

УДК 597.552.51.639.2.053

О ПРОГНОЗИРОВАНИИ ВЫЛОВА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) НА ОСТРОВЕ ИТУРУП

© 2023 г. О. В. Зеленников¹*, М. С. Мякишев²

¹Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

²Сахалинский филиал Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru

Поступила в редакцию 27.03.2022 г.

После доработки 27.04.2022 г.

Принята к публикации 06.05.2022 г.

Приведены результаты исследования производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, у которых в раннем возрасте на Курильском и Рейдовом рыбоводных заводах сформировали отолитные метки, и анализа данных рыбоводной и рыболовной статистики. В конце нерестового хода горбуши у рыбаводных заводов отлавливали только рыб заводского происхождения. При этом за единичным исключением производители горбуши вернулись на те предприятия, на которых были помечены. Вылов горбуши в чётные годы на о-ве Итуруп в среднем в 1.6 раза больше, чем в нечётные; при этом на пополнение стада в линии нечётных лет достоверное влияние оказывает разведение молоди на рыбаводных заводах. Между заполнением нерестилищ производителями горбуши и её выловом в заливах Простор и Курильский через два года есть положительная статистически значимая связь.

Ключевые слова: горбуша, отолитное маркирование, заполнение нерестилищ, динамика улова, о. Итуруп.

DOI: 10.31857/S0042875223020315, **EDN:** FAOUJM

Тихоокеанский лосось горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* хорошо известен специалистам, с одной стороны, как вид, составляющий основу лососёвого промысла в России (Шунтов, Темных, 2018), с другой стороны, как вид, численность которого до настоящего времени наиболее сложно прогнозировать. Частые ошибки при прогнозировании возврата горбуши связаны сразу с двумя основными обстоятельствами, действующими совокупно. Во-первых, производители горбуши, идя на нерест, способны далеко отклоняться от тех рек, из которых год назад сказывались мальками, причём как в пределах естественного ареала (Глубоковский, Животовский, 1986; Agler et al., 2001; Мякишев и др., 2019), так и в регионах вселения (Дорофеева и др., 2006). Во-вторых, для оценки формирования стада горбуши, как ни для какого другого вида лососёвых рыб, требуются многочисленные данные, например, по скату молоди, которых всегда не хватает (Каев, 2010б).

Вместе с тем специфические особенности биологии горбуши и субъективные трудности в работе с ней не снимают задачи добиваться точности прогноза, позволяя рыбопромышленным организациям заблаговременно резервировать необходимые промысловые и перерабатывающие мощно-

сти. Нет сомнений в том, что точность в прогнозировании численности горбуши будет повышаться. Этому будут способствовать и продолжающиеся исследования вида (Темных, 2004; Животовский, 2013; Зеленников и др., 2020), и масштабный регулярный мониторинг преднерестовых скоплений, организованный сотрудниками ТИНРО-центра (Шунтов, Темных, 2016), и современные методы контроля за численностью рыб, например, с применением отолитного маркирования (Kawana et al, 2001; Joyce, Evans, 2001).

Цель нашей работы — исследуя производителей горбуши непосредственно на крупнейших в России рыбаводных заводах на о-ве Итуруп — Рейдового и Курильского, выявить рыб заводского происхождения и, учитывая полученные сведения, проанализировать данные промысловой статистики для их возможного прогностического использования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В рыбаводном цикле 2014–2015 гг. на Рейдовом и Курильском лососёвых рыбаводных заводах (ЛРЗ) было проведено “сухое” отолитное маркирование части молоди горбуши. Оба завода, постро-

