

А.М.Каев
(СахНИРО, г. Южно-Сахалинск)

**ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА МИГРАЦИОННОГО ПОТОКА
ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*
В ОХОТСКОЕ МОРЕ**

В Охотском море среди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* горбуша (*O. gorbuscha*) является доминирующим по численности видом, определяющим фактически успех лососевой путины. Получившие в последние годы значительное развитие исследования миграций лососей на заключительном этапе морского периода жизни были обусловлены, в частности, необходимостью количественного учета горбуши при подходе к районам прибрежного промысла, так как для нее отмечалась наибольшая амплитуда соотношения прогнозируемых и фактических уловов (Чигиринский, 1989).

По результатам траловых съемок в Охотском море и в сопредельных водах Тихого океана, выполненных при проведении комплексных экспедиций ТИНРО, были изучены пространственные характеристики миграционного потока горбуши в Охотское море – численность, распределение (Шунтов, 1994; Шунтов и др., 1995; Шунтов, Темных, 1996) – и региональные отличия биологических показателей рыб (Темных, 1996, 1997; Шунтов, Темных, 1997а, б). При этом установлено, что преднерестовые скопления горбуши основных районов воспроизводства формируются за сотни миль от берегов и имеют определенную биологическую структуру, в частности, как и при миграции в реки, доминирование самцов среди ранних мигрантов.

В то же время при учете лососей дрифтерными сетями стало возможным получать данные по сезонной динамике некоторых характеристик миграционного потока горбуши в Охотское море. Так, по наблюдениям с середины мая по конец июля в южной части прикурильских вод Тихого океана были описаны две волны миграции, в которых рыбы различались по размеру тела и показателям половой зрелости, при этом подход второй группировки тестировался по увеличению в уловах доли самцов (Каев, Shershnev, 1998; Каев, Шершнеv, 1999). В последующем такая смена группировок была подтверждена результатами анализа наблюдений в океане вдоль всех Курильских островов (Шубин, Коваленко, 2000).

В обоих случаях предположения о разных временных группировках горбуши при ее подходе к проливам Большой Курильской гряды сделаны на основе осреднения данных из сравнительно обширных акваторий (не менее 60 миль по широте и 100 миль по долготе), что неминуемо нивелировало особенности динамики хода. Для подтверждения высказанных гипотез проведен анализ динамики уловов и значений некото-

рых биологических показателей рыб на отдельных станциях. Кроме того, принимая во внимание точку зрения о нересте в одних и тех же реках восточного Сахалина и южных Курильских островов горбуши разных сезонных группировок (Иванков, 1967а, б, 1986; Гриценко, 1981; Ефанов, 1989), для подтверждения возможной идентичности их с рыбами из разных временных группировок в океане изучена и сопоставлена структура чешуи рыб из первой и второй волны мигрантов в океане и в реках юго-восточного побережья о.Сахалин.

Материал в океане собран в 1997–1998 гг. на японских судах, которые с 10 июня по конец июля вели лов лососей дрифтерными сетями по схеме станций в соответствии с российской программой исследований. В 1997 г. полигон включал три контрольные станции с координатами 45°05' с.ш. 150°00' в.д. (КС-1), 45°50' с.ш. 151°30' в.д. (КС-2) и 46°15' с.ш. 152°00' в.д. (КС-3). Между сетедрейфами на этих станциях суда вели лов в свободном режиме в пределах российской экономической зоны с океанской стороны Курильских островов между 45 и 48° с.ш. Учитывая высокие уловы горбуши в северных широтах, сетедрейфы в районе со средними координатами 47°30' с.ш. 154°30' в.д. объединены автором в контрольную станцию КС-4, которая в 1998 г. была введена в рейсовые задания с одновременной ликвидацией КС-2. В 1997 г. еженедельно на каждой из контрольных станций выполнялось по 2–3 сетедрейфа, в 1998 г. – по 4–5 сетедрейфов на КС-1 и КС-3 и 7–8 – на КС-4. Таким образом, осуществлены с различной периодикой регулярные наблюдения за миграцией горбуши в океане вблизи крупных проливов Фриза, Буссоль и Крузенштерна (рис. 1).

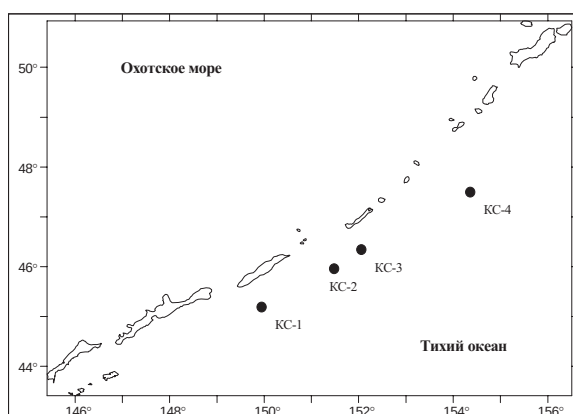


Рис. 1. Схема контрольных станций в Тихом океане вдоль Курильских островов
Fig. 1. Location of research stations in the Pacific Ocean along Kuril Islands

Учет горбуши и отбор рыб на биологический анализ вели из сетей с размером ячеи 110 мм (или с шагом ячеи 55 мм по отечественной маркировке), из которых был сформирован отдельный порядок (от 1 до 4 км в зависимости от величины уловов). Застой сетей составлял обычно от 10 до 12 ч. О плотности скоплений лососей судили по индексу численности – улову рыб на одну сеть длиной в посадке 50 м. В 1997 г. на каждой станции по возможности через 5 дней у рыб (по 100 экз.) определяли длину тела по Смитту, пол и стадию зрелости гонад, а также собирали образцы чешуи от 30 рыб с определенного участка тела (McLellan, 1987). В 1998 г. при такой же частоте взятия проб сборы чешуи осуществлены только двумя сериями (по 100 экз. на каждой станции) в третьих пятидневках июня и июля. Кроме того, проведено групповое взвешивание рыб (масса тела, порки и гонад), что позволило рассчитать гонадо-соматический индекс (ГСИ).

Образцы чешуи горбуши юго-восточного побережья о.Сахалин взяты из сборов В.А.Руднева в июле–августе 1997–1998 гг. в реках Бахура, Фирсовка, Дудинка, Жуковка и Вознесенка.

В 1997 г. для анализа использована чешуя от 541 рыбы, пойманной на полигоне в океане, и 228 – в реках юго-восточного побережья о.Сахалин, в 1998 г. – от 485 и 322 рыб, пойманных соответственно в океане и в реках. Измерения структурных образований чешуи выполнены с привлечением системы анализа биологических препаратов (OPRS) фирмы “Биосоникс”. Промеры осуществлены от центра по визуально выбранному наибольшему радиусу чешуйной пластинки. Для унификации данных (вариации при выборе направления, индивидуальные колебания в форме и размерах чешуи у рыб, разнообразие по числу склеритов из-за сборов на разных этапах онтогенеза – рост в океане и фактическое завершение его в реках) межсклеритные расстояния выражены в процентах к средней ширине склеритов в первой годовой зоне роста, за которую принято расстояние от первого центрального склерита до среднего из пяти смежных, наиболее узких в зимней зоне роста. Заметим также, что ширина каждого склерита значительно колеблется на своем протяжении по окружности. Как правило, в месте расширения одного склерита происходит сужение соседнего. Для сглаживания этих индивидуальных колебаний значения ширины соседних склеритов при расчетах объединены попарно.

