

РАННИЙ МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* И КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* о. ИТУРУП

А. М. Каев, В. М. Чупахин

Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск)

По результатам уже первых систематических исследований биологии молоди лососей рода *Oncorhynchus* после миграции из рек было сделано заключение, что ранний морской период жизни этих видов рыб в значительной мере определяет численность их нерестовых стад (Parker, 1962, 1968). В последующие годы для познания особенностей этого процесса подобные исследования были начаты в различных прибрежных районах северной части Тихого океана, в том числе горбуши *O. gorbuscha* и кеты *O. keta* у о. Итуруп. В настоящем сообщении проведено обобщение как ранее представленных результатов изучения молоди этих видов в указанном районе (Чупахин, Каев, 1980; Каев, Чупахин, 1982, 1986), так и вновь полученных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования молоди горбуши и кеты в прибрежных водах о. Итуруп проведены в 1974—1988 гг. преимущественно в заливах Курильский и Куйбышевский на охотоморской стороне побережья о. Итуруп. Система сбора материалов была унифицирована для разных лет. Начиная со второй половины мая и до конца июля, обычно в последних числах декад, мальков отлавливали сачком на прибрежном мелководье, а после их откочевки мористее — в ловушках ставных неводов. На прибрежном мелководье были выбраны три участка (два из них — в зал. Курильский, один — в зал. Куйбышевский), на двух из которых отлов осуществляли в период между 11 и 12 час., на третьем — между 16 и 17 час. После откочевки от берега молодь ловили в ловушках ставных неводов обычно в период между 15 и 19 час. У мальков определяли длину (по Смитту) и массу тела, а также безвыборочно у кеты и выборочно у горбуши — массу пищевого комка в желудках, у части — просмотрено их содержимое. Вся пойманная молодь кеты и частично горбуши была протестирована на наличие чешуи, при ее обнаружении под бинокулярным микроскопом установлено число склеритов.

Для выявления общей гидробиологической ситуации в районах нагула молоди лососей вдоль охотоморской стороны побережья о. Итуруп в 1980—1984 гг.

осуществлены гидробиологические съемки по одинаковой для всех лет схеме станций в прибрежной полосе шириной около 2 км. Каждая серия сборов приходилась на начало очередной декады. По причине неудовлетворительного судового обеспечения начало проведения съемок варьировало в разные годы от конца мая до конца июня, заканчивали их в конце июля. Большинство гидробиологических станций (11 разрезов) было сосредоточено в основном районе исследований молодежи — зал. Курильский. Гидробиологические съемки были проведены также в заливах Доброе Начало (3 разреза), Одесский (2 разреза), Куйбышевский (3 разреза и одна отдельная станция) и Простор (3 разреза), а также отдельные разрезы в районах впадения протоки оз. Сопочное и рек Чистая и Славная, т. е. охватывая все охотоморское побережье о. Итуруп.

Сборы планктона вели большой сетью Джеджи (капроновое сито № 38, в 1980 г. — № 49) только в светлое время суток (между 10 и 19 часами) от дна или 20-метрового горизонта при больших изобатах до поверхности со скоростью около 1 м/с. На каждой из 600 станций измеряли температуру воды на поверхности и рамками РОТ на горизонтах 5, 10 и 20 м. В 1986—1987 гг. ежедекадные съемки в мае-июле по такой же схеме станций были осуществлены в зал. Курильский, а эпизодически — в заливах Куйбышевский и Простор. В эти годы выполнено 147 станций. Обработка планктонных проб осуществлена счетным методом с использованием данных по индивидуальной массе зоопланктона (Кун и др., 1980). Для оценки общей биомассы (на 1 м³) зоопланктона и его отдельных компонентов использована, в основном, таблица стандартных масс планктонов Охотского моря (Лубны-Герцык, 1959). Массу наиболее крупных животных определяли на торсионных весах с точностью до 1 мг.

Использованные в работе данные по численности лососей получены на основе учетных обловов покатной молодежи по модифицированной методике Таранца (1939) в реках Оля (Олинская контрольно-наблюдательная станция Сахалинрыбвода), Курилка и Рыбацкая, статистических отчетов лососевых рыбозаводных заводов, статистики промысла взрослых рыб и определения количества производителей горбуши (методом выборочных площадок) и кеты (сплошной учет) в реках нереста.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Воды у о. Итуруп характеризуются сложностью и своеобразием гидрологического режима в результате взаимодействия целого ряда генетически разнородных водных масс. С северо-востока вдоль Курильской Гряды стекают холодные воды, которые в районе о. Итуруп представлены, преимущественно, мощным потоком Ойясио, формирующимся в районе проливов Буссоль и Фриза (Фукс и др., 1997). Теплые воды проникают с запада с ветвью течения Соя, часть потока которого выходит в океан, омывая побережье о. Кунашир, а другая распространяется по юго-западной части Охотского моря, проникая, в частности, в пролив Фриза. Кроме того, вокруг о. Итуруп отмечается антициклоническое вращение вод, формирующее локальную фронтальную зону. В результате взаимодействия этих потоков в проливах Екатерины и Фриза в летне-осенний период выделяются две существенно различные водные массы, разделенные хорошо выраженным фронтом с горизонтальным градиентом температуры до 3°С на милю (Фукс и др., 1997). Об этом свидетельствуют также данные по температуре (°С) воды в проливе Екатерины, полученные нами

17.07.1984 г. при съемке на СРТМ «Шкотово» по направлению наименьшего расстояния (11,7 мили) между островами Кунашир и Итуруп:

удаление от Кунашира, мили 0,5 2 5 8 11;
 температура на поверхности 11,2 10,7 11,5 4,1 3,2;
 на глубине 20 м 10,2 10,4 10,1 2,7 3,0.

Этот поток вод вдоль южной оконечности о. Итуруп со стороны океана близок по своим термогалинным характеристикам к Ойясио (Фукс и др., 1997). Его воды, выходя в Охотское море, прижимаются к о. Итуруп. Влияние их на режим прибрежных вод южной части охотоморского побережья о. Итуруп определяется, видимо, взаимодействием с частью течения Соя, движущейся вдоль Итурупа и выходящей в океан через западную часть пролива Фриза.

В результате такого взаимодействия вдоль охотоморского побережья острова выделяются три биопродуктивные зоны (Ефанов и др., 1990). В южной, гидрологически активной зоне (заливы Доброе Начало и Одесский) отмечена пульсация биомассы зоопланктона в разные годы в сочетании с периодическим охлаждением прибрежного мелководья (табл. 1). В северной зоне (зал. Простор — бух. Славная), наиболее изолированной от этих проникающих с юго-запада потоков вод за счет далеко выступающего полуострова Чирип, наблюдали наибольший радиационный прогрев и наименьшую биомассу зоопланктона, основу которого составляли мелкие неритические формы. Центральная зона (заливы Курильский и Куйбышевский) занимает как бы промежуточное положение. Здесь ежегодно отмечали сравнительно высокие биомассы зоопланктона (преимущественно, копепоид), способствующие высокой эффективности воспроизводства кеты и горбуши в этом районе. Заметим также, что в прибрежных водах ежегодно регистрировали около 40 видов зоопланктеров, принадлежащих к 18 систематическим группам животных (Ефанов и др., 1990). При этом различия между планктонными сообществами обусловлены, главным образом, количественным соотношением животных одних и тех же нескольких многочисленных широко распространенных видов из группы копепоид, а не формированием его структуры в разных заливах за счет обитания специфичных для них планктеров разных таксонов.

