

ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЗАВИСИМОСТИ ЧИСЛЕННОСТИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ОТ РОСТА МОЛОДИ В ПЕРВЫЕ МЕСЯЦЫ ЖИЗНИ В ОКЕАНЕ

© 2021 г. Ричард Джеймс Бимиш¹, Крис-Элен Мари Невилл²

¹⁻² Рыболовство и океаны, Тихоокеанская биологическая станция,
Нанаймо, Британская Колумбия, Канада
E.mail: Richard.Beamish@dfo-mpo.gc.ca

Поступила в редакцию 23.08.2021 г.

Одним из принципов экологии является то, что изобилие растений и животных, производящих большое количество семян и детенышей, регулируется доступной средой обитания, а не числом потомства. Тихоокеанские лососи производят большое количество потомства, что означает, что при попадании в океан достаточного количества молоди именно приёмная ёмкость океана регулирует формирование численности запаса этих рыб. Недавние исследования подтверждают, что рост в раннем морском периоде связан с общим воспроизводством тихоокеанских лососей, с особями, которые быстрее растут и лучше выживают. Мы предполагаем, что недавние тенденции к увеличению или уменьшению численности тихоокеанских лососей были вызваны высокой или низкой численностью доступного корма в прибрежных районах в течение первых нескольких месяцев после выхода молоди в океан. Рыбы, пережившие первую океанскую зиму, будут в первую очередь, особями, которые превысили энергетический порог роста в критическое время в раннем морском периоде.

Ключевые слова: воспроизводство тихоокеанских лососей, уменьшение приёмной ёмкости прибрежных вод океана, механизм регулирования численности.

ВВЕДЕНИЕ

Мы начали наши исследования в 1998 г. в прол. Джорджия, на западном побережье Канады, чтобы определить влияние климата и океанических условий нагула на продуктивность тихоокеанских лососей. В начале нашего исследования общий вылов тихоокеанских лососей сократился (рис. 1) с особенно заметным снижением запасов нерки (*Oncorhynchus nerka*), воспроизводящейся в р. Фрейзер (рис. 2). Нерка р. Фрейзер традиционно поддерживала наиболее значимый промысел на западном побережье, и оценка состояния её запасов была мерой государственного контроля состояния запасов лососей и окружающей среды в целом. Мы подготовили ряд докладов, касающихся факторов, влия-

ющих в последние 20 лет на динамику численности популяций тихоокеанских лососей, молодь которых нагуливается в зал. Джорджия. Настоящее сообщение является интерпретацией результатов наших исследований и работ других учёных, связанных с комплексом условий, формирующих тенденцию снижения численности лососей.

Кижуч (*O. kisutch*) проводит, по крайней мере, одну зиму в пресной воде после того, как мальки вылупляются и выходят из «гнезд» ранней весной (Sandercock, 1991; Pearcy, 1992). Количество зим в пресной воде зависит от состояния отдельных рыб, которое связано с ростом. Процесс смолтификации молоди связан с физиологическими изменениями рыб, готовящихся к смене осморе-

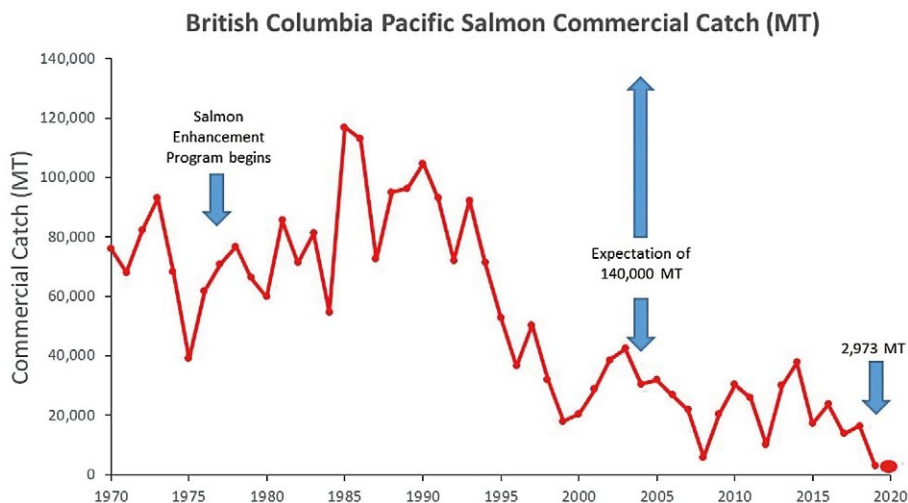


Рис. 1. Промышленный вылов (млн т) тихоокеанского лосося в Британской Колумбии с 1970 по 2020 гг.

