

УДК 597.553.2:597-152.6(265.5)

ПОТЕРЯ НАВИГАЦИОННЫХ ОРИЕНТИРОВ КАК ФАКТОР СМЕРТНОСТИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ *P. ONCORHYNCHUS* В ОКЕАНЕ

Н.В. Кловач (ВНИРО)

Основными факторами естественной смертности лососей в течение всего периода морского нагула в большей или меньшей степени являются гидрологические условия (воздействие которых может быть как непосредственным, так и опосредованным через кормовую базу), обеспеченность пищей, выедание хищниками и болезни.

Смертность лососей различна в разные периоды морского нагула. Наиболее велика она в период нагула в прибрежье и в течение первой зимы в океане [Карпенко, 1994; Beamish, Mahnken, 1998]. Во время обитания молоди в прибрежье после ската все вышеперечисленные факторы смертности играют важную роль, а значение их варьирует в разные годы и в разных районах [Карпенко, 1998].

В последующие периоды морского нагула одним из основных факторов естественной смертности является выедание хищными рыбами (акулами, алепизаврами, кинжалозубом) и морскими млекопитающими (дельфинами, тюленями, белухами) [Шунтов, 1994; Nagasawa, 1998]. По оценке Нагасавы [Nagasawa, 1998], в 1989 г. только сельдевой акулой *Lamna ditropis* с апреля по ноябрь съедено в северной части Тихого океана от 12,6 до 25,5% половозрелых лососей.

Механизм действия этих факторов смертности в принципе понятен, методические подходы для количественной оценки их воздействия разработаны. В этой связи данные факторы можно назвать традиционно учитываемыми. Однако наряду с ними имеется другая категория факторов смертности, механизм действия которых неясен, количественная оценка затруднена, да и о самом факте их существования можно догадаться лишь по косвенным признакам. Условно их можно назвать нетрадиционными. В их число следует включить гибель в океане из-за утраты навигационных ориентиров и донерестовую гибель в последние недели и месяцы перед заходом в нерестовые реки в результате созревания в море. Возможно, эти два фактора взаимосвязаны.

Наиболее популярным в настоящее время является представление о последовательной смене навигационных ориентиров во время морских миграций. Такими ориентирами могут быть небесные тела, магнитное поле Земли, течения, физические и химические характеристики водных масс [Бирман, 1985; Isaksen, 1988]. Суждения о роли этих ориентиров носят в основном умозрительный характер, и только ориентация по запаху родного водоема в конце миграционного пути доказана экспериментально [Hasler, Scholz, 1983]. Вплотную к способности использовать перечисленные ориентиры примыкает также способность, которую мы условно назовем чувством времени и места. Оно позволяет лососям различных популяций оказываться в определенных условиях внешней среды, в соответствующем данному времени и месту физиологическом состоя-

нии [Бирман, 1985; Овчинников, 1986; Ogura, 1994]. Соответственно, утрата навигационных ориентиров может приводить к тому, что рыба не оказывается в свойственном для данной популяции месте в нужное время в соответствующем этому времени и месту физиологическом состоянии. Все это может приводить к ее гибели.

Известные случаи «нетрадиционной» смертности лососей в море. В литературе имеются упоминания о «загадочной» гибели или «исчезновении» лососей. Так, Джонс [Jones, 1984] пишет, что в северной части Тихого океана, к югу от Алеутских островов, есть район, общий для горбуши, кеты и нерки (рис. 1), в котором, так же как и в других районах, метили лососей, но ни одна из помеченных там за 20 лет 3582 особей не была поймана в прибрежных районах. Рыба исчезала на этом участке акватории, как в «западне». По расчетам Джонса [Jones, 1984], в такой «западне» может исчезать до 5% половозрелых лососей. В качестве возможной причины исчезновения он предполагает потерю лососями ориентации, которая, в свою очередь, вызвана отсутствием температурной стратификации вод в этом районе. В то же время он считает названную им возможную причину не более, чем обоснованной догадкой.

В пользу предположения о возможной утрате лососями навигационных ориентиров свидетельствуют и другие (весьма необычные) факты.

