

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Обзорная статья

УДК 597.552.511–135.1

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-3-29

EDN: SBMFWM



**ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ.
СООБЩЕНИЕ 2. СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ.
ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ**

С.Л. Марченко*

Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19

Аннотация. На основе литературных данных рассмотрены условия, определяющие направление развития особи в онтогенезе, а также факторы, влияющие на соотношение полов у различных жизненных форм тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, жизненные формы, соотношение полов, астаксантин, условия нагула

Для цитирования: Марченко С.Л. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Становление жизненных форм. Изменчивость соотношения полов // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 3–29. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-3-29. EDN: SBMFWM.

Review article

**Life strategies of pacific salmon. Communication 2. Formation of life-history forms.
Variability in sex ratio**

Sergey L. Marchenko

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okružhnoj proezd, Moscow, 105187, Russia
Ph.D., adviser, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939

Abstract. Conditions determining the vector of ontogenetic development and factors influencing the sex ratio for various life-history forms of pacific salmon (gen. *Oncorhynchus*) are discussed on the basis of cited data.

Keywords: pacific salmon, *Oncorhynchus*, life-history form, astaxanthin, feeding conditions

For citation: Marchenko S.L. Life strategies of pacific salmon. Communication 2. Formation of life-history forms. Variability in sex ratio, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 3–29. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-3-29. EDN: SBMFWM.

* Марченко Сергей Леонидович, кандидат биологических наук, советник, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939.

Введение

Жизненные формы лососевых рыб рассматривают в качестве эпигенетических внутривидовых единиц, возникающих как адаптивный ответ на условия среды [Jonsson, Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004; Hutchings, 2004; Quinn, Myers, 2004; Павлов, Савваитова, 2008, 2010; Кузищин, 2010; Sloat et al., 2014]. На вектор развития особи в онтогенезе влияют продуктивность [Gross, 1987; Gross et al., 1988], геоморфологическая структура [Павлов и др., 1999; Кузищин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010] и термический режим [Груздева и др., 2013] нагульных акваторий. Как частный случай влияния обилия кормовых ресурсов и различий физиологических потребностей самцов и самок в энергии, необходимой для созревания, рассматривается неоднородность полового состава жизненных форм [Семко, 1956; Павлов, Савваитова, 2010].

Вопрос становления жизненных форм наиболее подробно рассмотрен на примере микижи *Parasalmo mykiss* [Савваитова и др., 1973, 1997, 1999, 2002, 2003, 2005; Савваитова, 1975; Павлов и др., 1999, 2000, 2001, 2008; и др.] и гольцов (*Salvelinus*) [Савваитова, 1960; Есин и др., 2015; Есин, Маркевич, 2017; Маркевич и др., 2017; и др.]. В отношении тихоокеанских лососей исследователи зачастую ограничиваются констатацией факта наличия у них жизненных форм [Крохин, Крогиус, 1936; Никулин, 1970, 1975; Куренков, 1977, 1979; Крогиус, 1981; Куренков и др., 1982, 1983; Tsiger et al., 1994; Кириллова и др., 2021; и др.], а работы, в которых представлен анализ факторов, влияющих на реализацию той или иной жизненной формы у тихоокеанских лососей, единичны [Глубоковский, Марченко, 2019].

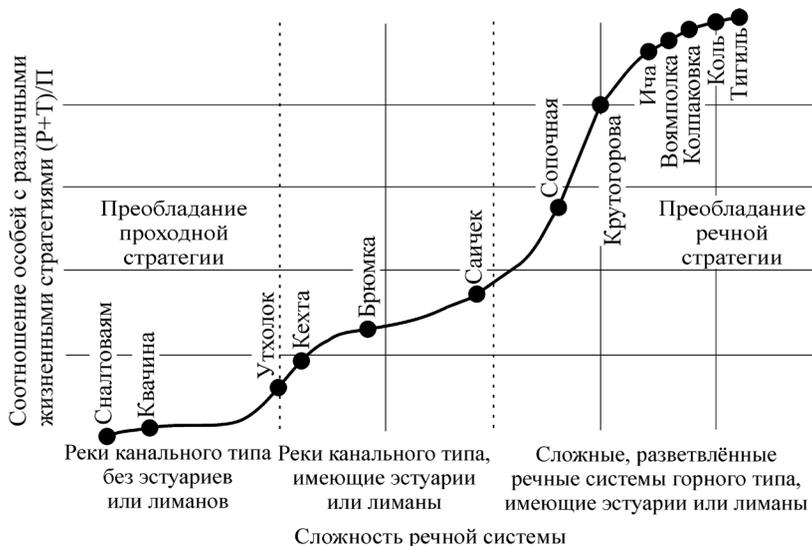
Открытым остается вопрос о факторах, под влиянием которых в широких пределах варьирует соотношение полов у жизненных форм тихоокеанских лососей. Среди них рассматривают разную потребность самцов и самок в необходимых для созревания незаменимых веществах [Семко, 1956] и разные энергетические затраты самцов и самок на воспроизводство [Павлов, Савваитова, 2010]. При этом исследователи не указывают ни необходимые для созревания вещества, ни уровень энергетических расходов на воспроизводство.

Цель настоящего сообщения — на основе обобщения литературных данных рассмотреть факторы, влияющие на становление жизненных форм тихоокеанских лососей и на их половой состав.

Становление жизненных форм

Формирование жизненной стратегии лососевых рыб связано с миграционной активностью молодежи. Геоморфологическая структура речных бассейнов и определяемая ей приемная емкость нагульных акваторий [Кузищин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010], а также разнообразие и плотность кормовых объектов [Чебанова, 2002, 2009] напрямую влияют на скорость роста молодежи. Наиболее быстрорастущие особи занимают доминантное положение в иерархии и развиваются по резидентной линии, как правило, не покидая районы нерестилищ и нерестовых притоков [Fry, 1971; Смирнов, 1975; Dill, 1978; Clarke, Blackburn, 1994; Ryer, Olla, 1996; Silverstein et al., 1998; Wipfli et al., 1998; Вецлер, 2009; Horita et al., 2018]. Напротив, нарастание конкуренции из-за недостатка индивидуальных нагульно-выростных участков и низкой плотности кормовых объектов, сопровождающееся усилением внутри- и межвидовой конкуренции, побуждает молодежь к миграции на новые нагульные акватории как в пределах бассейнов рек (включая эстуарии), так и в море [Chapman, 1962; Martel, Dill, 1993; Кузищин, 2010; Павлов, Савваитова, 2010]. Данная зависимость представлена на рисунке.

У тихоокеанских лососей связь жизненных форм с геоморфологической структурой речных бассейнов прослеживается у симы *Oncorhynchus masou* [Двинин, 1956; Моисеев, 1957; Крыхтин, 1962; Иванков и др., 1977, 1981; Machidori, Kato, 1984;



Связь геоморфологической структуры речных бассейнов с соотношением в них жизненных стратегий микижи. Типы жизненных стратегий: Р — резидентная, Т — транзитивная (эстуарная, речная эстуарная), П — проходная [по: Кузищин, 2010; Павлов, Савvaitова, 2010]

Dependence of the mykiss life strategy on geomorphological structure of the river basins in their habitats. Types of life strategy: R — resident, T — transitive (estuarine, riverine estuarine), A — anadromous [from: Kuzishchin, 2010; Pavlov and Savvaitova, 2010]

Kato, 1991; Гриценко, 2002]. Например, в р. Утхолок, которая относится к водотокам канального типа и характеризуется слабой геоморфологической структурой (см. рисунок), популяция симы представлена главным образом проходными рыбами, а неотенические самцы малочисленны и населяют верховья крупных горных притоков, в частности реки Калкавеем и Мысмонт [Павлов и др., 2016]. Напротив, в р. Коль, характеризующейся сложной структурой речного бассейна (см. рисунок), жилые карликовые самцы симы являются обычным компонентом ее популяции. В основном они обитают в горных и тундровых притоках, но отдельные особи для нагула выходят в русло реки, в том числе в среднее и даже нижнее течение [Кузищин и др., 2009; Малютина, 2010]. Вместе с тем, несмотря на то что в р. Коль неотенические особи симы являются постоянным компонентом ихтиофауны, численность их относительно невысокая. Значительно выше их численность в реках южной части ареала [Machidori, Kato, 1984; Kato, 1991].

В отличие от симы, жилые карлики кижуча *O. kisutch* и чавычи *O. tshawytscha* известны на очень ограниченных участках, смещенных в южную часть ареалов. Так, неотенические особи кижуча описаны в западнокамчатской р. Коль [Кириллова и др., 2021], а жилые карлики чавычи — в бассейнах североамериканских рек Колумбия (реки Снэйк, Салмон (р. Лемхи, ручьи Камас, Элк, Марш, Хейден, Херд), Маккензи, Якима), Кламат (р. Шаста), Сакраменто (р. Мак-Клауд) [Rutter, 1903; Rich, 1920; Gebhards, 1960; Mullan et al., 1992; Pearsons et al., 2009; Larsen et al., 2010; Johnson et al., 2012; Bourret et al., 2016].

Сопоставление районов распространения неотенических особей с данными, отражающими изменчивость термического режима воды и воздуха в течение года [Ресурсы..., 1969, 1970, 1973а, б, 1977; Булыгина и др., 2014; ncei.noaa.gov], показало, что северная граница встречаемости жилых карликовых особей проходит по районам, в которых продолжительность периода оптимальных для нагула молоди температур воды (от 2,5–3,0 до 18,0 °С [Banks et al., 1971; Смирнов, 1975; Brett et al., 1982; Bell, 1990; McCullough et al., 2001]) составляет 5,2–5,3 мес. Распространение неотенической

формы отражает роль термического режима вод в жизненных и сезонных циклах рыб [Никольский, 1974; Morita, Nagasawa, 2010; Голованов, 2013], в том числе его влияние на пищедобывательную активность молоди и темп ее роста, которыми обусловлена возможность развития рыб по линии жилых карликов не только у тихоокеанских лососей [Груздева и др., 2013], но, например, у атлантического лосося — семги *Salmo salar* [Metcalfе, Thorpe, 1990].

Термический режим вод влияет на возможность развития молоди по линии жилых карликов не только напрямую, но и опосредованно. Так, с продвижением на север на фоне уменьшения количества тепла, поступающего в реки из атмосферы и от солнечной радиации [Важнов, 1976], снижаются размеры организмов зообентоса [Леванидов, 1981; Макаренченко, Макаренченко, 1981], а мелкие кормовые объекты не восполняют энергетические затраты растущей молоди на их добычу [Ивлев, 1955]. Кроме того, уменьшается фаунистическое разнообразие ритрона. В первую очередь это связано с обеднением видового состава поденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera) и ручейников (Trichoptera), которыми питается подросшая молодежь. В то же время в северных реках сохраняется высокое видовое разнообразие хирономид (Diptera: Chironomidae), выступающих в качестве стартового корма поднявшейся на плав молоди тихоокеанских лососей [Леванидов, 1969, 1981].

Становлению жилой карликовой жизненной формы на северной периферии ареалов также препятствует неустойчивый гидрологический режим рек. В высоких широтах возрастает доля рек с небольшим дебитом вод в бассейнах. В холодный период года они пересыхают полностью или лишаются руслового стока. Реки, в которых зимний сток сохраняется, характеризуются низким расходом воды, составляющим 2,8–3,5 % от годового (в южных реках этот показатель выше — 7,5–15,1 %) [Воскресенский, 1962; Ресурсы..., 1969, 1970, 1973а, б, 1977]. Малый расход воды фенологической зимой часто является причиной либо формирования наледей, отводящих русловые воды на дневную поверхность, либо промерзания русел рек. Кроме того, на участках рек с сохраняющимся стоком температура воды опускается ниже точки замерзания, что приводит к образованию скоплений кристаллов льда в водной толще (внутриводный лед) и на дне (донный лед) [Важнов, 1976; Михайлов и др., 2007].

Реки, в которых в зимний период прекращается русловой сток или промерзают русла, а также в водах которых формируется внутриводный и донный лед, не пригодны для обитания молоди тихоокеанских лососей и ее кормовых объектов. Последние зимуют в подрусловых таликовых «убежищах» [Макаренченко, Макаренченко, 1981; Самохвалов, 1996; Засыпкина, 2008], из которых в теплый период года они расселяются, реколонизируя дно. В реках с сохраняющимся в зимний период русловым стоком молодежь тихоокеанских лососей зимует на акваториях, на которых температура воды не опускается ниже точки замерзания. К таким относятся глубокие русловые ямы и участки русла с выходами грунтовых вод, имеющих постоянную положительную температуру.

Фенологической весной в северных реках благодаря залповым поступлениям талых вод наблюдаются мощные половодья, в которые расход воды достигает 44,5–48,9 % от годового стока (в южных реках он находится на уровне 16,5–25,6 %) [Воскресенский, 1962; Ресурсы..., 1969, 1970, 1973а, б, 1977]. Фенологическим летом в условиях низкой испаряемости влаги, слабого развития растительности и почв, а также близкого залегания многолетней мерзлоты маломощные затяжные или кратковременные обильные дожди приводят к образованию на реках мощных паводков, которые, так же как и весенние половодья, характеризуются очень резким и интенсивным ростом расхода воды [Север..., 1970].