Таблица 1

Температура воды на разных горизонтах и общая биомасса зоопланктона в прибрежье о. Итуруп в июле 1980—1984 гг. (по: Ефанов и др., 1990)

Район наблюдений	Температура воды, °С			Биомасса зоопланктона, мг/м ³
	0,5 м	5 м	10 м	
Залив Доброе Начало	6,0	6,0	5,8	654
	4,2—7,2	5,5—6,9	5,3—6,7	200—1279
Залив Куйбышевский	7,9	7,6	6,8	861
	5,1—9,8	5,1—8,9	4,7—8,0	557—1270
Залив Курильский	8,6	8,3	7,6	832
	6,0—9,7	6,9—9,3	5,4—9,0	700—1348
Залив Простор	10,3	9,4	7,5	442
	8,4—12,2	6,0—11,2	4,4—10,3	307—755
Бухта Славная	9,9	9,8	8,9	537
	5,8—12,7	9,0—10,3	7,9—9,8	410—573

Примечание: верхняя строка — среднее за 1980—1984 гг., нижняя строка — пределы колебаний средних годовых.

Горбуша и кета довольно быстро мигрируют в море из сравнительно коротких рек о. Итуруп и нагуливаются вблизи берегов до 2—3 месяцев. Ранний морской период жизни включает два этапа. Первый этап протекает на прибрежном мелководье, второй — на открытой акватории заливов. Классически выраженных бухт как эстуарной зоны в районе впадения рек нереста на побережье острова крайне мало, в районе наблюдений к ним можно отнести лишь бухту Китовую. Поэтому молодь после ската из рек частью держится в шлейфе пресных вод, а частью рассредоточивается вдоль берега, укрываясь в его изломах. Впадение многочисленных ручьев и водообмен с открытыми районами заливов создают разнообразие солевого и температурного режимов на прибрежном мелководье. Отмечено избегание молодью зон как с пониженной (менее 3°C), так и с повышенной (более 17—18°C) температурой воды, что вполне соответствует наблюдениям в других районах, в которых молодь лососей обитает в прибрежных водах, в основном, при температуре от 6 до 14°C, при оптимальных для всех видов значениях от 8 до 12°C (Шершнев, 1974; Mason, 1974; Карпенко, 1983; Irie, 1990; Blackbourn, Hyatt, 1992; Pearcy, 1992). Судя по распределению горбуши, она более эвригалинна, чем кета. При очень широком диапазоне изменений солености (от 0,8 до 27,8‰), характерном для прибрежного мелководья, кета в большинстве держалась на участках с опресненной водой, а горбуша в изобилии отмечалась как на опресненных участках, так и в зонах с высокой соленостью.

В мае и в первой половине июня на прибрежном мелководье практически повсеместно можно наблюдать скопления молоди лососей, которая в этот период исключительно доминирует здесь по численности и биомассе. Кроме нее из ихтиофауны в этот период отмечались лишь немногочисленные придонные рыбы (к примеру, камбаловые), а также представители прибрежного комплекса. Однако последние обитали большей частью на участках с зарослями макрофитов, в то время как молодь лососей занимала «чистые» акватории. Кета и горбуша держались совместно в единых скоплениях, что легко тестировалось как при визуальном наблюдении (отличия между мальками этих видов в окрасе тела), так и результатами обловов сачком отдельных стаек.

С середины июня плотность скоплений молоди на мелководье заметно убывает в результате откочевки от берега горбуши и наиболее крупных мальков кеты. В конце июня — начале июля на мелководье остаются лишь небольшие по численности стайки, представленные, преимущественно, кетой. В этот период в ряде бухт можно наблюдать появление малоротых корюшек. Любопытно, что молодь лососей (главным образом, кета) перемещалась с превосходящими ее примерно в 1,5 раза по длине тела корюшками в единых стайках, головную часть которых формировали корюшки, при этом питание их было сходным: в желудках тех и других доминировали каляниды.

Основная масса молоди лососей расселяется во второй половине июня по акватории заливов. О ее распределении в этот период вполне достоверно можно судить по встречаемости мальков в ловушках ставных неводов. Из года в год на одних и тех же позициях выставлялись ставные невода для промысла горбуши, каждый из которых был оснащен двумя или тремя ловушками, так называемыми «береговыми» и «морскими», устанавливаемыми на каждом из неводов в разные годы на одинаковом удалении от береговой черты. Такая сеть стандартно расположенных ставных неводов позволяла «привязать» к некоторым из них, выбранным в качестве репера, гидролого-

гидробиологические разрезы, а также оценивать наличие молоди лососей на каждой из станций.

В спокойной ситуации визуально наблюдались стайки мальков, свободно перемещающихся сквозь сетное полотно. Однако при переборке ловушек ставных неводов за счет отпугивающего эффектадвигающегося сетного полотна молодь на короткое время можно было сконцентрировать в одном из углов ловушки и легко отловить ее сачком для биологического анализа. В начальный период откочевки с прибрежного мелководья мальков сначала обнаруживали в так называемых «береговых» ловушках (ближайших к берегу) ставных неводов, установленных вблизи впадения рек нереста, а впоследствии, по мере ее расселения, во всех ловушках как этих неводов, так и значительно удаленных от рек, установленных, к примеру, вдоль побережья п-ова Чирип. Стайки молоди лососей хорошо наблюдались с мотобота при его движении. При приближении к ним поверхность воды в районе нахождения мальков покрывалась рябью в результате их первых испуганных движений, затем обнаруженные стайки спасались бегством, погружаясь одновременно, судя по визуальным наблюдениям, на несколько метров вглубь.

С середины июня плотность скоплений молоди лососей на прибрежном мелководье заметно убывает вследствие откочевки от берега горбуши и наиболее крупных мальков кеты. В конце июня — начале июля на мелководье остаются лишь небольшие по численности стайки, представленные, преимущественно, кетой. В первой декаде июля основная часть молоди обычно встречается в прибрежной полосе шириной до 200—500 м при температуре воды от 8,2 до 13,1°С и солености 20—32,5‰. В отдельные годы отмечалась длительная задержка сеголетков у берега. К примеру, при медленном прогреве вод в 1983 г. молодь держалась на отдельных участках прибрежного мелководья вплоть до середины июля, когда температура воды на открытой акватории составляла 4,0—6,3°С. И только в третьей декаде июля (при прогреве воды до 5,5—8,1°С) скопления ее наблюдались по всей акватории зал. Курильский. В целом, на втором этапе мальки нагуливаются при сравнительно стабильных температурном и солевом режимах. Так, 18—20 июля 1977—1984 гг. диапазон колебаний температуры воды в зал. Курильский в течение одной съемки в местах нагула молоди составлял в разные годы от 0,6 до 5,6°С. Соленость изменялась от 31,2 до 32,4‰.

