

УДК 597.553.2.574.34.001.891.57

## РОЛЬ ПОВТОРНО НЕРЕСТУЮЩИХ ОСОБЕЙ В ВОСПРОИЗВОДСТВЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* (SALMONIDAE). МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

© 2023 г. М. Ю. Алексеев\*

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

\*E-mail: mal@pinro.ru

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.

После доработки 19.08.2022 г.

Принята к публикации 25.08.2022 г.

Анализ многолетних промыслово-биологических данных позволил определить долю повторно нерестующих особей (“остатка”) в популяциях атлантического лосося (сёмги) *Salmo salar*, населяющего крупные реки Кольского п-ова. На имитационной математической модели осуществлена оценка вклада повторно нерестующих особей в динамику численности популяции атлантического лосося. Показано, что по мере увеличения величины “остатка” модельная популяция становится более устойчива к промыслу, но влияние таких рыб на динамику численности ощутимо проявляется только при их относительном количестве в нерестовом стаде более 5%. Приведена интерпретация результатов различных модельных экспериментов. Роль повторно нерестующих лососей может быть связана не столько с их количественным вкладом в процесс воспроизводства, сколько с поддержанием генетического разнообразия популяции в рамках характерной для рассматриваемого вида репродуктивной стратегии.

**Ключевые слова:** атлантический лосось *Salmo salar*, воспроизводство, повторный нерест, нерестовая марка, автоколебания, математическая модель, Кольский полуостров.

**DOI:** 10.31857/S0042875223020017, **EDN:** UPQLUO

В отличие от дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* атлантический лосось *Salmo salar* способен нереститься повторно, иногда многократно, по некоторым сообщениям – до пяти раз (Ducharme, 2011). В отечественных и зарубежных публикациях рассмотрены разные стороны биологии повторно нерестующих лососей – “остатка”: их встречаемость в нерестовом стаде, особенности роста и возрастной структуры (Мельникова, 1962; Jonsson et al., 1991; Алексеев, Криксунов, 1999; Зубченко и др., 2007), посленерестовая выживаемость, миграции и питание в межнерестовый период (Бакштанский, Яковенко, 1976; Gray et al., 1987; Niemelä et al., 2006; Hublely et al., 2008; Halttunen et al., 2013), плодовитость и качество икры (Reid, Chaput, 2012), физиологические механизмы при переходе отнерестившихся лососей в гиперосмотическую среду (Talbot et al., 1992) и другие частные вопросы.

Влияние повторно нерестующих особей на популяционную динамику сёмги в целом остаётся за рамками исследований. В связи с этим цель настоящей работы – методом имитационного моделирования количественно оценить вклад повторно

нерестующих особей в воспроизводство популяции лосося. Для достижения цели систематизировали данные по возрастной структуре лососёвой популяции, усовершенствовали математическую модель и, применив её, изучили влияние разных величин доли “остатка” на динамические свойства популяции.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужил атлантический лосось, населяющий реки Умба, Варзуга (бассейн Белого моря), Кола и Тулома (бассейн Баренцева моря) (рис. 1). Сбор материала осуществляли ежегодно на рыбоучётных заграждениях в течение всего нерестового хода вида. Дополнительно использовали ретроспективные данные, собранные в разные годы на реках Мурманской области.

Факт повторного нереста устанавливали по чешире производителей, а именно при обнаружении так называемой “нерестовой метки”. Формирование этого отличительного признака начинается в период преднерестовых морфологических изменений лосося, а максимальное разрушение че-

