

УДК 597.553.2.574.32

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* ИЗ ДВУХ РЕК СЕВЕРО-ВОСТОКА ОСТРОВА САХАЛИН

© 2018 г. Е. А. Кириллова¹, П. И. Кириллов¹, К. В. Кузищин^{1,2,*}, М. А. Груздева², Д. С. Павлов^{1,2}

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

²Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2018 г.

Исследованы морфобиологические показатели и особенности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из двух рек северо-восточной части Сахалина – Лангери и Малая Хузи. На основе данных о сроках и интенсивности нерестового хода и биометрических характеристик производителей подтверждено наличие трёх темпоральных группировок горбуши, соответствующих япономорской, охотоморской летней и охотоморской осенней, причём осенний ход обнаружен только в р. Лангери. Основу численности горбуши составляет охотоморская летняя группировка. В этих реках горбуша всех темпоральных группировок представлена двумя симпатричными группировками, различающимися по строению нуклеарной зоны отолитов и при этом не имеющими существенных отличий по линейным размерам, массе, плодовитости. Предполагается, что вариабельность в строении нуклеарной зоны отолита обусловлена различием абиотических условий на нерестилищах в период раннего эмбриогенеза.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, условия воспроизводства, морфобиологическая разнокачественность, Северо-Восточный Сахалин.

DOI: 10.1134/S0042875218060140

Изучение популяционной структуры и механизмов её формирования у рыб является одной из ключевых проблем современной ихтиологии. Исследования по этой тематике вносят значительный вклад как в фундаментальную базу науки, так и в прикладные аспекты её применения – рационализацию промысла, совершенствование рыбохозяйственного законодательства (Никольский, 1980). Лососёвые рыбы (Salmonidae), которым свойственна высокая экологическая пластичность, в короткие сроки реагируют на изменения, происходящие в окружающей среде, что отражается на структуре популяций (Шунтов, Темных, 2008; Павлов и др., 2009). В связи с этим выявление изменений в структуре популяций лососей в реперных реках при сопоставлении с долговременными рядами данных позволяет объективно оценивать их состояние, выявлять негативные тенденции и принимать адекватные управленческие решения (Шунтов, Темных, 2008).

Анализ динамики морфобиологических показателей приобретает особое значение в связи с масштабными изменениями климата, происходящими в Северной Пацифике в настоящее время, которые приводят к сдвигам в структурно-функциональной организации океанических экоси-

стем и, как следствие, к изменениям параметров структуры популяций проходных лососей (Кляшторин, Любушин, 2005; Шунтов, Темных, 2008). В частности, в последние годы в разных регионах Дальнего Востока отмечаются существенные колебания возрастного состава в локальных стадах разных видов тихоокеанских лососей (Шунтов, Темных, 2008).

Сведения по биологии и морфологии горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из рек северо-восточной части о-ва Сахалин немногочисленны: наиболее полный обзор представлен в монографии Гриценко (2002) и в работах Каева с соавторами (Каев, 2012; Каев и др., 2012). Данные по горбуше р. Лангери, которой посвящена настоящая работа, представлены в единственной публикации (Горяинов и др., 2009). Восполнение недостатка сведений о качественных показателях горбуши северо-востока Сахалина приобрело особо важное прикладное значение в связи со смещением основных районов промысла горбуши на север острова (Каегуата, 2008; Каев, 2012). Дополнительный, но не менее важный прикладной аспект настоящего исследования определён тем, что Сахалин относится к регионам, где на протяжении многих лет ведётся интенсивное искусственное

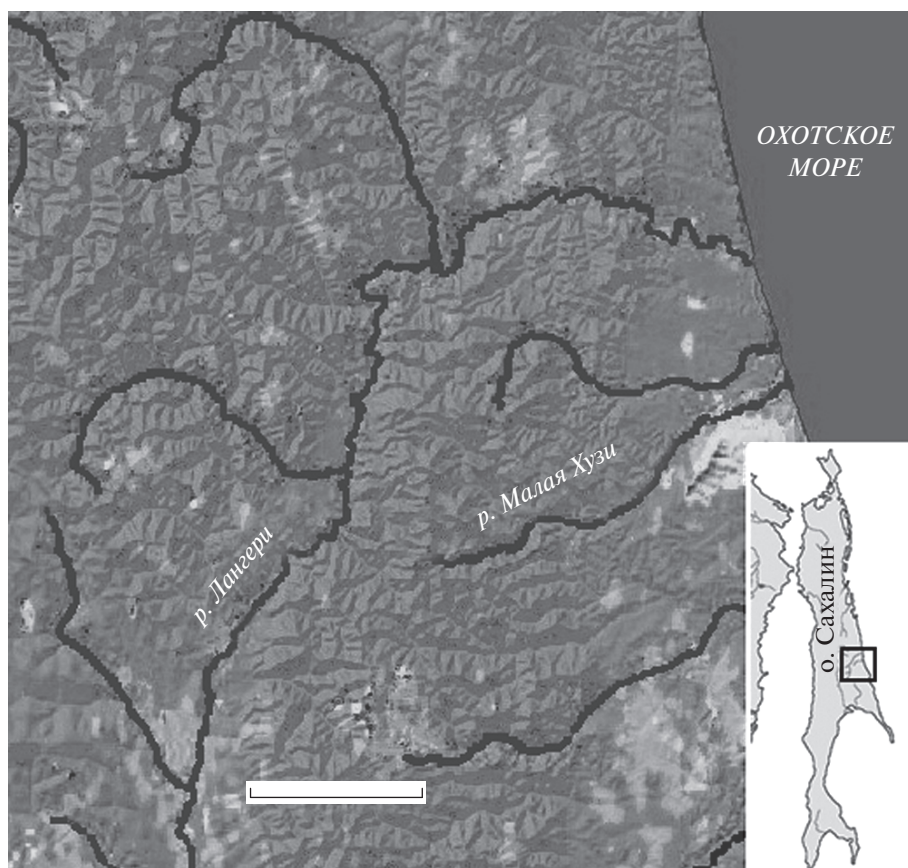


Рис. 1. Карта-схема района работ. Масштаб: 10 км.

воспроизводство лососёвых. Сведения о присутствии и доле рыб заводского происхождения в реках северо-восточного побережья не известны, хотя этот вопрос имеет важное практическое значение как для промысла, так и для рыбоводства. В настоящее время только один из пяти лососёвых рыбоводных заводов (ЛРЗ) на северо-восточном Сахалине занимается воспроизводством горбуши — ЛРЗ “Тымовское” (бассейн р. Тымь) (Перечень действующих по состоянию на 01.03.2018 рыбоводных предприятий Сахалинской области: sktufar.ru//2018/11846/). Однако, учитывая высокий уровень стрейнга горбуши, существует вероятность обнаружения особей искусственного воспроизводства в исследуемых нами реках.

На сахалинских ЛРЗ применяется метод так называемого сухого отолитного маркирования молоди (Акиничева, Рогатных, 1996; Акиничева, 2006), что позволяет с помощью анализа микроструктуры отолита (Akinicheva, Rogatnykh, 2001; Чистякова, Бугаев, 2013; Стекольщикова и др., 2015) идентифицировать особей искусственного воспроизводства.