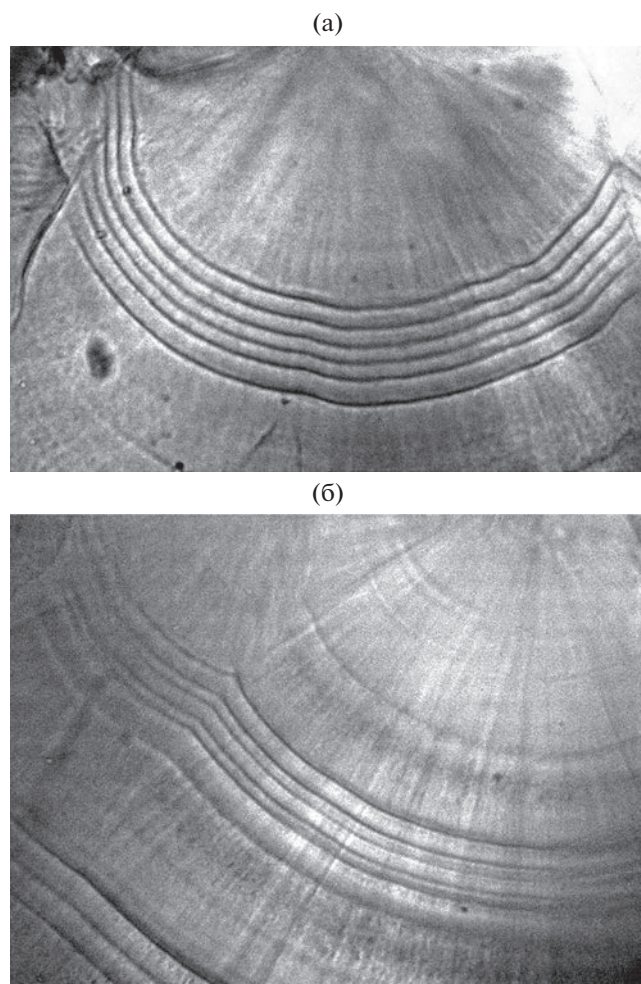


Рис. 1. Структура метки на отолидах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на Рейдовом (а) и Курильском (б) заводах, сформированная в рыболовном цикле 2015–2016 гг.

енные в современном виде соответственно в 1999 и 2002 гг., имеют несколько источников водоснабжения и позволяют сформировать качественную метку (рис. 1). Для выявления меченых рыб неоднократно на Рейдовом (03.10.2016 г.) и Курильском (05.10.2016 г.) заводах взяли отолиды (по 250 пар на каждом) у случайным образом отобранных производителей. В условиях лаборатории отолиды очищали, помещали на предметные стекла, используя термопластический цемент. Для приготовления спилов отолидов использовали шлифовальные машины и абразивные диски (“Buehler”, США). Исследование микроструктуры отолидов на наличие метки производили с использованием комплексов для анализа изображений на базе микроскопов Olympus BX51 (“OLYMPUS Co.”, Япония) и Leica DM LS (“Leica Microsystems”, Германия).

Для оценки возможности прогнозирования вылова горбуши использовали данные по выпус-

ку молоди, взятые из годовых журналов рыболовных заводов, и сведения по заполнению нерестилищ производителями из годовых отчетов Курильского отдела ихтиологии Сахалинского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов. Анализировали также данные промысловой статистики, под которой понимали общий вылов горбуши предприятием ЗАО “Курильский рыбак” в заливах Курильский и Простор, а также в северной части острова.

Полученные данные обрабатывали статистически. Для оценки степени их неоднородности использовали дисперсионный анализ. Тесноту связи между числом выпущенных мальков и учтенных на нерестилищах производителей, а также общим выловом рыб оценивали, используя ранговый коэффициент корреляции Спирмена и коэффициент парной корреляции Пирсона. В случае статистически значимой сильной корреляционной связи её описывали, применяя уравнение парной линейной регрессии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Заводы Рейдовый и Курильский расположены в бассейнах одноименных рек, впадающих соответственно в заливы Простор и Курильский (рис. 2). Оба завода находятся в зоне работы предприятия ЗАО “Курильский рыбак”, осуществляющего промысел горбуши на участке от р. Рыбацкая до северной оконечности о-ва Итуруп по охотоморскому побережью, а в отдельные годы и далее — до р. Медвежья, впадающей в пролив Фриза.

Общий выпуск молоди горбуши со всех предприятий в заливы Курильский и Простор с 1998 по 2019 гг. варьировал от 59.6 до 133.6 (в среднем 105.1) млн экз. (таблица). В рыболовном цикле 2014–2015 гг. на Рейдовом заводе было помечено 11.0% выращенных мальков горбуши, что составило 2.035 млн экз. Из 247 рыб, у которых обрабатывали отолиды, метки присутствовали у 35 (14.2%), из них 32 особи были помечены на Рейдовом и три — на Курильском заводах. На Курильском заводе была помечена значительно большая часть молоди горбуши — 59.0%, или 23.774 млн экз. Из 249 исследованных особей метки присутствовали у 214 (85.9%), из которых 212 рыб были помечены на Курильском и две — на Анивском заводе, расположенном на о-ве Сахалин. Таким образом, производители горбуши, у которых выявили отолидные метки, за единичным исключением были обнаружены именно на тех предприятиях, на которых были помечены.