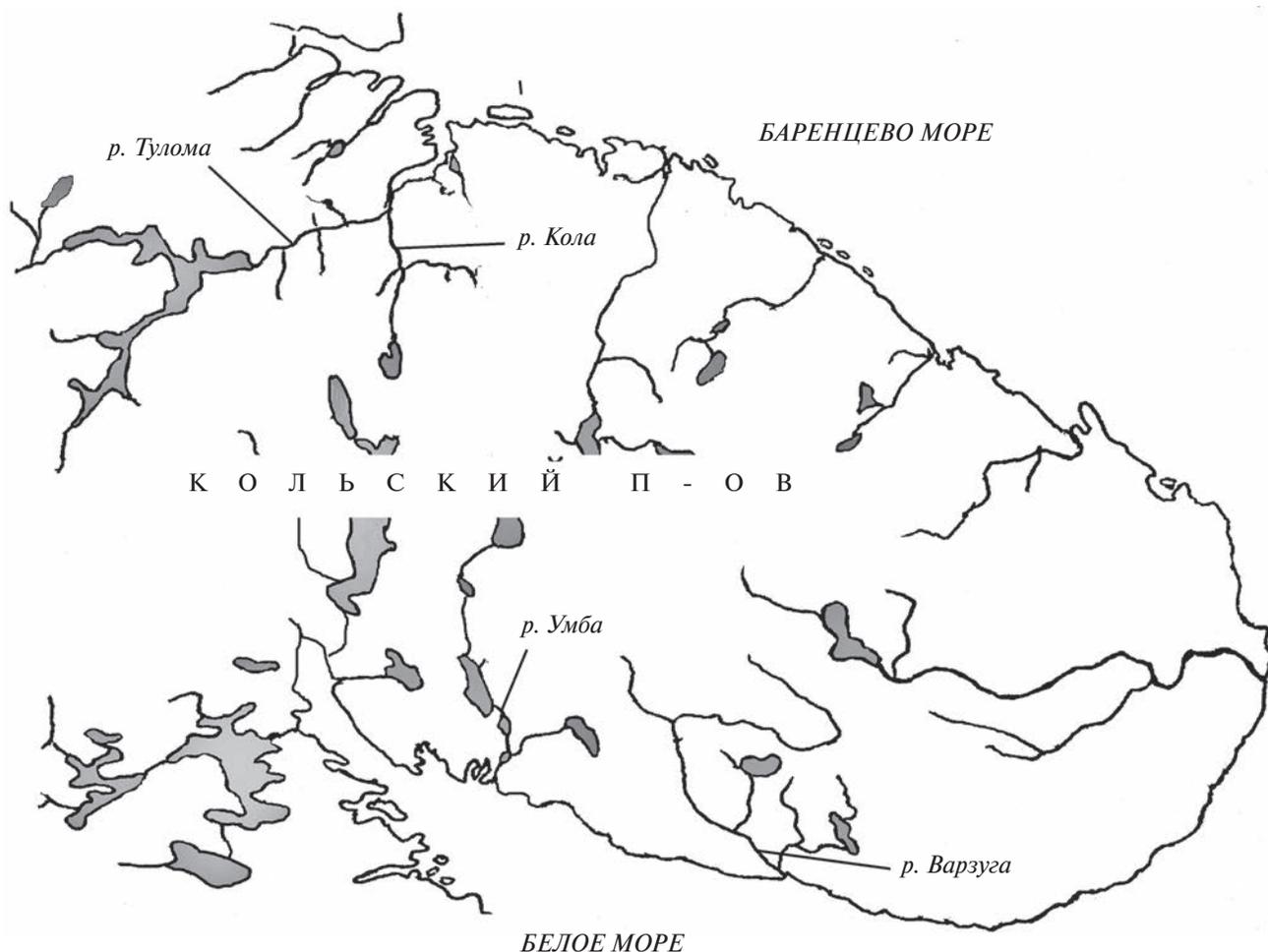


Рис. 1. Карта-схема расположения рек района исследований.