Статистическая обработка выполнена с использованием пакета программ Microsoft Excel. Сопоставляемые фрагменты склеритограмм рассматривались как ряды регрессии, при сравнении которых использованы рекомендации Н.А.Плохинского (1970: алгоритм 31).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Регулярное появление горбуши в уловах в прикурильских водах Тихого океана отмечается обычно в конце мая, в этот период на одну сеть приходится около одной рыбы. В дальнейшем темп прироста уловов неодинаков (рис. 2). В 1997 г. они уже в середине июня составляли в среднем 12,0 экз./сеть на КС-3 и КС-4 и 22,4 экз./сеть – на КС-1. После некоторого уменьшения в конце июня – начале июля последовал новый их прирост в среднем до 30,0 экз./сеть во второй декаде июля. При этом отмечаемый временный спад уловов на КС-1 протекал позже. В 1998 г. в течение всего июня, судя по уловам на усилие, не наблюдалось больших подходов горбуши (в среднем 3,3 экз./сеть в середине месяца). Резкое увеличение уловов произошло в первых числах июля, во второй декаде которого они составляли в среднем около 15,0 экз./сеть при значительной дисперсии значений на всех контрольных станциях.

Отмечена значительная неоднородность рыб по длине тела. На одной и той же станции в смежные дни средняя длина рыб могла различаться более чем на 1 см (рис. 3). Тем не менее для всех станций характерна тенденция укрупнения рыб от июня к июлю. Если обратить внимание на пробы с минимальными значениями средней длины рыб, то в 1997 г. замечен постепенный прирост таких значений начиная с первых чисел июля. Напротив, в 1998 г. прирост был как бы ступенчатым: с 3-й декады июня средняя длина рыб в пробах стала (при одном исключении) не менее 45 см.

Горбуша в уловах в июле отличалась большей зрелостью половых продуктов, что было замечено в 1997 г. даже при сопоставлении стадий зрелости гонад, хотя тестирование рыб по этому признаку не имеет четких

градаций. Увеличение объема половых желез в 1998 г. хорошо иллюстрируется значениями ГСИ (рис. 4). При этом сначала для значений ГСИ была характерна некоторая стабильность. У самцов постепенный устойчивый их прирост начался в конце июня, а у самок – в начале июля.

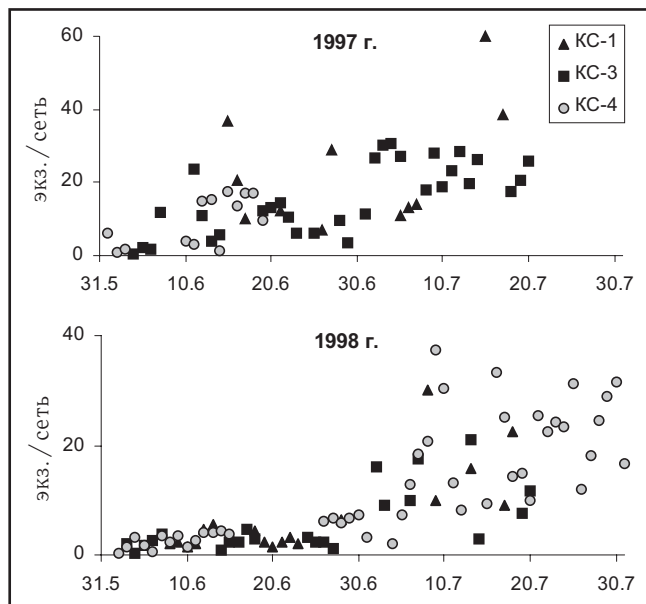


Рис. 2. Изменения уловов горбуши на разных контрольных станциях в 1997–1998 гг.

Fig. 2. Pink salmon catches in the Pacific Ocean at different stations in 1997–1998

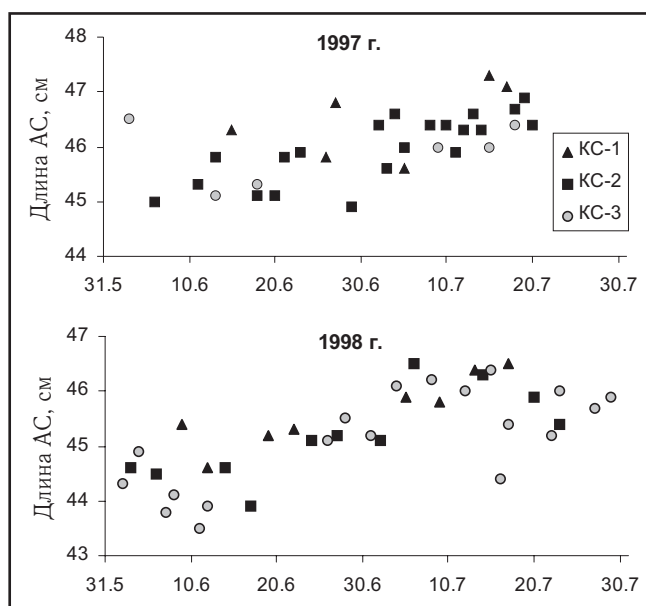


Рис. 3. Изменения средних значений длины тела горбуши на разных контрольных станциях в 1997–1998 гг.

Fig. 3. Mean length of pink salmon bodies at different stations in 1997–1998

Скоротечные изменения в половой структуре рыб свидетельствуют о сравнительно быстром транзите горбуши через исследовательский полигон. Во всех случаях наблюдалась тенденция снижения доли самцов от начала к концу периода наблюдений, однако в 4 случаях из 6 процесс протекал волнообразно за счет временного возрастания доли самцов в конце июня – начале июля. Этот “сбой” в тенденции развивался на фоне увеличения дисперсии значений, так как в этот период во взятых в смежные дни на одной и той же станции пробах соотношение самцов и самок могло сильно различаться (рис. 5). На КС-4 в 1997 г. не было наблюдений в конце июня – начале июля, однако развитие ситуации по такой схеме

подтверждается двумя нисходящими ветвями значений. В то же время в 1998 г. на КС-4 высокая доля самцов сохранялась в течение всего июня, а в 1997 г. на КС-1 было отмечено постепенное без характерного “сбоя” уменьшение их доли от начала к концу периода наблюдений.

