



Технология переработки водных биоресурсов

Географическая изменчивость биологических и нормативных показателей горбуши

А.В. Гриценко¹, А.М. Каев², Т.Ю. Углова¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), проезд Окружной, 19, Москва, 105187

²Сахалинский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («СакхНИРО»), ул. Комсомольская, 196, г. Южно-Сахалинск, 693023

E-mail: gritsenko36@yandex.ru

Цель работы: Определение возможности более глубокой дифференциации нормативного показателя удельной массы яичников (УДМ) горбуши в соответствии с перспективной схемой территориальной дифференциации её репродуктивного ареала.

Используемые методы: Для достижения поставленной цели в соответствии общепринятыми методиками рыбохозяйственных исследований в 2010–2011 гг. собраны материалы биоанализа производителей горбуши шести различных районов промысла на Дальнем Востоке России. Для определения степени влияния двух варьирующих показателей на изменчивость УДМ горбуши использовали центрально-композиционное ротатбельное планирование, основанное на построении трёхмерного графика поверхности отклика факторного пространства, заданной в виде полиномиальной функции второго порядка.

В результате реализации плана экспериментально-математического моделирования установлена зависимость УДМ горбуши от коэффициента зрелости самок и их относительной доли в уловах. Объединение в единой регрессионной модели двух факторов, определяющих УДМ горбуши, позволило выявить схожие черты её межгодовой изменчивости между двумя крупными регионами воспроизводства – Сахалино-Курильским и Восточно-Камчатским.

Новизна: Полученное уравнение регрессионной модели, адекватно описывающее зависимость УДМ горбуши от двух варьирующих факторов, позволяет рассчитывать ожидаемую величину УДМ горбуши при различных показателях стада.

Практическая значимость: В целях реализации дальнейшего развития системы нормирования показателя УДМ горбуши предлагается перспективная схема территориальной дифференциации её репродуктивного ареала в соответствии с определёнными заливами промысла или иными крупными участками воспроизводства.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, популяционная структура, промысел, нормирование, бассейновые нормы, удельная масса яичников.

Geographic variability of biological and normative characteristics of pink salmon

Aleksandr V. Gritsenko¹, Aleksandr M. Kaev², Tatyana Yu. Uglova¹

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okruzhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

²Sakhalin branch of «VNIRO» («SakhNIRO»), 196, Komsomolskaya, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

Purpose of the article is determination of the possibility of a deeper differentiation of the normative indicator of the specific ovarian mass (SOM) of pink salmon in accordance with the perspective scheme of territorial differentiation of its reproductive range.

Methods used: in order to achieve this purpose in accordance with generally accepted methods of fishery research in 2010–2011, materials of bioanalysis of pink salmon spawners from six different fishing areas in the Russian Far East were collected. To determine the degree of influence of the two variable factors on the variability of the SOM of pink salmon, central compositional rotatable planning was used, based on the creation of a three-dimensional plot of the response surface of the factor space, given as a second-order polynomial function.

As a result of realization of the experimental-mathematical modeling plan, the dependence of the SOM of pink salmon on the maturity coefficient of females and their relative share in the catches was established. Combining two factors determining the SOM of pink salmon in a single regression model made it possible to identify similar features of its interannual variability between two large reproduction regions – Sakhalin-Kuril and East Kamchatka.

Novelty: the resulting regression model equation, which adequately describes the dependence of the SOM of pink salmon on two varying factors, allows to calculate the expected value of the SOM of pink salmon for different stock indicators.

Practical significance: in order to implement the further development of system of the rationing of the SOM of pink salmon a perspective scheme of territorial differentiation of its reproductive range according to certain fishing gulfs or other large reproduction areas is proposed.

Keywords: Pacific salmon, pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, population structure, fishery, rationing, basin norms, specific ovarian mass.

ВВЕДЕНИЕ

Внутривидовая организация тихоокеанских лососей является иерархической системой многоуровневой интеграции популяций [Коновалов, 1980; Бугаев, 1995; Гриценко, 2002; Коротаев и др., 2002; Макоедов и др., 2009; Антонов, 2011; Волобуев, Марченко, 2011]. Количество её структурных уровней и иерархическое положение популяций сходного уровня у разных видов лососей различно. Среди трёх наиболее многочисленных видов наибольшее их число установлено у нерки, на низшем уровне у которой выделяют субпопуляции, приуроченные в период размножения к определённым нерестилищам, относящимся к притокам крупных рек второго и низшего порядков, отдельным малым рекам и озёрам [Коновалов, 1980; Varnavskaya et al., 1994; Бугаев, 1995; 2011; Алтухов и др., 1997]. Для самого массового вида — горбуши, низший уровень, как правило, выделяют для популяций (популяционных комплексов), связанных с относительно изолированными территориальными единицами: участками морского побережья с расположенными в их пределах эстуариями крупных речных систем или бассейнов нескольких близко расположенных рек или же заливами [Воловик, 1967; Енютин, 1972; Beacham et al., 1985; Картавцев, 1988; 1995; Гриценко, 1990; 2002; Койдан, 1990; Иванков, 1993; Карпенко, 1995; Иванков и др., 1996; Марченко, Голованов 2001; Марченко, 2004; Каев, Руднев, 2007; Бугаев, Шевляков, 2008; Волобуев, Марченко, 2011; Каев, 2012; Леман и др., 2015].

Так, для камчатской горбуши, посредством генетических исследований [Варнавская, 2006] и анализа многолетних данных по величине уловов и динамике биологических показателей рыб [Антонов, 2011] установлено, что она образует обособленные региональные комплексы, характеризующиеся достоверным уровнем генетического своеобразия, которые можно выделять в смешанных уловах. Это означает, по мнению Н.В. Варнавской [2006], что хоминг горбуши развит в отношении эстуариев и морских заливов, которые можно считать популяционными системами. Н.П. Антонов [2011] также выделяет отдельные рыбопромысловые районы, соответствующие популяционным системам Н.В. Варнавской на Юго-восточной, Северо-восточной и Западной Камчатке. В пределах этих популяционных комплексов вышеназванные авторы не выделяют популяции более низкого иерархического уровня, однако по аналогии с Сахалином [Гриценко, 1990; Каев, 2007], можно считать, что в большинстве камчатских рек, равных по размерам большим сахалинским рекам, воспроизводятся самостоятельные популяции, а в Карагинском районе,

где реки невелики, одна популяция воспроизводится во множестве рек. Альтернативным представлениям о статусе подобных эпизодически выделяемых компонентов популяционной структуры горбуши отвечает концепция «флуктуирующих стад» [Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский и др., 1989; Глубоковский, 1995].

Особенности внутривидовой структуры лососей исследователи напрямую связывают с выраженностью инстинкта хоминга у конкретного вида, «по сути дела одно явление можно считать отражением другого» [Гриценко, 1990]. Так или иначе, для каждого вида следует признать наличие определённого уровня, обуславливающего пространственную дифференциацию локальных популяций известного промыслового размера. Наличие именно этого уровня формирует в лососевом хозяйстве концепцию «локального стада» [Larkin, 1972; Омельченко, Вялова, 1990; Василенко, 1994] как единицы рационального управления запасом, прогнозирования и охраны, обладающую популяционным статусом. Исходя из этой концепции авторы настоящей работы разделяют представления о популяционной организации горбуши как иерархической системе географических локальных стад.

К элементам данной концепции следует в полной мере относить учёт и верификацию фактического вылова тихоокеанских лососей, в т. ч. с использованием переводных нормативных показателей [Харенко и др., 2007; Харенко, Рой, 2008; Харенко, 2014]. Разумеется, научно-обоснованное применение подобных нормативных величин, так или иначе, не может рассматриваться без их адекватной оценки и дифференциации в соответствии с внутривидовой структурной подразделённостью лососей, в частности, географической.

Ввиду вышеизложенного особенно актуальным представляется вопрос относительно необходимости разработки концептуальной основы для дифференциации нормативных показателей (в частности, УДМ) в соответствии с пространственным распределением популяций (популяционных комплексов) лососей низшего иерархического уровня и определения экономической целесообразности данной меры.

Целью настоящей работы являлось определение возможности более глубокой дифференциации нормативного показателя УДМ в соответствии с перспективной схемой территориальной дифференциации её репродуктивного ареала, для чего решались задачи по выявлению наличия закономерностей клинального (широтного) изменения биологических показателей горбуши и сопоставлению степени их влияния на относительную величину УДМ в географическом и межгодовом аспектах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для достижения поставленной цели в течение двух лет (2010–2011 гг.) собирали материалы по качественному составу производителей (биоанализы) и определяли УДМ горбуши в шести заливах, относящихся к районам её интенсивного воспроизводства и промысла, характеризующихся высоким относительным вкладом в общий отечественных вылов этого вида. Работы проводили в зал. Простор (о. Итуруп, Южные Курильские острова), зал. Мордвинова и Терпения (о. Сахалин), а также Камчатском, Карагинском и Олюторском зал. (п-ов Камчатка) (рис. 1).