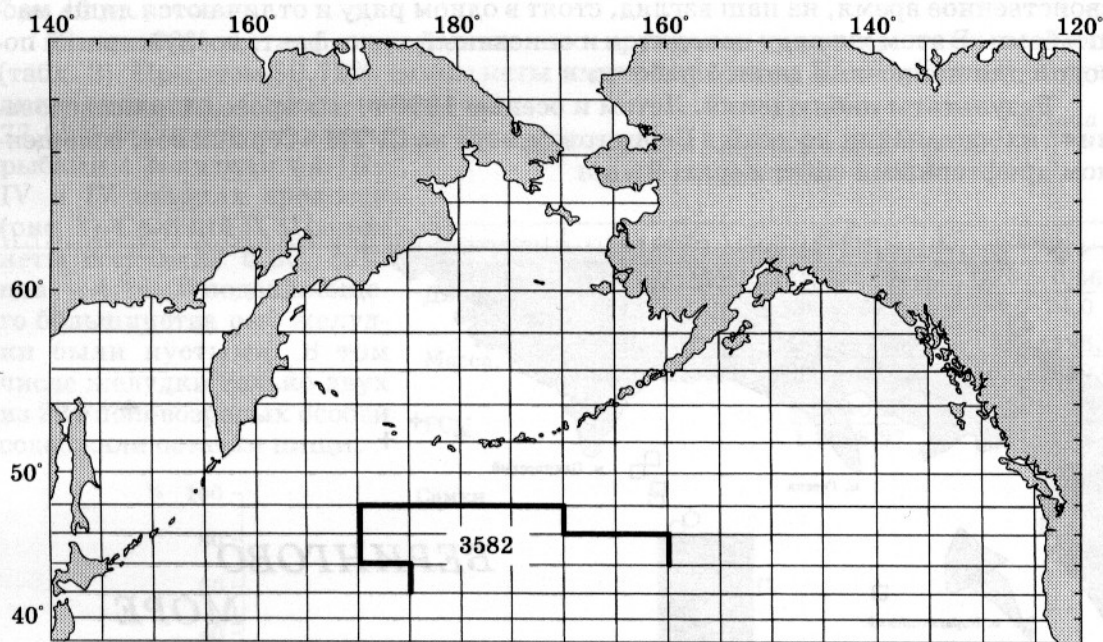


Рис. 1. Район «исчезновения» лососей в Тихом океане [по Jones, 1984].
3582 — число помеченных рыб

По данным В.П. Шунтова [1989], в период с 3 по 8 декабря 1985 г. в 300-х милях к востоку от Южных Курил было поймано 26 половозрелых особей кеты. Часть рыб была в брачном наряде и имела текучие половые продукты. Маловероятно, что эта рыба нашла бы путь к нерестилищам, находясь в декабре в 300 милях от берега и будучи готовой к икрометанию.

Специалисты, связанные с промыслом дальневосточных лососей, хорошо помнят ситуацию, сложившуюся в 1990 г. на Западной Камчатке. Предварительный прогноз подходов горбуши был дан в размере 45 млн. экз. Оценка численности покатной молоди (близкая к максимальной за весь период наблюдений) и учет молоди в Охотском море позволили значительно увеличить прогнозируемый подход горбуши к Западной Камчатке — до 80–100 млн. экз. Прогнозируемый вылов соответственно был увеличен с 25 до 50 тыс. т. Исследования, проводимые ТИНРО в зимний период, показали очень хорошее выживание горбу-

ши в море. Учет горбуши во время миграции ее через Курильские проливы позволил еще больше увеличить прогнозируемый вылов — до 65–75 тыс. т. Однако, вопреки ожиданию, подходы горбуши к Западной Камчатке оказались малочисленными, а вылов составил 22 тыс. т. В то же время в Охотском море в августе 1990 г. в 50 милях от берега встречалась горбуша с текучими половыми продуктами. Высказывались различные гипотезы «исчезновения» горбуши, но ни одна из них не была доказана. Наиболее правдоподобной представляется гибель горбуши в море из-за экстремальных температурных условий, которые сложились в августе 1990 г. По данным КамчатНИРО, температура воды в слое до глубины 10–15 м в отдельные дни составляла 15–18 °С. Столь же высокой была и температура в реках. В то же время температура воды в прибрежной полосе, в зоне приливо-отливных течений, составляла всего 9–11 °С. Это могло создать непреодолимый барьер для созревающих рыб, лишить их привычных навигационных ориентиров, возможности реализации хоминга и вызвать донерестовую гибель в море.

Еще один пример: 5 и 6 сентября 1998 г. в Беринговом море в координатах 59°04' с.ш. 168° в.д. нами были пойманы 5 «текучих» самцов горбуши. Остается неясным, почему горбуша задержалась в Беринговом море и созрела, не дойдя до берегов.

