

УДК 597.552.51–113.4

А.М. Каев¹, Л.А. Животовский^{2*}

¹ Институт опережающего развития Сахалинского государственного университета, 693008, г. Южно-Сахалинск, Коммунистический проспект, 33;

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, 119991, г. Москва, ул. Губкина, 3

НОВЫЕ ДАННЫЕ К ДИСКУССИИ О ЛОКАЛЬНЫХ И ФЛЮКТУИРУЮЩИХ СТАДАХ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*

При мониторинге подходов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к южной части о. Сахалин (юго-восточное побережье острова и зал. Анива) в 2014 г. обнаружены необычные изменения в динамике уловов и биологических показателей рыб, что могло быть следствием подхода рыб курильского происхождения. Для проверки гипотезы изучена структура чешуи горбуши из уловов в этих районах (появление дополнительного пика в подходах горбуши на фоне превышения её уловов по отношению к прогнозу, необычное увеличение относительной плодовитости самок во второй половине хода) и на о. Итуруп (соответственно снижение уловов и сравнительно высокая относительная плодовитость самок). По результатам анализа фрагментов склеритограмм, отражающих рост рыб в первые месяцы морского периода жизни, сделано заключение о массовом появлении в водах южной части Сахалина горбуши, происходящей с о. Итуруп. Это первое подтверждение гипотезы флюктуирующих стад горбуши, полученное ихтиологическими методами. Предполагается, что массовый стрейнг горбуши происходит в годы смены доминант у поколений нечётных и чётных лет нереста.

Ключевые слова: горбуша, динамика уловов, о. Сахалин, о. Итуруп, структура чешуи, стрейнг.

Каев А.М., Zhivotovsky L.A. New findings to discussion on local versus fluctuating stocks of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* // Izv. TINRO. — 2016. — Vol. 187. — P. 122–144.

Some patterns in dynamics of catch and biological parameters of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* returned to the southeastern coast of Sakhalin Island and the Aniva Bay in 2014 (additional peak in the return abundance and unusual increase in relative fecundity of females in the second half of the return) could be interpreted as presence of the fish from Kuril Islands. This hypothesis was proven by the scale structure analysis, using the known difference between the pink salmon from southern Sakhalin and Iturup Island by the total number of sclerites and the depth of the local minimum in the first eight intersclerite distances caused by different environments. The fish of Kuril origin was found in all samples collected on the southeastern coast of Sakhalin on August 6, 7, 14, and 18, with its portion increasing in later catches, and in the sample collected in the Ostrovka River on the eastern shore of the Aniva Bay on August 18, but wasn't found in the sample collected in the same site on August

* Каев Александр Михайлович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: kaev@outlook.com; Животовский Лев Анатольевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: levazh@gmail.com.

Kaev Alexander M., D.Sc., head of laboratory, e-mail: kaev@outlook.com; Zhivotovsky Lev A., D.Sc., head of laboratory, e-mail: levazh@gmail.com.

25, and only a small portion of the fish of Kuril origin was found in the marine sample taken at the Busse Lagoon. The pink salmon in the Kura River on the western shore of the Aniva Bay had mixed origin, too, but without signs of the Kuril origin. This is the first real evidence of the salmon straying and the hypothesis of fluctuating stocks of pink salmon obtained with the ichthyological methods, though possibility of the straying is debating many years. This phenomenon has high theoretical and practical importance. The new findings show that mass movement of pink salmon between different reproduction regions is quite real, though maybe it happens rarely, presumably during the shift of domination between the odd- and even-year broodlines. The straying of low intensity may be invisible with routine methods, that's why thorough monitoring of pink salmon stocks in different areas of its reproduction is necessary for understanding its population structure and dynamics, including detailed environmental, ichthyological and genetic studies.

Key words: pink salmon, catch dynamics, Sakhalin Island, Iturup Island, scale structure, straying.

Введение

Горбуша выделяется среди тихоокеанских лососей не только в среднем большей численностью, но и высокой изменчивостью уловов. Последнее обусловлено, в частности, её минимальной продолжительностью жизни, почти все рыбы нерестятся на втором году жизни. В результате у горбуши существуют практически изолированные друг от друга генеративные линии поколений нечётных и чётных лет. С одной стороны, это ведёт, как правило, к большим различиям уловов в смежные годы, когда одна линия является доминантной, а другая рецессивной. С другой стороны, такая особенность возрастной структуры приводит к существенным изменениям численности и внутри каждой из генеративных линий, так как при резком снижении численности какой-либо генерации не происходит «компенсации» величины потерь этого поколения за счёт возврата рыб иного возраста смежных поколений, как это происходит у других видов лососей. В связи с этим у горбуши чаще появляются порой необъяснимые изменения численности, когда данные мониторинга не показывают вероятных причин таких изменений. Так, на западном побережье Камчатки после неожиданного двукратного увеличения уловов в 1983 г. по сравнению с предыдущим цикличным годом уже в следующем цикличном 1985 г. произошло их резкое снижение, и этот низкий уровень запаса сохранился у последующих цикличных поколений (рис. 1). Если увеличение уловов в 1983 г. не получило должного толкования, то последующая многолетняя депрессия запаса по линии нечётных лет объяснена негативными процессами для воспроизводства в результате многократного переполнения нерестилищ производителями горбуши в 1983 г. (Шевляков и др., 2013). В эти же годы на восточном побережье Сахалина после достижения в 1980 г. сравнительно высокого для тех лет вылова в 1982 г. тоже произошло резкое сокращение численности горбуши, что привело к многократной ошибке прогноза.

В этот период было замечено, что в некоторые годы происходили разнонаправленные изменения уловов горбуши в основных районах её промысла. Так, в 1979, 1982, 1984 гг. снижению уловов на восточном побережье Сахалина соответствовало их увеличение на западном побережье Камчатки, а в 1985 г. ситуация в этих районах развивалась уже с противоположным знаком (рис. 1). В эти же годы по результатам генетических исследований лососей было установлено, что у горбуши уровень различия между рыбами генеративных линий чётных и нечётных лет значительно выше, чем между рыбами разных территориальных группировок (Aspinwall, 1974; Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989; и мн. др.). Причём уровень генетической дивергенции между разными территориальными группировками у горбуши оказался также значительно ниже, чем у других видов тихоокеанских лососей (Животовский, Глубоковский, 1989). Эти три причины (слабо выраженная межрегиональная генетическая дивергенция, разные по направленности изменения численности рыб крупных стад, эпизодически возникающие крупные ошибки прогнозов вплоть до разнонаправленных тенденций в изменениях ожидаемой и фактической численности) привели к возник-

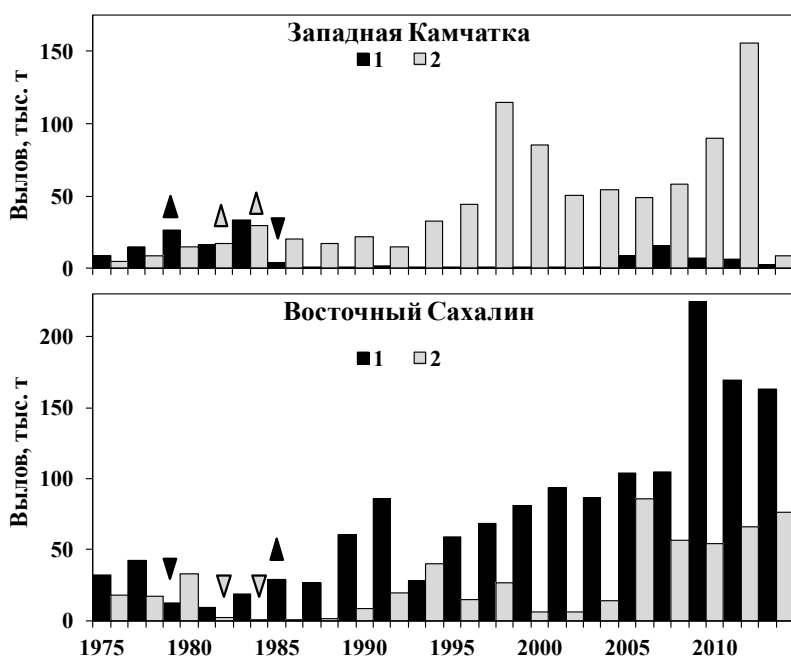


Рис. 1. Динамика уловов горбуши в нечётные (1) и чётные (2) годы на западной Камчатке и восточном Сахалине: символами указаны синхронные разнонаправленные изменения уловов
 Fig. 1. Dynamics of pink salmon catches in odd (1) and even (2) years in western Kamchatka and eastern Sakhalin. Synchronic opposite changes in catches are shown by arrows

новению гипотезы флюктуирующего стада горбуши (Глубоковский, Животовский, 1986). С появлением этой гипотезы сообщество исследователей разделилось на два лагеря. Одни ученые согласились с авторами гипотезы, что порой может происходить значительный стрейнг, т.е. перераспределение нерестовых потоков между районами воспроизводства разных стад горбуши, другие продолжали считать верной концепцию локальных стад, приверженцы которой (Бирман, 1985; Алтухов и др., 1997) полагали, что стадо является единицей воспроизводства и прогноза. При этом сторонниками концепции локальных стад введено в систему своих взглядов уточнение, что хоминг горбуши связан с возвратом не в родную реку, а в систему рек в районе воспроизводства того или иного стада (Гриценко, 1990; Иванков, 1993).

В процессе многолетней дискуссии выдвигались как возражения против гипотезы флюктуирующих стад горбуши (Алтухов и др., 1997; Кляшторин, 2001; Бугаев, Шевляков, 2008), так и предположения о возможности перераспределения рыб между разными районами в годы сильно выраженных аномалий циркуляции водных масс на путях нерестовой миграции (Шунтов, 1994, 1996). Однако до сих пор нет веских доказательств в пользу каждой из этих версий. Первая точка зрения базируется на реально присущих различиях по морфологическим и другим признакам у горбуши из разных районов воспроизводства (Иванков и др., 1996; Иванков, 2011). В то же время низкий уровень межрегиональной генетической дифференциации является серьезным аргументом в пользу перераспределений горбуши между разными районами её воспроизводства, однако до сих пор не получено неопровержимых свидетельств такого перемещения рыб. Показанное по результатам возврата меченых рыб (ампутация в разной комбинации плавников у выпускаемой с заводов молоди) перемещение в один год курильской горбуши на Сахалин, а в другой, напротив, сахалинской горбуши на Итуруп (Рухлов, Любаева, 1980) не может считаться доказательством стрейнга ввиду допущенных в процессе мечения серьезных методических погрешностей (Каев, Чулахин, 2003). Равным образом вторичная поимка горбуши, меченной навесными метками в районе северной оконечности о. Итуруп, только в пределах этого острова (Иванков,

1967, 1968; Чупахин, 1973) не может считаться полноценным аргументом против гипотезы флюктуирующих стад. Во-первых, первичная поимка рыб происходила уже на подходах к основным районам её лова на острове, во-вторых, такие эксперименты и появление массового стрейнга могли не совпасть по годам ввиду своей эпизодичности.