Анализ особей выполняли по общей выборке без разделения участков промысла внутри заливов, руководствуясь безвыборочным методом отбора производителей [Глубоковский и др., 2017]. При этом каждая выборка была представлена особями, добытыми на одном участке. Соответственно, в зал. Простор, Терпения, Мордвинова и Карагинский (в акваториях которых отсутствуют эстуарии крупных рек) рыб отбирали только из уловов ставных неводов. В Камчатском и Олюторском зал. (в бассейны которых впадают протяжённые нерестовые реки — Камчатка и Апука, соответственно) в анализе использовали также рыб, пойманных в реке на сравнительно небольшом расстоянии от устья (до 20 км). Объём, районы и сроки сбора материалов представлены в табл. 1.

ководствуясь безвыборочным методом отбора производителей [Глубоковский и др., 2017]. При этом каждая выборка была представлена особями, добытыми на одном участке. Соответственно, в зал. Простор, Терпения, Мордвинова и Карагинский (в акваториях которых отсутствуют эстуарии крупных рек) рыб отбирали только из уловов ставных неводов. В Камчатском и Олюторском зал. (в бассейны которых впадают протяжённые нерестовые реки — Камчатка и Апука, соответственно) в анализе использовали также рыб, пойманных в реке на сравнительно небольшом расстоянии от устья (до 20 км). Объём, районы и сроки сбора материалов представлены в табл. 1.

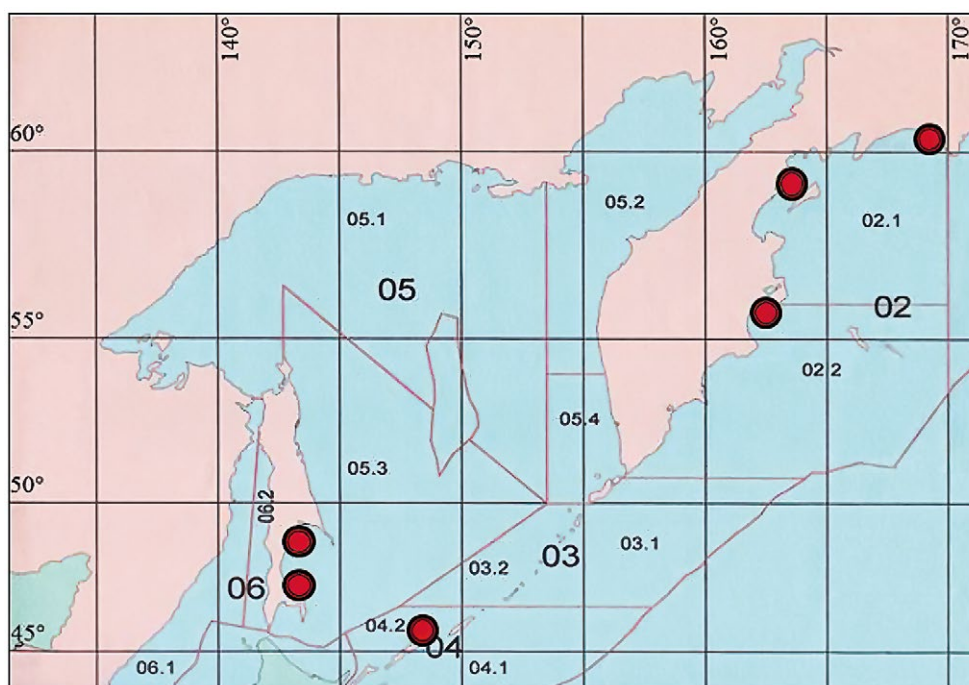


Рис. 1. Районы проведения исследований (точками на карте обозначены морские заливы)

Fig. 1. Research areas (points on the map indicate sea gulfs)

Таблица 1. Районы и сроки проведения исследований, количество проанализированных производителей в 2010 (над чертой) и 2011 (под чертой) гг.

Table 1. Areas and dates of research, the number of analyzed spawners in 2010 (above the line) and 2011 (below the line)

Залив	Период исследований (дд.мм.)	Количество проанализированных производителей, экз.	
		самки	самцы
Простор	09.08–07.09	549	549
	02.08–09.09	329	404
Мордвинова	16.07–26.08	500	550
	14.07–26.08	742	808
Терпения	08.07–05.09	349	420
	13.07–23.08	416	384

Залив	Период исследований (дд.мм.)	Количество проанализированных производителей, экз.	
		самки	самцы
Камчатский	04.07–06.08	121	117
	21.06–02.08	154	171
Карагинский	02.07–13.07	63	87
	06.07–05.08	712	849
Олюторский	19.06–25.07	308	334
	04.07–29.07	294	306

УДМ рассчитывали по общей массе проанализированных особей без их разделения по половому признаку [Методики определения..., 2002]. Биологические анализы проводили в соответствии с общепринятыми в ихтиологических исследованиях методиками [Правдин, 1966; Глубоковский и др., 2017]. Всего в 2010 и 2011 гг. было проанализировано 3947 и 5569 экз. горбуши, соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Используемые в настоящее время бассейновые нормативы (в т. ч. удельной массы яичников (далее — УДМ)) разработаны и применяются в соответствии с рыбопромысловым районированием Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна для обширных регионов, таких, например, как Западная или Восточная Камчатка, Северо-Западный, Восточный или Юго-западный Сахалин, Южные Курильские о-ва и т. п.^{1,2} Для горбуши, согласно современным представлениям о её популяционной структуре, границы указанных регионов полностью либо частично совпадают с выделенными обширными участками воспроизводства популяций второго (после уровня смежных поколений) и более низкого рангов [Гриценко, 1981; Варнавская, 2006; Каев, 2007; 2017; Волобуев, Марченко, 2011]. Вместе с тем, очевидно, что использование единого норматива для варибельной величины УДМ применительно к столь протяжённым участкам ареала не может в достаточной полной мере обеспечивать эффективность реализации контроля за промыслом и производством продукции [Гриценко, Ельников, 2013], поскольку в их пределах существуют локальности воспроизводства стад горбуши более низкого иерархического уровня, различающихся в репродуктивный период по широкому ряду биологических по-

казателей [Ельников, Гриценко, 2014; Ромасенко и др., 2015; Гриценко, 2017].

В этой связи задача оптимизации практического применения подобных нормативных величин с позиций концепции «локального стада» обретает свою характерную специфику поскольку, с одной стороны, устанавливаемые показатели должны быть «привязаны» к существующим рыбопромысловым участкам добывающих лососей предприятий, на основе системного мониторинга и анализа уловов которых реально выполняма их периодическая актуализация, а с другой — в максимально возможной степени соответствовать дискретному распределению нерестовых ареалов популяций горбуши низшего иерархического ранга.

Необходимость выполнения этих двух условий обнажает целый ряд научно-прикладных проблем, поскольку в обычной рыбохозяйственной практике одно предприятие ведёт добычу на множестве промысловых участков, нередко затрагивающих разные локальные популяции лососей [Макоедов и др., 2006; 2009; Дубынин и др., 2007; Антонов, 2011]. Различается, кроме того, и промысловое значение разных единиц запаса у различных видов [Гриценко, 1990; 2002]. Также, часто у одного добытчика, помимо разрешений на вылов рыбы ставными неводами в морском прибрежье, существуют лимиты на промысел лососей и на речных участках. В итоге, в предельно возможном варианте одним предприятием промысел может одновременно вестись на основе большого числа участков, расстояние между которыми достигает иногда нескольких десятков километров. Среди них: морские ставные невода, в которые могут заходить лососи, мигрирующие на нерест в различные близлежащие реки и принадлежащие, соответственно, к разным иерархическим, локальным и сезонным группировкам [Шевляков, 2006; Ромасенко и др., 2015]; речные рыболовецкие участки, обслуживаемые достаточно мобильными бригадами рыбаков, облавливающих скопления рыб, находящихся, в зависимости от близости к нерестилищам, на разных стадиях созревания.

¹ Нормы выхода ястыков и зернистой икры тихоокеанских лососей Дальневосточного бассейна. 2021. М.: ФГБНУ «ВНИРО», Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»). 21 с.

² Лососи — 2012 (путинный прогноз). 2012. Владивосток: ТИНРО-Центр. 129 с.

Учитывая вышесказанное, вполне очевидно, что в реальных условиях лососевого промысла установление нормативных показателей и учёт с их помощью фактического вылова несёт в себе элемент неопределённости. Известны также условия, соблюдение которых позволяет избежать её проявления: наблюдения следует проводить регулярно на всём протяжении нерестового хода (затрагивая начало, рунный ход и конец хода) с интервалом не более пяти суток, основываясь на сравнительно больших объёмах случайных выборок³ [Методики определения..., 2002; Гриценко, Ельников, 2013].

В результате подобных мер возможная погрешность устанавливаемой величины будет ожидаемо снижаться и, вероятнее всего, практически нивелироваться, поскольку, несмотря на периодические колебания численного соотношения локальных стад (популяций) лососей в отдельных районах и уловах конкретного предприятия, их относительная доля на сравнительно больших временных промежутках (по крайней мере, в пределах возврата модалного возрастного класса производителей) должна сохраняться стабильной ввиду воздействия лимитирующих ёмкостно-плотностных факторов среды на каждую из них вне зависимости от их абсолютной численности. Соблюдение же межгодовой периодичности мониторинга нормативных показателей позволяет существенно сгладить подобные колебания в отдалённо обозримой перспективе [Гриценко, Ельников, 2013; Гриценко, 2017; 2019].