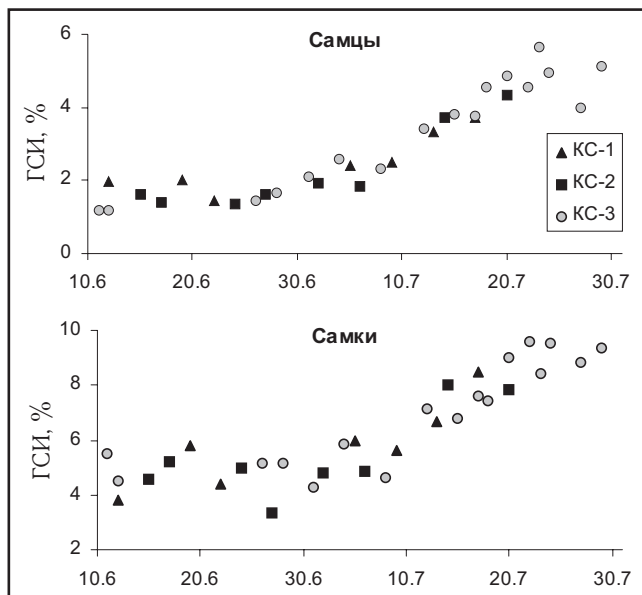


Рис. 4. Изменения средних значений ГСИ у самцов и самок горбуши на разных контрольных станциях в 1998 г.

Fig. 4. Mean GSI of male and female pink salmon at different stations in 1998

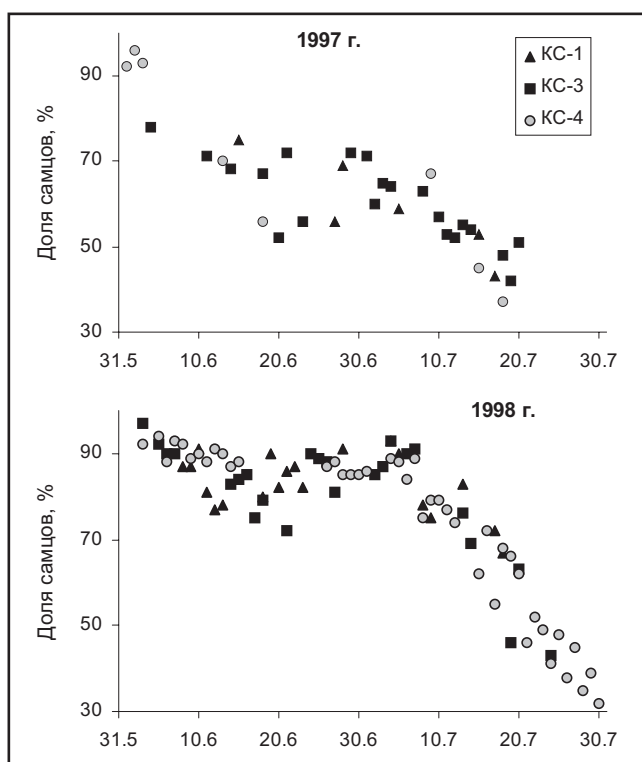


Рис. 5. Изменения доли самцов в уловах горбуши на разных контрольных станциях в 1997–1998 гг.

Fig. 5. Portion of males in pink salmon catches at different stations in 1997–1998

В отличие от кеты *O. keta*, у части которой в мае–июне и даже в июле при миграции к проливам только формируется очередное годовое кольцо (Каев, 1999), у горбуши в июне насчитывалось в среднем по 5 пар, а в июле – по 6 пар склеритов нового года роста. Судя по чешуе рыб из уловов в реках, в Охотском море скорость роста склеритов

замедляется. Прежде чем начинать сравнение склеритограмм, необходимо определить принципы его проведения. Для выявления отличительных особенностей чешуи у лососей с коротким пресноводным циклом развития особое внимание уделяется росту рыб в первый год жизни в море, принимая во внимание существенные экологические отличия обитания в прибрежных морских водах. Обычно производятся измерения всех склеритных расстояний и анализ их по отдельным группам склеритов, начиная от центра чешуи (Грачев, 1983; Иванков и др., 1996; Вялова и др., 1999). Несмотря на удовлетворительные результаты идентификации, при таком сопоставлении игнорируются расхождения в сроках появления чешуи у рыб как одной, так и разных популяций.

Сопоставление чешуи по первому годовому кольцу позволяет, как показано для кеты (Каев, 1998), установить специфические различия склеритограмм у рыб разных популяций из бассейна Охотского моря, связанные как со скоростью роста в локальных прибрежных районах, так и со сроками начала формирования чешуи. При этом выявлено сходство в росте рыб разных популяций при обитании в открытых водах. Последнее обусловлено нагулом сеголеток горбуши и кеты в огромном скоплении в центральной части моря (Бирман, 1985; Шунтов, 1989; Ueno, 1997a), а с наступлением зимнего похолодания их концентрацией в октябре-ноябре на юге моря с последующей миграцией в океан довольно компактным скоплением преимущественно через проливы южной части Большой Курильской гряды (Шунтов, 1989; Ueno, 1997b; Ueno, Sakai, 1997).

В отношении горбуши такой подход не будет, видимо, столь эффективен, так как образование чешуи у нее начинается почти на месяц позже, а ее молодь быстрее покидает прибрежные морские воды. Однако при обратной миграции этих рыб в Охотское море прослеживаются две “волны” их подхода к Курильским проливам – в июне и в июле. Поскольку поверхностная температура воды в июле примерно на 4–5 °C выше, увеличивается вероятность появления закономерных (из года в год) различий в росте рыб в эти периоды, для выявления которых также целесообразно совмещение склеритограмм по годовому кольцу. В качестве репера использована центральная из трех пар склеритов, формирующих зимний минимум роста. Учитывая колебания в числе склеритов у рыб, крайние участки суммарных склеритограмм, основанные на измерении менее трети чешуй из каждой выборки, не рассматривались.

Склериты второго года роста чешуи у рыб, пойманных в июле, в среднем шире, чем у пойманных в июне, хотя при этом первые склериты (первая пара и иногда вторая пара) у рыб в июле были обычно уже (табл. 1). Однако не во всех случаях все более опережающий прирост последующих склеритов у рыб в июле подтвержден статистически при сопоставлении первых 5 пар второго года роста (табл. 2). Так, в 1997 г. на всех станциях (в том числе и на КС-2, не приведенной в табл. 2) у рыб, пойманных в июне, отмечен сходный рост чешуи на втором году жизни, ни в одном случае не выявлено достоверных различий по данному фрагменту склеритограмм. Заметные различия ($P < 0,001$) появились через месяц на севере полигона, в то время как в его южной части, судя по уровню различий со всеми выборками в середине июня ($P > 0,05$) и с выборками на севере в середине июля ($P < 0,01$), по сути, сохранился прежний тип чешуи. В 1998 г. не обнаружено достоверных различий по склеритограммам между рыбами, пойманными в середине июня на КС-1 и КС-3, а также между рыбами, пойманными на разных станциях в середине июля. Однако рыбы, пойманные на КС-4 в середине июня, значи-

тельно отличались от пойманных в это же время в центре и на юге полигона ($P < 0,001$) и в меньшей степени от пойманных в середине июля на КС-1 ($P < 0,01$), КС-3 и КС-4 ($P < 0,05$). Таким образом, при сравнительно высоких уловах ранней горбуши в июне 1997 г. характерный для этих рыб тип склеритогамм продолжал фиксироваться в июле на юге полигона. Напротив, при низких уловах горбуши в июне 1998 г. на севере полигона уже в середине июня структура чешуи у рыб была ближе к таковой для рыб второй “волны” миграции.

