, динамика обилия которого непосредственно определяет эффективность нагула.

Выше было показано, что в юго-западной части Берингова моря практически во все годы исследований максимальные биомассы кеты наблюдались в глубоководных районах VIII и XII. Биомассы крупной фракции зоопланктона, который, по сути, является основой ее питания, за единичными исключениями здесь были не самыми высокими (табл. 2). Помимо прочего, в этих же районах летом 1993, 1995 гг. и отчасти в 1991 г. отмечались и максимумы биомасс других лососей. Аналогичные несоответствия количественного распределения кеты и других лососей с распределением гидробионтов, являющихся их кормовыми объектами, наблюдались и в водах восточной Камчатки (табл. 2).

Ранее (Шунтов и др., 1993, 1995) при сопоставлении количественного распределения лососей, планктона и мелкого нектона также не удавалось заметить четких зависимостей: лососи могут быть многочисленными (малочисленными) как в бедных, так и в богатых по биомассам планктона и нектона районах.

Таблица 1
 Биомасса кеты в водах западной части Берингова моря и водах восточной Камчатки в летний период первой половины 1990-х гг.
 Table 1
 Biomass of chum salmon in western part of Bering Sea and Pacific waters of Eastern Kamchatka in first half of 1990th

Район*	Половоз- реляя, тыс. т	Неполо- возрелая, тыс. т	Вся кета, %									
	1991 г.	1992 г.		1992 г.	1993 г.		1993 г.	1993 г.		1995 г.	1995 г.	
VIII	1,41	3,15	3,5	—	4,68	—	9,43	26,5	—	9,26	21,21	20,9
IX	—	—	—	1,28	—	9,1	—	—	—	—	—	—
X	—	0,50	0,4	0,40	—	2,4	—	—	—	—	—	—
XI	0,14	0,91	0,8	0,19	0,06	2,3	—	0,1	0,18	0,18	0,08	0,2
XII	26,10	22,23	37,3	15,31	8,03	86,2	17,85	48,6	8,46	8,46	20,84	20,1
1,4	2,53	0,67	2,5	Нет данных	Нет данных	Нет данных	0,15	0,6	0,48	0,10	1,10	1,1
5	24,40	6,10	23,6	“	“	“	1,21	8,6	23,15	19,12	15,04	26,2
6	37,19	4,13	31,9	“	“	“	4,72	15,6	19,12	26,58	31,5	31,5
Итого	91,77	37,69	17,0	17,18	3,69	100,0	33,36	100,0	60,65	84,85	100,0	100,0

* Нумерация и границы районов по В.П.Шунтову (1986).

74

Таблица 2
 Биомасса макропланктона, кеты (без сеголеток) и прочих лососей в западной части Берингова моря и водах восточной Камчатки
 в летний период первой половины 1990-х гг.

Table 2
 Biomass of macrozooplankton, chum salmon (without of chum salmon juveniles) and other salmonids in western part of Bering Sea
 and Pacific waters of Eastern Kamchatka in first half of 1990th

Район*	Макро- планктон, т/км ²	Кета, кг/км ²	Прочие лососи, кг/км ²	Макро- планктон, т/км ²	Кета, кг/км ²	Прочие лососи, кг/км ²	Макро- планктон, т/км ²	Кета, кг/км ²	Прочие лососи, кг/км ²	Макро- планктон, т/км ²	Кета, кг/км ²	Прочие лососи, кг/км ²
	1991 г.	1992 г.	1992 г.	1993 г.	1993 г.	1993 г.	1993 г.	1993 г.	1993 г.	1995 г.	1995 г.	1995 г.
VIII	134,0	71,2	85,3	—	145,0	—	220,5	215,2	—	47,8	158,7	599,9
IX	—	—	—	109,9	212,5	44,4	—	28,2	—	103,4	—	—
X	17,1	17,3	32,1	57,8	18,3	42,8	—	—	—	54,5	—	2,1
XI	53,2	63,8	244,2	150,7	29,2	24,1	3,6	97,0	15,5	109,1	15,5	123,8
XII	88,6	184,6	559,2	213,0	144,5	52,0	98,9	181,9	111,9	70,4	111,9	164,1
1,4	155,2	133,2	430,1	Нет данных	Нет данных	Нет данных	13,7	51,2	65,4	104,4	65,4	21,0
5	85,0	193,6	193,6	“	“	“	29,1	69,6	242,3	64,4	242,3	176,7
6	72,4	154,4	189,3	“	“	“	31,1	75,3	170,8	26,8	170,8	66,3
Итого	605,5	818,1	1733,8	531,4	404,5	163,3	1039,7	718,4	580,8	764,6	1153,9	1153,9

* Нумерация и границы районов по В.П.Шунтову (1986).

