

УДК 597.553.2.591.151.2

ПОЛИМОРФИЗМ ПОКАТНОЙ МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* В РЕКЕ ИНДЕРА (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

© 2016 г. А. Е. Веселов, Д. С. Павлов*, И. А. Барышев,
Д. А. Ефремов, А. Г. Потуткин**, М. А. Ручьев

Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ, Петрозаводск

*Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

**Полярный научно-исследовательский институт морского хозяйства
и океанографии – ПИНРО, Мурманск

E-mail: veselov@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 01.03.2016 г.

Интродуцированная в Белом море горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* через 20 лет после появления в р. Индера начала осваивать средние и верхние нерестовые участки реки. В результате удлинился путь миграции покатной молоди и помимо ранних покатников появились поздние. Внутрипопуляционный полиморфизм у покатной молоди горбуши подтверждается различиями ранних и поздних покатников по длине и массе тела, срокам миграции, спектру питания и индексам наполнения желудков. Выявлено совпадение спектров питания поздней молоди горбуши с пестрятками атлантического лосося *Salmo salar* и кумжи *S. trutta*. При увеличении численности поздних мигрантов горбуши это может привести к конкуренции видов за пищевые ресурсы.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, интродуцированный вид, покатная миграция, полиморфизм, питание, пищевая конкуренция.

DOI: 10.7868/S0042875216040196

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* появилась в реках Кольского п-ова в результате преднамеренной интродукции в 1950–1960-х гг. (Азбелев, 1960; Азбелев и др., 1962; Бакштанский, 1970). В бассейне Белого моря к настоящему времени горбуша освоила практически все крупные и средние лососёвые нерестовые реки, среднегодовой расход воды которых превышает 25 м³/с; в некоторых случаях она нерестится в малых реках с расходом от 7 м³/с. Массовые и устойчивые заходы на нерест производителей горбуши в беломорские реки Кольского п-ова отмечаются с 2001 г. (Зубченко и др., 2004). К массовым заходам в нечётные годы, как показали наши исследования, с 2010 г. добавились усиливающиеся заходы в чётные годы.

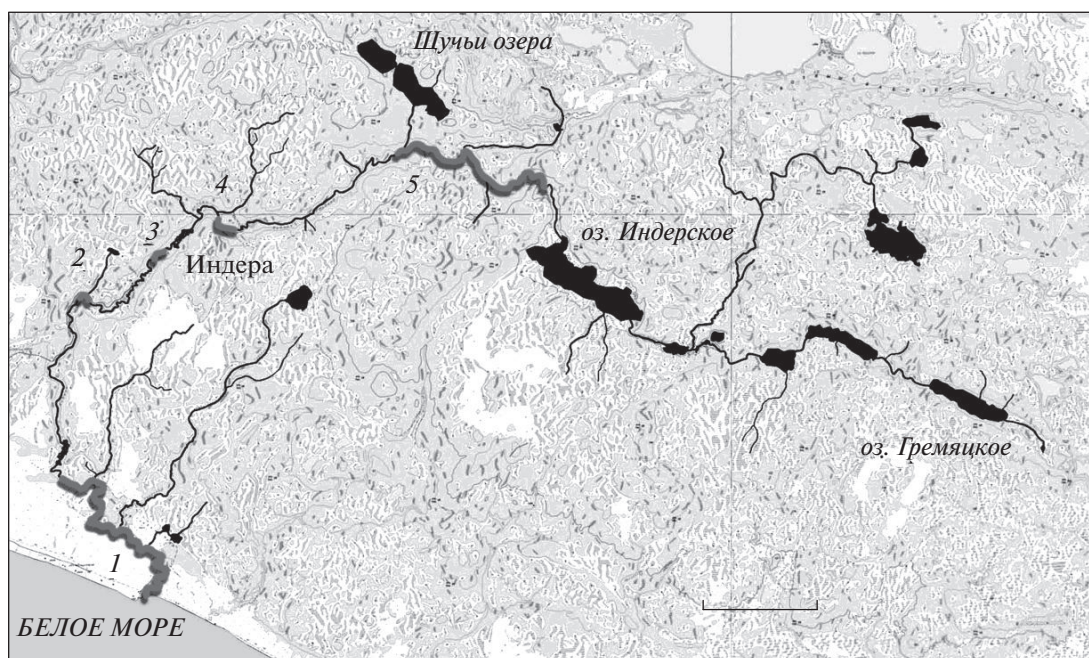
Покатная миграция молоди горбуши в реках Белого моря происходит сразу после выхода из нерестовых гнёзд во второй половине мая при постепенном повышении температуры воды от 1.5 до 10.5°C; её продолжительность составляет от 4 до 22 сут. В среднем молодь имеет длину 25–34 мм и массу 200–250 мг (Азбелев и др., 1962; Бакштанский, 1970; Гринюк и др., 1981; Зубченко и др., 2004). Выполненный нами многолетний мониторинг (2004–2015 гг.) ската молоди горбуши в р. Индера показал, что в этой малой беломорской