Очевидно, что выделение нормативных показателей для каждого промыслового участка, равно как и для каждой наименьшей популяционной единицы, реально участвующих в промысле, не будет способствовать построению рациональной пространственной схемы их дифференциации, а приведёт лишь, вследствие их огромного числа, к её громоздкости. Таким же образом, с учётом размеров промысловых районов и существующего количества рыболовческих участков, уровень конкретного рыбодобывающего предприятия для подобного выделения также окажется слишком «мелким» и не сможет отвечать уровню принятия оптимальных управленческих решений [Гриценко, Харенко, 2012; Гриценко, Ельников, 2013].

Учитывая это и принимая во внимание основную значимость рыбохозяйственной составляющей рассматриваемой проблемы, мы считаем, что наиболее верным концептуальным подходом к её решению является совмещение принципа неопределённого (ран-

домного) выделения единиц нормирования в уловах одного пользователя, с одновременным отсутствием жёсткой «привязки» устанавливаемых величин к отдельным добывающим предприятиям, поскольку такой уровень их дифференциации, по ряду объективных причин (в т. ч. чрезвычайной трудозатратности их системного мониторинга), является реально недостижимым, а зачастую, излишним.

Таким образом, учитывая наименьшую пространственную структурированность нерестовых стад (популяций низшего иерархического уровня) горбуши, и возможные флуктуации их границ и численности [Животовский и др., 1989; Глубоковский, 1995; Макоедов, 1999], нам представляется целесообразным рассматривать в доступном на данный момент приближении в качестве подобных (достаточно крупных) территориальных структурных единиц отдельные морские заливы с имеющимися в их бассейнах наиболее значимыми в отношении единиц её запаса «реперными» реками [Шевляков, Маслов, 2011], или участки морского побережья различной протяжённости с расположенными вдоль них промысловыми участками [Есин, 2012].

Принятие данного концептуального подхода за основу определило дальнейшее изложение результатов нашего исследования.

На рис. 2 представлены полученные нами данные о географической и межгодовой изменчивости массы тела производителей горбуши в 2010–2011 гг.

Во всех исследованных заливах самцы горбуши оказались крупнее самок. Масса особей обоих полов всех шести заливов оказалась выше в 2010 году. Наибольшая масса тела производителей за два года наблюдений отмечена в зал. Простор: самок $1445 \pm 11 - 1343 \pm 14$ г, самцов $1468 \pm 16 - 1396 \pm 20$ г. Наименьшая – в Карагинском заливе: самок $1057 \pm 20 - 986 \pm 6$ г, самцов $1306 \pm 38 - 1153 \pm 10$ г. Для камчатских заливов характерны большие колебания признака между линиями чётных и нечётных лет (рис. 2). Средняя масса самок в пространственном отношении оказалась более изменчива, чем в межгодовом (рис. 2а). Характер изменчивости массы тела самцов был иным, чем самок (рис. 2б). Для двух лет наблюдений выявлено клинальное снижение массы самок в направлении с юга к северу ареала: (от зал. Простор к Карагинскому зал.) и последующее увеличение в Олюторском заливе (рис. 2а). Для средней массы самцов в 2010 г. подобной тенденции не наблюдалось, тогда как в 2011 г. пространственное изменение признака было сходным (рис. 2б). Разность между двумя крайними значениями массы самок (в зал. Простор и Карагинский) составила 388 г в 2010 г. и 357 г в 2011 г. Между предельными

³ Методики проведения опытно-контрольных работ при производстве продукции из лососевых рыб для установления показателей технологического нормирования. 2010. М.: ВНИРО. 34 с.

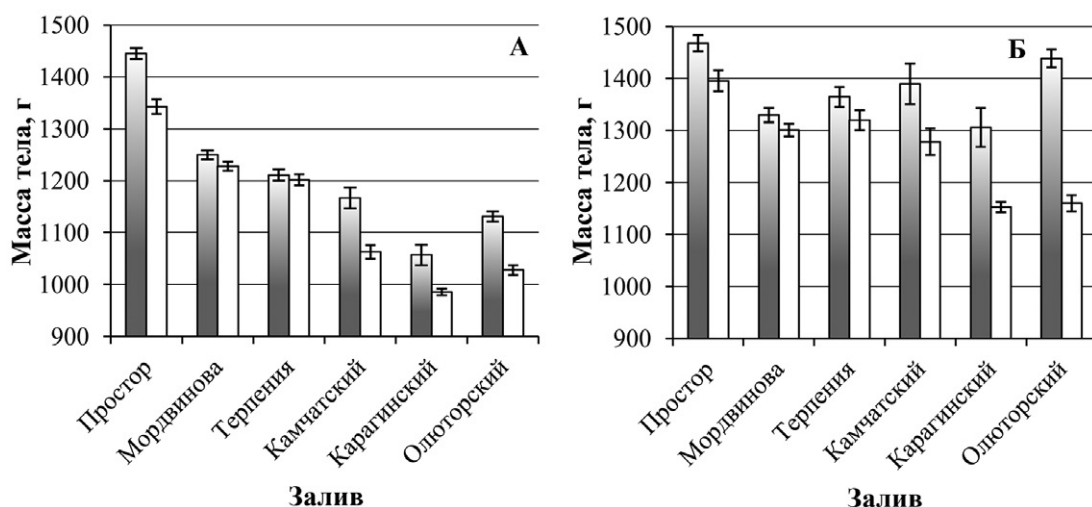


Рис. 2. Географическая изменчивость средней массы (г) самок (А) и самцов (Б) горбуши в 2010 (серые столбики) и 2011 (белые столбики) гг. Планки погрешностей показывают стандартную ошибку среднего значения

Fig. 2. Geographical variability of the average weight (g) of females (А) and males (Б) of pink salmon in 2010 (gray bars) and 2011 (white bars). Error bars show the standard error of the mean

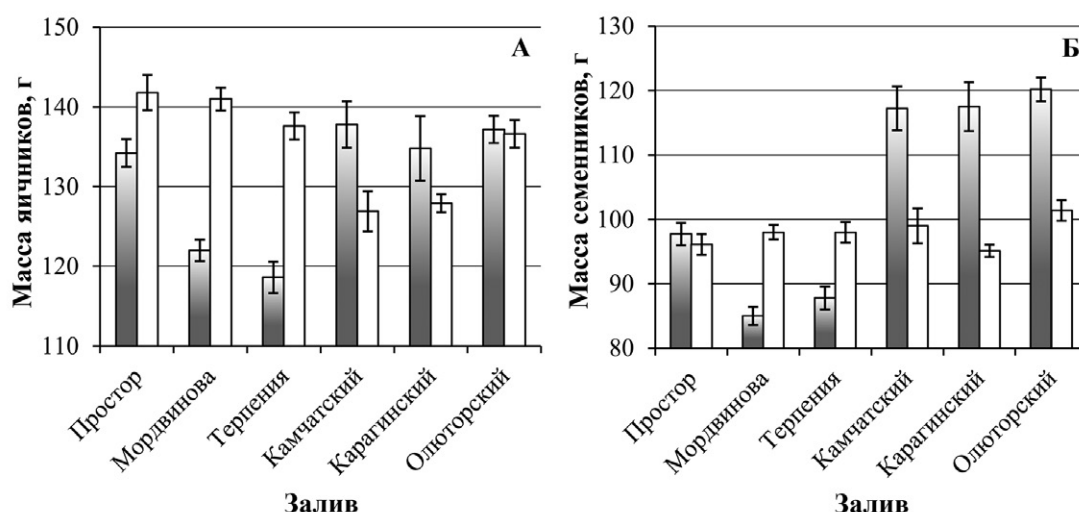


Рис. 3. Географическая изменчивость средней массы гонад (г) самок (А) и самцов (Б) горбуши в 2010 (серые столбики) и 2011 (белые столбики) гг. Планки погрешностей показывают стандартную ошибку среднего значения

Fig. 3. Geographical variability of the average gonad mass (g) of females (А) and males (Б) of pink salmon in 2010 (gray bars) and 2011 (white bars). Error bars show the standard error of the mean

значениями массы самцов этих заливов – 162 и 243 г, соответственно. В межгодовом отношении наименьшая разность значений массы тела производителей характерна для двух заливов о. Сахалин (22 и 9 г для самок зал. Мордвинова и Терпения, соответственно, и 29 и 45 г, соответственно, для самцов).

Географическая и межгодовая изменчивость массы гонад производителей оказалась иной (рис. 3).