Естественно, что на прибрежном мелководье молодь значительно мельче, чем в открытых водах (табл. 2). В среднем сравнительно небольшие приросты длины и массы мальков по мере отбора проб в течение этого этапа нагула являются не следствием замедленного роста, а результатом постоянного притока покатников при миграции из рек, вследствие чего сообщество представлено как только что скатившимися личинками и мальками, так и подросшими в морской воде мальками со сформированной чешуей, численное соотношение которых в значительной степени колеблется. После откочевки в открытые воды средние значения длины и массы сеголетков быстро увеличиваются.

Показатели накормленности молоди на прибрежном мелководье ниже таковых при нагуле мальков в открытых водах. И это несмотря на то, что нагулу молоди на первом этапе сопутствуют сравнительно высокие биомассы кормового зоопланктона на прибрежном мелководье. Так, в 1983 г. показатель концентрации кормового зоопланктона в целом по зал. Курильский в середине июня был выше вдоль береговой линии (812 мг/м³), чем в открытых водах (371 мг/м³).

Биологические показатели молоди лососей в прибрежных водах о. Итуруп
в 1974—1988 гг. на первом и втором этапах нагула

Этап нагула	Вид лосося	Залив Курильский			Залив Куйбышевский		
		М	Lim	п	М	Lim	п
Длина АС, мм							
1-й	Кета	40,6	36,0—46,9	9983	41,2	37,5—48,4	3081
	Горбуша	34,7	31,6—46,1	8059	34,9	32,0—46,5	3624
2-й	Кета	61,3	40,3—76,1	2426	61,8	40,6—75,1	488
	Горбуша	59,6	40,4—79,6	5912	56,6	38,5—74,2	2345
Масса тела, мг							
1-й	Кета	548	335—929	9983	566	333—1127	3081
	Горбуша	299	183—732	8059	299	202—744	3624
2-й	Кета	2162	533—4012	2426	2339	557—3664	488
	Горбуша	1833	456—3847	5912	1622	415—3242	2345
Общий индекс наполнения желудков, %							
1-й	Кета	215	50—461	9840	226	84—463	3081
	Горбуша	190	36—348	3160	143	21—364	1484
2-й	Кета	233	53—596	2426	241	84—357	488
	Горбуша	192	34—438	2735	167	26—353	1014

Примечание: Lim — пределы колебаний средних значений отдельных проб.

Однако в дальнейшем биомасса планктона в открытых водах ощутимо повышается. Можно полагать, что начало второго этапа нагула приурочено к началу биологического лета. Так, в том же 1983 г. в первой декаде июля при наметившейся тенденции откочевки мальков от берега плотность зоопланктона в открытых водах достигла уже 961 мг/м³.

На первом этапе питание мальков по качественному составу весьма разнообразно. У кеты и горбуши отмечены определенные различия как в выборе кормовых стаций, так и в спектрах питания. В желудках кеты чаще встречались бентосные и эпибентосные формы — бокоплавцы, полихеты и икра рыб, а также воздушные насекомые, что приводило к заметному различию состава пищевого комка у молоди и проб зоопланктона. Подобная особенность питания кеты отмечена и в других районах — в зал. Пьюджет-Саунд (Kaczynski et al., 1973) и в зал. Оцути (Terezaki, Iwata, 1983). Переход при совместном нагуле на питание разными кормовыми объектами у кеты и горбуши, отмечаемый в прибрежных водах Итурупа (Каев, Чупахин, 1982), Камчатки (Карпенко, 1979), Британской Колумбии (Feller, Kaczynski, 1975), видимо, не является закономерностью, а зависит от условий питания. Об этом можно судить по тому, что индекс пищевого сходства у этих видов, рассчитанный по Шорыгину (1952), при нагуле на мелководье в среднем ниже, чем в открытых водах, но значения его отличаются большей изменчивостью — от практически полного различия до полного сходства состава пищи (табл. 3).

При анализе значений индексов пищевого сходства и наполнения желудков в пищевых взаимоотношениях мальков горбуши и кеты выделяются три типа (табл. 4). Первый — питание преимущественно одним видом корма при высокой накормленности; второй — преимущественно одним, но разными по виду кормовыми объектами при высокой накормленности; третий — разнообразие пищевых спектров при малой накормленности. В первых двух случаях

Таблица 3

Степень пищевого сходства в питании молоди кеты и горбуши на мелководье (27 мая — 10 июня) и в открытых водах (10—31 июля) зал. Курильский в среднем за 1975—1988 гг.

Станция	M±m	σ	CV	Lim	n
Мелководье	50,3±3,28	22,7	45,1	7,6—95,4	48
Открытые воды	81,6±2,52	12,1	14,8	56,7—99,8	23

Примечание: n — число проб.

высокая накормленность молоди позволяет предполагать массовое развитие кормовых организмов, что дает возможность видам одновременно и успешно питаться одним или разными кормовыми объектами. Доминирующими компонентами, которые в то или иное время были представлены в пищевом комке кеты и горбуши или одновременно у обоих видов, являлись копеподы, полихеты, бокоплавы и икра рыб. При слабой накормленности увеличивалось число потребляемых компонентов, доля которых от общей массы пищевого комка не превышала 30%, при практическом отсутствии выраженной избирательности питания. Пищевые взаимоотношения третьего типа следует рассматривать, видимо, как конкурентные, но встречаемость их сравнительно невелика — до 25% (Каев, Чупахин, 1986). Очень похожая ситуация описана при изучении нагула молоди горбуши и кеты в прибрежных водах Камчатки (Карпенко и др., 1994), также подтверждающая, что совпадение спектров питания необязательно является показателем межвидовой конкуренции.

Приведенные в табл. 4 данные о частоте встречаемости значений молоди лососей с разной долей доминирующих компонентов в пищевом комке свидетельствуют также о большей пищевой пластичности кеты, что особенно заметно в случаях слабой накормленности мальков. В целом, существенных различий по широте спектра питания у этих видов нет, но набор основных компонентов у кеты шире — смещение показателей частоты встречаемости доминирующих компонентов во всех вариантах в сторону меньших значений.

Трофическая дивергенция проявляется и внутри вида. С увеличением раз-

Таблица 4

Величина индекса пищевого сходства в связи с различной степенью накормленности кеты и горбуши и структурой их пищевого комка при нагуле на прибрежном мелководье зал. Курильский в 1975—1984 гг.

СП-коэф. M/Lim	Вид лосося	Наполнение желудков, %		Встречаемость молоди с разной структурой пищевого комка, %			
		M	Lim	<30	30—49	50—69	>70
25,1 (9,9—40,1)	Кета	273	192—374	50,0	—	33,3	66,7
	Горбуша	187	107—224	33,3	16,7	33,3	66,7
81,8 (70,8—95,4)	Кета	260	117—354	60,0	—	40,0	60,0
	Горбуша	210	163—265	—	20,0	20,0	80,0
54,8 (40,5—74,5)	Кета	102	60—149	90,9	54,5	36,4	—
	Горбуша	90	11—181	72,7	45,5	27,3	27,3

Примечание: под частотой встречаемости понимается встречаемость молоди с относительным содержанием доминирующего пищевого компонента в желудке не более 30%, от 30 до 49%, от 50 до 69% и более 70% от массы пищевого комка.