Цель настоящего исследования — выявить морфобиологическую гетерогенность горбуши из двух рек (Лангери и Малая Хузи) северо-восточ-

ной части Сахалина в связи с условиями воспроизводства. В задачи работы входило: изучить морфобиологические показатели горбуши (длину, массу, плодовитость); выявить сезонную динамику интенсивности нерестового хода и распределения по нерестилищам, охарактеризовать условия её воспроизводства; выявить особей заводского происхождения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы горбуши, проведённые в июле—сентябре 2014—2016 гг. на реках Лангери и Малая Хузи (северо-восток о. Сахалин) (рис. 1). Река Лангери имеет длину 101 км, площадь водосборного бассейна 1360 км²; р. Малая Хузи — соответственно 32 км и 129 км² (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973). Более 10 крупных притоков р. Лангери имеют большое значение для воспроизводства горбуши и других лососёвых.

Рыб отлавливали ставными сетями (длина 15—30 м, высота стенки 2—4 м, ячей 50—55 мм) в низовье рек Лангери и Малая Хузи. При низкой интенсивности хода сеть выставляли на ночь; при высокой — в дневное время, перебирая по мере

попадания в неё рыб до получения выборки достаточного объёма. Обловы проводили регулярно в течение всего периода анадромной миграции.

Интенсивность хода оценивали по улову на рыболовное усилие визуальнo в дневное и ночное время, учитывая производителей, заходящих из моря в единицу времени. Ночью для наблюдения за ходом горбуши применяли прибор ночного видения Pulsar Recon 750. Для графического отображения интенсивности нерестового хода использовали интегральные данные по двум рекам в связи с ограниченными возможностями для визуальных наблюдений в р. Лангери. Мы считаем допустимым такое объединение данных, так как расстояние между устьями невелико (6 км) и подходы горбуши происходят, как правило, синхронно, особенно при её высокой численности. В период нерестового хода и нереста оценивали распределение рыб по нерестилищам и степень их заполнения (Краткое руководство..., 2003; Методические рекомендации..., 2013). В р. Малая Хузи применяли как тотальный, так и выборочный метод учёта, в р. Лангери — выборочный. Во время учётов рыб на нерестилищах отмечали локализацию гнёзд на участках с разным типом водоснабжения. Для характеристики условий воспроизводства в течение всего периода анадромной миграции горбуши проводили измерения температуры воды и содержания растворённого кислорода в низовьях рек, регистрировали уровень воды. Показателем температурных условий в морском побережье были спутниковые данные по температуре поверхности моря, размещённые на сайте Национального управления океанических и атмосферных исследований при Министерстве торговли США (World ocean database select and search. <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/SELECT/dbsearch/dbsearch.html>).

Всех выловленных рыб подвергали биологическому анализу по схеме Правдина (1966), включавшей измерение длины по Смитту (*FL*) и массы тела, определение абсолютной плодовитости, измерение диаметра и массы икринок. Рыб заводского происхождения идентифицировали по наличию меток в центральной зоне отолита. Для изготовления препаратов применяли методику шлифовки отолита с обеих сторон (макулярной и антимакулярной) до получения ровного тонкого шлифа толщиной не более 50–60 мкм (Павлов и др., 2013). Отолиты шлифовали вручную на тканевых абразивных материалах с последовательным переходом размера зерна от 600 до 8000 единиц шкалы ANSI-74. Шлифованный с обеих сторон отолит помещали на предметное стекло в каплю нагретого до 93–95°C жидкого полимера CrystalBond 509, затем стекло охлаждали до затвердевания полимера. Полученный препарат промывали дистиллированной водой и протирали салфеткой. Далее центральную зону отолита просматривали под мик-

роскопом при увеличении $\times 10$ и $\times 20$; при помощи системы цифровой обработки изображений получали электронную фотографию центральной зоны отолита в виде файла в формате TIFF. Для выявления рыб заводского происхождения фотографии нуклеарной зоны сравнивали с изображением эталона метки, размещённого в базе данных меченых рыб заводского происхождения (Pacific salmon and steelhead high-seas tag recovery program. http://www.npafc.org/new/science_fishtag.html).

Общий объём материала для биологического анализа составляет 953 экз. горбуши. Исследования микроструктура 731 отолита горбуши из обеих рек. Объёмы выборок по конкретным видам анализа указаны в соответствующих таблицах и на рисунках. Материал обработан методами стандартного унивариантного статистического анализа (Лакин, 1990) с помощью программ MS Excel 2013 и Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сроки нерестового хода и нереста горбуши.

Трёхлетние наблюдения за нерестовым ходом производителей горбуши охватывают два неурожайных поколения чётных лет (2014 и 2016) и одно урожайное поколение нечётного года (2015) (рис. 2). В чётные годы начало хода горбуши в реки Малая Хузи и Лангери регистрировали в конце июня — в I декаде июля (рис. 2а, 2в), в нечётный год первые производители в устьях рек появились в начале III декады июня (рис. 2б). К этому времени реки вступали в период летней межени, однако общая водность их варьировала по годам. Температура воды к началу массового хода была не ниже 12°C и периодически прогревалась до значений, близких к критическим для лососёвых рыб (18–20°C). Разница между температурой воды в реке и в морском побережье достигала 10°C. Во все три года наблюдений интенсивность хода до конца июля была низкой и резко возрастала в конце июля — I декаде августа. Массовый ход горбуши приходился на август, внутри которого отмечались отдельные пики (подходы). В августе ход горбуши периодически приостанавливался в связи с кратковременными штормами в море, а его интенсивность в целом постепенно снижалась. Также заход горбуши в реки приостанавливался, когда температура воды в море опускалась ниже 7°C.

В начале хода (июнь—начало июля) все производители горбуши, заходящие в реки, не имели признаков брачного наряда. Кроме того, у горбуши раннего хода в желудках обнаруживалась свежезаглоченная пища (песчанка *Ammodytes hexapterus*, моллюск керчак *Myoxocephalus* sp.). В период массового хода не менее 95% особей имели внешние признаки нерестовых изменений: более тёмный фон тела, заметные пятна на спине и хвостовом пла-