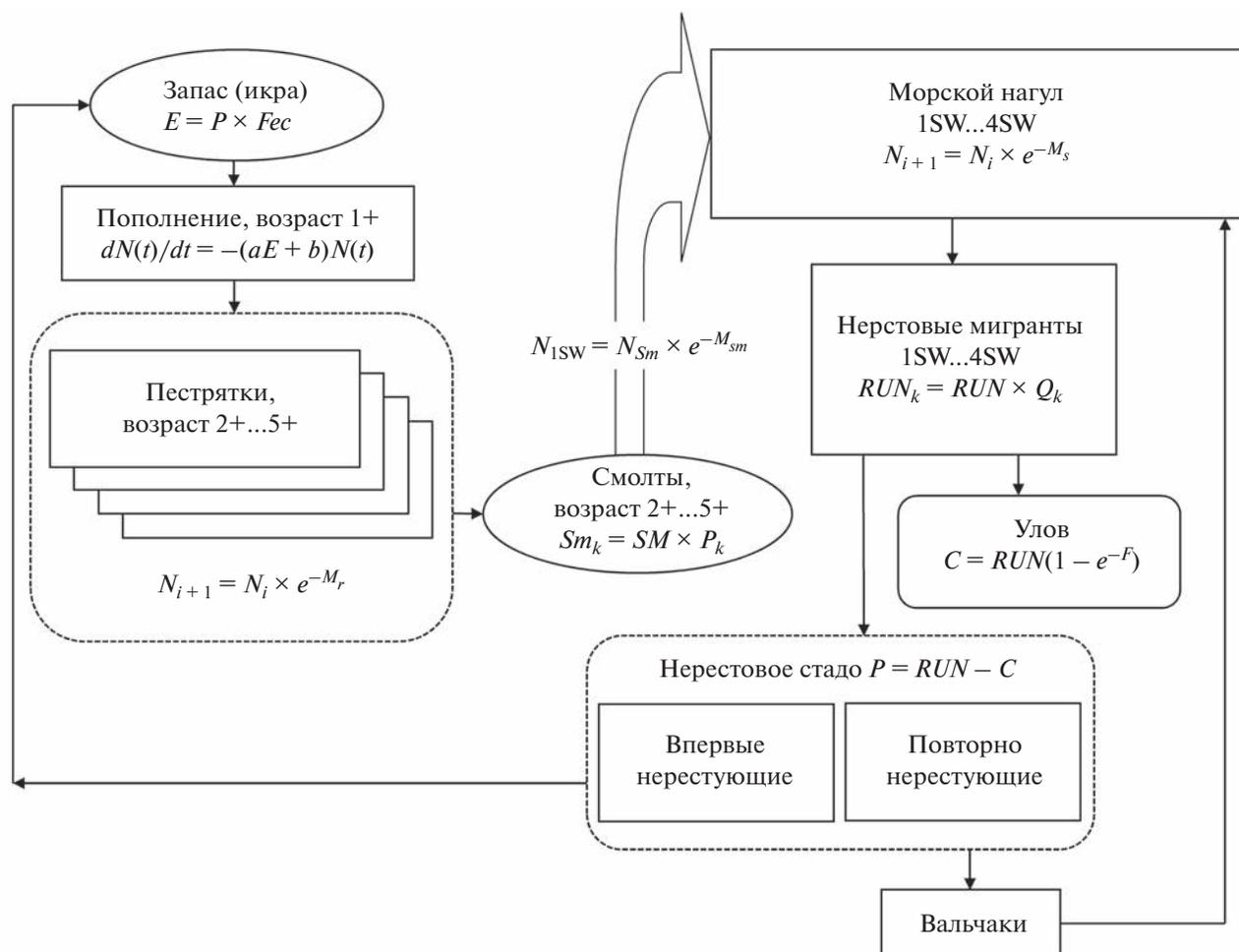
шуйной пластинки наблюдается у вальчаков (отнерестившихся рыб). После ската в море чешуя постепенно восстанавливается и продолжает расти, образуя новые склериты, но следы разрушений сохраняются, образуя нерестовую метку (Мартинов, 1987).

В качестве инструмента исследования использовали имитационную математическую модель лососёвого стада, разработанную ранее в целях прогнозирования численности атлантического лосося в реках, оценки интенсивности промысла и его оптимизации (Алексеев, 2003; Алексеев и др., 2006). В алгоритм усовершенствованной модели дополнительно ввели информацию о численности повторно нерестующих рыб. Блок-схема модели представлена на рис. 2.

Модель состоит из нескольких функциональных разделов, описывающих основные популяционные процессы, свойственные определённому лососёвому стаду. Каждый последующий раздел оперирует данными, полученными предыдущим и, в свою очередь, даёт исходные данные для после-

дующего. Модель отражает как внутренние, авторегуляторные процессы, свойственные популяции атлантического лосося, так и переменные внешние воздействия. Модель описывает следующие этапы популяционной динамики: выживание молоди в период от икры до двухлетки, когда на популяцию действуют механизмы плотностной регуляции; естественную смертность молоди, постсмолтов и взрослых рыб в период морского нагула; созревание и вступление в нерест (в том числе повторный); промысловую смертность и продуцирование икры.

Процесс формирования пополнения выражен уравнением Рикера (1979) в интерпретации Криксунова (1995). За величину запаса ( $E$ ) принимается количество икры ( $Fec$ ), содержащейся в самках, составляющих нерестовое стадо ( $P$ ). Число двухлеток, полученных от нереста данного года, образует пополнение. Значение коэффициента компенсаторной смертности из уравнения Рикера ( $a$ ) —  $1.694 \times 10^{-10}$  (экз.  $\times$  сут) $^{-1}$ , а коэффициента независимой от плотности смертности ( $b$ ) —  $7.429 \times 10^{-3}$  сут $^{-1}$ .