реке он также наблюдается во II–III декаде мая, и покатники имеют сходные размеры. Однако в 2015 г. была обнаружена вторая группа мигрантов, скат которых отмечался почти на месяц позже – во II–III декаде июня, что свидетельствует о возникновении внутрипопуляционного полиморфизма покатной молоди горбуши. Внутрипопуляционный полиморфизм является актуальным вопросом современных экологических исследований. Это в полной мере касается и миграционного полиморфизма как производителей, так и молоди рыб (Begon et al., 1986; Павлов и др., 2007; Pavlov et al., 2009; Chapman et al., 2011).

Цель исследования – изучить изменение сроков миграции молоди горбуши, определить длину и массу покатников, состав пищи и интенсивность их питания, а также оценить возможность пищевой конкуренции молоди горбуши с молодой аборигенных видов – атлантического лосося *Salmo salar* и кумжи *S. trutta*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Индера (Кольский п-ов) расположена в тундрово-таёжном ландшафте; её длина 34 км, площадь водосбора 284 км², расход воды 7.3 м³/с,



Гидрографическая сеть р. Индера и группы нерестилищ горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*: действующие приустьевые (1), предполагаемые в среднем (2–4) и верхнем (5) течении реки. Масштаб: 3 км.

линейная озёрность 3.6% (рисунок). Вытекает из оз. Индерское и впадает в Белое море ($66^{\circ}14'030''$ с.ш. $37^{\circ}08'037''$ в.д.). В реке обитают 13 видов рыб, среди них атлантический лосось, кумжа и хариус *Thymallus thymallus*. Ежегодно в августе в реке нерестится горбуша. Её серебристые личинки выходят из нерестовых гнёзд и скатываются в море на следующий год в мае.

Нерестовые участки реки обследовали в 2001–2014 гг. с помощью вертолёт, сплава на лодке или пешими маршрутами. Распределение производителей горбуши учитывали визуально на порогах и с помощью сетных обловов на плёсах. На порогах и перекатах для контроля наличия молоди горбуши и аборигенных видов – лосося и кумжи – использовали аппарат электролова для научных исследований (Fa-2, Норвегия).

Покатников горбуши отлавливали в 2004–2015 гг. с помощью трёх конусообразных мальковых ловушек (длина 1.5 м, ячея 3 мм) на стальной раме 1.0×0.5 м, которые устанавливали последовательно от правого берега к стрежню в устье реки (ширина русла 60 м). С падением уровня воды и уменьшением скорости течения ловушки переставляли к центру русла. Изъятых рыб взвешивали и измеряли общую длину (TL) с точностью соответственно 1 мг и 0.1 мм, затем фиксировали 70%-ным спиртом. Всего измерили 2519 особей.