Вылов горбуши с 1999 по 2020 гг. в заливах Простор и Курильский варьировал в широком диапазоне — от 880 до 30694 т (таблица), и его величина не коррелировала с численностью моло-

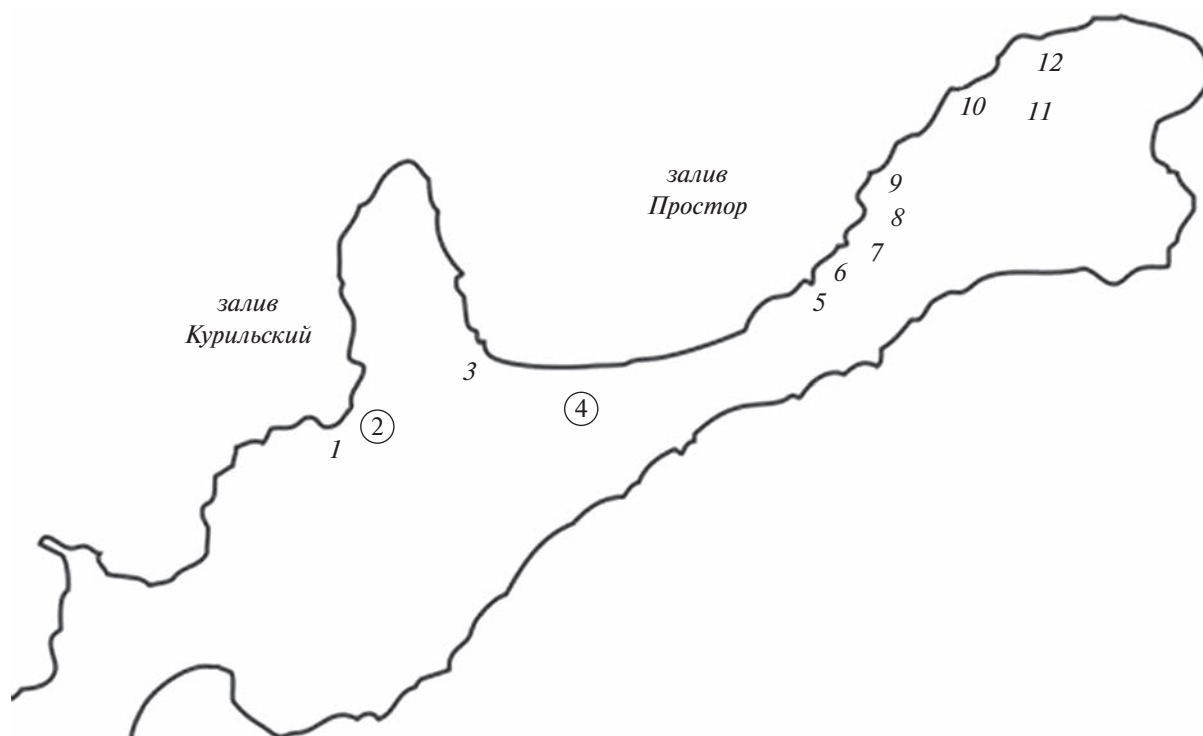


Рис. 2. Карта-схема района исследований на о-ве Итуруп. Расположение на участке промысла ЗАО «Курильский рыбак» рек Рыбацкая (1), Курилка (2), Оля (3), Рейдовая (4), Скальная (7), Софья (8), Чистая (9), Славная (11); ручьёв Сенокосный (6), Дольный (10), Активный (12) и оз. Сопочное (5). Заводы: Курильский (②) и Рейдовый (④).

ди, выпускаемой с рыбоводных заводов. Вместе с тем, оценивая вклад заводского воспроизводства молоди в величину улова, отметим два обстоятельства. Во-первых, мы выявили три значения, которые качественно отличались от остальных. Значительные выпуски молоди в 2010, 2013 и 2014 гг. обеспечили относительно небольшие выловы на следующий год — соответственно 3253, 3372 и 880 т. О причинах такого несоответствия между выпуском молоди и выловом взрослых особей мы будем говорить далее, однако достоверное отклонение этих значений от остальных величин позволило в соответствии с имеющимся правилом (Терентьев, Ростова, 1977) исключить их из статистического анализа.

Во-вторых, в настоящее время на о-ве Итуруп доминирующей является линия горбуши чётных лет, и вылов горбуши в чётные годы (в среднем 19425 т) в 1.6 раза был больше, чем в нечётные (12371 т). Принимая во внимание это обстоятельство и анализируя выпуск молоди и последующий вылов горбуши отдельно для линий чётных и нечётных лет, мы выявили увеличение вылова рыбы по мере увеличения численности выпускаемой молоди как в чётные ($r = 0.309$), так и в нечётные ($r = 0.659$) годы. Однако если для доминантной линии чётных лет мы можем говорить

только о тенденции, то для линии нечётных лет эта связь была достоверной ($p < 0.05$).