Весомым свидетельством в пользу массового стрейнга у горбуши могли бы служить наблюдения за ходом производителей в 2006 г. в р. Гыджу (северное Приморье), когда в сентябре в неё зашло почти такое же количество рыб (53 тыс. экз.), как и в обычные сроки нерестовой миграции — в июне-июле (60 тыс. экз.), что дало основания предполагать, что произошел заход в эту реку рыб из охотоморской осенней группировки (Золотухин, 2006). Районом происхождения этих рыб мог быть, к примеру, сахалинский зал. Анива, соответствующий по срокам нерестового хода, в котором в 2006 г. наблюдалась аномально высокая численность горбуши. Однако эта версия так и осталась предположением, не подкреплённым дополнительными исследованиями. К тому же неизвестно, наблюдались ли такие необычные заходы в другие реки этого побережья или это локальное явление, связанное с эпизодическим появлением одной «заблудившейся» стаи, что по своим объёмам соответствует уровню стрейнга, обычному для других видов лососей (Кляшторин, 1986). Существенная доля «чужих» рыб установлена по результатам сопоставления с помощью компьютерных программ характеристик чешуи камчатской горбуши в 2010, 2011 гг. Так, в 2011 г. у западного побережья Камчатки доля рыб восточнокамчатского происхождения составила 81,8 %, а у восточного побережья полуострова доля рыб западнокамчатского происхождения — 12,0 % (Бугаев и др., 2013). Если эти доли сопоставить с численностью горбуши на обоих побережьях Камчатки (возврат плюс стрейнг минус «чужая»), то получается, что при возврате на западное побережье полуострова низкоурожайного поколения 96,6 % рыб мигрировало на другое побережье, а при возврате на восточное побережье высокоурожайного поколения на другое мигрировало только 2,1 % рыб. Похожая ситуация наблюдалась и в предыдущий год, но уже с противоположным соотношением численности рыб на этих побережьях, т.е. мощная экспансия в соседний регион происходила у малоурожайных поколений, в то время как общеизвестно, что именно при возврате поколений горбуши аномально высокой численности её производители встречаются в некоторых небольших реках или в притоках крупных рек, в которых до этого многие годы они не наблюдались. Справедливости ради отметим, что исследователи поставили под сомнение полученные результаты, объяснив их системным методическим сбоем в работе идентификационной модели. И это вполне вероятно, учитывая существенные изменения в профиле склеритограмм у горбуши в период нагула сеголеток этих поколений в Охотском море, особенно поколения 2011 года возврата (Каев, 2015а, б).

Детальный анализ исходных данных, использованных для прогнозов, и сопоставление прогнозных и реальных подходов горбуши к восточному побережью Сахалина за 30-летний период показали, что крупных ошибок прогноза в ряде случаев можно было избежать при правильной трактовке имевшихся данных (Каев, 2011), т.е. не все случаи неожиданного резкого снижения или увеличения численности следует рассматривать как возможное проявление стрейнга. К примеру, многократное увеличение уловов горбуши на восточном побережье Сахалина в 2006 г. (рис. 1) могло быть предсказанным, как это случилось с 3,3-кратным увеличением вылова этого вида в 2007 г. на Кунашире (Каев, 2007а), в результате чего на этом острове тоже был достигнут исторический максимум вылова по линии рецессивных поколений.

Понимание реальной ситуации становится очевидным, как правило, постфактум — только спустя некоторое время, с получением и интерпретацией новых данных. Так, в 2011 г. неожиданное резкое снижение уловов горбуши на Итурупе с 22,7 (родительское поколение) до 5,4 тыс. т и их синхронное увеличение в северной части восточного побережья Сахалина с 72,3 до 90,2 тыс. т первоначально было воспринято как возможное её перераспределение между районами воспроизводства. Этой точке зрения способствовали крупные размеры рыб в обнаруженных рассеянных скоплениях горбуши в южной части Охотского моря во второй половине августа, что было предположительно

принято за миграционный поток к Сахалину рыб курильского происхождения (Шунтов, Темных, 2011). Однако результатами изучения структуры чешуи это предположение не подтверждено (Каев et al., 2012). Выяснилось также, что ожидания больших уловов горбуши на Итуруп в 2011 г. были основаны на некорректных данных по высокой численности покатной молоди (Каев и др., 2012), а её большие уловы на северо-восточном побережье Сахалина могли быть связаны, судя по структуре чешуи, с быстрым ростом мальков в условиях положительной температурной аномалии прибрежных морских вод (Каев, 2015а), т.е. синхронные разнонаправленные изменения уловов горбуши в разных районах сами по себе не могут быть свидетельством массового перемещения рыб из одного района воспроизводства в другой. Даже тщательно выполненное сопоставление по годам величины уловов в прибрежных морских водах и заходов рыб в разные реки в двух районах на западном и восточном побережьях Камчатки не является фактом, подтверждающим наличие внутрирайонного стрейнга (Бугаев, Шевляков, 2008), а лишь показывает синхронные разнонаправленные изменения численности горбуши на разных участках этих районов.

Величина уловов горбуши в XXI в. значительно превысила уровень конца предыдущего века, однако при большой амплитуде изменения уловов практически не возникало ситуаций, которые можно было бы трактовать с позиций «флюктуирующих стад» (рис. 1). Резкое увеличение вылова в 2009 г. на восточном побережье Сахалина несоизмеримо по величине с синхронным небольшим снижением уловов на западном побережье Камчатки, как и резкое их снижение в этом районе в 2014 г. — с небольшим приростом на Сахалине. На Итуруп (третий значимый район по величине уловов) вылов в 2009 г. был выше среднего, а в 2014 г. резко сократился с 26,8 (родительское поколение) до 4,5 тыс. т. Как показано выше, такие изменения величины уловов горбуши не являются необычными, но они слабо прогнозируемы на основе данных стандартного мониторинга. Однако в 2014 г. наряду с прогнозными ошибками были обнаружены необычные изменения в динамике уловов и биологических показателей рыб у юго-восточного побережья Сахалина и в зал. Анива (Каев, 2014), что вновь побудило обратиться к проблеме флюктуирующих стад.

В северной части восточного Сахалина (северо-восточное побережье и зал. Терпения) прогноз оправдался, в южной части (юго-восточное побережье и зал. Анива) уловы оказались выше, а на Итуруп существенно ниже ожидаемых. Понятно, что наличие многих неопределённостей (слабая плотность фактических наблюдений при расчёте суммарной численности покатной молоди, большая амплитуда изменений выживаемости за последующий морской период жизни) вполне могло привести к такому результату. Однако наше внимание привлекли изменения в динамике уловов, которые характеризуют фактически динамику подхода рыб к побережью, учитывая пассивный характер их лова ставными неводами. На Итуруп, где подходы горбуши оказались существенно ниже ожидаемых, и в северной части восточного побережья Сахалина, где прогноз оправдался, динамика уловов в процентном выражении соответствовала ожидаемой. А на юге Сахалина, где уловы оказались выше ожидаемых, в их динамике появился дополнительный пик в то время, когда они должны были снижаться в связи с приближением обычных сроков завершения промысла (рис. 2). Причём если рассматривать уловы в южной части Сахалина по отдельным районам, то в южном направлении отмечается увеличение доли уловов, совпадающих по времени с периодом наибольших уловов на Итуруп (рис. 3).

Численность ранней формы горбуши в 2014 г. во всех районах была незначительной. Существенное увеличение уловов начиналось с подходом рыб поздней формы, что тестировалось появлением крупных самцов и отчасти динамикой соотношения полов (Каев, 2014). Однако использование этих показателей для выделения каких-либо особенностей рыб в последней «волне» подхода не представляется возможным, так как на юго-восточном побережье Сахалина сборами проб практически не охвачен этот период хода горбуши, а в зал. Анива, где собрано наибольшее количество проб, позиции их сбора не соответствовали стандартной схеме, применявшейся в предыду-

Рис. 2. Динамика ожидаемых (пунктир) и фактических (сплошная линия) уловов горбуши в северной (северо-восточное побережье и зал. Терпения) и южной частях (юго-восточное побережье и зал. Анива) восточного Сахалина и на о. Итуруп в 2014 г.

Fig. 2. Dynamics of expected (dotted line) and observed (solid line) catches of pink salmon in northern Sakhalin (northeastern coast and Terpeniya Bay), southern Sakhalin (southeastern coast and Aniva Bay) and Iturup Island in 2014

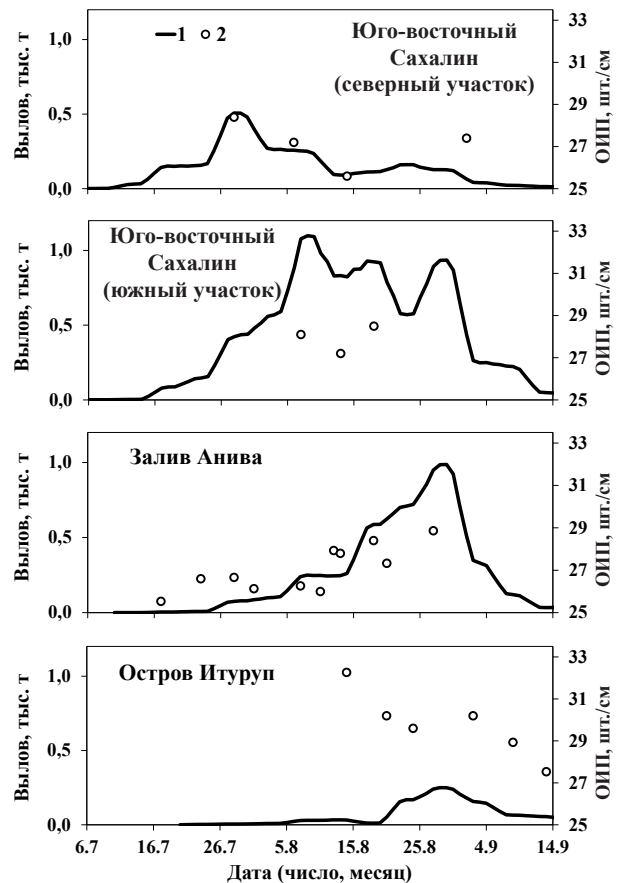
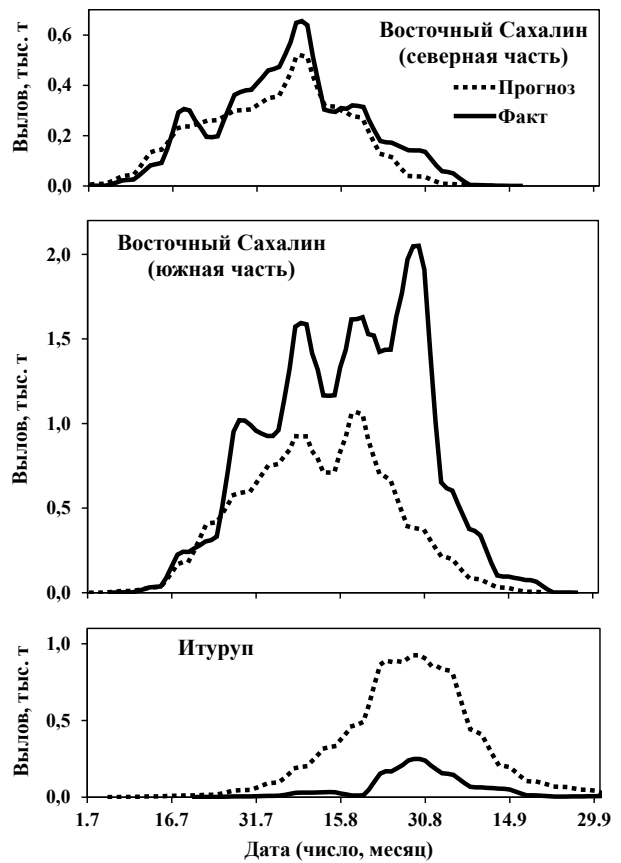


Рис. 3. Динамика уловов горбуши (1) и относительной индивидуальной плодовитости самок (2, ОИП) на северном и южном участках юго-восточного побережья Сахалина, в зал. Анива и на о. Итуруп в 2014 г.

