

Научная статья

УДК 597.552.511–154.343

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-309-320

EDN: JKINKN



**МИГРАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ НЕРКИ
РАННЕЙ РАСЫ В ПРИТОКАХ НАЧИКИНСКОГО ОЗЕРА
(ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Аннотация. Детальное исследование захода производителей ранней нерки в притоки Начикинского озера и последующего нереста показало, что процесс состоит из нескольких этапов: созревания производителей на глубине, сосредоточения больших скоплений в устьях основных притоков, захода небольших стай на короткие расстояния, движения значительных стай вверх, их разрежения, образования пар, нереста и гибели отнерестовавших рыб. Выявлено, что особенности этой популяции — в многолокусной задержке не готовых к нересту особей в речных ямах и уловах и образовании хорошо видимых компактных скоплений, рассеивающихся по мере созревания рыб. В устьях притоков образуются другие долговременные скопления рыб, выбирающих в процессе хоминга путь дальнейшего движения на основе декодирования импринтинговой информации. В таких местах можно наблюдать процесс дифференциации производителей на отдельные стаи, идущие на нерест в разные места. Порядок заполнения нерестилищ в притоках обусловлен их спецификой и в целом имеет куполообразный характер. Для р. Табуретка до впадения в нее притоков характерен восходящий тренд, для самих же притоков свойственны нисходящие тренды. Приведены данные по заполнению притоков за последние пять лет. Максимальный вклад в общее воспроизводство ранней начикинской нерки вносят р. Табуретка — 41 % и ее приток р. Верхняя — 20 %, остальные — заметно ниже. На фоне деградации части нерестилищ из-за повышения антропогенной нагрузки становится актуальной задача сохранения всех имеющихся субпопуляций максимально продуктивными.

Ключевые слова: нерка, расы, производители, миграция, хоминг, нерест

Для цитирования: Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Миграционное поведение производителей нерки ранней расы в притоках Начикинского озера (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 309–320. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-309-320. EDN: JKINKN.

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, kamzarogozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, g.zaporozhets@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772.

Migration behavior for sockeye salmon adults of early race in the tributaries of Lake Nachikinskoye (western Kamchatka)

Oleg M. Zaporozhets*, Galina V. Zaporozhets**

*, ** Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),

18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

* D.Biol., leading researcher, kamzaporozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817

** Ph.D., leading researcher, g.zaporozhets@kamniro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772

Abstract. Several stages are determined in the early run of sockeye salmon into tributaries of Lake Nachikinskoye: i) maturation of adults at depth, ii) concentration of adults in the mouths of the main tributaries, iii) entry of small flocks of the spawners into tributaries over a short distance, iv) upstream movement of larger flocks, v) thinning of flocks and formation of pairs, vi) spawning, and vii) death of spawned fish. In the large, stable accumulations formed in the mouths of tributaries, salmon choose paths for onward movement in the process of homing, by decoding imprinting information. There, aggregations of spawners are differentiated into separate flocks going to spawn on different spawning grounds. A peculiarity of this population of sockeye salmon is the retention of individuals not ready for spawning in many pits and catches of the rivers, with formation of well-visible compact schools, which dissipate as the fish mature. Filling of the spawning grounds in tributaries is determined by their characteristics, and typically occurs with a dome-shaped dynamics of intensity. The upward long-term trend in filling of the spawning grounds is observed in the lower Taburetka River (before its tributaries), while the downward trend — in the tributaries. Data on the filling for the last 5 years are presented. The greatest contribution to reproduction of the early sockeye salmon in Lake Nachikinskoye is provided by the lower reaches of the Taburetka River (41 %), whereas its tributary, the Verkhnyaya River, contributes 20 % and inputs of other tributaries are noticeably lower. In conditions of degradation for a part of the spawning grounds due to increased anthropogenic impact, all existing subpopulations should be preserved as productive as possible.

Keywords: sockeye salmon, salmon race, salmon adults, migration, homing, spawning

For citation: Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Migration behavior for sockeye salmon adults of early race in the tributaries of Nachikinskoye Lake (western Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 309–320. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-309-320. EDN: JKINKN.

Введение

Известно, что сроки анадромной миграции и время нереста лососей во многом синхронизированы с процессом их созревания. При этом время захода производителей в реку эволюционно связано с ее специфическим температурным режимом так, чтобы нерест осуществлялся в соответствующий для развития и появления весной личинок период, что очень важно для максимального выживания потомства [Pacific salmon..., 1991; Cooke et al., 2004].

О поведении нерки *Oncorhynchus nerka*, нерестующей в озерах, ключах и реках, имеется немало сведений [Остроумов, 1970; Burgner, 1991; Quinn et al., 2012; Quinn, 2018; и др.], а этологические особенности нереста в небольших озерных притоках освещены относительно слабо. Кроме того, описания некоторых обнаруженных нами явлений мы не нашли в литературе.