Таблица 1

Ширина склеритов второго года роста чешуи у горбуши из уловов в середине июня (верхнее значение) и в середине июля (нижнее значение) на разных контрольных станциях (КС) в 1997–1998 гг., %

Table 1

Circuli distance of the pink salmon second-year-scale-growth from the mid-June (upper meaning) and mid-July (lower meaning) catches at different control stations (St.n) in 1997–1998, %

Склериты	КС-1			КС-3			КС-4		
	М	σ	n	М	σ	n	М	σ	n
1997 г.									
1-я пара	75,7	11,2	34	68,9	8,4	27	71,0	11,4	27
	73,4	12,1	42	72,3	10,2	29*	71,3	10,0	73
2-я пара	78,0	13,4	34	75,5	12,8	27	75,9	10,8	27
	74,9	13,1	42	78,0	11,9	29*	78,3	14,0	73
3-я пара	101,2	15,4	34	97,6	18,4	27	99,2	17,5	27
	108,3	20,2	42	103,0	15,3	29*	108,2	18,6	73
4-я пара	118,0	26,2	34	112,7	25,0	27	109,4	21,3	27
	129,8	22,3	42	123,5	24,9	29*	133,3	27,0	73
5-я пара	136,1	24,6	34	125,4	16,6	27	133,4	23,0	27
	130,0	24,7	42	134,6	25,5	29*	144,5	21,6	73
1998 г.									
1-я пара	74,9	10,8	65	74,2	11,4	82	75,1	11,1	92
	70,9	12,0	83	71,2	11,3	83	68,6	9,9	80
2-я пара	81,6	12,4	65	78,0	12,1	82	79,6	11,7	92
	79,7	12,1	83	78,9	11,3	83	76,2	13,2	80
3-я пара	106,6	18,6	65	106,9	19,1	82	111,4	18,6	92
	108,9	19,7	83	111,1	15,9	83	110,2	22,1	80
4-я пара	119,0	26,2	65	126,0	28,2	82	143,0	26,7	92
	132,6	25,3	83	136,0	26,6	83	135,9	26,8	80
5-я пара	137,0	25,2	65	139,3	24,8	82	153,5	26,6	92
	147,9	25,5	83	145,8	24,4	83	150,6	21,4	80

* Данные за 3 июля, так как в 1997 г. в середине июля сборов на КС-3 не было.

В реках юго-восточного побережья о.Сахалин в 1997–1998 гг. у горбуши позднего хода (август) склериты 2-го года роста также в среднем шире, при этом изменения в ширине первых пяти пар склеритов (табл. 3) были очень близкими среди поздних мигрантов в разные даты их поимки, но достоверно ($P < 0,001$) различались между поздними (объединенные выборки в августе) и ранними (июль) мигрантами. Таким образом, у горбуши в океане и в реках о.Сахалин выявлены одинаковые изменения в ширине склеритов второго года роста при смене группировок раннего и позднего хода. Однако непосредственное сравнение речных и океанских выборок представляется некорректным, так как океанские сборы отражают динамичную смесь рыб разных популяций. Укажем только, что в 1997 г. склериты у ранней и поздней горбуши в реках о.Сахалин были шире, чем у таких же по срокам хода группировок горбуши в океане, а в

1998 г. отмечены близкие параметры между рассматриваемыми фрагментами соответствующих склеритограмм (рис. 6).

Таблица 2

Значения критерия Фишера при попарном сравнении фрагментов склеритограмм чешуи (первые 5 пар склеритов второго года роста) горбуши из уловов на контрольных станциях в середине июня (р – ранняя) и в середине июля (п – поздняя) в 1997 (выше диагонали) и в 1998 гг. (ниже диагонали)

Table 2

Values of Fisher's criterion in the paired comparison of scleritograms (the first 5 pairs of the second-year-scale-growth) of pink salmon from catches at control stations in mid-June (р – early) and in mid-July (п – late) in 1997 (above diagonal) and 1998 (below diagonal)

Станция	КС-1-Р	КС-3-Р	КС-4-Р	КС-1-П	КС-3-П	КС-4-П
КС-1-р		1,87	0,99	1,10	–	4,70
КС-3-р	1,21		0,75	1,67	–	10,37
КС-4-р	16,81	11,00		2,17	–	8,75
КС-1-п	6,11	2,80	3,59		–	3,51
КС-3-п	7,90	3,62	2,85	0,46		–
КС-4-п	10,22	5,53	2,48	0,79	0,82	

Примечание. $F_{0,95} = 2,2$, $F_{0,99} = 3,1$, $F_{0,999} = 4,2$.

Таблица 3

Ширина склеритов второго года роста чешуи у горбуши раннего (июль) и позднего (август) хода в реках юго-восточного побережья о.Сахалин в 1997–1998 гг., %

Table 3

Circuli distance of the pink salmon second-year-scale-growth from the early (July) and late (August) runs in the rivers of southeastern Sakhalin in 1997–1998, %

Река и дата сбора	1-я пара	2-я пара	3-я пара	4-я пара	5-я пара	n
1997 г.						
Бахура, 18 июля	75,2	82,1	105,1	128,1	129,0	31
Фирсовка, 13 августа	8,9	11,9	12,6	19,3	22,4	46
Вознесеновка, 20 августа	73,0	81,8	122,0	148,0	154,2	93
	9,2	10,8	24,0	26,0	23,2	
	75,2	81,9	116,5	148,5	146,9	
	10,8	12,2	18,4	26,9	25,2	
1998 г.						
Дудинка, 25 июля	71,3	77,2	105,7	126,5	135,4	85
Жуковка, 18 августа	10,8	11,4	17,3	24,7	24,0	80
Фирсовка, 24 августа	73,5	78,6	119,1	141,9	139,5	86
	11,63	13,5	22,2	25,6	22,0	
	74,6	80,4	121,9	141,7	144,0	
	11,0	11,4	20,5	26,4	23,2	

* Верхнее значение – средняя (М), нижнее – стандартное отклонение (σ).

При сопоставлении чешуи горбуши, собранной в 1997 г. на юго-восточном побережье о.Сахалин и о-вах Итуруп и Кунашир, выявлен сходный темп роста у рыб позднего хода (рис. 7). Сборов чешуи ранней горбуши на Курильских островах в этом году не было. Поэтому для суждения об особенностях ее роста на рисунке приведены склеритограммы чешуи горбуши, собранной в начале и конце хода в 1996 г. в р.Илюшина на о.Кунашир. Различие в ширине первых склеритов второго года роста у этих групп рыб не так велико, как в реках о.Сахалин,

однако также получены достоверные различия ($P < 0,01$) между восходящими ветвями склеритогрaмм на втором году жизни.