меров кеты наблюдается тенденция перехода на питание более крупными кормовыми организмами по линии *Harpacticoida* — *Calanoida* — *Amphipoda*. Первые доминировали, главным образом, в пищевом рационе молоди длиной менее 37 мм, *Calanoida* — молоди длиной 41—45 мм, *Amphipoda* — молоди длиной более 48 мм (Каев, 1983). Подобные результаты получены при изучении питания молоди кеты в прибрежье о. Хоккайдо. Размеры жертв в мае и в первой половине июня у только что скатившейся молоди в небольших бухтах обычно составляли от 0,6 до 1,7 мм, при этом поедались, главным образом, гаммариды, каляниды и гарпактициды, а позднее, в июле, подростыми мальками поедались, в основном, организмы длиной более 1,5 мм (Irie, 1990). Эта тенденция проявляется в разных регионах, хотя набор основных компонентов пищи может различаться. В водах юго-западного побережья о. Сахалин, зал. Пьюджет Саунд и южной части Британской Колумбии молодь кеты поедает гарпактицид и гаммарид (Шершневу, 1971; Sibert et al., 1977; Sibert, 1979; Healey, 1980), в водах у восточного побережья Камчатки и юго-восточной Аляски — насекомых, копепод и гаммарид (Карпенко, 1981; Merritt, Raymond, 1983). По-видимому, справедливым является заключение, что для питания молоди кеты в первое время после миграции из рек более важное значение имеют размеры животных, а не видовая принадлежность (LeBrasseur, 1969). В то же время наблюдаемая трофическая дивергенция, связанная с размерным составом молоди, не просто представляет собой переход подрастающих мальков на питание более крупными объектами, а является чаще всего результатом пищевой конкуренции, так как при избытке тех же калянид с массой тела от 1 до 3 мг ими одинаково успешно питаются крупные и мелкие мальки (Каев и др., 1993).

Более широкий спектр питания кеты на мелководье в значительной степени сужается после откочевки молоди из прибрежных вод в более мористые районы, где подростящая молодь питается, в основном, калянидами, эуфаузидами и гиперридами (Шершневу, 1971; Okada, Taniguchi, 1971; Healey, 1980; Simenstad, Salo, 1982; Карпенко, 1983; Карпенко, Пискунова, 1984; Simenstad, Wissmar, 1984; Pearcy et al., 1988; Brodeur, 1989; Brodeur, Pearcy, 1990; Irie, 1990; Taylor, Landingham, 1992; Будникова, 1994). Это в полной мере проявляется и в прибрежных водах о. Итуруп в течение второго этапа нагула. На этом этапе состав пищевых комков кеты и горбуши довольно сходен, они питаются, главным образом, *Calanoida*, а также *Euphausiacea* и личинками рыб. Если сравнить данные о составе, плотности зоопланктона и пищевые спектры мальков (табл. 5), то также можно заключить о существующей в определенной мере избирательности питания лососей на втором этапе нагула. Ежегодно, но в разной степени, наблюдался переход преимущественно подростящей молоди на питание эуфаузидами и молодью рыб, т. е. более крупными кормовыми объектами. Степень этого перехода зависела, по-видимому, от плотности основного вида корма — *Calanoida*. Так, в 1981 г. при наибольшей плотности скоплений зоопланктона и одновременно, вследствие этого, меньшей относительной доли калянид в его общей биомассе отмечена ярко выраженная избирательность этой группы зоопланктона в питании молоди лососей. Напротив, в 1983 г. при минимальной плотности калянид мальки широко использовали другие кормовые объекты — молодь рыб и эуфаузидаев. Кета, как и на первом этапе нагула, более пластична в выборе кормовых организмов.

К середине августа небольшие стайки мальков лососей отмечались лишь в ловушках ставных неводов, не только наиболее удаленных от рек нереста,

Состав (в% от массы) пищевого комка у молоди кеты (верхнее значение) и горбуши (нижнее значение), проб зоопланктона (в% от биомассы) в открытых водах зал. Курильский в июле 1980—1983 гг.
(по: Каев и др., 1993)

Компоненты	1980 г.		1981 г.		1982 г.		1983 г.	
	питание	планктон	питание	планктон	питание	планктон	питание	планктон
Calanoida	61,8 84,8	98,7	89,4 88,7	64,4	79,2 91,5	89,0	52,4 67,2	75,7
Harpacticoidae	0,1 0,8	—	— 0,5	5,1	— 0,4	6,1	— —	8,2
Amphipoda	7,1 4,6	—	1,1 0,4	—	3,4 —	1,2	— —	0,1
Euphausiacea	4,3 3,2	—	4,2 0,7	0,1	1,3 5,5	0,5	1,0 8,2	—
Decapoda	— 0,3	—	— 0,2	0,7	— —	0,6	— —	0,9
Ostracoda	— —	—	— 2,8	23,2	— —	—	— —	—
Sagitta	0,2 0,7	—	— 0,1	1,0	— —	0,0	— —	—
Polychaeta larvae	— —	—	— —	0,4	— —	1,0	— —	7,2
Pisces larvae	26,5 5,4	—	5,3 4,8	0,1	16,1 2,4	0,2	46,6 24,6	0,2
Прочие	— 0,2	1,3	— 1,8	5,0	— 0,2	1,4	— —	7,7
Биомасса зоопланктона, мг/м ³		702		1348		700		709

но и выставленных как бы мористее — вдоль побережья п-ова Чирип, где характерен большой свал глубин, начинающийся почти от береговой черты. Следовательно, протяженность периода прибрежного обитания молоди лососей в целом составляет около трех месяцев. В мае и в начале июня молодь сконцентрирована на прибрежном мелководье, с середины июня происходит интенсивное расселение по всей акватории заливов, а во второй половине июля начинается, видимо, откочевка сеголетков горбуши и кеты в открытые воды моря, которая полностью завершается к середине августа. Добавим к этому, что уже при первых исследовательских обловах мальковым кошельковым неводом за пределами 12-мильной зоны вдоль Курильских островов стало ясно, что, несмотря на интенсивную миграцию молоди (особенно горбуши) с середины июня с прибрежного мелководья о. Итуруп в направлении моря, она не уходит далеко от берега, по крайней мере, до начала июля. Так, в Охотском море в небольшом количестве сеголетки лососей (21 экз. кеты, 3 экз. горбуши) были пойманы с 24 по 26 июня только в районе, прилегающем к островам Хоккайдо и Кунашир (Ishida et al., 1989). При этом, судя по размерному составу и структуре чешуи кеты, они были хоккайдского происхождения (Каев и др., 1994).

