

УДК 639.371.1:639.3.03:639.3.041.2(571.66)

**ВОЗМОЖНОСТИ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСКУССТВЕННОГО
РАЗВЕДЕНИЯ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (WALBAUM) И ЭКОЛОГИЯ
ЗАВОДСКОЙ МОЛОДИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ
(ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)***В.Н. Леман, В.В. Чебанова (ВНИРО)*

Кета реки Большая с 60-х годов находится в депрессивном состоянии. Ее средние уловы в 70-х, 80-х и 90-х годах составляли 95,7; 152,1 и 148,5 т соответственно, что на порядок ниже уловов конца 40-х — начала 50-х годов, достигавших 3700 т, из которых 2300 т брали 9-ю речными закидными и 1400 т — 16-ю морскими ставными неводами [Семко, 1948]. Такие уловы при площади нерестилиц кеты в бассейне реки Большая 256–287 га могут обеспечиваться, по расчетам КамчатНИРО, нерестом около 570 тыс. производителей, фактическое же заполнение с начала 60-х годов не превышает 83–100 тыс. экз.

С 1993 г. в бассейне реки Большая действует лососевый рыболовный завод «Озерки», способный выпускать 16 млн. экз. молоди кеты средней массой 0,6–0,8 г. При таком масштабе разведения, ожидаемом возврате 0,5% и современном уровне естественного воспроизводства уловы рыбы заводского происхождения могут составить до 60% вылова большеперецкого стада кеты [Леман, 2000]. Выход завода на проектную мощность в настоящее время ограничивается недостатком производителей кеты на нерестилищах. В этих условиях увеличить вклад заводского воспроизводства в промысел можно только за счет выпуска более крупной и жизнестойкой молоди. Цель данной статьи обобщить опыт ЛРЗ «Озерки» по разведению кеты и показать возможности оптимизации процессов инкубации, подрачивания и выпуска, обеспечивающего быструю адаптацию молоди к естественным условиям.

Авторы выражают глубокую признательность за помощь при выполнении работы А.В. Нагорнову и Л.А. Нагорновой (Усть-Большереецкая рыбинспекция), В.Е. Крану и Н.С. Кран (Камчатрыбвод), С.И. Сахаровскому и А.П. Горбань (ЛРЗ «Озерки»), А.Л. Королеву (ВНИРО).

Материал и методика. Рыболовный завод «Озерки» расположен на реке Плотникова (бассейн реки Большая) в 120 км от охотоморского побережья. Материалом послужили сборы, выполненные в период нагула и ската заводской молоди (май – август) в реках Плотникова, Ключевка, Быстрая, Шикова и эстуарии реки Большая в 1989–1990 и 1995–1996 гг. Динамику миграции заводской кеты из наружных бассейнов в реку учитывали в протоке конической ловушкой днем каждые 3 ч с экспозицией 30 с, ночью — каждый час с экспозицией 5 с. Заводскую молодь, нагуливавшуюся на контрольных участках реки Плотникова (у завода, а также в 2 и 6 км от него) и в эстуарии, регулярно облавливали каждые 10–15 дней мальковым неводом 15×2 м (ячея в крыльях 6 мм, в кутке 3 мм). Весь улов просчитывали, определяли видовой состав, отбирали по 30–100 экз. молоди кеты и фиксировали 4%-ным раствором формалина. Массовые промеры и биоанализ выполняли по стандартным методикам [Правдин, 1966], питание изучали в соответствии с Руководством ... [1986]. Пищевые орга-

низмы определяли по возможности до вида. Средний индекс наполнения желудков рассчитывали без учета пустых. Обработано 4000 экз. кеты, из них на питание изучено 900 экз. кеты, а также 150 экз. чавычи. Для характеристики естественной кормовой базы рек выполнено 30 суточных серий обловов дрефта донных беспозвоночных по стандартной методике [Чебанова, 1984]. В работе также использована рыбоводная документация ЛРЗ «Озерки» по температурному режиму инкубации икры и подращивания молоди, выживаемости эмбрионов и личинок, срокам закладки и продолжительности развития икры, росту и срокам выпуска молоди кеты за период с 1992 по 1999 г. Скорость развития рассчитывали по формуле $d = A e^{kt}$, где d — длительность этапа развития икры; t — температура в период развития; A и k — параметры уравнения; скорость роста молоди — по формуле $C_w = \frac{\ln W_t - \ln W_0}{t - t_0} \times 100\%$, где t_0 и t — возраст молоди в начале и конце периода роста соответственно; W_0 и W_t — начальная и конечная масса молоди соответственно.

Результаты и обсуждение. Инкубация. Икра кеты на ЛРЗ «Озерки» развивается в условиях медленного понижения температуры с 5,9–4,7 до 4,6–3,8 °С, при этом массовое вылупление происходит на 110–125-е сутки (табл. 1). По литературным данным, икра кеты при 4,0–4,8 °С развивается от 114 до 118 сут. [Graybill et al., 1979; Wangaard, Burger, 1983], при 3,5–5,3 °С — от 94 до 125 сут. [Хованская, 1994].

Таблица 1

Характеристика инкубации икры кеты на ЛРЗ «Озерки»

Год	Всего икры, тыс. шт.	Дата закладки икры по партиям		Массовое вылупление личинок			Отход за инкубацию, %
				Т °С	сутки	градусо-дни	
1992–1993	268,0	Первая	21.VIII	4,6	117	540	7,2
		Последняя	07.IX	4,4	120	536	3,5
1993–1994	994,8	Первая	18.VIII	4,5	117	533	5,9
		Последняя	16.IX	4,2	118	511	5,1
1994–1995	1482,6	Первая	13.VIII	4,6	119	551	4,3
		Последняя	10.IX	4,3	125	546	8,4
1995–1996	1805,1	Первая	13.VIII	5,0	113	566	5,2
		Последняя	12.IX	4,8	114	549	8,8
1996–1997	4786,3	Первая	10.VIII	5,0	116	586	10,7
		Последняя	10.X	4,6	124	575	21,5
1997–1998	2656,0	Первая	12.VIII	5,0	115	584	1,6
		Последняя	18.IX	4,6	120	561	1,4
1998–1999	1562,8	Первая	8.VIII	5,2	111	577	6,5
		Последняя	11.IX	4,9	110	551	4,5

Для оптимизации процессов разведения и выработки конкретных рекомендаций по управлению температурным режимом в период раннего онтогенеза необходимо количественное описание зависимости скорости развития икры от температуры. Исходным материалом послужили литературные данные по продолжительности развития икры кеты [Дислер, 1954; Beacham, Murray, 1985a, б; Murray, Beacham, 1986; Хованская, 1994; Physiological ..., 1995], а также архивы ЛРЗ «Озерки» за 1992–1998 гг. В результате проведенного анализа установлено, что с повышением температуры воды от 1 до 15 °С продолжительность инкубации уменьшается, а количество градусо-дней (сумма среднесуточных температур), необходимая для развития икры, снижается от 550 до 350 градусо-дней, т.е. «сумма тепла» для одной и той же стадии развития икры при разных температурах заметно различается. Нелинейный вид зависимости между продолжительностью развития икры, суммой градусо-дней и температурой не позволяет точно рассчитывать сроки вылупления личинок, используя только сумму градусо-дней без учета средней температуры инкубации, что указывает на ограниченность применения такого показателя, как градусо-дни, для определения возраста эмбрионов на рыбоводных заводах [Медников, 1977; Городилов, 1986].