**Рис. 2.** Блок-схема модели стада атлантического лосося *Salmo salar*:  $Fec$  – относительная плодовитость,  $N_i$  – численность рыб в предшествующий год,  $N_{i+1}$  – численность рыб в текущем году;  $Sm_k$ ,  $RUN_k$  – численность соответственно смолтов и нерестовых мигрантов в возрасте  $k$ ;  $P_k$ ,  $Q_k$  – доля соответственно рыб и нерестовых мигрантов в возрасте  $k$ . По другим показателям и коэффициентам см. пояснения в тексте статьи.

Величину коэффициента естественной смертности ( $M_r$ ) в мальковый речной период начиная с возраста двухлетки принимали постоянной ( $0.18 \text{ год}^{-1}$ ). Естественную убыль рыб после первого года морского нагула ( $M_s$ ) также принимали постоянной ( $0.16 \text{ год}^{-1}$ ).

Переход на гипоосмотический тип водно-солевого обмена скатившихся в море смолтов сопряжён с повышенной смертностью, поэтому значение коэффициента естественной смертности ( $M_{sm}$ ) в течение первого года морского нагула установили на уровне  $1.9 \text{ год}^{-1}$ . Такую же величину коэффициента смертности применяли и в отношении скатившихся в море вальчаков.

Долю смолтов ( $Sm$ ), вступающих в катадромную миграцию в том или ином возрасте, как и долю рыб разного возраста, достигших половой зрелости и совершающих нерестовую миграцию ( $RUN$ ), определяли по среднелетним величинам.

Промысел ( $C$ ) осуществляется в реке равномерно в течение всей миграции. Значение коэффициента промысловой смертности ( $F$ ) устанавливали произвольно. Не затронутая промыслом часть нерестовых мигрантов формирует фонд икры.

Долю повторно нерестующих рыб в нерестовом стаде вводили в модель произвольно в виде постоянной величины (от 0.01 до 0.50).

Схема модели повторяет присущий сёмге жизненный цикл и охватывает период в 110 лет. Алгоритм вычислений и графическое отображение полученных результатов созданы с использованием компьютерной программы Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе многолетних наблюдений установлено, что основная масса повторно нерестующих лососей заходит в реки в самом начале нерестового хо-

Доля повторно нерестующей сёмги *Salmo salar* в разных реках Мурманской области, %

Период, гг.	Тулома	Кола	Варзуга	Западная Лица	Умба	Источник информации
1952–1955	$\frac{1.5}{0.7-2.4}$	$\frac{7.4}{4.0-13.8}$				Азбелев и др., 1956
1976–1992			$\frac{3.2}{0.8-8.7}$	$\frac{0.1}{0.0-1.6}$		Архивные данные ПИНРО
1980–1988					$\frac{0.5}{0.1-1.0}$	Зубченко и др., 2007
1984–1994					$\frac{0.2}{0-1.0}$	Алексеев, Криксунов, 1999
1987–2000	$\frac{0.7}{0-2.5}$					Наши данные
2007–2017	$\frac{0.9}{0-2.0}$	$\frac{0.2}{0-0.6}$	$\frac{1.9}{0.6-3.7}$			То же

**Примечание.** Над чертой – среднее значение, под чертой – пределы варьирования показателя.

да, вместе с крупными впервые нерестующими особями. По этой причине в мае–начале июня возрастной состав сёмги в уловах наиболее разнообразен и может включать 16 и более возрастных комбинаций.

Возраст атлантического лосося складывается из числа лет, проведённых в реке в период малькового развития (обычно от 2 до 5), и лет, проведённых в море (от 1 до 4). Сочетания разного речного и морского возраста образуют большое разнообразие возрастов. Лососи, возвращающиеся на повторный нерест, имеют в целом такую же возрастную структуру, что и впервые нерестующие особи. Разница состоит только в наличии нерестовой метки. По этому признаку повторно нерестующих рыб можно разделить на две основные группы. К первой группе относятся лососи, перезимовавшие после первого нереста и скатившиеся в море весной, совершившие непродолжительный морской нагул и вернувшиеся летом того же года. Это рыбы в возрасте: 2+1+SM+, 3+1+SM+, 4+1+SM+, 5+1+SM+, 2+2+SM+, 3+2+SM+, 4+2+SM+, 5+2+SM+. Общее обозначение: R+SW+SM+, где R – речной мальковый период, SW – период морского нагула, SM – нерестовая метка.