Изучение молоди лососей в морском прибрежье позволяет получить пока-

затели, непосредственно отражающие условия ее нагула, что несомненно лучше, чем опосредованное суждение о них по тем или иным параметрам среды. Ведь уже само по себе выделение какого-либо одного решающего фактора, определяющего флюктуации численности поколений, нельзя признать обоснованным (Дехник и др., 1985). К тому же существенным недостатком традиционных подходов является игнорирование особенностей популяционных реакций на внешние воздействия: такие реакции, как правило, не являются ни плавными, ни «симметричными», в них явно присутствуют пороговые эффекты, по-разному проявляющиеся при разнонаправленных изменениях условий жизни рыб (Криксунов, 1995). В то же время, значения параметров роста являются отражением действия сложного и динамичного комплекса факторов внешней и внутренней среды (Баканов и др., 1987).

В качестве рабочей гипотезы для оценки эффективности нагула молоди лососей в прибрежье моря послужила гипотеза, что рост рыб есть результирующий показатель воздействия многих факторов. Для характеристики особенностей роста кеты разных поколений использована асимметричность ее размерного состава, имея в виду, что подобная групповая изменчивость является в определенной мере отражением условий нагула (Поляков, 1975; Дгебуадзе, 2001). Для определения асимметричности размерного состава всей совокупности нагуливающейся в заливе молоди пойманных мальков с чешуей разделяли на «возрастные группы» — по числу склеритов на чешуе. Полученные распределения по индексу длины (длина каждого малька была выражена в процентах к средней длине молоди в группе) суммировали в единое распределение, для которого рассчитывали коэффициент асимметрии. Уже при первых сопоставлениях этого показателя с темпом линейного роста была замечена согласованность в изменении параметров (Каев, 1979): с увеличением скорости роста наблюдается тенденция изменения распределения длин мальков от кривой с «положительной» к кривой с «отрицательной» асимметрией.

Изменчивость роста молоди хорошо согласуется также с данными, отражающими ее накормленность и упитанность (табл. 6). Очередность данных в таб-

Таблица 6

Показатели нагула молоди кеты в зал. Курильский, о. Итуруп

Годы ската	Накормленность, %		Коэффициент упитанности		Коэф. асимметрии размерного состава
	бухты	залив	бухты	залив	
1979	205	286	1,07	1,11	-0,92
1980	171	386	1,04	1,10	-0,67
1984	164	193	0,96	1,04	-0,28
1977	305	244	1,05	1,13	-0,15
1988	390	223	1,05	1,06	-0,09
1976	142	243	1,01	1,06	-0,06
1982	262	238	1,06	1,02	+0,10
1986	207	254	0,98	1,06	+0,10
1983	192	143	0,95	0,94	+0,20
1974	157	81	1,06	1,07	+0,22
1978	164	262	1,03	1,04	+0,33
1985	292	148	1,00	1,00	+0,35
1987	211	93	1,01	1,05	+0,49
1981	131	—	1,07	0,98	+0,61
1975	134	53	1,02	0,93	+0,91

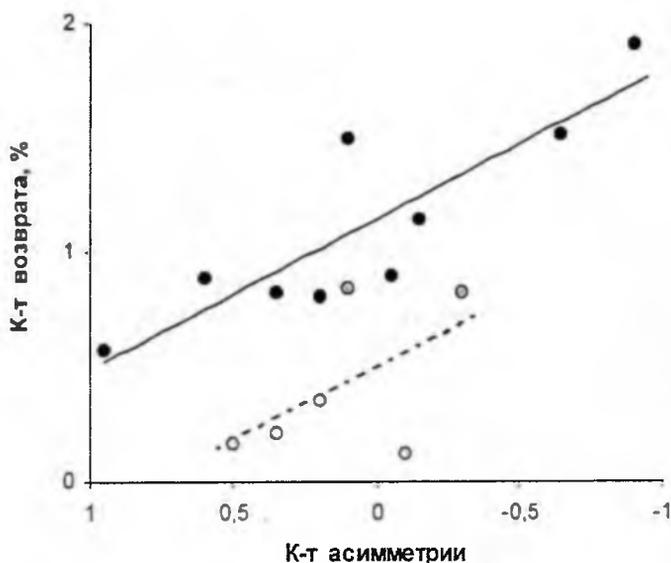


Рис. 1. Зависимость значений коэффициента возврата кеты соответствующих поколений от групповой изменчивости роста мальков при нагуле в зал. Курильский (о. Итуруп) в 1974–1982 гг. (темные кружки, сплошная линия) и в 1983–1988 гг. (светлые кружки, штрих-пунктир).

1974–1982 гг.: $Y=1,14-0,65x$; $r=-0,87$; $P<0,01$; $n=9$;

1983–1988 гг.: $Y=0,50-0,63x$; $r=-0,54$; $P>0,05$; $n=6$.

и численности соответствующих возвратов взрослых рыб на нерест позволили количественно оценить рассматриваемую связь (рис. 1) и использовать ее в прогнозных целях (Каев, 1989а). Зависимость коэффициента возврата от показателя групповой изменчивости роста в упрощенном виде описывается линейным уравнением $Y=1,14-0,65x$. Довольно тесная связь между рассматриваемыми параметрами ($r=-0,87$; $n=9$; $P<0,01$) свидетельствует об определяющей роли уровня изменчивости условий обитания в течение раннего морского периода жизни в формировании общей величины выживаемости поколений кеты.

Практически для всех поколений кеты введение в прогноз результатов исследований раннего морского периода жизни или не приносило существенного изменения в случае «средних» условий нагула, или заметно изменяло расчетную величину в благоприятную сторону (Каев, 1989б). Использование подобного подхода для характеристики условий нагула молоди горбуши было затруднено поздним формированием у нее чешуи и ранней откочевкой из залива в открытые воды моря, причем, в первую очередь, наиболее крупных мальков. Последнее подтверждается анализом морфологических показателей молоди, синхронно пойманной в центральной части зал. Курильский и на его мористой периферии (вдоль п-ова Чирип). Если исходить из посылки, что число склеритов на чешуе отражает реальный возраст особей (Каев, 1994), то раньше откочевывающие в сторону моря мальки были как в среднем старше, так и крупнее по длине тела среди своих ровесников, продолжавших нагул вблизи рек нереста (табл. 7). Такая особенность расселения нагульной молоди в сочетании с растянутостью покатной миграции создает серьезные помехи для определения ее темпа роста. По этой причине вместо параметров роста при попытках характеризовать успешность нагула молоди горбуши была ис-

лице представлена в соответствии с последовательностью изменения коэффициента асимметрии от крайнего отрицательного к крайнему положительному значению. Из сопоставления данных следует, что в годы быстрого роста молоди, как правило, значения общего индекса наполнения ее желудков и коэффициента упитанности были выше, при этом для коэффициента упитанности было характерным увеличение значений от первого ко второму этапу нагула. Полученные данные по изменчивости роста мальков кеты в зал. Курильский в 1974–1982 гг. и

Количество склеритов на чешуе и средняя длина тела в группах с одинаковым числом склеритов у молоди горбуши, пойманной 30 июля 1980 г. в центральной части зал. Курильский, о. Итуруп («Центр») и в его мористой части вдоль п-ова Чирип («Периферия»)

Район сбора	Доля (%) мальков с числом склеритов на чешуе					n	
	1	2	3	4	5		
Центр	27,2	51,6	20,3	0,9	0	217	
Периферия	0	18,4	62,3	18,5	0,8	130	
Средняя длина АС, мм							
при двух склеритах			при трех склеритах				
M±m			n		M±m		n
Центр	72,4±0,27		112		77,8±0,49		44
Периферия	73,4±0,51		24		80,7±0,41		81

пользована, в частности, доля особей с чешуей, обнаруживаемых среди мальков в уловах в конце первой декады июля (Чупахин, 1986).