При этом подчеркивалось, что для выявления реальных экологических связей и закономерностей количественного распределения лососей помимо учета экологической специфики каждого вида необходима информация о более тонкой структуре кормовых полей, вертикальной и горизонтальной агрегированности скоплений объектов питания рыб (Шунтов и др., 1995). К сожалению, доступных нам данных недостаточно для такого анализа.

Охотское море, как уже неоднократно подчеркивалось, является для неполовозрелой кеты лишь окраиной нагульного ареала. Напротив, для созревающих рыб многочисленных популяций охотского побережья, в том числе индустриальных японских, этот водоем служит местом донагула в преддверии нерестового хода.

Выше мы отмечали, что одно из направлений миграций неполовозрелой и созревающей кеты в Охотское море проходит через северные курильские проливы и воды западной Камчатки. Главным элементом циркуляции вод, определяющим динамический режим этого района, является Западно-Камчатское течение, инициируемое затоком тихоокеанских вод через северные курильские проливы. Одним из следствий климато-океанологических перестроек в дальневосточных морях в 1990-е гг. явилось снижение интенсивности поступления тихоокеанских вод в Охотское море, переносимых Западно-Камчатским течением.

Анализ гидрологической ситуации в западнокамчатском районе показывает, что 1991 г. был годом наиболее выраженной адвекции тихоокеанских вод. В последующем, несмотря на межгодовую изменчивость скорости геострофических потоков, наблюдалось снижение интенсивности поступления океанских вод до 1994 г. и незначительное усиление в 1995–1996 гг. (Радченко и др., 1998).

Сопоставление количественного распределения кеты и схем динамической топографии в северо-восточной части Охотского моря в летний период 1991–1997 гг. показывает следующее. Летом 1994 г., когда интенсивность переноса вод Западно-Камчатским течением была минимальной для 1990-х гг. (Радченко и др., 1998), кета встречалась на протяжении всего западнокамчатского шельфа. При этом здесь абсолютно преобладали (69 % общей биомассы) половозрелые рыбы, преимущественно осенней расы. В другие годы (1991, 1995, 1996) кета концентрировалась в районе проникновения тихоокеанских вод у северных курильских проливов и в районах квазистационарных циклонических круговоротов у впадины ТИПРО и у горла зал. Шелихова (рис. 16). В последних из указанных районов неполовозрелая и созревающая кета была многочисленна и летом 1997 г., когда перенос тихоокеанских вод также был ослабленным (рис. 16, д). В определенной степени ослабление северного потока летом 1997 г. было вызвано перераспределением значительной части его вод на запад со Срединным течением, выходящим к банке Кашеварова (рис. 16, д). Часть вод тихоокеанского происхождения от Срединного течения, минуя кашеваровский район, выходила в районе п-ова Лисянского к северному побережью. Интенсивно функционировали летом 1997 г. и антициклонические круговороты у северного побережья Сахалина. Это создавало плотностной контраст и усиливало циклоническую циркуляцию в кашеваровском районе.

На наш взгляд, нагуливающаяся и созревающая кета мигрировала в северо-восточную часть моря, используя поток тихоокеанских вод в качестве ориентира. К тому же известно (Radchenko, Chigirinsky, 1995; Радченко и др., 1998), что у лососей на выбор миграционного пути положительное влияние оказывает толщина прогретого изотермического слоя. В Охотском море она увеличивается на участках поступления тихоокеанских вод. Так, в районе проникновения тихоокеанских вод в Охотское море слой изотермии в рассматриваемые годы составлял 15–20 м, а за пределами стержня основного потока вод Западно-Камчатского течения толщина прогретого изотермического слоя не превышала 6–10 м.