Все описанные выше случаи поимки лососей в несвойственном месте в несвойственное время, на наш взгляд, стоят в одном ряду и отличаются лишь масштабами. В этом же ряду находится и описанный ниже факт, послуживший поводом для написания данной работы.

Результаты наблюдений. Летом и осенью 1996 г. мы проводили исследования тихоокеанских лососей в Беринговом море на СРТМ «Серышево», оснащенном дрейфтерными сетями (рис. 2).

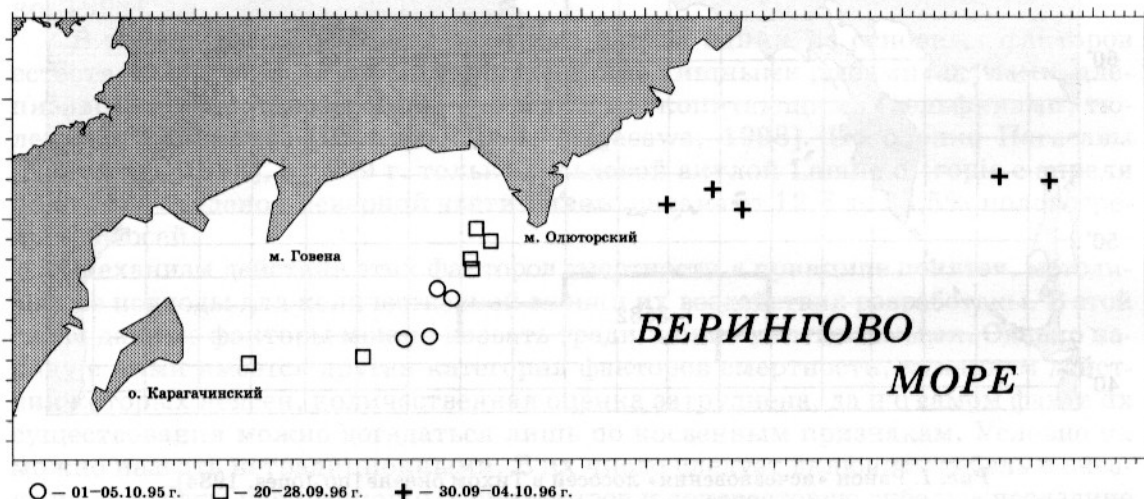


Рис. 2. Места лова лососей в Беринговом море в конце лета и осенью 1995 и 1996 гг.

Таблица 1
Средние уловы лососей на усилие (кг/сеть)
в Беринговом море в июле – октябре 1999 г.

Район	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Наваринский	-/-	-/30	-/10	-/-	19/-
Олюторский	-/27	-/18	15/13*	10/7	-/-

* 15/13 — улов в первой / во второй половине месяца; - отсутствие наблюдений.

В течение июня – сентября уловы на усилие постепенно снижались. Так, в Олюторском районе в июне они составляли 27 кг/сеть, а в сентябре — 7 кг/сеть, в Наваринском районе в июле — 30 кг/сеть, в августе — 10 кг/сеть (табл. 1).

Параллельно со снижением уловов на усилие про-

исходили последовательное «омоложение» уловов, уменьшение в них доли половозрелых рыб и постепенное увеличение доли неполовозрелых особей. Такую же закономерность в изменении биологических показателей в течение лета и осени отмечали и другие исследователи. Осенью, как правило, на севере Берингова моря нагуливаются неполовозрелые лососи, которые доминируют над половозрелой частью стада [Бирман, 1985; Шунтов, 1989; Соболевский и др., 1994; Кловач и др., 1996]. Данные, собранные нами 20–28 сентября 1996 г. в Олюторском районе, а также материалы, собранные в Олюторском районе в период 1–5 октября 1995 г., подтверждают это положение. Так, в период с 1 по 5 октября 1995 г. в Олюторском районе Берингова моря в координатах 59°00'–59°25' с.ш. и 168°15'–169°00' в.д. уловы кеты на усилии составляли всего 1–2 кг/сеть. 76% всей кеты в уловах было представлено неполовозрелыми особями, доля рыб младших возрастных групп (1+ и 2+) составляла 23%. Рыб возрастом 5+ в уловах не было [Кловач и др., 1996]. В период с 20 по 28 сентября 1996 г. в Олюторском районе в координатах 59°00'–59°25' с.ш. и 168°15'–169°00' в.д. картина была примерно такой же. Уловы были небольшими, более половины рыб было представлено неполовозрелыми особями, а доля кеты в возрасте 1+ и 2+ возросла до 39%.