График зависимости продолжительности развития икры от суммы градусо-дней и температуры (рис. 1) и рассчитанное уравнение продолжительности инкубации кеты до стадии массового вылупления в зависимости от температуры ($d = 231,3 e^{-0,147 t}$, коэффициент корреляции 0,96) показывают, что по средней температуре можно почти безошибочно определить длительность инкубации. Среднее расхождение эмпирических и расчетных данных составляет 1,6%. Максимальное (4,5%) отклонение фактических данных от расчетных было отмечено для эмбрионов кеты из последней партии 1996 г., когда массовое вылупление личинок наступило на 5–6 сут позднее, а отход за период инкубации составил 21,5 %, что в 2–15 раз больше, чем в других партиях.

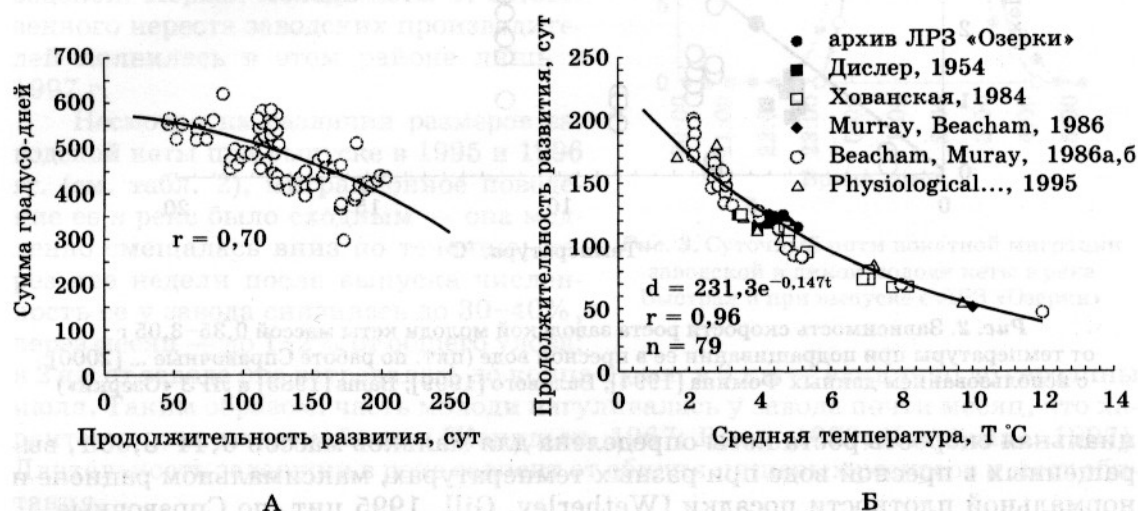


Рис. 1. Зависимость продолжительности развития икры кеты до даты массового вылупления от суммы градусо-дней (А) и средней температуры (Б) за период инкубации (рассчитано по материалам архива ЛРЗ «Озерки» и литературным данным)

Скорость роста. Главным фактором, влияющим на скорость роста молоди, является температура, поэтому логично ожидать, что при прочих равных условиях скорость ее роста будет зависеть только от средней температуры за период выращивания. Тем не менее, на ЛРЗ «Озерки» скорость роста молоди кеты с 1994 по 1998 г. уменьшалась с 1,34 до 0,81 % в сутки независимо от значений температуры воды в эти годы (табл. 2). В 1997 г. при максимальной средней температуре 4,57 °С кета росла на 15–20 % медленнее, чем в три предыдущих, более холодных, года, а в 1995 и 1998 гг. при одинаковых температурах (3,93–3,94 °С) скорость роста различалась в 1,5 раза — 1,25 и 0,81 %/сут соответственно.

Сравнение потенциальных способностей роста молоди кеты с фактическими данными, полученными на рыбоводных заводах, приведено на рис. 2. Потен-

Таблица 2
Показатели выпуска и рост массы тела молоди кеты на ЛРЗ «Озерки»

Показатели	1992–93	1993–94	1994–95	1995–96	1996–97	1997–98	1998–99
Начальная масса W_0 , г	0,369	0,335	0,333	0,379	0,340	0,371	0,397
Дата взвешивания T_0	20.III	30.III	30.III	15.III	20.III	20.III	20.III
Конечная масса W_t , г	0,623	0,620	0,591	0,782	0,619	0,607	0,712
Дата взвешивания T_t	15.V	15.V	15.V	15.V	20.V	20.V	10.V
Скорость роста, %/сут	0,94	1,33	1,25	1,19	0,98	0,81	1,12
Средняя температура, °С	3,78	4,05	3,93	4,07	4,57	3,94	3,98
Выпуск, тыс. экз.	248,3	933,0	1367,3	1663,5	3654,1	2501,5	1440,9
Масса при выпуске, г	0,63	0,73	0,70	1,03	0,58	0,79	0,87
Дата выпуска	18.V	3.VI	19.V	30.V	22.V	25.V	20.V

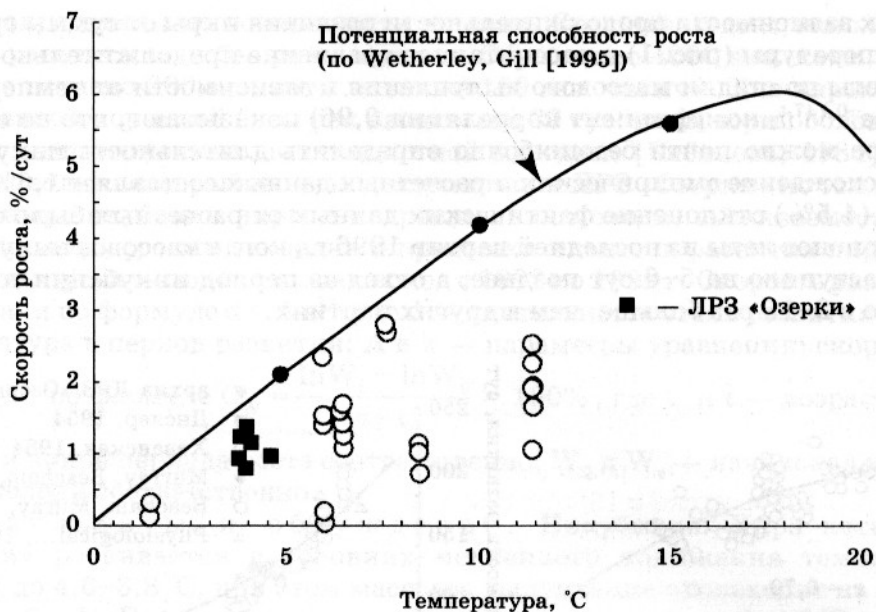


Рис. 2. Зависимость скорости роста заводской молоди кеты массой 0,35–3,05 г от температуры при подрачивании ее в пресной воде (цит. по работе Справочные ... [2000] с использованием данных Фомина [1994]; Валового [1999]; Vams [1983] и ЛРЗ «Озерки»)

циальная скорость роста кеты определена для мальков массой 0,44–3,00 г, выращенных в пресной воде при разных температурах, максимальном рационе и нормальной плотности посадки [Wetherley, Gill, 1995 цит. по Справочные ..., 2000]. Исходя из этих данных, на ЛРЗ «Озерки» при 3–4 °C среднесуточный рост молоди кеты составил 0,81–1,33%, что в 1,5–2,0 раза меньше потенциально возможного (1,5–1,7%) при этой температуре. Медленный темп роста кеты (1,11–1,72 %/сут. при 6,5 °C) отмечен также на экспериментальной Ольской базе Магаданской области [Фомина, 1994]. Близким к потенциально возможному уровню был рост кеты на Рязановском ЛРЗ, составивший при 6 °C 1,57–2,36 %/сут. [Валова, 1999]. Судя по данным Паратунской базы КоТИПРО [Точилин, 1981], скорость роста кеты может быть еще выше — от 3,26 до 4,33%/сут (при 3–6 °C, начальной массе 580 мг и выращивании в течение 30 дней), но эти результаты получены не в производственных, а в экспериментальных условиях, которые не всегда можно повторить на заводах.