Вторая группа объединяет производителей, которые после первого нереста и ската провели полный год в море, нагуливаясь в традиционных отдалённых районах Северной Атлантики. В этом случае обозначение возраста выглядит так: 2+1+SM+1+, 3+2+SM+1+, а в общем виде: R+SW+SM+1+.

Крайне редко в уловах встречаются лососи с двумя нерестовыми метками или с перерывом в два года между нерестами: R+SW+SM+1+SM+, R+SW+SM+2+.

Доля повторно нерестующих лососей в нерестовом стаде, как правило, невелика. В таблице приведены данные, характеризующие величину этого показателя в ряде рек в различные временные отрезки. Численность повторно нерестующей сёмги в популяциях большинства рек чаще всего составляет 1–2%. Вероятно, большая разница значений (на порядок) обусловлена особенностями условий обитания лососёвого стада, сложившимися в каждой конкретной реке. Кроме того, значительны и межгодовые колебания этого показателя в пределах одной и той же популяции.

Современное соотношение “остатка” (повторно нерестующей сёмги) и “пополнения” (производителей, впервые мигрирующих на нерест) в нерестовом стаде сёмги в реках Мурманской области представляется типичным для этого вида. По сообщению Йокикокко и Ютила (Jokikokko, Jutila, 2005) в р. Симойоки (бассейн Балтийского моря) средняя доля повторных производителей составляла от 0.5 до 2.8% в разные периоды. Доля повторно нерестующих лососей в р. Лахаве (Новая Шотландия) варьирует в пределах 3–6% (Hubley et al., 2008). Существует упоминание, что в р. Печора доля “остатка” в нерестовом стаде сёмги некогда составляла 50% против нынешних 4–11% (Решетников и др., 2016).

Сопоставление результатов наблюдений, проведённых в реках Тулома, Кола и Варзуга, с ретроспективными данными показывает некоторое сокращение доли повторно нерестующей сёмги (таблица), что, вероятно, является отражением общей депрессии численности вида, вызванной неадекватным рыболовством (Алексеев, Криксунов, 1999; Алексеев и др., 2006). И наоборот, устранение неблагоприятных факторов в популяции лосося запускает процесс естественного восстановления, в том числе увеличение доли повторно нере-

ствующих рыб. Например, в канадской р. Мирами-чи оптимизация промысла повлекла увеличение доли “остатка” с <5 до 25% (Reid, Chaput, 2012).

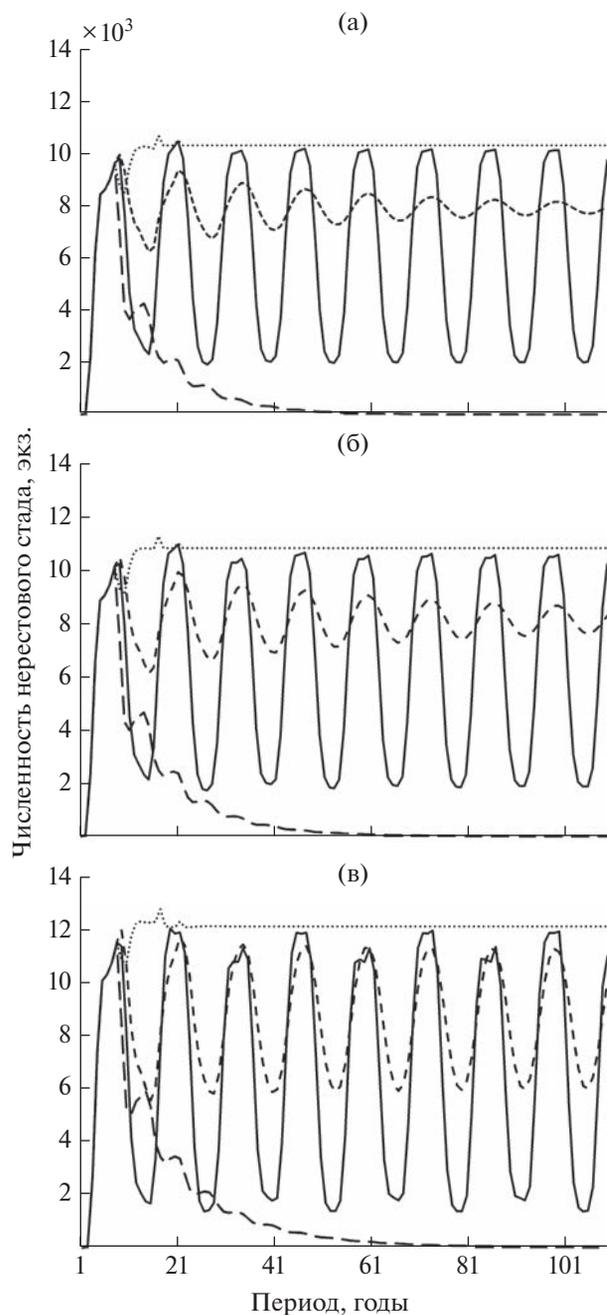
Реализация модели показала, что при неизменных условиях существования и отсутствии промысла для динамики популяции атлантического лосося характерна автономная ритмика в форме периодического процесса — гармонических незатухающих колебаний с периодом 13 лет и амплитудой от двух до десяти тысяч особей (рис. 3а). Собственная периодическая компонента, свойственная ряду популяций, в том числе популяциям атлантического лосося, обусловлена математическими свойствами используемой функции пополнения (Криксунов, 1995).