В качестве еще одного примера рассмотрим ситуацию, сложившуюся в Сахалино-Курильском регионе летом 1993 г. В данный период слабо просле-

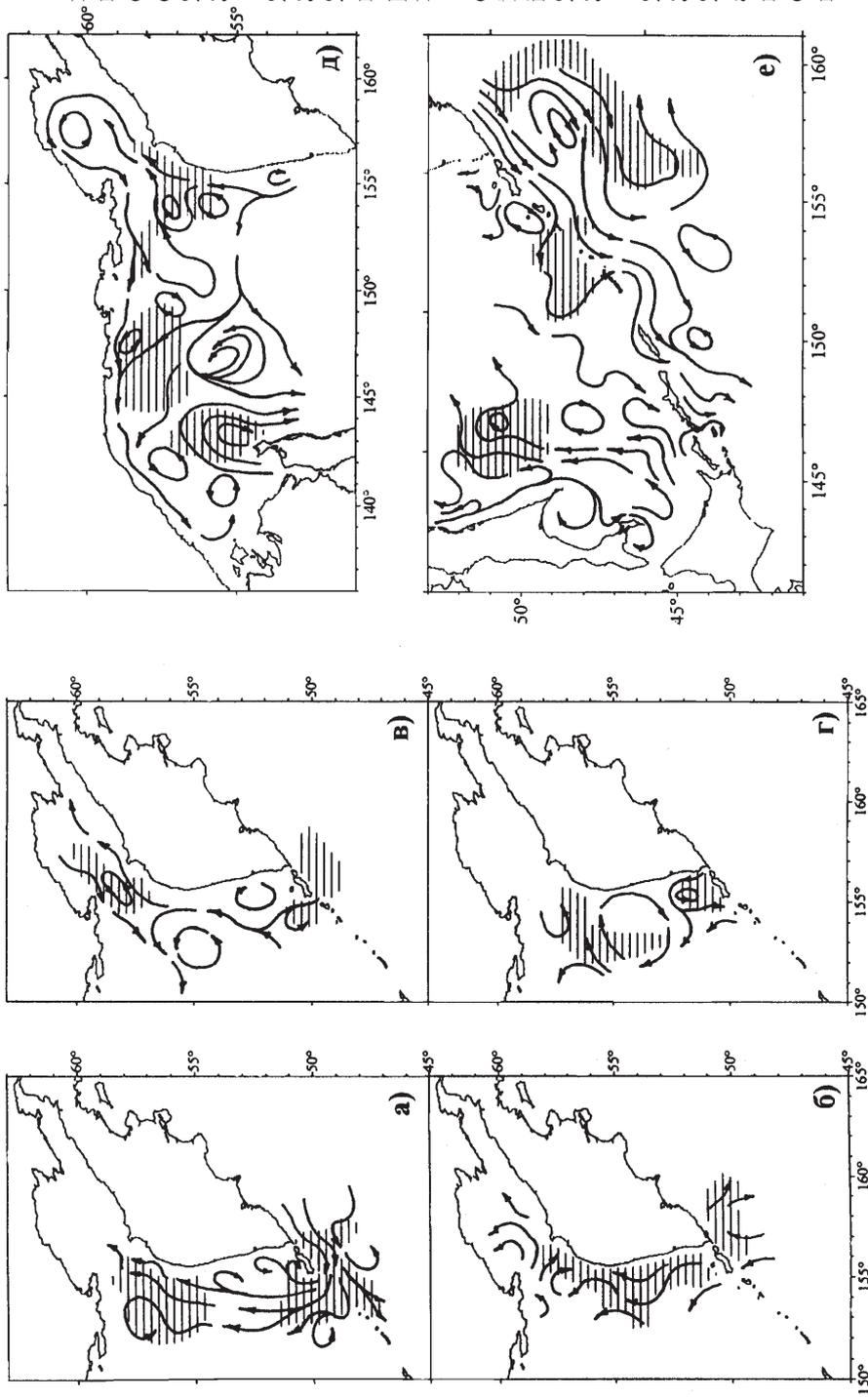


Рис. 16. Географические течения на поверхности в различных районах Охотского моря в летний период 1990-х гг.: а — 13-26.07.1991, б — 08-31.07.1994, в — 25.06-14.07.1995, г — 06-21.08.1996, д — 09.07-31.08.1997, е — 13-28.07.1993. Штриховкой показаны районы концентрации неполовозрелой кеты (кроме сеголеток)

Fig. 16. Geostrophic currents on surfaces in different regions of Okhotsk sea in summer 1990th: а — 13-26.07.1991, б — 08-31.07.1994, в — 25.06-14.07.1995, г — 06-21.08.1996, д — 09.07-31.08.1997, е — 13-28.07.1993. Shading shows areas of concentration of immature chum salmon (without of chum salmon juveniles)