Средняя масса гонад самок в Сахалино-Курильском регионе в оба года наблюдений снижалась от зал. Простор к зал. Терпения (рис. 3 а). В 2010 г. снижение оказалось более выраженным, чем в 2011 г. На

Восточной Камчатке в 2010 г. масса яичников была примерно одинаковой во всех трёх исследованных заливах, а в 2011 г. возрастала в широтном направлении от юга к северу побережья полуострова. Обнаруживается характерная тенденция межгодовой изменчивости средней массы яичников: в пределах Сахалино-Курильского региона в 2010 г. она оказалась существенно ниже (125 г), чем в 2011 г. (140 г), тогда как в пределах Восточно-Камчатского региона наблюдалась противоположная тенденция (рис. 3 а). Масса гонад самцов в оба года наблюдений была наибольшей в Олюторском заливе (120 и 101 г, со-

ответственно). Изменчивость средней массы семенников в чётный и нечётный годы наблюдений была различной (рис. 3 б). В чётном 2010 г. рельефно проявилось межрегиональное расхождение её средних значений, а в нечётном, 2011 г., масса гонад самцов во всех заливах оказалась практически одинаковой. Наименьшая разность между годовыми значениями массы яичников отмечена в Олюторском заливе (менее 1 г), наибольшая — в зал. Мордвинова и Терпения (19 г). Для семенников эти значения составили, соответственно, 2 г в зал. Простор и 22 г в зал. Карагинский.

Сообразно изменениям массы гонад производителей и массы их тела варьировал средний коэффициент их зрелости (рис. 4).

У самок он возрастал в географическом отношении с юга на север ареала, достигая максимума в Карагинском (2010 г.) и Олюторском (2011 г.) зал. Коэффициент зрелости самцов демонстрировал в 2011 г. сходную изменчивость. При этом в 2010 г. средние значения коэффициента зрелости особей обоих полов выражено различались между Сахалино-Курильским и Восточно-Камчатским регионами: степень зрелости камчатских производителей была значительно выше (рис. 4). В пределах этих регионов, у сахалинских особей, они были практически одинаковы. А наибольшими у особей обоих полов оказались в 2010 г. в Карагинском и в 2011 г. в Олюторском заливах (рис. 4).

Принимая во внимание характер широтной (клинальной) изменчивости коэффициента зрелости самок горбуши и допуская, что в известном прибли-

жении в целом за нерестовый период соотношение полов у неё составляет 1:1 [Койдан, 1990; Алтухов и др., 1997; Водные биологические ресурсы..., 2000; Рослый, 2002; Волобуев, Марченко, 2011; Есин, 2012], можно было бы ожидать, что и значение УДМ, определяемое от общей массы всего улова (без рассортировки производителей по половому признаку), в широтном диапазоне будет также возрастать с юга на север ареала соответственно увеличению степени их зрелости. Однако полученными нами результатами подобное предположение не подтвердилось (рис. 5).

УДМ горбуши не была постоянной в географическом отношении и изменялась в интервале от 4,2 до 6,1% (рис. 5). В 2011 г. в указанных регионах она увеличивалась в северном направлении: от зал. Простор к зал. Терпения и от Камчатского зал. к Олюторскому. В 2010 г., напротив, в сахалино-курильских заливах её значение снижалось с юга к северу, а в камчатских заливах было наименьшим в центре воспроизводства горбуши восточно-камчатского стада (4,7%) и несколько большим (5,1–5,5%) на окраинах его нерестового ареала [Маркевич, 2003; Шевляков, 2006; Антонов, 2011]. Таким образом, в смежные годы наблюдений изменчивость её значений демонстрировала различную направленность, отличную от изменчивости коэффициента зрелости самок. На основании анализа механизмов формирования сезонной изменчивости УДМ горбуши [Гриценко, Ельников, 2013] ранее установлено, что данный факт следует рассматривать как следствие взаимосвязанного влияния процентного соотношения полов в уловах на УДМ,

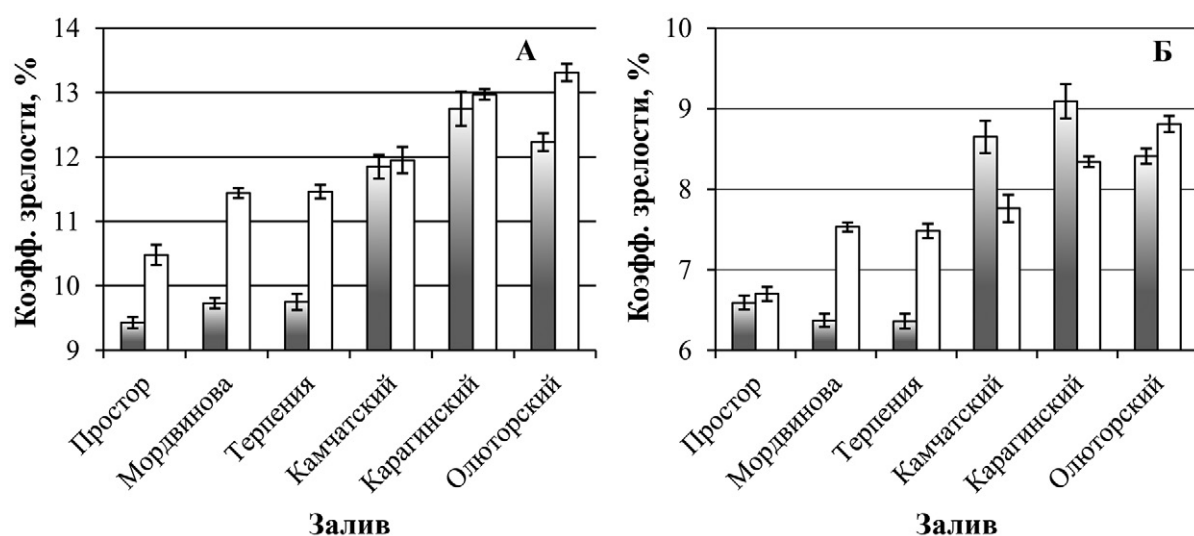


Рис. 4. Географическая изменчивость коэффициента зрелости (%) самок (А) и самцов (Б) горбуши в 2010 (серые столбики) и 2011 (белые столбики) гг. Планками погрешностей указана стандартная ошибка среднего значения

Fig. 4. Geographic variability of the maturity coefficient (%) of females (А) and males (Б) of pink salmon in 2010 (gray bars) and 2011 (white bars). Error bars show the standard error of the mean

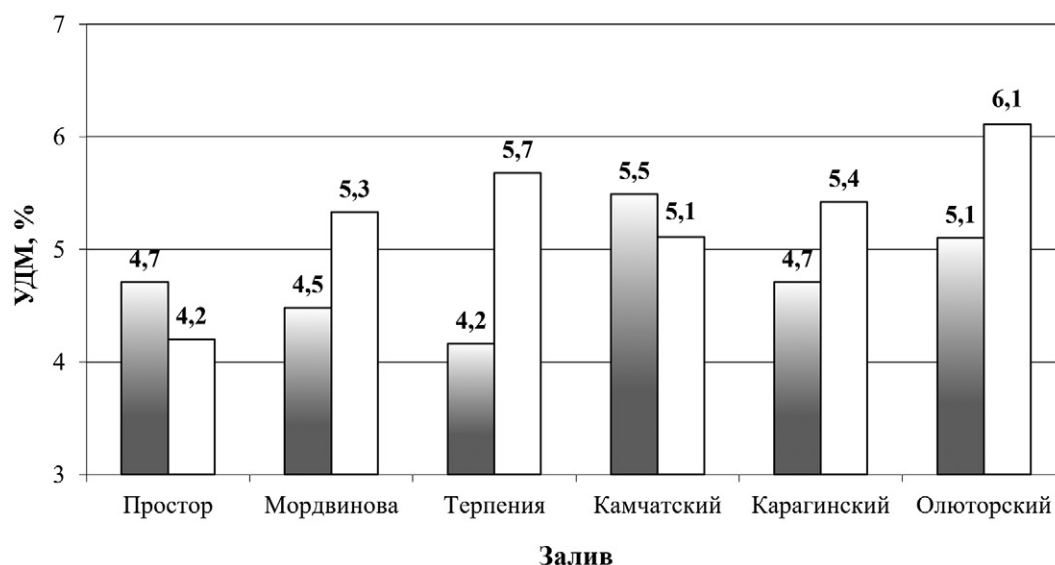


Рис. 5. Географическая изменчивость удельной массы яичников (%) горбуши в 2010 (серые столбики) и 2011 (белые столбики) гг.

Fig. 5. Geographical variability of the specific ovarian mass of pink salmon (%) in 2010 (gray bars) and 2011 (white bars)

определяемую без разделения производителей по половому признаку. Соответственно, выявление закономерностей формирования пространственной и межгодовой изменчивости величины УДМ невозможно без привлечения данного показателя в качестве фактора, определяющего динамику изменчивости УДМ в заливах наших исследований.

Полученные данные о межгодовой и пространственной изменчивости данного показателя в шести исследованных заливах представлены на рис. 6.