Fig. 3. Dynamics of pink salmon catches (1) and relative individual fecundity of its females (2, ОИП) in northern and southern areas of the southeastern Sakhalin coast, in the Aniva Bay and in Iturup Island in 2014

шие годы. В связи с этим удалось выделить только один показатель — относительная индивидуальная плодовитость самок (ОИП), который свидетельствовал о необычном характере хода горбуши. Его значения обычно снижаются по мере нерестового хода, так как для ранней формы горбуши характерна в среднем более высокая плодовитость при сравнении одноразмерных самок (Каев, 2012), что и наблюдалось у горбуши по мере подхода к Итурупу (рис. 3). Однако на Сахалине значения этого показателя существенно увеличились во второй половине августа, сближаясь с более высокой ОИП самок на Итурупе.

Сочетание этих трёх параметров (разнонаправленные изменения численности горбуши на Итурупе и юге Сахалина, появление дополнительного и позднего по срокам пика в динамике уловов и необычное увеличение к концу хода ОИП самок на юге Сахалина) побудило провести изучение структуры чешуи на предмет выявления возможного массового появления горбуши курильского происхождения в водах южной части о. Сахалин.

Материалы и методы

Предметом исследования послужили электронные фотографии чешуи горбуши из проб, собранных СахНИРО в 2014 г. из промышленных (ставные невода в морском прибрежье) и исследовательских (закидные невода в нижнем течении рек) уловов на островах Сахалин и Итуруп (рис. 4). Чешуя изучена у 990 рыб. На северном участке юго-восточного побережья Сахалина (позиция 1) объём выборок составил 90 и 87 экз. (6 и 14 августа), на южном участке (позиция 2) — 50 и 86 экз. (7 и 18 августа), в бассейне зал. Анива в районе протоки оз. Буссе (позиция 3) — 92 экз. (18 августа), в р. Островка (позиция 4) — 85 и 87 экз. (18 и 25 августа), в р. Кура (позиция 5) — 92 и 80 экз. (13 августа и 2 сентября) и в центральной части охотоморского побережья Итурупа (позиция 6) — 92, 72 и 77 экз. (14 и 24 августа, 2 сентября).

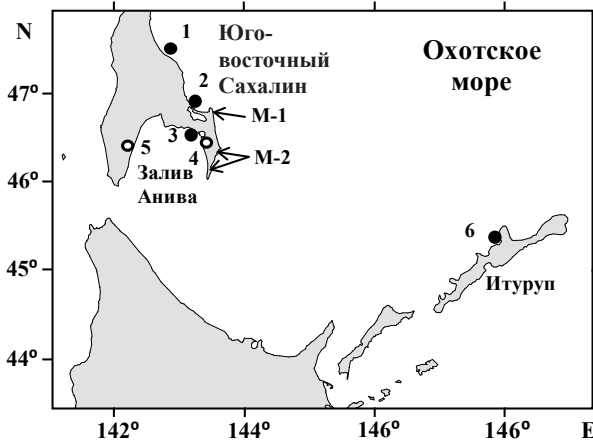


Рис. 4. Позиции сбора проб горбуши в 2014 г. в ставных неводах на северном (1) и южном участках (2) юго-восточного побережья Сахалина, в зал. Анива (3) и на о. Итуруп (6) и закидным неводом в реках Островка (4) и Кура (5); М-1 и М-2 — позиции мечения горбуши в 2014 г. (по: Антонов и др., 2014)

Fig. 4. Sites of pink salmon sampling from trap-net catches in northern (1) and southern (2) areas of the southeastern Sakhalin coast, in the Aniva Bay (3) and in Iturup Island (6), and from beach seine catches in the Ostrovka (4) and Kura (5) rivers in 2014; M-1 and M-2 are the spots for fish marking in 2014 (from: Антонов и др., 2014)

Подсчёт числа склеритов и измерения расстояний (с точностью 0,5 мм) до каждого из них осуществлялись по визуально выбираемому наибольшему радиусу на распечатках фотографий чешуи (примерно 200-кратное увеличение). На чешуе многих видов рыб, в том числе и лососевых, встречаются различные деформации склеритного рисунка (Дгебуадзе, Чернова, 2009), поэтому до начала измерений изучали характер склеритных образований, отбраковывая всевозможные помехи (ложные склериты, загрязнения или, напротив, локальные исчезновения линии склерита) и выбирая оптимальное направление радиуса для минимизации завышения или занижения числа подсчитываемых склеритов. Проблема в том, что на чешуе отмечаются хаотично расположенные места раздвоения и слияния склеритов. Как следствие, их количество в первой годовой зоне (ПГЗ) роста чешуи может различаться в зависимости от характера деформаций до ± 3 экз., что весьма существенно, так как амплитуда изменений их общего количества в этой зоне

в целом для пробы обычно не превышает 10 экз. Предварительно определили, что изменения склеритограмм, связанные с небольшим смещением направления выбираемого радиуса ($\pm 15^\circ$), не выходят за пределы внутригрупповой изменчивости этого параметра в исследуемой пробе (Каев, Пулькина, 2016). Еще одним нюансом, вносящим коррективы в процесс измерения, является деформация центральной части чешуи, в первую очередь центральной чешуйной пластинки. В связи с этим измерение расстояний до каждого последующего склерита начинали от края центральной чешуйной пластинки (1-й склерит). За внешнюю границу ПГЗ принимали средний из 5 смежных склеритов с минимальной суммой межсклеритных расстояний (Каев, 2015а).

Межсклеритные расстояния непостоянны по окружности. Как правило, в месте локального расширения одного межсклеритного расстояния происходит сужение соседнего, поэтому первичные данные сглажены с применением минимального шага (по трём смежным значениям), с тем чтобы сохранить все имеющиеся на чешуе чередования групп сужающихся или расширяющихся межсклеритных расстояний. Для унификации данных (изменения формы и размеров чешуи) межсклеритные расстояния выражены в процентах к длине радиуса ПГЗ (без 1-го склерита). С учётом того, что количество склеритов на чешуе разных рыб неодинаково, для сопоставления склеритограмм выбран вариант нормирования числа склеритов к какому-либо единому значению (Темных, 1998), в данном случае к 23 склеритам как наиболее часто встречающемуся варианту у горбуши юго-восточного побережья Сахалина (Каев, 2015б).

Статистическая обработка выполнена с применением программ «Microsoft Excel» и «Statistica» и рекомендаций Н.А. Плохинского (1970). При попарном сравнении склеритограмм оценивали различия между средними значениями всех межсклеритных расстояний в соответствии с их порядковым номером. Достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера (F). Значимость результатов регрессионного анализа устанавливали по коэффициенту детерминации (R^2). Нормальность распределений признака определяли по критерию Колмогорова (λ). В тексте использованы следующие символы: $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка, SD — среднее квадратичное отклонение, p — уровень значимости нуль-гипотезы, n — объём выборки.

Использованные данные по численности и величине уловов горбуши основаны на первичных данных, результаты обработки которых представлялись в виде статистических документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам*.

Некоторые специфические методики обработки данных применялись исходя из предварительных результатов анализа первичных материалов. Такие методики представлены далее, так как они являются непосредственным продуктом данного исследования.

Результаты и их обсуждение

По числу склеритов в ПГЗ (рис. 5) горбуша на о. Итуруп ($M = 23,1$, $SD = 1,57$, $n = 241$) достоверно отличалась от горбуши юго-восточного побережья Сахалина ($M = 24,2$, $SD = 1,90$, $n = 313$; $F = 46,4$) и зал. Анива ($M = 25,2$, $SD = 1,90$, $n = 436$; $F = 200,9$). Между рыбами из двух последних районов также наблюдались статистически достоверные различия по числу склеритов ($F = 51,2$), однако в данном случае весьма важно, что у горбуши на Итурупе было наименьшее число склеритов в ПГЗ, что облегчает возможности для идентификации её возможного присутствия в водах Сахалина. Однако области распределения этого признака из рассматриваемых районов в значительной степени перекрываются, т.е. этот критерий сам по себе малоэффективен для решения поставленной задачи.

* Russian Pacific salmon hatchery releases, commercial fishery catch statistics, and sport fishery harvest statistics for 2004 season: NPAFC Doc. 2005. № 918. 14 p. (Available at <http://www.npafc.org>); Biostatistical information on salmon catches, escapement, outmigrants number, and enhancement production in Russia in 2005: NPAFC Doc. 2006. № 999. 15 p. (Available at <http://www.npafc.org>.)

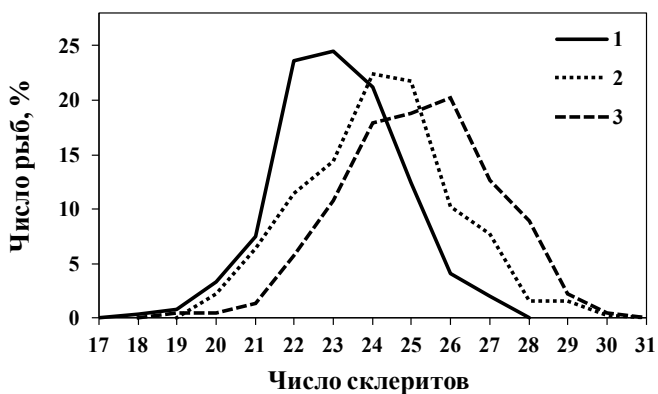


Рис. 5. Распределения по числу склеритов в первой годовой зоне чешуи у горбуши на о. Итуруп (1), юго-восточном побережье Сахалина (2) и в бассейне зал. Анива (3) в 2014 г.