Таким образом, за счет оптимизации условий подрачивания молоди кеты на ЛРЗ «Озерки» (плотность посадки, режим кормления и рацион) можно повысить темп ее роста и стабильно удерживать его при существующем температурном режиме на уровне 1,5–1,7 %/сут.

Покатная миграция и расселение в реке. Готовность к скату заводской молоди кеты оценивали по суточной динамике ее миграции из наружных бассейнов через выпускной канал (длиной 100 м, шириной 3,5 м и глубиной 0,3–0,5 м) в реке Плотникова. В 1996 г. первую неделю после выпуска в наружные бассейны молодь, несмотря на высокую плотность, достигавшую сотни экземпляров на 1 м², покидала завод постепенно, примерно по 100 тыс. экз/сут, что составляет около 7% от объема выпуска. При этом миграция имела четко выраженный суточный ритм, близкий к естественному, с максимумом около полуночи (рис. 3). Днем молодь оставалась в бассейнах и канале, образуя плотные стайки у берега и сопротивляясь течению (0,2–0,5 м/с). Такой тип суточной активности заводской кеты указывает на сформировавшееся миграционное поведение, характерное для диких покатников, и это означает, что в реке она будет в темное время суток дружно откочевывать вниз по течению, а в светлое — нагуливаться в удобных местообитаниях, обеспечивающих защиту от хищников и быстрого течения.

В 1996 г. в реке Плотникова выше завода в конце мая – июле в уловах (31 невождение, выборка 759 экз.) встречалась только молодь кижуча (9,0–59,8%), чавычи (16,3–75,3%), гольца (5,4–31,5%) и симы (0–6,5%), что указывает на отсутствие в этом районе естественного воспроизводства кеты и позволяет всю молодь кеты на 10-километровом участке ниже по течению от завода считать заводской. Первая молодь кеты от естественного нереста заводских производителей появилась в этом районе лишь в 1997 г.

Несмотря на различия размеров заводской кеты при выпуске в 1995 и 1996 гг. (см. табл. 2), миграционное поведение ее в реке было сходным — она медленно смещалась вниз по течению: через две недели после выпуска численность ее у завода снизилась до 30–40%, через месяц — до 1–2% от общего улова; в 2 км от завода она встречалась до конца июня, в 6 км — единично до середины июля. Таким образом, часть молоди нагуливалась у завода почти месяц, что характерно для заводской кеты [Канидзев, 1967; Vams, 1970; Kaeriyama, 1997]. Длительность задержки в реке зависит от обилия пищевых ресурсов и мест обитания.

Линейный рост и рост массы тела заводской молоди в реке. В разные годы с ЛРЗ «Озерки» молодь кеты выпускали в период с 18 мая по 3 июня, средняя масса ее при этом колебалась от 0,58 до 1,03 г (см. табл. 2). В 1996 г., отличавшемся аномально теплой весной, завод выпустил более крупную кету — массой $1,07 \pm 0,02$ г (пределы 0,59–1,65 г) и длиной $4,77 \pm 0,03$ см (4,0–5,4 см), чем в предыдущем — $0,74 \pm 0,02$ г (0,28–1,08 г) и $4,15 \pm 0,04$ см (3,4–4,7 см). Оба года заводские рыбы при выпуске были крупнее дикой молоди из эстуария реки Большая, размеры которой в конце мая составляли в 1995 г. $0,49 \pm 0,02$ г (0,30–0,94 г) и $3,80 \pm 0,02$ см (3,4–4,3 см) и в 1996 г. — $0,64 \pm 0,02$ г (0,22–2,32 г) и $4,16 \pm 0,02$ см (3,4–6,0 см).

Во время нагула в реке Плотникова в условиях медленного подъема температуры от 4,5 до 10 °С кета за 35 сут выросла в среднем до 1,35 г в 1995 г. и 1,76 г в 1996 г., т.е. среднесуточная скорость роста составляла 1,1 и 1,8% соответственно. При этом, несмотря на более крупные размеры, молодь в 1996 г. была менее упитана, чем в предыдущем (табл. 3). К концу июня доля рыб массой более 2,0 г в 1995 г. достигла 17%, в 1996 г. — 53%. В этот же период 1996 г. дикая молодь кеты в реке Шикова (приток реки Плотникова) отличалась крупными размерами (1,25–2,42 г и 4,9–6,2 см при коэффициенте упитанности 0,92), а в

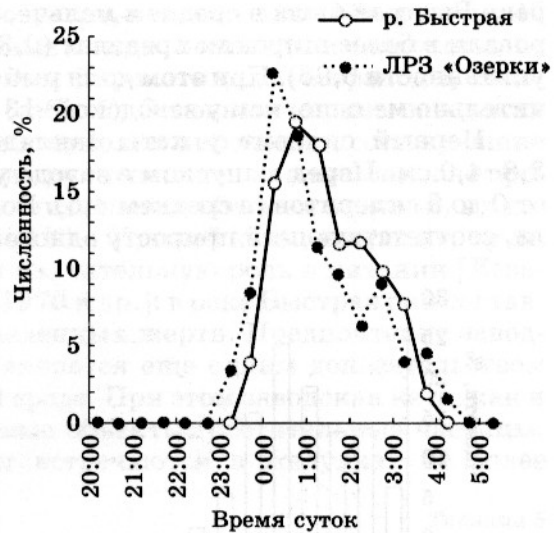


Рис. 3. Суточный ритм покатной миграции заводской и дикой молоди кеты в реке Быстрая и при выпуске с ЛРЗ «Озерки»

Таблица 3
Рост заводской молоди кеты в реке Плотникова

Год	Станция	Дата	Длина, см		Масса, г		Коэффициент упитанности по Кларк
			средняя	пределы	средняя	пределы	
1995	у ЛРЗ	27.05	4,2	3,5–4,7	0,73	0,4–0,9	0,85
		6.06	4,6	3,9–5,1	1,02	0,6–1,4	0,86
	2 км от ЛРЗ	27.05	4,2	3,6–4,5	0,72	0,3–1,0	0,82
		6.06	4,5	3,8–5,1	0,96	0,6–1,5	0,90
1996	2 км от ЛРЗ	22.06	5,1	4,3–5,9	1,35	0,8–2,0	0,90
		15.06	4,9	3,9–5,8	1,19	0,5–1,9	0,75
	28.06	5,6	5,1–6,1	1,76	1,3–2,2	0,81	
	6 км от ЛРЗ	6.07	6,0	4,9–6,8	2,13	1,1–3,1	0,93
		17.07	6,1	5,4–6,8	2,24	1,4–3,2	0,90

реке Быстрая была в среднем мельче, хотя ее индивидуальные размеры варьировали в более широких пределах (0,39–2,14 г и 3,5–6,0 см при коэффициенте упитанности 0,86). При этом доля рыб массой более 2,0 г у дикой кеты была значительно меньше, чем у заводской—13 % (река Шикова) и 8 % (река Быстрая).

Первый склерит у кеты закладывается при минимальной длине тела 3,8–4,0 см. Перед выпуском с завода у молоди длиной от 4,1 до 5,7 см имеется от 0 до 6 склеритов (в среднем 4,5). Во время нагула в реке средний прирост тела, соответствующий приросту одного склерита, составляет 0,5 см (рис. 4).