Согласно полученным данным, соотношение полов горбуши оказалось разным как в межгодовом, так и в пространственном отношении. В 2010 г. доля самок горбуши в разных заливах изменялась в пределах от 42,0 до 50,8%, в 2011 г. — от 44,9 до 52,0%. В 9 наблюдениях из 12 в промысловых выборках горбуши численно преобладали самцы (51,0–58,0%), только в двух выборках (в зал. Камчатский в 2010 г. и зал. Терпения в 2011 г.) — самки (50,8 и 52,0%, соответственно), а в ещё одной (в зал. Простор в 2010 г.) соотношение полов оказалось равным. В смежные годы в Сахалино-Курильском регионе широтная изменчивость данного показателя оказалась противоположной: в 2010 г. соотношение полов менялось в северном направлении в пользу самцов, тогда как в 2011 г. в пользу самок (рис. 6). Стоит отметить также, что в восточно-камчатском регионе в смежные годы доля самок горбуши оказалась минимальной в уловах Карагинского залива (42,0 и 45,6%, соответственно).

При сопоставлении изменчивости УДМ горбуши с выявленной половой изменчивостью структуры её уловов (долей самок в уловах) очевидна положительная направленная взаимосвязь между этими показателями в соответствующих заливах (рис. 5 и 6). Исключением из этого ряда являются только данные показателей для горбуши зал. Карагинского в 2011 г.

Одновременно полученные данные (рис. 5 и 6) свидетельствуют о том, что как в межгодовом, так и в пространственном аспекте пропорциональное соотношение между долей самок в уловах и величиной УДМ не является величиной постоянной. Так, при практически равной доле самок в уловах (например, в зал. Мордвинова и Олюторский в смежные годы (рис. 6), в зал. Простор и Камчатский в 2010 г., в зал. Мордвинова и Камчатский в 2011 г., а также зал. Терпения и зал. Карагинский, соответственно, в 2010 и в 2011 гг.) значения УДМ горбуши отличались в пределах 1,0–1,2% (рис. 5).

С учётом размера диапазона изменчивости УДМ горбуши, равного 1,9% (рис. 5), столь значимую разницу невозможно удовлетворительно интерпретировать посредством прямой зависимости её значений от процентного соотношения полов в уловах (равно как и от установленной изменчивости коэффициента зрелости самок). Поскольку на практике соотношение данных показателей оказывается различным в конкретный год наблюдений, необходимо определить их совместное влияние, объединив в единой регрессионной модели.

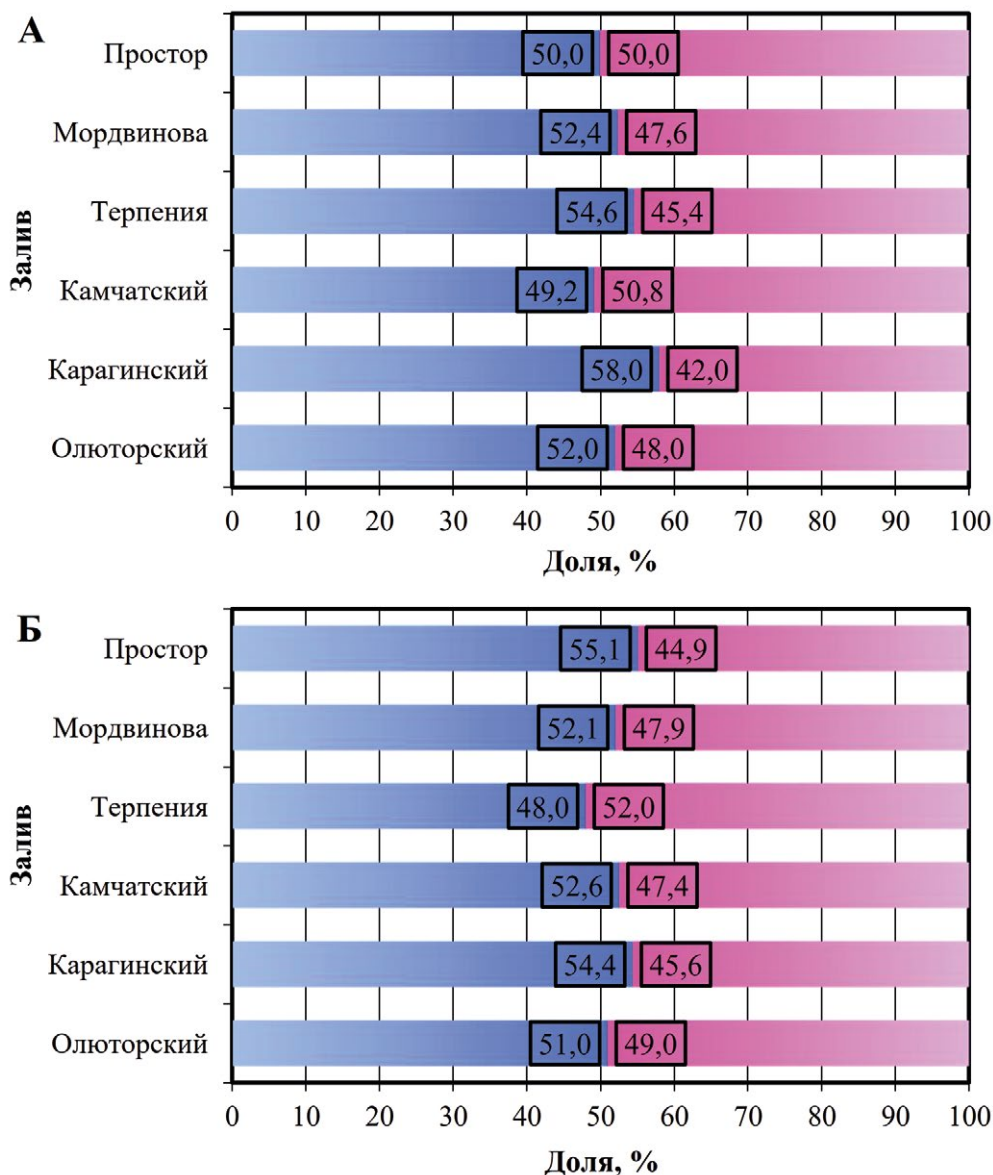


Рис. 6. Соотношение полов горбуши за период нерестового хода в 2010 (А) и 2011 (Б) гг. Голубым цветом указана доля самцов (%), розовым – доля самок (%)

Fig. 6. The sex ratio of pink salmon during the spawning run in 2010 (A) and 2011 (B). The proportion of males (%) is indicated in blue, the proportion of females (%) is indicated in pink

Для определения степени влияния двух варьирующих показателей на изменчивость УДМ горбуши с помощью центрально-композиционного ротatable-ного планирования, основанного на построении трёхмерного графика поверхности отклика факторного пространства, зависимость УДМ горбуши от коэффициента зрелости и относительной доли самок в уловах была задана в виде полиномиальной функции второго порядка (рис. 7).

В результате реализации экспериментального плана получено уравнение регрессионной модели,

адекватно описывающее зависимость УДМ горбуши от двух варьирующих факторов с вероятностью не менее 95%.

$$\text{УДМ} = -4,1652 - 0,5679\omega + 0,2847\varphi + 0,0448\omega^2 - 0,0017\omega\varphi - 0,0013\varphi^2,$$

где: УДМ – удельная масса икриков горбуши от общей массы проанализированных особей, %; ω – коэффициент зрелости самок, %; φ – относительная доля самок в уловах, %.

Анализ графической интерпретации функции отклика показал, что максимальных значений (> 6,2%)

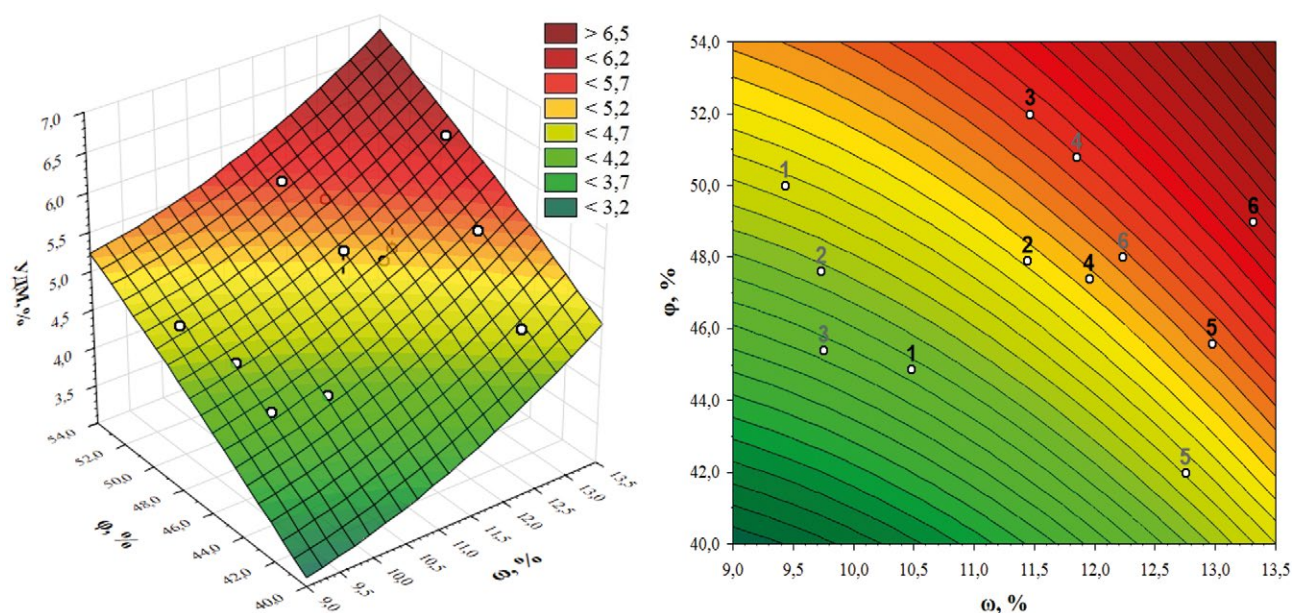


Рис. 7. Изменчивость удельной массы яичников горбуши (УДМ, %) в зависимости от коэффициента зрелости (ω , %) и доли самок в уловах (ϕ , %) в 2010–2011 гг. Поверхность отклика (А) и изолинии её сечений (Б). Цифрам соответствуют заливы: 1 – Простор, 2 – Мордвинова, 3 – Терпения, 4 – Камчатский, 5 – Карагинский, 6 – Олюторский (серым цветом указаны данные 2010 г., чёрным цветом – данные 2011 г.)