Действительно, даже при упорядочении сбора молоди (для анализа использованы пробы, собранные в разные годы между 17 и 21 июля в ловушках

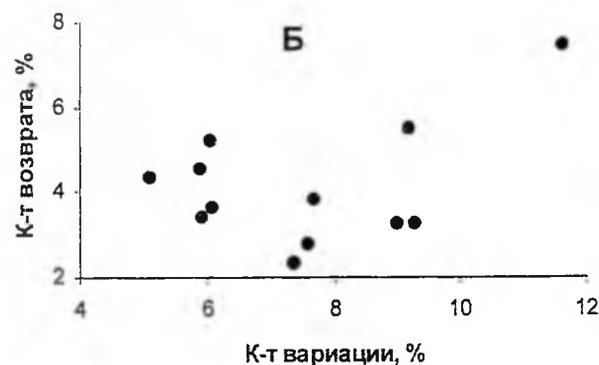


Рис. 2. Значения коэффициента возврата горбуши соответствующих поколений в зависимости от длины тела (А) и ее вариабельности (Б) у молоди при нагуле в 1975–1988 гг. в зал. Курильский, о. Итуруп.

ставных неводов в центральной части зал. Курильский) полученные данные, в целом, не подтверждают ожидаемую положительную связь между длиной тела мальков и выживаемостью горбуши соответствующих поколений (рис. 2А). Так, если в диапазоне значений длин мальков от 6,1 до 6,6 см обнаруживается все же очень плотная связь между рассматриваемыми параметрами ($r=0,97$; $n=9$), то для поколений, молодь которых в даты наблюдений была в среднем необычно мелкой или крупной, коэффициент возврата рыб мог приобретать также неожиданно большие или малые значения, в результате чего корреляция для всей совокупности значений ($r=0,21$; $n=13$) становилась непригодной для целей прогнозирования. В то же время анализ вариабельности молоди по длине тела свидетельствует, что

эти отклонения не являются артефактами, которые можно игнорировать при построении общей схемы. В изменении значений коэффициента возврата в левой части распределения (рис. 2Б) просматривается тенденция их уменьшения с увеличением вариабельности молоди по длине тела, что вполне объяснимо возрастанием размерной дивергенции при ухудшении условий нагула. Но этот процесс имеет ограничения, связанные с размерно-селективной смертностью (Каев, 1992). При наиболее плохих условиях нагула за счет высокой смертности мелких особей тормозится увеличение общей вариабельности молоди по длине тела, а выжившие крупные особи создают иллюзию сравнительно высокого темпа роста.

Напротив, при наиболее хороших условиях нагула за счет быстрого роста нагульной молоди и высокой выживаемости продолжающих мигрировать из рек мелких особей сильно увеличивается вариабельность по длине тела мальков в общем скоплении, чему способствует продолжительная покатная миграция. Видимо, по этой причине распределение значений коэффициента возврата поколений в зависимости от вариабельности размерного состава молоди имеет вид вогнутой параболы (рис. 2Б). В то же время высокая выживаемость недавних покатников в сочетании с поздними, в среднем, сроками ската может создавать при анализе сочетание значений, характеризующих урожайный возврат при довольно низких наблюдаемых размерах тела нагульной молоди.

Если эти процессы действительно происходят, то между показателями реального роста молоди горбуши и ее выживаемостью должны быть согласованные изменения. Такая тенденция обнаруживается при сопоставлении коэффициента возврата взрослых рыб с асимметрией размерного состава молоди (расчет показателя по аналогии с кетой) соответствующих поколений (рис. 3).

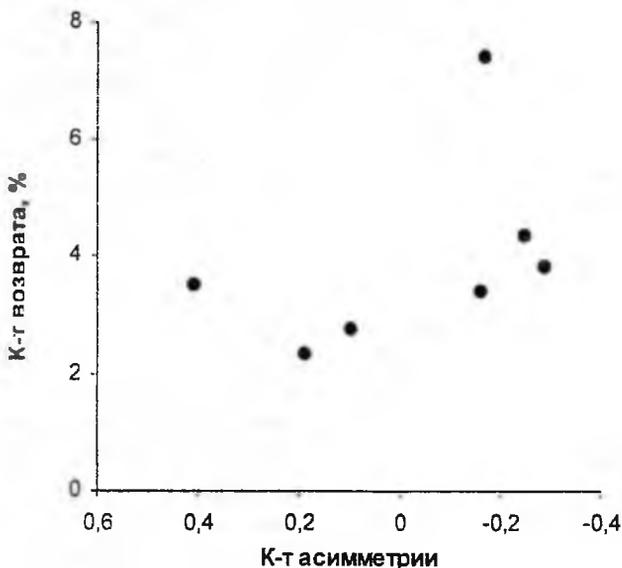


Рис. 3. Зависимость значений коэффициента возврата горбуши соответствующих поколений от групповой изменчивости роста мальков при нагуле в зал. Курильский (о. Итуруп) в 1979–1981, 1983–1985, 1988 гг. $r = -0,45$; $P > 0,05$; $n = 7$.

Слабая статистическая обеспеченность связи обусловлена, видимо, малочисленностью данных, так как только в некоторые годы была изучена чешуя у мальков горбуши. Таким образом, дублирование метода на горбуше привело к близким результатам, полученным для кеты. Заметим, что высокая достоверная корреляция между ростом чешуи в течение раннего морского периода жизни и величиной возврата обнаружена у горбуши юго-восточного побережья Аляски (Jaenicke et al., 1994). То есть приемлемость подхода прогнозирования возвратов рыб в зависимости от особенностей роста в раннем

онтогенезе, разработанная на примере кеты о. Итуруп, подтверждается повторяемостью результатов как на другом виде лососей с коротким пресноводным циклом развития, так и для лососей из разных районов.