Примечание: Первая синяя стрелка указывает на начало реализации Программы повышения качества лосося. Прогноз заключался в том, что вылов тихоокеанских лососей достигнет 140 000 т к 2005 г. (вторая голубая стрелка). Третья голубая стрелка указывает на то, что в 2019 г. вылов составил 2 973 т. Красный кружок — предполагаемый вылов в 2020 г.

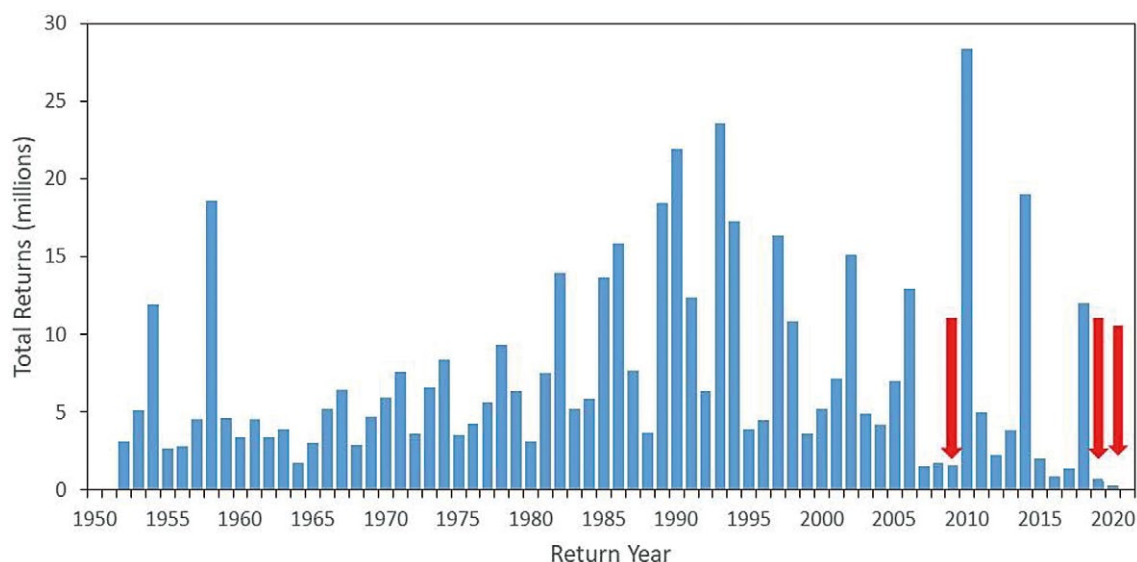


Рис. 2. Общий возврат нерки из р. Фрейзер.

Примечание: Первая красная стрелка показывает первый исторически низкий возврат в 2009 г. Вторая красная стрелка идентифицирует следующий исторически низкий возврат в 2019 г. и третья — показывает новый самый низкий предполагаемый возврат в 2020 г.

гуляции в океане, и зависит от ряда факторов, включающих фотопериод и скорость роста (Mahnken et al., 1982).

Фотопериод связан с продолжительностью дня относительно самого продолжительно дня летнего солнцестояния, с которым, как известно,

тесно связано начало смолтификации, если скорость роста мальков была быстрой и превышала необходимый порог (Brauer, 1982). Размер мальков важен (Mahnken et al., 1982; Dickhoff et al., 1997), однако определяющим фактором является именно скорость роста.

Таким образом, представляется, что скорость роста, которая превышает необходимый порог на пике продолжительности дня, указывает на начало серьезного изменения физиологии особи при подготовке к миграции из пресной воды в солёную. Важно отметить, что в критический момент развития существует внешний сигнал, стимулирующий метаболическое решение подготовки особи к будущему выживанию в океане.

Бимиш и Манкен (2001) предположили, что кижуч в ранний морской период следовал аналогичному процессу, связанному с механизмом его выживания в океане. Концепция получила название гипотезы критического размера и периода, и была отражена в работах Невилл и Бимиша (Neville, Beamish, 2018) и Бимиша (Beamish, 2018). Согласно этой гипотезе, регулирование численности в океане происходит в два этапа. Первый этап — хищничество, которое влияет на численность сразу после попадания рыбы в океан и связано оно как с размером рыбы, плотностью скопленных молоди, так и с многочисленностью и видом хищников. Второй — смертность, которая является следствием начальных темпов роста в раннем морском периоде и способности рыбы пережить первую океанскую зиму. Хищничество все еще может быть причиной смерти, но здесь уже затрагивается именно внутренняя физиология, поскольку пищевые ресурсы становятся ограниченными осенью и зимой в первый океанический год. Рыбы, испытывающие пониженную способность быстрого роста, вряд ли переживут первую океанскую зиму и подобны «плавающей мертвой рыбе». Максимальная плотность популяции может быть определена как объём биомассы данной популяции, которая может поддерживаться экосистемой (US Globec, 1996) и может увеличивать-

ся, изменяться случайным образом или уменьшаться. Рикер (Ricker 1954, 1958) основал свою модель воспроизводства лосося на максимальной плотности популяции, которая менялась случайным образом. В этой статье мы обращаем особое внимание на последствия снижения максимальной плотности популяции и, соответственно, сокращение биомассы лосося.