Производители ранней расы начикинской нерки мигрируют по р. Большой и далее по р. Плотникова около 200 км к местам нереста с начала мая до конца июля, созревают в озерной котловине и нерестуют с июля до конца августа в основном в притоках озера, а также в небольшом количестве в ключах [Семко, 1935; Крохин, Крогиус, 1937; Запорожец, Запорожец, 2017, 2018] и в минимальной степени — на озерной литорали [Запорожец, Запорожец, 2022].

Численность нерестовой части этой популяции по данным наших съемок 2018–2023 гг. колебалась в пределах 100–400 тыс. экз. (в среднем 224 тыс. экз.). Расчеты при этом выполняли по фотографиям с квадрокоптера, подсчитывая количество рыб,

стоящих на гнездах, через промежутки времени, близкие к средней продолжительности их жизни на этой стадии [Запорожец, Запорожец, 2021, 2022]. Однако часть интересной информации, фиксируемой нами при обследовании бассейна Начикинского озера, оставалась за рамками предыдущих публикаций, она касалась этологии наиболее сложной для изучения ранней формы нерки и, в частности, отдельных ее субпопуляций — в связи с удаленностью и труднодоступностью той части притоков, где она нерестится, даже для съемок с квадрокоптера.

Цель данной работы — описать особенности миграции и нереста производителей нерки ранней расы в притоках Начикинского озера.

Материалы и методы

Нерест производителей нерки исследовали с помощью квадрокоптера Phantom-4 Pro в оз. Начикинском и его притоках в период 2017–2023 гг. [Запорожец, Запорожец, 2017, 2018, 2022, 2023]. В соответствии с поставленной целью каждые несколько дней выполняли съемки по заранее запланированным маршрутам, проложенным по периметру озера и вдоль его притоков, сначала проводя полеты в ручном режиме, а с 2021 г. — преимущественно в автоматическом, создавая «миссии» (пошаговые программы полетов по точкам) в программе DJI Pilot версии 1.9.0. (dji.com/ru/downloads/djiapp/dji-pilot). «Миссии» загружали с планшета на пульт управления непосредственно перед каждым взлетом.

Производителей, готовящихся к нересту, а затем и нерестующих, фотографировали в притоках и ключах с высоты 7–45 м, на озере — 25–90 м (в основном 35–50 м) в формате RAW с интервалом в 5 с. Фотографии (~ 30 000) анализировали по отдельности в программе ImageJ 1.52 (<https://imagej.nih.gov/ij/>), а также создавая из них мозаики ортотрансформированных снимков (преобразованных в ортогональную проекцию) в программе Photoshop CCx64 14.2.1 (<https://www.adobe.com/ru/products/photoshop.html>). Для работы со снимками использовали также программы Krita 3.3.3 (<https://krita.org/>) и Paint.net 4.3.10. Результаты обработаны в программе Excel. Описание Начикинского озера и его притоков, а также методы расчета плотности производителей на нерестилищах даны нами ранее [Запорожец, Запорожец, 2018, 2022; Запорожец и др., 2020].

Результаты и их обсуждение

Детальное исследование захода производителей ранней нерки в притоки Начикинского озера показало, что после этапа созревания рыб на глубине (который Квин [Quinn, 2018] относит к элементам процесса синхронизации функционирования организма лососей с изменениями условий среды для оптимизации сроков нереста) они постепенно выходят к устьям рек, образуя там большие скопления (в сотни и тысячи особей). Эти стаи зачастую совершают петлеобразные движения, отходя от берега или проходя вдоль него (рис. 1), а порой собираются в плотный клубок и выпрыгивают «фонтаном» вверх.

Потом небольшие стайки производителей отделяются от этих скоплений и начинают заходить в реки, поднимаясь на несколько сотен метров на короткое время и возвращаясь обратно. Оценка состояния гонад этих рыб, проведенная нами в 2023 г. в низовьях р. Табуретка (впадающей в озеро с юга), показала неготовность их по большей части к нересту: в одной группе рыб, пойманной на 200 м выше устья, было 75 % особей на 3-й стадии зрелости, 25 % — на 4-й стадии; в другой группе, отловленной еще в 100 м выше по течению, 55 % — на 4-й, 45 % — на 5-й стадии зрелости.

По мере созревания части рыб они собираются в заметные стаи и длинной, местами широкой, лентой начинают совместное движение вверх (рис. 2,верху). Затем проявляется разность скоростей, стаи разреживаются, превращаются в стайки отдельных особей (рис. 2,внизу).