В связи с вышеизложенным неожиданной для нас оказалась поимка в Наваринском районе Берингова моря большого количества крупной созревающей кеты в период с 30 сентября по 4 октября 1996 г. Улов кеты на сеть составлял от 7 до 40 кг.

Более 90% кеты было представлено крупными половозрелыми особями (табл. 2). При этом 90,79% самок кеты имели гонады на III–IV, IV и IV–V стадиях зрелости. Самцы на 77,55% были представлены рыбами с гонадами на III–IV и IV стадиях зрелости (рис. 3). Средний ГСИ самок кеты составлял 6,20, самцов — 4,24. У подавляющего большинства рыб желудки были пустыми. В том числе желудки только двух из 224 половозрелых особей содержали остатки пищи.

Биологические показатели кеты в уловах.
Берингово море. 30.09–04.10.96

Таблица 2

Параметры	Все особи	Самки	Самцы
Длина, см	63,96±0,60	64,79±0,75	62,07±0,96
	34,0–74,0	38,3–74,0	34,0–74,0
Масса, г	3290,8±80,0	3401,3±128,2	3119,4±128,2
	500,0–4900,0	700,0–4900,0	500,0–4900,0
ГСИ		6,20±0,22	4,24±0,27
		1,80–8,97	1,77–7,55

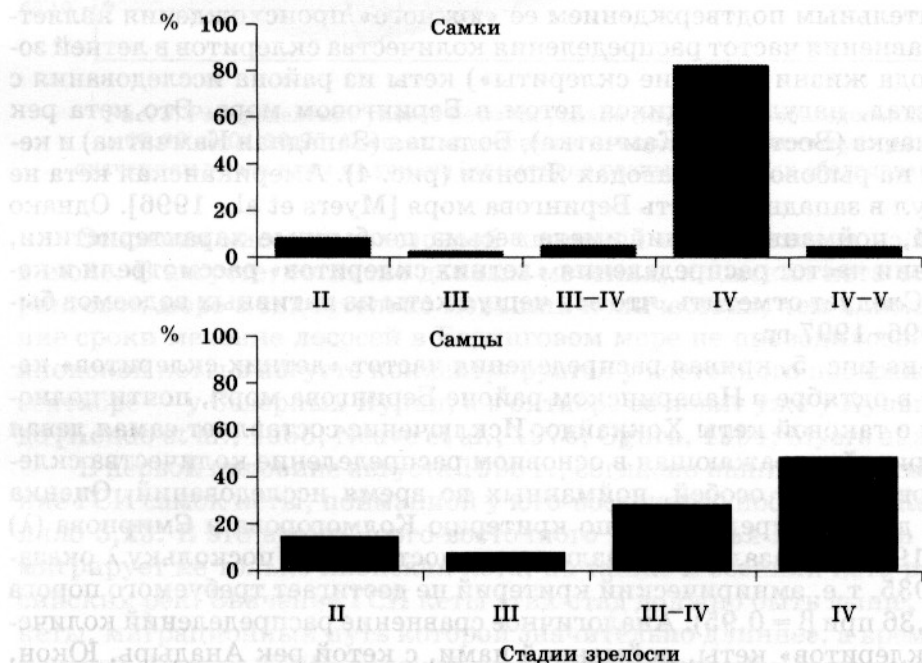


Рис. 3. Распределение по стадиям зрелости гонад кеты, пойманной в Беринговом море в период с 30.09. по 04.10.96

Около 96% составляли особи в возрасте 3+–4+ лет и только 3% — особи в возрасте 2+, что также не характерно для кеты, обычно нагуливающейся на севере Берингова моря осенью.

Таким образом, в скоплении, обнаруженном нами, и величина улова кеты на усилие, и биологические показатели рыб, в особенности степень зрелости гонад, существенно отличались от обычно наблюдаемых в Беринговом море осенью.

Происхождение обнаруженного скопления кеты. Для ответа на вопрос о происхождении кеты из обловленного нами скопления мы проанализировали имеющиеся у нас данные о сроках прибрежного промысла кеты в различных районах Дальнего Востока (табл. 3).