Доказательство того, что численность тихоокеанских лососей тесно связана с темпами роста молоди в раннем морском периоде. Кижуч в прол. Джорджия. Бимиш и Манкен (Beamish, Mahnken, 1999, 2001) сообщили, что ранний рост в морской период, который превысил порог в критический период жизни, привёл к более высокому выживанию кижуча. Эксперименты по контролю роста годовиков кижуча, помещенных в морские садки после летнего солнцестояния показали, что после осеннего равноденствия уровень смертности особей, получивших более скудный рацион, был на 50% выше по сравнению с особями, получающими средний и богатый рацион (Beamish, Mahnken, 1999). Выживание в морской среде было четко связано с размером рациона в исследованиях с контролируемым кормлением. Изучение механизмов, определяющих гибель, связанную с физиологическими изменениями, показало, что у кижуча существует отложенная смертность, связанная с плохим ростом.

Исследование колец на чешуе у молоди и взрослых особей кижуча из прол. Джорджия (Beamish et al., 2004) показало, что кижуч, переживший зиму, имел значительно более широкое расстояние между кольцами на чешуе, которые образовались в раннем морском периоде, по сравнению с чешуёй молоди, ото-

бранной в раннем морском периоде в прол. Джорджия (рис. 3). Средняя ширина первых 10 океанских колец чешуи была больше у 82 % рыб, переживших океанскую зиму, по сравнению с молодью осенней выборки первого океанского года в прол. Джорджия. Стало ясно, что доминирование обеспечила быстрорастущая молодь, которая успешно пережила зиму в океане в свой первый океанический год.

В недавнем исследовании (Beamish, Neville, 2021), отмечена тесная связь между увеличением роста молоди кижуча в прол. Джорджия и выживанием его в ранний морской период (рис. 4). Годы сокращения численности молоди в сентябре также были связаны с года-

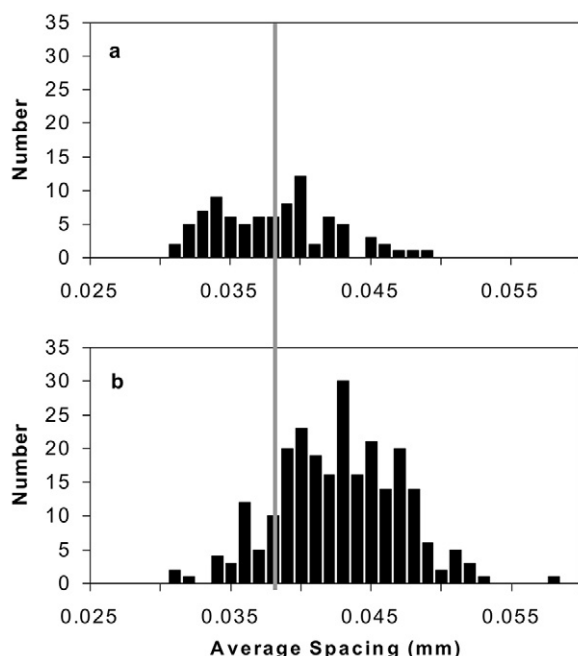


Рис. 3. Среднее межсклеритное расстояние для первых 10 склеритов на чешуе сеголеток кижуча в первый года жизни в океане (а), выловленных в прол. Джорджия, Британская Колумбия, Канада в сентябре, ноябре 2000 г. и (б) годовалых кижучей, выловленных в марте — сентябре 2001 г. в проливе Джорджия и на ЛРЗ на реках Чилливак и Большой Кваликум. **Примечание:** Вся рыба 1998 г. нереста. Вертикальная линия показывает среднее межсклеритное расстояние для сеголеток кижуча (рис. из Beamish et al., 2004).