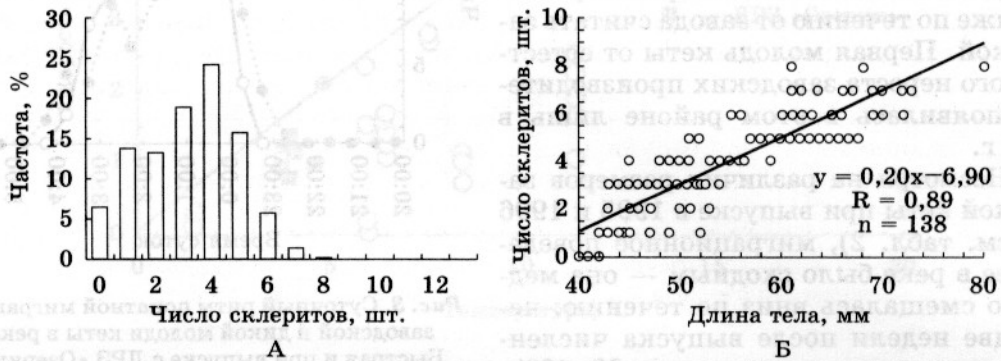


Рис. 4. Число склеритов (А) и зависимость между числом склеритов и длиной тела (Б) молоди кеты в эстуарии реки Большая (июнь – июль 1996 г.)

Адаптация заводской молоди к питанию в реке. Так как дикой кеты в районе завода не было, заводских рыб сравнивали с одноразмерными сеголетками чавычи, державшимися с ними в одних стайках. С первых дней нагула в реке практически вся кета питалась (голодающие рыбы встречались единично только у завода), но накормленность ее была невелика — средний и максимальный индивидуальный индексы наполнения желудков у рыб, оставшихся у завода, составили 76 и 179 ‰, на контрольном участке в 2 км от завода — 97 и 189 ‰ соответственно (табл. 4). При этом соответствующие показатели у чавычи достигали 256 и 357 ‰, что можно считать косвенным доказательством хороших кормовых условий в реке. Более низкая, чем у чавычи, накормленность заводской кеты свидетельствует о ее недостаточном в первые дни нагула навыке питания в естественных условиях. Уже через 10 дней после выпуска разница в накормленности кеты и чавычи в реке сократилась — средние показатели соответственно составляли 241 и 322 ‰, максимальные — 421 и 452 ‰, а через месяц различия между ними полностью сгладились. Заметное снижение накормленности кеты (средний индекс 139 ‰, максимальный 329 ‰) и чавычи (138 и 323 ‰) в конце июня связано с ухудшением условий нагула в реке (пик паводка и увеличение доли мелких личинок новых генераций в бентосе и дрифте).

Таблица 4
Характеристика питания заводской молоди кеты в реке Плотникова

Показатели	1995 г.					1996 г.			
	у ЛРЗ		2 км от ЛРЗ			2 км от ЛРЗ		6 км от ЛРЗ	
	27.V	6.VI	27.V	6.VI	22.VI	15.VI	28.VI	6.VII	17.VII
Коэффициент упитанности по Кларк	0,85	0,86	0,82	0,90	0,90	0,75	0,81	0,93	0,90
Индекс наполнения желудков, ‰									
средний	76	194	97	241	139	61	100	81	56
максимальный	179	361	189	421	329	148	233	200	159
Среднее количество жертв в 1 желудке, экз	8,6	21,0	13,8	19,1	19,5	13,1	11,0	13,2	21,8
Средняя масса жертв в 1 желудке, мг	0,57	0,94	0,57	1,17	0,9	0,60	1,59	1,61	0,66
Количество пустых желудков, %	12	-	-	-	-	-	-	-	-

Заводская кета в реке питалась разнообразно, в ее желудках обнаружено 47 видов амфибиотических насекомых, водяные клещи, нематоды и олигохеты, не определенные до вида, а также планктобентос (гарпактициды, остракоды, хидориды), воздушные и наземные насекомые (табл. 5). Основным кормом заводских рыб в реке Плотникова служили личинки и куколки хирономид, составлявшие 80–90% от общего количества жертв, доля крупных поденок и веснянок не превышала 5–8%. Даже в реке Ключевка, отличающейся обилием поденок, их доля в питании заводских рыб не превышала 13%. У дикой кеты, напротив, крупные активно плавающие поденки играют значительную роль в питании [Леванидов, 1964; Николаева, 1968; Костарев, 1970 и др.]: в реке Быстрая они составляли 10–50%, в реке Шикова — 56% съеденных жертв. Предпочтение заводской молодью менее подвижных жертв является еще одним доказательством неразвитого навыка охоты в естественной среде. При этом заводская кета, как и дикая, хорошо идентифицирует непригодные объекты: растительные частицы, экзувии насекомых, песчинки и детрит встречаются в желудках не более 10–15% рыб.

Таблица 5

Доля отдельных кормовых объектов в питании заводской молодежи кеты в реке Плотникова в 1995–1996 гг., % от общего числа жертв

Компоненты	1995 г.					1996 г.			
	у ЛРЗ		2 км от ЛРЗ			2 км от ЛРЗ		6 км от ЛРЗ	
	27.V	6.VI	27.V	6.VI	22.VI	15.VI	28.VI	6.VII	17.VII
Хирономиды									
личинки	66,9	51,4	89,1	64,4	49,5	69,3	46,4	19,4	53,7
куколки	15,3	39,0	5,8	25,5	43,5	1,5	15,5	6,1	18,8
Мошки	0,5	0,5	0,4	—	0,3	0,4	0,9	—	2,8
Прочие двукрылые	—	0,5	—	0,6	0,3	0,4	1,8	0,8	—
Поденки	1,6	1,0	2,2	0,6	0,9	1,5	6,4	1,1	2,8
Веснянки	1,0	1,4	1,4	2,5	—	1,9	1,8	—	4,1
Ручейники	—	1,0	—	0,7	—	—	—	—	—
Водяные клещи	7,4	2,7	—	0,8	—	—	—	—	—
Нематоды	1,0	0,5	—	—	1,2	0,4	—	3,4	7,3
Олигохеты	—	0,5	—	0,2	—	0,8	—	—	—
Бокоплав	—	—	—	0,6	—	—	—	—	—
Гарпактициды	1,0	—	—	—	—	0,4	0,9	3,8	1,8
Остракоды	—	—	—	0,2	0,3	—	0,9	—	—
Хидориды	—	—	—	—	—	—	—	45,6	—
Насекомые									
наземные	0,5	0,5	0,4	0,4	0,3	1,1	0,9	0,4	0,9
воздушные	4,7	1,0	0,4	2,9	3,6	22,2	24,5	19,4	7,8

Влияние сроков выпуска на нагул. Условия нагула заводской молодежи в реке, в частности обеспеченность пищей, динамичны и зависят от особенностей гидрологического режима отдельных лет. В 1996 г. крупная кета, вышедшая с завода 1–5 июня, питалась в реке хуже молодежи, выпущенной в 1995 г. 19–26 мая. Хотя в 1996 г. рыбы с пустыми желудками в реке не встречались, показатели их накормленности на протяжении нагула были невелики — средние индексы 56–100‰, максимальные 148–233‰, т.е. в 2 раза ниже, чем в 1995 г. Слабая накормленность крупной здоровой заводской молодежи объяснялась неблагоприятными условиями, сложившимися в реке к моменту ее выпуска, а именно — начавшимся паводком и низкой обеспеченностью пищей. Так как в реках кета обычно питается дрейфом, т.е. мигрирующими в толще воды донными беспозвоночными [Фроленко, 1970; Канидьеv, Жуйкова, 1971; Николаева, 1988 и др.], обеспеченность пищей определяется его обилием. В июне – июле 1996 г. плотность и биомасса дрейфа в реке Плотникова в среднем были почти в 2 раза ниже (18,8 экз/м³ и 6,5 мг/м³), чем в 1995 г. (28,7 экз/м³ и 11,9 мг/м³). Такая существенная разница была связана с тем, что 1996 г. отличался ано-

мально теплой весной — температура воды $> 4^{\circ}\text{C}$ установилась на 3–4 недели раньше среднемноголетнего срока, что закономерно ускорило вылет амфибиотических насекомых, составляющих основу кормовой базы реки. Соответственно, в 1995 г. выпуск кеты прошел перед их массовым вылетом, когда обеспеченность пищей, т.е. плотность и размерно-возрастной состав дрифта, были оптимальны, а в 1996 г. — после него, при меньшей плотности мигрантов, представленных в основном молодью новых генераций. Кроме того, в 1995 г. заводская молодь оказалась в реке за три недели до паводка, а в 1996 г. — в его разгар, когда площадь удобных для нагула биотопов в реке сократилась.