Вместе с тем в обоих случаях нет сомнений, что вылов горбуши на о-ве Итуруп помимо заводского выращивания в значительной мере обеспечивается её естественным воспроизводством. Логично предположить, что для оценки эффективности естественного нереста необходимо рассмотреть реки, расположенные в зоне промысла. Согласно собранным данным, заполнение нерестилищ производителями горбуши относительно регулярно оценивали только в 11 водотоках, впадающих в акваторию заливов Курильский и Простор (реки Рыбацкая, Курилка, Оля, Рейдовая, Скальная, Софья, Чистая, Славная; ручьи Сенокосный, Дольный, Активный) и в оз. Сопочное, соединённом протокой с зал. Простор (рис. 2). В остальных водёмах и водотоках, таких как реки Лорка, Аргунь, Медвежья, ручьи Курильский и Бурный, оз. Рейдовое и других, вероятно, в силу их второстепенности или труднодоступности заполнение нерестилищ оценивали редко.

Суммируя имеющиеся данные, мы можем видеть, что заполнение нерестилищ производителями горбуши существенно различалось как в разных реках в течение года, так и в разные годы, но в каждой отдельно взятой реке (таблица). При этом только в реке Оля, едва ли не самом продук-

Таблица 1. Заполнение нерестилищ производителями горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в озере Сопочное и в водотоках, впадающих в акваторию заливов Курильский и Простор, %, а также численность выпущенных мальков с рыбоводных заводов и величина вылова производителей

Водоток или водоём, (площадь нерестилищ, м ²) и другие параметры	Год																					
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Река:																						
Рыбачкая (12000)	62.5	163.0	82.5	129.2	124.2	210.0	135.8	233.5	160.0	120.2	155.0	118.7	105.8	111.6	86.9	103.8	114.6	105.6	68.9	189.8	84.3	105.0
Курилка (74000)	103.0	180.3	116.7	129.0	137.9	178.0	101.4	97.0	129.6	113.0	112.2	152.0	150.0	115.1	93.1	108.8	167.5	100.6	66.7	243.2	126.3	146.7
Оля (17500)	105.5	171.6	138.0	186.0	109.6	124.1	162.9	220.0	165.0	136.0	148.0	110.3	106.3	102.0	138.6	111.8	135.9	104.7	104.1	133.0	103.1	115.4
Рейдовая (13000)	113.8	209.5	120.0	151.2	108.6	180.0	120.0	180.0	185.0	23.0	145.0	132.0	147.3	114.1	107.4	133.0	109.5	102.5	95.5	235.3	115.0	102.1
Скальная (8000)	105.0	162.5	99.0	134.4	84.0	170.0	118.8	220.0	180.0	160.0	159.2	166.0	163.0	146.9	99.5	162.8	121.9	42.6	35.3	190.8	125.0	105.2
Софья (2000)	120.5	—	40.0	112.5	95.0	120.0	125.0	110.0	150.0	143.7	126.0	27.5	112.5	105.0	91.2	110.2	111.1	108.0	10.7	130.0	52.0	137.5
Чистая (11500)	112.6	109.2	147.8	133.8	136.1	114.0	54.3	104.0	124.3	149.1	113.0	74.3	135.6	104.1	121.5	112.5	112.3	110.0	92.7	211.7	116.5	167.4
Славная (185000)	110.0	80.4	120.3	117.0	115.5	121.7	48.6	100.3	111.0	101.3	112.0	78.5	159.6	113.1	105.5	114.0	124.6	106.9	92.0	148.6	102.8	137.9
Озеро Сопочное (11000)	47.3	124.1	112.0	48.6	111.8	131.5	29.5	177.3	109.1	124.5	126.0	111.8	129.5	106.5	85.7	117.8	120.5	107.8	110.9	207.3	—	—
Ручей:																						
Сенокосный (1200)	87.5	75.0	86.4	68.2	63.6	113.6	109.1	136.0	150.0	75.0	145.0	106.2	15.4	104.6	20.0	105.0	123.0	124.0	90.5	47.1	—	133.3
Дольный (3500)	60.0	21.0	153.0	74.3	71.0	128.5	28.6	114.3	128.6	145.7	101.0	—	111.4	121.6	99.3	54.4	106.5	110.7	81.6	—	101.7	—
Активный (6000)	102.5	115.0	29.2	108.3	91.7	116.7	37.5	116.7	100.0	128.3	76.0	—	—	106.8	102.5	101.9	104.5	103.8	6.8	129.2	102.0	—
В среднем	94.2	128.3	103.7	116.0	104.1	142.3	89.3	150.8	141.1	118.3	126.5	107.7	121.5	112.6	95.9	111.3	121.0	102.3	71.3	169.6	102.9	127.8
В среднем по десяти* водотокам	96.7	128.4	99.5	122.0	98.2	141.9	99.1	159.4	149.2	120.1	129.8	105.0	112.2	113.0	96.3	110.6	115.5	101.3	65.1	158.4	100.0	123.7
Численность выпущенных мальков, млн экз.	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
	69.6	65.6	88.9	101.8	90.9	106.1	109.9	121.7	112.5	123.9	121.5	122.1	107.4	123.6	86.0	122.7	120.6	77.8	59.6	122.9	133.6	111.7
Вылов производителей, т	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
	9535	24721	11712	19949	7757	19812	17560	30694	24062	22172	16632	21431	3253	20426	14021	3372	880	11759	12721	26679	17956	12669