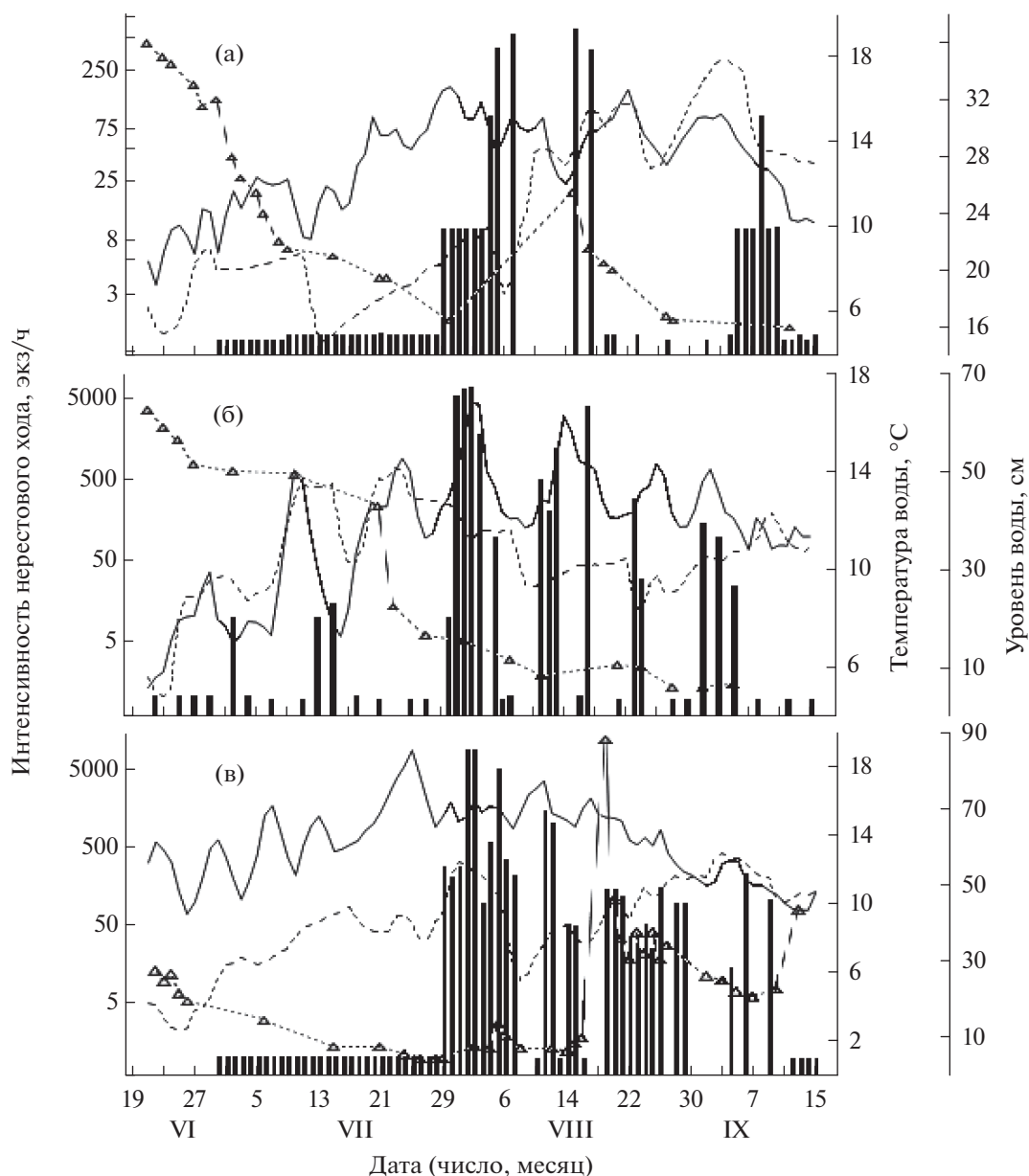


Рис. 2. Интенсивность нерестового хода (логарифмическая шкала) производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (■) из моря в реки Лангери и Малая Хузи, уровень воды в р. Малая Хузи (- -) и температура воды в этой реке (—) и в морской прибрежной зоне (-△-) северо-востока Сахалина в июне–сентябре: а – 2014 г., б – 2015 г., в – 2016 г.

нике. В сентябре 80–90% заходивших из моря производителей были в брачном наряде. Таким образом, общая длительность нерестового хода горбуши в реки Лангери и Малая Хузи составляла 10–11 недель.

В целом относительное количество рыб, зашедших в реки северо-востока Сахалина в 2014 и 2015 гг., полностью соответствовало урожайности чётных и нечётных лет. 2014 г. характеризовался очень низкой численностью производителей, многие нерестилища не были ими освоены. Степень заполнения нерестилищ в реках не превышала 25%

принятой на Сахалине нормы – 2 экз/м² (Рухлов, 1968). В 2015 г. производители массово заполняли все доступные для нереста площади, и степень заполнения ими отдельных нерестовых площадей достигала 150%. В 2016 г. подход горбуши значительно превысил обычные для неурожайного года показатели. Интенсивность массового хода производителей была сопоставима с 2015 г., а заполнение нерестилищ рек северо-востока Сахалина достигло 80–120%.

Горбуша р а н н е г о хода не сразу поднимается на нерестилища, а проводит до двух недель в ни-

зовьях рек и в лиманах. Затем, по мере продвижения вверх по реке, она распределяется по ямам и иным участкам с замедленным течением. После нескольких суток отстаивания на ямах, горбуша занимает нерестилища и приступает к нересту. Начало нереста приходится на середину августа, пик — на конец августа, завершение нереста — на вторую половину сентября. Горбуша по ходу не поднимается высоко по рекам, а в течение нескольких дней после захода приступает к нересту в нижнем течении, часто занимая участки, подверженные влиянию приливов.

Локализация нерестилищ. Для нереста горбуша осваивает всё пространство рек от приустьевой зоны до предгорных и горных участков в верхнем течении. Заполнение нерестилищ на разных участках рек зависит от численности зашедших производителей и важнейших абиотических условий — водности и температуры воды. Типичные нерестилища горбуши расположены в основном русле рек в стречневой части, в местах инфильтрации вод руслового потока в речной аллювий (в конце плёсов, перед перекатами). Проточность гнёзд на них обеспечивается подрусловым потоком. Но также горбуша использует для нереста места у уреза воды в основном русле и боковые протоки. Такие нерестилища имеют смешанный тип водоснабжения: их проточность в разном соотношении обеспечивается подрусловым потоком и грунтовыми водами. Нерестилища в низовье рек, менее характерные для горбуши, располагаются в местах интенсивной разгрузки грунтовых вод — в ключевых протоках.

В 2014 г. при невысокой численности производителей и благоприятных абиотических условиях (максимальная дневная температура воды в лиманах рек не превышала 19°C (рис. 2а), а содержание кислорода было не ниже 7.4 мг/л), горбуша занимала нерестилища в среднем и нижнем течении и не поднималась в верховья рек. Для постройки гнёзд она избирала наиболее типичные для вида участки в основном русле рек и их притоков. Гнёзда располагались в стречневой части потока, где проточность грунта наивысшая.

В 2015 г. температурные условия, уровень воды и содержание кислорода в реках были в пределах нормы: максимальная зарегистрированная температура воды — 19.6°C (рис. 2б), содержание кислорода — не ниже 6.7 мг/л. Горбуша в первую очередь занимала типичные для вида нерестилища в среднем и нижнем течении рек на всех участках, пригодных для постройки гнёзд. Первые приступившие к нересту особи строили гнёзда в конце плёсов, в стречневой части потока. Особи, приступившие к нересту позже, распределялись по свободному пространству на плёсах, ближе к берегам, в том числе у уреза воды, подкапывая берег; в протоках 2-го и 3-го порядка с замедленным

течением и заиленным дном. Производители, зашедшие в реки ещё позже, поднимались в предгорные и горные участки рек вплоть до непреодолимых водопадов. В силу гранулометрического состава грунта (преобладания самых крупных фракций) площади нерестилищ в верхнем течении рек ограничены. Постройка гнёзд возможна в разломах коренной горной породы или между валунами и глыбами. Площади таких нерестовых участков подчас достаточны для постройки не более чем одного—двух гнёзд. В силу малых глубин в верховьях рек горбуша интенсивно выедается медведями.

В 2016 г. начало хода горбуши пришлось на конец июля, когда максимальные суточные значения температуры воды в лиманах упали ниже 19°C (рис. 2в), а содержание кислорода возросло с 6.5 до 8.4 мг/л. Заходящие из моря производители аккумуляровались в лиманах рек и не продвигались выше, в основное русло рек. Массовое перемещение вверх по рекам началось в III декаде августа, после повторного кратковременного повышения температуры воды до 17°C (суточный максимум 21°C). В р. Малая Хузи в указанный период горбуша поднималась в самые верхние участки, где температура была на 3–5°C ниже, чем в нижнем течении реки и в лимане. Нерестилища, расположенные в среднем течении реки, горбуша начала осваивать только в III декаде августа, когда максимальная температура воды не превышала 16°C. Аналогичная динамика распределения горбуши отмечена нами и в других расположенных поблизости реках Пиленга и Богатая. В р. Лангери горбуша распределялась по крупным притокам, температура воды в которых была значительно ниже, чем в основном русле.