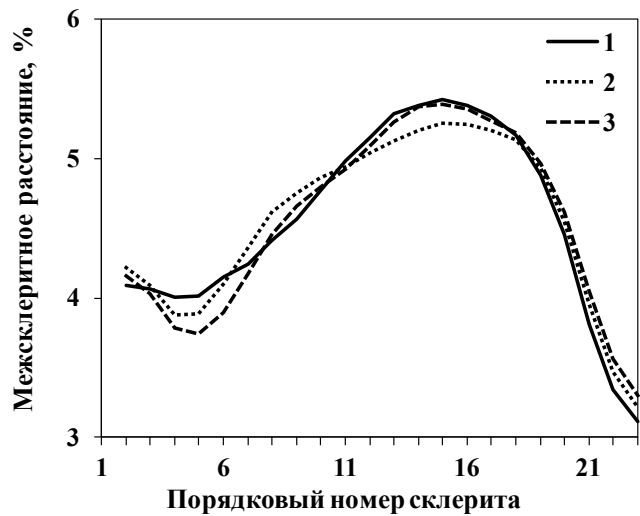
Fig. 5. Distribution of the circuli counts at the first-year scale zone for the pink salmon from Iturup Island (1), southeastern Sakhalin coast (2) and Aniva Bay (3) in 2014

Конфигурация последовательно расположенных межсклеритных расстояний, на первый взгляд, незначительно различается у горбуши из разных районов (рис. 6). Однако ранее уже обращалось внимание, что уровень различий между группами межсклеритных расстояний, характеризующих нагул молоди на морских акваториях, прилегающих к районам воспроизводства разных стад, выше, чем для распределений, формирующихся в процессе нагула сеголеток с конца лета в совместных обширных скоплениях в Охотском море (Каев, 2015а). Действительно, средние значения критерия Фишера для первых 8 сравниваемых пар межсклеритных расстояний выше, чем для последующих 10 пар как при сравнении склеритограмм горбуши Итурупа со склеритограммами горбуши юго-восточного побережья Сахалина (11,6 против 10,8) и зал. Анива (21,0 против 1,7), так и горбуши из разных районов Сахалина (13,8 против 8,3). Особое внимание привлекает расхождение кривых в районе локального минимума межсклеритных расстояний (4–6-й склериты). На наличие этого минимума, хорошо выраженного у лососей, начинающих морской нагул у юго-западного побережья Охотского моря, в отличие от лососей в восточных районах моря, уже обращалось внимание при изучении горбуши (Темных, 1998) и кеты (Каев, 1998). Возможно, что формирование этого минимума связано с системой течений. Сравнительно тёплые океанические воды, проникая в Охотское море через проливы северной части Курильской гряды, распространяются в северном направлении, формируя гидрологический режим в центрально-восточной части моря. А вдоль Сахалина в южном направлении движутся воды Восточно-Сахалинского холодного течения (Чернявский, 1981). По современным данным, интенсивность этого течения летом сильно ослабевает вплоть до того, что южнее мыса Терпения оно «размывается». В то же время прибрежные воды южной части Сахалина и охотоморского побережья Итурупа прогреваются в том числе за счёт образования в юго-западной части Охотского моря вихревых потоков проникающего сюда через прол. Лаперуза тёплого течения Соя (Пищальник и др., 2003). После нагула в сравнительно благоприятных условиях прибрежных вод молодь из южных районов Сахалина при откочёвке в центральную часть Охотского моря в большей мере оказывается под воздействием трансформированных холодных вод Восточно-Сахалинского течения, чем молодь из заливов о. Итуруп. В результате на чешуе горбуши, происходящей из рек южной части Сахалина, формируется значительно более выраженный локальный минимум в ширине межсклеритных расстояний, чем на чешуе горбуши, происходящей из рек Итурупа. Правдоподобность этой версии подкрепляется такими же особенностями формирования этого локального минимума на чешуе горбуши Итурупа и южной части Сахалина в предыдущие годы (Каев, 2015а), т.е. такая особенность может служить объективным критерием для идентификации рыб, происходящих из рассматриваемых районов, в их общих скоплениях.

Если это действительно так, то конфигурация локального минимума у горбуши с малым числом склеритов в ПГЗ в водах Сахалина должна изменяться, приближаясь к таковой у горбуши Итурупа. Для проверки этой гипотезы рыб разделили на две группы — до 23 склеритов включительно (вероятное доминирование особей курильского происхождения) и с 24 склеритами и более, представительство которых выше у

Рис. 6. Склеритограммы первой годовой зоны чешуи у горбуши на о. Итуруп (1), юго-восточном побережье Сахалина (2) и в бассейне зал. Анива (3) в 2014 г.

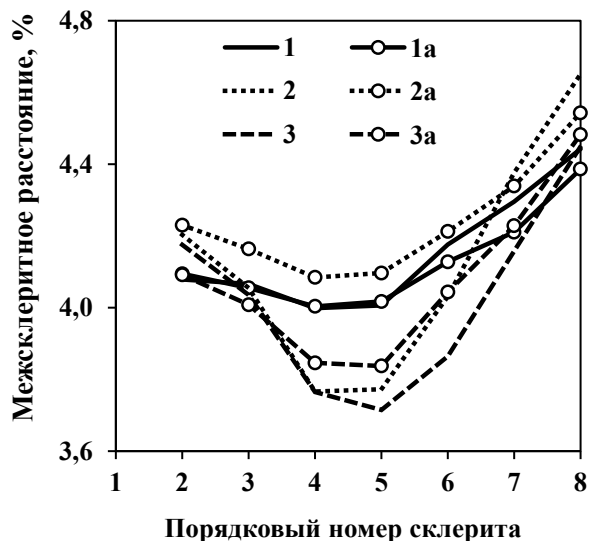
Fig. 6. Scleritograms of the first-year scale zone for the pink salmon from Iturup Island (1), southeastern Sakhalin coast (2) and Aniva Bay (3) in 2014



сахалинских рыб (см. рис. 5). Примечательно, что у горбуши Итурупа конфигурация склеритограмм у рыб с малым числом склеритов практически не отличается от таковой у рыб с большим числом склеритов (среднее для 7 сравниваемых пар $F = 0,66$, $p > 0,05$). У горбуши из уловов у юго-восточного побережья Сахалина эти кривые существенно разошлись ($F = 9,85$, $p < 0,01$), при этом у кривой, характеризующей рыб с малым числом склеритов, заметно уменьшился прогиб в зоне локального минимума (рис. 7). У горбуши из уловов в бассейне зал. Анива эти изменения не так заметны ($F = 2,78$, $p > 0,05$), однако в двух из семи сравниваемых пар рассматриваемых фрагментов склеритограмм значения F превысили критические для 1-го и 2-го стандартного порога статистической значимости.

Рис. 7. Фрагменты склеритограмм первой годовой зоны чешуи горбуши на о. Итуруп (1), юго-восточном побережье Сахалина (2) и в бассейне зал. Анива (3) в 2014 г., у которой насчитывалось в данной зоне роста ≤ 23 (с индексом «а») и более 24 склеритов (без индекса)

Fig. 7. Scleritogram fragments of the first-year scale zone for the pink salmon from Iturup Island (1), southeastern Sakhalin coast (2) and Aniva Bay (3) in 2014. The fragments with ≤ 23 circuli in this zone are marked with «a»



Эти предварительные результаты позволяют предполагать присутствие рыб, происходящих с о. Итуруп, в уловах горбуши на юго-восточном побережье Сахалина и, в меньшей степени, в зал. Анива. Однако они основаны на данных о части рыб — с числом склеритов в ПГЗ 23 и меньше. Хотя доля таких рыб больше у горбуши Итурупа, они встречаются и у сахалинской горбуши. В то же время у 40 % рыб из проб, собранных в водах Итурупа, в ПГЗ насчитывалось по 24 и более склеритов. Поэтому искусственный выбор числа 23 как точки разделения в зоне трансгрессии распределения числа склеритов оказался качественно удобным для предварительного анализа картины, однако он не обеспечивает статистическую оценку результата. В связи с этим

мы разработали иной подход, связанный с анализом более полного набора данных. Он основан на том, что профили межсклеритных расстояний на выделяемом фрагменте склеритограмм чешуи горбуши в каждом из районов сбора на Сахалине существенно расходятся с аналогичным профилем для горбуши Итурупа (рис. 8). При этом профили для северного и южного участков юго-восточного побережья Сахалина слабее расходятся между собой (значения F от 0,00 до 4,22, в среднем 1,08) в сравнении с таковыми для восточного и западного побережий зал. Анива (значения F от 0,12 до 6,93, в среднем 2,06), у которых в двух из семи сравниваемых пар отмечены статистически значимые различия по ширине межсклеритных расстояний. Как показано выше, уменьшение глубины изгиба на фрагменте склеритограммы может выступать в качестве критерия присутствия курильских рыб в водах Сахалина. Таким образом, требуется выбрать некие параметры профиля первых межсклеритных расстояний в качестве индивидуальных признаков и количественно охарактеризовать различные выборки горбуши. Для этого можно использовать, например, квадратичную аппроксимацию каждого индивидуального профиля, которая описывается тремя параметрами: M_0 — точка минимума фактического профиля, C — аппроксимационное значение межсклеритного расстояния в точке минимума, A — параметр, по которому оценивается крутизна профиля, равен приросту величины y при увеличении x на один склерит от точки M_0 (рис. 9).

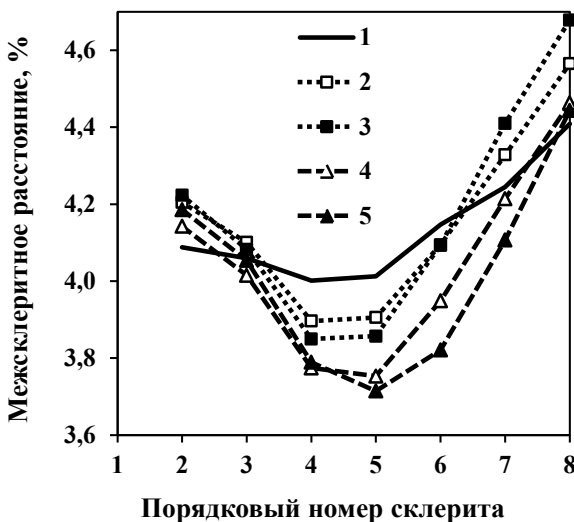


Рис. 8. Средние профили фрагментов склеритограмм первой годовой зоны чешуи горбуши на о. Итуруп (1), северном (2) и южном (3) участках юго-восточного побережья Сахалина, восточном (4) и западном (5) побережьях зал. Анива в 2014 г.

Fig. 8. Average profiles of the sclerogram fragments of the first-year scale zone for the pink salmon from Iturup Island (1), northern (2) and southern (3) areas on southeastern Sakhalin coast, and eastern (4) and western (5) shores of the Aniva Bay in 2014



Рис. 9. Квадратичная аппроксимация индивидуального профиля межсклеритных расстояний: пунктирная линия — фактические значения (индивидуальный профиль); сплошная линия — квадратичная аппроксимация

Fig. 9. Quadratic approximation of individual profile of intercirculi distances (solid line). Factual individual profile is shown by dotted line

Наибольшие различия между горбушей Итурупа и горбушей Сахалина определяются параметром A (табл. 1). При этом рыбы, пойманные в восточной части зал. Анива и на юго-восточном побережье Сахалина, не различаются по этому параметру, а горбуша с западного побережья залива близка к ним, вследствие чего не сможет повлиять на оценку примеси горбуши Итурупа. Следовательно, именно параметр A пригоден для решения задачи выявления примеси горбуши Итурупа в уловах на южном Сахалине, если таковая там имеется.

Средние значения параметров профиля межсклеритных расстояний
в разных районах сбора проб

Average parameters of intercirculi-distance profile for certain areas of sampling

Район	Параметры		
	A	M_o	C
О. Итуруп	0,024	3,88	4,01
Юго-восточное побережье Сахалина	0,056	4,37	3,92
Восточное побережье зал. Анива	0,058	4,52	3,80
Западное побережье зал. Анива	0,065	4,75	3,75

Итак, каждая рыба может быть описана следующими двумя важными индивидуальными характеристиками: числом склеритов (S) и крутизной профиля межсклеритных расстояний (A), определяемого по первым 8 склеритам. Это предположение вполне согласуется со статистически значимой корреляцией между величиной межсклеритных расстояний и темпом роста горбуши, в то время как корреляция числа склеритов на чешуе с ростом рыб и с продолжительностью их морского обитания отсутствует (Каев, 2015б). Если горбуша Итурупа пришла на южный Сахалин и была представлена в совместных уловах с местной горбушей, у которой и число склеритов, и параметр A в среднем выше, то согласно теории статистики в смешанном улове должна возникнуть положительная взаимосвязь между этими параметрами. Для тестирования смеси можно использовать метод линейной регрессии. Если регрессия незначима (о чём можно судить по величине и уровню значимости коэффициента детерминации R^2), то присутствие «чужой» горбуши не выявлено. Если же коэффициент детерминации статистически значим, то это свидетельствует о наличии в улове мигрантов с о. Итуруп. Чем выше коэффициент детерминации, тем больше в улове таких мигрантов. Для корректного использования метода линейной регрессии проверена нормальность распределения признака A : по всем выборкам отклонение было незначимым ($p > 0,2$).