Примечание. * Реки Рыбачкая, Оля, Рейдовая, Скальная, Софья, Чистая и ручьи Сенокосный, Дольный, Активный; “—” — нет данных.

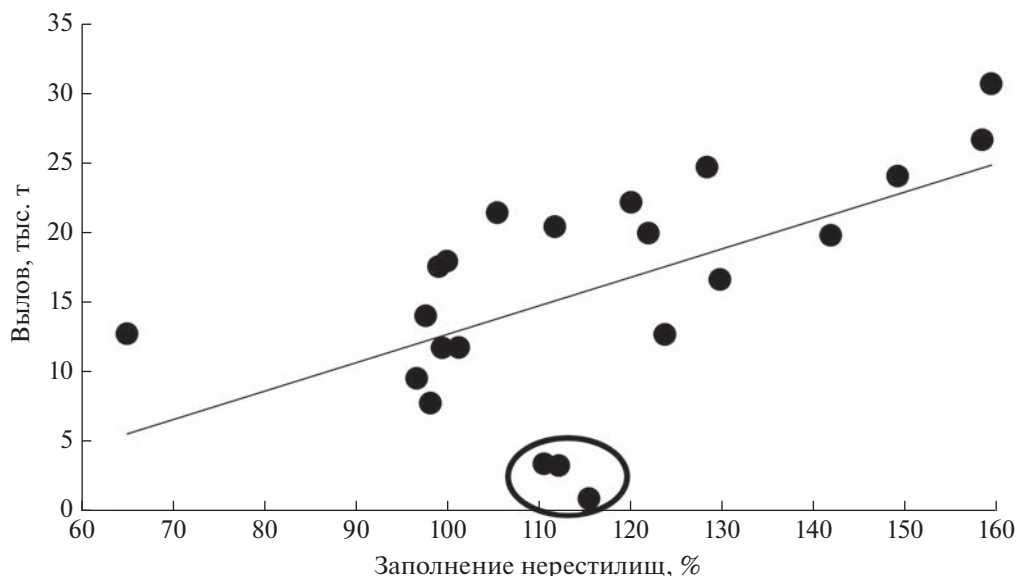


Рис. 3. Связь между средним значением заполнения нерестилищ производителями горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (объединённые данные по 11 водотокам и оз. Сопочное) и общим её выловом в заливах Простор и Курильский через два года. В нижней части графика отмечены три значения, отклоняющиеся от общей закономерности.

тивном водотоке именно для воспроизводства горбуши, заполнение нерестилищ производителями за последние 22 года никогда не было $<100\%$. Анализируя весь массив полученных данных, мы можем видеть выраженную и достоверную ($r = 0.491$, $p < 0.05$) зависимость вылова горбуши от заполнения нерестилищ производителями в 11 выделенных нами водотоках и в оз. Сопочное (рис. 3). Примечательно, что на достоверность этой связи не повлияло даже наличие трёх крайне отклоняющихся значений, отмеченных нами ранее и выделенных на графике.