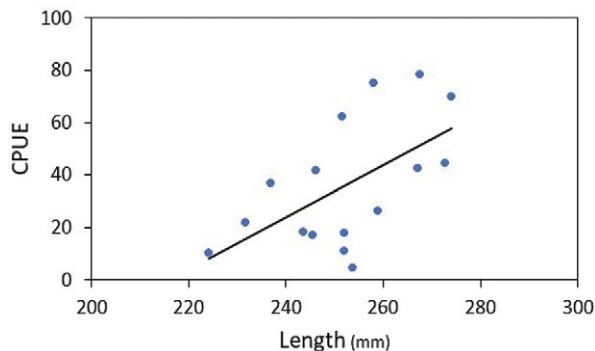


Рис. 4. Размер молоди кижуча в прол. Джорджия с 2002 по 2018 гг.

Примечание: численность, как показал улов на единицу усилия (CPUE), увеличивалась с возрастанием средней длины, демонстрируя, что рыбы, которые больше выросли в первые недели в океане, выживали лучше ($R^2=0,34$).

ми уменьшения объема зоопланктона (Perry et al., 2021). Увеличение численности зоопланктона обеспечивало увеличение среднего размера и численности молоди в осенний период.

Горбуша, кета и нерка от штата Вашингтон до Аляски в Беринговом море. Исследование Ф. Мьютера с соавторами (Mueter et al., 2002) показало взаимосвязь между условиями океана (температурный режим) и воспроизводством горбуши (*O. gorbuscha*), кеты (*O. keta*) и нерки. Особи этих видов были отобраны у побережья штата Вашингтон, Британской Колумбии, Юго-Восточной и Западной Аляски. Исследование подтвердило, что положительные аномалии привели к увеличению выживаемости у берегов Аляски и к её снижению у берегов Британской Колумбии и штата Вашингтон.

Менее выраженный, но весьма важный вывод заключается в том, что выживание 120 региональных групп природной горбуши, кеты и нерки из обширной популяции за 31 год тесно связано с прибрежными условиями в ранний морской период. Авторы предположили, что противоположные реакции на повышение

температуры между популяциями на юге и севере указывают на то, что разные механизмы регулируют их выживание в этих районах моря. Мы интерпретируем результаты, чтобы показать, что механизм тот же, с более тёплой водой на Аляске, приводящей к более высокому или низкому уровню кормовой базы в первые месяцы в океане у берегов штата Вашингтон и Британской Колумбии. В обоих случаях важным элементом процесса является темп раннего морского роста.

Воспроизводство чавычи на Аляске. Грэхем и соавторы (Graham et al., 2019) опубликовали важные результаты анализа факторов, влияющих на воспроизводство чавычи (*O. tshawytscha*) в двух больших реках Юго-Восточной Аляски. Популяция чавычи западного побережья Северной Америки значительно сократилась вследствие её истребления за последние 40 лет (Riddell et al., 2018; Welch et al., 2021). Сокращение последних популяций на Аляске привело к тенденции снижения уровня воспроизводства вида, которое наблюдается с начала 2000-х гг. Грэхем с соавторами (Graham et al., 2019) изучали рост по чешуе половозрелых самок чавычи, которые возвращались на нерест в две реки с 1979 по 2006 гг. Популяции одной реки изучались в течение 20 лет, другой — 18 лет. Основной вывод заключался в том, что успешность воспроизводства связана с ростом рыб в ранний морской период. Было установлено, что наблюдаемая в последнее время тенденция к снижению численности чавычи, является следствием слабого роста в ранний морской период жизни чавычи.

Воспроизводство чавычи в Пьюджет-Саунд. Другое исследование причин снижения воспроизводства чавычи было проведено в Пьюджет-Саунд Даф-

фи и Бошампом (Duffy, Beauchamp, 2011). Эти авторы сравнили общее выживание рыболовной чавычи с их ростом в первые месяцы в Пьюджет-Саунд с 1997 по 2002 гг. Они отобрали молодь лососей при помощи трала, и выводы об общей выживаемости рыб были сделаны на основе оценки выпуска с рыболовных заводов и общего возврата. Авторы пришли к заключению, что воспроизводство чавычи рек Пьюджет-Саунд было тесно связано с темпом их роста в мае, июне и до июля. Именно региональная экологическая ёмкость морской среды больше всего связана с продуктивностью. Они предположили, что снижение численности чавычи с начала 1980 гг. является результатом тенденции снижения темпов роста в ранний морской период. Они посчитали, что ранний морской период может быть рассмотрен как критический период, когда чавыча должна максимально подрасти, для того чтобы минимизировать уровень смертности в оставшийся период морской жизни.