Рис. 1. Фрагмент стаи нерки на свале глубин оз. Начикинского и у приустьевой отмели р. Табуретка

Fig. 1. A fragment of a flock of sockeye salmon at the slope of Lake Nachikinskoye and at the shoal in the mouth of Taburetka River

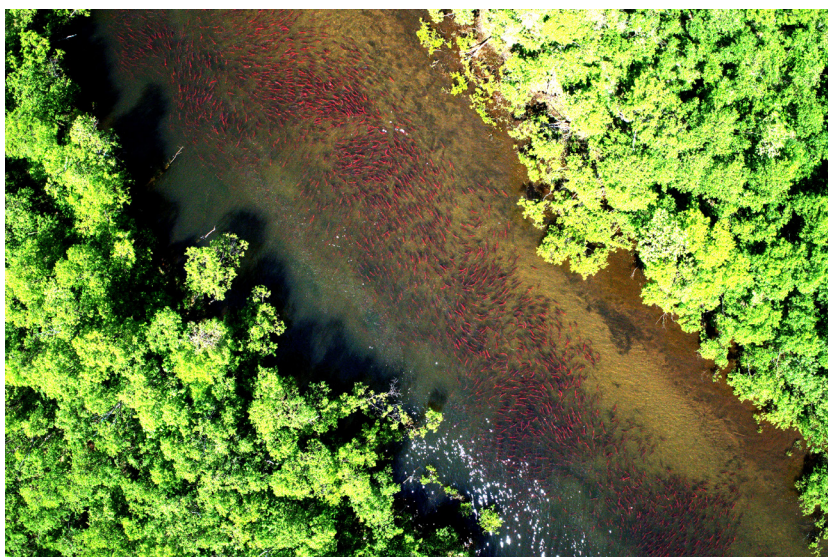


Рис. 2. Начало захода стай в р. Табуретка (**вверху**) и разрежение стай по мере их продвижения вверх по течению (**внизу**), 6 июня 2022 г.

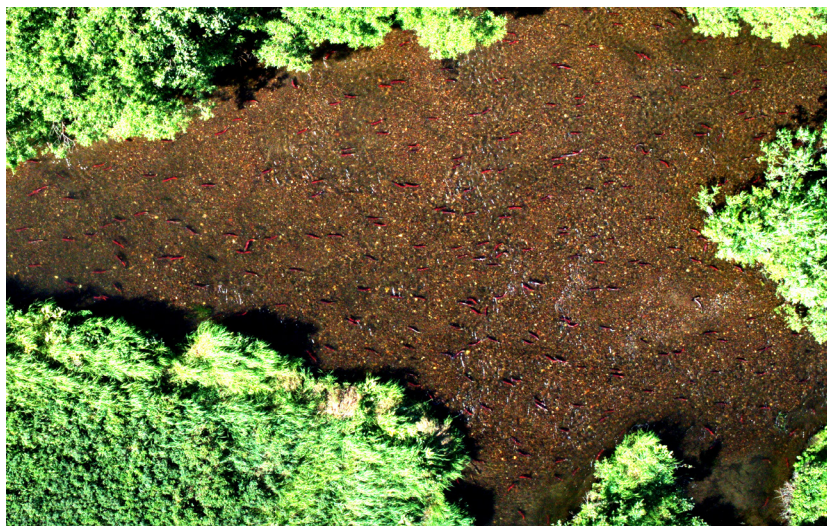
Fig. 2. The beginning of the sockeye salmon flocks run into the Taburetka River (**upper panel**) and the flocks thinning as they move upstream (**lower panel**) on June 6, 2022



Достигая нерестилищ, расположенных, как правило, на некотором расстоянии от устья, производители образуют пары и приступают к брачным играм и собственно к нересту (рис. 3), заканчивающемуся гибелью отнерестившихся рыб.

Рис. 3. Нерест нерки на р. Прямой, 15 июня 2022 г.

Fig. 3. Sockeye salmon spawning in the Pryamaya River, June 15, 2022



Весьма интересно, что не все зашедшие в реку на нерест производители нерки ведут себя вышеописанным образом. Часть, по-видимому, еще не готовых к нересту особей, захваченных общим движением вверх [Quinn, 2018], особенно на пике нерестового хода, задерживаются в речных ямах и ўловах на некоторое время, образуя весьма плотные компактные скопления достаточно далеко от устья (рис. 4).



Рис. 4. Временно фиксированные скопления производителей в речных ямах и ўловах (слева — в р. Прямой, справа — в р. Табуретка)

Fig. 4. Temporary shoals of sockeye salmon adults in the river pits and whirlpools (left panel — in the Pryamaya River, right panel — in the Taburetka River)

По мере созревания эти скопления распределяются по ближним и дальним нерестилищам, а также их рассеивают непрерывно курсирующие вдоль берегов медведи и чайки, что мы неоднократно наблюдали сами (рис. 5).

По аналогии с данными о предпочтении анадромного движения лососей в более медленных потоках воды вдоль отмелей [Burgner, 1991] можно предположить, что агрегация рыб в ямах позволяет экономить энергию в процессе созревания. Количество таких особей может составлять пятую-шестую часть от всех прошедших на нерестилища.