Залповые сбросы талых и дождевых вод приводят к преждевременному выносу сеголеток из коротких горных и предгорных рек в морское побережье, что негативно сказывается на выживаемости особей, физиологически не готовых к смене среды обитания [Крыхтин, 1962; Weisbart, 1968; Леман, Чебанова, 2000]. С увеличением скорости течения в воде возрастает концентрация взвешенных частиц, которые не

только снижают эффективность ориентирования молоди, но и стрессируют молодь, что может приводить к ее гибели [Рослый, 2002; Чалов и др., 2019].

С речным потоком связана кормовая обеспеченность молоди. В горных и предгорных реках выраженное течение ($> 0,25$ м/с) препятствует развитию зоопланктонных сообществ [Дубовская, 2009]. В отсутствие зоопланктона основным доступным кормом для молоди, по крайней мере в первый год жизни, являются организмы зообентоса [Грибанов, 1948; Леванидов, Леванидова, 1951; Куренков, 1964; Леванидов, 1969; Смирнов, 1975]. В теплый период года существенную роль в ее питании играют воздушные насекомые и объекты аллохтонного дрефта [Грибанов, 1948; Крыхтин, 1962; Леванидов, 1981; Кириллова, 2009]. Молодь тихоокеанских лососей относится к зрительным хищникам [Ноаг, 1958]. Добывая корм, особь совершает короткие броски, в том числе выпрыгивает из воды, а после броска возвращается в укрытие [Смирнов, 1975]. Такое поведение предопределяет сохранение рыбами криптической окраски.

Усиливающийся в половодья и в паводки речной поток снижает кормовую обеспеченность молоди, влияя как на кормовые условия молоди, так и непосредственно на молодь рыб. Мощный поток размывает скопления зообентоса, разрушает и заиливает его местообитания, уменьшает темп реколонизации дна, а также снижает эффективность добычи молодь кормовых объектов [Ноаг, 1951, 1958; Леванидов, 1954, 1969; Крыхтин, 1962; Протасов, 1968; Suchanek et al., 1984; Потапова, 1992; Богатов, 1994; Wipfli et al., 1998; Медведева, 2005; Piccolo et al., 2008; Леман, Лошкарева, 2009; Heintz et al., 2010; Чалов, 2011; Хаменкова и др., 2014, 2021; Введенская, Улатов, 2015; Чалов и др., 2019].

С течением и турбулентностью речного потока связана гомотермия горных и предгорных рек, а также выраженная суточная и сезонная динамика их термического режима, которая с незначительной задержкой повторяет ход температуры воздуха [Важнов, 1976; Erickson, Stefan, 2000; Михайлов и др., 2007]. В результате с продвижением на север в соответствии с климатическими характеристиками территорий продолжительность периода оптимальных для нагула и роста молоди температур сокращается [Ресурсы..., 1969, 1970, 1973а, б, 1977; Булыгина и др., 2014; ncei.noaa.gov], что препятствует развитию по линии жилых карликов.

С речных акваторий, характеризующихся неблагоприятными для нагула условиями, молодь мигрирует в озера и водохранилища, на равнинные участки крупных рек, в морское побережье и на морские (океанические) акватории. Общей характеристикой этих акваторий является наличие развитых сообществ зоопланктона. Для их освоения молодь переходит от придонного к пелагическому образу жизни, что нивелирует ее зависимость от индивидуальных нагульно-выростных участков, а смена биотопа сопровождается изменением окраски рыб с криптической на пелагическую.

Акватории с замедленным стоком и равнинные участки крупных рек обладают существенной тепловой инерцией [Великанов, 1948; Важнов, 1976; Михайлов, Добролюбов, 2017]. Например, в гиполимнионе глубоких озер ($> 13-18$ м) [Куренков, 1978] благоприятный для молоди термический режим сохраняется как фенологической зимой [Крохин, 1972; Куренков, 1972, 1978, 1979, 2005; Базаркина, 2004], так и фенологическим летом [Hsu et al., 2010]. Как следствие, расширение в течение календарного года периода нагула и роста молоди создает предпосылки для ее развития по линии типично жилой жизненной формы.

Благодаря термической инерции озер северная граница распространения типично жилой жизненной формы кижуча (оз. Хэл-Деги, бассейн р. Иня, материковое побережье Охотского моря) проходит примерно в 900 км от района обитания неотенических карликов (р. Коль, западная Камчатка) [Кириллова и др., 2021]. Еще дальше на север проникает типично жилая жизненная форма нерки. Ее самая северная популяция обитает в оз. Аччен, расположенном на южном побережье Чукотского полуострова*. При

* Отчет экспедиции по рыбохозяйственному обследованию оз. Аччен и лагуны / Охотск-рыбвод. Магадан, 1972. 106 с.

этом длительный период благоприятных для нагула молоди нерки температур связан не только с термической инерцией воды в озере, но и с обильной разгрузкой грунтовых вод на северо-восточной периферии водоема*.

Показателем благоприятных условий для нагула молоди нерки в оз. Аччен является относительно высокая плотность зоопланктона, которая в августе-сентябре 1972 г. составляла 1730 экз./м³, в том числе *Diaptomus* sp. — 558, *Cyclops* sp. — 474 экз./м³. Обильная кормовая база, с одной стороны, позволяет большей части молоди нерки нагуливаться в озере до ската в море в течение одного-двух* и даже трех [Крогиус, Крохин, 1956] лет, а с другой стороны, поддерживает на относительно высоком уровне численность еще одного планктонофага — сибирской ряпушки *Coregonus sardinella*. Показателем хорошей кормовой обеспеченности последнего вида является относительно высокий темп роста*. Следует обратить внимание на то, что из расположенного поблизости, но характеризующегося низкой трофностью оз. Сеутакан молодь нерки на нагул в море скатывается в возрасте 0+ и 1+ лет [Черешнев и др., 2002], а ряпушка в озере отсутствует [Черешнев, 1981].

У чавычи и симы типично жилая жизненная форма описана только на юге ареалов. При этом у симы на крайнем юге ареала нет проходных жизненных форм, так как ко времени покатной миграции молоди из рек морское побережье прогревается до летальных температур [Machidori, Kato, 1984; Kato, 1991; Inatani et al., 2018; Yamamoto et al., 2019]. В летний период до экстремальных значений также прогревается эпиплимнион озер и водохранилищ, но благодаря прямой стратификации водоемов под термоклином температура воды остается в пределах преферендума вида [Sakai et al., 1985; Morita et al., 2018]. Отмечу, что в южной части ареала в условиях негативного влияния высокой летней температуры воды (более 17 °С) [Hsu et al., 2010] выживание жилых карликов симы связано с миграциями из рек в озера и водохранилища, но при этом они сохраняют придонный образ жизни и криптическую окраску [Цыгир, 1990; Tamate, Maekawa, 2000].

Роль термического режима водоема в становлении типично жилой жизненной формы подчеркивает флюктуация границ районов ее распространения. Например, в оз. Курильском у кижуча она появилась на фоне потепления климата [Кириллова и др., 2014, 2021] и, следовательно, удлинения периода благоприятных для нагула и роста молоди температур.

Становление карликовой проходной жизненной формы (каюрки) в морском побережье, по-видимому, происходит по схеме, сходной с описанной для типично жилой жизненной формы, т.е. ведущую роль играет продолжительность периода оптимальных для питания и роста температур. Так, экспериментальными работами показано [MacKinnon, Donaldson, 1976], что в морской воде самцы горбуши могут созреть в возрасте 9 мес. В естественных условиях каюрки горбуши известны для локальных районов, к которым прилежат морские акватории с длительным (не менее 7–9 мес.) периодом оптимальных для нагула молоди температур — юго-восточный Сахалин, о-ва Итуруп, Кунашир, Хоккайдо и Ребун, а также зал. Пьюджет [Иванков и др., 1975; Foster et al., 1981; Hikita, 1984; Каев, 2002; Точилина, Смирнов, 2015]. Каюрки симы [Семенченко, 1985; Kato, 1991; Tsiger et al., 1994] и чавычи [Johnson et al., 2012] также известны из локальных районов в южной части ареалов.

В наиболее благоприятных условиях идет становление типично проходной жизненной формы. Морские (океанические) акватории по сравнению с пресными водами и морским побережьем не только характеризуются максимальной плотностью кормовых объектов [Шунтов, Темных, 2008, 2011], но и позволяют рыбам мигрировать на участки, на которых условия соответствуют их преферендумам. Направления миграций рыб отражают их перераспределение на акватории с наиболее благоприятными условиями: по мере сезонного выхолаживания или прогрева нагульных акваторий скопления

* Отчет экспедиции по рыбохозяйственному обследованию оз. Аччен и лагуны / Охотск-рыбвод. Магадан, 1972. 106 с.

тихоокеанских лососей смещаются соответственно на юг или на север. Так, согласно данным, полученным при выполнении учетных траловых съемок в 2006–2020 гг. в северо-западной части Тихого океана во время откочевки молоди в открытое море и преданадромной миграции производителей, горбуша в морской период жизни придерживается акваторий с температурой от 3,5 до 11,5 °С, а анализ скорости течений (<https://podaac.jpl.nasa.gov>) показал, что ее скопления тяготеют к участкам со скоростью течения менее 0,1 м/с.

Становление жизненных форм тихоокеанских лососей проходит на географически разобщенных акваториях в различных условиях среды. Вследствие этого половой состав жизненных форм очень изменчив [Марченко, 2023]. Так, анадромная и резидентная карликовые жизненные формы, за редким исключением, представлены самцами. Типично анадромная жизненная форма всегда представлена рыбами обоих полов. Типично резидентная жизненная форма в одних водоемах может быть представлена исключительно самцами, в других — рыбами обоих полов.

Факторы, определяющие половой состав тихоокеанских лососей различных жизненных форм

Для определения причин варьирования соотношения полов у жизненных форм тихоокеанских лососей обратимся к воспроизводству нерки. В озерах могут симпатрично нереститься производители трех типов: типично анадромные, типично резидентные (кокани) и остаточные* («residual») особи [Ricker, 1938; Крогиус, Крохин, 1956]. Последние относятся к типично жилой жизненной форме [Марченко, 2023], но по происхождению являются гибридами между проходными рыбами и кокани [Craig, Foote, 2001; Craig et al., 2005].

В период нереста производители как проходной нерки, так и кокани избирают партнеров с ярко красной окраской тела, но избегают гибридных особей, у которых самцы и часть самок имеют оливково-зеленый цвет тела с розовой полосой вдоль боковой линии, а большая часть самок сохраняют серебристую окраску, которая приобретает розоватый или синевато-лиловый оттенок [Ricker, 1959; Куренков, 1974; Смирнов, 1975; Крогиус и др., 1987; Craig, Foote, 2001; Foote et al., 2004; Craig et al., 2005].

Основным пигментом, придающим коже производителей красную окраску, является астаксантин. В период нагула нерка получает его от кормовых объектов и депонирует в мышцах. Во время созревания меньшая часть пигмента транспортируется в кожу, участвуя в формировании брачного наряда, а большая часть мобилизуется в ооциты [Яржомбек, 1970; Крогиус и др., 1987].

Содержание астаксантина в ооцитах тихоокеанских лососей обратно пропорционально проточности их мест размножения [Яржомбек, 1966, 1970]. В соответствии с этой закономерностью, среди тихоокеанских лососей в наибольших количествах этот пигмент накапливает нерка [Яржомбек, 1966, 1970; Craik, 1985; Ando et al., 1994]. На ее озерных нерестилищах скорость течения не превышает 0,1 м/с [Яржомбек, 1970; Бугаев, 1995, 2011], а из-за низкой интенсивности водообмена икра и личинки развиваются при стабильно высокой концентрации в воде продуктов метаболизма. Устойчивость к вредному влиянию последних обеспечивает астаксантин [Яржомбек, 1966, 1970].

Таким образом, поведение производителей нерки на озерных нерестилищах направлено на отбор партнеров с наиболее высоким уровнем астаксантина, что обеспечивает максимальную выживаемость развивающейся икры и личинок в условиях слабой проточности.

Источником пигмента для тихоокеанских лососей выступают кормовые объекты, и в первую очередь организмы зоопланктона: в морской период жизни — веслоногие (Copepoda) и эуфаузиевые (Euphausiacea), во время нагула в озерах — веслоногие и

* В ряде работ [Крохин, 1967; Смирнов, 1975; Крогиус, 1983] их также называют карликами или карликовой формой.

ветвистоусые (Cladocera) ракообразные [Яржомбек, 1970; Lotocka et al., 2004]. В озерах плотность зоопланктонных сообществ и размеры организмов, их образующих, меньше, чем на морских (океанических) акваториях. Адаптациями кокани к трофическим условиям нагульных водоемов являются более высокая эффективность накопления астаксантина и увеличение количества жаберных тычинок в сравнении с проходными рыбами [Крохин, Куренков, 1967; Куренков, 1967, 1978; Foote et al., 1999; Wood et al., 1999; Базаркина, 2004; Миловская, Бонк, 2004; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Волков, 2013, 2018; Заволокин, 2014]. Гибриды по этим признакам занимают промежуточное положение. Как следствие, эффективность накопления ими астаксантина в пресных водах ниже, чем у кокани, что проявляется в необычной нерестовой окраске.