Тенденции численности горбуши у берегов Аляски. Фарли и др. (Farley et al., 2020) установили, что численность молоди горбуши в ранний морской период в северной части Берингова моря была главным показателем возврата взрослых особей. Траловые съёмки 2003–2018 гг. дали оценки численности молоди горбуши, которая в значительной степени была связана с возвратом взрослых особей в Нортон-Саунд и р. Юкон. Возврат производителей горбуши также достоверно прогнозировался с использованием оценок численности молоди горбуши в июне или июле в прол. Айси, Юго-Восточная Аляска, за 9 из 11 лет с 2004 по 2014 гг. (Orsi et al., 2016). Быстрый рост для достижения порогового размера был связан с быстрой откочёвкой от берега и более вы-

сокой и высокой морской выживаемостью. Авторы сделали вывод, что результаты их исследований подтверждают гипотезу о существовании раннего критического периода, связанного с общей выживаемостью взрослых особей. Если достаточное количество мальков попадает в океан и хищничество не является чрезмерным, именно быстрый рост, до лета, регулирует воспроизводство.

Механизм регулирования численности. Мы предполагаем, что представленные нами в обобщённом виде работы, а также многочисленные другие исследования свидетельствуют о том, что численность тихоокеанских лососей за последние несколько десятилетий оказалась тесно связанной с быстрым ростом в ранний морской период. Исследования показывают, что именно в ранний морской период в основном формируется общая их численность, благодаря быстрому росту и улучшению выживания. Есть старая поговорка: «вы не можете управлять тем, что не можете измерить». Мы предполагаем, что для того чтобы по-настоящему управлять тихоокеанскими лососями, надо понять механизмы, регулирующие их выживание в океанической среде обитания.

Основной механизм, предположительно, следующий: рыба, которая растет быстрее в первые недели в океане, лучше выживает, так как превышает порог роста в критический период и начинает накапливать липиды (рис. 5). В целом, лишь небольшой процент особей может удовлетворять этим требованиям, т. е. небольшие изменения в процентах, которые превышают порог роста, вызывают большие различия в общей выживаемости рыб. Например, общая океаническая выживаемость рыб в 5% дает большое количество взрослых особей чавычи и кеты. А уменьшение выживаемости от

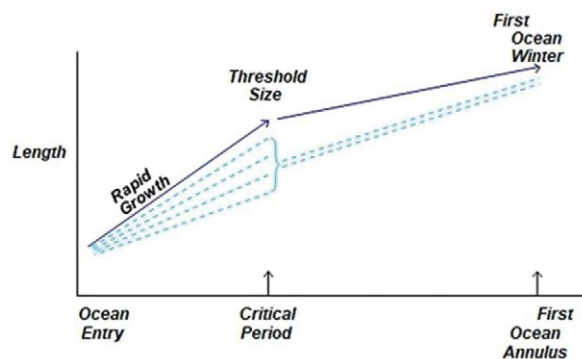


Рис. 5. Иллюстрация гипотезы о том, что быстрый рост, превышающий порог роста в критический период, приводит к сокращению роста после превышения порога, т. к. особь накапливает энергию, чтобы легче выжить в первую океанскую зиму.

Примечание: Большинство рыб, не достигших порогового размера к критическому периоду, не выживет. Немногие из этих рыб дорастут до размеров рыб, превысивших порог и ранее сокративших рост, ко времени закладки первого океанического кольца на чешуе.

4 до 1%, из-за снижения темпов раннего морского роста, приведет к 80% сокращению производителей. Нет смысла с экологической точки зрения увеличивать количество смолтов и молоди, поскольку это уменьшит приёмную мощность прибрежной лососевой экосистемы. Тем не менее, при более глубоком понимании механизма, регулирующего выживание в раннем морском периоде, возможно, удастся управлять воспроизводством особей природного и искусственного происхождения, чтобы найти способы максимально увеличить продуктивность, даже в условиях снижения экологической ёмкости океана.

Пример нерки р. Фрейзер. Хендерсон и Касс (Henderson, Cass, 1991) провели исследование, чтобы выяснить, действительно ли более крупные смолты нерки лучше выживают до наступления половой зрелости по сравнению с мелкими смолтами. Они изучили молодь в системе оз. Чилко в верховьях р. Фрейзер. Популяция нерки оз. Чилко —

вторая крупнейшая популяция р. Фрейзер (Cass, 1989). Воспроизводство нерки в этой популяции следует четырехлетнему циклу с максимальным возвратом каждые четыре года. Причина циклов была изучена некоторыми известными исследователями, но до сих пор еще нет единой точки зрения на такое циклическое поведение.

Цель исследования Хендерсона и Касса (Henderson, Cass, 1991) — определить существует ли возможность увеличения общего возврата за счёт укрупнения молоди, покидающей озеро. До этого им необходимо было узнать, лучше ли выживает в океане молодь, достигшая больших размеров в пресной воде. В своей работе они изучили период пресноводного роста по чешуе взрослых особей. Они также рассмотрели пресноводный рост молоди, покидающей озеро, и сравнили со средним темпом роста в этом же районе, рассчитанным по чешуе взрослых рыб этого же года нереста. То, что они обнаружили, было неожиданным и важным. То, чего они не нашли, было еще более неожиданным и, по крайней мере, не менее важным.