Само же появление таких групп, отличающихся сроками созревания от окружающей их массы рыб, может быть объяснено тем, что скорость развития эмбрионов зависит от температуры инкубации в конкретном локусе, а особи этих небольших субпопуляций эволюционно адаптированы к иным (более высоким), чем у других, температурным условиям в точках нереста; их задержка в ямах и противотоках обусловлена более поздним созреванием и должна способствовать синхронизации во времени сроков появления потомства следующей весной с оптимальными условиями среды [Burgner, 1991].

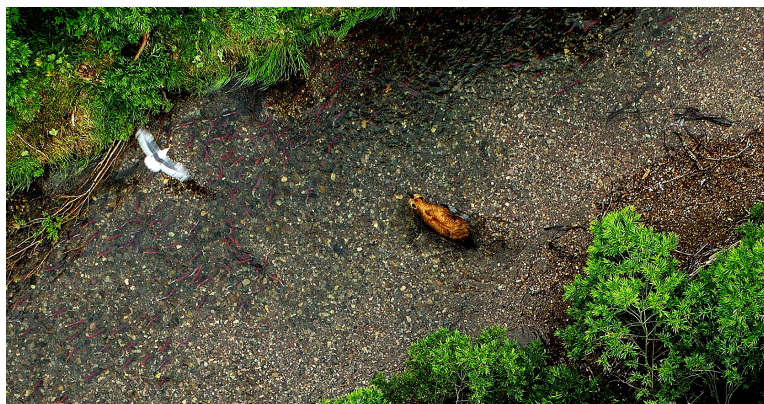


Рис. 5. Медведь и чайка на совместной охоте

Fig. 5. A bear and a seagull at a joint hunt

Следует отличать временные концентрации рыб на непрерывных участках русла от похожих скоплений, образующихся обычно в устьях притоков, где, как известно, плывущие вверх по реке лососи в процессе хоминга декодируют последовательность гидрохимических, геофизических и биологических маркеров (включая феромоны), которые были запечатлены ими ранее (на стадии молоди) при скате вниз по реке в озеро и далее — в морские воды [Nordeng, 1977; Hasler, Scholz, 1983; Quinn, 2018]. Такие скопления мы постоянно регистрировали в одних и тех же точках, и сохраняются они часто на протяжении всего периода нереста. Нередко в означенных локусах мы также наблюдали процесс дифференциации производителей на отдельные стаи, идущие на нерест в разные места (рис. 6).

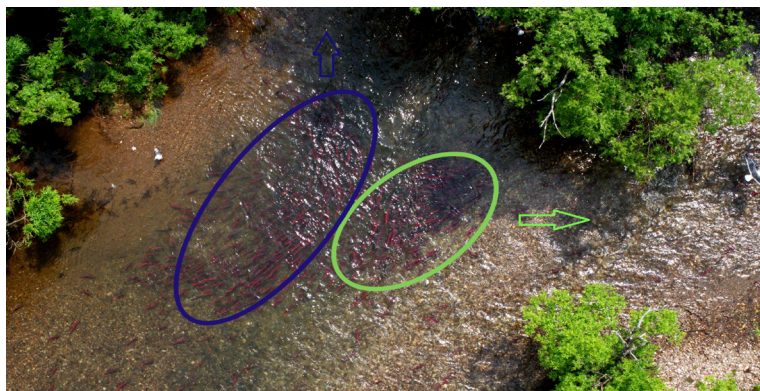


Рис. 6. Дифференциация нерки на отдельные стаи при впадении в реку крупного притока (**вверху**) и на слиянии двух водотоков в один (**внизу**). Стрелками показано направление движения стай

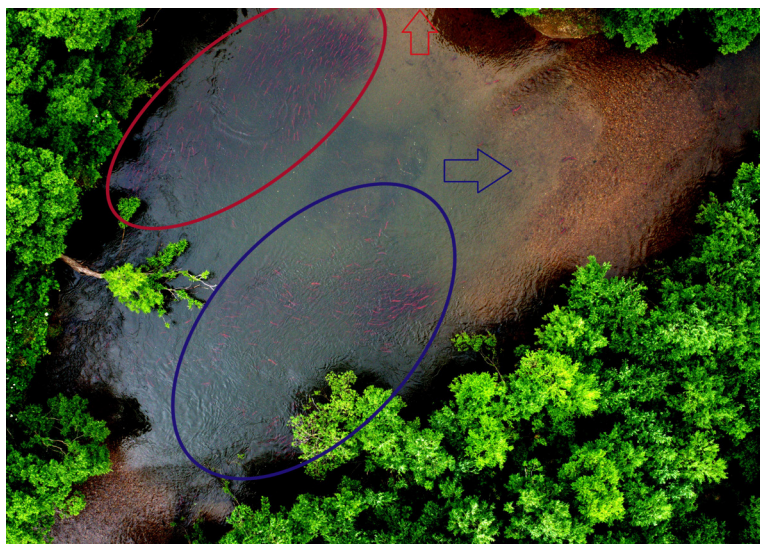


Fig. 6. Differentiation of sockeye salmon into separate flocks at the confluence of a large tributary into the river (**upper panel**) and at the confluence of two streams into one (**lower panel**). Direction of the flocks movement is shown by arrows