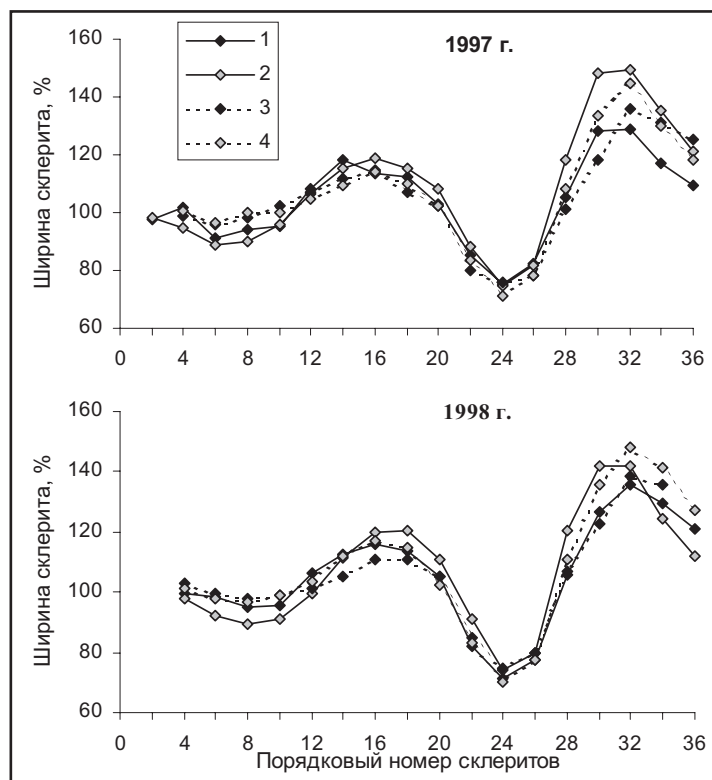


Рис. 6. Склеритогрaммы чешуи горбуши из уловов ранних и поздних мигрантов в океане и в реках юго-восточного побережья о.Сахалин в 1997–1998 гг.: 1 – ранняя в реках, 2 – поздняя в реках, 3 – ранняя в океане, 4 – поздняя в океане

Fig. 6. Scleritograms of pink salmon scales from the catches of early and late migrants in the Pacific Ocean and southeastern Sakhalin rivers in 1997–1998: 1 – early in rivers, 2 – late in rivers, 3 – early in ocean, 4 – late in ocean

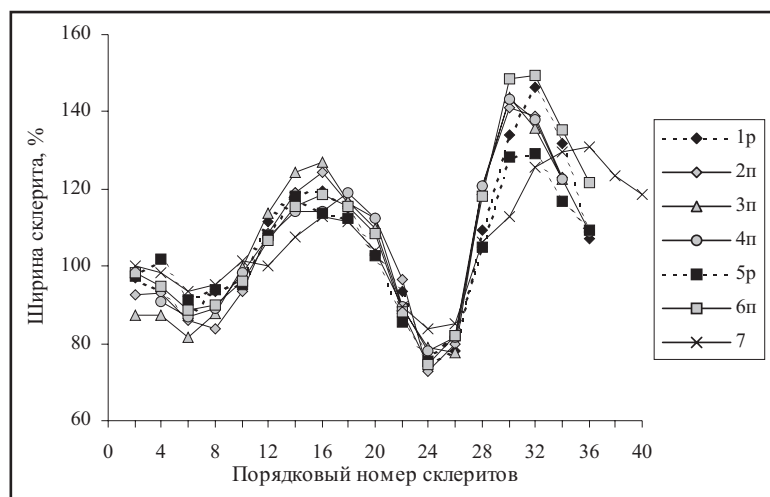


Рис. 7. Склеритогрaммы чешуи горбуши из уловов в водах о-вов Сахалин, Итуруп и Кунашир: 1–3 – о.Кунашир, р.Илюшина, 8.08.1996 г. (1p), 30.09.1996 г. (2п) и 15.09.1997 г. (3п); 4п – о.Итуруп, зал. Курильский,

13.08–2.09.1997 г.; 5–6 – реки юго-восточного побережья о.Сахалин, 18.07.1997 г. (5p) и 13–20.08.1997 г. (6п); 7 – прибрежные воды юго-западного побережья о.Сахалин, 21.06–14.07.1997 г.; индексы "p" и "п" означают ранний или поздний ход

Fig. 7. Scleritograms of pink salmon scales from the catches in waters of Sakhalin, Iturup and Kunashir Islands: 1–3 – Kunashir Island, River of Ilushin, 8.08.1996 (1p), 30.09.1996 (2п) and 15.09.1997 (3п); 4п – Iturup Island, Kuril Bay, 13.08–2.09.1997; 5–6 – rivers of southeastern Sakhalin Island, 18.07.1997 (5p) and 13–20.08.1997 (6п); 7 – coastal waters of southwestern Sakhalin Island, 21.06–14.07.1997; indices "p" and "п" – early and late runs

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Результаты анализа динамики уловов и половой структуры горбуши на отдельных станциях в океане в целом подтвердили гипотезу о двух “волнах” ее миграции по направлению к проливам Большой Курильской гряды, рыбы в которых различаются также по размерному составу, темпу роста после зимовки (по ширине склеритов) и степени развития гонад. В то же время различия в численности и распределении в пределах полигона горбуши из первой и второй “волн” миграции обусловили в двух случаях ситуацию, когда подход рыб поздней группировки не сопровождался появлением аномалии в динамике соотношения полов. Так, на юге полигона в 1997 г. постепенное, без характерного промежуточного “всплеска”, снижение доли самцов в уловах рыб было обусловлено сравнительно высокой численностью ранней горбуши, которая, судя по структуре чешуи, продолжала доминировать по численности в этом районе вплоть до середины июля. Напротив, в 1998 г. на севере полигона, где наблюдалось наибольшее различие в соотношении уловов на усилии в июне и в июле, высокая численность горбуши поздней группировки уже в июне обеспечила ее ощутимое присутствие в общих уловах с рыбами ранней группировки. Об этом свидетельствует как появление уже в середине июня в этом районе рыб с широкими склеритами второго года роста чешуи, так и высокая доля самцов в уловах вплоть до середины первой декады июля.

Разный темп роста мигрантов первой и второй “волны” мог бы быть объяснен лучшими условиями для роста, создающимися при постепенном прогреве вод к июлю. Отчасти это, видимо, так. Однако одновременное появление на полигоне группировок рыб с разным типом чешуи позволяет предполагать различное их распределение в океане и в этой связи миграцию к районам нереста в виде двух последовательных “волн”, хотя и значительно перекрывающихся вблизи Курильских островов. Эта версия не противоречит результатам изучения в северо-западной части океана зимовального скопления горбуши, несмотря на межгодовую изменчивость его характеристик (Ерохин, 1990; Старцев, Рассадников, 1997). Во-первых, горбуша регистрировалась в уловах на огромной акватории (между 38 и 45° с.ш. 152 и 170° в.д.) и при довольно большом диапазоне значений поверхностной температуры воды (от 0,8 до 11,0 °С). Во-вторых, в пределах этой акватории отмечено, особенно в годы со сравнительно низкой численностью рыб, их частичное обособление на отдельные скопления, приуроченные к мезомасштабным вихрям различной ориентации, связанным с зоной субарктического фронта.