С эффективностью накопления астаксантина, по-видимому, связано половое созревание рыб. Так, у проходной нерки и у кокани, физиологические и морфологические адаптации которых позволяют накапливать его в количестве, достаточном для обеспечения высокого выживания икры и личинок, нерестовые подходы представлены рыбами обоих полов либо доминируют самки [Голубь, 2007; Погодаев, Куренков, 2007; Бугаев, 2011; Марченко и др., 2017]. В то же время среди гибридов самки отсутствуют или их численность незначительна. Например, среди гибридов в оз. Култус доля половозрелых самок варьировала от 0 до 6,8 % [Ricker, 1938]. В оз. Дальнем у гибридов в возрасте 2+ половозрелые самки отсутствовали, а среди рыб в возрасте 3+ их доля не превышала 5 % [Крохин, 1967].

Малая доля половозрелых гибридных самок или их отсутствие, по-видимому, обусловлены тем, что во время нагула именно самки накапливают в мышцах астаксантин в количестве, необходимом для обеспечения резистентности развивающейся икры и личинок к вредному воздействию продуктов метаболизма. Показателем приоритета мобилизации пигмента в ооциты в период созревания выступает сохранение серебристой окраски большей частью половозрелых гибридных самок. Самцы не участвуют в обеспечении устойчивости следующего поколения к негативному влиянию продуктов метаболизма в период эмбриогенеза, и им для созревания необходимо накопить меньше астаксантина, чем самкам. При этом большая часть пигмента у них расходуется на формирование необычной, но относительно яркой нерестовой окраски. Меньшая зависимость гибридных самцов от накопления астаксантина объясняет их более высокую встречаемость на озерных нерестилищах.

Варьирование полового состава также характерно и для типично жилой жизненной формы нерки. Например, ее популяция в оз. Азабачьем представлена исключительно самцами, а в оз. Кроноцком — рыбами обоих полов.

Озера Азабачье и Кроноцкое расположены на восточном побережье Камчатки на удалении около 160 км друг от друга. Подо льдом они находятся с конца ноября — начала декабря по начало-середину июня, и в это время в них формируется обратная стратификация: слой воды, который граничит с ледовым покровом, остывает до 0,1–0,3 °С, а с увеличением глубины температура воды возрастает [Крохин, 1972; Куренков, 1979; Бугаев, 1995; Анисимова, Маркевич, 2014; Бонк, 2015]. В оз. Азабачьем (средняя глубина — 17,1 м, максимальная — 37,0 м) на глубине 25 м и более температура воды с декабря по июнь держится около 2–3 °С [Крохин, 1972; Куренков, 1972, 1978; Базаркина, 2004; Бугаев, 2011], в оз. Кроноцком (средняя глубина — 51,2 м, максимальная — 128,0 м) на глубине 80 м и более она не опускается ниже 3,0–3,5 °С [Куренков, 1978, 1979, 2005].

В зимний период года в оз. Азабачьем молодь нерки держится в слое воды с температурой 2–3 °С [Белоусова, 1972]. Такая температура нелетальна для нее, но негативно влияет на активность молоди, в том числе пищедобывательную [Леванидов, 1955; Чебанова, 2002], что, например, прослеживается в снижении индекса наполнения ее желудков [Белоусова, 1972, 1974] и, соответственно, в уменьшении темпа линейного и весового роста [Симонова, 1972]. Низкую пищевую активность молоди нерки в оз. Азабачьем в холодный период года подтверждает то, что она не выедает копеподиты V стадии первой когорты *Cyclops scutifer*, которые в условиях низкой температуры воды (2 °С и ниже)

переходят в состояние диапаузы и образуют скопления на участках, не подверженных стоковым течениям [Базаркина, 1993, 2004].

В оз. Кроноцком благодаря тому, что на глубине более 80 м температура воды в зимний период не опускается ниже 3,0–3,5 °С, *C. scutifer* не переходит в состояние покоя, а молодь нерки продолжает питаться и, соответственно, расти. Достигнув пороговой массы тела (20 г), она становится способной к накоплению астаксантина, а наличие пигмента в планктонных ракообразных [Яржомбек, 1970] обеспечивает созревание самок.

Таким образом, различия в половом составе популяций типично жилой нерки озер Азабачье и Кроноцкое связаны с продолжительностью периода оптимальных для питания и роста молоди температур в течение года, который в оз. Азабачьем не превышает полугодя, а в оз. Кроноцком непрерывен в течение всего года.

Термический режим нагульных акваторий влияет на созревание самок у жилых и анадромных карликов. Так, северной границей распространения неотенических самок симы являются реки Айнская (юго-западный Сахалин) [Крыхтин, 1962] и Киевка (южное Приморье) [Иванков и др., 1981]. В них период оптимальных для нагула и роста молоди температур превышает 6 мес. [Ресурсы..., 1973а, 1977].

В горных реках отсутствуют сообщества зоопланктонных ракообразных, вследствие этого источником астаксантина для молоди симы выступают икра и личинки тихоокеанских лососей [Крыхтин, 1962; Кузищин и др., 2009], а также фрагменты тканей производителей, погибших после нереста (сненка) [Bilby et al., 1998; Heintz et al., 2010; Romine et al., 2013]. При этом дефицит пигмента на речных нагульных акваториях прослеживается по низкой частоте встречаемости половозрелых неотенических самок симы. Не способствует их созреванию и короткий период благоприятных для нагула и роста молоди температур в севернее расположенных реках даже при обилии икры, личинок и сненки тихоокеанских лососей (например, на северо-востоке Сахалина и на Камчатке), но такие условия достаточны для созревания неотенических самцов [Крыхтин, 1962; Груздева и др., 2013].

С коротким периодом оптимальных для нагула и роста молоди температур на акваториях морского побережья, прилежащих к нерестовым водотокам, связано преобладание самцов в нерестовых подходах каюрок горбуши и кижуча. И только на юге нагульной части ареалов этих видов период оптимальных для нагула и роста молоди температур превышает полгода, что достаточно для созревания самок в год ската в море [Hikita, 1984; Parkinson et al., 2016].

Обширные нагульные акватории, высокая плотность кормовых объектов, содержащих астаксантин, и возможность миграции на участки, отвечающие экологическим предпочтениям рыб и позволяющие им нагуливаться и расти в течение всего календарного года, предопределяют равное соотношение полов или доминирование самок у типично анадромной жизненной формы тихоокеанских лососей.

Заключение

Жизненные формы тихоокеанских лососей — эпигенетические группировки, становление которых является адаптивным ответом на условия окружающей среды. В частности, развитие по линии жилой карликовой (неотенической) жизненной формы связано с придонным образом жизни молоди на участках рек со сложной геоморфологической структурой и высокой плотностью кормового зообентоса, а становление других жизненных форм — с переходом молоди в богатую зоопланктоном пелагиаль, соответственно, озер (водохранилищ) и нижнего течения рек — типично жилая жизненная форма, морского побережья (эстуариев) — карликовая проходная жизненная форма и открытого моря (океана) — типично проходная жизненная форма.

Становление жизненных форм зависит от обеспеченности молоди пищевыми ресурсами. При этом важна не только плотность, но и размеры, а также качественный состав кормовых организмов, и в первую очередь содержание в них астаксантина — незаменимого пигмента, лимитирующего созревание тихоокеанских лососей.

Глобальными факторами, оказывающими влияние как непосредственно на молодь тихоокеанских лососей, так и на среду ее обитания и кормовые ресурсы, являются водность и термический режим водоемов, в том числе продолжительность периода оптимальных температур для питания и роста молоди. Эти факторы определяют распределение жизненных форм в границах ареалов видов тихоокеанских лососей.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор глубоко признателен канд. биол. наук Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО, ИПЭЭ РАН) за ценные советы и замечания в процессе работы над статьей.

The author is grateful to E.A. Kirillova (KamchatNIRO, IPEE RAS) for valuable advises and comments during the work on the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

The author declares that there is no conflict of interest.

Список литературы

Анисимова Л.А., Маркевич Г.Н. Гидрологический режим и гидрохимическая основа продуктивности Кроноцкого озера в июне-сентябре 2013 г. // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 38–43.

Базаркина Л.А. Диапауза циклопов (*Cyclops scutifer*) озера Азабачье // Зоол. журн. — 1993. — Т. 72, № 11. — С. 22–28.

Базаркина Л.А. Механизмы регуляции численности в популяциях планктонных ракообразных мезотрофного лососевого озера Азабачье (Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 2004. — 21 с.

Белоусова С.П. Зоопланктон пелагиали оз. Азабачьего (Камчатка) и его значение в питании молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : ДВГУ, 1972. — 19 с.

Белоусова С.П. Питание молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в озере Азабачьем // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 90. — С. 81–92.

Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 218 с.

Бонк А.А. Характеристика пресноводных водоемов Камчатки : учеб.-справ. пособие. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2015. — 52 с.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 380 с.

Булгыгина О.Н., Коршунова Н.Н., Разуваев В.Н. Специализированные массивы данных для климатических исследований // Тр. ВНИИГМИ-МЦД. — 2014. — Вып. 177. — С. 136–148.

Важнов А.Н. Гидрология рек : моногр. — М. : МГУ, 1976. — 339 с.

Введенская Т.Л., Улатов А.В. Обзор результатов исследований состояния лососевых водных объектов с различной степенью антропогенной нагрузки в Камчатском крае // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 157. — С. 173–188.

Великанов М.А. Гидрология суши : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1948. — 530 с.

Вецлер Н.М. Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали озера Дальнее (Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009. — 25 с.

Волков А.Ф. Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали прикамчатских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 175. — С. 206–233.

Волков А.Ф. Современное состояние весеннего планктонного сообщества северной части Охотского моря (1997–2017 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 121–135. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-121-135.

Воскресенский К.П. Норма и изменчивость годового стока рек Советского Союза : моногр. — Л. : Гидрометеоиздат, 1962. — 552 с.

Глубоковский М.К., Марченко С.Л. К вопросу о становлении жизненных стратегий у тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 4. — С. 429. DOI: 10.1134/S0042875219040064.

Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб : моногр. — М. : Полиграф-плюс, 2013. — 300 с.

Голубь Е.В. Нерка (*Oncorhynchus nerka*) Чукотки: биология, распространение, численность // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 139–146.

Грибанов В.И. Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 43–101.

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.

Груздева М.А., Малютина А.М., Кузищин К.В. и др. Закономерности формирования жизненной стратегии у сими *Oncorhynchus masou* реки Коль (Западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // Вопр. ихтиол. — 2013. — Т. 53, вып. 5. — С. 587–602. DOI: 10.7868/S0042875213050056.

Двинин П.А. Отличительные черты биологии сими (*Oncorhynchus masu* Brevoort) Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1956. — Вып. 7. — С. 33–35.

Дубовская О.П. Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы) // Журн. общ. биол. — 2009. — Т. 70, № 2. — С. 168–192.

Есин Е.В., Леман В.Н., Чалов С.Р. Топография нереста и структура нерестовых группировок лососевых рыб (Salmonidae) в реках Восточной Камчатки при высокой численности стад // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 48–60.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2017. — 188 с.

Заволокин А.В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 48 с.

Засыпкина И.А. Анализ фауны амфибиотических насекомых побережья Тауйской губы // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2008. — № 4. — С. 35–44.

Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Бушуев В.П. Случай созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в возрасте менее одного года // Вопр. ихтиол. — 1975. — Т. 15, вып. 3. — С. 556–557.

Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Флоряк В.С. и др. Неотенические самки сими *Oncorhynchus masu* (Brevoort) из реки Кривая (Южное Приморье) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, № 5. — С. 938–942.

Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Чикина В.С. О посленерестовых неотенических самцах сими // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, № 4. — С. 753–755.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1955. — 252 с.

Каев А.М. О поимке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* редкого возраста // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 6. — С. 457–458.

Кириллова Е.А. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ИПЭЭ РАН, 2009. — 22 с.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Малютина А.М. и др. Жилой кижуч *Oncorhynchus kisutch* в азиатской части ареала. К вопросу о пресноводной компоненте в структуре вида // Вопр. ихтиол. — 2021. — Т. 61, № 5. — С. 553–575. DOI: 10.31857/S0042875221050118.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Павлов Д.С. Изменения структуры ихтиофауны Курильского озера (южная Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 301–310.

Крогиус Ф.В. Роль карликовых форм в воспроизводстве проходной красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 6. — С. 976–984.

Крогиус Ф.В. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водоемах Камчатки // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. — М. : Наука, 1983. — С. 18–31.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. Результаты исследования биологии нерки — красной, состояния ее запасов и колебаний численности в водах Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1956. — № 7. — С. 3–20.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось — нерка (красная) в экологической системе оз. Дальнего (Камчатка) : моногр. — Л. : Наука, 1987. — 198 с.

Крохин Е.М. Материалы к познанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* Walb. в Дальнем озере (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1967. — Т. 7, вып. 3(44). — С. 433–445.

Крохин Е.М. Озеро Азабачье (физико-географический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 3–17.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Озерная форма красной (*Oncorhynchus nerka*) из Кроноцкого озера на Камчатке // ДАН СССР. — 1936. — Т. 4(13), № 2(106). — С. 87–90.

Крохин Е.М., Куренков И.И. Авачинские озера // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 187–198.

Крыхтин М.Л. Материалы о речном периоде жизни молоди сима // Изв. ТИНРО. — 1962. — Т. 48. — С. 84–132.

Кузищин К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : МГУ, 2010. — 49 с.

Кузищин К.В., Малютина А.М., Груздева М.А. и др. Экология размножения сима *Oncorhynchus masou* в бассейне реки Коль (западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 2009. — Т. 49, № 4. — С. 470–482.