Как и ожидалось, у горбуши Итурупа регрессия A на S оказалась незначимой, коэффициент регрессии и коэффициент детерминации близки к нулю (рис. 10), в то время как у горбуши юго-восточного побережья Сахалина между этими показателями выявлена высокая статистическая значимость ($p < 0,001$), а коэффициент детерминации ($R^2 = 0,145$) соответствует коэффициенту корреляции между A и S на уровне 0,38. Чтобы убедиться в том, что полученный результат не случаен, мы проанализировали данные по горбуше юго-восточного Сахалина более подробно. Горбуша юго-восточного Сахалина представлена четырьмя пробами, собранными в разное время на двух участках побережья — северном и южном. При отдельном анализе каждой из этих проб везде были получены коэффициенты детерминации с высоким уровнем статистической значимости ($p < 0,001$). Причем для проб, собранных позднее, были характерны более высокие значения коэффициента детерминации, а именно — для проб с северного и южного участков юго-восточного побережья Сахалина величины R^2 были 0,116 и 0,112 (собраны соответственно 6 и 7 августа 2014 г.), в то время как для более поздних проб (14 и 18 августа) величины коэффициента детерминации были 0,132 и 0,136. Судя по этим пробам, доля курильских мигрантов в уловах увеличивалась по мере подходов горбуши к побережью, что соответствует первоначальной гипотезе, основанной на динамике уловов и биологических показателей рыб.

Неоднозначные данные получены по бассейну зал. Анива. На восточном побережье залива в пробе из р. Островка от 18 августа коэффициент детерминации оказался статистически значимым ($R^2 = 0,118$; $p < 0,01$) и близким по величине к его значениям в пробах с юго-восточного побережья острова, а в выборке от 25 августа практически нулевым ($R^2 = 0,008$). Примерно среднюю позицию между этими крайними вариантами заняло значение коэффициента детерминации, рассчитанное для морской выборки в районе оз. Буссе ($R^2 = 0,070$; $p < 0,05$). По аналогичным данным в пробе, взятой 13 августа в р. Кура (западное побережье залива), оценка присутствия курильских рыб

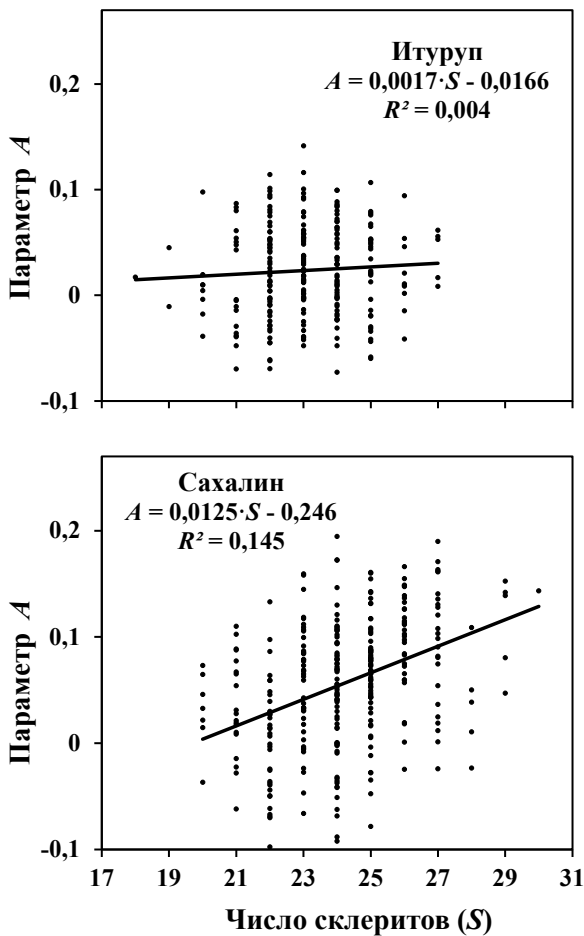


Рис. 10. Линейная регрессия параметра A на S в суммарных выборках горбуши на о. Итуруп и юго-восточном побережье Сахалина

Fig. 10. Linear regression of the parameter A on S in pooled samples of pink salmon from Iturup Island and southeastern Sakhalin coast

является незначимой ($R^2 = 0,012$; $p > 0,05$). В то же время в пробе из этой реки, взятой 2 сентября, величина коэффициента детерминации уже более существенна ($R^2 = 0,083$; $p < 0,01$), но направление регрессии A на S изменилось на отрицательное, что требует какого-то иного объяснения, не связанного с миграцией рыб курильского происхождения.

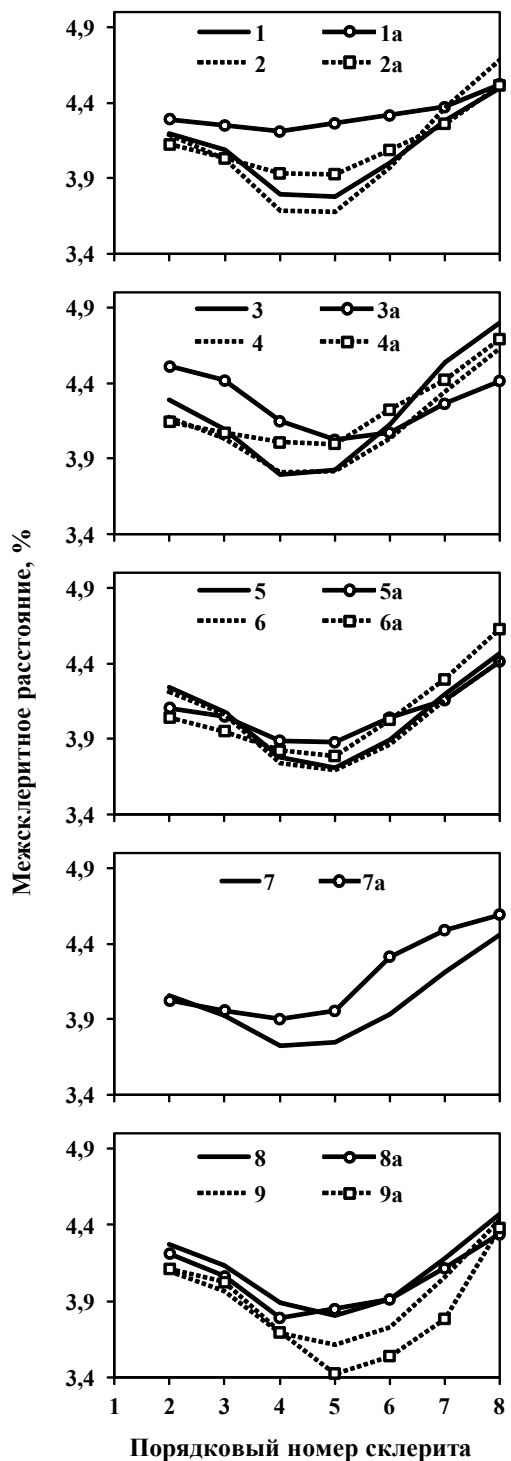
Полученные статистические результаты анализа хорошо согласуются с изменениями конфигурации фрагментов склеритограмм (со 2-го по 8-й склерит) при рассмотрении отдельных проб (рис. 11). У рыб с малым числом склеритов в ПГЗ характер кривой приблизился к курильскому типу в обеих пробах из северного участка и в поздней пробе из южного участка юго-восточного побережья Сахалина. Что касается бассейна зал. Анива, то такие изменения произошли только в пробе, взятой непосредственно на акватории залива, а в обеих пробах из р. Островка они выражены слабо. В то же время в первой пробе из р. Кура расхождений по конфигурации рассматриваемых фрагментов склеритограмм у рыб с малым и большим числом склеритов в ПГЗ практически нет, а во второй пробе, напротив, у рыб с малым числом склеритов локальный минимум стал более выраженным, чем у рыб с большим числом склеритов, т.е. ситуация по р. Кура по этому признаку, как и по итогам регрессионного анализа, не вписывается в общую схему.

Если характер локального минимума является существенным признаком для разделения особей курильского и сахалинского происхождения, то любопытно ранжировать рыб в пробах по его конфигурации. Для характеристики глубины изгиба кривой среднее значение четырёх крайних межсклеритных расстояний (2- и 3-й, 7- и 8-й склериты) разделили на среднее значение двух центральных склеритов с минимальной суммой межсклеритных расстояний (4- и 5-й или 5- и 6-й склериты). Вариация в выборе средних склеритов (какие-либо два из трёх) связана с некоторым смещением у разных рыб

Рис. 11. Фрагменты склеритограмм первой годовой зоны чешуи горбуши на северном (1 и 2 — соответственно 6 и 14 августа) и южном участках (3 и 4 — 7 и 18 августа) юго-восточного побережья Сахалина, в р. Островка (5 и 6 — 18 и 25 августа), в зал. Анива (7 — 18 августа) и в р. Кура (8 и 9 — 13 августа и 2 сентября) в 2014 г. у рыб, у которых насчитывалось ≤ 23 (с индексом «а») и более 24 склеритов (без индекса)

Fig. 11. Scleritogram fragments of the first-year scale zone for the pink salmon collected in northern area (1 — on August 6, 2 — on August 14) and southern area (3 — on August 7, 4 — on August 18) on the southeastern coast of Sakhalin, in the Ostrovka River (5 — on August 18, 6 — on August 25), in the Aniva Bay (7 — on August 18), and in the Kura River (8 — on August 13, 9 — on September 2) in 2014. The fragments with ≤ 23 circuli in this zone are marked with «а»

зоны локального минимума в ту или иную сторону. Так, если рассортировать рыб на две группы, у которых минимальная сумма межсклеритных расстояний приходится на 3, 4 и 5-й либо на 4, 5 и 6-й склериты, то соотношение этих групп у горбуши в водах Итурупа составляет 69 : 31, на юго-восточном побережье Сахалина — 64 : 36, на восточном побережье зал. Анива — 56 : 44 и на его западном побережье — 48 : 52, т.е. наряду с постепенным удалением локального минимума от центра чешуи по представленному ряду выборок отмечается заметная вариация расположения этого минимума и внутри каждой из рассмотренных выборок. С учётом слабо выраженного локального минимума на чешуе курильской горбуши рассчитываемые для неё значения соотношения (кратности) между крайними и центральными межсклеритными расстояниями должны быть ниже, чем у сахалинских рыб с хорошо выраженным локальным минимумом. Известно, что при сравнении рыб даже из хорошо различающихся выборок склеритограммы не всех особей имеют существенные различия по выбранным характеристикам (Вялова и др., 1999). Поэтому для минимизации помех, связанных с наличием пограничных типов чешуи, полученные значения дополнительно разделили на среднюю ширину первых 5 межсклеритных расстояний, тем самым ещё более увеличивая разницу между значениями, отражающими курильский и южносахалинский типы чешуи. При сравнении по этому индексу горбуши Итурупа и горбуши, пойманной на юго-восточном побережье Сахалина, в ПГЗ которой насчитывалось более 23 склеритов (выше доля рыб с сахалинским типом чешуи), его средние значения различаются с высоким уровнем статистической значимости, несмотря на существенное перекрытие распределений (рис. 12).