Порядок заполнения достаточно обширных нерестилищ в притоках оз. Начикинского обусловлен их топографическими и геоморфологическими особенностями: наличием и качеством галечного субстрата, связанного с расположением морен, а также подходящих источников воды для инкубации и выживания икры. Так, вблизи берега озера грунт зачастую заилен и потому беден кислородом, а в самых верховьях впадающих в озеро рек сильное течение затрудняет нерест, и в зимний период здесь недостаточен дебет воды для успешной инкубации икры в гнездах. Кроме того, плотность распределения производителей на нерестилищах может зависеть и от размеров субпопуляционных группировок, достигших этих участков в конкретном году (прошедших мимо многочисленных сетей).

В таких притоках озера, как реки Прямая, Ягодная и Бабья, не связанных между собой, распределение плотности производителей на нерестилищах по длине водотока в целом имеет куполообразный характер (рис. 7). Но если в р. Прямой (а также в р. Ягодной) максимальная концентрация рыб характерна для среднего течения (рис. 7, сверху), то в р. Бабьей — для нижнего, где преимущественно сконцентрированы нерестилища (рис. 7, внизу); при этом, естественно, в зависимости от фазы нереста меняется абсолютная величина показателя.

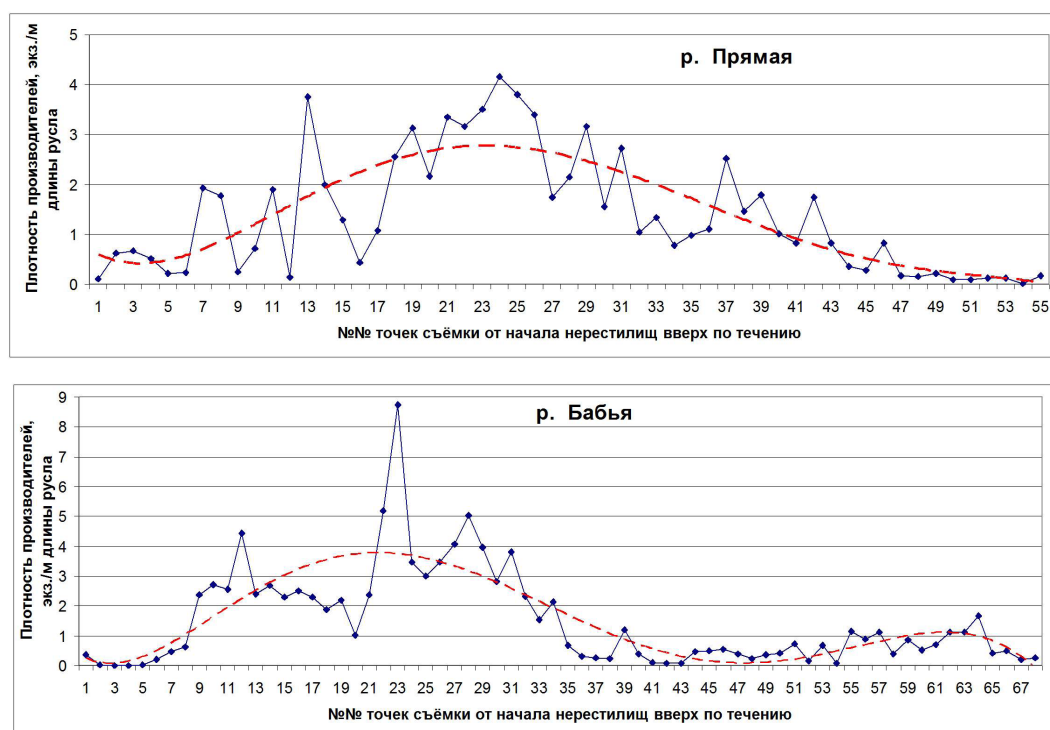


Рис. 7. Распределение плотности нереста производителей по длине нерестилищ в реках Прямой и Бабьей в середине июля 2023 г.

Fig. 7. Spatial distribution of the spawning density for sockeye salmon adults along the Pryamaya and Babya rivers in the middle of July 2023

Для р. Табуретка до впадения в нее притоков (рек Густой и Верхней и ручья Медвежьего) характерен восходящий тренд, для самих же притоков, соответственно, свойственны нисходящие тренды (рис. 8). В целом надо воспринимать р. Табуретка с ее притоками как единый гидрологический комплекс.