Рассматривая эту общую зависимость выживаемости поколений горбуши и кеты от условий роста в ранний морской период жизни, нельзя не отметить изменения, произошедшие в динамике численности кеты в последний период. Если для горбуши значения коэффициента возврата не претерпели существенных изменений за годы наблюдений за ее воспроизводством в водах о. Итуруп (Churakhin, 1996), то для кеты, начиная с 1987 г., возвраты рыб стали заметно ниже ожидаемых. Возникшая ситуация была обусловлена, видимо, общим уменьшением выживаемости кеты в морском периоде жизни в результате значительного ухудшения условий ее нагула в центрально-восточной части Северной Пацифики (Каев, 1999). Для этого периода связь характеризовалась средним по силе коэффициентом корреляции ($r=-0,54$; $n=6$; $P>0,05$), а зависимость описывалась линейным уравнением $Y=0,50-0,63x$ (рис. 1). Из-за короткого ряда наблюдений не получены надежные характеристики для рассматриваемой связи в последние годы. Использование методики требовало ежегодного отлова нагульной молодежи кеты в заливах и сопоставления длины мальков со склеритной структурой их чешуи. Такие наблюдения были прекращены с 1989 г. Но и эти немногочисленные данные свидетельствуют о сохранении (близкие значения коэффициентов регрессии: 0,65 и 0,63) тенденции формирования выживаемости рыб в зависимости от роста мальков в прибрежье, несмотря на резкое уменьшение общей выживаемости кеты в морских водах. Отметим в этой связи, что при анализе возвратов в реки о. Хоккайдо кеты заводского происхождения также предполагается более существенное значение в формировании ее общей выживаемости фактора размерно-селективной смертности в ранний морской период жизни, так как изменения коэффициента возврата зависели, в целом, от средней массы тела выпускаемой молодежи, а не от ее количества и колебаний индекса атмосферной циркуляции как показателя глобальных изменений среды в океане (Kaeriyama, 1997).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные по распределению горбуши и кеты в ранний морской период жизни вполне соответствуют сложившимся представлениям об их задержке на относительно продолжительное время для нагула в эстуариях рек или на опресненном прибрежном мелководье, в результате чего на этих участках образуются скопления молодежи очень высокой плотности. Возможность их нагула обеспечивается как ранним развитием зоопланктона в таких зонах, так и выходом из пищевой конкуренции за счет особенностей питания особей разного размера и разного вида. Изменчивость роста молодежи как отражающая в целом действие комплекса факторов внешней и внутренней среды может быть использована в качестве критерия для характеристики успешности ее нагула в прибрежных водах. Согласованные с ним изменения значений коэффициента возврата рыб соответствующих поколений свидетельствуют о решающей роли раннего морского периода жизни в формировании конечной численности нерестовых стад горбуши и кеты.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И., Кияшко В. И., Сметанин М. М., Стрельникова А. С. Уровень развития кормовой базы и рост рыб // *Вопр. ихтиологии.* — 1987. — Т. 27. — Вып. 4. — С. 609—617.
2. Будникова Л. Л. Амфиподы в питании молоди кеты и некоторых других рыб в бухте Калининка (юго-западный Сахалин) // *Биология моря.* — 1994. — № 3. — С. 190—196.
3. Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. — М. : Наука, 2001. — 276 с.
4. Дехник Т. В., Серебряков В. П., Соин С. Г. Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений // *Теория формирования численности и рац. использ. стад промысловых рыб.* — М. : Наука, 1985. — С. 56—72.
5. Ефанов В. Н., Закирова З. М., Каев А. М., Федотова Н. А., Чупахин В. М. Термический режим вод и состав зоопланктона в охотоморском побережье острова Итуруп в период нагула молоди лососей // *Биология моря. планктона.* — Владивосток : ДВО АН СССР, 1990. — С. 53—61.
6. Каев А. М. Динамика некоторых биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в связи с формированием ее численности // *Вопр. ихтиологии.* — 1999. — Т. 39. — № 5. — С. 669—678.
7. Каев А. М., Чупахин В. М. К экологии молоди кеты и горбуши в прибрежный морской период жизни у острова Итуруп // *Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоноч. дальневост. морей и сев.-запад. части Тихого океана.* — Владивосток : ТИНРО, 1982. — С. 63—72.
8. Каев А. М. Методика прогнозирования численности кеты острова Итуруп // *Рыб. хоз-во.* — 1989б. — № 3. — С. 35—38.
9. Каев А. М. Некоторые методические аспекты прогнозирования численности кеты и горбуши // *Биология моря.* — 1989а. — № 2. — С. 61—66.
10. Каев А. М. Некоторые особенности роста молоди осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежье о. Итуруп // *Вопр. ихтиологии.* — 1979. — Т. 19. — Вып. 5. — С. 853—859.
11. Каев А. М., Исида Ю., Секи Дж. Некоторые результаты первого советско-японского исследования молоди лососей в морской период жизни // *Изв. ТИНРО.* — 1994. — Т. 116. — С. 163—167.
12. Каев А. М., Чупахин В. М., Федотова Н. А. Особенности питания и пищевые взаимоотношения молоди лососей в прибрежных водах острова Итуруп // *Вопр. ихтиологии.* — 1993. — Т. 33. — № 2. — С. 215—224.
13. Каев А. М. О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне // *Вопр. ихтиологии.* — 1992. — Т. 32. — Вып. 2. — С. 53—60.
14. 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 дальневост. морей.* — Владивосток : ТИНРО, 1986. — С. 63—71.
15. Каев А. М. Формирование и рост чешуи у сеголетков кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // *Рыбохоз. исслед. в Сах.-Курил. р-не и сопред. акваториях.* — Ю-Сах. : СахТИНРО, 1994. — С. 39—46.
16. Каев А. М. Экология и формирование численности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) в ранний морской период жизни // *Вопр. ихтиологии.* — 1983. — Т. 23. — Вып. 5. — С. 724—734.
17. Карпенко В. И. Влияние факторов среды на формирование качественных показателей молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) в прикамчатских водах Берингова моря // *Вопр. ихтиологии.* — 1983. — Т. 23. — Вып. 5. — С. 813—820.
18. Карпенко В. И. Кормовая база и питание молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежных водах Карагинского залива Берингова моря // *Вопр. ихтиологии.* — 1981. — Т. 21. — Вып. 4. — С. 675—686.
19. Карпенко В. И., Пискунова Л. В. О значении макропланктона в питании молоди лососей рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) и их пищевых отношениях в юго-западной части Берингова моря // *Вопр. ихтиологии.* — 1984. — Т. 24. — Вып. 5. — С. 759—766.