Таким образом, планируя выпуск заводской молоди в сроки, оптимальные с точки зрения условий нагула в реке, следует учитывать сезонную динамику дрифта донных беспозвоночных, весенние температуры и водность года. Подтверждением целесообразности такого подхода могут служить результаты выпуска Малкинским ЛРЗ 46,5 тыс. экз. молоди кеты (массой 3,2 г) и 68 тыс. экз. чавычи (3,5 г) 19 апреля 1990 г. По нашим данным, заводская молодь оказалась в реке Ключевка за три недели до весеннего увеличения численности и биомассы кормового дрифта. Из-за плохой обеспеченности кормом в первые дни после выпуска вся кета была с пустыми желудками, через 10 дней — 55% рыб еще голодали, а накормленность остальных была крайне низкой — в среднем 14 ‰. Рыбы с пустыми желудками исчезли только через три недели, что совпало с увеличением обилия дрифта в реке, однако средний показатель накормленности заводской кеты составлял всего 48 ‰ и только у последних особей, отловленных в конце мая, достиг 110 ‰. Таким образом, низкая обеспеченность кормом препятствует быстрой адаптации заводской кеты к питанию в естественной среде, а длительное голодание, как известно [Смирнов и др., 1993; Le Brasseur, 1969; Bilton, Robins, 1973], негативно сказывается на росте и выживаемости молоди лососей.

В 1996 г. при недостаточной обеспеченности обычным кормом, а именно, — мигрирующими в толще воды личинками амфибиотических насекомых, кета увеличила потребление их имаго (в основном поденок и ручейников) до 20–25% от общего количества жертв, хотя питание у поверхности воды для нее не характерно [Леванидов, Леванидова, 1957; Николаева, 1972; Жуйкова, 1975]. Кроме того, крупная молодь, задержавшаяся в реке до начала июля, в биотопах, где происходило массовое развитие придонного планктона, питалась хидоридами. Причем, у рыб массой до 2 г доля этих мелких организмов достигала 66%, а у более крупных — 17% съеденных жертв.

Миграция и рост заводской кеты в эстуарии. Эстуарий является продолжением русла реки Большая, отделенного от моря узкой косой, с множеством сильно заиленных, частично обсыхающих в отлив участков. Его длина около 20 км, основное русло шириной 200–300 м с преобладающими глубинами 2–4 м (до 8 м), с сильными приливно-отливными течениями. Весеннее прогревание в эстуарии начинается в апреле, после распаления льда температура подымается до $1,5^{\circ}\text{C}$, в мае — до $4,6$ – $5,9^{\circ}\text{C}$, в июне — до $9,0$ – $12,5^{\circ}\text{C}$, в июле – августе отмечен максимум, $16,5^{\circ}\text{C}$. В сентябре – октябре температура снижается до 5 – 7°C .

Выпуск крупной молоди 1996 г., заметно отличавшейся от более мелких диких покатников (рис. 5), предоставил уникальную возможность проследить волну численности заводской молоди в реке и оценить время ее появления и продолжительность нагула в эстуарии. Дикие покатники кеты, мигрировавшие через эстуарий в начале июня 1996 г., были по средней массе тела (0,64 г) на ~70 % меньше заводских (табл. 6). Из них 45% имели массу 0,5–0,6 г, особи массой менее 0,5 г составляли 11% общей численности. В это же время у заводской кеты при выпуске 38% особей имели массу 1,2–1,3 г, а мелкие мальки массой менее 0,5 г отсутствовали. Таким образом, дикая кета в среднем мельче заводской, однако в речном бассейне были обнаружены «теплые» притоки с высокой долей грунтового питания (например, река Шикова), продуцирующие крупную молодь, достигающую к концу июня средней массы 1,4 г.

О миграции заводской кеты в эстуарии реки Большая судили, рассматривая смешанную группировку крупных диких и заводских рыб в целом (рис. 6), поскольку различить их по внешнему виду и характеру питания (пищевое сход-

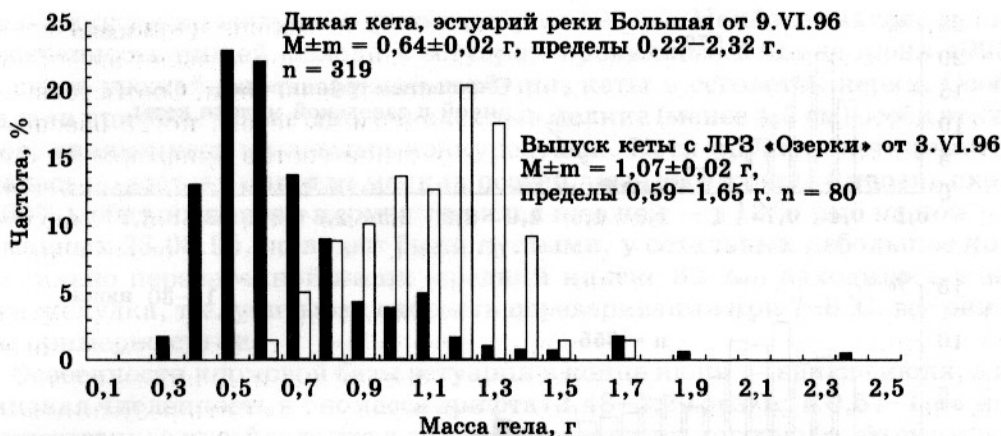


Рис. 5. Распределение (в %) массы тела молоди заводской кеты в период выпуска с ЛРЗ «Озерки» и дикой молоди кеты в эстуарии (3–9 июня 1996 г.)