Сроки промысла кеты в различных районах Дальнего Востока

Таблица 3

Район	Сроки промысла
Лиман Анадыря	2-я декада июля — 2-я декада сентября
Материковое побережье Охотского моря	1-я декада июля — 2-я декада сентября
Восточная Камчатка	2-я декада июня — 2-я декада сентября
Западная Камчатка	3-я декада июля — 1-я декада сентября
Северо-Западный Сахалин	2-я декада июля — 2-я декада сентября
Юго-Западный Сахалин	3-я декада августа — 1-я декада сентября
Северо-Восточный Сахалин	1-я декада августа — 3-я декада сентября
Низовья Амура	1-я декада июня — 2-я декада октября
Южные Курилы	2-я декада августа — 2-я декада октября

Как видно из табл. 3, кета российского происхождения к октябрю уже практически вся находится в реках или на подходе к ним. Последнее относится к осенней кете Амура и Южных Курил. Конечно, ход кеты может быть очень растянутым, и некоторое очень небольшое количество рыб может заходить в реки в ноябре. Однако в рассматриваемом случае как величина скопления, так и дружное созревание большей части кеты свидетельствуют не в пользу того, что это рыба конца хода.

Ход осенней хоккайдской кеты продолжается до конца ноября — начала декабря. Поэтому наиболее вероятно, что пойманная нами в октябре в Беринговом море рыба — это кета, разводимая на рыболовных заводах Японии (японская кета). Дополнительным подтверждением ее «южного» происхождения является результат сравнения частот распределения количества склеритов в летней зоне роста 1-го года жизни («летние склериты») кеты из района исследования с кетой других стад, нагуливающих летом в Беринговом море. Это кета рек Анадырь, Камчатка (Восточная Камчатка), Большая (Западная Камчатка) и кета, разводимая на рыболовных заводах Японии (рис. 4). Американская кета не заходит на нагул в западную часть Берингова моря [Myers et al., 1996]. Однако поскольку кета, пойманная нами, имела весьма необычные характеристики, мы при сравнении частот распределения «летних склеритов» рассмотрели и кету реки Юкон. Следует отметить, что вся чешуя кеты из нативных водоемов была собрана в 1996–1997 гг.

Как видно на рис. 5, кривая распределения частот «летних склеритов» кеты, пойманной в октябре в Наваринском районе Берингова моря, почти полностью совпадает с таковой кеты Хоккайдо. Исключение составляет самая левая часть первой кривой, отражающая в основном распределение количества склеритов у неполовозрелых особей, пойманных во время исследований. Оценка различий этих двух распределений по критерию Колмогорова и Смирнова (λ) [Плохинский, 1970] показала, что различия не достоверны, поскольку λ оказалась равной 1,035, т.е. эмпирический критерий не достигает требуемого порога вероятности (1,36 при $\beta = 0,95$). Аналогичное сравнение распределений количества «летних склеритов» кеты, пойманной нами, с кетой рек Анадырь, Юкон, Камчатка и Большая показало, что различия достоверны. Критерий λ варьировал в пределах 5,6–7,6.