Интенсивность и спектр питания исследовали на фиксированном материале (30 экз., отловленных в 2015 г.) в соответствии со стандартными ме-

тодиками (Методическое пособие ..., 1974). Показателем интенсивности питания служил индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰ – отношение массы пищи к массе рыбы). Число кормовых организмов подсчитывали по основным группам кормовых объектов. При расчётах ИНЖ и частоты встречаемости пищевых объектов учитывали только питающихся особей. При вскрытии отмечали наличие желточного мешка. Средние значения приведены со стандартным отклонением (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные нерестилища горбуши расположены мозаично на нижних перекатах и пороговых участках на удалении до 3.5 км от устья реки. Их площадь составляет около 50 тыс. м². Другие подходящие по геоморфологии нерестовые участки имеются в среднем и верхнем течении реки, их освоённость горбушей не известна.

Покатная миграция мальков горбуши в р. Индера в 2004–2014 гг. начиналась 14–23 мая и завершалась 21–28 мая. Температура воды в период ската в эти годы повышалась от 3.5 до 10.5°C. Продолжительность миграции варьировала от 4 до 14 сут., причём в последние годы наблюдается увеличение длительности периода миграции в два раза (табл. 1). Средние многолетние значения длины мигрирующих особей составляли 33.9 ± 1.43 мм и изменялись незначительно, в пределах 2.0–2.5 мм. Масса

Таблица 1. Длина, масса тела и сроки ската покатников горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Индера в 2004–2015 гг.

| Показатель | 2004 | 2010 | 2012 | 2013 | 2014 | 2015 | |
|--------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------------|
| | | | | | | ранние | поздние |
| Длина (<i>TL</i>), мм: | | | | | | | |
| <i>M</i> ± <i>σ</i> | 35.50 ± 1.39 | 33.40 ± 1.40 | 33.70 ± 1.21 | 33.20 ± 1.56 | 33.90 ± 1.57 | 34.30 ± 1.15 | 46.00 ± 2.06 |
| максимальная | 38.1 | 36.9 | 36.8 | 38.0 | 39.2 | 37.5 | 48.0 |
| минимальная | 32.2 | 29.5 | 31.1 | 27.3 | 28.7 | 29.0 | 44.0 |
| Масса, мг | 249.0 ± 27.8 | 174.0 ± 19.7 | 177.0 ± 26.4 | 179.0 ± 27.4 | 205.0 ± 32.9 | 254.0 ± 37.5 | 667.0 ± 138.4 |
| Число рыб, экз. | 45 | 80 | 126 | 1034 | 809 | 446 | 5 |
| Даты ската | 23–30.05 | 17–21.05 | 20–26.05 | 14–26.05 | 18–30.05 | 16–30.05 | 12–16.06 |

Примечание. *M* ± *σ* – среднее значение показателя и стандартное отклонение.

Таблица 2. Общая характеристика питания ранних и поздних покатников горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Индера, 2015 г.

| Показатель | Ранние покатники | Поздние покатники |
|-------------------------------|-------------------------|---------------------------|
| Доля питающихся особей, % | 84 | 100 |
| Масса пищевого комка, мг | 1.10 ± 0.66 (0.1–2.8) | 7.30 ± 4.01 (0.6–10.2) |
| Индекс наполнения желудка, ‰ | 96.0 ± 50.2 (9.9–195.2) | 180.0 ± 92.6 (19.4–268.4) |
| Число исследованных рыб, экз. | 25 | 5 |

Примечание. За скобками – среднее значение и стандартное отклонение, в скобках – пределы варьирования показателя.

Таблица 3. Частота встречаемости и число пищевых объектов в желудках ранних покатников горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Индера, 2015 г.

| Пищевой объект | Число организмов в желудке | Частота встречаемости, % |
|------------------------|----------------------------|--------------------------|
| Copepoda | 37.9 (4–75) | 100 |
| Cladocera | 0.8 (0–1) | 52 |
| Chironomidae (личинки) | 1.0 (0–4) | 48 |
| Culicidae (личинки) | 0.3 (0–2) | 24 |
| Plecoptera (личинки) | 0.1 (0–2) | 5 |
| Trichoptera (личинки) | 0.1 (0–1) | 5 |

в среднем достигала 197 ± 26.8 г и варьировала в пределах 174–249 г.