Однако проведение анализа с использованием всех водных источников представляется не вполне оправданным, поскольку с точки зрения доступности для обследования выделенные водотоки различаются. Девять из них являются сравнительно похожими малыми водотоками, обследование нерестилищ в которых можно провести по единой схеме. В отличие от них реки Курилка и Славная входят в тройку крупнейших рек острова, имеют самые большие площади естественных нерестилищ (таблица) и, несомненно, вносят решающий вклад в формирование численности горбуши. Однако их обследование технически невозможно провести именно так, как можно обследовать малые водотоки. Это же утверждение относится и к оз. Сопочное (Зеленников и др., 2016). Сопоставляя заполнение нерестилищ производителями горбуши в девяти малых реках и ручьях с её общим выловом, мы получаем ещё более тесную и достоверную связь ($r = 0.585$). Теснота этой связи значительно увеличивается при исключении трёх отклоняющихся значений, причём как в менее уро-

жайной линии нечётных ($r = 0.661$), так и в доминантной линии чётных лет ($y = 200.4x - 4471.9$, $r = 0.705$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Обсуждая полученные данные, отметим, что стадо горбуши на о-ве Итуруп преимущественно формируется за счёт местного воспроизводства (Каев, Чупахин, 2003) и значительной частью приурочено к “родным” рекам. Анализ отолитных меток позволил установить три обстоятельства. Во-первых, в те дни, когда мы собирали отолиты, на заводах обрабатывали производителей едва ли не исключительно заводского происхождения. По крайней мере доля меченых рыб в выборках была выше доли рыб, помеченных на заводах. Этот факт представляется объяснимым. В начале октября уже заканчивалась путина горбуши, а заводские производители в массе мигрируют именно в конце нерестового хода (Мякишев и др., 2019). Сравнительно высокую долю рыб с меткой можно объяснить совпадением сроков анализа и массового возврата рыб меченых партий.

Во-вторых, помеченные производители горбуши вернулись именно на те заводы, с которых были выпущены, что, впрочем, не исключает возможности широкого расселения части из них по сопредельной и отдалённой акваториям. Приуроченность производителей горбуши заводского происхождения к своим предприятиям также представляется объяснимой. Ведь ни одна из ныне признанных схем, объясняющих популяционную организацию горбуши (Гриценко, 1990; Ефремов,

1991, Иванков, 2011 и другие), в том числе теория флуктуирующих стад (Глубоковский, Животовский, 1986), не отказывает ей в хоминге и не отрицает, что наибольшая концентрация рыб заводского происхождения выявляется именно в районе рыбоводных заводов.

В-третьих, у рыбопромышленников и рыбаков на о-ве Итуруп широко распространено мнение о том, что часть вылова (долю которой, впрочем, невозможно определить) в районе острова представлена горбушей из других регионов воспроизводства. Очевидно, что поимка производителей, помеченных на Анивском ЛРЗ, причём не в морской среде, а непосредственно на забоечном пункте Курильского ЛРЗ, прямо свидетельствует в пользу этого мнения.

Вместе с тем факт возврата производителей горбуши в базовые реки заводов заставляет вновь анализировать роль рыбоводных предприятий в формировании промыслового стада горбуши. Ведь если раньше этот вклад не вызывал сомнений (Коряковцев, 2001), то в последние годы он стал не очевиден (Каев, 2010а). Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что на о-ве Итуруп есть тенденция увеличения вылова горбуши с увеличением численности выпускаемой молоди в линии как чётных, так и нечётных лет. Разделение при анализе горбуши чётных и нечётных лет представляется оправданным не только в связи с их разной численностью. Как мы знаем, две линии горбуши, практически не пересекаясь, уже весьма существенно отличаются друг от друга (Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989), что даёт основание специалистам рассматривать их как фактически разные виды (Dorofeeva et al., 2004). Единичные быстро созревшие половозрелые самцы в возрасте 0+ (Точилина, Смирнов, 2015) и особи в возрасте 2+ (Wagner, Stauffer, 1980), появлению которых может способствовать крайне медленное развитие гонад (Зеленников, Юрчак, 2019), являются весьма символической связью между двумя линиями, не способной сохранить между ними видовое единство.