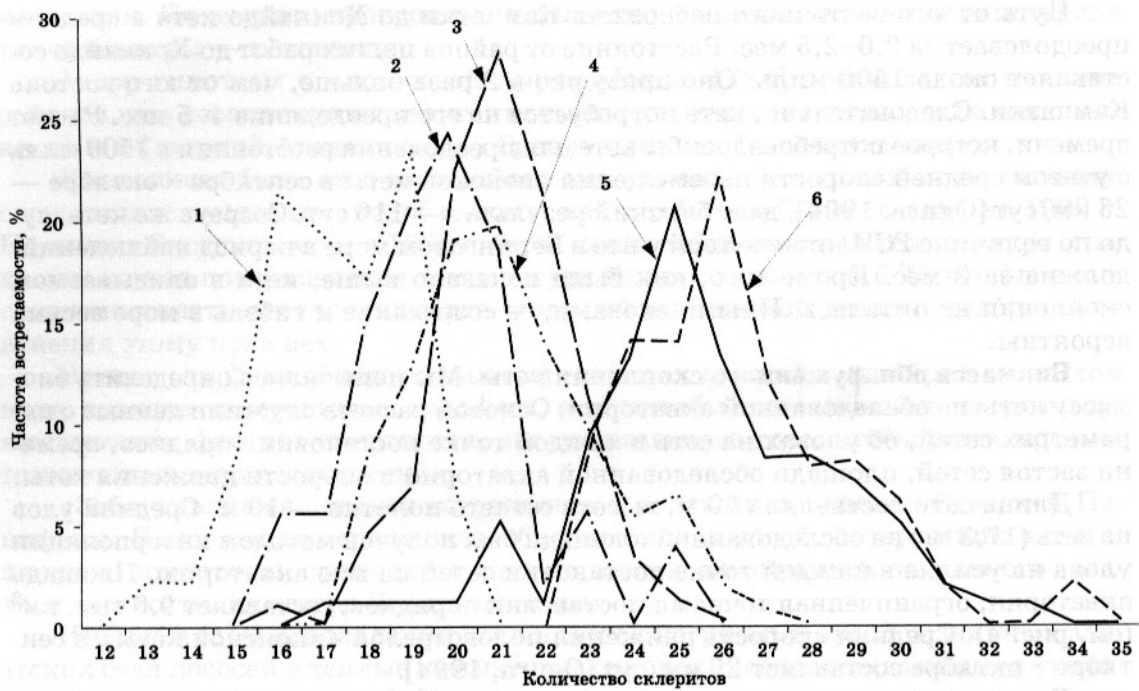


Рис. 4. Распределение частот встречаемости «летних склеритов» у кеты разных стад из рек: Анадырь (1), Большая (2), Юкон (3), Камчатка (4), из Наваринского района Берингова моря (5), острова Хоккайдо (6)

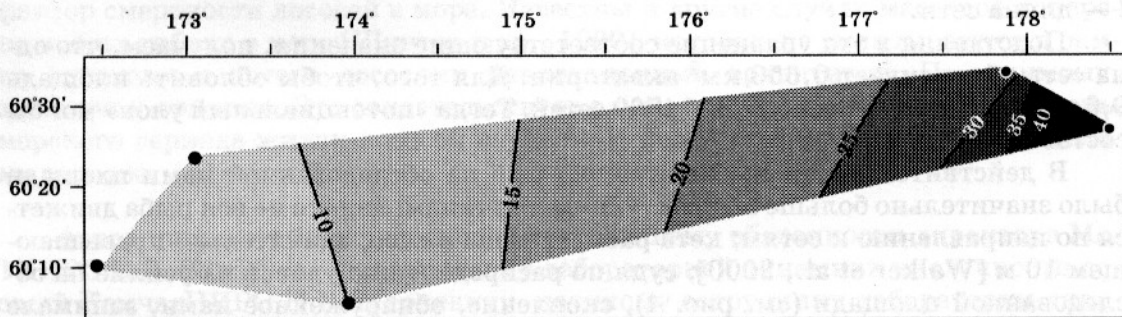


Рис. 5. Распределение уловов кеты на усилие (кг/сеть) на обследованной площади с 30.09 по 04.10.96. Степень интенсивности окраски соответствует рассчитанным значениям улова кеты на усилие (кг/сеть) на разных участках обследованной площади

Основная масса половозрелой японской кеты выходит из Берингова моря в июле. В августе, согласно данным мечения, японская кета встречается в Беринговом море в значительно меньших количествах, чем в июле. В более поздние сроки мечение лососей в Беринговом море не проводилось. Большая часть японской кеты в августе концентрируется у восточного побережья Камчатки, в сентябре — у Северных Курил, а в октябре ее ловят уже у Кунашира и Хоккайдо [Kondo et al., 1965; Neave et al., 1976; Ogura, 1994; Myers et al., 1996].

В первой половине августа 1996 г., согласно нашим данным, среднее значение ГСИ самок кеты, пойманной у юго-восточного побережья Камчатки составляло 5,23. В это время у юго-восточного побережья Камчатки нагуливается и мигрирует не только японская кета, но также и осенняя кета ряда стад из российских рек. Значение ГСИ кеты этих стад должно быть выше, чем у японской кеты, миграционный путь которой значительно длиннее, а время нереста более позднее. То есть, ГСИ японской кеты, мигрирующей в августе вдоль Камчатки, должен быть ниже среднего значения ГСИ кеты в этом же районе.

Путь от юго-восточного побережья Камчатки до Хоккайдо кета в среднем преодолевает за 2,0–2,5 мес. Расстояние от района наших работ до Хоккайдо составляет около 1500 миль. Оно примерно в 2 раза больше, чем от юго-востока Камчатки. Следовательно, кете потребуются на его преодоление 4–5 мес. Расчет времени, которое потребовалось бы кете для преодоления расстояния в 1500 миль с учетом средней скорости перемещения японской кеты в сентябре – октябре — 26 км/сут [Ogura, 1994], дает близкий результат — 110 сут. Созреть же кета, судя по величине ГСИ, отмеченной у нее в Беринговом море в период наблюдений, должна за 2 мес. Кроме того, как было показано выше, кета в описываемом скоплении не питалась. Иными словами, ее созревание и гибель в море весьма вероятны.