В 2015 г. основная миграция покатников горбуши проходила с 16 по 30 мая в температурном диапазоне 1.1–10.5°C. Спустя две недели она возобновилась (12–16 июня, 12.5–15.7°C), чего в предыдущие годы не наблюдалось (табл. 1). Скатывающиеся в мае мальки (ранние) имели обычные размеры – 34.3 ± 1.15 мм и 254 ± 37.5 мг. В июне после окончания основного ската были отловлены отдельные необычно крупные экземпляры молоди (поздние) – 46.0 ± 2.06 мм и 667 ± 138.4 мг. Поздние покатники статистически достоверно отличались от ранних по *t*-критерию Стьюдента для независимых выборок по длине ($t = 22.5$) и по массе ($t = 23.4$).

Анализ содержимого желудков ранних покатников показал, что доля питающихся особей составила 84%; все поздние покатники питались (табл. 2). Остатки желточного мешка выявлены

только у представителей ранней группы – 48.0% особей; среди питающихся – 38.1%, у не питающихся – 4 экз., 100%.

В составе пищевого комка у ранних покатников (табл. 3) преобладали планктонные ракообразные подкласса Copepoda, среди которых доминировали крупные *Eudiaptomus gracilis* и в меньшей степени *Cyclops* sp. Реже встречались представители подкласса Cladocera (*Daphnia* sp.), личинки Chironomidae ранних стадий развития и личинки Culicidae. Единично в составе пищевого комка отмечались личинки Plecoptera и Trichoptera ранних стадий развития. У поздних покатников состав кормовых организмов менее разнообразен: четыре особи питались вылетающими куколками Chironomidae; у одной особи пищевой комок состоял из личинок Simuliidae.

ОБСУЖДЕНИЕ

При рассмотрении миграционного полиморфизма исследователи обращают внимание прежде всего на наличие мигрирующей и немигрирующей (резидентной) частей популяции (Begon et al., 1986; Павлов и др., 2007; Pavlov et al., 2009; Chapman et al., 2011). Однако следует также учитывать и наличие временных (темпоральных) группировок внутри мигрирующей части популяции. Хорошо известно, что внутри отдельных проходных видов рыб (атлантический лосось, кумжа, тихоокеанские лососи) смолты мигрируют в море в разном возрасте. В нашей работе выявлено наличие таких темпоральных группировок у покатной молодежи горбуши.

Покатная миграция молодежи горбуши из реки в море происходит в первый год жизни. Как в реках естественного ареала (Кузнецов, 1928; Веденский, 1954; Двинин, 1959; Гриценко и др., 1987; Heard, 1991; Гриценко, 2002; Шунтов, Темных, 2008; Павлов и др., 2010, 2015), так и в районах интродукции в Белом и Баренцевом морях (Азбелев и др., 1962; Бакштанский, 1970; Гринюк и др., 1981) большая часть покатников представлена ранней молодью TL 23–39 мм. Во многих средних и крупных дальневосточных, беломорских и баренцевоморских реках наряду с ними отмечаются и поздние покатники TL 50–56 мм, а в р. Амур в отдельных случаях – до 80–100 мм, что объясняют задержкой покатной молодежи до августа и интенсивным питанием в реке (Миловидова-Дубровская, 1937; Азбелев и др., 1962; Heard, 1991).