живалось поступление вод из океана в Охотское море через северные курильские проливы, где обычно зарождается Западно-Камчатское течение. Перед проливами в океане в это время существовала высокодинамичная градиентная зона, сформировавшаяся из быстрых потоков и разнонаправленных круговоротов вод (Шунтов и др., 1995). Тихоокеанские воды проникали в Охотское море через прол. Крузенштерна и, описав дугу, покидали его севернее о. Симушир (рис. 16, е). В сложившихся условиях неполовозрелая кета мигрировала и распространялась в Охотском море в пределах влияния океанских вод. Другая же часть неполовозрелых рыб концентрировалась в океане, предпочитая воды океанической ветви Камчатского течения, которая обычно формирует океаническую ветвь Западного Субарктического круговорота (рис. 16, е). В распределении половозрелых рыб в меньшей степени было заметно влияние гидрологической обстановки — они свободно проходили через северные и средние курильские проливы, при этом не наблюдалось избегания ими высокодинамичных градиентных зон (Шунтов и др., 1995).

Летом 1997 г. мигрирующая в кашеваровский район кета, по-видимому, также ориентировалась на воды тихоокеанского происхождения. Часть ее, вероятно, мигрировала от западной Камчатки с потоком вод западной ветви Среднего течения, другая же перераспределялась с потоком вод, выносимых из горла зал. Шелихова.

Помимо прочего обращает на себя внимание агрегированность скоплений кеты в районах анти- и циклонической циркуляции вод (рис. 16, д). Как известно (Аржанова, Зубаревич, 1997), в северной части Охотского моря выделяются две зоны повышенных поверхностных концентраций минеральных форм биогенов — ионо-кашеваровский район и горло зал. Шелихова, что связывается со стационарно действующими здесь апвеллингами. Наличие обширных зон дивергенции обуславливает высокую продуктивность этих районов (Аржанова, Зубаревич, 1997). Традиционные представления о закономерностях формирования скоплений рыб в пелагиали (подъем вод — биогены — много планктона — много рыбы) предполагают наличие прочной связи между представителями биоты и элементами структуры вод (Радченко, 1994). Реальное распределение скоплений рыб чаще противоречит, чем соответствует этой схеме для морей экономической зоны России (Шунтов и др., 1990). Тем не менее результаты исследований по биогенам, первичной продукции и макропланктону в северо-западной части Охотского моря показали, что указанная трофическая «цепочка» по крайней мере до уровня зоопланктона работает весьма эффективно (Шунтов и др., 1998). Кроме того, во время нагула весьма многочисленна в отмеченных районах и молодь некоторых видов нектона (минтая, сельди, кальмаров). Все это, на наш взгляд, создает весьма благоприятные условия для нагула лососей, и в частности кеты. Известно (Волков, 1996), что кета, относимая к планктофагам с «птероподной» направленностью в питании, в ряде случаев может переходить на питание нектоном (молодь рыб и кальмаров, миктофиды и др.). Концентрация нагуливающейся кеты в районах, изобилующих мелкоразмерным нектоном, вероятно, не случайна. К этому добавим, что летом 1997 г. в зонах действия вихревых образований температура поверхностных вод была не ниже 12–14 °С. Отмеченные выше зависимости ресурсов и факторов среды, на наш взгляд, «сработали» и в этом случае: питание калорийной пищей в условиях относительно высокой температуры должно интенсифицировать обменные процессы и, в конечном итоге, рост и созревание.

Суммируя приведенные данные, можно заключить, что влияние факторов абиотического характера на распределение кеты в водах дальневосточных морей весьма существенно. Перераспределение кеты в период нагула, на наш взгляд, в значительной степени зависит от структуры вод. Хотя для рыб различного физиологического состояния (созревающие и нагуливающиеся особи) степень

воздействия этого фактора, по-видимому, не одинакова. Последний вывод справедлив и по отношению к температурным условиям обитания: основная масса нагуливающейся кеты избирает определенный температурный оптимум в поверхностных слоях (0–50 м), однако часть рыб, как правило, созревающих, способна проникать как за верхние, так и за нижние границы этого оптимума, при этом не только находясь в поверхностных слоях, но и мигрируя в широком диапазоне глубин.