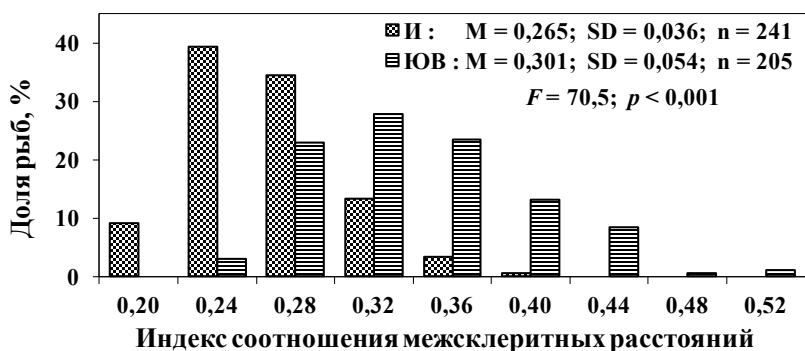


Рис. 12. Распределение по индексу соотношения межсклеритных расстояний у горбуши о. Итуруп (*И* — все особи) и юго-восточного побережья Сахалина (*ЮВ* — особи с числом склеритов в первой годовой зоне > 23)

Fig. 12. Distribution of the ratio index of intercirculi distances for the pink salmon from Iturup Island (*I* — all individuals) and southeastern Sakhalin coast (*ЮВ* — individuals with > 23 circuli in the first-year scale zone)

Ранжирование рыб по этому индексу (рис. 13) показало, что на северном участке юго-восточного побережья Сахалина рыбы с курильским типом чешуи в большей мере были представлены в первой пробе (6 августа) в сравнении со второй (14 августа), а на южном участке, напротив, доля рыб с таким типом чешуи заметно возросла во второй пробе (18 августа) по отношению к первой (7 августа). В пробах с восточного побережья зал. Анива просматривается тенденция увеличения доли рыб с курильским типом чешуи по линии Островка 25 августа — залив — Островка 18 августа, что хорошо заметно при сопоставлении соответствующих колонок в классах со средними значениями индекса 0,20, 0,24 и 0,28. Ввиду значительного перекрытия рядов распределения рассматриваемого индекса (см. рис. 12) проблематично количественно выделять в пробах долю рыб с курильским типом чешуи. Однако по этим данным (см. рис. 13) в сочетании с величиной уловов (см. рис. 3) можно заключить, что основная часть курильских мигрантов присутствовала в уловах на южном участке юго-восточного побережья Сахалина, что также соответствует результатам регрессионного анализа. На первый взгляд, судя по частотному распределению индекса, можно предполагать подход курильских мигрантов к юго-восточному побережью Сахалина с северо-восточного направления (снижение от первой к второй пробе доли рыб с малыми значениями индекса на северном участке и, напротив, её увеличение на южном участке). Это вполне соответствует общей схеме смещения сроков подхода горбуши к разным районам восточного побережья острова на более поздние даты в южном направлении. Однако ситуация, похоже, не так однозначна. Данные тралового учёта показывают возможность подхода горбуши к южной части Сахалина во второй половине августа с восточного направления (Шунтов, Темных, 2011). Миграция рыб от Тонино-Анивского полуострова в северном направлении установлена в 1989 и 2014 гг. по результатам мечения, проведённого в первой половине августа (Антонов, 2006; Антонов и др., 2014), причём в обоих случаях это распространение в северном направлении приходилось в основном на южную часть юго-восточного побережья Сахалина. Не исключено, что такая особенность подходов горбуши обуславливает более высокую долю её поздней формы на южном участке в сравнении с северным участком, тестируемую по динамике уловов (Руднев, 2007). В то же время высказано мнение (Антонов и др., 2014), что во второй половине августа направление миграции рыб вдоль Тонино-Анивского полуострова меняется, рыбы начинают мигрировать в основном в зал. Анива. Эта точка зрения подтверждается только соотношением вторично выловленных меченых рыб, но это вполне могло быть связано с переносом во второй половине августа района мечения с северной (позиция «М-1») на южную оконечность («М-2») полуострова (см. рис. 4).

Распределение индекса у рыб из р. Островка и пойманных в заливе во второй половине августа примерно соответствует его распределению на южном участке юго-

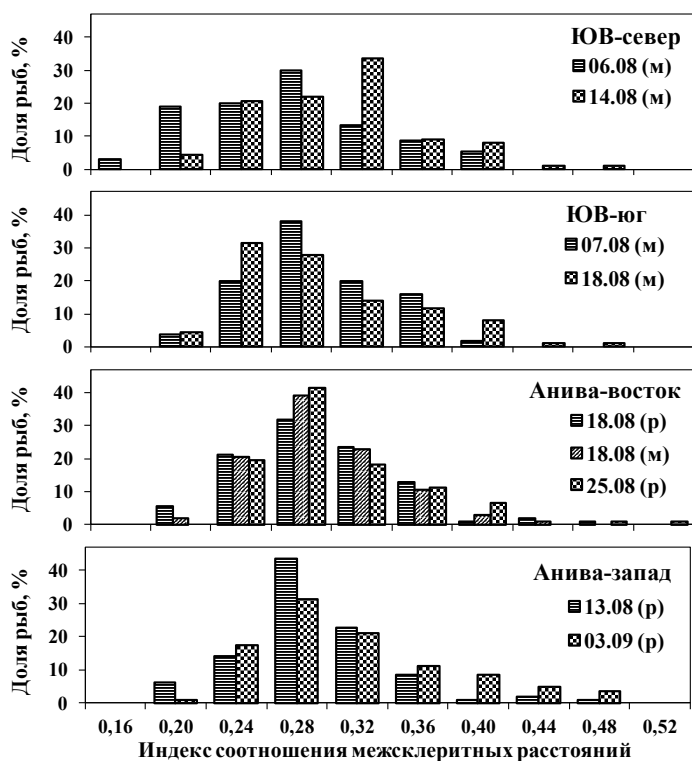


Рис. 13. Распределение по индексу соотношения межсклеритных расстояний у горбуши из северного (**ЮВ-север**) и южного (**ЮВ-юг**) участков юго-восточного побережья Сахалина, восточного (**Анива-восток**) и западного побережья (**Анива-запад**) зал. Анива в 2014 г.: *м* — морская проба; *р* — речная проба

Fig. 13. Distribution of the ratio index of intercirculi distances for the pink salmon from northern (**ЮВ-север**) and southern (**ЮВ-юг**) areas on the southeastern coast of Sakhalin, and from the eastern (**Анива-восток**) and western (**Анива-запад**) shores of the Aniva Bay in 2014: *м* — marine samples; *р* — river samples

восточного побережья Сахалина в начале августа, что свидетельствует о меньшей степени проникновения южнокурильских мигрантов в этот залив. Явный диссонанс проявляется при анализе данных горбуши из Куры. В пробах из этой реки отмечена наименьшая доля рыб с малыми значениями индекса, что вполне соответствует маловероятному присутствию в ней курильских мигрантов по данным регрессионного анализа. Тем не менее такие рыбы присутствуют, хотя изменение конфигурации фрагмента склеритограмм при сопоставлении рыб из этой реки с малым и большим числом склеритов в ПГЗ (см. рис. 11) не только не соответствует, но даже противоречит гипотезе появления среди местной горбуши мигрантов с о. Итуруп. Для прояснения ситуации рассмотрим, как соотносятся малые и большие значения индекса с числом склеритов в ПГЗ у этих рыб (табл. 2). Разделение рыб на группы проведено по значению индекса 0,26, которое является границей между классами, при меньших значениях индекса в распределениях наблюдается уже исключительное доминирование рыб с типом чешуи о. Итуруп (см. рис. 12). Рыбы с меньшими значениями индекса вошли в первую группу, с большими — во вторую.

Как и следовало ожидать, у горбуши о. Итуруп рыбы этих групп не различаются по числу склеритов, а у горбуши с юго-восточного побережья Сахалина и с восточного побережья зал. Анива для рыб с малой величиной индекса характерно достоверно меньшее число склеритов, что полностью соответствует принятой гипотезе. В то же время у горбуши из р. Кура, напротив, у рыб с малой величиной индекса наблюдалось большее число склеритов. Судя по величине разницы между этими значениями, её статистическая незначимость обусловлена в основном малым объёмом выборки, т.е. как

Таблица 2

Сопоставление рыб с малыми и большими значениями индекса соотношения межсклеритных расстояний с числом склеритов в первой годовой зоне роста чешуи у горбуши, собранной в разных районах в 2014 г.

Table 2

Comparison of fish with small and large ratio between the intercirculi distance and the number of circuli in the first zone of growth for the pink salmon from certain areas collected in 2014

Район	Индекс	Число склеритов в ПГЗ			F	p
		M	SD	n		
О. Итуруп	< 0,26	23,2	1,67	117	1,0	> 0,050
	> 0,26	23,0	1,48	124		
Юго-восточный Сахалин (северный участок)	< 0,26	22,8	1,43	60	23,9	< 0,001
	> 0,26	24,1	1,87	117		
Юго-восточный Сахалин (южный участок)	< 0,26	24,2	1,66	43	7,0	< 0,010
	> 0,26	25,1	1,79	93		
Зал. Анива	< 0,26	24,0	1,99	21	5,4	< 0,050
	> 0,26	25,0	1,67	71		
Р. Островка	< 0,26	24,0	2,07	40	8,3	< 0,010
	> 0,26	24,9	2,94	132		
Р. Кура	< 0,26	26,4	1,91	34	3,1	> 0,050
	> 0,26	25,7	1,91	138		

и при регрессионном анализе, приходим к заключению, что появление такой группы рыб в этой реке, хотя и малочисленной, нельзя принимать за заход мигрантов, происходящих с о. Итуруп. Принципиальным различием в этих оценках являются лишь сроки появления основной массы таких рыб. При анализе индексов основная их часть тестируется в первой пробе, а при регрессионном анализе — во второй. Как представляется, появление регрессии с отрицательным знаком при анализе второй пробы из Куры могло быть следствием уже исключительного доминирования в ней местных рыб, для которых характерна своя специфика склеритограмм, например наиболее выраженное, как было показано выше, смещение от центра чешуи местоположения локального минимума межсклеритных расстояний.

В связи с появлением такого парадокса нами проведен дополнительный анализ склеритограмм для рыб, которые по значениям индекса (< 0,26) включались в группу с курильским типом чешуи. Действительно, у этих рыб во всех районах южной части Сахалина конфигурация левой части склеритограмм (фрагменты с 2-го по 8-й склерит) по слабой выраженности локального минимума соответствовала курильскому типу. В то же время межсклеритные расстояния в рассматриваемых фрагментах у этих рыб были шире в сравнении с рыбами, пойманными в водах о. Итуруп. Причём это превышение особенно заметно выражено у рыб, пойманных в более ранние сроки (рис. 14). На юго-восточном побережье Сахалина по этому признаку (широкие межсклеритные расстояния) выделяются рыбы из проб, собранных 6 и 7 августа, в восточной части бассейна зал. Анива — рыбы первой пробы из р. Островка (18 августа). Формально эта проба по дате сбора совпадает с пробой из залива (18 августа), однако рыбы, пойманные в Островке, находились в зоне постановки ставных неводов на 5–7 дней раньше. По этой же причине (сроки подхода к побережью) при анализе объединены пробы, собранные 18 августа в заливе и 25 августа в Островке.