Повышение  $F$  до значения  $0.7 \text{ год}^{-1}$  приводит к постепенному затуханию автоколебаний и стабилизации численности. Увеличение интенсивности промысла ведёт к дальнейшему росту численности с максимумом при  $F 1.4–1.5 \text{ год}^{-1}$ . Равновесное состояние популяции при этом сохраняется. Дальнейшее усиление промысловых нагрузок до уровня, обеспечивающего изъятие 90% нерестового стада и выше, приводит к скачкообразному переходу системы в неравновесное состояние и быстрому, через 50 лет, исчезновению запаса (рис. 3а).

Включение в модель доли повторно нерестующих рыб в реально наблюдаемом диапазоне значений (от 0 до 0.05) не оказывает на нерестовое стадо сколько-либо заметного воздействия. Дальнейшее увеличение доли повторно нерестующих рыб в модели до 0.1 и далее (до 0.2 и выше) ведёт к постепенному увеличению амплитуды осцилляций при отсутствии промысла (рис. 3б, 3в). Чем больше доля повторно нерестующих лососей, тем больший пресс промысла способна выдержать популяция.

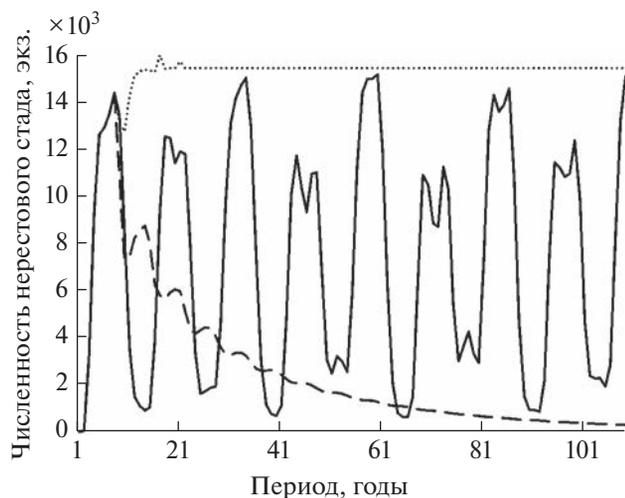
Форсированное увеличение в модели доли повторно нерестующих рыб до нереально высоких значений приводит к нарушениям колебательной ритмики — появлению чередующихся осцилляций разной амплитуды. При изъятии 90% нерестового стада численность асимптотически стремится к нулю в течение более чем столетнего периода, т.е. устойчивость популяции к промыслу значительно повышается (рис. 4).

Расчёты показали, что даже запредельное увеличение доли повторно нерестующих производителей не приводит к столько же внушительному росту численности запаса — по сравнению с ситуацией полного отсутствия повторно нерестующих рыб при отсутствии промысла и при относительной величине “остатка” в 50% средняя численность популяции увеличивается всего лишь на 17%. Лимитирующим фактором являются численные значения параметров функции, описывающей процесс пополнения. Функция Рикера отражает рекуррентную зависимость между каждым последующим и предшествующим состоянием популя-



**Рис. 3.** Поведение модельной популяции атлантического лосося *Salmo salar* при отсутствии повторно нерестующих рыб (а), доле таких рыб 5 (б), 20% (в) и разном промысловом усилии при коэффициенте промысловой смертности, равном 0 (—), 0.5 (- - -), 1.4 (····) и 3.0 (- · - ·).