Микроструктура отолитов. За три года наблюдений в выборках горбуши из рек Лангери и Малая Хузи не выявлено ни одной особи с метками рыбобводных заводов в нуклеарной зоне отолита. В то же время отмечена разнокачественность в строении нуклеарной зоны, которая проявляется в наличии двух её дискретных типов — А и Б (рис. 3). Нуклеарная зона типа А помимо зоны примордиумов включает две—четыре тёмные полосы, соответствующие стадии пигментации глаза, за которыми располагается широкая светлая зона равномерных суточных приростов; далее их замыкает серия из восьми и более тёмных и светлых чередующихся полос (рис. 3а). Такой тип строения нуклеарной зоны отолита описан во многих работах и часто рассматривается как типичный (Pannella, 1971; Watabe et al., 1982; Mann et al., 1983; Campana, Neilson, 1985; Акиничева, Рогатных, 1996). В нуклеарной зоне типа Б первая серия равномерных суточных приростов в виде прозрачной полосы отсутствует, за пределами зоны примордиумов сразу следуют семь—восемь тёмных полос, разде-

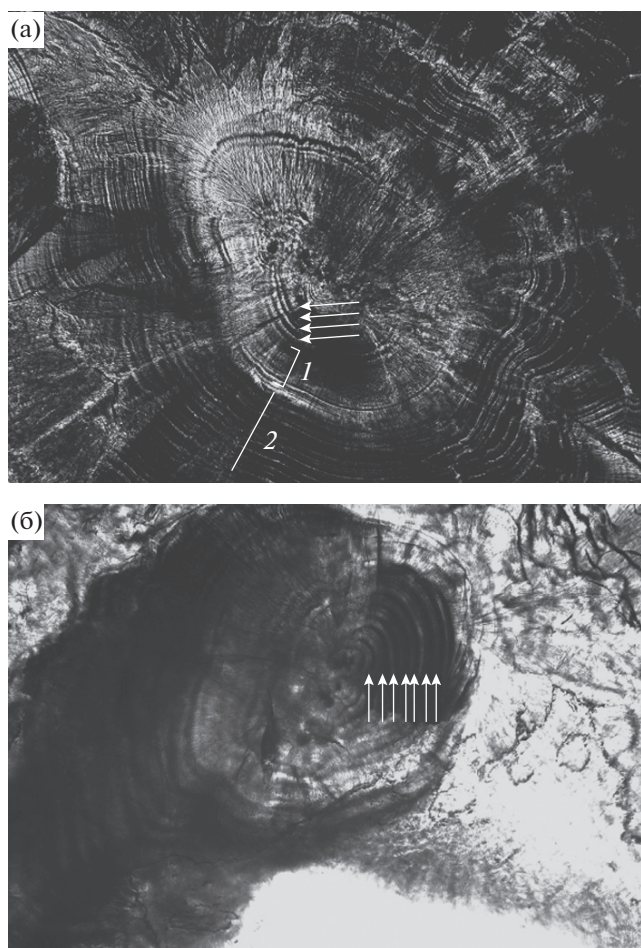


Рис. 3. Строение нуклеарной зоны отолитов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из р. Лангери: а – тип А, за пределами зоны примордиумов следуют две–четыре полосы (→), равномерные суточные приросты (1) сменяются серией из трёх–восьми более крупных полос (2); самец FL 500 мм, масса тела 1670 г, III–IV стадия зрелости гонад, пойман 28.07.2014 г.; б – тип Б, за пределами зоны примордиумов следуют семь–восемь полос (→), разделённых более или менее равномерными промежутками; самка, FL 466 мм, масса тела 1400 г, III–IV стадия зрелости гонад, поймана 15.07.2014 г.

лённых светлыми полосами сходной ширины (рис. 3б).

В реках Лангери и Малая Хузи встречались особи горбуши с обоими выявленными типами строения нуклеарной зоны отолита, однако их соотношение существенно менялось в разные годы. Так, в 2014 и 2015 гг. в обеих реках преобладали особи горбуши с типом А строения нуклеарной зоны отолита, тогда как в 2016 г. – с типом Б (рис. 4). Примечательно, что в обеих реках в смежные годы наблюдений частота встречаемости рыб с разными типами строения нуклеарной зоны отолита менялась сходным образом. В разных темпоральных группировках горбуши соотношение особей

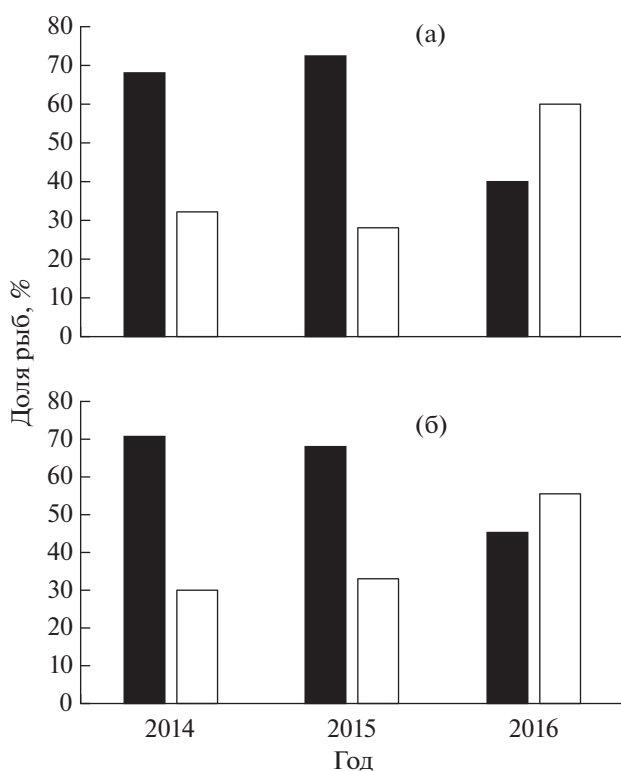


Рис. 4. Соотношение особей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с разными типами строения нуклеарной зоны отолита в реках Лангери (а) и Малая Хузи (б) в период анадромной миграции в 2014–2016 гг.: (■) – тип А, (□) – тип Б.

с этими типами строения нуклеарной зоны отолита не различалось как в 2015 г. (рис. 5а), так и в 2016 г. (рис. 5б, 5в).

Морфобиологические показатели горбуши. В 2014 г. в выборках из обеих рек самцы и самки с типом Б строения нуклеарной зоны отолита имели меньшие средние значения длины и массы тела (табл. 1). В 2015 г. в р. Лангери особи обоих полов с типом Б строения нуклеарной зоны отолита в среднем были несколько крупнее, а в р. Малая Хузи, наоборот, мельче таковых с типом А. В 2016 г. в обеих реках самки с разными типами строения нуклеарной зоны отолита практически не различались по длине и массе тела, самцы же с типом А строения нуклеарной зоны отолита были крупнее таковых с типом Б. В целом различия по длине и массе тела рыб с разными типами строения нуклеарной зоны отолита недостоверны. Таким образом, горбуша с разными типами строения нуклеарной зоны отолита сходна по длине и массе тела во все три года наблюдений.