Полученные данные о миграции горбуши в Охотское море двумя последовательными “волнами” соответствуют взглядам О.Ф.Гриценко (1981) о существовании в бассейне моря ее разных группировок (популяций второго ранга), которые ведут себя в реках нереста по отношению друг к другу как сезонные расы. Развивая эти взгляды, А.О.Шубин и С.А.Коваленко (2000) выделяют три “волны” мигрантов из океана в Охотское море: раннюю летнюю с нерестом рыб главным образом в реках северного побережья Охотского моря, позднюю летнюю – в реках восточного Сахалина (миграция в океане южнее 48° с.ш.) и западной Камчатки (севернее 48° с.ш.), осеннюю (гипотетическую, так как нет достоверных данных о ее миграции) – в реках южных Курильских островов и о.Хоккайдо, – тем самым переводя фактически временные группировки в ранг территориальных. При этом единственным критерием для выделения послужила очередность сроков промысла в прибрежных

водах указанных районов. В качестве дискуссии сразу следует отметить несоответствие межгодовой динамики промысловых уловов горбуши у северного побережья Охотского моря межгодовой динамике сетевых уловов в океане. К примеру, вылов горбуши у северного побережья моря был практически одинаковым в 1997–1998 гг., составив соответственно 6,2 и 6,5 тыс.т. При этом уловы рыб из первой “волны” мигрантов в океане в июне 1997 г. были примерно на порядок выше, чем в июне 1998 г. В то же время в целом более высокие суммарные учетные уловы ранней и поздней горбуши в океане в 1997 г. (см. рис. 2) соответствовали высоким промысловым уловам в этом же году на восточном Сахалине и Курильских островах (95 тыс.т), а при более слабых учетных уловах в океане в 1998 г. – снижение прибрежных промысловых уловов (55 тыс.т).

Совпадение в зависимости от сроков хода (раннего или позднего) характера различий в росте чешуи после годовой зоны суженных склеритов у рыб в реках юго-восточного побережья о.Сахалин, о.Кунашир и на полигоне в океане позволяет предполагать общность их происхождения, хотя выявленные различия не пригодны для идентификации территориальных группировок. Однако дополнительным подтверждением общности происхождения являются особенности склеритограмм первого года роста чешуи, установленные для кеты (Каев, 1998) и горбуши (Темных, 1998) из Охотского моря. У разных видов и в разные годы отмечены одинаковые изменения в склеритограммах в зависимости от района нагула рыб. У лососей (более отчетливо у кеты в силу длительности ее обитания в прибрежных районах) в юго-западной части моря на склеритограммах образуется локальный минимум из группы сравнительно узких склеритов, характеризующих рост в период откочевки из прибрежных районов в центральную часть моря, в то время как у лососей в северо-восточной части моря ширина склеритов, формирующихся в прибрежье моря и при откочевке, мало отличается от формирующихся при нагуле в центральной части моря. Такие особенности в росте лососей в разных регионах Охотского моря позволяют с высокой достоверностью дифференцировать их по чешуе. Сходство по этому признаку структуры первого года роста чешуи между горбушей из южной части прикурильских вод океана и из рек юго-восточного побережья о.Сахалин (см. рис. 6), как и между горбушей о-вов Сахалин, Итуруп и Кунашир (см. рис. 7), свидетельствует о широком представительстве среди мигрантов в океане рыб, нагул молоди которых связан с водами юго-западной части Охотского моря. В то же время, судя по несколько большей средней ширине первых склеритов у горбуши в океане (см. рис. 6), как в первой, так и во второй волне миграции не исключена примесь рыб северо-восточноохотоморского происхождения.

Таким образом, вероятной представляется миграция через прикурильские воды Тихого океана южнее 48° с.ш. двух группировок горбуши, имеющих совпадающие районы нереста. Напомним, что для восточного Сахалина и южных Курильских островов неоднократно была показана смена временных группировок горбуши, тестируемая по динамике полового состава рыб, различиям по длине, массе тела, плодовитости и степени полового созревания, отражающего преимущественный нерест ранних мигрантов в реках выше по течению. В.Н.Иванков (1967а, б) характеризовал эти группировки как сезонные расы, придавая им большое значение в формировании динамики колебаний численности (Иванков, 1984). Эти взгляды легли в основу построения иерархических моделей,

в которых горбуше раннего и позднего нереста отводился более высокий ранг, чем локальным группировкам. В.Н.Иванков (1986) по-прежнему подразделял горбушу на этом уровне дифференциации на расы, другие исследователи считали их либо япономорской и тихоокеанской популяциями (Ефанов, Чупахин, 1983; Ефанов, 1989), либо популяциями 2-го ранга, в частности япономорской, охотоморской летней и охотоморской осенней применительно к рассматриваемому нами региону (Гриценко, 1981; Гриценко и др., 1987).

Новые данные о миграции горбуши из океана в направлении Охотского моря позволяют уточнить схему ее миграционного потока в Охотское море. Прежде всего отметим, что в реках восточного Сахалина и южных Курильских островов крупные временные группировки представлены, видимо, не особями япономорского и тихоокеанского происхождения, а рыбами раннего и позднего хода из Тихого океана. Результаты мечения горбуши из нагульных скоплений в Татарском проливе у юго-западного побережья о.Сахалин (Ефанов, 1989 – собственные данные и обзор предыдущих работ; Ivanova, 2000) не дают надежных свидетельств массированного миграционного потока рыб япономорского происхождения в направлении охотоморского побережья острова. Об этом свидетельствуют также расхождения в структуре чешуи между рыбами из рассмотренных выше группировок горбуши в районах их нереста, с одной стороны, и из нагульных скоплений в Татарском проливе у юго-западного побережья о.Сахалин – с другой (см. рис. 7).

При изучении горбуши в Охотском море и сопредельных водах океана часть рыб из уловов в районе северных Курильских островов была идентифицирована по структуре чешуи как имеющая сахалинское происхождение (Вялова и др., 1999), а в Охотском море вблизи камчатского побережья обнаружены особи с типом чешуи, преобладающим среди горбуши в уловах вблизи о.Сахалин (Шунтов, Темных, 1997б). Однако, судя по синхронности изменения величины учетных уловов на траверзе проливов северной и южной части Большой Курильской гряды и промысловых уловов у побережья западной Камчатки и восточного Сахалина, миграционный поток горбуши уже в океане частично подразделен на крупные региональные группировки. В то же время две волны мигрантов из океана в Охотское море регистрируются вдоль всей Большой Курильской гряды (Шубин, Коваленко, 2000). Можно полагать, что “северные” мигранты формируют два подхода рыб, к примеру, в реки северного побережья Охотского моря, в которых также отмечены различия по ряду биологических показателей в зависимости от сроков нерестового хода (Ионов, 1987). Ранний ход наблюдается в них примерно в середине–конце июля, поздний – с середины июля по сентябрь, причем между группировками рыб из раннего и позднего подходов отмечены различия в частотах генов и уровнях генетического разнообразия (Пустовойт, 1999).