Наличие поздних покатников горбуши определяется, прежде всего, удаленностью нерестилищ от моря. В крупных реках она может мигрировать на расстояние 250 и даже 700 км, как в р. Амур (Енютина, 1972; Смирнов, 1975; Heard, 1991; Черешнев и др., 2002). Чем дальше расположено нерестилище от моря, тем длиннее путь покатной миграции молодежи горбуши (McDonald, 1960). Следствием этого является увеличение общего периода миграции и продолжительности жизни молодежи в реке, интенсивный рост задерживающейся молодежи и появление разновозрастных группировок покатников. Так, например, в нашем случае в р. Индера ранние покатники скатывались во II–III декаде мая, а поздние – во II декаде июня.

Мониторинговые наблюдения покатной миграции молодежи горбуши в р. Индера позволяют утверждать, что освоение интродуцентами удаленных от устья реки нерестилищ происходит не сразу, а постепенно. В р. Индера горбуша появилась в середине 1990-х гг., т.е. около 20 лет назад. Первые покатники с верхних нерестилищ зарегистрированы нами только в 2015 г. (их отсутствие в прежние годы подтверждают регулярные подводные наблюдения на нижних участках реки). На-

личие поздних покатников, на наш взгляд, свидетельствует об освоении производителями горбуши нерестовых участков в верхнем и среднем течении реки. Это подтверждается результатами наших наблюдений: в 2001–2013 гг. на небольших нерестилищах в верховье нерест горбуши не был зарегистрирован, а в 2014 г. на этих нерестилищах, имеющих площадь 250–350 м², в конце августа были обнаружены не менее трёх десятков нерестовых бугров и погибшие после нереста производители. Контрольные сетные ловы рыб на плёсовых участках среднего течения реки (расположенных на 7–12 км выше приустьевых нерестовых участков) также свидетельствуют об удлинении миграционного пути горбуши вверх по руслу реки. Здесь начиная с 2013 г. стали попадаться производители горбуши с гонадами IV стадии зрелости.

В других беломорских реках, по нашим наблюдениям и данным Калюжина (2003), горбуша также стала отмечаться на нерестилищах, расположенных выше по течению (реки Кереть, Умба, Варзуга, Поной и другие) с начала текущего столетия. Так, например, в соседней с Индерой крупной беломорской р. Варзуга (длина 254 км, расход воды 76.5 м³/с) до конца 1990-х гг. горбуша мигрировала на нерест на удаление до 80–90 км от устья, а в настоящее время она освоила нерестилища, удалённые до 120 км (приток р. Пана).

К сожалению, ни в одной из крупных или средних беломорских и баренцевоморских рек не велись длительные мониторинговые наблюдения за покатной миграцией молодежи горбуши. Однако поздняя молодь горбуши отмечалась на нерестово-возрастных участках аборигенных видов – атлантического лосося и кумжи (Азбелев и др., 1962; Гринюк и др., 1981).

Полиморфизм разновозрастных покатников горбуши выражается в различии их по срокам миграции, длине и массе тела, составу кормовых организмов и интенсивности питания. Поздние покатники были на 12 мм длиннее, их масса на 461 мг больше, а сроки их миграции сдвигались на 2–3 недели позже по сравнению с ранними покатниками. При этом следует отметить, что миграция ранних и поздних покатников происходит при разных температурных режимах – соответственно при 1.5–10.5 и 12.5–17.0°C. Более высокая температура в реке способствует интенсивному питанию и росту скатывающейся позже молодежи.

Продолжительность пребывания молодежи в реке и интенсивность её питания определяются также уровнем воды. Так, в р. Кура (бассейн зал. Анива, о. Сахалин) в маловодном 2002 г. питались 41% молодежи горбуши, тогда как в нормальном по водности 2003 г. пища обнаружена только у 12% мальков (Ким, 2005). В маловодных условиях в беломорских реках оголяются многочисленные

валуны, между которыми возникают разнонаправленные струи потока и области турбулентности – гидравлические ниши, насыщенные кормовыми организмами (Лупандин, 2006). В различных гидродинамических условиях пищедобывательное и миграционное поведение горбуши не одинаково. Активный групповой скат по течению, проявляющийся при высоком уровне воды, при низком превращается в замедленное перемещение одиночных особей с частыми задержками в гидравлических нишах. В первом случае молодь перемещается в потоке без длительных задержек, при этом не все особи питаются. Во втором случае наблюдаются существенные задержки в гидравлических нишах, и все особи интенсивно питаются.