Массовый возврат заводских особей в район рыбоводных предприятий позволил выявить и тесную, статистически подтверждённую связь между заполнением нерестилищ производителями и общим выловом горбуши в заливах Простор и Курильский. Вообще, этот критерий — заполнение нерестилищ — представляется очень перспективным для прогностического использования. Во-первых, потому, что данные по этому показателю уже давно собирают специалисты. Во-вторых, при работе с этим критерием нет необходимости применять экстраполяцию данных. В отличие от числа мальков, учёт которых проводят в ограниченном числе рек и иногда с большой ошибкой (Каев, 2009), заполнение нерестилищ оценивают

сразу во всех значимых водотоках. Например, в 2016 и 2017 гг. на о-ве Итуруп численность покатной молоди горбуши оценивали только в одной реке, а заполнение нерестилищ соответственно в 35 и 30 реках, ручьях и озёрах. Таким образом, ошибка, допущенная специалистом при подсчёте производителей горбуши на нерестилище в одной реке, не переносится на другие водотоки при суммировании данных. А поскольку условия (рельеф дна, глубина, прозрачность и высота воды в день проведения обследования и другие), которые сопровождают обследование каждой реки, различаются, то и ошибка при их обследовании будет разная. При этом из-за разной доступности рыб для подсчёта в одной реке могут быть недоучтены производители горбуши, а в другой реке, напротив, подсчитаны “лишние”. При суммировании тех и других данных мы получим более точную оценку общей численности рыб в регионе.

Единичные факты несоответствия между заполнением нерестилищ и выловом на о-ве Итуруп были настолько очевидными, что в каждом случае стали предметом специального анализа. Три таких несоответствия в выловах именно на о-ве Итуруп, по мнению специалистов, вызваны разными причинами. Так, низкий вылов в 2011 г. был связан с аномально низкой температурой воды в зал. Простор в период раннего морского нагула (Ванюшин и др., 2015); в 2015 г. — с обильными паводками во время нереста и штормами в период ската молоди (Каев, 2018). Низкий же вылов в 2014 г. был обусловлен массовым отклонением производителей горбуши от Итурупа на Южный Сахалин, как “...подтверждение гипотезы флуктуирующих стад” (Каев, Животовский, 2016. С. 122).

В завершение отметим, что, рассматривая применение этого критерия (заполнение нерестилищ производителями) в прогностическом плане, надо уделить пристальное внимание субъективной составляющей при выполнении работы. И дело не только в том, что сама методика анализа предусматривает ошибку при подсчёте. Главное, необходимо знать, с какой мерой обязательности и ответственности подходят специалисты к выполнению самой работы. Необходимо также учесть, что Итуруп находится в зоне экологического оптимума для воспроизводства горбуши (Глубоковский, 1995). С одной стороны, здесь есть водотоки (реки Оля и Чистая, ручьи Активный и Дольный и другие) которые фактически от устьевой зоны и далее представляют собой одно сплошное нерестилище горбуши. С другой стороны, в морском прибрежье молодь попадает в наиболее благоприятные условия (Кун, 1986; Чебанова и др., 2015). Очевидно, именно поэтому значительный вылов горбуши на о-ве Итуруп соответствует заполнению нерестилищ на 120% и более.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности полученных данных мы можем заключить, что производителей горбуши, имевших метки на отолитах, при единичных исключениях, выявили на тех заводах, на которых они были помечены. При этом сопоставление доли выявленных рыб с метками и доли помеченных рыб даёт основание утверждать, что в конце нерестового периода на обоих предприятиях обрабатывали только рыб заводского происхождения.