ции (Криксунов, Бобырев, 2007), что в свою очередь связано с наличием плотностного фактора, отражающего экологическую ёмкость среды. Иначе говоря, если кормовой ресурс реки может обеспечить воспроизводство максимум 10–15 тыс. лососей, то ожидать возврата большего количества не



**Рис. 4.** Поведение модельной популяции атлантического лосося *Salmo salar* при величине “остатка” 50%. Обозначения см. на рис. 3.

следует, даже при избыточном количестве откладываемой икры.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Причины, определяющие сроки начала нерестовой миграции, равно как и повторного нереста изучены недостаточно, но, вероятно, наступление сроков созревания и формирования стратегий жизненного цикла является итогом совокупного воздействия экологических, генетических факторов и физиологического статуса (Moblely et al., 2021). Существует также оригинальная гипотеза, согласно которой биохимический механизм реализации смерти сёмги после нереста может быть выключен под воздействием глосидий европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera* L.), паразитирующих на жабрах лососей (Зюганов, 2005).

С эволюционной точки зрения, существование явления повторного нереста у лососей должно иметь приспособительное значение. Очевидно, что вид атлантический лосось сочетает две репродуктивные стратегии — моноциклию, предполагающую единственный в жизни репродуктивный эпизод (как, например, у дальневосточных лососей), и полициклию, характеризующуюся распределением репродуктивных усилий во времени, что свойственно большинству видов (Hughes, 2017). Наличие и соотношение внутри популяции разных жизненных стратегий в конечном счёте определяет репродуктивный успех всей популяции. В любом случае растянутость репродуктивного процесса является одним из элементов репродуктивной стратегии. Увеличению промежутка времени, за который сёмга одной генерации становится половозрелой, способствуют мозаич-

ность возрастного состава, наличие представителей осенней сезонной расы и повторно нерестующих особей. Набор этих факторов позволяет растянуть процесс размножения одной когорты на семь и более лет. Расширение темпоральных границ процесса воспроизводства обеспечивает возможность скрещивания представителей разных генераций, что в свою очередь способствует устойчивости полиморфизма и сохранению внутривидовой генетической компоненты (Алтухов, 1995).

Помимо этого следует учесть и переменчивые условия жизни в реке, которые наряду с плотностным фактором определяют урожайность той или иной когорты. Как правило, за чередой благоприятных для эмбриогенеза и развития молоди лет следуют неблагоприятные годы. Распределение репродуктивного усилия на длительный период можно рассматривать в качестве демпфера, позволяющего увеличить шанс для части потомства развиваться в благоприятные для этого годы.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современных популяциях атлантического лосося, населяющего реки Кольского п-ова, относительная численность рыб, нерестящихся повторно, невелика и находится в диапазоне от доли процента до 5%.

На имитационной математической модели показано, что постепенное увеличение доли повторно нерестующих особей в нерестовой части популяции атлантического лосося приводит к возрастанию амплитуды автоколебаний и повышению устойчивости популяции к промыслу. Эта закономерность начинает ощутимо проявляться только при условии превышения относительным количеством повторно нерестующих рыб величины 5%. Наблюдаемое в настоящее время ничтожное количество таких рыб слабо влияет на процесс воспроизводства и динамические свойства системы и не приводит к заметному повышению численности.