Исходя из таких особенностей, можно полагать, что при регрессионном анализе в некоторых пробах несколько завышена доля рыб, происходящих с о. Итуруп, за счёт небольшого присутствия ещё каких-то мигрантов со слабо выраженным локальным минимумом на чешуе, но с более широкими межсклеритными расстояниями в этой зоне роста, чем у горбуши о. Итуруп. Такими мигрантами могут быть, например, представители западнокамчатского стада горбуши, для склеритограмм которой характерны широкие межсклеритные расстояния у первых 8 склеритов и слабо выраженный локальный минимум (Темных, 1998; Каев, 2007б). Появление таких рыб в основном

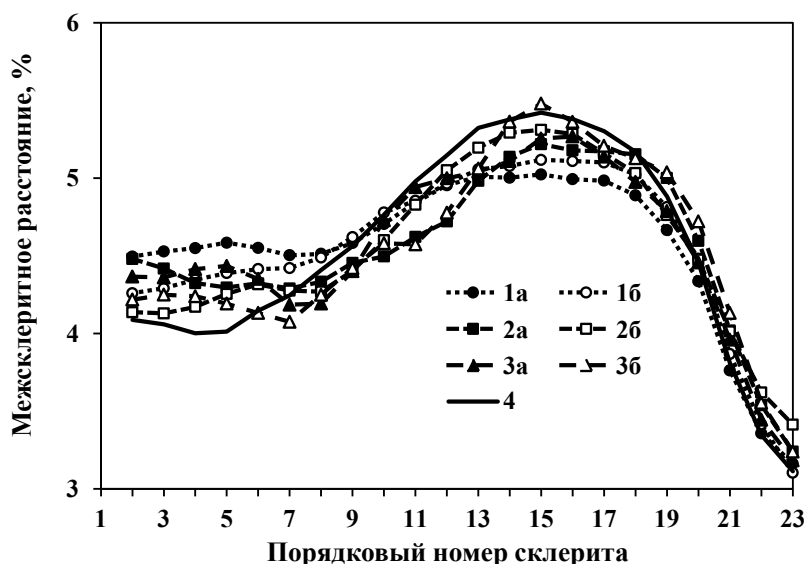


Рис. 14. Склеритограммы первой годовой зоны чешуи у горбуши на о. Итуруп и у горбуши с близким типом чешуи (индекс $< 0,26$) из разных районов южной части о. Сахалин в 2014 г.: 1 — юго-восточное побережье Сахалина (а — 6 и 7 августа, б — 14 и 18 августа); 2 — восточное побережье зал. Анива (а — 18 августа р. Островка, б — 18 августа залив и 25 августа р. Островка); 3 — р. Кура (а — 13 августа, б — 2 сентября); 4 — о. Итуруп (все сборы)

Fig. 14. Scleritograms of the first-year scale zone for the pink salmon in Iturup Island and for the pink salmon with similar scale types (the index < 0.26) collected in southern Sakhalin in 2014: 1 — southeastern Sakhalin coast (a — on August 6 and 7, б — on August 14 and 18); 2 — eastern coast of the Aniva Bay (a — in the Ostrovka River on August 18, б — in the Aniva Bay on August 18 and in the Ostrovka River on August 25); 3 — Kura River (a — on August 13, б — on September 2); 4 — Iturup Island (all samples)

в первых пробах на северном участке юго-восточного побережья Сахалина, в реках Островка и Кура соответствует периоду наибольших уловов горбуши на западном побережье Камчатки (конец июля — первая половина августа). А их повышенная доля при небольшом количестве обусловлена малой численностью в это время рыб местного происхождения, что определяет, в частности, более высокую долю таких мигрантов в начале августа на северном участке юго-восточного побережья Сахалина по сравнению с южным участком, где уловы были втрое выше (см. рис. 3).

Одним из показателей, свидетельствовавших о подходе курильской горбуши к южной части Сахалина, была ОИП самок. В связи с этим интересен анализ значений этого показателя у рыб из групп с малыми и большими значениями индекса, характеризующего разную конфигурацию фрагмента склеритограмм, отражающего рост молоди в морских водах, прилегающих к Итурупу и южной части Сахалина. Однако такой анализ не может быть выполнен полноценно по двум причинам. Во-первых, отсутствуют сборы чешуи у рыб в пробах, собранных непосредственно в период подхода третьей волны мигрантов. Во-вторых, из-за малого объема выборок в сочетании с высокой вариабельностью значений абсолютной и, соответственно, относительной плодовитости. Ситуация осложняется ещё и тем, что каждая выборка (примерно 25 самок в пробе) разделяется на две в соответствии со значениями индекса, при этом не у всех самок в пробе с установленной плодовитостью изучена чешуя из-за деформаций склеритного рисунка. В такой ситуации не приходится рассчитывать на статистическую значимость оценки результатов, поэтому расхождения между средними значениями принимали явными, если разница между ними превышала среднюю величину статистических ошибок. Соотношение значений ОИП в целом соответствует версии появления курильских мигрантов в водах южной части Сахалина (табл. 3). В то же время явно несоответствующим версии выглядит значение ОИП в первой пробе из северного участка

юго-восточного побережья Сахалина. Высокое значение этого показателя в группе с индексом $> 0,26$ могло быть связано с завершением хода ранней темпоральной формы горбуши. Ведь сроки хода разных темпоральных форм значительно перекрываются, а в силу присущей лососям протандрии (Morbey, 2000) в период смены форм самки в большей мере ещё представлены завершающей ход ранней формой, а самцы — подходящей поздней формой. В пробах из южного участка, где в подходах горбуши доля рыб ранней формы существенно ниже (Руднев, 2007), наблюдается увеличение ОИП в группе с индексом $< 0,26$, что соответствует увеличению доли в подходах мигрантов, происходящих с о. Итуруп. В пробах из р. Островка, в которых доля курильских мигрантов мала, значения ОИП в разных группах были близки между собой, а в пробе из залива значения ОИП в группе с индексом $< 0,26$ оказались выше, что вполне соответствует большему представительству в этой пробе рыб, происходящих с о. Итуруп. Этой тенденции совершенно не соответствуют значения ОИП горбуши из р. Кура, в которой не зафиксировано сколь-нибудь значимое присутствие курильских мигрантов. Дополнительные помехи в это сопоставление могли внести мигранты с неустановленным происхождением, так как в «несоответствующих» пробах как раз и предполагается повышенное представительство таких мигрантов.

Таблица 3

Величина относительной индивидуальной плодовитости самок (ОИП) в группах с малыми и большими значениями индекса соотношения межсклеритных расстояний у горбуши из разных проб и районов в 2014 г.

Table 3

Relative individual fecundity of pink females (ОИП) in the groups with small and large indices of intercirculi distance, by samples collected in different areas in 2014

Район	Дата	Индекс	ОИП, шт./см		Разница*
			$M \pm m$	N	
Юго-восточный Сахалин, северный участок	6 августа	$< 0,26$	$25,20 \pm 1,05$	9	-
		$> 0,26$	$28,20 \pm 1,14$	13	
	14 августа	$< 0,26$	$24,80 \pm 1,50$	7	0
		$> 0,26$	$25,70 \pm 0,86$	16	
Юго-восточный Сахалин, южный участок	7 августа	$< 0,26$	$27,70 \pm 0,89$	7	0
		$> 0,26$	$27,90 \pm 1,03$	20	
	18 августа	$< 0,26$	$29,50 \pm 1,25$	7	+
		$> 0,26$	$28,10 \pm 0,65$	16	
Зал. Анива	18 августа	$< 0,26$	31,30	2	+
		$> 0,26$	$28,20 \pm 0,77$	21	
Р. Островка	18 августа	$< 0,26$	$27,50 \pm 1,26$	4	0
		$> 0,26$	$27,30 \pm 1,04$	14	
	25 августа	$< 0,26$	$27,30 \pm 1,60$	8	0
		$> 0,26$	$27,40 \pm 1,02$	16	
Р. Кура	13 августа	$< 0,26$	$23,90 \pm 2,24$	5	-
		$> 0,26$	$27,10 \pm 1,21$	18	
	2 сентября	$< 0,26$	$25,50 \pm 2,94$	4	-
		$> 0,26$	$28,10 \pm 1,57$	18	

* Символы разницы показывают, что величины ОИП близки между собой в группах с разными значениями индекса (0) или её величина в группе с малыми значениями индекса ниже (–) или выше (+), чем в группе с большими значениями индекса.

За предыдущие 17 лет наблюдений при анализе динамики уловов и биологических показателей рыб в течение нерестовых подходов не отмечено необычных аномалий, которые могли бы свидетельствовать о появлении «чужих» мигрантов в локальных районах воспроизводства горбуши, за исключением изменений, связанных с соотношением в подходах рыб разных темпоральных форм или проявлением многолетних тенденций (Каев, 2012; Каев, 2012а). Естественно, в данном случае не рассматривались районы, в которых промысел ежегодно базируется на скоплениях горбуши, происходящей из разных районов (например, нагульные скопления у сахалинского побережья Татарского пролива

или прилов транзитных рыб у северо-западного побережья Сахалина). Не обнаружено значимого присутствия «чужих» мигрантов и при эпизодических исследованиях чешуи, когда в каком-либо районе воспроизводства вопреки прогнозу неожиданно резко увеличивалась численность горбуши (Каев, 2007б; Каев et al., 2012), т.е. массовое перераспределение миграционных потоков рыб этого вида, по-видимому, является сравнительно редким событием. Возможно, оно происходит в годы, когда наблюдается смена доминант в соотношении поколений горбуши чётных и нечётных лет. Именно в эти годы наблюдаются «сбои» в виде трудно предсказуемых резких увеличений численности рецессивной линии на фоне снижения численности доминантной линии этого вида. Так, на восточном побережье Сахалина и на южных Курильских островах такие «сбои» отмечались в 1955–1959, 1966–1970, 1978–1982, 1991–1995, 2004–2008 гг. (Каев, 2010). Но только в первой половине 1990-х гг. на южных Курильских островах произошла не кратковременно, а на многолетний период. Не исключено, что такая смена может произойти в настоящее время.