Куренков И.И. Зоопланктон озер Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 178 с.

Куренков И.И. Кормовая база молоди лососей во внутренних водоемах Камчатки // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 106–112.

Куренков И.И. Планктон Кроноцкого озера (Камчатка) // Тр. Биолого-почвенного института. — 1978. — Т. 49(152). — С. 46–55.

Куренков И.И. Планктон озер Камаковской низменности (бассейн р. Камчатки) // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 154–169.

Куренков С.И. Возраст и линейный рост кокани оз. Кроноцкого // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 90. — С. 111–118.

Куренков С.И. Жилой кижуч на Камчатке // Вопр. географии Камчатки. — 1977. — № 7. — С. 52–55.

Куренков С.И. Морфологические особенности жилой красной Кроноцкого озера // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 125–134.

Куренков С.И. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера : дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1979. — 255 с.

Куренков С.И., Горшков С.А., Толстяк Т.И. Распространение и биология пресноводного кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) (Salmonidae) на Камчатке // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, № 6. — С. 966–973.

Куренков С.И., Горшков С.А., Толстяк Т.И. Распространение и особенности биологии пресноводной формы кижуча // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб : тез. докл. координац. совещ. по лососевидным рыбам. — Л. : Наука, 1983. — С. 117–118.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура : Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — 243 с.

Леванидов В.Я. Материалы по биологии размножения осенней кеты реки Хор // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 231–251.

Леванидов В.Я. Питание и рост мальков кеты в пресных водах // Зоол. журн. — 1955. — Т. 34, № 2. — С. 371–379.

Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 3–21.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Питание молоди амурской кеты в пресных водах // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 35. — С. 41–46.

Леман В.Н., Лошкарева А.А. Справочное пособие по природоохранным и мелиоративным мероприятиям при производстве строительных и иных работ в бассейнах лососевых нерестовых рек Камчатки. — М. : Тов. науч. изд-в КМК, 2009. — 192 с.

Леман В.Н., Чебанова В.В. О факте массовой миграции сеголеток чавычи в эстуарии р. Большая (западная Камчатка) // Вопр. рыб-ва. — 2000. — Т. 1, № 2–3. — С. 34–36.

Макарченко Е.А., Макарченко М.А. Биомасса и структура сообщества донных беспозвоночных реки Сомнительная (о. Врангеля) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 44–58.

Малютина А.М. Экология и структура популяции симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort) на севере ареала (на примере популяции р. Коль, западная Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 2010. — 26 с.

Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Бусарова О.Ю. и др. Разнообразие носатых гольцов *Salvelinus malma* (Salmonidae) Кроноцкого озера (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 5. — С. 521–533. DOI: 10.7868/S0042875217050125.

Марченко С.Л. Жизненные стратегии тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Разнообразие жизненных форм // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 4. — С. 770–786. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-770-786. EDN: NQROVE.

Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованская Л.Л. и др. Жилая нерка озера Киси (реки Ола) // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование : мат-лы 8-й всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию рыбохоз. образования на Камчатке. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2017. — Ч. 1. — С. 154–156.

Медведева Л.А. Влияние паводков на численность и биомассу водорослей перифитона малой лососевой реки (Приморский край) // Вестн. ТюмГУ. — 2005. — № 5. — С. 86–92.

Миловская Л.В., Бонк Т.В. Состояние пелагического зоопланктонного сообщества озера Курильское в фертилизационный и постфертилизационный периоды (1980–2000 гг.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2004. — Вып. 7. — С. 94–102.

Михайлов В.И., Добровольский А.Д., Добролюбов С.А. Гидрология : учебн. для вузов. — М. : Высш. шк., 2007. — 463 с.

Михайлов В.Н., Добролюбов С.А. Гидрология : учебн. для вузов. — М. ; Берлин : Директ-Медиа, 2017. — 752 с.

Моисеев П.А. Образование жилой формы симы (*Oncorhynchus masou morpha formosanus* (Jordan et Oshima) в бассейне реки Седанка // ДАН СССР. — 1957. — Т. 112, № 1. — С. 163–164.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

Никулин О.А. Воспроизводство красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Охоты // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 97–105.

Никулин О.А. О связи между снижением абсолютной численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и увеличением относительной численности карликов среди нагуливающейся молоди в озере Уегинском (Охотский район) // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 205–217.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. Внутривидовая структура рыб. Анадромия и резидентность у лососевых рыб (Salmonidae) // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2010. — С. 33–61.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2008. — Т. 48, № 6. — С. 810–824.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги — камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. — 1999. — Т. 367, № 5. — С. 709–713.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. О карликовых самцах и репродуктивной тактике у камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // Докл. РАН. — 2000. — Т. 373, № 1. — С. 135–138.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососевых рек разного типа // Вопр. ихтиол. — 2008. — Т. 48, № 1. — С. 42–49.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии : моногр. — М. : Научный мир, 2001. — 200 с.

Павлов С.Д., Пономарева Е.В., Холодова М.В. и др. Генетическое разнообразие нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum Камчатки и Командорских островов на основании анализа вариативности микросателлитной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. — 2016. — № 1. — С. 17–26. DOI: 10.7868/S0002332916010136.

Погодаев Е.Г., Куренков С.И. Интродукция кокани *Oncorhynchus nerka kenerlyi* (Suckley) в озера Камчатки // Вопр. рыб-ва. — 2007. — Т. 8, № 3(31). — С. 394–406.

Потапова М.Г. Состав и распределение сообществ прикрепленных водорослей малых рек бассейна Верхней Колымы // Ботан. журн. — 1992. — Т. 77, № 1. — С. 83–91.

Протасов В.Р. Зрение и ближняя ориентация рыб : моногр. — М. : Наука, 1968. — 203 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 18 : Дальний Восток. Вып. 2 : Нижний Амур (от с. Помпеевки до устья) / под ред. А.П. Муранова. — Л. : Гидрометеиздат, 1970. — 592 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 20 : Камчатка / под ред. М.Г. Васильковского. — Л. : Гидрометеиздат, 1973а. — 368 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 18 : Дальний Восток. Вып. 4 : Сахалин и Курилы / под ред. М.Г. Васильковского. — Л. : Гидрометеиздат, 1973б. — 264 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Т. 18 : Дальний Восток. Вып. 3 : Приморье / под ред. Т.А. Кисельковой. — Л. : Гидрометеиздат, 1977. — 246 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 19 : Северо-Восток / под ред. Т.С. Шмидта. — Л. : Гидрометеиздат, 1969. — 284 с.

Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура : моногр. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 2002. — 210 с.

Саввантова К.А. О карликовых самцах рода *Salvelinus* (Salmonidae) // ДАН СССР. — 1960. — Т. 135(1). — С. 217–220.

Саввантова К.А. Популяционная структура вида *Salmo mykiss* Walb. в пределах естественного ареала // Вопр. ихтиол. — 1975. — Т. 15, № 6. — С. 984–997.

Саввантова К.А., Груздева М.А., Кузицин К.В. и др. «Полуфунтовики» микижи *Parasalmo mykiss* — особый элемент структуры вида. К проблеме формирования разнообразия типов жизненной стратегии // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 6. — С. 806–815.

Саввантова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 6. — С. 789–800.

Саввантова К.А., Кузицин К.В., Максимов В.А., Павлов Д.С. Популяционная структура микижи *Parasalmo mykiss* реки Утхолок // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 2. — С. 179–188.

Саввантова К.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. Структура популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек северо-западной Камчатки и Северной Америки // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 4. — С. 501–513.

Саввантова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации) : моногр. — Воронеж : Воронеж. гос. ун-т, 1973. — 120 с.

Саввантова К.А., Тутуков М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний ее численности // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 42, № 2. — С. 184–188.

Самохвалов В.Л. Руслообразовательные процессы и концепция континуума населения водотока : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1996. — 39 с.

Север Дальнего Востока : моногр. / отв. ред. Н.А. Шило. — М. : Наука, 1970. — 488 с.

Семенченко А.Ю. Новый элемент биологической структуры южноприморской симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Биологические исследования лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 36–43.

Семко Р.С. Новые данные о западнокамчатской симе // Зоол. журн. — 1956. — Т. 35, вып. 7. — С. 1017–1022.

Симонова Н.А. Об эффективности нереста красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) на ключевых нерестилищах озера Азабачьего // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 143–151.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Московск. ун-та, 1975. — 336 с.

Точилина Т.Г., Смирнов Б.П. Половозрелые сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в прибрежных водах о. Итуруп (южные Курильские острова) // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 136–142.

- Хаменкова Е.В., Голованов И.С., Изергин И.Л., Марченко С.Л.** Реакция гидрофауны реки Хасын на вымывание мелкодисперсной пульпы из хвостохранилища Карамкенского горно-обогаительного комбината (Магаданская область) // Гидробиол. журн. — 2014. — Т. 50, № 2. — С. 29–37.
- Хаменкова Е.В., Крашенинников А.Б., Кондакова Д.А.** Динамика количественных показателей зообентоса р. Дукча (Магаданская область) и ее взаимосвязь с некоторыми абиотическими и биотическими факторами среды // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2021. — Вып. 9. — С. 193–200. DOI: 10.25221/levanidov.09.20.
- Цыгир В.В.** Жилая сима из бассейна Седанкинского водохранилища (южное Приморье) // Биология шельфовых и проходных рыб. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1990. — С. 47–52.
- Чалов С.Р.** Речные наносы в формировании биоценозов лососевых рек // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 571–579.
- Чалов С.Р., Есин Е.В., Леман В.Н.** Влияние взвешенных наносов на речные ихтиоцены // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 199. — С. 179–192. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-179-192.
- Чебанова В.В.** Бентос лососевых рек Камчатки : моногр. — М. : ВНИРО, 2009. — 172 с.
- Чебанова В.В.** О значении бентоса и дрейфта донных беспозвоночных в питании молоди лососей // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 260–271.
- Черешнев И.А.** Материалы по биологии проходных лососевых Восточной Чукотки // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 116–146.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Яржомбек А.А.** Динамика жира и астаксантина в гонадах лососей // Вопр. ихтиол. — 1966. — Т. 6, вып. 1(38). — С. 171–176.
- Яржомбек А.А.** Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 69. — С. 234–267.
- Ando S., Fukuda N., Mori Y. et al.** Characteristics of carotenoid distribution in various tissues from red- and white-fleshed Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) // Aquaculture Fish. Manage. — 1994. — Vol. 25. — P. 113–120.
- Banks J.L., Fowler L.G., Elliott J.W.** Effects of rearing temperature on growth, body form, and hematology of fall chinook fingerlings // Prog. Fish.-Cult. — 1971. — Vol. 33. — P. 20–26.
- Bell M.C.** Fisheries handbook of engineering requirements and biological criteria. — U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, Portland, Oregon, 1990. — 290 p.
- Bilby R.E., Fransen B.R., Bisson P.A., Walter J.K.** Response of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) to the addition of salmon carcasses to two streams in southwestern Washington, U.S.A. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55, Iss. 8. — P. 1909–1918. DOI: 10.1139/cjfas-55-8-1909.
- Bourret S.L., Caudill C.C., Keefer M.L.** Diversity of juvenile Chinook salmon life history pathways // Rev. Fish Biol. Fish. — 2016. — Vol. 26. — P. 375–403. DOI: 10.1007/s11160-016-9432-3.
- Brett J.R., Clarke W.C., Shelbourn J.E.** Experiments on thermal requirements for growth and food conversion efficiency of juvenile chinook salmon : Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. — Nanaimo, British Columbia : Department of Fisheries and Oceans, 1982. — № 1127. — 35 p.
- Chapman D.W.** Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Bd Can. — 1962. — Vol. 19, № 6. — P. 1047–1080. DOI: 10.1139/f62-069.
- Clarke W.C., Blackburn J.** Effect of growth on early sexual maturation in stream-type Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Aquaculture. — 1994. — Vol. 121, Iss. 1–3. — P. 95–103. DOI: 10.1016/0044-8486(94)90011-6.
- Craig J.K., Foote C.J.** Countergradient variation and secondary sexual color: phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Evolution. — 2001. — Vol. 55, Iss. 2. — P. 380–391. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb01301.x.
- Craig J.K., Foote C.J., Wood C.C.** Countergradient variation in carotenoid use between sympatric morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) exposes non-anadromous hybrids in the wild

by their mismatched spawning colour // Biological Journ. of the Linnean Society. — 2005. — Vol. 84, Iss. 2. — P. 287–305. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2005.00430.x.

Craik J.C.A. Egg quality and egg pigment in salmon fishes // Aquaculture. — 1985. — Vol. 47, Iss. 1. — P. 61–88. DOI: 10.1016/0044-8486(85)90008-0.

Dill L.M. Aggressive distance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. — 1978. — Vol. 56, № 6. — P. 1441–1446. DOI: 10.1139/z78-198.

Erickson T.R., Stefan H.G. Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods // J. Hydrologic Engineering. — 2000. — Vol. 5, № 3. — P. 317–321. DOI: 10.1061/(ASCE)1084-0699(2000)5:3(317).

Foote C.J., Brown G.S., Hawryshyn C.W. Female colour and male choice in sockeye salmon: implications for the phenotypic convergence of anadromous and nonanadromous morphs // Anim. Behav. — 2004. — Vol. 67, Iss. 1. — P. 69–83. DOI: 10.1016/j.anbehav.2003.02.004.