Факт повторного нереста у атлантического лосося наряду с множеством возрастных комбинаций и наличием сезонных рас, свойственных этому виду, следует рассматривать в качестве приспособительного явления, одного из элементов стратегии воспроизводства, выражающейся в растягивании репродуктивного усилия во времени, что обеспечивает скрещивание рыб из разных когорт, способствуя тем самым сохранению внутривидовой генетической разнообразия.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю глубокую признательность сотрудникам ПИНРО А.В. Зубченко за ценные замечания по тексту рукописи, И.В. Самохвалову и А.Г. Потуткину за помощь в сборе материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азбелев В.В., Громов Г.Д., Лагунов И.И. 1956. О повторном нересте семги // Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР. С. 131–140.
- Алексеев М.Ю. 2003. Изучение динамики численности нерестового стада атлантического лосося реки Тулома с помощью математической модели // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 2 (14). С. 246–263.
- Алексеев М.Ю., Криксунов Е.А. 1999. Современное состояние стада семги реки Умба // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 224–231.
- Алексеев М.Ю., Зубченко А.В., Криксунов Е.А. 2006. Применение имитационного математического моделирования для оценки величины нелегального вылова семги (*Salmo salar* L.) в реке Умба // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 2 (26). С. 318–325.
- Алтухов Ю.П. 1995. Внутрипопуляционная компонента генного разнообразия. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия // Соросов. образоват. журн. № 1. С. 32–43.
- Бакитанский Э.Л., Яковенко М.Я. 1976. Миграция вальчаков атлантического лосося из р. Варзуга // Тр. ВНИРО. Т. 33. С. 33–38.
- Зубченко А.В., Калюжин С.М., Веселов А.Е. и др. 2007. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Умба (Кольский полуостров). Петрозаводск: Скандинавия, 164 с.
- Зюганов В.В. 2005. Долгожитель-паразит, продлевающий жизнь хозяина. Жемчужница *Margaritifera margaritifera* выключает программу ускоренного старения у лосося *Salmo salar* // Докл. РАН. Т. 403. № 5. С. 701–705.
- Криксунов Е.А. 1995. Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 302–321.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. 2007. Эффекты регуляции во временной и пространственной динамике популяций рыб // Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты. М.: Ижевск: НИЦ Регулярная и хаотическая динамика; Институт компьютерных исследований. С. 453–471.
- Мартынов В.Г. 1987. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО АН СССР, 36 с.
- Мельникова М.Н. 1962. Методика и результаты меченая вальчаков семги в р. Варзуга в 1958–1959 гг. // Науч.-тех. бюл. ГосНИОРХ. № 15. С. 78–81.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Новоселов А.П. 2016. Современное состояние лососеобразных рыб в водоемах европейского Северо-Востока // Тр. ВНИРО. Т. 162. С. 6–11.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Ducharme L.J.A. 2011. Atlantic salmon returning for their fifth and sixth consecutive spawning trips // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 6. P. 1661–1664. <https://doi.org/10.1139/f69-149>
- Gray R.W., Cameron J.D., McLennan A.D. 1987. Artificial reconditioning, spawning and survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., kelts in salt water and survival of their F1 progeny // Aquac. Res. V. 18. № 4. P. 309–326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1987.tb00321.x>
- Halttunen E., Jensen J.L.A., Næsje T.F. et al. 2013. State-dependent migratory timing of postspawned Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 70. № 7. P. 1063–1071. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0525>
- Hubley P.B., Amiro P.G., Gibson A.J.F. et al. 2008. Survival and behaviour of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts in river, estuarine, and coastal habitat // ICES J. Mar. Sci. V. 65. № 9. P. 1626–1634. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn129>
- Hughes P.W. 2017. Review between semelparity and iteroparity: empirical evidence for a continuum of models of parity // Ecol. Evol. V. 7. № 20. P. 8232–8261. <https://doi.org/10.1002/ece3.3341>
- Jokikokko E., Jutila E. 2005. Effect of fishing regulation on the occurrence of repeat spawners and age distribution of Atlantic salmon in a northern Baltic river // Fish. Manag. Ecol. V. 12. № 5. P. 341–347. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2005.00457.x>
- Jonsson N., Hansen L.P., Jonsson B. 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge // J. Anim. Ecol. V. 60. № 3. P. 937–947. <https://doi.org/10.2307/5423>
- Mobley K.B., Aykanat T., Czorlich Y. et al. 2021. Maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*, Salmonidae): a synthesis of ecological, genetic, and molecular processes // Rev. Fish Biol. Fish. V. 31. № 3. P. 523–571. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09656-w>
- Niemelä E., Orell P., Erkinaro J. et al. 2006. Previously spawned Atlantic salmon ascend a large subarctic river earlier than their maiden counterparts // J. Fish Biol. V. 69. № 4. P. 1151–1163. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01190.x>
- Reid J.E., Chaput G. 2012. Spawning history influence on fecundity, egg size, and egg survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, New Brunswick, Canada // ICES J. Mar. Sci. V. 69. № 9. P. 1678–1685. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss091>
- Talbot C., Stagg R., Eddy F. 1992. Renal, respiratory and ionic regulation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts following transfer from fresh water to seawater // J. Comp. Physiol. B. V. 162. № 4. P. 358–364. <https://doi.org/10.1007/BF00260764>