Fig. 7. Variability of the specific ovarian mass of pink salmon (SOM, %) depending on the maturity coefficient (ω , %) and the proportion of females in catches (ϕ , %) in 2010–2011. Response surface (A) and the isolines of its sections (B). The numbers correspond to the gulfs: 1 – Prostor, 2 – Mordvinova, 3 – Terpeniya, 4 – Kamchatsky, 5 – Karaginsky, 6 – Olyutorsky (2010 data are indicated in gray, 2011 data are indicated in black)

УДМ горбуши достигает при ω от 11,8 до 13,5 % и ϕ от 49,5 до 54,0 % (рис. 7). Согласно полученному уравнению повышение обоих показателей пропорционально увеличивает УДМ до области максимальных значений, ограниченной 6,8 %. Поверхность отклика представляет собой слегка изогнутую наклонную плоскость с плавными последовательными переходами между выделенными зонами значений УДМ во всём интервале изменчивости двух варьирующих показателей.

Значения УДМ горбуши, установленные в восточно-камчатских заливах, оказались выражено смещены на графике изолиний сечения поверхности отклика (рис. 7б) в область максимальных значений функции (точки 4–6), тогда как 2/3 значений УДМ, соответствующих сахалино-курильским заливам (точки 1–3), расположены в зоне её наименьших и средних значений. Показательно также, что среднее за два года наблюдений значение УДМ горбуши в исследованных заливах оказалось наименьшим в самом южном зал. – Простор (4,5 %), а наибольшим (5,6 %) – в самом северном, зал. Олюторский.

На основании величины межгодовой изменчивости УДМ горбуши, условно выражаемой на графике изолиний сечения поверхности отклика через расстояние, полученное между её значениями в одном заливе в смежные годы (рис. 7б), можно сделать заклю-

чение о значительно больших межгодовых различиях этого показателя в сахалино-курильских заливах, нежели в восточно-камчатских. Наибольшее расстояние между двумя значениями отмечено для зал. Терпения (точки 3–3). Наименьшее – для зал. Камчатского (точки 4–4) (рис. 7б). В масштабе рассматриваемых нами Восточно-Камчатского и Сахалино-Курильского регионов максимальное межгодовое расстояние отмечено для наиболее северных заливов: Олюторского и Терпения (рис. 7 б), тогда как в двух других заливах каждого из регионов межгодовое расстояние между значениями УДМ горбуши оказалось практически равным. При этом только в самых южных заливах – Простор и Камчатский, УДМ горбуши в 2010 г. оказалась выше, чем в 2011 г. (рис. 5).

Таким образом, объединение в единой регрессионной модели двух факторов, определяющих УДМ горбуши, позволило выявить схожие черты её межгодовой изменчивости между двумя крупными регионами воспроизводства. Для двух южных заливов Сахалино-Курильского и Восточно-Камчатского регионов её величина пренебрежимо мала, тогда как в северных заливах она значительно выше (рис. 7б). В пределах этих регионов она демонстрирует клинальное увеличение в северном направлении. Вероятно, это обусловлено общностью внутривидовой

репродуктивной стратегии, свойственной второму иерархическому уровню (крупных региональных комплексов) популяционной организации горбуши обеих генеративных линий.

Анализ установленной зависимости также показал, что характер влияния двух варьирующих показателей стада горбуши (ω и ϕ) одинаков во всех исследованных заливах, что позволяет, в свою очередь, использовать полученную модель для верификации и прогнозирования величины УДМ горбуши в пределах указанных промысловых районов и также, с известной осторожностью, распространять её действие на другие крупные районы промысла. При этом очевидно, что эффективность применения значения УДМ для определения возможной массы ястыков горбуши, получаемого разными способами (как при её непосредственном мониторинге, так и рассчитываемого по показателям промысловых уловов с помощью представленной модели) будет различаться в зависимости от величины фактического вылова горбуши в конкретный год наблюдений. Соответственно, в год возврата более многочисленного поколения горбуши (чаще — линии нечётных лет) эта разница будет более значительна, что обуславливает для него приоритетность мониторинга и более глубокой дифференциации показателя УДМ. Для реализации дальнейшего развития системы нормирования показателя УДМ горбуши схема территориальной дифференциации её репродуктивного ареала в соответствии с определёнными заливами промысла или иными крупными участками воспроизводства представляется наиболее перспективной.

ВЫВОДЫ

1. Отсутствие ярко выраженной клинальной (широтной) географической изменчивости УДМ горбуши обусловлено влиянием на его годовое значение как межгодовой и пространственной изменчивости степени зрелости самок горбуши, так и их процентного содержания в уловах.

2. В южной части ареала горбуши (в Сахалино-Курильского регионе) межгодовая изменчивость удельной массы яичников более выражена, чем в северной (в Восточно-Камчатском регионе), что связано с большей межгодовой вариабельностью двух определяющих её показателей.

3. Дифференциация бассейнового норматива УДМ горбуши в соответствии с определёнными промысловыми заливами позволяет осуществлять более точную верификацию её фактического вылова, что способствует рациональному использованию её запасов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую и искреннюю благодарность коллегам из Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО») к.б.н. А.Е. Шевлякову, В.Н. Бaeовой и С.В. Куприянову за любезно предоставленные материалы биоанализа горбуши, собранные в Камчатском и Карагинском заливах.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 288 с.
- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: Изд-во ВНИРО. 244 с.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.
- Бугаев А.В., Шевляков Е.А. 2008. Флюктуации численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* западного и восточного побережий Камчатки на рубеже XX и XXI веков // Бюллетень № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 63–74.
- Варнаевская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 488 с.
- Василенко А.В. 1994. Популяционная структура и структура популяции: попытка альтернативной интерпретации концепции «флуктуирующего стада» // Известия ТИНРО. Т. 116. С. 75–90.
- Водные биологические ресурсы северных Курильских островов. 2000. / ред. О.Ф. Гриценко. М.: Изд-во ВНИРО. 163 с. + 8 с. вкл.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 303 с.
- Воловик С.П. 1967. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на южном Сахалине. Автореф. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИРПИХ. 31 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.

- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биология моря. № 2. С. 39–44.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А., Викторovsky Р.М., Бронеvский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В., Ермоленко Л.Н., Калабушкин Б.А., Ковалев В.Г., Макоедов А.Н., Малинина Т.В., Пустовойт С.П., Рубцова Г.А. 1989. Популяционная организация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. С. 1275–1285.
- Глубоковский М.К., Марченко С.Л., Темных О.С., Шевляков Е.А. 2017. Методические рекомендации по исследованиям тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО. 80 с.
- Гриценко А.В. 2017. Пространственная и временная изменчивость биологических и нормативных показателей тихоокеанских лососей северо-востока Камчатки. Автореф. ... канд. биол. наук. Москва: ВНИРО. 24 с.
- Гриценко А.В. 2019. Сезонная и межгодовая изменчивость удельной массы яичников горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* северо-восточной Камчатки // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Мат. VII науч.-практ. конф. молодых учёных с межд. участием (14–15 ноября 2019 г.). М.: Изд-во ВНИРО. С. 132–136.
- Гриценко А.В., Ельников А.Н. 2013. Об оценке величины выхода тихоокеанских лососей по выходу ястыков икры // Рыбное хозяйство. № 2. С. 65–70.
- Гриценко А.В., Харенко Е.Н. 2012. Проблемы нормирования выхода икры-сырца тихоокеанских лососей // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана. Мат. II Межд. науч.-технич. конф. Ч. 2. Владивосток: Дальрыбвтуз. С. 25–30.
- Гриценко О.Ф. 1981. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопросы ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 787–799.
- Гриценко О.Ф. 1990. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопросы ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 825–835.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Издательство ВНИРО. 248 с.
- Дубынин В.А., Бугаев В.Ф., Шевляков Е.А. 2007. О возможном прилове морскими ставными неводами в районе второстепенных рек Западной Камчатки нерки, не принадлежащей стадам этих рек // Известия ТИНРО. Т. 149. С. 226–241.
- Ельников А.Н., Гриценко А.В. 2014. Динамика биологических характеристик производителей тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* в р. Апука и Олюторском заливе Берингова моря в 2007–2012 годах // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 33. С. 5–14.
- Енютина Р.И. 1972. Амурская горбуша (промысловый биологический очерк) // Известия ТИНРО. Т. 77. С. 3–126.
- Есин Е.В. 2012. Специфика размножения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в вулканических реках центральной части Кроноцкого залива // Труды Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 208–217.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторovsky Р.М., Бронеvский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В., Ермоленко Л.Н., Калабушкин Б.А., Ковалев В.Г., Макоедов А.Н., Малинина Т.В., Пустовойт С.П., Рубцова Г.А. 1989. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. С. 1261–1274.
- Иванков В.Н. 1993. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопросы ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 78–83.
- Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И. 1996. Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина // Биология моря. Т. 22. № 3. С. 167–173.
- Каев А.М. 2007. Биологические основы рационального промысла лососей в Сахалино-Курильском регионе // Вопросы рыболовства. Т. 8. № 4 (32). С. 713–733.
- Каев А.М. 2012. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 62–71.
- Каев А.М. 2017. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) Сахалино-Курильского региона: мониторинг и его некоторые результаты // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Мат. Всеросс. науч. конф. с межд. участием (3–6 октября 2017 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 148–155. DOI: 10.15853/978–5–902210–51–1.
- Каев А.М., Руднев В.А. 2007. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) юго-восточного побережья острова Сахалин // Вопросы ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 215–227.
- Карпенко А.И. 1995. Исследование популяционной структуры горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 322–327.
- Картавец Ю.Ф. 1988. Популяционно-генетическая структура горбуши // Современное состояние исследований лососевидных рыб. Тез. докл. III всесоюз. Совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1–31 марта 1988 г. Тольятти: ИЗВБ АН СССР. С. 149–150.
- Картавец Ю.Ф. 1995. Генетическая дифференциация и интеграция в популяциях водных животных. Автореф. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург: СПбГУ. 39 с.
- Койдан Б.Н. 1990. Закономерности формирования динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря. Автореф. ... канд. биол. наук. Москва: ВНИИПРХ. 23 с.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: «Наука». 238 с.
- Кортаев Ю.А., Макоедов А.Н., Кортаева О.Б. 2002. Популяционная биология и промысловое значение анадырской кеты. М.: Вопросы рыболовства. 147 с.
- Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. 2015. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Труды ВНИРО. Т. 153. С. 105–120.
- Макоедов А.Н. 1999. Кариология, биохимическая генетика и популяционная феноетика лососевидных рыб Сибири и Дальнего Востока: сравнительный аспект. М.: УМК «Психология». 291 с.

- Макоедов А.Н., Антонов Н.П., Куманцов М.И., Погодаев А.Г. 2006. Теория и практика лососевого хозяйства на Дальнем Востоке // Вопросы рыболовства. Т. 7. № 1 (25). С. 6–21.
- Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. 2009. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 356 с.
- Марченко С.Л. 2004. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря. Автореф. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 24 с.
- Марченко С.Л., Голованов И.С. 2001. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Вып. 1. Магадан: МагаданНИРО. С. 144–151.
- Методики определения норм расхода сырья при производстве продукции из гидробионтов / Под ред. Е.Н. Харенко. 2002. М.: Изд-во ВНИРО. 270 с.
- Омельченко В.Т., Вялова Г.П. 1990. Популяционная структура горбуши // Биология моря. № 1. С. 3–13.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Ромасенко Л.В., Авдеев Д.В., Антонов А.А., Никитин В.Д., Онищенко И.Е. 2015. Биологическая характеристика горбуши в некоторых районах Сахалинской области в 2015 г. // Бюлл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ФГБНУ ТИНРО-центр. С. 116–120.
- Рослый Ю.С. 2002. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабаровское книжное издательство. 212 с.
- Харенко Е.Н. 2014. Анализ методов учёта фактических уловов водных биоресурсов // Рыбное хозяйство. № 6. С. 59–61.
- Харенко Е.Н., Котенёв Б.Н., Сопина А.В., Рой В.И., Сердобинцев С.П., Коломейко Ф.В. 2007. Многофакторный анализ выхода икры минтая Охотского моря // Рыбное хозяйство. № 4. С. 106–112.
- Харенко Е.Н., Рой В.И. 2008. Регулирование промысла с использованием показателей технологического нормирования // Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов. Мат. II Межд. науч.-практ. конф. М.: Изд-во ВНИРО. С. 262–264.
- Шевляков Е.А. 2006. Управление ресурсами тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* в Камчатском регионе с учётом специфики многовидового промысла // Вопросы рыболовства. Т. 7. № 1 (25). С. 22–41.
- Шевляков Е.А., Маслов А.В. 2011. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Известия ТИНРО. Т. 164. С. 114–139.
- Beacham T.D., Withler R.E., Gould A.P. 1985. Biochemical genetic stock identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 42. P. 1474–1483.
- Larkin P.A. 1972. The stock concept and management of Pacific salmon // The stock concept in Pacific salmon. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries. Vancouver: The University of British Columbia. P. 11–15.
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J., Wilmot R.L., Varnavsky V.S., Midyanaya V.V., Quinn T.P. 1994. Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia, and Kamchatka, Russia // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 51 (Suppl. 1). P. 147–157.

REFERENCES

- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. 1997. Population structure of salmonid fish. M.: Nauka. 288 p. (In Russ.).
- Antonov N.P. 2011. Commercially harvested species of fish of the Kamchatka Region: biology, stocks and fisheries. Moscow; VNIRO Publish. 244 p. (In Russ.).
- Bugaev V.F. 2011. Asian Sockeye Salmon (freshwater period of life, biological structure, population dynamics). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. 292 p.
- Bugaev V.F. 2011. Asian Sockeye Salmon-2 (biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX – early XXI century). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress: 380 pp. – Color section 20 pp. (In Russ.).
- Bugaev A.V., Shevlyakov E.A. 2008. Fluctuations of pink salmon population on the western and eastern coasts of Kamchatka at the turn of the XX and XXI centuries // Bulletin № 3 of the realization of the «Concept of the Far Eastern basin program for pacific salmon research» Vladivostok: TINRO-Center Publish. P. 63–74. (In Russ.).
- Varnavskaya N.V. 2006. Genetic differentiation of the Pacific salmon populations. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Publish. 488 p. (In Russ.).
- Vasilenko A.V. 1994. Population structure and structure of a population: an attempt at an alternative interpretation of the «fluctuating stock» concept // Izvestiya TINRO. V. 116. P. 75–90. (In Russ.).
- Aquatic Biological Resources of the Northern Kuril Islands. 2000. Edited by O.F. Gritsenko. M.: VNIRO Publishing. 163 p. + 8 colored inserts. (In Russ.).
- Volobuev V.V., Marchenko S.L. 2011. Pacific salmon of the Okhotsk Sea (biology, population structure, abundance dynamics, fishery). FGUP «MagadanNIRO». Magadan: NESCFEB Publish. 303 p. (In Russ.).
- Volovik S.P. 1967. The structure of spawning stocks and the efficiency of natural reproduction of pink salmon on southern Sakhalin. PhD abstract in biology. Kaliningrad: KTIRPiKH Publish. 31 p. (In Russ.).
- Glubokovsky M.K. 1995. Evolutionary biology Salmonid Fishes. Moscow: Nauka. 343 p. (In Russ.).
- Glubokovsky M.K., Zhivotovsky L.A. 1986. Population structure in pink salmon: a system of fluctuating stocks // Marine Biology. № 2. P. 39–44. (In Russ.).
- Glubokovsky M.K., Zhivotovsky L.A., Viktorovsky R.M., Bronevsky A.M., Afanasyev K.I., Efremov V.V., Ermolenko L.N., Kalabushkin B.A., Kovalyev V.G., Makoedov A.N., Malinina T.V., Pustovoyt S.P., Rubtzova G.A. 1989. Population structure of pink salmon // Genetics. V. 25. № 7. P. 1275–1285. (In Russ.).