Они не обнаружили взаимосвязи между выживаемостью молоди до половой зрелости и средним размером молоди, покидающей озеро за 37 лет изучения, с 1952 по 1985 гг. Однако, более высокий процент возврата был у более крупной молоди. За три года, в которые они сравнивали, межсклеритные расстояния на чешуе молоди, покидающей озеро, и в зоне пресноводного роста на чешуе взрослых рыб того же года нереста, они обнаружили, что быстрорастущая молодь выживает лучше, чем рыба с пониженными темпами роста. Это доказало тезис, что способность быстрее расти в пресной воде передается на способности лучше выживать в океане. Видимо небольшой процент агрессивной в поиске пищи молоди в пресной воде также

агрессивен в поиске пищи в океане. Мы называем таких особей «лучшими атлетами».

Насколько мы понимаем, это недостаточно обоснованная концепция, но она даёт возможность лучше понять механизмы, регулирующие процесс выживания в раннем морском периоде. Концепция «лучшего атлета» может указывать на то, что эти рыбы на самом деле больше рискуют при поиске пищи, но также лучше избегают возможной смерти от хищников. Если эта концепция реальна, то она может дать возможность улучшить воспроизводство даже тогда, когда снижается приёмная ёмкость прибрежных вод океана.

Хендерсон и Касс (Henderson, Cass, 1991) также обнаружили, что изменчивость среднего размера молоди ко времени закладки первого морского кольца оставалась минимальной и не проявляла трендов в течение 37 лет (рис. 6). Они не включили это в свою статью, а предоставили данные Бимишу и Манкену (Beamish, Mahnken, 1999). Мы показываем их на рисунке 6. Ожидалось, что, когда средний размер малька был больше, средний размер на первом морском кольце мог быть больше или, когда общий возврат был больше, средний размер на первом морском кольце тоже мог увеличиваться. Отсутствие тренда-отклонения, несмотря на различия в общем возврате 1952–1985 гг., было неожиданным и необъяснимым, поэтому не было включено в работу Хендерсона и Касса (Henderson, Cass, 1991).

Наша интерпретация следующая: размеры ко времени закладки первого морского кольца схожи, так как рыба, которая превышала порог роста в критическое время в ранний морской период сокращала свой рост и накапливала липиды. Метаболически определяемый порог роста уменьшал размерную

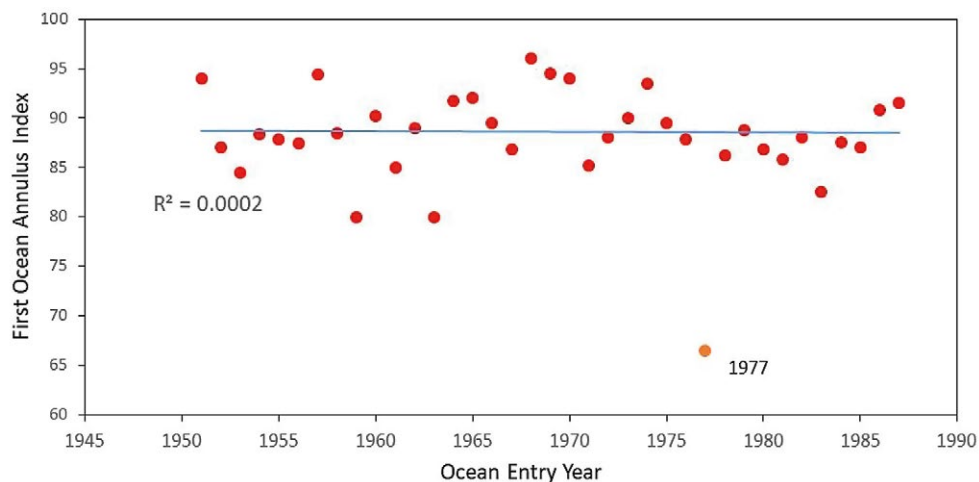


Рис. 6. Размер молоди нерки популяций р. Фрейзер к началу закладки первого зимнего кольца на чешуе». **Примечание:** На оси ординат откладывается параметр длины рыб, полученный при анализе выборки чешуи от 100 взрослых рыб, за период от 1950 до 1987 гг. Линия тренда строилась без учета данных 1977 г., что объясняется в обсуждении.