Таблица 6
 Сравнительная размерно-массовая характеристика заводской и дикой молоди кеты в период выпуска и нагула (май – июнь 1995–1996 гг., бассейн реки Большая)

Место вылова	Дата	№, экз.	Длина, см		Масса, г	
			$M \pm m$	Lim	$M \pm m$	Lim
Заводская молодь кеты						
ЛРЗ «Озерки»	17–24.V.95	60	$4,15 \pm 0,04$	3,1–4,7	$0,74 \pm 0,02$	0,28–1,08
(выпуск)	3.VI.96	80	$4,77 \pm 0,03$	4,0–5,4	$1,07 \pm 0,02$	0,59–1,65
р. Плотникова	15.VI.96	58	$5,03 \pm 0,05$	3,9–5,8	$1,21 \pm 0,04$	0,48–1,90
	28.VI.96	22	$5,55 \pm 0,07$	4,6–6,1	$1,69 \pm 0,07$	1,27–2,19
	6.VII.96	89	$5,98 \pm 0,05$	4,9–7,0	$2,12 \pm 0,05$	1,13–3,33
	17.VII.96	9	$6,11 \pm 0,17$	5,4–6,8	$2,24 \pm 0,21$	1,41–3,17
Дикая молодь кеты						
Эстуарий р. Большая	9.VI.96	319	$4,16 \pm 0,02$	3,4–6,0	$0,64 \pm 0,02$	0,22–2,32
р. Шикова	27.VI.96	38	$5,13 \pm 0,08$	3,7–6,2	$1,40 \pm 0,07$	0,35–2,42

ство в группе >70%) невозможно. В мае — начале июня всю кету в эстуарии считали дикой, учитывая среднюю скорость ската молоди и удаленность ЛРЗ «Озерки» от моря. В этот период мальки массой 0,4–0,7 г составляли 70% уловов, а крупная молодь массой более 1,1 г — всего 2,8%. К середине июня, т.е. через 10–15 дней после выпуска, масса тела у половины заводской молоди, задержавшейся в реке Плотникова у завода, превысила 1,2 г, и в это же время в эстуарии за счет ската заводских рыб доля кеты с такой массой увеличилась до 10–15%. К концу июня — началу июля заводская кета в реке Плотникова подросла в среднем до 1,7 г, а основная ее масса уже скатилась в эстуарий, что привело к резкому увеличению (до 45%) доли крупной кеты (>1,7 г) в уловах. Затем доля крупной кеты в эстуарии стала постепенно снижаться, в середине июля эти рыбы составили 12,1%, а в конце — полностью исчезли. Таким образом, по изменению в уловах доли крупных покатников, равных по размерам заводским рыбам, четко прослеживается волна миграции заводской молоди, которая начинается в середине июня, достигает максимума к началу июля и заканчивается к его середине.

Питание заводской молоди в эстуарии. Во время краткого пребывания в эстуарии вся крупная дикая и заводская кета питалась, однако наполнение желудков (в среднем 39–61‰) было примерно в 3 раза ниже, чем в реках Плотникова, Быстрая и Шикова в этот же период (табл. 7). Низкая накормленность крупной кеты в эстуарии, очевидно, объясняется недостатком пищи, так как она мигрирует в пик массового ската молоди лососей. У единичных крупных рыб, встречавшихся в эстуарии после массового ската (16 августа 1996 г.), ин-

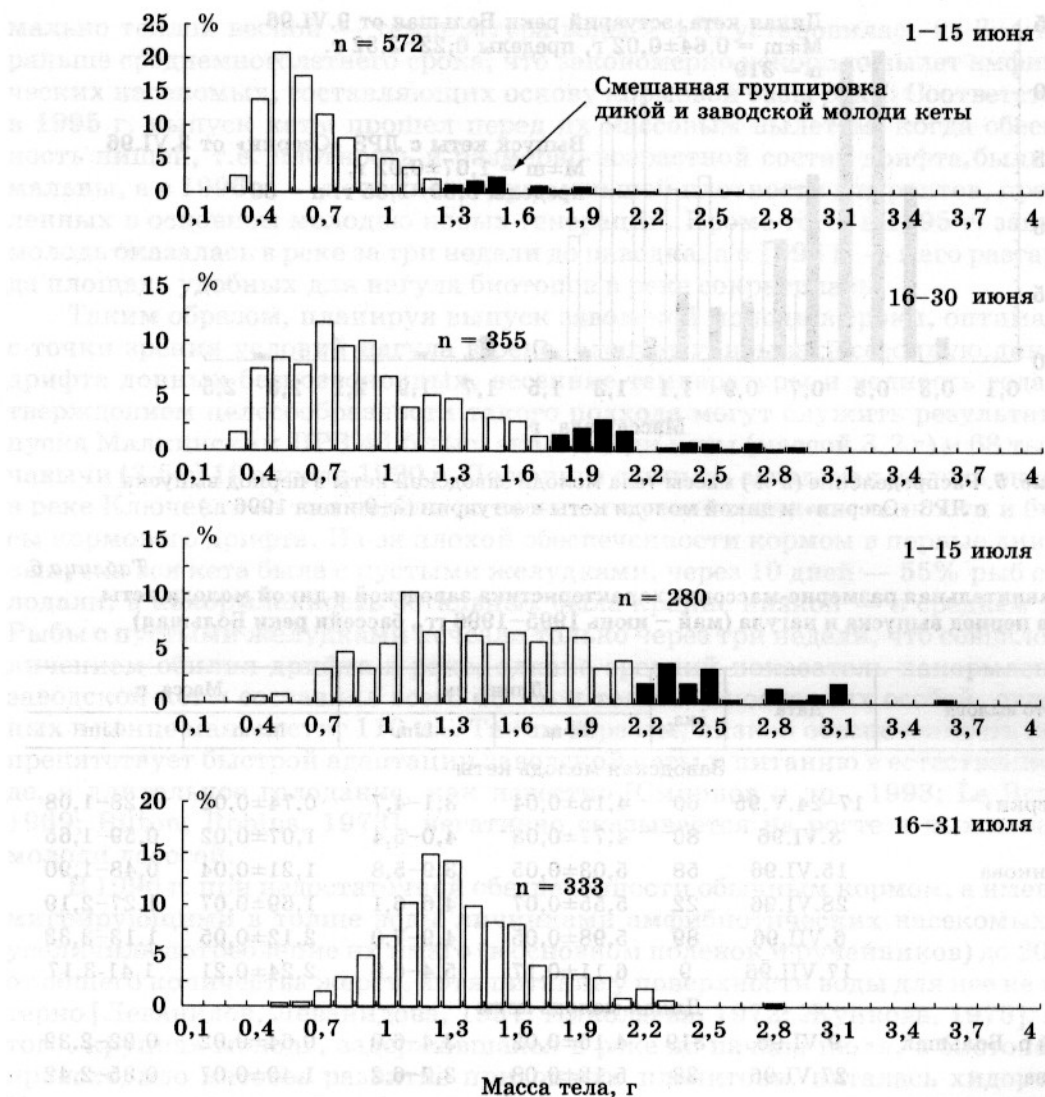


Рис. 6. Распределение массы тела диких и заводских покатников кеты в эстуарии реки Большая в июне – июле 1996 г. (закрашено черным — смешанная группа покатников кеты, состоящая из заводских и диких рыб)

Таблица 7
Размерно-массовые показатели и основные характеристики питания смешанной выборки заводской и дикой молодежи кеты массой более 2,0 г в период ската в эстуарии реки Большая

Показатели	1995			1996	
	21-31.VI	1-10.VII	11-20.VII	21-31.VI	1-10.VII
Средняя длина, см	6,0	6,5	6,0	6,2	6,5
Пределы длины, см	5,7-6,5	6,1-7,0	5,9-6,0	5,8-6,7	6,1-7,0
Средняя масса, г	2,20	2,74	2,21	2,37	2,52
Пределы массы, г	2,00-2,86	2,14-3,23	2,00-2,41	1,97-2,83	2,01-3,07
Коэффициент упитанности по Кларк	0,88	0,85	0,84	0,84	0,81
Индекс наполнения желудков, ‰					
средний	39	41	46	61	53
максимальный	94	52	60	132	192
Среднее количество жертв в 1-м желудке, экз.	4	22	21	17	24
Средняя масса жертв в 1-м желудке, мг	0,9	0,5	0,5	0,8	0,5
Количество пустых желудков, %	12	-	-	-	-

дексы наполнения желудков достигали уже 190 ‰. Наиболее наглядно низкая обеспеченность пищей молоди в эстуарии проявилась в конце июня 1995 г. в пик ската урожайных поколений горбуши, кеты и сеголеток нерки. Особенно страдали при этом самые многочисленные мелкие (менее 4,5 см) особи этих трех видов, являющиеся пищевыми конкурентами. Хотя крупная кета заметно отличалась по составу пищи от мелких особей даже своего вида (степень сходства 40–60%), общий дефицит корма отразился и на ней — у 12 % рыб массой > 2,0 г, пойманных 23.06.95, желудки были пустыми, у остальных небольшое количество сильно переваренной пищи (средний индекс 39 ‰) находилось в задней трети желудка, т.е. учитывая скорость переваривания при 7–8 °С, все они голодали примерно сутки.