Анализ статистических данных, суммированных в годовых отчётах ихтиологов, и данных промысловой статистики позволяет указать на статистически подтверждённый вклад работы рыбоводных заводов в пополнение промыслового стада горбуши линии нечётных лет. Мы также видим тесную положительную связь между заполнением природных нерестилищ производителями горбуши и общим выловом рыб этого вида через два года. Здесь следует учесть, что естественное воспроизводство горбуши крайне неравномерно распределено по акватории острова. Около 85% площади нерестилищ горбуши локализованы в водоёмах и водотоках центральной и северной частей острова с охотоморской стороны (Каев, Чупахин, 2003). Именно в этом регионе, где к тому же работают и все рыбоводные заводы, осуществляется практически весь вылов горбуши. Таким образом, мы анализировали данные не просто для наиболее продуктивного региона, но и фактически для единственного региона на о-ве Итуруп, где осуществляется воспроизводство и промысел горбуши.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ванюшин Г.П., Царева В.А., Углова Т.Ю., Круглов М.Ю. 2015. Сравнительная оценка результатов промысла горбуши температурных условий морской среды, определяемых по спутниковым данным в районе южных Курильских островов // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 112–120.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососёвых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биология моря. Т. 2. С. 39–43.
- Гриценко О.Ф. 1990. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 5. С. 825–834.
- Дорофеева Е.А., Алексеев А.П., Зеленников О.В., Зеленков В.М. 2006. Дальневосточная горбуша в бассейне Белого моря // Рыб. хоз-во. № 6. С. 71–73.
- Животовский Л.А. 2013. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши — *Oncorhynchus gorbusha*) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 371–376. <https://doi.org/10.7868/S0042875213030144>
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторovsky Р.М. и др. 1989. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. С. 1261–1274.
- Зеленников О.В., Юрчак М.И. 2019. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Состояние гонад у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Walbaum, при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 741–744. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060195>
- Зеленников О.В., Погодин В.П., Отставная Е.Г. 2016. Распределение молоди тихоокеанских лососей и сопутствующих видов рыб в озере Сопочное (остров Итуруп) // Биология моря. Т. 42. № 2. С. 153–155.
- Зеленников О.В., Проскуряков К.А., Рудакова Г.С., Мякишев М.С. 2020. Сравнительная характеристика молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Walbaum, при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Биология моря. Т. 46. № 1. С. 14–23. <https://doi.org/10.31857/S0134347520010118>
- Ефремов В.В. 1991. Хоминг и популяционная организация горбуши // Биология моря. № 1. С. 3–12.
- Иванков В.Н. 2011. Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 64–76.
- Каев А.М. 2009. Критический анализ методов учета поклатной молоди горбуши в реках Сахалина // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 134–139.
- Каев А.М. 2010а. Значение заводского разведения горбуши и кеты для их промысла в Сахалинской области // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. № 5. С. 57–61.
- Каев А.М. 2010б. Итоги лососёвой путины на Сахалине при новой системе регулирования промысла // Рыб. хоз-во. № 2. С. 42–46.
- Каев А.М. 2018. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 179–191. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020078>
- Каев А.М., Животовский Л.А. 2016. Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 122–144. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020078>
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbusha* о. Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. Т. 43. № 6. С. 801–811.
- Кун М.С. 1986. Планктон и питание молоди кеты и горбуши в охотоморском прибрежье острова Итуруп // Биология моря. № 2. С. 60–65.
- Коряковцев Л.В. 2001. Эффективность работы горбушевых рыбоводных заводов Сахалина // Рыб. хоз-во. № 6. С. 36–37.
- Мякишев М.С., Иванова М.А., Зеленников О.В. 2019. К вопросу о мечении молоди лососей и эффективности работы рыбоводных заводов // Биология моря. Т. 45. № 5. С. 342–348. <https://doi.org/10.1134/S0134347519050085>
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. 1981. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся

- в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 95–104.
- Темных О.С. 2004. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.
- Терентьев П.В., Ростова Н.С. 1977. Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 153 с.
- Точилина Т.Г., Смирнов Б.П. 2015. Половозрелые сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в прибрежных водах о. Итуруп (Южные Курильские острова) // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 136–142.
- Чебанова В.В., Френкель С.Э., Зеленихина Г.С. 2015. Питание и пищевые отношения молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* в прибрежье залива Простор (о-в Итуруп) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 533–540.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215050057>
- Шунтов В.М., Темных О.С. 2016. Дальневосточная лососёвая путина-2016: хорошие результаты, успехи и ошибки в прогнозах и традиционный провал ВНИРО на путях объявленных им инновационных прорывов в прогнозировании численности и уловов рыб // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 3–13.
- Шунтов В.М., Темных О.С. 2018. Дальневосточная лососёвая путина-2018: абсолютный исторический рекорд, обеспеченный камчатской горбушей // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 3–13.
- Agler B.A., Hagen P.T., Scott J.R. et al. 2001. Wandering pink salmon: 1999 and 2000 thermal mark recoveries in Southeast Alaska // NPAFC Tech. Rept. № 3. P. 47–49.
- Dorofeeva Ye.A., Alekseyev O.V., Zelennikov O.V., Ivanova T.S. 2004. Acclimatization of Far Eastern pink salmon in the White Sea: results and perspectives // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 300. P. 53–62.
- Joyce T.L., Evans D.G. 2001. Using thermally-marked otoliths to aid the management of Prince-William Sound pink salmon // NPAFC Tech. Rept. № 3. P. 35–36.
- Kawana M., Urava S., Hagen P., Munk K.M. 2001. High seas ocean distribution of Alaskan hatchery pink salmon estimated by otolith marks // Ibid. № 3. P. 27–30.
- Wagner W.C., Stauffer T.M. 1980. Three-year-old pink salmon in Lake Superior tributaries // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 109. № 4. P. 458–460.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1980\)109%3C458:TP-SILS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1980)109%3C458:TP-SILS%3E2.0.CO;2)