изменчивость в первый океанический год, так же, как и улучшал способность выжить в первую зиму в океане. Отклонение в 1977 г. могло возникнуть из условий, существовавших в океане в этот год, когда произошел значительный сдвиг в режиме, повлиявший на воспроизводство ряда видов, особенно в Беринговом море (Ebbesmeyer et al., 1991; Beamish, Bouillon, 1993; Minobe, 1997).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы предполагаем, что существует достаточное количество опубликованной информации, чтобы заключить, что темпы роста в ранний морской период — основной фактор, регулирующий воспроизводство тихоокеанского лосося в периоды снижения экологической ёмкости океана. Темпы роста, также могут быть главным фактором, регулирующим воспроизводство в периоды увеличения экологической ёмкости океана или случайного её изменения, но размер запасов мог бы оказать влияние в этих двух сценариях. Влияние экологической ёмкости океанического побережья может определять время и район выхода молоди в океан. Поскольку это относи-

тельно короткий период времени, за который рыба должна вырасти, чтобы превысить метаболически определяемый порог, океаническая система может измениться таким образом, что в период ската рыбы в океан улучшатся условия роста. Известно, например, что чавыча и нерка из определенных районов р. Фрейзер попадают в прол. Джорджия на 6–8 недель позже, чем другие популяции и характеризуются более высокой выживаемостью, чем ранее мигрирующие в океан популяции (Beamish et al., 2013). Эта концепция особенно актуальна для управления искусственным воспроизводством, поскольку изменения в сроках выхода в океан могут обеспечить широкие возможности для повышения выживаемости. Измерение длины первого океанического годового кольца на чешуе — один из способов проверки нашей гипотезы о том, что превышение порога роста в раннем океаническом периоде приводит к улучшению выживаемости, и может также служить причиной сходных размеров ко времени закладки первого морского кольца в разные годы. Наша концепция «лучших атлетов» может быть протестирована на видах, мо-

лодь которых задерживается в пресной воде, путем изучения межсклеритных расстояний на чешуе вернувшихся производителей. Если такая концепция верна, она может применяться к горбуше и кете, если есть доказательства того, что выжившие быстрорастущие рыбы, как ранее было показано в исследованиях, генетически и поведенчески лучше адаптированы. Наш вывод заключается в том, что управление тихоокеанским лососем в условиях снижения приёмной ёмкости прибрежных вод океана требует гораздо лучшего понимания механизмов, регулирующих выживание в океане.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Beamish R.J., Bouillon D.R.* 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1999. V. 50. P. 1002–1016.
- Beamish R.J., Mahnken C.* Taking the next step in fisheries management // Pages 1–21, in *Ecosystem approaches for fisheries management*. Alaska Sea Grant Program. AK-SG-99-01, Fairbanks, Alaska. 1999. P. 1–21.
- Beamish R.J., Mahnken C.* A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change // *Progress in Oceanography*. 2001. V. 49. P. 423–437.
- Beamish R.J., Mahnken C., Neville C.M.* Evidence that reduced early marine growth is associated with lower marine survival of coho salmon // *Transactions of the American Fisheries Society*. 2004. V. 133. P. 26–33.
- Beamish R.J., Sweeting R., Neville C.* Late ocean entry provides resilience to populations of Chinook and Sockeye Salmon in the Fraser River // *North Pacific Anadromous Fish Commission Technical Report*. 2013. V. 9. P. 38–44.
- Beamish R.J.* The ocean ecology of Pacific salmon and trout // *American Fisheries Society*. Bethesda, Maryland. 2018. 1197 p.
- Beamish R.J., Neville C.* (Submitted). The natural regulation of wild and hatchery Coho Salmon production in the Strait of Georgia // *Fisheries*. 2021.
- Brauer E.P.* The photoperiod control of coho salmon smoltification // *Aquaculture*. 1982. V. 28. P. 105–111.
- Cass A.* Stock status of Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1989. V. 1674. 106 p.
- Dickhoff W.W., Beckman B.R., Larsen D.A., Duan C., Moriyama S.* The role of growth in endocrine regulation of salmon smoltification // *Fish Physiology and Biochemistry*. 1997. V. 17. P. 231–236.
- Duffy E.J., Beauchamp D.A.* Rapid growth in the early marine period improves the marine survival of Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Puget Sound, Washington // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2011. V. 68. P. 232–240.
- Ebbesmeyer C.C., Cayan D.R., McLean D.R.* 1976 step in the Pacific climate: forty environmental changes between 1968–1975 and 1977–1984 // In J.L. Betancourt, and V.L. Tharp. *Proceedings of the Seventh Annual Pacific Climate (PACCLIM) Workshop*, April 1990. California Department of Water Resources, Asilomar, California. 1991. P. 115–126.
- Farley E.V. Jr., Murphy J.M., Cieciel K.* Response of Pink salmon to climate warming in the northern Bering Sea // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2020. V. 177: article 104830.
- Graham C.J., Sutton T.M., Adkinson M.D.* Evaluation of growth, survival, and recruitment of Chinook Salmon in southeast Alaska rivers // *Transactions of the American Fisheries Society*. 2019. V. 148. P. 243–259.
- Henderson M.A., Cass A.J.* Effect of smolt size on smolt-to-adult survival of Chilko Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1991. V. 48. P. 988–994.
- Mahnken C., Prentice E., Waknitz W.* The application of recent smoltification research to public hatchery releases: an assessment of size/time