Межгодовая изменчивость длины и массы тела горбуши незначительна, хотя в обеих реках отмечена тенденция к увеличению этих показателей в 2016 г. (табл. 1). В то же время короткий период наблюдений делает интерпретацию краткосроч-

ных изменений длины и массы тела горбуши весьма затруднительной.

Плодовитость. Абсолютная плодовитость самок горбуши из рек Лангери и Малая Хузи варьировала в пределах соответственно 627–2046 и 948–2187 икринок (табл. 2). В обеих реках плодовитость и диаметр икринок были сходными. У горбуши с разными типами строения нуклеарной зоны отолита различия по этим показателям не обнаружены.

В нечётный год (2015) плодовитость горбуши из рек Лангери и Малая Хузи была выше, чем в чётные годы – 2014 и 2016 (табл. 2). Эти различия достоверны ($p < 0.05$ по критерию Манна–Уитни) при сравнении выборок 2014 и 2015 гг. для обеих рек и группировок с разным строением нуклеарной зоны отолита, но они недостоверны при сравнении выборок 2015 и 2016 гг. Диаметр и масса икринки в р. Лангери в 2016 г. были значительно меньше, чем в 2014 и 2015 гг.; в р. Малой Хузи наибольшие значения этих показателей отмечены в 2014 г., наименьшие – в 2016 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ морфобиологических показателей горбуши из рек Лангери и Малая Хузи не выявил достоверных межгодовых различий по длине и массе тела, а также по плодовитости как в смежные годы, так и в двух поколениях чётных лет. Каев и Чупахина (2003) на основе анализа многолетних данных по вылову и динамике размерных показателей в разных районах Сахалина сделали вывод о том, что изменения размеров, сопутствующие изменению численности, проявляются только в виде коротких циклов, исчезая при анализе протяжённых рядов. Принимая это заключение, можно предположить, что в настоящее время промысловое изъятие не оказывает выраженного негативного воздействия на популяции рек Лангери и Малая Хузи. Межгодовые изменения размерно-весовых показателей, а также плодовитости в возвратах, по-видимому, определяются соотношением численности рыб, принадлежащих к разным темпоральным группировкам (Каев, 2013) или ходам, которые Гриценко (1981, 2002) рассматривает как популяции I ранга, нагуливающиеся в разных районах Северной Пацифики и приходящие на нерест в разное время. Как показали исследования в разных районах воспроизводства, горбуша, принадлежащая к разным группировкам, имеет значительные морфологические различия (Иванков, 1967; Воловик, 1968; Карпенко, 1995; Гриценко, 2002; Марченко, 2004). Межгодовые изменения пределов варьирования длины и массы горбуши в реках Лангери и Малая Хузи также, по-видимому, являются следствием различного соотношения рыб разных темпоральных группировок.

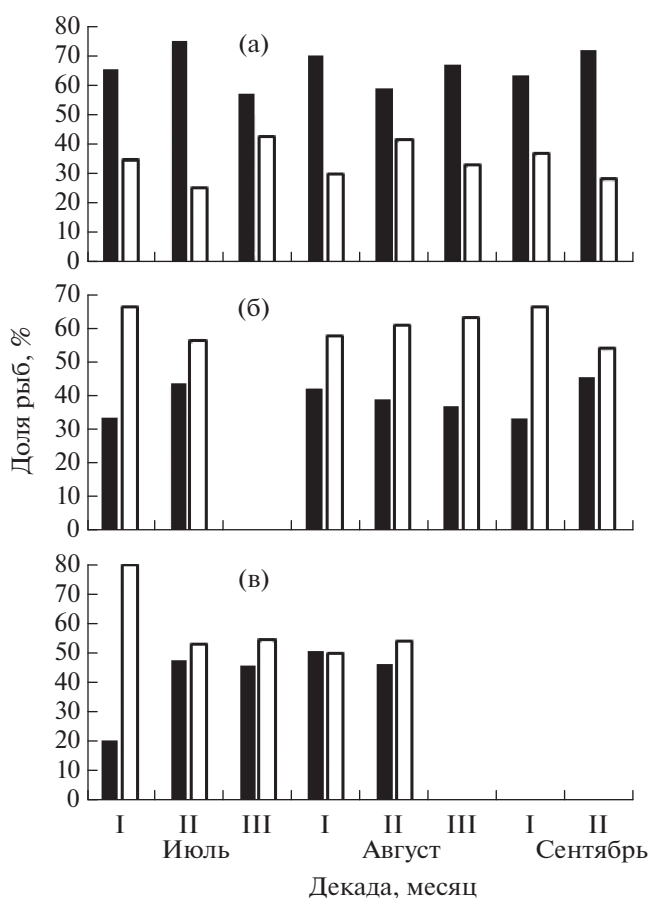


Рис. 5. Соотношение особей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с разными типами строения нуклеарной зоны отолита в период анадромной миграции в 2015 (а) и 2016 гг. (б, в): а, б – р. Лангери, в – р. Малая Хузи; обозначения см. на рис. 4.

Данные по сезонной динамике интенсивности хода не позволяют однозначно дифференцировать горбушу разных темпоральных группировок в реках Лангери и Малая Хузи. Однако изменение средних размеров горбуши в течение периода нерестового хода, смена соотношения полов (в начале хода преобладают самцы, в конце – самки) и степень развития брачного наряда при заходе в реки указывают на то, что в реках Лангери и Малая Хузи воспроизводятся не менее трёх темпоральных группировок, соответствующих трём популяциям I ранга (по: Гриценко, 2002) – япономорской, охотоморской летней, охотоморской осенней. Перечисленные темпоральные группировки являются, по сути, популяционными системами, в каждой из которых объединяются локальные стада и сезонные расы, воспроизводящиеся в разных регионах и в разные сроки. Япономорская горбуша первой заходит в реки – с III декады июня по II декаду июля. Её численность невелика. По-видимому, в районе проведения наблюдений находится граница современно-

Таблица 1. Длина (FL) и масса особей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с разными типами строения нуклеарной зоны отолига из рек Лангери и Малая Хузи в 2014–2016 гг.

Год	Пол	Лангери					Малая Хузи				
		<i>n</i> , экз.	FL, см	<i>U</i> -критерий	Масса, кг	<i>U</i> -критерий	<i>n</i> , экз.	FL, см	<i>U</i> -критерий	Масса, кг	<i>U</i> -критерий
2014	Самки	$\frac{16}{10}$	$\frac{47.1(41-53)}{44.8(43-47)}$	0.0756	$\frac{1.38(0.91-2.04)}{1.21(1.04-1.40)}$	0.8832	$\frac{11}{5}$	$\frac{46.1(44-48)}{45.5(41-49)}$	0.9264	$\frac{1.30(1.02-1.63)}{1.29(0.86-1.60)}$	0.9573
	Самцы	$\frac{25}{9}$	$\frac{45.2(37-51)}{43.3(39-48)}$	0.7967	$\frac{1.26(0.74-1.83)}{1.17(0.73-1.44)}$	0.8784	$\frac{8}{4}$	$\frac{44.0(37-50)}{43.1(42-44)}$	0.8649	$\frac{1.18(0.75-1.67)}{1.09(0.88-1.39)}$	0.8765
2015	Самки	$\frac{40}{12}$	$\frac{46.6(42-55)}{47.4(42-52)}$	0.8976	$\frac{1.32(1.04-2.24)}{1.36(1.00-1.86)}$	0.9397	$\frac{7}{4}$	$\frac{45.8(44-50)}{45.0(44-460)}$	0.7673	$\frac{1.23(1.11-1.63)}{1.15(1.04-1.24)}$	0.8739
	Самцы	$\frac{106}{26}$	$\frac{44.7(37-60)}{45.3(41-52)}$	0.7968	$\frac{1.17(0.65-2.55)}{1.20(0.75-1.65)}$	0.8387	$\frac{4}{4}$	$\frac{45.3(45-46)}{43.6(42-46)}$	0.8144	$\frac{1.10(0.81-1.29)}{1.05(0.95-1.31)}$	0.9054
2016	Самки	$\frac{34}{45}$	$\frac{46.2(41-51)}{46.5(41-52)}$	0.9045	$\frac{1.32(0.79-1.68)}{1.36(0.90-1.88)}$	0.9652	$\frac{23}{37}$	$\frac{45.8(43-50)}{45.5(41-51)}$	0.8065	$\frac{1.26(0.95-1.69)}{1.23(0.78-1.75)}$	0.9759
	самцы	$\frac{61}{99}$	$\frac{47.6(37-56)}{46.8(38-55)}$	0.7569	$\frac{1.41(0.73-2.35)}{1.38(0.63-2.15)}$	0.8815	$\frac{44}{45}$	$\frac{45.6(39-53)}{44.5(37-53)}$	0.8633	$\frac{1.21(0.77-2.10)}{1.19(0.68-2.31)}$	0.8708