Биомасса обнаруженного скопления кеты. Мы попытались определить биомассу кеты на обследованной акватории. Основой расчета служили данные о параметрах сетей, об уловах на сеть в каждой точке постановки порядков, времени застоя сетей, площади обследованной акватории и скорости движения кеты.

Длина сети составляла 50 м, высота сетного полотна — 10 м. Средний улов на сеть (17,3 кг) на обследованной площади был получен методом интерполяции улова на усилие в каждой точке постановки сетей на всю акваторию. Площадь акватории, ограниченная точками постановки порядков, составляет 9,6 тыс. км² (см. рис. 4). Средняя скорость движения половозрелой «японской кеты» в сентябре – октябре составляет 26 км/сут [Ogura, 1994].

Для расчета минимального «потенциального улова» мы приняли следующие допущения: 1) рыба была распределена равномерно по обследованной площади в 10-метровом слое, 2) вся кета перемещалась перпендикулярно сетному полотну, 3) сети не дрейфовали.

С учетом этих допущений $S = L \cdot l$, где S — площадь акватории, обловленной 1-й сетью за 12 ч (время застоя сетей); L — путь, пройденный кетой за 12 ч; l — длина сети.

Подставляя в это уравнение соответствующие значения, получаем, что одна сеть облавливает 0,650 км² акватории. Для того, чтобы обловить площадь 9,6 тыс. км², потребовалось бы 14769 сетей. Тогда «потенциальный улов» мог бы составить 255508 кг.

В действительности же количество рыб на обследованной нами площади было значительно больше по следующим причинам: далеко не вся рыба движется по направлению к сетям; кета распределена в слое, значительно превышающем 10 м [Walker et al., 2000]; судя по распределению уловов на усилие на обследованной площади (см. рис. 4), скопление, обнаруженное нами, занимало большую площадь, чем площадь, ограниченная точками постановки сетей; сети использовались к моменту настоящего исследования уже 5 мес., были изношены, и их уловистость была снижена.

Поскольку вероятность движения рыбы во всех направлениях относительно сетей (вперед, назад, вправо, влево, вверх и вниз) одинакова, попасть в сеть может не более 1/6 части рыб. Если же учесть уловистость сетей и распределение рыб на большей площади и в большем объеме, то рассчитанный нами минимальный «потенциальный улов» следует увеличить на порядок. Тогда биомасса скопления кеты составит около 2,5 тыс. т. Мы не претендуем на точность сделанной нами оценки, но даже столь приблизительный расчет дает представление о масштабе явления.

Заключение. Таким образом, высказанная Х. Джонсом [Jones, 1984] догадка о возможности потери лососями навигационных ориентиров, основанная на косвенных данных, была подтверждена прямыми наблюдениями. Случаи поимки «заблудившихся» лососей были отмечены как в отношении отдельных особей, так и в отношении крупных скоплений рыб.

Наиболее правдоподобным представляется следующее. Некоторая часть японской кеты в какой-то момент, по какой-то причине утратила навигационные ориентиры, задержалась в Беринговом море, продолжая нагул, в то время как большая часть стада ушла из Берингова моря и мигрировала к местам раз-

множения. Почему это произошло, где именно и в какой момент кета потеряла эти ориентиры — неизвестно.

Автор гипотезы о «лососевой дыре» [Jones, 1984] предполагает наличие районов, где лососи теряют навигационные ориентиры не только в Тихом океане, но и в Северной Атлантике — у Гренландии и в Норвежском море.

Хотя может быть дело не в районе как таковом, а в каких-то необычайно сложившихся условиях, подобно тому, как это было в Охотском море в 1990 г. Но, если в Охотском море в 1990 г. была необычайно высокая температура, то в нашем случае поверхностная температура воды составляла 6,6 °С, что близко к среднемноголетнему значению для этого района в первой декаде октября. Объяснения этому пока нет.

Однако сам факт обнаружения созревающих лососей в октябре в открытом море, вдалеке от нерестовых водоемов, и масштабы этого явления говорят о существовании фактора смертности, заслуживающего того, чтобы стать предметом специального исследования.

«Заблудившиеся» лососи встречались в различных районах Северной Пацифики. Наибольшая вероятность обнаружения лососей, потерявших навигационные ориентиры, существует, на наш взгляд, на окраинах нагульного ареала, в частности, на севере Берингова моря.