Литература

- Аксютин З.М.** Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. — М.: Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.
- Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л.** Сезонные изменения биогенных элементов в Охотском море как основа оценки продукции фитопланктона // Комплексные исследования экосистем Охотского моря. — М.: ВНИРО, 1997. — С. 92–97.
- Берг Л.С.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. — М.: Изд-во АН СССР, 1948. — Ч. 1. — С. 173–182.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества. — М.: Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с.; Т. 2. — 477 с.
- Бирман И.Б.** О миграциях лососей в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 35–42.
- Бирман И.Б.** О распределении и росте молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в море // Вопр. ихтиол. — 1969. — Т. 9, вып. 5. — С. 859–877.
- Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. — М.: Агропромиздат, 1985. — 208 с.
- Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка. — М.: Колос, 1995. — 464 с.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток. ТИНРО-центр, 1996. — 70 с.
- Волобуев В.В.** Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и экологии ее молоди в бассейне реки Тауй (североохотоморское побережье) // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, вып. 6. — С. 953–963.
- Глебов И.И., Рассадников О.А.** Некоторые особенности распределения кижуча *Oncorhynchus kisutch* в зимне-весенний период в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 4. — С. 558–562.
- Глубоковский М.К.** Эволюционная биология лососевых рыб. — М.: Наука, 1995. — 343 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши. — М.: Агропромиздат, 1987. — 166 с.
- Двинин П.А.** Лососи южного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 69–108.
- Заварина Л.О.** Морфобиологическое описание “весенней” формы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский, 1995. — Вып. 3. — С. 120–123.
- Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В. и др.** Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни. — Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1999. — 260 с.
- Каев А.М.** Анадромная кета (*Oncorhynchus keta*) в прикурильских водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 343–357.
- Каев А.М., Чупахин В.М.** Ранний морской период жизни и его роль в формировании численности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) острова Итуруп // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО, 1986. — С. 63–71.
- Карпенко В.И.** Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. — М.: ВНИРО, 1998. — 165 с.
- Кловач Н.В., Ржанникова Л.А., Городовская С.Б.** Биологическая характеристика кеты *Oncorhynchus keta* в период летнего нагула в море // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 5. — С. 622–630.

- Кляшторин Л.Б.** Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыб. хоз-во. — 2000. — № 4. — С. 32–34.
- Коновалов С.М.** Популяционная биология тихоокеанских лососей. — Л.: Наука, 1980. — 239 с.
- Крашенинников С.П.** Описание земли Камчатки (1755). — М.: Географгиз, 1948. — 149 с.
- Кузнецов И.И.** Кета и ее воспроизводство. — Хабаровск, 1937. — 176 с.
- Леванидов В.Я.** Воспроизводство тихоокеанских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — С. 1–243.
- Николаева Е.Т., Заварина Л.О., Николаева А.А.** Морфологическое описание “весенней” и “летней” кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Хайрюзова и “весенней” кеты р. Камчатка (Камчатка) // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский, 1995. — Вып. 3. — С. 125–129.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. — М.: Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.
- Одум Ю.П.** Экология: Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.; Т. 2. — 372 с.
- Парин Н.В.** Некоторые особенности распределения массовых пелагических рыб в зоне экваториальных течений Тихого океана (по материалам 34-го рейса э/с “Витязь”) // Океанология. — 1962. — Т. 2, вып. 6. — С. 1076–1082.
- Путивкин С.В.** Биология и динамика численности анадырской кеты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1999. — 23 с.
- Радченко В.И.** Состав, структура и динамика нектонных сообществ эпипелагиали Берингова моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1994. — 24 с.
- Радченко В.И., Волков А.Ф., Фигуркин А.Я.** О зимнем нагуле горбуши в Охотском море // Биол. моря. — 1991. — № 6. — С. 88–90.
- Радченко В.И., Глебов И.И.** Некоторые данные о вертикальном распределении тихоокеанских лососей в Беринговом море, собранные при донных траловых съемках // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 5. — С. 627–632.
- Радченко В.И., Чучукало В.И., Волвенко И.В. и др.** Планктон и нектон верхней эпипелагиали западнокамчатского района в свете гипотезы о переходном состоянии сообществ // Успехи соврем. биологии. — 1998. — Т. 118, вып. 5. — С. 551–563.
- Рослый Ю.С.** Биология и учет молоди тихоокеанских лососей в период миграции в русле Амура // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 98. — С. 113–128.
- Семко Р.С.** Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 12. — С. 3–109.
- Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. — М.: Изд-во МГУ, 1975. — 334 с.
- Соболевский Е.И., Радченко В.И., Старцев А.В.** Распределение и питание кеты *Oncorhynchus keta* в осенне-зимний период в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, № 1. — С. 35–40.
- Солдатов В.К.** Исследование биологии лососевых Амура. — СПб., 1912. — Ч. 1. — 223 с.
- Старовойтов А.Н.** Распределение и биологические показатели кеты (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в водах западной Камчатки летом 1996 г. // Тез. докл. конф. молодых ученых. — Владивосток: ТИНРО-центр, 1997. — С. 64–66.
- Старовойтов А.Н.** Биологические показатели, численность и распределение кеты в Сахалино-Курильском регионе во время морских анадромных миграций // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 444–455.
- Старцев А.В., Рассадников О.А.** Особенности зимнего распределения охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в водах северной Пацифики // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 3. — С. 323–328.
- Фролов А.И.** Распределение и условия обитания дальневосточных лососей в южных районах морского ареала // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М.: Наука, 1964. — С. 34–89.
- Хен Г.В.** Сезонная и межгодовая изменчивость вод Берингова моря и ее влияние на распределение и численность гидробионтов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1989. — 24 с.