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой – рыбы с типом А строения нуклеарной зоны отолига, под чертой – с типом Б; за скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования показателя; *n* – число исследованных рыб.

Таблица 2. Абсолютная плодовитость, диаметр и масса икринок у самок горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с разными типами строения нуклеарной зоны отолита из рек Лангери и Малая Хузи в 2014–2016 гг.

Год	<i>n</i> , экз.	Абсолютная плодовитость, шт.	<i>U</i> -критерий	Диаметр, мм	<i>U</i> -критерий	Масса, г	<i>U</i> -критерий
Р. Лангери							
2014	$\frac{16}{10}$	1339.0(667–1831)	0.8453	4.87(4.05–5.90)	0.8317	0.078(0.04–0.12)	0.9133
		1356.3(627–1861)		4.86(4.25–5.55)		0.077(0.04–0.11)	
2015	$\frac{40}{12}$	1545.9(1017–1953)	0.7964	4.66(3.15–6.00)	0.8231	0.072(0.02–0.15)	0.6498
		1655.6(1197–2046)		5.11(3.75–6.15)		0.083(0.03–0.16)	
2016	$\frac{34}{45}$	1426.9(1030–1940)	0.8887	4.48(3.35–5.72)	0.7015	0.070(0.02–0.14)	0.9608
		1407.8(807–1877)		4.79(3.75–6.00)		0.071(0.02–0.14)	
Р. Малая Хузи							
2014	$\frac{11}{5}$	1371.5(1153–1751)	0.9027	4.72(4.30–5.25)	0.9453	0.07(0.05–0.12)	0.9112
		1319.9(948–1640)		4.95(4.55–5.55)		0.09(0.05–0.13)	
2015	$\frac{7}{4}$	1643.8(1245–2187)	0.8152	4.86(4.25–5.50)	0.9386	0.08(0.04–0.13)	0.7746
		1494.2(1038–1732)		4.55(4.00–5.15)		0.07(0.05–0.11)	
2016	$\frac{23}{37}$	1492.3(1170–1914)	0.6897	4.55(3.90–5.05)	0.8300	0.070(0.03–0.09)	0.9987
		1408.2(999–1942)		4.53(3.35–5.25)		0.070(0.03–0.09)	

го распространения этой группировки, основное воспроизводство которой сосредоточено на юге. Охотоморская летняя горбуша заходит в реки с III декады июля по III декаду августа. Летняя охотоморская группировка наиболее многочисленна, и именно она составляет основу промысла в этом районе. Охотоморская осенняя горбуша в реки Восточного Сахалина заходит позднее, с III декады августа по III декаду сентября, а её нерест происходит в октябре (Гриценко, 2002). При этом автор подчёркивает, что "... к северу от мыса Терпения нерест горбуши в октябре отмечается исключительно редко ..." (Гриценко, 2002. С. 35). Однако по нашим наблюдениям, в крупных реках северо-восточного побережья острова, в число которых входит и р. Лангери, в сентябре горбуша в значительном количестве заходит в реки. В некрупных водотоках, таких как р. Малая Хузи, осенний ход горбуши не зарегистрирован. Темпоральная группировка горбуши, соответствующая по срокам начала хода охотоморской осенней, в р. Лангери изучена в наименьшей степени: не известно, когда завершается её ход, не определено расположение нерестилищ. Можно предположить, что на фоне изменения климата и очевидного смещения ареала горбуши на север (Каегуата, 2008; Каев, 2012) происходит преобразование темпоральной структуры горбуши в пределах отдельных районов воспроизводства. В частности, на северо-востоке Сахалина возрастает численность осенней охотоморской горбуши.

Обращает на себя внимание факт весьма продолжительной анадромной миграции горбуши в обеих реках. По нашим наблюдениям, она начинается в III декаде июня и продолжается почти до середины сентября. В то же время считается, что для рек Северо-Западного и Юго-Западного Сахалина анадромная миграция горбуши происходит в более сжатые сроки – с начала июля по I декаду августа, а в реки северо-восточной части острова – с I декады июля по II декаду августа (Иванков, 1967, 1971; Гриценко и др., 1982, 1987, 1989; Гриценко, 2002). Большая продолжительность нерестового хода горбуши на северо-востоке, очевидно, обусловлена фенологическими условиями. Закономерность, согласно которой продолжительность нерестового хода возрастает с юга на север, известна для всех тихоокеанских лососей (Карпенко, 1999; Шунтов, Темных, 2008). В силу меридиональной протяжённости острова период, когда термические условия в реках благоприятны для воспроизводства горбуши, на северо-востоке более длительный, чем на юге. На основании различий по срокам хода, расположению нерестилищ и условиям развития (термический режим, тип водоснабжения) Иванковы (Иванков, 1967, 1971, 2011; Иванков, Иванкова, 2013) описали механизм становления внутривидовой структуры горбуши. Как правило, горбуша раннего хода нерестится на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком, а более позднего хода – в местах выхода грунтовых вод. Разобъяснённые по

срокам хода и различающиеся условиями воспроизводства группировки предложено считать экотемпоральными формами (расами) и называть соответственно типу нерестилищ – русловой и ключевой (Иванков, 2011; Иванков, Иванкова, 2013). Подтверждением такой дифференциации служат достоверные морфологические и генетические различия между темпоральными группировками горбуши разных ходов (Иванков, 1967; Воловик, 1968; Карпенко, 1995; Гриценко, 2002; Марченко, 2004).

Наши наблюдения последовательности распределения горбуши по нерестилищам в реках Малая Хузи и Лангери в целом соответствуют этой закономерности: горбуша раннего хода занимает русловые и смешанные нерестилища в среднем и верхнем течении рек, позднего хода – ключевые в низовье рек. Несмотря на общую специализацию к воспроизводству на русловых нерестилищах, нерест на ключах при высокой численности производителей либо в силу особенностей условий в нерестовом водоёме также возможен и неоднократно описан (Двинин 1952; Остроумов, 1985; Золотухин и др., 2014). В р. Лангери поздняя горбуша занимает ключевые нерестилища.