Одним из практических результатов наших исследований нерестилищ нерки в бассейне оз. Начикинского в период 2018–2023 гг. стало определение вклада разных групп в общее воспроизводство ранней начикинской нерки: так, доля субпопуляции р. Табуретка составляла в среднем 41 %, ее притока р. Верхней — 20 %, остальных —

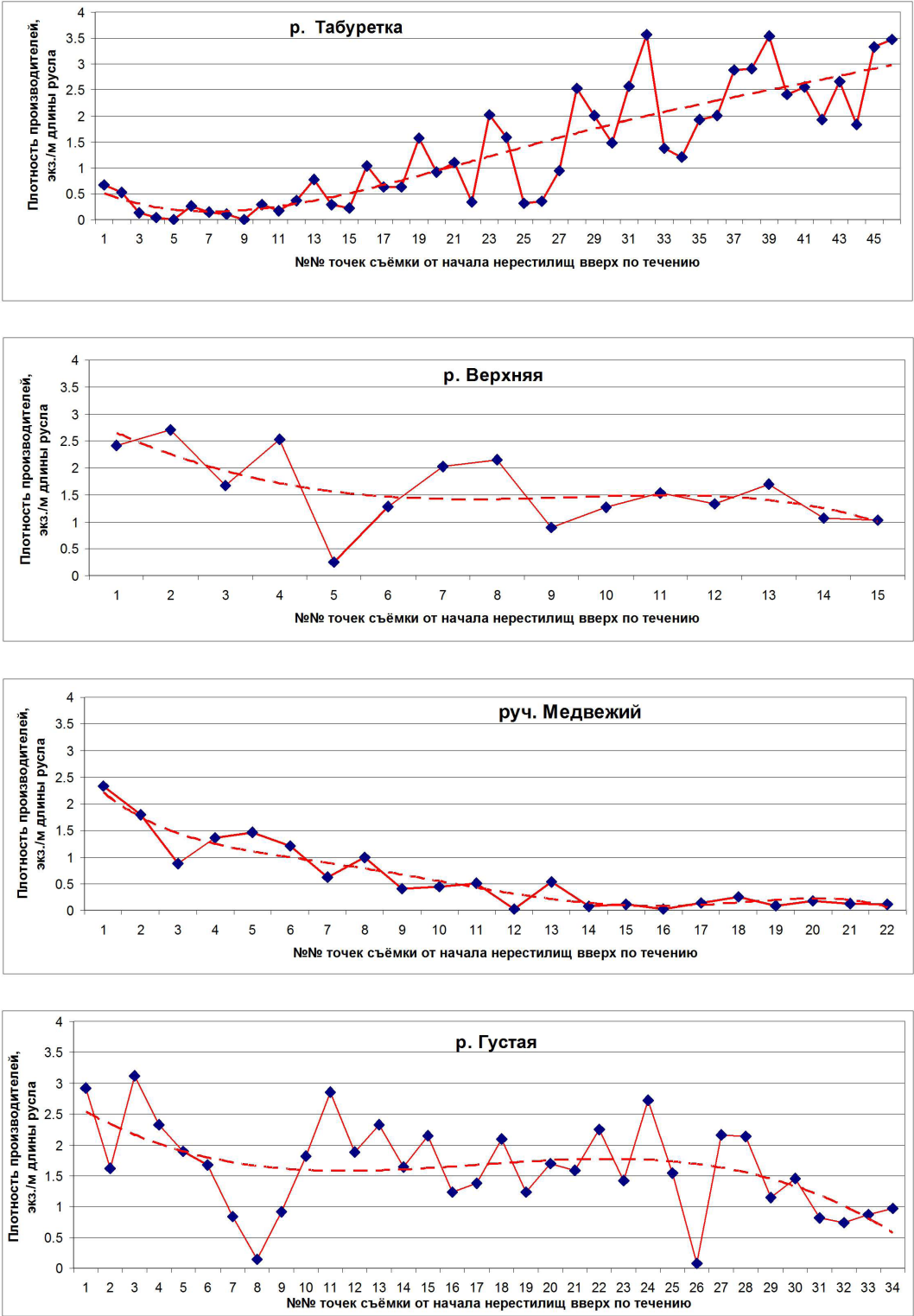


Рис. 8. Распределение плотности нереста производителей по длине нерестилищ в реках Табуретка, Верхняя, ручье Медвежий и р. Густой в середине июля 2023 г.

Fig. 8. Spatial distribution of the spawning density for sockeye salmon adults along the Pryamaya, Taburetka, Verkhnyaya rivers, Medvezhiy Creek and Gustaya River in the middle of July 2023

заметно ниже (см. таблицу). Но судя по данным Е.М. Крохина и Ф.В. Крогиус [1937], в первой половине прошлого века вклад производителей нерки р. Прямой в воспроизводство был близок к таковому для р. Табуретка, затем под действием незаконного изъятия нерест нерки в ней уменьшался и только в последние годы снова достиг заметной величины (13 %).