Foote C.J., Moore K., Stenberg K. et al. Genetic differentiation in gill raker number and length in sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // Environ. Biol. Fishes. — 1999. — Vol. 54(3). — P. 263–274. DOI: 10.1023/A:1007548807233.

Foster R.W., Bagatell C., Fuss H.J. Return of one-year-old pink salmon to a stream in Puget Sound // The Progressive Fish-Culturist. — 1981. — Vol. 43, № 1. — P. 31. DOI: 10.1577/1548-8659(1981)43[31:RO OPST]2.0.CO;2.

Fry F.E.J. The effect of environmental factors on the physiology of fish : Fish physiology. Vol. VI. Environmental relations and behavior / eds W.S. Hoar, D.J. Randall. — N.Y. : Academic Press, 1971. — 98 p. DOI: 10.1016/S1546-5098(08)60146-6.

Gebhards S.V. Biological notes on precocious male Chinook salmon parr in the Salmon River Drainage, Idaho // The Progressive Fish-Culturist. — 1960. — Vol. 22, № 3. — P. 121–123. DOI: 10.1577/1548-8659(1960)22[121:BNOPMC]2.0.CO;2.

Gross M.R. Evolution of diadromy in fishes // Amer. Fish. Soc. Symp. — 1987. — Vol. 1. — P. 14–25.

Gross M.R., Coleman R.M., McDowall R.M. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration // Science. — 1988. — Vol. 239, Iss. 4845. — P. 1291–1293. DOI: 10.1126/science.239.4845.1291.

Heintz R.A., Wipfli M.S., Hudson J.P. Identification of marine-derived lipids in juvenile coho salmon and aquatic insects through fatty acid analysis // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2010. — Vol. 139, Iss. 3. — P. 840–854. DOI: 10.1577/T09-115.1.

Hendry A.P., Morbey Y.E., Berg O.K., Wenburg J.K. Adaptive variation in senescence: reproductive lifespan in a wild salmon population // Proc. R. Soc. Lond. B. — 2004. — Vol. 271. — P. 259–266. DOI: 10.1098/rspb.2003.2600.

Hikita T. Further records on the small pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) caught in Hokkaido, Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. — 1984. — Vol. 38. — P. 83–88.

Hoar W.S. The Behaviour of Chum, Pink and Coho Salmon in Relation to their Seaward Migration // J. Fish. Res. Bd Can. — 1951. — Vol. 8b(4). — P. 241–263. DOI: 10.1139/f50-015.

Hoar W.S. The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus* // J. Fish. Res. Bd Can. — 1958. — Vol. 15, № 3. — P. 391–428. DOI: 10.1139/f58-020.

Horita J., Iwasa Y., Tachiki Y. Evolutionary bistability of life history decision in male masu salmon // Journ. Theoretical Biology. — 2018. — Vol. 448. — P. 104–111. DOI: 10.1016/j.jtbi.2018.04.008.

Hsu T.-H., Wang Z.-Y., Takata K. et al. Use of microsatellite DNA and amplified fragment length polymorphism for cherry salmon (*Oncorhynchus masou*) complex identification // Aquacult. Res. — 2010. — Vol. 41, № 9. — P. e316–e325. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2010.02533.x.

Hutchings J.A. Norm of reaction and phenotypic plasticity in salmonid life histories // Evolution illuminated: salmon and their relatives / A. Hendry, S. Stearns (eds). — N.Y. : Oxford Univ. Press, 2004. — P. 154–174.

Inatani Y., Ineno T., Sone S. et al. Assessment of the timing and degree of smolt development in southern populations of masu salmon *Oncorhynchus masou* // J. Fish. Biol. — 2018. — Vol. 93, Iss. 3. — P. 490–500. DOI: 10.1111/jfb.13647.

Johnson J., Johnson T., Copeland T. Defining life histories of precocious male parr, minijack, and jack Chinook salmon using scale patterns // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2012. — Vol. 141, № 6. — P. 1545–1556. DOI: 10.1080/00028487.2012.705256.

Jonsson B., Jonsson N. Partial migration niche shift versus sexual maturation in fishes // Rev. Fish Biol. Fish. — 1993. — Vol. 3. — P. 348–365. DOI: 10.1007/BF00043384.

Kato F. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC Press, 1991. — P. 447–522.

Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshwater Fish. — 2003. — Vol. 12, Iss. 1. — P. 1–59. DOI: 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x.

Larsen D.A., Beckman B.R., Cooper K.A. Examining the conflict between smolting and precocious male maturation in spring (stream-type) Chinook salmon // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2010. — Vol. 139, № 2. — P. 564–578. DOI: 10.1577/T08-209.1.

Lotocka M., Styczynska-Jurewicz E., Bledzki L.A. Changes in carotenoid composition in different developmental stages of copepods: *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht and *Acartia* spp. // J. Plankton Res. — 2004. — Vol. 26, Iss. 2. — P. 159–166. DOI: 10.1093/plankt/fbh021.

Machidori S., Kato F. Spawning populations and marine life of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) : Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. — 1984. — Vol. 43. — 138 p.

MacKinnon C.N., Donaldson E.M. Environmentally induced precocious sexual development in the male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Fish. Res. Bd Can. — 1976. — Vol. 33, № 11. — P. 2602–2605.

Martel G., Dill L.M. Feeding and aggressive behaviours in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) under chemically-mediated risk of predation // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1993. — Vol. 32. — P. 365–370. DOI: 10.1007/BF00168819.

McCullough D.A., Spalding S., Sturdevant D., Hicks M. Issue paper 5: Summary of technical literature examining the physiological effects of temperature on salmonids : EPA Region 10 Temperature Water Quality criteria guidance development project. — Seattle, Washington, 2001. — 114 p.

Metcalf N.B., Thorpe J.E. Determinants of Geographical Variation in the Age of Seaward-Migrating Salmon, *Salmo salar* // J. Animal Ecol. — 1990. — Vol. 59, № 1. — P. 135–145. DOI: 10.2307/5163.

Morita K., Nagasawa T. Latitudinal variation in the growth and maturation of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) parr // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2010. — Vol. 67, № 6. — P. 955–965. DOI: 10.1139/F10-028.

Morita K., Tsuboi J.I., Sahashi G. et al. Iteroparity of stream resident masu salmon *Oncorhynchus masou* // J. Fish Biol. — 2018. — Vol. 93, № 4. — P. 750–754. DOI: 10.1111/jfb.13771.

Mullan J.W., Rockhold A., Chrisman C.R. Communications: Life histories and precocity of Chinook salmon in the mid-Columbia River // Progressive Fish-Culturist. — 1992. — Vol. 54, № 1. — P. 25–28. DOI: 10.1577/1548-8640(1992)054<0025:CLHAPO>2.3.CO;2.

Parkinson E.A., Perrin C.J., Ramos-Espinoza D., Taylor E.B. Evidence for freshwater residualism in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, from a watershed on the North Coast of British Columbia // Canadian Field-Naturalist. — 2016. — Vol. 130, № 4. — P. 336–343. DOI: 10.22621/cfn.v130i4.1928.

Pearsons T.N., Johnson C.L., James B.B., Temple G.M. Abundance and Distribution of Precociously Mature Male Spring Chinook Salmon of Hatchery and Natural Origin in the Yakima River // North Amer. J. Fish. Manag. — 2009. — Vol. 29, Iss. 3. — P. 778–790. DOI: 10.1577/M08-069.1.

Piccolo J.J., Hughes N.F., Bryant M.D. Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2008. — Vol. 65, № 2. — P. 266–275. DOI: 10.1139/f07-172.

Quinn T.P., Myers K.W. Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: Rounsefell revisited // Rev. Fish Biol. Fish. — 2004. — Vol. 14, Iss. 4. — P. 421–442. DOI: 10.1007/s11160-005-0802-5.

Rich W.H. Early history and seaward migration of Chinook salmon in the Columbia and Sacramento rivers : Bull. of the Bureau of Fisheries. — 1920. — Vol. 37. — 78 p.

Ricker W.E. Additional observations concerning residual sockeye and kokanee (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Bd Can. — 1959. — Vol. 16, № 6. — P. 897–902. DOI: 10.1139/f59-063.

Ricker W.E. «Residual» and kokanee salmon in Cultus Lake // J. Fish. Res. Bd Can. — 1938. — Vol. 4, № 4. — P. 192–217. DOI: 10.1139/f38-018.

Romine J.G., Benjamin J.R., Perry R.W. et al. Theoretical life history responses of juvenile *Oncorhynchus mykiss* to changes in food availability using a dynamic state-dependent approach : U.S. Geological Survey. Open-File Report 2013–1154. — 2013. — 20 p.

Rutter C. Natural history of the quinnant salmon: a report of investigations in the Sacramento River, 1896–1901 // Bull. U.S. Fish. Comm. — 1903. — № 22. — P. 65–142.

Ryer C.H., Olla B.L. Growth depensation and aggression in laboratory reared coho salmon: the effect of food distribution and ration size // J. Fish Biol. — 1996. — Vol. 48, Iss. 4. — P. 686–694. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01464.x.

Sakai H., Niioka T., Urano S.I. et al. Water quality of Lake Toya and of all the lake's in- and outflow rivers // Environ. Sci., Hokkaido. — 1985. — Vol. 8(1). — P. 1–9.

Silverstein J.T., Shearer K.D., Dickhoff W.W., Plisetskaya E.M. Effects of growth and fatness on sexual development of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) parr // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55, № 11. — P. 2376–2382. DOI: 10.1139/cjfas-55-11-2376.

Sloat M.R., Fraser D.J., Dunham J.B. et al. Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines // Rev. Fish Biol. Fish. — 2014. — Vol. 24, Iss. 3. — P. 689–707. DOI: 10.1007/s11160-014-9344-z.

Suchanek P.M., Marshall R.P., Hale S.S., Schmidt D.C. Juvenile salmon rearing suitability criteria // Resident and juvenile anadromous fish investigations (May–October 1983) / Schmidt, D.C., Hale, S.S., Crawford, D.L., and Suchanek, P.M., eds. — Anchorage, Alaska, Department of Fish and Game, Susitna Hydro Aquatic Studies, 1984. — P. 132–188. <https://www.arlis.org/docs/vol11/Susitna/17/APA1784.pdf>.

Tamate T., Maekawa K. Life cycle of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Shumarinai Lake, northern Hokkaido, Japan // Eurasian J. For. Res. — 2000. — Vol. 1. — P. 39–42.

Tsiger V.V., Skirin V.I., Krupyanko N.I. et al. Life history forms of male masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Primor'e, Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51, № 1. — P. 197–208. DOI: 10.1139/f94-022.

Weisbart M. Osmotic and ionic regulation in embryo, alevins and fry of the five species of Pacific salmon // Can. J. Zool. — 1968. — Vol. 46. — P. 385–397. DOI: 10.1139/z68-056.

Wipfli M.S., Hudson J., Caouette J. Influence of salmon carcasses on stream productivity: response of biofilm and benthic macroinvertebrates in southeastern Alaska, U.S.A. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55, № 6. — P. 1503–1511. DOI: 10.1139/cjfas-55-6-1503.

Wood C.C., Foote C.J., Rutherford D.T. Ecological interactions between juveniles of reproductively isolated anadromous and non-anadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, sharing the same nursery lake // Environ. Biol. Fishes. — 1999. — Vol. 54(2). — P. 161–173. DOI: 10.1023/A:1007491220512.

Yamamoto S., Morita K., Kikko T. et al. Phylogeography of a salmonid fish, masu salmon *Oncorhynchus masou* subspecies-complex, with disjunct distributions across the temperate northern Pacific // Freshwater Biology. — 2019. — Vol. 65, № 4. — P. 698–715. DOI: 10.1111/fwb.13460.

References

Anisimova, L.A. and Markevich, G.N., Hydrological regime and hydrochemical basis of productivity of Kronotskoye Lake in June-September 2013, in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2014, no. 6, pp. 38–43.

Bazarkina, L.A., Diapause of cyclops (*Cyclops scutifer*) of Lake Azabachye, *Zool. Zh.*, 1993, vol. 72, no. 11, pp. 22–28.

Bazarkina, L.A., Mechanisms of population regulation in populations of planktonic crustaceans in the mesotrophic salmon lake Azabachye (Kamchatka), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2004.

Belousova, S.P., Zooplankton of the pelagic zone of Lake Azabache (Kamchatka) and its importance in the diet of juvenile salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walb.), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: DVGU, 1972.

Belousova, S.P., The feeding of young (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in Lake Azabachye, Kamchatka, USSR, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1974, vol. 90, pp. 81–92.

Bogatov, V.V., *Ecology of river communities of Russian Far-East*, Vladivostok: Dal'nauka, 1994.

Bonk, A.A., *Characteristics of freshwater bodies of Kamchatka*: textbook. Allowance, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., Vsemirnyy fond okhrany prirody (WWF), 2015.

Bugaev, V.F., *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* (Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)), Moscow: Kolos, 1995.

Bugaev, V.F., *Aziatskaya nerka–2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX — nachale XXI vv.)* (Asian Sockeye Salmon–2 (Biological Structure and Abundance Dynamics of Local Stocks in the Late XX — Early XXI Century)), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011.