- Шершнева А.П.** Рост молоди кеты и горбуши в ранний морской период жизни // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 91. — С. 37–47.
- Штуднюк Ю.В.** К вопросу о покатной миграции молоди кеты бассейна реки Анадырь // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Мат-лы 5-го Всерос. совещ. — СПб.: ГосНИОРХ, 1994. — С. 232–234.
- Шунтов В.П.** Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей // Биол. моря. — 1986. — № 3. — С. 3–14.
- Шунтов В.П.** Распределение молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Беринговом море и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, № 6. — С. 883–891.
- Шунтов В.П.** Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 3–41.
- Шунтов В.П.** Перестройки в пелагических экосистемах Охотского моря — реальный факт // Рыб. хоз-во. — 1998. — № 1. — С. 25–27.
- Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П.** Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 3–26.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В., Волков А.Ф. и др.** Новые данные о состоянии пелагических экосистем Охотского и Японского морей // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 139–177.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П.** Экосистемы Охотского и Берингова морей // Рыб. хоз-во. — 1991. — № 6. — С. 25–27.
- Шунтов В.П., Лапко В.В., Баланов А.А., Старцев А.В.** Межгодовые изменения в анадромных миграциях лососей в водах Сахалино-Курильского региона // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 22. — С. 116–124.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Чучукало А.Я. и др.** Состав планктонных и нектонных сообществ верхней эпипелагиали Сахалино-Курильского региона в период анадромных миграций лососей // Биол. моря. — 1993. — № 4. — С. 32–43.
- Vax N.J.** The early marine migration of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) through Hood Canal — its variability and consequences // Ph. D. Thesis. Univ. Wash. — 1983. — 196 p.
- Beamish R.J., Bouillon D.R.** Pacific salmon production trends in relation to climate // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 50, № 5. — P. 1002–1016.
- Brett J.R., Shelbourn J.E., Shoop C.T.** Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size // J. Fish. Res. Board Can. — 1969. — № 34. — P. 739–745.
- Favorite F., Dodimead A.J., Nasu K.** Oceanography of the Subarctic Pacific region, 1960–71 // Bull. NPAFC. — 1976. — Vol. 33. — 187 p.
- Freeland H.J.** The state of the eastern North Pacific since October 1998 // PICES press. — 1999. — Vol. 7, № 2. — P. 6–8.
- Hartt A.C.** Movement of salmon in the North Pacific Ocean and Bering sea as determined by tagging, 1956–1958 // Bull. INPFC. — 1962. — № 6. — 157 p.
- Hartt A.C.** Migrations of salmon in the North Pacific Ocean and Bering sea as determined by seining and tagging, 1959–1960 // Bull. INPFC. — 1966. — № 19. — 141 p.
- Hayward T.L.** Pacific ocean climate change: atmospheric forcing, ocean circulation and ecosystem response // Trends Ecol. Evol. — 1997. — Vol. 12. — P. 150–154.
- Helle J.H., Hoffman M.S.** Changes in size and age at maturity of two North American stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) before and after a major regime shift in the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 81–90.
- Hollowed A.B., Wooster W.S.** Year class variability of marine fishes and winter ocean condition in the Northeast Pacific ocean // The Symp. on Hydrographical variability in the ICES area, 1980–1989: Abstr. Sci. Pap. And Posters. — Copenhagen, 1991. — P. 32.
- Irie T.** Ecological studies on the migration of juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*, during early ocean life // Bull. of Seikai Nat. Fish. Res. Inst. — 1990. — № 68. — 142 p.
- Ishida Y., Ito S.** Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 3. — P. 50–61.
- Ishida Y., Ito S., Ueno Y., Sakai J.** Seasonal growth patterns of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in offshore waters of the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 66–80.