Исходя из утверждения, что горбуша разных экотемпоральных группировок воспроизводится на нерестилищах разного типа (Иванков, 2011; Иванков, Иванкова 2013), следует ожидать смены соотношения особей с типами А и Б строения нуклеарной зоны отолита в течение нерестового хода вследствие того, что икра, отложенная в разное время, развивается в разных термических условиях (Воловик, 1968). Однако в реках Лангери и Малая Хузи особи с типами А и Б строения нуклеарной зоны отолита встречаются на протяжении всего периода анадромной миграции, и их соотношение стабильно (рис. 5), что указывает на отсутствие чёткой дифференциации группировок различных сроков хода по условиям нереста и последующего развития икры.

Нерестилища горбуши в реках Лангери и Малая Хузи относятся к русловому либо смешанному типу, проточность которых обеспечивается подрусловым потоком или имеет приток ключевых вод. В низовье р. Лангери расположены небольшие по площади в общем нерестовом фонде ключевые нерестилища. В связи с тем что на всём протяжении рек в основном русле происходит разгрузка напорных подземных вод, условия развития икры и личинки мозаичны в пределах каждого нерестилища. Вне зависимости от принадлежности к той или иной темпоральной группировке (экотемпоральной форме), потомство отдельных пар в зависимости от расположения гнезда на нерестилище попадает в различные условия даже в пределах одной нерестовой площадки.

Как описано выше, в годы высокой численности только пары, первыми приступающие к нересту, строят гнёзда на участках, соответствующих типичным русловым нерестилищам. Эти участки нерестилищ имеют наибольшую проточность, но уровень подруслового потока подвержен значительным сезонным колебаниям вплоть до его практически полного прекращения в зимний период (Рухлов 1970, 1972). Температура воды и содержание кислорода также подвержены значительным сезонным колебаниям (Канидьев, 1967; Кляшторин и др., 1975). Гнёзда пар, приступающих к нересту позднее, расположены в местах, где воды подруслового потока смешиваются с грунтовыми водами, либо непосредственно на выходах ключей. Последнее наблюдается при высокой, значительно превышающей оптимальную, плотности заполнения нерестилищ. Эти участки нерестилищ смещены от стрежня к берегам вплоть до самого уреза воды и могут располагаться как в основном русле, так и в боковых протоках 2-го, реже 3-го порядка. В этом случае развитие проходит в более стабильных условиях: уровень грунтовых вод неизменен в течение года, воды ключей охлаждают речную воду летом и согревают зимой, обеспечивая постоянство температуры. Условия для дыхания на ключевых нерестилищах менее благоприятны в силу пониженного содержания кислорода.

Таким образом, особи из каждой темпоральной группировки, занимая нерестилище на определённом участке русла, избирают для постройки гнёзд индивидуальные участки, условия на которых различны, что впоследствии отражается на морфобиологических показателях рыб. Дифференциация по строению нуклеарной зоны отолитов (типы А и Б) может являться своеобразным индикатором условий в период раннего эмбриогенеза. Отолит начинает формироваться в эмбриональный период из нескольких зачатков (примордиумов), которые образуют нуклеус – центральную зону отолита с прилегающей к ней зоной прироста. Как правило, в границе нуклеуса формируется одно–три тёмных кольца, образующихся на стадии пигментации глаз (Watabe et al., 1982; Mann et al., 1983). Далее обычно следует относительно широкая светлая зона суточных приростов, не имеющая чётких концентрических колец, которая закрывается чередующимися тёмными и светлыми полосами, отражающими рост. Следовательно, выявленный нами полиморфизм в строении нуклеарной зоны отолита связан именно с эмбриональным периодом развития.

Отолитное маркирование молоди сухим способом на сахалинских ЛРЗ (Акиничева, Рогатных, 1996; Akinicheva, Rogatnykh, 2001; Акиничева, 2006; Akinicheva, Volobuev, 2009, 2012) проводят после завершения формирования нуклеуса и кольца пигментации глаз. Процедура маркирова-

ния заключается в кратковременном выдерживании икры во влажной атмосфере, что проявляется в структуре отолита в виде комплекса, состоящего из светлой и тёмной полос (Акиничева, 2006). Таким образом на ЛРЗ зародыши искусственно помещаются в условия, аналогичные тем, что складываются зимой на русловых нерестилищах, когда сток в реках приближается к минимуму. В естественной среде условия на русловых нерестилищах неоднородны благодаря притоку грунтовых вод на всём протяжении речного русла. Следует предполагать, что формирование нуклеарной зоны отолита того или иного типа определяется характером водоснабжения гнёзд (преобладанием речной или ключевой воды) и, возможно, соответствующим температурным режимом. Гнёзда, омываемые водами подруслового потока, подвержены обсыханию в зимний период в силу значительного сокращения стока, однако этот эффект нивелируется примесью грунтовых вод и их отопляющему эффекту. Рухлов (1968) указал, что на р. Ассанай в малоснежные зимы находили обсохшие нерестовые бугры с притоком грунтовых вод, в которых под коркой льда находились активные мальки горбуши. По-видимому, сходные условия складываются на части русловых нерестилищ в реках северо-востока Сахалина (в частности, в реках Лангери и Малая Хузи). В период зимнего снижения речного стока благодаря подпитке грунтовыми водами икра в буграх находится во влажной среде, но не замерзает. Фактически зародыши, развитие которых после этапа пигментации глаз приходится на период наименьшего стока, получают “естественную метку” — именно такие условия создаются на ЛРЗ при проведении сухого маркирования. Эмбрионы, развивающиеся в гнёздах, в водоснабжении которых значительны или преобладают грунтовые воды, не подвержены обсыханию в течение всего периода развития, вследствие чего формируется иная структура нуклеарной зоны отолита.

Примечательно, что обратное соотношение особей с разными типами строения нуклеарной зоны отолитов (преобладание типа Б) было отмечено в 2016 г., когда численность горбуши, зашедшей в реки северо-востока Сахалина, значительно превысила ожидаемую для неурожайного чётного года. Вероятной причиной этого может быть принадлежность подошедшей к северо-восточному побережью острова горбуши другому региональному комплексу. Возможность перераспределения горбуши между районами производства показана для юго-восточного побережья Сахалина и зал. Анива в связи с необычной динамикой её подходов и биологических показателей, а также резких необъяснимых скачков численности, происходивших ранее (Каев, Животовский, 2016, 2017). Массовый стрейнг мог быть вызван экстремальными условиями в море (прежде все-

го, температурными), что привело к смещению путей миграции горбуши. Другой вероятной причиной неожиданно высокого возврата в реки северо-востока острова в 2016 г. могла быть высокая выживаемость в море немногочисленного поколения, скатившегося в 2015 г. Случай необычно высокой выживаемости молоди горбуши отдельного поколения, впоследствии отразившейся на величине возврата, зарегистрирован в 2006 г. (Каев, 2007). Причиной тому автор рассматривает уникальные условия, сложившиеся в море в период раннего морского нагула.