Большие надежды в прояснении степени хоминга горбуши возлагаются на изучение возврата меченых рыб заводского происхождения (термальные метки на отолитах). Результаты поиска в уловах в 2010–2013 гг. рыб, маркированных на Анивском и Таранайском рыбопроизводных заводах (бассейн зал. Анива), показали существенный уровень стрейнга (Стекольников, 2015). На первый взгляд, доля меченых рыб в прибрежных уловах за пределами зал. Анива была небольшой. Так, в 2012 г. она составила 1,2 % в южной части зал. Терпения и 6,5 % на юго-восточном побережье Сахалина по сравнению с 16,9 и 5,4 % у восточного и западного побережий зал. Анива. При переводе этих долей в абсолютные величины выясняется, что в «чужих» районах прибрежным промыслом выловлено 1647 тыс. против 833 тыс. меченых рыб в зал. Анива, т.е. в 2 раза больше. По аналогии с этим в 2013 г. (соответственно 0,2 и 2,9 %, 3,9 и 10,9 %) в «чужих» районах Сахалина выловлено 493 тыс. против 109 тыс. меченых рыб в зал. Анива, т.е. в 4,5 раза больше. Такой дисбаланс в долях и в абсолютной величине уловов меченых рыб обусловлен большими уловами горбуши на юго-восточном побережье Сахалина и в зал. Терпения по сравнению с зал. Анива, особенно в 2013 г. В то же время на примере ряда рыбопроизводных заводов показано уменьшение доли «родных» меченых рыб по мере удаления от местоположения этих заводов (Стекольников и др., 2015). Причём такая тенденция отмечается даже в пределах прилегающих участков побережья (± 100 км), что исключает влияние на величину доли огромной разницы в уловах горбуши на различных участках побережья. Нами подсчитано количество меченых рыб только в промысловых уловах горбуши, но равные доли присутствия этих рыб в каждом из районов указаны и в заходах производителей в «дикие» реки. Попытка детализировать этот вопрос на примере 2014 г., для которого приведены данные по изменениям доли заводской маркированной горбуши в разных районах на протяжении нерестового хода, осталась неудачной из-за небрежно выполненных иллюстраций, на которых не читаются даты и районы сбора (Стекольников и др., 2015). При столь высоком уровне стрейнга анивской горбуши в районы воспроизводства других стад логично предполагать возможность встречного стрейнга, следствием которого было бы частичное сглаживание непропорциональных изменений численности вида в соседних районах. Однако такой эффект не проявился при резком падении с 2008 г. численности горбуши на Кунашире (рядом расположены богатые по запасам этого вида Итуруп и северо-восточное побережье Хоккайдо) и в зал. Анива в 2013, 2015 гг. (рядом юго-восточное побережье Сахалина, занимающее лидирующие позиции по уровню воспроизводства), не говоря уже о многолетней депрессии запаса этого вида на юго-западном побережье Сахалина.

Результаты отолитного маркирования позволили также выявить различия в сроках миграции горбуши дикого и заводского происхождения. На этом основании сделано интересное заключение, что пропуск производителей на нерестилища базовых рек рыбопроизводных заводов производится преимущественно в течение первой половины хода, когда доля заводских рыб в 2–3 раза меньше, чем во второй половине хода. Как

следствие, это приводит к меньшему влиянию заводских рыб на естественный нерест (Стекольников, 2015). Однако в следующем разделе статьи М.Ю. Стекольниковой (2015), в котором обсуждаются сроки и динамика нерестовой миграции, для всех рассмотренных районов и лет наблюдений показана более ранняя миграция рыб заводского происхождения. Приведённая критика указывает на необходимость осторожного использования этих данных. Требуется тщательно взвешивать все аргументы сторонников «локальных» и «флюктуирующих» стад.

Мы отмечаем, что только многолетние исследования с множественными повторными пробами на основе изучения разных признаков и с помощью разных подходов и методов позволяют прояснить проблему популяционной организации горбуши (Животовский, 2013). Нами в результате многолетнего изучения горбуши удалось обнаружить её массовое перераспределение между разными районами воспроизводства в 2014 г. Причём сначала были замечены необычные изменения в динамике хода и биологических показателей рыб, а затем наличие стрейнга подтверждено изучением чешуи. При этом опубликованные результаты поиска маркированных рыб в 2014 г. не показали присутствия курильской горбуши заводского происхождения в водах Сахалина. Одной из причин последнего могла быть обнаруженная на основе маркирования существенно более высокая смертность заводских рыб (Стекольников, 2015). Ранее такие различия по уровню выживаемости горбуши дикого и заводского происхождения тестировались на основе детального изучения показателей воспроизводства этого вида в разных районах (Каев, 2012b; Каев, Игнатьев, 2015).

Заключение

Проблема стрейнга является предметом дискуссий многие годы, так как вопросы прогнозирования нерестовых подходов горбуши и оценки межпопуляционных миграций тесно увязаны между собой и важны не только с теоретической, но и с практической точки зрения. Настоящая статья показывает, что массовые перемещения горбуши между разными районами воспроизводства реальны, хотя такие события могут быть достаточно редкими. В то же время менее интенсивные обмены между районами воспроизводства, если они имеют место, могут не обнаруживаться имеющимися на сегодня средствами. Для выявления тех и других необходим тщательный мониторинг в различных районах воспроизводства, включающий детальные экологические, гидрологические, ихтиологические и генетические исследования.

Список литературы

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1997. — 288 с.
- Антонов А.А. Особенности миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в зал. Анива (остров Сахалин) // Тр. СахНИРО. — 2006. — Т. 8. — С. 3–11.
- Антонов А.А., Буслов А.В., Брагина И.Ю. и др. Результаты мечения горбуши у юго-восточного побережья острова Сахалин в 2014 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — С. 154–157.
- Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 208 с.
- Бугаев А.В., Шапоров Р.А., Чистякова А.И. и др. Результаты исследований, проведённых лабораторией морфологических исследований лососей // Мат-лы отчётной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — С. 106–121.
- Бугаев А.В., Шевляков Е.А. Флюктуации численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* западного и восточного побережий Камчатки на рубеже XX и XXI веков // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 63–74.
- Вялова Г.П., Иванова И.М., Стексова В.В., Омельченко В.Т. Горбуша Сахалино-Курильского региона: дифференциация и популяционный состав морских скоплений // Тр. СахНИРО. — 1999. — Т. 2. — С. 52–58.

- Глубоковский М.К., Животовский Л.А.** Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 39–44.
- Гриценко О.Ф.** Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 5. — С. 825–835.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф.** Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2009. — 315 с.
- Животовский Л.А.** О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопр. ихтиол. — 2013. — Т. 53, № 3. — С. 371–376.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К.** Роль миграций и отбора в генетической дифференциации горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Докл. АН СССР. — 1989. — Т. 308, № 5. — С. 1235–1240.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М. и др.** Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. — 1989. — Т. 25, № 7. — С. 1261–1274.
- Золотухин С.Ф.** Ход горбуши в реки материковой части Татарского пролива в сентябре 2006 г. // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИПРО-центр, 2006. — С. 167–171.
- Иванков В.Н.** Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИПРО. — 2011. — Т. 167. — С. 64–76.
- Иванков В.Н.** О сезонных расах горбуши // Изв. ТИПРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.
- Иванков В.Н.** Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, № 1. — С. 78–83.
- Иванков В.Н.** Тихоокеанские лососи острова Итуруп // Изв. ТИПРО. — 1968. — Т. 65. — С. 49–74.
- Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И.** Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина // Биол. моря. — 1996. — Т. 22, № 3. — С. 167–173.
- Каев А.М.** Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 5. — С. 650–658.
- Каев А.М.** Итоги лососевой путины на Сахалине при новой системе регулирования промысла // Рыб. хоз-во. — 2010. — № 2. — С. 42–46.
- Каев А.М.** Некоторые итоги промысла горбуши на Сахалине и южных Курильских островах в 2014 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2014. — С. 37–43.
- Каев А.М.** Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Изв. ТИПРО. — 2011. — Т. 167. — С. 32–53.
- Каев А.М.** Промыслово-биологическая характеристика горбуши на Сахалине и южных Курильских островах в 2007 г. // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИПРО-центр, 2007а. — С. 21–26.
- Каев А.М.** Чья горбуша на Сахалине? // Рыб. хоз-во. — 2007б. — № 2. — С. 52–54.
- Каев А.М.** Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость // Вопр. ихтиол. — 2015а. — Т. 55, № 3. — С. 298–312.
- Каев А.М.** Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость // Вопр. ихтиол. — 2015б. — Т. 55, № 5. — С. 570–585.
- Каев А.М.** Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 62–71.
- Каев А.М., Антонов А.А., Захаров А.В. и др.** Результаты количественного учета покатной молоди горбуши в реках восточного побережья Сахалина и южных Курильских островов в 2012 г. и их интерпретация // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2012. — С. 66–74.
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И.** Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 153. — С. 95–104.
- Каев А.М., Пулькина А.А.** К методике изучения количества и размера склеритов на чешуе горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Изв. ТИПРО. — 2016. — Т. 185. — С. 95–101.
- Каев А.М., Чупахин В.М.** Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 6. — С. 801–811.
- Кляшторин Л.Б.** Изучение хоминга дальневосточных лососей для уточнения оценки эффективности работы лососевых рыболовных заводов // Аналитическая и реферативная

информация. Сер. «Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов». — 2001. — Вып. 3. — С. 1–24.

Кляшторин Л.Б. О современной концепции хоминга лососей // Рыб. хоз-во. — 1986. — № 11. — С. 29–33.

Пищальник В.М., Архипкин В.С., Юрасов Г.И., Ермоленко С.С. Сезонные вариации циркуляции вод в прибрежных районах Сахалина // Метеорол. и гидрол. — 2003. — № 5. — С. 87–95.

Плохинский Н.А. Биометрия : моногр. — М. : МГУ, 1970. — 367 с.

Руднев В.А. Некоторые особенности промысла горбуши на различных участках юго-восточного побережья Сахалина // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 256–259.

Рухлов Ф.Н., Любасва О.Н. Результаты меченя молодежи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) на рыбоводных заводах Сахалинской области в 1976 году // Вопр. ихтиол. — 1980. — Т. 20, вып. 1. — С. 134–143.

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — Вып. 2. — С. 95–104.

Стеколыщикова М.Ю. Некоторые результаты мониторинга заводских стад горбуши в зал. Анива (о. Сахалин) // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 51–60.

Стеколыщикова М.Ю., Антонов А.А., Палькина О.Н., Батюк Ю.А. Оценка численности возврата горбуши искусственного происхождения к о. Сахалин в 2014 г. по данным отолитного маркирования // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — С. 121–126.

Темных О.С. Региональная изменчивость склеритограмм чешуи азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 375–390.

Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1981. — Т. 105. — С. 13–19.

Чупахин В.М. Результаты меченя горбуши у о. Итуруп в 1969 и 1971 гг. // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 91. — С. 68–71.

Шевляков Е.А., Дубынин В.А., Зорбиди Ж.Х. и др. Современное состояние лососевого комплекса реки Большой (западная Камчатка): воспроизводство, промысел, управление // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 3–37.

Шунтов В.П. Азиатская горбуша — 1995: тема для альтернативных взглядов // Рыб. хоз-во. — 1996. — № 6. — С. 39–41.

Шунтов В.П. Особенности анадромных миграций азиатской горбуши в 1993 г. // Рыб. хоз-во. — 1994. — № 2. — С. 34–38.

Шунтов В.П., Темных О.С. Анализ предпосылок и результатов лососевой путины–2011 // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр. — 2011. — С. 3–9.

Aspinwall N. Genetic analysis of North American populations of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis // Evolution. — 1974. — Vol. 28. — P. 295–305.

Каев А.М. Production Trends of Pink Salmon in the Sakhalin-Kuril Region from the Viewpoint of Run Timing // NPAFC Techn. Rep. — 2012a. — № 8. — P. 21–25.

Каев А.М. Wild and hatchery reproduction of pink and chum salmon and their catches in the Sakhalin-Kuril region, Russia // Environ. biol. fish. — 2012b. — Vol. 94. — P. 207–218.

Каев А.М., Коунов А.А., Romasenko L.V. Was there a re-distribution of the pink salmon migratory flow between different areas of Sakhalin-Kuril region in 2011? : NPAFC. Doc. — 2012. — № 1399. — 9 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Morbey Y. Protandry in Pacific salmon // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. — 2000. — Vol. 57, № 6. — P. 1252–1257.

Поступила в редакцию 20.09.16 г.