requirements for Columbia River hatchery coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Aquaculture*. 1982. V. 28. P. 251–268.

Mueter F.J., Peterman R.M., Pyper B.J. Opposite effects of ocean temperature on survival rates of 120 stocks of Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*) in northern and southern areas // *Canadian J. Fisheries and Aquatic Sciences*. 2002. V. 59. P. 456–463.

Minobe S. A 50–70 year climatic oscillation over the North Pacific and North America // *Geo-physical Research Letters*. 1997. V. 24. P. 683–686.

Neville C.-E. M., Beamish R.J. Understanding the mechanisms that regulate Coho Salmon abundance in the Strait of Georgia, British Columbia, Canada // *North Pacific Anadromous Fish Commission Technical Report*. 2018. V. 11. P. 67–71. Available at https://npafc.org/wp-content/uploads/technical-reports/17_Neville-and-Beamish.pdf.

Pearcy W.G. Ocean ecology of North Pacific salmonids // *University of Washington Press*, Seattle, 1992.

Ricker W.E. Stock and recruitment // *J. Fisheries Research Board of Canada*. 1954. V. 11. P. 559–623.

Ricker W.E. Maximum sustained yields from fluctuating environments and mixed stocks // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1958. V. 15. P. 991–1006.

Riddell B.E., Brodeur R.D., Bugaev A.V. Ocean ecology of Chinook Salmon // In R.J. Beamish (ed.). *The ocean ecology of Pacific salmon and*

trout. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 2018. P. 555–596.

Sandercok F.K. Life history of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // In C. Groot and L. Margolis (ed.). *Pacific salmon life histories*. University of British Columbia Press, Vancouver, 1991. P. 395–445.

Orsi J.A., Fergusson E.A., Wertheimer A.C., Farley Jr. E.V. Forecasting Pink salmon production in southeast Alaska using ecosystem indicators in times of climate change // *North Pacific Anadromous Fisheries Commission Bulletin*. 2016. V. 6. P. 483–499.

Perry, R.I., Young K., Galbraith M. Zooplankton variability in the Strait of Georgia, Canada, and relationships with the marine survivals of Chinook and Coho salmon // *PLOS ONE*. 2021. V. 16(1). P. e0245941. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0245941>.

US GLOBEC. Report on climate change and carrying capacity of the North Pacific ecosystem // *US Global Ocean Ecosystem Dynamics Rep.* 1996. N. 15 Univ. California, Berkeley.

Welch D.W., Porter A.D., Rechisky E.L. A synthesis of the coast-wide decline in survival of West Coast Chinook Salmon (*Oncorhynchus Tshawytscha*, Salmonidae) // *Fish and Fisheries*. 2021. V. 22. N. 1. P. 194–211.

**EVIDENCE THAT PACIFIC SALMON PRODUCTION IS RELATED
TO GROWTH IN THE FIRST MONTHS IN THE OCEAN**

© 2021 y. Beamish Richard James¹, Nevill Chrys-Ellen Marie²

*1 — Emeritus Scientist, Fisheries and Oceans Canada, Pacific
Biological Station, Nanaimo, British Columbia, Canada;*

*2 — Fisheries and Oceans Canada, Pacific Biological
Station, Nanaimo, British Columbia, Canada*

It is a principle in ecology that the abundance of plants and animals that produce large numbers of seeds or babies is regulated by the available habitat and not by the number of seeds or babies. Pacific salmon produce a large number of babies which means that when an adequate number of smolts or fry enter the ocean, it is the carrying capacity of the ocean that regulates the production of Pacific salmon. Recent studies confirm that growth in the early marine period is related to total production of Pacific salmon with individuals that grow faster, surviving better. We propose that the recent increasing or decreasing trends in Pacific salmon abundances are caused by increasing or decreasing abundances of preferred prey in the coastal areas within the first few months after ocean entry. Fish that survive the first ocean winter will primarily be individuals that exceeded a growth – energy threshold at a critical time in the early marine period.

Key words: Pacific salmon production, declining coastal ocean carrying capacity, mechanisms.