Ранние и поздние покатники попадают в море в разном морфофизиологическом состоянии, что, очевидно, имеет большое значение для их выживаемости и последующего нагула в море. Температура в море около р. Индера при скате ранних покатников была 4.5–5.0°C, при скате поздних покатников – 6.5–8.5°C, т.е. на 2–4°C выше. Такое повышение температуры воды, как отмечалось ранее (Каев, 2002; Каев, Чупахин, 2002), ведёт к увеличению интенсивности питания, роста и выживаемости молоди горбуши.

Молодь горбуши часто скатывается с не полностью рассосавшимся желточным мешком, доля таких особей составляет от 0.7 до 81.5% (Павлов и др., 2010, 2015). В 2015 г. остатки желточного мешка выявлены у 48% рыб из р. Индера. Число питающихся особей среди ранних покатников варьирует в пределах 0–68% (McDonald, 1960; Heard, 1991). В р. Индера в 2015 г. эта доля достигла 84%, среди них была молодь как полностью перешедшая на экзогенное питание (62%), так и находящаяся ещё на этапе смешанного питания (38%).

Состав пищи ранней молоди горбуши в р. Индера в 2015 г. включал мелкие планктонные организмы – ракообразных подклассов *Soperoa* и *Cladocera* и в меньшей степени амфибиотических насекомых ранних стадий развития. Состав пищи поздней молоди резко отличался: основу кормовых организмов составляли находящиеся в дрефте относительно крупные насекомые. Они были представлены куколками двукрылых (*Chironomidae*) и в небольшой степени личинками мошек (*Simuliidae*). Индексы наполнения у поздней молоди превышали таковые у ранней в 1.9 раза.

Оценивая возможность пищевой конкуренции с молодьёю аборигенных видов, следует сказать, что она различна для ранней и поздней молоди горбуши. В р. Индера, как и в других беломорских реках (Азбелев и др., 1962), ранняя горбуша скатывается до того, как мальки атлантического лосося и кумжи начинают питаться. Планктонные ракообразные не входят в состав

пищи этих аборигенных видов (Шустов, 1983). Соответственно, пищевая конкуренция между ранней молодьёю и аборигенными видами маловероятна. Поздние покатники горбуши остаются в реке и в период интенсивного откорма пестряток атлантического лосося и кумжи. В Индере спектр питания поздних покатников горбуши существенно совпадает с таковым молоди атлантического лосося в реках Кольского п-ова (Гринюк и др., 1981; Шустов, 1983; Шустов, Беякова, 2012). Таким образом, крупных покатников горбуши в период ската вполне можно рассматривать как пищевых конкурентов молоди лосося и кумжи. Однако в р. Индера влияние такой конкуренции прослеживается слабо, так как численность поздней молоди горбуши пока низкая.

Таким образом, установлено, что интродуцированная в Белом море горбуша через 20 лет после появления в р. Индера начала осваивать средние и верхние нерестовые участки реки. В результате удлинился путь миграции покатной молоди и помимо ранних покатников появились поздние. Возникновение внутривидового полиморфизма у покатной молоди горбуши подтверждается различиями ранних и поздних покатников по длине и массе тела, срокам миграции (две недели), спектру питания и индексам наполнения желудков. Питание поздней молоди в реке и начало её нагула в море происходит при более высокой температуре воды, что должно вести к увеличению темпа её роста и выживаемости. Выявлено совпадение спектров питания поздней молоди горбуши с пестрятками атлантического лосося и кумжи. Это при увеличении численности поздних мигрантов горбуши может привести к конкуренции за пищевые ресурсы. Анализ собственных данных и материалов литературы позволяет предположить наличие полиморфизма у горбуши, воспроизводящейся и в других беломорских реках. Однако отсутствие мониторинговых данных по покатной миграции молоди горбуши в этих реках требует проведения специальных натурных исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.Н. Кругловой (ИБ КарНЦ РАН) за помощь при видовом определении ракообразных в составе пищи молоди горбуши.