- Kaeriyama M.** Ecological study on early life of the chum salmon *Oncorhynchus keta* // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. — 1986. — № 40. — P. 31–92.
- Kaeriyama M., Ueda H.** Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*) in Japan: a review // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 163–171.
- Kobayashi T., Kurohagi T.** A study of the ecology of chum salmon fry, *Oncorhynchus keta*, in Abashiri lake and its protection // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. — 1968. — Vol. 22. — P. 37–71.
- LeBlond P.H.** What is carrying capacity of the North Pacific Ocean for salmonids? // PICES press. — 1999. — Vol. 7, № 2. — P. 17–22.
- Manzer J.I., Ishida I., Peterson A.E., Hanavan M.G.** Salmon of the North Pacific Ocean — Part V. Offshore distribution of salmon // Bull. NPAFC. — 1965. — № 15. — P. 891–907.
- Melnikov I.V., Radchenko V.I., Starovoitov A.N.** Pacific salmon distribution in the southern Okhotsk Sea during autumn of 1998 and pink salmon catch forecast for 1999 fishery season // NPAFC. — 1999. — Doc. 433. — 10 p.
- Myers K., Aydin K., Walker R. et al.** Known ocean ranges of stocks of Pacific salmon and steelhead as shown by tagging experiments, 1956–1995 // NPAFC. — 1996. — Doc. 192. — 53 p.
- Neave F.** Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry // J. Fish. Res. Board Can. — 1955. — Vol. 12, № 3. — P. 369–374.
- Neave F., Bakkala R. G., Yonemori T.** Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific // Bull. INPFC. — 1976. — № 15. — P. 472.
- Ogura M.** Migratory behavior of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the open sea // Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. — 1994. — № 31. — P. 1–138.
- Ogura M., Ishida Y.** Homing behavior and vertical movements of four species of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Bering sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — Vol. 52, № 3. — P. 532–540.
- Radchenko V.I., Chigirinsky A.I.** Pacific salmon in Bering sea: NPAFC. — 1995. — Doc. 122. — 30 p.
- Radchenko V.I., Melnikov I.V., Starovoitov A.N.** Pacific salmon distribution in the southern Okhotsk Sea during autumn of 1998 and pink salmon catch forecast for 1999 fishery season // NPAFC. — 1999. — Doc. 433. — 10 p.
- Salo E.O.** Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon life histories. — Vancouver: UBC Press, 1991. — P. 231–309.
- Sano S.** Salmon of the North Pacific Ocean. Part 3. A review of the life history of North Pacific salmon. Chum salmon in the Far East // Bull. INPFC. — 1966. — № 18. — P. 41–58.
- Shuntov V.P., Dulepova E.P., Radchenko V.I., Temnykh O.S.** On the beginning of the large reformation in communities of plankton and nekton of the Far Eastern seas // PICES: Seattle. Washington. USA. October, 25–30. — 1993. — P. 35.
- Shuntov V.P., Volvenko I.V., Starovoitov A.N., Gorbatenko K.M.** Russian research on Pacific salmon in 1997 // NPAFC. — 1997. — Doc. 293. — P. 1–14.
- Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B.** Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) in offshore waters of the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. — 1981. — № 40. — 196 p.
- Walker R.V., Myers K.W., Davis N.D. et al.** Diurnal variation in thermal environment experienced by salmonids in the North Pacific as indicated by data storage tags // Fish. Oceanogr. — 2000. — Vol. 9. — P. 171–186.
- Welch D.W., Chigirinsky A.I., Ishida Y.** Upper thermal limits on the oceanic distribution of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the spring // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — Vol. 52, № 3. — P. 489–503.

Поступила в редакцию 22.01.03 г.