- Glubokovsky M.K., Marchenko S.L., Temnykh O.S., Shevlyakov E.A. Methodological recommendations for Pacific salmon research. M.: VNIRO Publish. 80 p. (In Russ.).
- Gritsenko A.V. 2017. Spatial and temporal variability of biological and normative characteristics of Pacific salmon of northeastern Kamchatka. PhD abstract in biology. M.: VNIRO. 24 p. (In Russ.).
- Gritsenko A.V. 2019. Seasonal and interannual variability in specific ovarian mass of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of northeastern Kamchatka // Current problems and perspectives of fishery complex development: materials of the VII scientific and practical conference of young scientists with international participation. M.: VNIRO Publish. P. 132–136. (In Russ.).
- Gritsenko A.V., Elnikov A.N. 2013. On estimation of Pacific salmon catches being made by roe cast // Rybnoe Khozyaystvo. № 2. P. 65–70. (In Russ.).
- Gritsenko A.V., Kharenko E.N. 2012. Problems of rationing output of caviar-raw of the pacific salmon // Urgent problems of the World Ocean biological resources development. Proceedings of the 2nd International scientific and technical conference. Part II. Vladivostok: Dalrybtuz. P. 25–30. (In Russ.).
- Gritsenko O.F. 1981. On the population structure of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Voprosy ikhtiologii. V. 21. Iss. 5. P. 787–799. (In Russ.).
- Gritsenko O.F. 1990. Population structure of the Sakhalin pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* // Voprosy ikhtiologii. V. 30. Iss. 5. P. 825–835. (In Russ.).
- Gritsenko O.F. 2002. Diadromous fishes of Sakhalin (systematics, ecology, fisheries). M.: VNIRO Publish. 248 p. (In Russ.).
- Dubynin V.A., Bugaev V.F., Shevlyakov E.A. 2007. On possible bycatch of sockeye by the sea trap-nets near some minor rivers of the western Kamchatka, when the sockeye is not belonging to the stocks of this rivers // Izvestiya TINRO. V. 149. P. 226–241. (In Russ.).
- Elnikov A.N., Gritsenko A.V. 2014. Dynamics of biological characteristics of pacific salmon *Oncorhynchus* spawners from the Apuka river and the Olutorskiy gulf of the Bering Sea in 2007–2012 // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. Collection of the scientific papers. V. 33. P. 4–14. (In Russ.).
- Enyutina R.I. 1972. Amur pink salmon (commercial and biological essay) // Izvestiya TINRO. V. 77. P. 3–126. (In Russ.).
- Esin E.V. 2012. Specificity of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* spawning in volcanic rivers of the central part of the Kronotsky gulf // Proceedings of the Kronotsky state natural biosphere reserve. Iss. 2. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. P. 208–217. (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A., Glubokovsky M.K., Viktorovsky R.M., Bronevsky A.M., Afanasyev K.I., Efremov V.V., Ermolenko L.N., Kalabushkin B.A., Kovalyev V.G., Makoedov A.N., Malinina T.V., Pustovoyt S.P., Rubtsova G.A. 1989. Genetic differentiation in pink salmon // Genetics. V. 25. № 7. P. 1261–1274. (In Russ.).
- Ivankov V.N. 1993. Population organization in Pacific salmon with a short freshwater life span // Voprosy ikhtiologii. V. 33. № 1. P. 78–83. (In Russ.).
- Ivankov V.N., Dobritskii O. Yu., Skuba N.S., Karpenko A.I. 1996. Differentiation of the population of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, near southern Sakhalin // Marine Biology. V. 22. № 3. P. 167–173. (In Russ.).
- Kaev A.M. 2007. Biological foundation of rational salmon fishing in Sakhalin-Kuril region // Problems of fisheries. V. 8. № 4(32). P. 713–733. (In Russ.).
- Kaev A.M. 2012. Temporal structure and some features of stock dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Journal of ichthyology. V. 52. № 1. P. 57–67. DOI: 10.1134/S0032945211060038.
- Kaev A.M. 2017. Pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) of the Sakhalin-Kuril region: monitoring and some results on // Aquatic biological resources of Russia: status, monitoring, management. Proceedings of the All-Russian scientific conference with international participation (October 3–6, 2017, Petropavlovsk-Kamchatsky). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017. P. 148–155. DOI: 10.15853/978–5–902210–51–1. (In Russ.).
- Kaev A.M., Rudnev V.A. 2007. Population dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) from the southeastern coast of Sakhalin island // Journal of ichthyology. V. 47. № 3. P. 228–240.
- Karpenko A.I. 1995. Research of the population structure of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of southern Sakhalin // Voprosy ikhtiologii. V. 35. № 3. P. 322–327. (In Russ.).
- Kartavtsev Yu.F. 1988. The population-genetic structure of pink salmon // Current state of research of salmonids. Abstracts of the III All-Union meeting on salmonids. Togliatti, March 1–31, 1988. Togliatti: IEVB AS USSR. P. 149–150. (In Russ.).
- Kartavtsev Yu.F. 1995. Genetic differentiation and integration in aquatic animal populations. Author's abstract. diss. ... doct. in biology. St. Petersburg: SPSU. 39 p. (In Russ.).
- Koydan B.N. 1990. Regularities of the formation of the dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) abundance on the mainland coast of the Sea of Okhotsk. PhD abstract in biology. M.: VNIIPRKH. 23 p. (In Russ.).
- Konovalov S.M. 1980. Population biology of Pacific salmon. L.: Nauka. 238 p. (In Russ.).
- Korotaev Yu.A., Makoedov A.N., Korotaeva O.B. 2002. Population biology and fishing significance of chum salmon of the Anadyr Bay region. M.: Problems of fisheries. 147 p. (In Russ.).
- Leman V.N., Smirnov B.P., Tochilina T.G. 2015. Pacific Salmon hatchery program on Russian Far East: current status and essential problems // Trudy VNIRO. V. 153. P. 105–120. (In Russ.).
- Makoedov A.N. 1999. Karyology, biochemical genetics and populations phonetics of Salmonidae of Siberia and Far East: comparative aspect. M.: UMK «Psychology». 291 p. (In Russ.).
- Makoedov A.N., Antonov N.P., Kumantsov M.I., Pogodaev A.G. 2006. Theory and practice of salmon fisheries in the Far East // Problems of fisheries. V. 7. № 1(25). P. 6–21. (In Russ.).

- Makoedov A.N., Korotaev Yu.A., Antonov N.P. 2009. Asian Chum Salmon. Petropavlovsk-Kamchatsky. KamchatNIRO Publishing. 356 p. (In Russ.).
- Marchenko S.L. 2004. Features of biology and population structure of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) of the northern coast of the Sea of Okhotsk. PhD abstract in biology. Vladivostok: TINRO-Center. 24 p. (In Russ.).
- Marchenko S.L., Golovanov I.S. 2001. Local stocks of pink salmon of the northern coast of the Sea of Okhotsk // Current conditional status and perspectives of fisheries research in the basin of the northern part of the Sea of Okhotsk. V. 1. Magadan: MagadanNIRO. P. 144–151. (In Russ.).
- Methods for determining the norms of consumption of raw materials in the production of products from hydrobionts / Edited by E.N. Kharenko. 2002. M.: VNIRO Publishing. 270 p. (In Russ.).
- Omelchenko V.T., Vyalyova G.P. 1990. Population structure of pink salmon // Marine biology. № 1. P. 3–13. (In Russ.).
- Pravdin I.F. 1966. Fish study guide (mainly freshwater). Moscow: Food Industry. 376 p. (In Russ.).
- Romasenko L.V., Avdeev D.V., Antonov A.A., Nikitin V.D., Onishchenko I.E. 2015. Biological characteristics of pink salmon in some areas of the Sakhalin region in 2015 // Bull. No. 10 of Pacific salmon research in the Far East. Vladivostok: FSBSI «TINRO». P. 116–120. (In Russ.).
- Roslyj Yu.S. 2002. Population dynamics and reproduction of Pacific salmon in the Amur basin. Khabarovsk: Khabarovsk book publishing. 212 p. (In Russ.).
- Kharenko E.N. 2014. An analysis of accounting methods of water living resources actual catches // Rybnoe Khoziaystvo. № 6. P. 59–61. (In Russ.).
- Kharenko E.N., Kotenyov B.N., Sopina A.V., Roy V.I., Serdobintsev S.P., Kolomeyko F.V. 2007. Multi-factor analysis of cast of pollack roe (the Sea of Okhotsk) // Rybnoe Khoziaystvo. № 4. P. 106–112. (In Russ.).
- Kharenko E.N., Roy V.I. 2008. Regulation of fisheries using technological rationing factors // Towards higher effectiveness in exploitation of aquatic living resources. Second international scientific and applied conference: conference papers. M.: VNIRO Publish. P. 262–264. (In Russ.).
- Shevlyakov E.A. 2006. The Pacific salmon *Oncorhynchus* resource management in Kamchatka region with taking into account the specifics of multi-species fishery // Problems of fisheries. V. 7. № 1(25). P. 22–41. (In Russ.).
- Shevlyakov E.A., Maslov A.V. 2011. The rivers determining reproduction of pacific salmons in Kamchatka as indicators of spawning grounds filling // Izvestiya TINRO. V. 164. P. 114–139. (In Russ.).
- Beacham T.D., Withler R.E., Gould A.P. 1985. Biochemical genetic stock identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 42. P. 1474–1483.
- Larkin P.A. 1972. The stock concept and management of Pacific salmon // The stock concept in Pacific salmon. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries. Vancouver: The University of British Columbia. P. 11–15.
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J., Wilmot R.L., Varnavsky V.S., Midyanaya V.V., Quinn T.P. 1994. Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia, and Kamchatka, Russia // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 51 (Suppl. 1). P. 147–157.

Поступила в редакцию 26.04.2022 г.
Принята после рецензии 26.07.2022 г.