Особенности кормовой базы эстуария в конце июня — начале июля — начало низкая численность и биомасса дрефта (2,48–5,29 экз/м³ и 0,57–1,44 мг/м³), количественное преобладание в толще воды мелких кормовых объектов — гарпактицид, молоди хирономид и кумовых (средней массой 0,23–0,26 мг), отражались не только на накормленности, но и на составе пищи крупной кеты. В ее желудках обнаружено всего 32 вида амфибиотических насекомых, ручейники, водяные клещи и олигохеты отсутствовали, ракообразные, кроме солонатоводного *Lamprops korosiensis*, встречались единично. Дикие и заводские рыбы массой более 2,0 г, предпочитавшие в реках мигрирующий в толще воды макрозообентос, особенно крупных хирономид и поденок, в эстуарии переходили на питание воздушными насекомыми и кумовыми рачками, а также личинками и куколками мелких псаммо- и пелореофильных видов хирономид (табл. 8), соответственно средняя масса их жертв снизилась в 3 раза. При этом крупная кета по возможности избирала более крупные кормовые объекты: доля личинок хирономид длиной 7–9 мм, зрелых кумовых, имаго поденок и ручейников в желудках составляла 20–47, 70–95 и 40–60% соответственно, тогда как у рыб массой < 2,0 г — не превышала 14, 30 и 33% соответственно.

Явное несоответствие кормовой базы эстуария пищевым потребностям крупной дикой и заводской кеты может быть одной из причин, стимулирующих быстрый скат этих рыб в море.

Выход заводской молоди кеты в море. При планировании сроков выпуска заводской молоди необходимо учитывать экологическую ситуацию в реке у завода, а также в эстуарии и море к моменту попадания туда молоди. В связи с

Таблица 8

Доля отдельных кормовых объектов в питании крупной (> 2,0 г) кеты в эстуарии реки Большая, % от общего числа жертв

Компоненты	1995 г.			1996 г.	
	21–30.VI	1–10.VII	11–20.VII	21–30.VI	1–10.VII
Хирономиды					
личинки	10,5	38,8	23,8	26,1	30,3
куколки	43,1	35,8	28,6	15,0	16,1
Прочие двукрылые	2,6	—	—	0,6	1,6
Поденки	7,9	2,3	—	3,5	5,0
Веснянки	2,6	—	—	0,6	0,4
Жуки (личинки)	—	—	—	0,6	—
Нематоды	0,6	—	—	0,9	0,8
Вилохвостки	—	—	—	0,6	—
Остракоды	—	—	—	—	0,4
Бокоплав	—	5,3	—	0,6	0,8
Кумовые	2,6	14,0	14,3	29,3	37,0
Гарпактициды	—	—	—	0,6	0,8
Мизиды	2,6	—	—	—	—
Насекомые					
воздушные	27,3	3,7	28,6	21,8	6,7
наземные	—	—	4,7	—	—

удаленностью ЛРЗ «Озерки» от моря получение информации о состоянии среды в эстуарии затруднено. При этом гибель молоди, попавшей в неблагоприятные условия эстуария и побережья, может оказаться достаточно высокой, чтобы снизить эффективность работы завода в данном году.

Специальная съемка в морском побережье в районе устья реки Большая не проводилась, однако, по данным невождений в эстуарии, можно заключить, что основная часть заводской молоди выходит в море в середине июля. 20% ее имеет длину 5,5–5,7 см и 4–6 склеритов на чешуе. Единично (2–3%) встречаются особи с 7–8 склеритами. Ранний выход в море отдельных заводских рыб может начинаться уже через неделю после выпуска.

Благоприятные условия для выхода покатников в море в эстуарии реки Большая складываются с конца мая. После вскрытия реки во второй половине апреля температура воды в устье в отлив равна 1,5 °С, в прилив — 3,5 °С, выравнивание ее в реке и побережье (4 °С) наблюдается обычно в конце мая, и смена солености в прилив и отлив при этом происходит без перепадов температуры. Дата наступления этой изотермии важна, так как более ранний выпуск заводской молоди лососей в бассейне реки Большая может вызвать ее повышенную гибель в эстуарии и ближнем побережье из-за резкой смены солености на фоне низких температур 2–3 °С. По наблюдениям 1982 г., температура воды в узкой прибойно-литоральной зоне Охотского моря, в районе устья реки Большая в конце мая была равна 3–4 °С, в июне на фоне речного паводка эта зона прогрелась до 8–9 °С, в конце июля — до 13–15 °С, в сентябре в связи с осенним похолоданием температура в побережье была ниже 9 °С [Егорова, 1992].

Откочевка скатившейся дикой молоди кеты из побережья начинается довольно рано, и уже в августе она встречается на расстоянии нескольких десятков миль от берега [Бирман, 1985]. В районе реки Большая этому способствует высокая прибойность в литоральной зоне, связанная с прямолинейным и открытым характером береговой линии в сочетании с постоянными ветрами. Несомненно, у дикой молоди массовый выход в море совпадает с периодом оптимальных температур и обеспеченности пищей в побережье, поэтому выпуск заводской молоди, приуроченный к этому времени, может обеспечить наиболее высокий коэффициент возврата. Удлинение времени подращивания с целью выпуска более крупного смолта нецелесообразно, так как заводская молодежь при позднем выпуске может не успеть включиться в миграционный цикл в море вместе с основной частью молоди естественных популяций.

З а к л ю ч е н и е . Зависимость выживаемости кеты от размеров покатников общеизвестна [Леванидов, 1964а; Parker, 1962; Ricker, 1966], она лежит в основе самой идеи подращивания заводской молоди. Расчет, выполненный по литературным данным [Linley, 1994], показал, что увеличение средней навески на каждые 0,1 г в пределах от 0,5 до 1,5 г при условии выпуска молоди в оптимальные сроки повышает коэффициент возврата примерно на 0,2%, т.е. обеспечивает получение дополнительных 1,5–2,0 тыс. производителей кеты с каждого миллиона выпущенной молоди [Леман, 2000]. Внедрение такого подхода к оценке эффективности рыбоводных заводов позволит перевести их в экономическую зависимость от величины промыслового возврата, сместив акцент на дополнительное подращивание молоди до максимально возможного размера.

Анализ рыбоводной документации ЛРЗ «Озерки» и опыт его работы в 1994–1995 гг. показали, что внутренние резервы по увеличению скорости роста кеты до 1,5–1,7 %/сут. и, соответственно, ее средней навески при выпуске заключаются главным образом в оптимизации условий содержания — плотности посадки, режима кормления, рациона и т.д. При этом подращивание до максимально высокой навески не должно сопровождаться передерживанием молоди кеты на заводе, так как исследования ее экологии в бассейне реки Большая показали, что выпуск целесообразно проводить в сроки, оптимальные по кормовым и температурным условиям в реке и эстуарии, которые обычно наблюдаются во второй половине мая — первой декаде июня.