Bulygina, O.N., Korshunova, N.N., and Razuvaev, V.N., Specialized datasets for climate research, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.–MCD*, 2014, no. 177, pp. 136–148.

Vazhnov, A.N., *Gidrologiya rek* (Hydrology of rivers), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1976.

Vvedenskaya, T.L. and Ulatov, A.V., A Review on the Results of Studying the State of Salmon Water Objects in Kamchatsky Krai Depending on Anthropogenic Pressure, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 157, pp. 173–188.

Velikanov, M.A., *Gidrologiya sushy* (Hydrology of land), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1948.

Vezler, N.M., Structural features and dynamics of the zooplankton community in the pelagic zone of Lake Dalneye (Kamchatka), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Volkov, A.F., Seasonal and long-term dynamics of epipelagic plankton in Kamchatka waters of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 175, pp. 206–233.

Volkov, A.F., Present state of the spring plankton community in the northern Okhotsk Sea (1997–2017), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 121–135. doi 10.26428/1606-9919-2018-192-121-135

Voskresensky, K.P., *Norma i izmenchivost' godovogo stoka rek Sovetskogo Soyuz*a (Norm and variability of annual flow of rivers of the Soviet Union), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1962.

Glubokovsky, M.K. and Marchenko, S.L., On the issue of life strategy formation in Pacific Salmon of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 4, pp. 516–526. doi 10.1134/S0032945219040040

Golovanov, V.K., Temperature criteria for the life activity of freshwater fish, Moscow: Poligraf-plyus, 2013.

Golub', E.V., Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Chukotka: Biology, Distribution, Abundance, in *Byull. N 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 2 Implementation of "The Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 139–146.

Gribanov, V.I., Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (Biological essay), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1948, vol. 28, pp. 43–101.

Gritsenko, O.F., *Prokhodnye ryby ostrova Sakhalin (sistematika, ekologiya, promysel)* (Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries)), Moscow: VNIRO, 2002.

Gruzdeva, M.A., Malyutina, A.M., Kuzishchin, K.V., Belova, N.V., P'yanova, S.V., and Pavlov, D.S., Regularities of the life history strategy adoption in masu salmon *Oncorhynchus masou* from the Kol River (Western Kamchatka) in regard to the processes of growth and sexual maturation, *J. Ichthyol.*, 2013, vol. 53, no. 8, pp. 585–599. doi 10.1134/S0032945213050056

Dvinin, P.A., The distinctive features of the biology of masu salmon (*Oncorhynchus masu* Brevoort) from Sakhalin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1956, vol. 7, pp. 33–35.

Dubovskaya, O.P., Non-predatory mortality of the crustacean zooplankton, and its possible causes (a review), *Zh. Obshch. Biol.*, 2009, vol. 70, no. 2, pp. 168–192.

Esin, E.V., Leman, V.N., and Chalov, S.R., Salmon spawning topography and structure of breeding groups in the rivers of East Kamchatka during the high abundance of spawning stocks, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 48–60.

Esin, E.V. and Markevich, G.N., *Gol'tsy roda Salvelinus aziatskoy chasti Severnoy Patsifiki: proiskhozhdeniye, evolyutsiya i sovremennoye raznoobraziye* (Charrs of genus *Salvelinus* of asian North Pacific: origin, evolution and modern diversity), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2017.

Zavolokin, A.V., Food availability for Pacific salmon during the period of feeding in sea and ocean, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Zasyapkina, I.A., Examination of the amphibiotic insects fauna of the Tauiskaya Bay coast, *Vestn. Sev.-Vost. Nauch. Tsentra, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2008, no. 4, pp. 35–44.

Ivankov, V.N., Mitrofanov, Yu.A., and Bushuev, V.P., Case of maturation of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) at the age of less than one year, *Vopr. Ikhtiol.*, 1975, vol. 15, no. 3, pp. 556–557.

Ivankov, V.N., Padetsky, S.N., Floryak, V.S., Churikova, N.I., and Gavrenkov, Yu.I., Neotenic females of the masu salmon *Oncorhynchus masu* (Brevoort) from the Krivaya River (South Primor'e), *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 5, pp. 938–942.

Ivankov, V.N., Padetsky, S.N., and Chikina, V.S., On the postspawning neotenic males of *Oncorhynchus masu* (Brevoort), *Vopr. Ikhtiol.*, 1977, vol. 17, no. 4, pp. 753–755.

Ivlev, V.S., *Eksperimental'naya ekologiya pitaniya ryb* (Experimental ecology of fish nutrition), Moscow: Pishchepromizdat, 1955.

Kaev, A.M., About the capture of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and chum salmon *Oncorhynchus keta* of rare age, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2002, vol. 28, no. 6, pp. 457–458.

Kirillova, E.A., Downstream migration of juveniles of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (regularities and mechanisms), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: IPEE RAN, 2009.

Kirillova, E.A., Kirillov, P.I., Kuzishchin, K.V., Pavlov, D.S., Malyutina, A.M., and Gruzdeva, M.A., Resident coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the asian part of range. Revisiting the freshwater component in the structure of the species, *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 5, pp. 709–730. doi 10.1134/S003294522105009X

Kirillova, E.A., Kirillov, P.I., and Pavlov, D.S., Changes in the structure of the ichthyofauna of Kuril Lake (southern Kamchatka), in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Readings Commemorating Vladimir Yakovlevich Levanidov), Vladivostok: Dal'nauka, 2014, vol. 6, pp. 301–310.

Krogius, F.V., The role of dwarf forms in the reproduction of the migratory red *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), *Vopr. Ikhtiolog.*, 1981, vol. 21, no. 6, pp. 976–984.

Krogius, F.V., Seasonal races of the red *Oncorhynchus nerka* (Walb.) and its spawning grounds in the reservoirs of Kamchatka, in *Biologicheskiye osnovy razvitiya lososevogo khozyaystva v vodoyemakh SSSR* (Biological foundations of the development of salmon farming in the reservoirs of the USSR), Moscow: Nauka, 1983, pp. 18–31.

Krogius, F.V. and Krokhin, E.M., Results of studies of the biology of sockeye salmon, the state of its stocks and fluctuations in numbers in the waters of Kamchatka, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1956, no. 7, pp. 3–20.

Krogius, F.V., Krokhin, E.M., and Menshutkin, V.V., *Tikhookeanskiy losos' — nerka (krasnaya) v ekologicheskoy sisteme oz. Dal'nego (Kamchatka)* (Pacific salmon — sockeye salmon (red) in the ecological system of Lake Far (Kamchatka)), Leningrad: Nauka, 1987.

Krokhin, E.M., A contribution to the study of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) in Lake Daljnee (Kamchatka), *Vopr. Ikhtiolog.*, 1967, vol. 7, no. 3(44), pp. 433–445.

Krokhin, E.M., Lake Azabachje (a physic-geographical outline), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 3–17.

Krokhin, E.M. and Krogius, F.V., Lake red form (*Oncorhynchus nerka*) from Kronotskoye Lake in Kamchatka, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1936, vol. 4(13), no. 2 (106), pp. 87–90.

Krokhin, E.M. and Kurenkov, I.I., Avacha Lakes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 57, pp. 187–198.

Krykhtin, M.L., Materials on the riverine period in the life history of juvenile masu salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1962, vol. 48, pp. 84–132.

Kuzishchin, K.V., Formation and adaptive significance of intraspecific ecological diversity of salmon fish (family Salmonidae), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2010.

Kuzishchin, K.V., Malyutina, A.M., Gruzdeva, M.A., Savvaitova, K.A., and Pavlov, D.S., Reproduction ecology of masu salmon *Oncorhynchus masou* in the Kol basin (Western Kamchatka), *J. Ichthyol.*, 2009, vol. 49, no. 4, pp. 441–453.

Kurenkov, I.I., *Zooplankton ozer Kamchatki* (Zooplankton of Kamchatka Lakes), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005.

Kurenkov, I.I., Food supply of juvenile salmon in the inland waters of Kamchatka, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 106–112.

Kurenkov, I.I., Plankton of Kronotsky Lake (Kamchatka), *Tr. Biologo-pochvennogo instituta*, 1978, vol. 49(152), pp. 46–55.

Kurenkov, I.I., Plankton of the lakes of the Kamakovo Lowland (Kamchatka River basin), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 57, pp. 154–169.

Kurenkov, S.I., Age and linear growth of land-locked sockeye lake Kronotskoe, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1974, vol. 90, pp. 111–118.

Kurenkov, S.I., Residential coho salmon in Kamchatka, *Vopr. geografii Kamchatki*, 1977, no. 7, pp. 52–55.

Kurenkov, S.I., Specific morphological features of land-locked sockeye salmon in Lake Kronotskoe, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 125–134.

Kurenkov, S.I., Population structure of kokanee of Kronotsky Lake, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1979.

Kurenkov, S.I., Gorshkov, S.A., and Tolstyak, T.I., The range and biology of the freshwater coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Salmonidae) in Kamchatka, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1982, vol. 22, no. 6, pp. 966–973.

Kurenkov, S.I., Gorshkov, S.A., and Tolstyak, T.I., Distribution and biological features of the freshwater form of coho salmon, in *Morfologiya, struktura populyatsiy i problemy ratsional'noy ispol'zovaniya lososevidnykh ryb: tez. dokl. koordinats. soveshch. po lososevidnym rybam* (Morphology, population structure and problems of rational use of salmonids: abstract. report coordination meeting for salmonids), Leningrad: Nauka, 1983, pp. 117–118.

Levanidov, V.Ya., The reproduction of Amur salmon and the forage supply of their juveniles in the tributaries of the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 67.

Levanidov, V.Ya., Materials on the reproduction biology of autumn chum salmon from the Khor River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 231–251.

Levanidov, V.Ya., Nutrition and growth of chum salmon fry in fresh waters, *Zool. Zh.*, 1955, vol. 34, no. 2, pp. 371–379.

Levanidov, V.Ya., Ecosystems of salmon rivers of the Far East, in *Bespozvonochnyye zhitovnyye v ekosistemakh lososevykh rek Dal'nego Vostoka* (Invertebrate animals in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 3–21.

Levanidov, V.Ya. and Levanidova, I.M., Feeding of juvenile Amur chum salmon in fresh waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1951, vol. 35, pp. 41–46.

Leman, V.N. and Loshkareva, A.A., *Spravochnoye posobiye po prirodookhrannym i meliorativnym meropriyatiyam pri proizvodstve stroitel'nykh i inykh rabot v basseynakh lososevykh nerestovykh rek Kamchatki* (A reference guide on environmental protection and reclamation measures during construction and other work in the salmon spawning river basins of Kamchatka), Moscow: KMK, 2009.

Leman, V.N. and Chebanova, V.V., About the fact of mass migration of young-of-the-year Chinook salmon in the estuary of the river Bolshaya (western Kamchatka), *Vopr. Rybolov.*, 2000, vol. 1, no. 2–3, pp. 34–36.

Makarchenko, E.A. and Makarchenko, M.A., Biomass and structure of the benthic invertebrate community of the Somnitelnaya River (Wrangel Island), in *Bespozvonochnyye zhitovnyye v ekosistemakh lososevykh rek Dal'nego Vostoka* (Invertebrate animals in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 44–58.

Malyutina, A.M., Ecology and population structure of the masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort) in the north of its range (based on the example of the population of the Kol River, western Kamchatka), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: Mosk. Gos. Univ., 2010.

Markevich, G.N., Esin, E.V., Busarova, O.Y., Knudsen, R., and Anisimova, L.A., Diversity of nosed charrs *Salvelinus malma* (Salmonidae) of Lake Kronotskoe (Kamchatka), *J. Ichthyol.*, 2017, vol. 57, no. 5, pp. 675–687. doi 10.1134/S0032945217050101

Marchenko, S.L., Life strategies of pacific salmon. Communication 1. Diversity of life forms, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 4, pp. 770–786. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-770-786. EDN: NQROVE.

Marchenko, S.L., Golovanov, I.S., Khovanskaya, L.L., Kashchenko, E.V., and Sachkov, M.M., Residential sockeye salmon of Lake Kisi (Ola River), in *Mater. 8-y Vseros. nauchno-prakt. konf., posvyashchennaya 75-letiyu rybokhozyaystvennogo obrazovaniya na Kamchatke "Prirodnyye resursy, ikh sovremennoye sostoyaniye, okhrana, promyslovoye i tekhnicheskoye ispol'zovaniye"* (Proc. 8th All-Russ. Sci.-Pract. Conf., Commem. 75th Anniversary of Fisheries Education in Kamchatka "Natural Resources, Their Current State, Conservation, and Commercial and Technical Use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2017, part 1, pp. 154–156.

Medvedeva, L.A., The influence of floods on the abundance and biomass of periphyton algae in the small salmon river (Primorsky Krai), *Vestn. Tyumen. Gos. Univ.*, 2005, no. 5, pp. 86–92.

Nilovskaya, L.V. and Bonk, T.V., State of the pelagic zooplankton community of Lake Kurilskoye during the fertilization and post-fertilization periods (1980–2000), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2004, no. 7, pp. 94–102.

Mikhailov, V.I., Dobrovolsky, A.D., and Dobrolyubov, S.A., *Gidrologiya* (Hydrology), Moscow: Vysshaya Shkola, 2007.

Mikhailov, V.I. and Dobrolyubov, S.A., *Gidrologiya* (Hydrology), Moscow; Berlin: Direct-Media, 2017.