Таким образом, две “волны” миграции горбуши из океана в Охотское море согласуются с ходом разных временных группировок горбуши в реках различных районов, сроки смены которых смещаются с севера на юг с конца июля (северное побережье моря) на конец августа (о.Кунашир). Судя по неоднородности горбуши на протяжении нерестового хода у северо-западного побережья о.Сахалин, а также в р.Тумнин (Ефремов, 1999), часть океанских рыб проникает в воды Татарского пролива. В свою очередь часть япономорской горбуши проникает в Охотское море, обуславливая ранние уловы в июне – первой половине июля преимуще-

ственно в районе р.Поронай и заходы в это же время единичных стаях этих рыб в другие реки восточного побережья о.Сахалин. Нельзя исключить вероятность также третьей “волны” мигрантов из океана – охотоморской осенней, по терминологии О.Ф.Гриценко (1981), однако к настоящему времени нет достоверных данных о ее миграции в направлении Охотского моря.

В развернувшейся в последнее 20-летие широкой дискуссии о популяционной структуре горбуши практически всеми исследователями признается репродуктивная обособленность линий четных и нечетных лет нереста, между которыми наиболее высок уровень дивергенции (Салменкова и др., 1981; Глубоковский, 1995; Полякова и др., 1996; и др.). При этом одни исследователи отрицают связь морфологической дифференциации горбуши внутри линии четных или нечетных лет с какой-либо известной пространственно-временной подразделенностью вида (Глубоковский, Животовский, 1986; Животовский и др., 1989; Агапова, Пустовойт, 1997), другие признают разные уровни генетической дифференциации с наличием относительно независимых самовоспроизводящихся локальных группировок (Алтухов и др., 1983; Кирпичников, 1990; Омельченко, Вялова, 1990; Иванков и др., 1996). Если деление стад на “флюктуирующие” и “нефлюктуирующие” довольно условно, так как различие состоит лишь в большей величине флюктуации у лососей с коротким пресноводным периодом жизни (Иванков, 1993), то разногласия в оценке статуса временных группировок носят принципиальный характер. Из-за малого уровня дивергенции между рыбами разных сезонных группировок у горбуши и кеты М.К.Глубоковский (1995) рассматривает эти группировки как эпигенетические со сменой эпигенетической траектории в ряду поколений за период, сопоставимый со средней продолжительностью жизни особи.

Если основной дифференцирующий отбор происходит на ранних стадиях развития (соответственно условиям данных нерестовых рек и, возможно, морского побережья), формируя тем самым генетические различия между локальностями (Животовский и др., 1987), то уровень дивергенции между временными группировками у лососей с коротким пресноводным периодом жизни (особенно горбуши), нерестящихся в одной речной системе, вряд ли будет выше. Тем не менее в пяти реках южного Сахалина при проведении в течение шести лет морфометрических исследований горбуши выявлены достоверные различия между выборками, характеризующими рыб раннего и позднего хода, однако из-за межгодовых колебаний сроков смены этих группировок их последовательное появление в реках объяснено результатом стрэнга (Карпенко, 1995). Позднее (Карпенко, 1999) по морфометрическим признакам была тестирована неоднородность нерестового хода горбуши в р.Лютога (южный Сахалин), которую В.И.Карпенко связал с описанными ранее для этой реки сезонными расами (Ефанов, Хоревин, 1978). Добавим к этому, что по результатам интерпретации в последние годы данных рестриктазного анализа митохондриальной ДНК исследователи также склоняются к наличию у горбуши в реках о.Сахалин сезонных группировок (Полякова и др., 1997; Брыков и др., 1999).

Новые данные о временной структурированности миграционного потока горбуши из океана в Охотское море подтверждают версию темпоральных группировок. Однако имеющиеся к настоящему времени сведения о временной и территориальной разобщенности нереста рыб раннего и позднего хода не могут служить надежной основой для доказа-

тельства их репродуктивной изоляции. Судя по динамике подходов и изменению биологических показателей рыб в реках северного побережья Охотского моря (Пустовойт, 1999), южного Сахалина (Ефанов, Чупахин, 1983), о.Итуруп (Иванков, 1971) и о.Кунашир (наши данные), ход одной временной группировки может наполовину перекрывать сроки подхода другой. Такая же ситуация характерна для миграции рыб в океане, если принять во внимание описанные выше особенности в динамике соотношения полов на контрольных станциях. Что касается территориальной разобщенности временных группировок при нересте, установленной мечением (Иванков, 1967б), то, действительно, отмечаемые за период нерестового хода изменения в плотности рыб на верхних и нижних участках нерестилищ в р.Илюшина на о.Кунашир (Каев, Струков, 1999) соответствуют преимущественному нересту ранних мигрантов на верхних участках нерестилищ, а поздних – на нижних. При этом, однако, производители присутствуют, хотя и с меняющейся плотностью, на всех нерестилищах реки в течение всего периода нереста, что также свидетельствует только о частичной репродуктивной изоляции.

Возможно, что степень изоляции временных группировок горбуши зависит, по подобию территориальных нерестовых группировок кеты на границе ее ареала (Коротаев и др., 1999), от их численности, обуславливая относительно высокий приток особей в направлении группировки с малой численностью. В этом случае временные группировки являются составными частями единой популяции, обеспечивая возможность поддержания высокой суммарной численности при ухудшении условий воспроизводства одной группировки и улучшения таковых другой. Иначе трудно объяснить, к примеру, резкое, на протяжении двух–трех поколений, увеличение численности рыб раннего нереста с одновременным сокращением численности рыб позднего нереста, отмеченное для горбуши о.Кунашир в середине 1990-х гг. по линии поколений нечетных лет (Каев, Струков, 1999), а в 1998–2000 гг. – поколений четных лет.

Таким образом, в настоящее время по динамике учетных уловов, биологическим (соотношение самцов и самок, показатели половой зрелости) и морфологическим (длина рыб, рост чешуи) особенностям выделяются две временные группировки в миграционном потоке горбуши из океана в Охотское море. Одинаковые изменения в структуре чешуи при смене ранних и поздних мигрантов в океане и в реках позволяют рассматривать горбушу из обеих волн миграции в океане как формирующую основу подходов лососей этого вида, по крайней мере, к юго-восточному побережью о.Сахалин и к южным Курильским островам. Таким образом, эти группировки ассоциируются с сезонными в соответствии с гипотезой о временной структурированности нерестового хода горбуши в районах размножения. В то же время они отражают, видимо, процесс освоения видом разных экологических ниш, а не являются результатом репродуктивной изоляции.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Г.А., Пустовойт С.П.** Генетическая и фенетическая изменчивость азиатских популяций горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)) // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 32.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Ефанов В.Н.** Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши Сахалино-Курильского региона // Биол. моря. – 1983. – № 2. – С. 46–51.
- Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. – М.: Агропромиздат, 1985. – 208 с.

Брыков В.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А. и др. Популяционно-генетическая структура у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: временная гетерогенность в период нерестового хода // Генетика. – 1999. – Т. 35, № 5. – С. 666–673.