Вклад субпопуляций отдельных притоков Начикинского озера в общее воспроизводство ранней расы нерки за период 2018–2023 гг., экз.

Contribution of the subpopulations in certain tributaries to the total reproduction of early race sockeye salmon in the basin of Lake Nachikinskoye in 2018–2023, ind.

Год	Р. Табуретка	Р. Верхняя	Ручей Медвежий	Р. Густая	Р. Бабыя	Р. Ягодная	Р. Прямая
2018	48642	31680	4886	3754	4635	2480	2064
2019	91121	32574	26138	7059	1166	11470	10282
2020	152415	67440	46223	38422	4219	17305	52041
2021	101180	53481	23441	22292	24170	14487	44816
2022	89509	48966	19830	17682	10236	10517	33622
2023	71256	32435	15424	13486	5111	9949	26177
Среднее	92354	44429	22657	17116	8256	11035	28167
%	41,23	19,83	10,11	7,64	3,69	4,93	12,57

Стоит отметить, что в настоящее время в связи с ростом антропогенной нагрузки на бассейн (а это браконьерский вылов и коммерческий туризм на моторных лодках), как минимум, одна из начикинских субпопуляций нерки (р. Гришкиной) потеряла свою былую значимость, а другая (бухты Весенней) — утрачена полностью. Понятно, что количество отдельных субъединиц общей популяции начикинской ранней расы во многом определяет ее устойчивость к многочисленным биотическим и абиотическим факторам риска, в том числе, антропогенного характера, поэтому так важно продолжать исследовать и сохранять разнообразие имеющихся субпопуляций и их продуктивность и не дать им исчезнуть.

Заключение

Исследование захода производителей ранней нерки в притоки Начикинского озера и последующего нереста показало, что он состоит из нескольких этапов: созревания производителей на глубине, сосредоточения больших скоплений рыб в устьях основных притоков, рекогносцировочных заходов небольших стай на короткие расстояния, движения значительных созревающих стай вверх, разрежения стай, образования брачных пар и нереста, заканчивающегося гибелью отнерестовавших рыб.

В результате научных исследований в бассейне оз. Начикинского в 2018–2023 гг. выявлены особенности миграционного поведения ранней расы начикинской нерки:

— во-первых, часть не готовых к нересту особей, захваченных общим движением вверх, задерживается в речных ямах и уловах на некоторое время, достаточно далеко от устья, образуя весьма плотные компактные скопления, которые по мере созревания рыб распределяются по ближним и дальним нерестилищам;

— во-вторых, в устьях притоков образуются другие долговременные скопления рыб, выбирающих путь дальнейшего движения на основе информации, запечатленной ими при скате в озеро и далее в морские воды. В таких местах можно наблюдать процесс дифференциации производителей на отдельные стаи, идущие на нерест в разные места.

Порядок заполнения нерестилищ в притоках оз. Начикинского обусловлен их топографией и геоморфологией и в не связанных между собой водотоках в целом имеет куполообразный характер. Для р. Табуретка до впадения в нее притоков характерен восходящий тренд, для самих же притоков свойственны нисходящие тренды.

Максимальный вклад в общее воспроизводство ранней начкинской нерки за последние пять лет вносят р. Табуретка — 41 % и ее приток р. Верхняя — 20 %, остальные — заметно ниже. На фоне деградации части нерестилищ из-за повышения антропогенной нагрузки становится еще более важной задача сохранения всех имеющихся субпопуляций максимально продуктивными.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Благодарим за помощь при проведении полевых работ общественного инспектора по рыболовству Ассоциации рыбопромышленников Камчатского края «Река Большая» А.Н. Калинова.

The authors would like to thank A.N. Kalinov, public fishery inspector of the Association of Fishermen «Bolshaya River», for his assistance in the field works.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

The study was conducted within budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.

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

Список литературы

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Анализ состояния запасов нерки (*Oncorhynchus nerka*) реки Большой (западная Камчатка) в период 1929–2022 гг. // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 281–301. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301. EDN: XKHPDU.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Использование фото- и видеofиксации для оценки количества производителей лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 47. — С. 77–90. DOI: 10.15853/2072-8212.2017.47.77-90.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Производители нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка): биология и численность // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 351–368. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Результаты инструментального учета численности ранней нерки в притоках Начикинского озера (бассейн реки Большой, западная Камчатка) в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 149–152.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Экспериментальное определение продолжительности жизни производителей нерки на нерестилище в литорали оз. Начикинского (Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 313–323. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. Исследования нереста нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка) с помощью квадрокоптера в 2018 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2020. — Вып. 56. — С. 35–62. DOI: 10.15853/2072-8212.2020.56.35-62.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) : Изв. ТИНРО. — 1937. — Т. 9. — 156 с.

Остроумов А.Г. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 78. — С. 17–32.

Семко Р.С. Расовый состав красной Начикинского озера (бассейн р. Большой) : отчет о НИР / КоТИРХ. ГАКО № 480 3 89. — Петропавловск-Камчатский, 1935. — 100 с.