Moiseev, P.A., Formation of a residential form of masu salmon (*Oncorhynchus masou morpha formosanus* (Jordan et Oshima) in the Sedanka River basin, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1957, vol. 112, no. 1, pp. 163–164.

Nikolsky, G.V., *Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noi ekspluatatsii i vosproizvodstva rybnyykh resursov* (The Theory of Fish Stock Dynamics as a Biological Basis

for the Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974, 2nd ed.

Nikulin, O.A., Reproduction of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in the Okhota River basin, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 97–105.

Nikulin, O.A., Connection between reduction of absolute numbers of red *Oncorhynchus nerka* (Walb.) salmon of absolute numbers dwarves among fattening juvenales in the Ueginsk Lake (Okhotsk area), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 205–217.

Pavlov, D.S. and Savvaitova, K.A., Intraspecific structure of fish. Anadromy and residency in salmonids (Salmonidae), in *Aktual'nyye problemy sovremennoy ikhtiologii (k 100-letiyu G.V. Nikol'skogo)* (Current problems of modern ichthyology (to the 100th anniversary of G.V. Nikolsky), Moscow: KMK, 2010, pp. 33–61.

Pavlov, D.S. and Savvaitova, K.A., On the problem of ratio of anadromy and residence in Salmonids (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2008, vol. 48, no. 9, pp. 778–791. doi 10.1134/S0032945208090099

Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., and Kuzishchin, K.V., On the problem of the formation of epigenetic variations in life strategy in a Red Book species — Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes), *Doklady Biological Sciences*, 1999, vol. 367, no. 5, pp. 709–713.

Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., and Kuzishchin, K.V., Dwarf males and reproductive tactics in the mikizha *Parasalmo mykiss* Walbaum (Salmonidae, Salmoniformes) from the Kamchatka Peninsula, *Doklady Biological Sciences*, 2000, vol. 373, no. 1–6, pp. 382–385.

Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., Mal'tsev, A.Yu., and Stanford, D.A., Diversity of life strategies and population structure of Kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* in the ecosystems of small salmon rivers of various types, *J. Ichthyol.*, 2008, vol. 48, no. 1, pp. 37–44. doi 10.1134/s0032945208010049

Pavlov, D.S., Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., Pavlov, S.D., Mednikov, B.M., and Maksimov, S.V., *Tikhookeanskiye blagorodnyye lososi i foreli Azii* (Pacific noble salmon and trout of Asia), Moscow: Nauchnyy mir, 2001.

Pavlov, S.D., Ponomareva, E.V., Melnikova, M.N., Mineeva, T.V., and Kholodova, M.V., Genetic diversity of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walbaum of Kamchatka and the Commander Islands based on analysis of the variability of microsatellite DNA, *Biol. Bull.*, 2016, vol. 43, no. 1, pp. 12–20. doi 10.1134/S1062359016010131

Pogodaev, E.G. and Kurenkov, S.I., Introduction of kokanee salmon into the lakes of Kamchatka, *Vopr. Rybolov.*, 2007, vol. 8, no. 3(31), pp. 394–406.

Potapova, M.G., Composition and distribution of communities of attached algae in small rivers of the Upper Kolyma basin, *Botan. Zh.*, 1992, vol. 77, no. 1, pp. 83–91.

Protasov, V.R., *Zreniye i blizhnyaya oriyentatsiya ryb* (Vision and short-range orientation of fish), Moscow: Nauka, 1968.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 18: Dal'nii Vostok, vyp. 2: Nizhniy Amur (ot s. Pompeyevki do ust'ya) (Surface water resources of the USSR, Hydrological study, vol. 18: Far East, no. 2: Lower Amur (from the village of Pompeevka to the mouth)), Muranova, A.P., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1970.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 2 : Kamchatka (Surface water resources of the USSR. Hydrological study, vol. 20: Kamchatka), M.G. Vaskovsky, ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR, vol. 18: Dal'niy Vostok, vyp. 4: Sakhalin i Kurily (Resources of surface waters of the USSR, vol. 18: Far East, no. 4: Sakhalin and the Kuriles), Vas'kovskiy, M.G., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Osnovnye gidrologicheskie kharakteristiki. T. 18: Dal'nii Vostok, vyp. 3: Primor'e (Surface Water Resources in the USSR, Main Hydrological Characteristics, vol. 18: Far East, no. 3: Primorsky Krai), Kisel'kova, T.A., Ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. T. 19: Severo-Vostok (Resources of surface waters of the USSR. Vol. 19: Northeast), Schmidt, T.S., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1969.

Roslyi, Yu.S., *Dinamika populyatsii i vosproizvodstvo tikhookeanskikh lososei v basseine Amura* (Dynamics of Populations and Reproduction of Pacific Salmon in the Amur River Basin), Khabarovsk: Khabarovskoye Knizhnoye Izd., 2002.

Savvaitova, K.A., About dwarf males of the genus *Salvelinus* (Salmonidae), *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 135, no. 1, pp. 217–220.

Savvaitova, K.A., Population structure of *Salmo mykiss* Walbaum within their natural range, *Vopr. Ikhtiol.*, 1975, vol. 15, no. 6, pp. 984–997.

Savvaitova, K.A., Gruzdeva, M.A., Kuzishchin, K.V., Pavlov, D.S., Stanford, D.A., Sokolov, S.G., and Ellis, B.K., Half-pounders of the Kamchatka steelhead *Parasalmo mykiss* are a specific element of the species structure. On the development of life history strategy types, *Vopr. Ikhtiol.*, 2005, vol. 45, no. 6, pp. 806–815.

Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., Pavlov, D.S., Stanford, D.A., and Ellis, B.K., Long-term and short-term variation in the population structure of Kamchatka steelhead *Parasalmo mykiss* from rivers of western Kamchatka, *Vopr. Ikhtiol.*, 2003, vol. 43, no. 6, pp. 789–800.

Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., Maksimov, V.A., and Pavlov, D.S., Population structure of the Kamchatka rainbow trout *Parasalmo mykiss* in the river Utkholok, *Vopr. Ikhtiol.*, 1997, vol. 37, no. 2, pp. 179–188.

Savvaitova, K.A., Kuzishchin, K.V., and Pavlov, D.S., Population structure of the rainbow trout *Parasalmo mykiss* from the rivers of the north-western Kamchatka and North America, *Vopr. Ikhtiol.*, 1999, vol. 39, no. 4, pp. 501–513.

Savvaitova, K.A., Maksimov, V.A., Mina, M.V., Novikov, G.G., Kokhmenko, L.V., and Matsuk, V.E., *Kamchatskiye blagorodnyye lososi (sistematika, ekologiya, perspektivy ispol'zovaniya kak ob'yekta forelevodstva i akklimatizatsii)* (Kamchatka noble salmon (systematics, ecology, prospects for use as an object of trout breeding and acclimatization)), Voronezh: Voronezh. Gos. Univ., 1973.

Savvaitova, K.A., Tutukov, M.A., Kuzishchin, K.V., and Pavlov, D.S., Changes of population structure in the Kamchatka rainbow trout *Parasalmo mykiss* from the River Utkholok on the background of its abundance fluctuations, *Vopr. Ikhtiol.*, 2002, vol. 42, no. 2, pp. 184–188.

Samokhvalov, V.L., Channel formation processes and the concept of watercourse population continuum, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow, 1996.

Sever Dal'nego Vostoka (North of the Far East), Shilo, N.A., ed., Moscow: Nauka, 1970.

Semenchenko, A.Yu., A new element of the biological structure of the South Primorye masu salmon *Oncorhynchus masu* (Brevoort), in *Biologicheskie issledovaniya lososevykh* (Biological Studies of Salmonids), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1985, pp. 36–43.

Semko, R.S., New data about the Western Kamchatka salmon, *Zool. Zh.*, 1956, vol. 35, no. 7, pp. 1017–1022.

Simonova, N.A., Spawning succes of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) in the springs of Lake Azabachje, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 82, pp. 143–151.

Smirnov, A.I., *Biologiya, razmnzheniye i razvitiye tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.

Tochilina, T.G. and Smirnov, B.P., Sexually mature underyearlings of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in the coastal waters of the island. Iturup (southern Kuril Islands), *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 136–142.

Khamenkova, E.V., Golovanov, I.S., Izergin, I.L., and Marchenko, S.L., Reaction of the hydrofauna of the Khasyn River to the leaching of fine pulp from the tailings of the Karamken mining and processing plant (Magadan region), *Gidrobiol. Zh.*, 2014, vol. 50, no. 2, pp. 29–37.

Khamenkova, E.V., Krasheninnikov, A.B., and Kondakova, D.A., The dynamics of quantitative indices of zoobenthos and its relationship with some abiotic and biotic environmental factors in the Dukcha River (Magadan Region), in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2021, no. 9, pp. 193–200. doi 10.25221/levanidov.09.20

Tsygir, V.V., Residential masu salmon from the Sedankinskoe reservoir basin (southern Primorye), in *Biologiya shel'fovyykh i prokhodnykh ryb* (Biology of shelf and anadromous fish), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1990, pp. 47–52.

Chalov, S.R., River sediments in the formation of biocenoses of salmon rivers, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2011, vol. 5, pp. 571–579.

Chalov, S.R., Esin, E.V., and Leman, V.N., Influence of suspended fluvial sediments on the river ichthyocene, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 199, pp. 179–192. doi 10.26428/1606-9919-2019-199-179-192

Chebanova, V.V., *Bentos lososevykh rek Kamchatki* (Benthos of salmon rivers of Kamchatka), Moscow: VNIRO, 2009.

Chebanova, V.V., On the role of benthos and bottom invertebrates drift in juvenile Pacific Salmon feeding, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2002, vol. 6, pp. 260–271.

Chereshnev, I.A., Materials on the biology of migratory salmon of Eastern Chukotka, in *Ryby v ekosistemakh lososevykh rek Dal'nego Vostoka* (Fishes in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, 1981, pp. 116–146.

Chereshnev, I.A., Volobuev, V.V., Shestakov, A.V., and Frolov, S.V., *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* (Salmonids in the North-East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Tikhoookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Tikhoookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.

Yarzhombek, A.A., Dynamics of fat and astaxanthin in salmon gonads, *Vopr. Ikhtiol.*, 1966, vol. 6, no. 1(38), pp. 171–176.

Yarzhombek, A.A., Salmon carotenoids and their relationship with the reproduction of these fish, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 69, pp. 234–267.

Ando, S., Fukuda, N., Mori, Y., Sugawara, A., and Heard, Q.R., Characteristics of carotenoid distribution in various tissues from red- and white-fleshed Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum), *Aquaculture Fish. Manage.*, 1994, vol. 25, pp. 113–120.

Banks, J.L., Fowler, L.G., and Elliott, J.W., Effects of rearing temperature on growth, body form, and hematology of fall chinook fingerlings, *Prog. Fish.-Cult.*, 1971, vol. 33, pp. 20–26.

Bell, M.C. Fisheries handbook of engineering requirements and biological criteria. — U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, Portland, Oregon, 1990.

Bilby, R.E., Fransen, B.R., Bisson, P.A., and Walter, J.K., Response of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) to the addition of salmon carcasses to two streams in southwestern Washington, U.S.A., *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, no. 8, pp. 1909–1918. doi 10.1139/cjfas-55-8-1909

Bourret, S.L., Caudill, C.C., and Keefer, M.L., Diversity of juvenile Chinook salmon life history pathways, *Rev. Fish Biol. Fish.*, 2016, vol. 26, pp. 375–403. doi 10.1007/s11160-016-9432-3

Brett, J.R., Clarke, W.C., and Shelbourn, J.E., Experiments on thermal requirements for growth and food conversion efficiency of juvenile chinook salmon, *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, Nanaimo, British Columbia: Department of Fisheries and Oceans, 1982, no. 1127.