Вялова Г.П., Иванова И.М., Стексова В.В., Омельченко В.Т. Горбуша Сахалино-Курильского региона: дифференциация и популяционный состав морских скоплений // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 1999. – Т. 2. – С. 52–58.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. – М.: Наука, 1995. – 343 с.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. – 1986. – № 2. – С. 39–44.

Грачев Л.Е. Дифференциация азиатских стад горбуши // Биологические основы лососевого хозяйства в водоемах СССР. – М.: Наука, 1983. – С. 84–97.

Гриценко О.Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. – 1981. – Т. 21, вып. 5. – С. 787–799.

Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. – М.: Агропромиздат, 1987. – 166 с.

Ерохин В.Г. Распределение и биологическое состояние горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в океане // Вопр. ихтиол. – 1990. – Т. 30, вып. 6. – С. 1031–1036.

Ефанов В.Н. Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 52–65.

Ефанов В.Н., Хоревин Л.Д. К вопросу о внутривидовой дифференциации горбуши залива Анива // Изв. ТИНРО. – 1978. – Т. 102. – С. 84–89.

Ефанов В.Н., Чупахин В.М. Колебания численности горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалино-Курильского бассейна и некоторые факторы, ее определяющие // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. – М.: Наука, 1983. – С. 98–102.

Ефремов В.В. Изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* реки Тумнин Хабаровского края // Вопр. ихтиол. – 1999. – Т. 39, № 2. – С. 182–189.

Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. Селективные процессы по ферментным локусам горбуши // Генетика. – 1987. – Т. 23, № 10. – С. 1876–1883.

Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторovsky Р.М. и др. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. – 1989. – Т. 25, № 7. – С. 1261–1274.

Иванков В.Н. О причинах и характере изменений структуры популяции южнокурильской горбуши за время нерестового хода // Изв. ТИНРО. – 1967а. – Т. 61. – С. 152–161.

Иванков В.Н. О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. – 1967б. – Т. 61. – С. 143–151.

Иванков В.Н. Сезонные расы горбуши Курильских островов // Уч. зап. Дальневост. ун-та. – 1971. – Т. 13, вып. 3. – С. 34–43.

Иванков В.Н. Причины периодических и ежегодных флуктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. – 1984. – Т. 24, вып. 6. – С. 895–906.

Иванков В.Н. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биол. моря. – 1986. – № 2. – С. 44–51.

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., 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.

Ионов А.В. Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. – С. 35–48.

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. Анадромная кета (*Oncorhynchus keta*) в прикурильских водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. – 1999. – Т. 126. – С. 343–357.

Каев А.М., Струков Д.А. Некоторые параметры воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* острова Кунашир // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 1999. – Т. 2. – С. 38–51.

Каев А.М., Шершнев А.П. Лососи рода *Oncorhynchus* в сетных уловах в южной части прикурильских вод Тихого океана // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 1999. – Т. 2. – С. 27–37.

Карпенко А.И. Исследование популяционной структуры горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Южного Сахалина // Вопр. ихтиол. – 1995. – Т. 35, № 3. – С. 322–327.

Карпенко А.И. Сравнительная морфологическая характеристика горбуши западной Камчатки и южного Сахалина // Биол. моря. – 1999. – Т. 25, № 1. – С. 47–50.

Кирпичников В.С. Генетические исследования тихоокеанских лососей // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 1. – С. 15–35.

Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б., Макоедов А.Н. Современное состояние запасов и особенности популяционной организации кеты бассейна Анадырского лимана // Изв. ТИНРО. – 1999. – Т. 126. – С. 363–371.

Омельченко В.Т., Вялова Г.П. Популяционная структура горбуши // Биол. моря. – 1990. – № 1. – С. 3–13.

Плохинский Н.А. Биометрия. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.

Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. и др. Популяционно-генетическая структура горбуши, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК. Сравнение неперекрывающихся поколений четных и нечетных лет // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 9. – С. 1256–1262.

Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. и др. Популяционно-генетическая структура у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) по данным рестрикционного анализа митохондриальной ДНК // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 361–362.

Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. – 1999. – Т. 39, № 4. – С. 521–526.

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: Мат-лы 14-го Тихоок. науч. конгр. Секция: Морская биология. Вып. 2. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 95–104.

Старцев А.В., Рассадников О.А. Особенности зимнего распределения охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в водах северной Пацифики // Вопр. ихтиол. – 1997. – Т. 37, № 3. – С. 323–328.

Темных О.С. Экология и пространственная дифференциация азиатской горбуши во время анадромных миграций // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 55–71.

Темных О.С. Пространственная эколого-морфологическая дифференциация горбуши в Охотском море в период летних миграций // Биол. моря. – 1997. – Т. 23, № 2. – С. 107–114.

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

Чигиринский А.И. Современное состояние и пути улучшения прогнозирования уловов дальневосточных лососей // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 24–33.

Шубин А.О., Коваленко С.А. О временной структуре охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в океане на путях ее преднерестовой миграции // Вопр. ихтиол. – 2000. – Т. 40, № 5. – С. 648–654.

Шунтов В.П. Распределение молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. ихтиол. – 1989. – Т. 29, вып. 2. – С. 239–248.

Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 3–41.

Шунтов В.П., Лапко В.В., Баланов А.А., Старцев А.В. Межгодовые изменения в анадромных миграциях лососей в водах Сахалино-Курильского региона // Биол. моря. – 1995. – Т. 21, № 2. – С. 116–124.

Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* во время анадромных миграций в 1995 г. 1. Численность, распределение в море и миграции // Вопр. ихтиол. – 1996. – Т. 36, № 6. – С. 808–816.

Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* во время анадромных миграций в 1995 г. 2. Региональные отличия в соотношении полов и гонадосоматическом индексе самок // Вопр. ихтиол. – 1997а. – Т. 37, № 2. – С. 189–195.

Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* во время анадромных миграций в 1995 г. 3. Региональные различия размерно-весовых и морфометрических показателей // Вопр. ихтиол. – 1997б. – Т. 37, № 3. – С. 307–315.

Ivanova I.M. Early summer movements of tagged pink salmon off southwestern Sakhalin Island, 1995–1998 // Recent changes in ocean production of pacific salmon: NPAFC. – 2000. – Bull. № 2. – P. 277–282.

Kaev A.M., Shershnev A.P. Seasonal dynamics of pacific salmon migration in the southern kuril waters of the Pacific ocean // NPAFC. – 1998. – Doc. 380. – P. 1–19.

McLellan S.E. Guide for sampling structures used in age determination of pacific salmon. – Nonaimo (B.C.): Pacific Biol. St., 1987. – 27 p.

Ueno Y. Distribution and biological characteristics of juvenile salmon in the Sea of Okhotsk in the early-summer of 1997 // NPAFC. – 1997а. – Doc. 267. – P. 1–18.

Ueno Y. Distribution, migration, and abundance estimation of Asian Juvenile Salmon // NPAFC. – 1997b. – Doc. 270. – P. 1–17.

Ueno Y., Sakai J. Distribution, biological characteristics and abundance estimation of Asian juvenile salmon in the Okhotsk Sea in the autumn of 1996 // NPAFC. – 1997. – Doc. 268. – P. 1–23.

Поступила в редакцию 26.11.01 г.