Burgner R.L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada : UBC Press, 1991. — P. 3–117.

Cooke S.J., Hinch S.G., Farrell A.P. et al. Abnormal Migration Timing and High en route Mortality of Sockeye Salmon in the Fraser River, British Columbia // Fisheries. — 2004. — Vol. 29, Iss. 2. — P. 22–33. DOI: 10.1577/1548-8446(2004)29[22:AMTAHE]2.0.CO;2.

Hasler A.D., Scholz A.T. Olfactory imprinting and homing in salmon. — Springer Berlin, Heidelberg, 1983. — 138 p. DOI: 10.1007/978-3-642-82070-0.

Nordeng H. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids // Oikos. — 1977. — Vol. 28, № 2–3. — P. 155–159. DOI: 10.2307/3543965.

Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC Press, 1991. — 564 p.

Quinn T.P. The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout. Second edition. — Seattle : Univ. of Washington Press, 2018. — 562 p.

Quinn T.P., Rich H.B. Jr, Gosse D., Schtickzelle N. Population dynamics and asynchrony at fine spatial scales: a case history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population structure in Alaska, USA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2012. — Vol. 69, № 2. — P. 297–306.

References

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Analysis of state for the stocks of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Bolshaya River (western Kamchatka) in 1929–2022, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 281–301. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-281-301. EDN: XKHPDU

Zaporozhets, O. M. and Zaporozhets, G.V., Using the photo- and video records for assessment of pacific salmon escapement on migration routes and spawning grounds: some of methodical approaches, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, no. 47, pp. 77–90. doi 10.15853/2072-8212.2017.47.77-90

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Sockeye salmon spawners in the basin of Nachikinskoye lake (South-Western Kamchatka): biology and abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 351–368. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Zaporozhets, O. M. and Zaporozhets, G.V., Results of instrumental census of the abundance of early sockeye salmon in tributaries of Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin, western Kamchatka) in 2018, in *Byull. N 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 13 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2018, pp. 149–152.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Experimental determination of residence time for sockeye salmon spawners on spawning grounds in the littoral zone of Lake Nachikinskoye (Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 313–323. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Feldman, M.G., Investigation of the spawning sockeye salmon in the pool of the Nachikinskoe Lake (south-western Kamchatka) with the help of a quadcopter in 2018, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2020, vol. 56, pp. 35–62. doi 10.15853/2072-8212.2020.56.35-62

Krokhin, E.M. and Krogus, F.V., *Ocherk basseyna r. Bol'shoy i nerestilishch lososevykh, raspolozhennykh v nem (iz rabot Kamchatskogo otdeleniya TINRO)* (Sketch of the river basin Large and salmon spawning grounds located in it (from the works of the Kamchatka branch of TINRO)), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1937, vol. 9.

Ostroumov, A.G., Results of aerial visual counting and aerial photographic surveying of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) and its spawning grounds in the basin of Lake Kuril, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 78, pp. 17–32.

Semko, R.S., *Otchet o NIR «Rasovyy sostav krasnoy Nachikinskogo ozera (basseyn r. Bol'shoy)»* (Res. Rep. «The racial composition of Red Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin)»), Available from Kamchatka branch of Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1935, Petropavlovsk-Kamchatsky, State Archives of the Kamchatka Region no. 480 3 89.

Burgner, R.L., Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 3–117.

Cooke, S.J., Hinch, S.G., Farrell, A.P., Lapointe, M.F., Jones, S.R.M., Macdonald, J.S., Patterson, D.A., Healey, M.C., and Van Der Kraak, G., Abnormal Migration Timing and High en route Mortality of Sockeye Salmon in the Fraser River, British Columbia, *Fisheries*, 2004, vol. 29, no. 2, pp. 22–33. doi 10.1577/1548-8446(2004)29[22:AMTAHE]2.0.CO;2

Hasler, A.D. and Scholz, A.T., *Olfactory imprinting and homing in salmon*, Springer Berlin, Heidelberg, 1983. doi 10.1007/978-3-642-82070-0

Nordeng, H., A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids, *Oikos*, 1977, vol. 28, no. 2–3, pp. 155–159. doi 10.2307/3543965

Pacific Salmon Life Histories, Groot, C. and Margolis, L., Eds., Vancouver: UBC Press, 1991.

Quinn, T.P., *The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout*. Second edition, Seattle: University of Washington Press, 2018.

Quinn, T.P., Rich, H.B. Jr, Gosse, D., and Schtickzelle, N., Population dynamics and asynchrony at fine spatial scales: a case history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population structure in Alaska, USA, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2012, vol. 69, no. 2, pp. 297–306.

Поступила в редакцію 27.02.2024 г.

После доработки 2.05.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 27.02.2024; approved after reviewing 2.05.2024;
accepted for publication 5.06.2024*