Сбор материала выполнен при финансовой поддержке проекта РФФ “Взаимосвязь миграций и формообразования у молоди рыб и миног” (№ 14-14-01171), обработка и анализ материалов по питанию молоди горбуши – при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития арктической зоны Российской Федерации”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азбелев В.В. 1960. О научно-исследовательских работах по повышению эффективности акклиматизации дальневосточных лососей в бассейнах Белого и Баренцева морей // Науч.-тех. бюл. ПИНРО. № 4 (14). С. 15–19.
- Азбелев В.В., Гринюк И.Н., Суркова Е.И. и др. 1962. Результаты естественного нереста горбуши в реках Кольского полуострова в 1961 г. // Там же. № 4 (22). С. 24–25.
- Бакиштанский Э.Л. 1970. Скот молоди горбуши и кеты и причина его задержки в реках Кольского полуострова // Тр. ВНИРО. Т. LXXIV. С. 129–143.
- Веденский А.П. 1954. Возраст горбуши и закономерности колебания ее численности // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 111–195.
- Гринюк И.Н., Салмов В.З., Неклюдов М.Н. 1981. Эффективность естественного воспроизводства горбуши р. Порья // Матер. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Петрозаводск. С. 125–129.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 168 с.
- Двинин П.А. 1959. Некоторые особенности молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum при скате из сахалинских рек в море // Зоол. журн. № 12. С. 7–13.
- Енютина Р.И. 1972. Амурская горбуша // Изв. ТИНРО. Т. 77. С. 3–126.
- Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2004. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблемы акклиматизации на Европейском севере России. Петрозаводск; Мурманск: Фолиум, 82 с.
- Каев А.М. 2002. Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Охотском море // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 904–920.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2002. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Тр. СахНИРО. Т. 4. С. 116–132.
- Калюжин С.М. 2003. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс, 264 с.
- Ким Х.Ю. 2005. Особенности воспроизводства горбуши разных генеративных линий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУЕиУ, 24 с.
- Кузнецов И.И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. ТОНС. Т. 2. Вып. 3. 196 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Лупандин А.И. 2006. Роль гидравлической неоднородности среды в поведении и распределении пресноводных рыб: Дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 60 с. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Миловидова-Дубровская Н.В. 1937. Материалы к биологии и промыслу приморской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 12. С. 101–114.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 211 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утлолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Черешкевич Ф.Г. 2015. Покатная миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) // Биология внутр. вод. № 4. С. 64–75.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 336 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-центр, 481 с.
- Шустов Ю.А. 1983. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 152 с.
- Шустов Ю.А., Белякова Е.Н. 2012. Питание молоди лососевых рыб в осенний период // Уч. зап. ПетрГУ. Сер. биол. № 2. С. 7–10.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 876 p.
- Chapman B.B., Brönmark C., Nilsson J.-Å., Hansson L.-A. 2011. The ecology and evolution partial migration // Oikos. № 120. P. 1764–1775.
- Heard W.R. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific salmon life histories / Eds. Groot C., Margolis L. Vancouver: UBC Press. P. 121–230.
- McDonald J. 1960. The behavior of Pacific salmon fry during their downstream migration to freshwater and salt-water nursery areas // J. Fish. Res. Board Can. V. 17. № 5. P. 665–676.
- Pavlov D.S., Nefedova Z.A., Veselov A.E. et al. 2009. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga River // J. Ichthyol. V. 49. № 11. P. 1073–1080. doi 10.1134/S003294520911006X