Chapman, D.W., Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration, *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1962, vol. 19, no. 6, pp. 1047–1080. doi 10.1139/f62-069

Clarke, W.C. and Blackburn, J., Effect of growth on early sexual maturation in stream-type Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*), *Aquaculture*, 1994, vol. 121, no. 1–3, pp. 95–103. doi 10.1016/0044-8486(94)90011-6

Craig, J.K. and Foote, C.J., Countergradient variation and secondary sexual color: phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Evolution*, 2001, vol. 55, no. 2, pp. 380–391. doi 10.1111/j.0014-3820.2001.tb01301.x

Craig, J.K., Foote, C.J., and Wood, C.C., Countergradient variation in carotenoid use between sympatric morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) exposes non-anadromous hybrids in the wild by their mismatched spawning colour, *Biological Journ. of the Linnean Society*, 2005, vol. 84, no. 2, pp. 287–305. doi 10.1111/j.1095-8312.2005.00430.x

Craik, J.C.A., Egg quality and egg pigment in salmon fishes, *Aquaculture*, 1985, vol. 47, no. 1, pp. 61–88. doi 10.1016/0044-8486(85)90008-0

Dill, L.M., Aggressive distance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *Can. J. Zool.*, 1978, vol. 56, no. 6, pp. 1441–1446. doi 10.1139/z78-198

Erickson, T.R. and Stefan, H.G., Linear air/water temperature correlations for streams during open water periods // *J. Hydrologic Engineering*. — 2000. — Vol. 5, № 3. — P. 317–321. doi 10.1061/(ASCE)1084-0699(2000)5:3(317)

Foote, C.J., Brown, G.S., and Hawryshyn, C.W., Female colour and male choice in sockeye salmon; implications for the phenotypic convergence of anadromous and non-anadromous morphs, *Anim. Behav.*, 2004, vol. 67, no. 1, pp. 69–83. doi 10.1016/j.anbehav.2003.02.004

Foote, C.J., Moore, K., Stenberg, K., Craig, K., Wenburg, J.K., and Wood, C.C., Genetic differentiation in gill-raker number and length in sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, *Environ. Biol. Fishes*, 1999, vol. 54, no. 3, pp. 263–274. doi 10.1023/A:1007548807233

Foster, R.W., Bagatell, C., and Fuss, H.J., Return of One-year-old Pink Salmon to a Stream in Puget Sound, *The Progressive Fish-Culturist*, 1981, vol. 43, no. 1, pp. 31. doi 10.1577/1548-8659(1981)43(31:ROOPST)2.0.CO;2

Fry, F.E.J., The effect of environmental factors on the physiology of fish, *Fish physiology*, Vol. VI. Environmental relations and behavior, Hoar, W.S. and Randall, D.J., eds, New York: Academic Press, 1971. doi 10.1016/S1546-5098(08)60146-6

Gebhards, S.V., Biological notes on precocious male Chinook salmon parr in the Salmon River Drainage, Idaho, *The Progressive Fish-Culturist*, 1960, vol. 22, no. 3, pp. 121–123. doi 10.1577/1548-8659(1960)22[121:BNOPMC]2.0.CO;2

Gross, M.R., Evolution of diadromy in fishes, *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 1987, vol. 1, pp. 14–25.

Gross, M.R., Coleman, R.M., and McDowall, R.M., Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration, *Science*, 1988, vol. 239, no. 4845, pp. 1291–1293. doi 10.1126/science.239.4845.1291

Heintz, R.A., Wipfli, M.S., and Hudson, J.P., Identification of marine-derived lipids in juvenile coho salmon and aquatic insects through fatty acid analysis, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2010, vol. 139, no. 3, pp. 840–854. doi 10.1577/T09-115.1

Hendry, A.P., Morbey, Y.E., Berg, O.K., and Wenburg, J.K., Adaptive variation in senescence: reproductive lifespan in a wild salmon population, *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2004, vol. 271, pp. 259–266. doi 10.1098/rspb.2003.2600

Hikita, T., Further records on the small pink salmon (*Oncorhynchus gorboscha*) caught in Hokkaido, Japa, *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, 1984, vol. 38, pp. 83–88.

Hoar, W.S., The Behaviour of Chum, Pink and Coho Salmon in Relation to their Seaward Migration, *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1951, vol. 8b, no. 4, pp. 241–263. doi 10.1139/f50-015

Hoar, W.S., The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*, *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1958, vol. 15, no. 3, pp. 391–428. doi 10.1139/f58-020

Horita, J., Iwasa, Y., and Tachiki, Y., Evolutionary bistability of life history decision in male masu salmon, *Journ. Theoretical Biology*, 2018, vol. 448, pp. 104–111. doi 10.1016/j.jtbi.2018.04.008

Hsu, T.-H., Wang, Z.-Y., Takata, K., Onozato, H., Hara, T., and Gwo, J.-Ch., Use of microsatellite DNA and amplified fragment length polymorphism for cherry salmon (*Oncorhynchus masou*) complex identification, *Aquacult. Res.*, 2010, vol. 41, no. 9, pp. e316–e325. doi 10.1111/j.1365-2109.2010.02533.x

Hutchings, J.A., Norm of reaction and phenotypic plasticity in salmonid life histories, *Evolution illuminated: salmon and their relatives*, Hendry, A. and Stearns, S., eds, New York: Oxford Univ. Press, 2004, pp. 154–174.

Inatani, Y., Ineno, T., Sone, S., Matsumoto, N., Uchida, K., and Shimizu, M., Assessment of the timing and degree of smolt development in southern populations of masu salmon *Oncorhynchus masou*, *J. Fish. Biol.*, 2018, vol. 93, no. 3, pp. 490–500. doi 0.1111/jfb.13647

Johnson, J., Johnson, T., and Copeland, T., Defining life histories of precocious male parr, minijack, and jack Chinook salmon using scale patterns, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2012, vol. 141, no. 6, pp. 1545–1556. doi 10.1080/00028487.2012.705256

Jonsson, B. and Jonsson, N., Partial migration niche shift versus sexual maturation in fishes, *Rev. Fish Biol. Fish.*, 1993, vol. 3, pp. 348–365. doi 10.1007/BF00043384

Kato, F., Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds, Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 447–522.

Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., and Mortensen, E., Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories, *Ecol. Freshwater Fish.*, 2003, vol. 12, no. 1, pp. 1–59. doi 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x

Larsen, D.A., Beckman, B.R., and Cooper, K.A., Examining the conflict between smolting and precocious male maturation in spring (stream-type) Chinook salmon, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2010, vol. 139, no. 2, pp. 564–578. doi 10.1577/T08-209.1

Lotocka, M., Styczyńska-Jurewicz, E., and Bledzki, L.A., Changes in carotenoid composition in different developmental stages of copepods: *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht and *Acartia* spp., *J. Plankton Res.*, 2004, vol. 26, no. 2, pp. 159–166. doi 10.1093/plankt/fbh021

Machidori, S. and Kato, F., Spawning populations and marine life of masu salmon (*Oncorhynchus masou*), *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 1984, vol. 43.

MacKinnon, C.N. and Donaldson, E.M., Environmentally induced precocious sexual development in the male pink salmon (*Oncorhynchus gorboscha*), *Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, no. 11, pp. 2602–2605.

- Martel, G. and Dill, L.M.**, Feeding and aggressive behaviours in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) under chemically-mediated risk of predation, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1993, vol. 32, pp. 365–370. doi 10.1007/BF00168819
- McCullough, D.A., Spalding, S., Sturdevant, D., and Hicks, M.**, Issue paper 5: Summary of technical literature examining the physiological effects of temperature on salmonids, *EPA Region 10 Temperature Water Quality criteria guidance development project*, Seattle, Washington, 2001.
- Metcalf, N.B. and Thorpe, J.E.**, Determinants of Geographical Variation in the Age of Seaward-Migrating Salmon, *Salmo salar*, *J. Animal Ecol.*, 1990, vol. 59, no. 1, pp. 135–145. doi 10.2307/5163
- Morita, K. and Nagasawa, T.**, Latitudinal variation in the growth and maturation of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) parr, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2010, vol. 67, no. 6, pp. 955–965. doi 10.1139/F10-028
- Morita, K., Tsuboi, J.I., Sahashi, G., Kikko, T., Ishizaki, D., Kishi, D., Endo, Sh., and Koseki, Y.**, Iteroparity of stream resident masu salmon *Oncorhynchus masou*, *J. Fish Biol.*, 2018, vol. 93, no. 4, pp. 750–754. doi 10.1111/jfb.13771
- Mullan, J.W., Rockhold, A., and Chrisman, C.R.**, Communications: Life histories and precocity of Chinook salmon in the mid-Columbia River, *Progressive Fish-Culturist*, 1992, vol. 54, no. 1, pp. 25–28. doi 10.1577/1548-8640(1992)054<0025:CLHAPO>2.3.CO;2
- Parkinson, E.A., Perrin, C.J., Ramos-Espinoza, D., and Taylor, E.B.**, Evidence for freshwater residualism in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, from a watershed on the North Coast of British Columbia, *Canadian Field-Naturalist*, 2016, vol. 130, no. 4, pp. 336–343. doi 10.22621/cfn.v130i4.1928
- Pearsons, T.N., Johnson, C.L., James, B.B., and Temple, G.M.**, Abundance and Distribution of Precociously Mature Male Spring Chinook Salmon of Hatchery and Natural Origin in the Yakima River, *North Amer. J. Fish. Manag.*, 2009, vol. 29, no. 3, pp. 778–790. doi 10.1577/M08-069.1
- Piccolo, J.J., Hughes, N.F., and Bryant, M.D.**, Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2008, vol. 65, no. 2, pp. 266–275. doi 10.1139/f07-172
- Quinn, T.P. and Myers, K.W.**, Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: Rounsefell revisited, *Rev. Fish Biol. Fish.*, 2004, vol. 14, no. 4, pp. 421–442. doi 10.1007/s11160-005-0802-5
- Rich, W.H.**, Early history and seaward migration of Chinook salmon in the Columbia and Sacramento rivers, *Bull. of the Bureau of Fisheries*, 1920, vol. 37.
- Ricker, W.E.**, Additional observations concerning residual sockeye and kokanee (*Oncorhynchus nerka*), *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1959, vol. 16, no. 6, pp. 897–902. doi 10.1139/f59-063
- Ricker, W.E.**, «Residual» and kokanee salmon in Cultus Lake, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1938, vol. 4, no. 4, pp. 192–217. doi 10.1139/f38-018
- Romine, J.G., Benjamin, J.R., Perry, R.W., Casal, L., Connolly, P.J., and Sauter, S.S.**, Theoretical life history responses of juvenile *Oncorhynchus mykiss* to changes in food availability using a dynamic state-dependent approach, *U.S. Geological Survey, Open-File Report 2013–1154*, 2013.
- Rutter, C.**, Natural history of the quinnant salmon: a report of investigations in the Sacramento River, 1896–1901, *Bull. U.S. Fish. Comm.*, 1903, no. 22, pp. 65–142.
- Ryer, C.H. and Olla, B.L.**, Growth depensation and aggression in laboratory reared coho salmon: the effect of food distribution and ration size, *J. Fish Biol.*, 1996, vol. 48, no. 4, pp. 686–694. doi 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01464.x
- Sakai, H., Niioaka, T., Urano, S.I., Kurasaki, M., and Kojima, Y.**, Water quality of Lake Toya and of all the lake's in-and outflow rivers, *Environ. Sci., Hokkaido*, 1985, vol. 8, no. 1, pp. 1–9.
- Silverstein, J.T., Shearer, K.D., Dickhoff, W.W., and Plisetskaya, E.M.**, Effects of growth and fatness on sexual development of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) parr, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, no. 11, pp. 2376–2382. doi 10.1139/cjfas-55-11-2376
- Sloat, M.R., Fraser, D.J., Dunham, J.B., Falke, J.A., Jordan, Ch.E., McMillan, J.R., and Ohms, H.A.**, Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines, *Rev. Fish Biol. Fish.*, 2014, vol. 24, no. 3, pp. 689–707. doi 10.1007/s11160-014-9344-z
- Suchanek, P.M., Marshall, R.P., Hale, S.S., and Schmidt, D.C.**, Juvenile salmon rearing suitability criteria, *Resident and juvenile anadromous fish investigations (May–October 1983)*, Schmidt, D.C., Hale, S.S., Crawford, D.L., and Suchanek, P.M., eds, Anchorage, Alaska, Department of Fish and Game, Susitna Hydro Aquatic Studies, 1984, pp. 132–188, <https://www.arlis.org/docs/vol11/Susitna/17/APA1784.pdf>.
- Tamate, T. and Maekawa, K.**, Life cycle of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Shumarinai Lake, northern Hokkaido, Japan, *Eurasian J. For. Res.*, 2000, vol. 1, pp. 39–42.

Tsiger, V.V., Skirin, V.I., Krupyanko, N.I., Kashkin, K.A., and Semenchenko, A.Yu., Life history forms of male masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Primor'ye, Russia, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1994, vol. 51, № 1, pp. 197–208. doi 10.1139/f94-022

Weisbart, M., Osmotic and ionic regulation in embryo, alevins and fry of the five species of Pacific salmo, *Can. J. Zool.*, 1968, vol. 46, pp. 385–397. doi 10.1139/z68-056

Wipfli, M.S., Hudson, J., and Caouette, J., Influence of salmon carcasses on stream productivity: response of biofilm and benthic macroinvertebrates in southeastern Alaska, U.S.A., *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1998, vol. 55, no. 6, pp. 1503–1511. doi 10.1139/cjfas-55-6-1503

Wood, C.C., Foote, C.J., and Rutherford, D.T., Ecological interactions between juveniles of reproductively isolated anadromous and non-anadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, sharing the same nursery lake, *Environ. Biol. Fishes*, 1999, vol. 54, no. 2, pp. 161–173. doi 10.1023/A:1007491220512

Yamamoto, S., Morita, K., Kikko, T., Kawamura, K., Sato Sh., and Gwo, Jc., Phylogeography of a salmonid fish, masu salmon *Oncorhynchus masou* subspecies-complex, with disjunct distributions across the temperate northern Pacific, *Freshwater Biology*, 2019, vol. 65, no. 4, pp. 698–715. doi 10.1111/fwb.13460

World Ocean Database. <https://www.ncei.noaa.gov/products/world-ocean-database>. Cited September 16, 2023.

Otchet ekspeditsii po rybokhozyaystvennomu obsledovaniyu oz. Achchen i laguny (Report of the expedition on fishery survey of the lake Achchen and lagoons), Available from Okhotskrybvod, Magadan, 1972.

Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC). <https://podaac.jpl.nasa.gov>. Cited September 16, 2023.

Поступила в редакцию 8.10.2023 г.

После доработки 24.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

*The article was submitted 8.10.2023; approved after reviewing 24.11.2023;
accepted for publication 30.11.2023*