Проведенные исследования намечают пути увеличения коэффициента возврата на ЛРЗ «Озерки» и других заводах, сходных с ним по рыбоводно-производственным показателям [температура в период инкубации и подращивания

3,8–5,0 °С, сроки выпуска 20 мая – 5 июня и средняя масса молоди 0,6–1,0 г). Таковыми на Дальнем Востоке являются только три завода — Паратунский и Кеткино на Камчатке и Охотский на Сахалине. На кетовых заводах, отличающихся от ЛРЗ «Озерки» по одному — двум из перечисленных показателей, для выяснения возможностей увеличения эффективности их работы требуются дополнительные исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирман И.В.* 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 207 с.
- Валова В.Н.* 1999. Характеристика физиологического состояния молоди тихоокеанских лососей при выращивании на искусственных кормах // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток. 170 с.
- Городилов Ю.Н.* 1986. Методические материалы по определению возраста и стадий развития зародышей атлантического лосося. Мурманск. 71 с.
- Дислер Н.Н.* 1954. Развитие осенней кеты р. Амура // Труды совещания по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. М: АН СССР. Вып.4. С.129–144.
- Егорова Т.В.* 1992. Зависимость нерестового хода тихоокеанских лососей от смены приливно-отливных циклов и других гидрометеорологических факторов // Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана / Сборник научных трудов. Владивосток: ТИНРО. С.29–40.
- Жуйкова Л.И.* 1975. Питание и рост молоди осенней кеты в р. Малый Такой // Известия ТИПРО. Т.95. С.36–46.
- Жульков А.И.* 1984. Продолжительность инкубации икры кижуча в зависимости от температуры воды // Рыбное хозяйство. №10. С.21–22.
- Канидьев А.Н.* 1967. Факторы, определяющие величину смертности и возможность повышения жизнестойкости заводской молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в пресноводный период жизни // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток. С.22. 1984. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 216 с.
- Канидьев А.Н., Жуйкова Л.И.* 1971. Обеспеченность пищей как показатель допустимой концентрации молоди осенней кеты в реке // Известия ТИНРО. Т.76. С.97–110.
- Костарев В.Л.* 1970. Количественный учет покатной молоди охотской кеты // Известия ТИПРО. Т.71. С.145–158.
- Леванидов В.Я.* 1964а. Питание молоди осенней кеты во время миграции по Амуру // Известия ТИНРО. Т.55. С.55–64. 1964б. О зависимости между размерами мальков амурской осенней кеты (*Oncorhynchus keta* infrasp. *autumnalis* Berg) и ее выживаемостью // Вопросы ихтиологии. Т.4. Вып.4. С.658–663.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М.* 1957. Питание покатной молоди летней кеты и горбуши в притоках Амура // Известия ТИНРО. Т.45. С.3–16.
- Леман В.Н.* 2000. Экологические ограничения и перспективы пастбищного лососеводства (бассейн р. Большая, Западная Камчатка) // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки / Тезисы докладов 2-й областной научно-практической конференции, 3–6 октября 2000 г., Петропавловск-Камчатский. Петропавловск-Камчатский. С.144–146.
- Медников Б.М.* 1977. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. М. С.7–52.
- Николаева Е.Т.* 1968. Некоторые данные о росте и питании мальков камчатской кеты в нерестово-выростных водоемах // Известия ТИНРО. Т.64. С.91–100. 1972. Размерно-весовая характеристика и питание молоди кеты в устьях камчатских рек // Известия ТИНРО. Т.82. С.153–164.
- Николаева Е.А.* 1988. К вопросу о кормовой базе молоди кеты в р. Рязановка (Южное Приморье). Владивосток: ТИНРО. 30 с. (Деп. в ВНИЭРХ 29.07.88. №958 рх88).
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность. 375 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях.* 1961. М.: Изд-во АН СССР. 262 с.
- Семко Р.С.* 1948. Биология размножения, колебания численности лососей р. Большой и методика прогнозов нерестового хода. Отчет о НИР за 1947 г. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. 112 с.
- Смирнов Б.П., Чебанова В.В., Введенская Т.В.* 1993. Адаптация заводской молоди кеты *Oncorhynchus keta* и чавычи *O. tshawytscha* к питанию в естественной среде и влияние голодания на физиологическое состояние молоди // Вопросы ихтиологии. Т.33. №5. С.637–643.
- Точилин В.А.* 1981. Оптимальные температуры при развитии и подращивании кеты. Принципиальная схема и основные нормативы ее разведения на геотермальных водах. Отчет о НИР. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. 31 с.
- Фомин А.В.* 1994. Влияние пастообразных и гранулированных кормов на рост, ультраструктуру желудочно-кишечного тракта, физиологические показатели молоди кеты при разных температурах воды // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском районе / Сборник научных трудов ГосНИОРХ и МоТИНРО. Вып.308. С.129–170.

- Хованская Л.Л. 1994. Инкубация икры лососевых рыб в условиях рыбоводных заводов северо-востока России // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе / Сборник научных трудов ГосНИОРХ и МоТИПРО. Вып.308. С.101-119.
- Чебанова В.В. 1984. Особенности активного дрейфа хирономид // Гидробиологический журнал. Т.20. Вып.6. С.14-20. 1992. Динамика дрейфа беспозвоночных в лососевых реках разного типа (юго-восток Камчатки) // Гидробиологический журнал. Т.28. №4. С.31-39.
- Bams R.A. 1970. Evaluation of a revised hatchery method tested on pink and chum salmon fry // J. Fish. Res. Bd. Can. V.27. P.1429-1452; 1983. Early growth and quality of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) produced in deep channels and gravel incubators // Can. J. Fish. Aquat. Sc. V.40. P.499-505.
- Beacham T.D., Murray C.B. 1985a. Effect of female size, egg size, and water temperature on chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Nitinat River, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.42. P.1755-1765; 1985b. Comparative developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Fraser River, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.43. P.252-262.
- Bilton H.T., Robins G.L. 1973. The effects of starvation and subsequent feeding on survival and growth of Fulton channel sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Bd. Can. V.30. N.1. P.1-5.
- Graybill J.P. et al. 1979. Assessment of the reservoir-related effects of the Skagit project on downstream fishery resources of the Skagit River, Washington // Final report for City of Seattle, Department of Lighting. Univ. Wash. Fish. Res. Inst. 602 p.
- Kaeriyama M. 1997. Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye and chum salmon // Mem. Fac. Fish. / Hokkaido Univ. V.44. N.1. P.25-30
- Le Brasseur. 1969. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different feeding regimes // J. Fish. Res. Bd. Can. V.26. N.6. P.1631-1645.
- Linley T. 1994. Forecasting adult returns of hatchery reared chum salmon // Proceedings of the 16th Northeast Pacific Pink and Chum Salmon Workshop (Alaska, February 24-26, 1993). P.123-130.
- Murray C.B., Beacham T.D. 1986. Effect of incubation density and substrate on the development of chum salmon eggs and alevins // Progr. Fish. Cult. V.48. N.4. P.242-249.
- Parker R.R. 1962. Estimations of ocean mortality rates for Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Board Can. V.19. N.4. P.561-589.
- Physiological ecology of Pacific salmon (Ed. C. Groot, L. Margolis, W.C. Clarke). 1995. Vancouver, BC. 510 p.
- Ricker W.E. 1966. Sockeye salmon in British Columbia // Bull. Internat. N. Pacif. Fish. Comm. N.18. P.59-70.
- Wangaard D.B., Burger C.B. 1983. Effects of various water temperature regimes on the egg and alevin incubation of Susitna River chum and sockeye salmon // U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska. 43 p.
- Wetherley A., Gill H. 1995. Growth // Pacific Salmon Life History. (ed. Groot C. & Margolis L.). Vancouver: UBC Press. P.103-158.