Именно в этом направлении расширяется нагульный ареал различных азиатских стад лососей в теплые климатические эпохи, сопровождающиеся увеличением численности лососей. Именно здесь, на краю ареала, климато-океанологические изменения в первую очередь сказываются на численности и распределении лососей. В Беринговом море в том или ином году при резком изменении климата могут складываться условия, приводящие к дезориентации и, как следствие, — донерестовой гибели тихоокеанских лососей.

Потеря навигационных ориентиров — не единственный «нетрадиционный» фактор смертности лососей в море. Известны и другие случаи массовой донерестовой их гибели в море [Шунтов и др., 1999], которые не укладываются в рамки гипотезы о потере лососями навигационных ориентиров. По-видимому, здесь иная причина. Это свидетельствует о том, что еще далеко не все стороны морского периода жизни лососей изучены и, более того, находятся за пределами гипотез.

*
*
* *

Автор приносит благодарность исполняющему обязанности директора МОТИПРО В.В. Волобуеву, заведующему лабораторией динамики численности лососей КамчатНИРО Н.Б. Маркевичу, научному сотруднику лаборатории динамики численности лососей КамчатНИРО Л.О. Завариной, Холу Гейгеру (Национальная служба морского рыболовства США) за любезно предоставленные образцы чешуи и материалы отчетов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 208 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат. 166 с.
- Карпенко В.И. 1994. Методические аспекты оценки смертности камчатской горбуши в ранний морской период жизни // Известия ТИНРО. Т.116. С.152–162. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО. 165 с.
- Кловач Н.В., Ржанникова Л.А., Городовская С.Б. 1996. Биологическая характеристика кеты *Oncorhynchus keta* в период летнего нагула в море // Вопросы ихтиологии. Т.36. №5. С.622–630.
- Овчинников В.В. 1986. Миграционное поведение и дальние миграции рыб // Жизненные циклы, распределение и миграции промысловых рыб Атлантического и Тихого океанов. Сборник научных трудов АтлантНИРО. Калининград. С.37–47.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 366 с.
- Соболевский Е.И., Радченко В.И., Старцев А.В. 1994. Распределение и питание кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) в осенне-зимний период в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах Камчатки // Вопросы ихтиологии. Т.34. №1. С.35–40.
- Шунтов В.П. 1989. Распределение молоди тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Вопросы ихтиологии. Т.29. Вып.2. С.239–248.

1994. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Известия ТИНРО. Т.116. С.3-41.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Мельников И.В. 1999. На лососевой путине-99 могут быть неожиданности // Рыбное хозяйство. №3. С.36-38.
- Beatish R.J., Mahlken C. 1998. Natural regulation of the abundance of coho and other species of Pacific salmon according to the critical size and critical period hypothesis // NPAFC Doc. N.319. 25 p.
- Hasler A.D., Scholz A.T. 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon investigations into the mechanism of the imprinting process / Berlin and Ars.: Springer-Verlag. 134 p.
- Isaksson A. 1988. Salmon ranching: A world review // Aquaculture. N.75. P.1-33.
- Jones H.F.R. 1984. A view from the ocean / Mechanisms of Migration of Fishes. New York, London. NATO Conference Series. Series IV: Marine Sciences. P.1-26.
- Kondo H., Hirano Y., Nakayama N., Miyake M. 1965. Offshore distribution and migration of Pacific salmon (*Oncorhynchus*) based on tagging studies (1958-1961) // Bull. INPFC. N.17. 213 p.
- Myers K.W., Aydin K.A., Walker R.V., Flower S., Dahlberg M.L. 1996. Known ocean ranges of stocks of Pacific salmon and steelhead as shown by tagging experiments, 1956-1995 // NPAFC Doc. N.192. 4 p. + figs. and appends.
- Nagasawa K. 1998. Predation by salmon sharks (*Lamna ditropis*) on Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean // NPAFC Bull. N.1. P.419-433.
- Neave F., Bakkala R.G., Jonemori T. 1976. Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific // Bull. INPFC. N.35. 79 p.
- Ogura M. 1994. Migratory behavior of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the open sea // Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. N.31. P.1-141.
- Walker R.V., Davis N.D., Myers K.W., Fukuwaka M. 2000. Releases and recoveries of U.S. salmonid data storage tags, and recoveries of high seas tags in North America, 2000 // NPAFC Doc. 475. 14 p.