20. Карпенко В. И. О питании молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки // Биология моря. — 1979. — № 5. — С. 30—38.
21. Карпенко В. И., Пискунова Л. В., Шершнева В. И. Оценка условий нагула молоди лосося в прибрежных водах Берингова моря и опыт ее использования при корректировке промысловых прогнозов // Систематика, биология и биотехника разведения лосос. рыб. — СПб. : ГосНИОРХ, 1994. — С. 93—95.
22. Криксунов Е. А. Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб // Вопр. ихтиологии. — 1995. — Т. 35. — № 3. — С. 302—321.
23. Кун М. С., Волков А. Ф., Каредин Е. П. Инструкция по сбору и первичной обработке планктона в море. — Владивосток : ТИНРО, 1980. — 45 с.
24. Лубны-Герцык Е. А. Состав и распределение зоопланктона Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. — 1959. — Т. 36. — С. 68—99.
25. Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. — М. : Наука, 1975. — 159 с.
26. Таранец А. Я. Исследования нерестилищ кеты и горбуши в р. Иске // Рыб. хоз-во. — 1975. — № 12. — С. 1—4.
27. Фукс В. Р., Мичурин А. Н., Бобков А. А. и др. Истоки Ойясио. — СПб. : СПбГУ, 1997. — 248 с.
28. Чупахин В. М., Каев А. М. Распределение и некоторые черты биологии молоди горбуши и кеты в прибрежье о. Итуруп // Изв. ТИНРО. — 1980. — Т. 104. — С. 104—121.
29. Чупахин В. М. Условия формирования численности поколений горбуши острова Итуруп (Курильские острова) // Тез. докл. III Всесоюз. науч. конф. по проблемам промышленного прогнозирования (долгосрочные аспекты). — Мурманск : ПИНРО, 1986. — С. 165—166.
30. Шершнев А. П. Питание молоди кеты в прибрежном ареале нагула в юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 1971. — Т. 76. — С. 87—96.
31. Шершнев А. П. Температурный режим прибрежной зоны моря и его влияние на биологию осенней кеты // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 93. — С. 19—24.
32. Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. — М. : Пищепромиздат, 1952. — 267 с.
33. Blackbourn D. J., Hyatt K. D. Spatial and temporal variation in marine survival of west coast British Columbia salmon stocks: comparisons with environmental data // Workshop on the Growth, Distribution, and Mortality of Pacific Salmon in Coastal Waters. Sidney, Can. — 1992. — P. 28.
34. Brodeur R. D. Neustonic feeding by juvenile salmonids in coastal waters off the Northeast Pacific // Can. J. Zool. — 1989. — No. 67. — P. 1995—2007.
35. Brodeur R. D., Pearcy W. G. Trophic relations of juvenile Pacific salmon off the Oregon and Washington coast // Fish. Bull. — 1990. — Vol. 88. — P. 617—636.
36. Chupakhin V. M. Reproduction and stock state of the Iturup Island pink salmon // Abstracts Intern. Symp. «Assesment and Status of Pacific Rim Salmonid Stocks». Sapporo (Japan): NPAFC. — 1996. — P. 84—85.
37. Feller R. J., Kaczynski V. W. Size selective predation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on epibentic prey in Puget Sound // J. Fish. Res. Bd. Canada. — 1975. — Vol. 32. — No. 8. — P. 1419—1429.
38. Healey M. C. The ecology of juvenile salmon in the Strait of Georgia, British Columbia // Salmon Ecosystems of the North Pacific. Oregon Univ. — 1980. — P. 203—229.
39. 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. — No. 68. — 142 p.
40. Ishida Y., Seki J., Kaev A. M. Distribution and possible size-dependent mortality of juvenile chum salmon in early marine life // 14th Northeast Pacific Pink and Chum Salmon Workshop. Port Ludlow, Washington. — 1989. — P. 128—131.
41. Jaenicke H. W., Jaenicke M. J., Oliver G. T. Predicting of northern Southeast Alaska pink salmon returns by early marine scale growth // Proceeding of the 16—th Northeast Pacific Pink and Chum Salmon Workshop. Juneau. — 1994. — P. 97—109.
42. Kaczynski V. W., Feller R. J., Clauton J. Trophic analysis of juvenile pink and chum salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* and *O. keta*) in Puget Sound // J. Fish. Res. Bd. Canada. — 1973. — Vol. 20. — No. 7. — P. 1003—1008.

43. Kaeriyama M. Has climate change affected the survival of the Hokkaido chum salmon population since the 1970s? // NPAFC. — 1997. — Doc. 258. — P. 1–6.
44. LeBrasseur R. J. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different feeding regimes // J. Fish. Res. Bd. Canada. — 1969. — Vol. 26. — No. 6. — P. 1631–1645.
45. Mason J. C. Behavioural ecology of chum salmon fry (*Oncorhynchus keta*) in small estuary // J. Fish. Res. Bd. Canada. — 1974. — Vol. 31. — No. 1. — P. 83–92.
46. Merritt M. F., Raymond J. A. Early life history of chum salmon in the Noatak River and Kotzebue Sound // Alaska Dept. Fish Game, Rep. — 1983. — No. 1. — 56 p.
47. Okada S., Taniguchi A. Size relationship between salmon juveniles in shore waters and their prey animals // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1971. — No. 22. — P. 30–36.
48. Parker R. R. Estimations of ocean mortality rates for pacific salmon (*Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Bd. Canada. — 1962. — Vol. 19. — No. 4. — P. 561–589.
49. Parker R. R. Marine mortality schedules of pink salmon of the Bella Coola River, central British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. — 1968. — Vol. 25. — No. 4. — P. 757–794.
50. Pearcy W. G., Brodeur R. D., Shenker J. M. et al. Food habits of Pacific salmon and steelhead trout, midwater trawl catches and oceanographic conditions in the Gulf of Alaska, 1980–1985 // Bull. Ocean Res. Inst. — 1988. — Vol. 26. — P. 29–78.
51. Pearcy W. G. Ocean ecology of North Pacific salmonids // Univ. Washington Press. — 1992. — 179 p.
52. Sibert J. Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo estuary. 2. Meiofauna available as food for juvenile salmon // J. Fish. Res. Bd. Canada. — 1979. — Vol. 36. — No. 5. — P. 497–503.
53. Sibert J., Brown T. J., Healey M. C., Kask B. A., Naiman R. J. Detritus-based food webs: exploitation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Science. — 1977. — Vol. 196. — P. 649–650.
54. Simenstad C. A., Salo E. O. Foraging success as a determinant of estuarine and nearshore carrying capacity of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Hood Canal, Washington // Proceeding North Pacific Aquaculture Symposium. Univ. Alaska. — 1982. — P. 21–37.
55. Simenstad C. A., Wissmar R. C. Variability of estuarine food webs and production may limit our ability to enhance Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // The Influence of Ocean Conditions on the Production of Salmonids in the North Pacific. Univ. Oregon. — 1984. — P. 272–286.
56. Taylor S. G., Landingham J. H. Effects of estuarine temperatures, zooplankton populations, and release time on diet, intra-annual survival, and size and age at maturity of 1980 brood chum salmon at Auke Creek, Alaska // Workshop on the Growth, Distribution, and Mortality of Juvenile Pacific Salmon in Coastal Waters. Sidney (Canada). — 1992. — P. 22.
57. Terezaki M., Iwata M. Feeding habits of chum salmon fry *Oncorhynchus keta* collected from Otsuchi bay // Nippon suisan gakkaiishi, Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1983. — Vol. 49. — No. 8. — P. 1187–1193.

Каев А. М., Чупахин В. М. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. — Ю-Сах. : СахНИРО, 2002. — Т. 4. — С. 116—132.

Изложены результаты наблюдений за температурой воды и состоянием зоопланктонных сообществ вдоль охотоморского побережья о. Итуруп, за распределением, питанием и ростом мальков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta*. Показана возможность использования характеристик роста молоди для прогнозирования численности возвратов взрослых рыб.

Табл. — 7, ил. — 3, библи. — 57.

Kaev A. M., Chupahin V. M. Early sea period of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* and chum salmon *Oncorhynchus keta* in Iturup Island // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography. — Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2002. — Vol. 4. — P. 116—132.

There were stated results of water temperature observation and examination of zooplankton communities coastwise the Okhotsk Sea of Iturup Island and distribution, feeding and growth observation of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* and chum salmon *Oncorhynchus keta* juveniles. Possibility of use pattern of juvenile growth for prediction of mature fish return numbers is indicated.

Tabl. — 7, fig. — 3, ref. — 57.