Представленный в настоящей работе механизм формирования морфобиологической разнокачественности горбуши в двух реках северо-востока Сахалина, без сомнения, требует уточнения. Необходимы расширенные исследования особенностей биологии размножения горбуши в бассейнах исследуемых рек: сезонной динамики нерестового хода и распределения по нерестилищам, условий среды в период нереста и раннего эмбриогенеза, характера водоснабжения нерестилищ, определяющего в том числе термический режим инкубации икры как на разных участках рек, так и на отдельных нерестовых площадках. Также представляется целесообразным проведение популяционно-генетических исследований, включая анализ митохондриальной и ядерной ДНК, который позволит уточнить популяционную структуру горбуши рек Лангери и Малая Хузи. Последнее представляется особенно актуальным в связи с выявленной тенденцией к обособлению третьей, поздней, темпоральной группировки — охотоморской осенней, ранее считавшейся отсутствующей в реках района исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Накопленные за три года наблюдений данные позволили охарактеризовать морфобиологическую разнокачественность горбуши, воспроизводящейся в реках Лангери и Малая Хузи, и составить представление о её популяционной структуре. Сроки и интенсивность захода в реки, а также сезонная динамика морфологических показателей указывают на наличие трёх темпоральных группировок (ходов) — япономорской, охотоморской летней и охотоморской поздней. Причём последняя заходит на нерест только в крупные реки (р. Лангери). Различия в длине, массе тела и плодовитости, характерные для этих группировок, по-видимому, определяются условиями в период морского нагула, а также предопределены генетически.

Горбуша разных сроков хода занимает нерестилища на разных участках реки в верхнем, среднем и нижнем течении, различающиеся комплексом абиотических условий — типом водоснабже-

ния и проточностью, которые в свою очередь определяют температурный и кислородный режим, причём условия среды неоднородны не только на протяжении речного бассейна, но и в пределах отдельных нерестовых площадок. Соответственно, эмбриональное развитие проходит в широком диапазоне условий, что проявляется в морфологических характеристиках рыб. Типичные для горбуши русловые нерестилища, равно как и нетипичные, но используемые для нереста ключевые, составляют небольшую часть нерестового фонда рек в районе исследований. Значительная часть нерестилищ относится к смешанному типу — условия воспроизводства на них определяются интенсивностью притока грунтовых вод.

Наличие в каждой темпоральной группировке рыб, различающихся строением нуклеарной зоны отолита (типы А и Б), но не имеющих иных морфологических различий, является показателем разнообразия условий в период раннего эмбриогенеза. Ключевым фактором, от которого зависит формирование структуры нуклеарной зоны отолита того или иного типа, является характер водоснабжения и проточность в гнёздах в период эмбриогенеза. На нерестилищах руслового и смешанного типа со сравнительно небольшим притоком грунтовых вод и подверженных осушению в зимний период развивающаяся горбуша оказывается в условиях, аналогичных тем, что создают на ЛРЗ при проведении отолитного маркирования сухим способом, и фактически получает “природную метку”. На ключевых нерестилищах и нерестилищах смешанного типа с интенсивным притоком грунтовых вод развитие икры проходит в условиях относительно стабильного водоснабжения, она не обсыхает и находится в стабильных температурных условиях. Соответственно, формируется иная структура нуклеарной зоны отолита.

Соотношение рыб с разными типами строения нуклеарной зоны отолита варьирует по годам и отражает условия воспроизводства в конкретные годы, причём в двух реках изменения синхронны. Можно предположить, что эти изменения являются следствием фенологических особенностей отдельных лет, определяющих доступность нерестилищ, а также сроки и последовательность их освоения. Следует обратить внимание, что при разнообразии условий развития молодь горбуши в период покатной миграции, происходящей вскоре после выхода из грунта, однородна по размерному составу в течение всего периода миграции в море (Павлов и др., 2015). Различные сроки нереста и условия развития предопределяют гетерогенность в сроках ската морфологически однородного потомства разных темпоральных группировок, воспроизводящихся в неоднородных условиях. По-видимому, для горбуши — вида, представленного исключительно анадромной жизненной формой и

единственным возрастным классом, адаптация к эффективному освоению нагульной части ареала заключается главным образом в темпоральной, а не морфологической дифференциации.

Наличие двух симпатричных группировок горбуши с разными, дискретными типами строения отолитов является показателем неоднородности условий воспроизводства в пределах отдельных нерестовых площадок. Принадлежность особи к определённой группировке отражает характер условий в период раннего эмбриогенеза, когда происходит формирование нуклеуса и, по сути, представляет собой естественную метку.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.В. Смирнову (ООО “Плавник”) за всестороннюю поддержку и техническое обеспечение проведения полевых работ. Мы очень признательны А.А. Чистяковой (КамчатНИРО) за консультации по идентификации рыб заводского происхождения и С.Л. Марченко (ВНИРО) за предоставленные данные по температуре поверхности моря, а также ценные советы и замечания в процессе работы над статьёй.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РНФ, гранты № 14-14-01171 (подготовка сводных таблиц, подготовка рукописи) и 14-50-00029 “Депозитарий МГУ” (лабораторный анализ). Финансирование полевых исследований осуществлено рыбодобывающими предприятиями Смирныховского района Сахалинской области — ООО “Плавник”, “Садко”, “Энрей”, “Сатурн”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акиничева Е.Г. 2006. Особенности сухого маркирования тихоокеанских лососей // Матер. Междунар. науч.-практ. семинара “Современные проблемы лососевых рыбоводных заводов Дальнего Востока”. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 231–240.
- Акиничева Е.Г., Рогатных А.Ю. 1996. Опыт мечения лососей на рыбоводных заводах посредством термического маркирования // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 5. С. 693–698.
- Воловик С.П. 1968. О возможности применения метода морфометрии для определения локальных популяций горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 97–107.
- Горяинов А.А., Койнов А.А., Смирнов В.В. 2009. Нерестовый ход горбуши на реке Лангери (северо-восточный Сахалин) // Бюл. № 4 реализации Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей. С. 257–264.
- Гриценко О.Ф. 1981. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 787–799.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.

- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1982. Особенности формирования численности поколений горбуши р. Тымь // Рыб. хоз-во. № 4. С. 33–35.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 166 с.
- Гриценко О.Ф., Гришин А.Ф., Захаров А.В., Шелепах Г.Н. 1989. Воспроизводство горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 377–386.
- Двинин П.А. 1952. Лососи южного Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 37. С. 69–108.
- Золотухин С.Ф., Махинов А.Н., Канзепарова А.Н. 2014. Особенности морфологии и гидрологии нерестовых рек северо-западного побережья Охотского моря // Там же. Т. 176. С. 139–154.
- Иванков В.Н. 1967. О сезонных расах горбуши // Там же. Т. 61. С. 147–151.
- Иванков В.Н. 1971. Сезонные расы горбуши Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. Т. 15. Вып. 3. С. 34–43.
- Иванков В.Н. 2011. Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 64–76.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2013. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) // Там же. Т. 173. С. 103–118.
- Каев А.М. 2007. Чья горбуша на Сахалине? // Рыб. хоз-во. № 2. С. 52–56.
- Каев А.М. 2012. Развитие некоторых тенденций в динамике стад горбуши восточного Сахалина и южных Курильских островов // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 7. С. 135–142.
- Каев А.М. 2013. Некоторые итоги промысла горбуши на восточном Сахалине и южных Курильских островах // Там же. Бюл. № 8. С. 21–29.
- Каев А.М., Животовский Л.А. 2016. Новые данные к дискуссии о локальных и флюктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Изв. ТИНРО Т. 187. С. 122–144.
- Каев А.М., Животовский Л.А. 2017. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 264–274.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 801–811.
- Каев А.М., Антонов А.А., Захаров А.В. и др. 2012. Результаты количественного учета покатной молоди горбуши в реках восточного побережья Сахалина и южных Курильских островов в 2012 г. и их интерпретация // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 7. С. 66–74.
- Канидьев А.Н. 1967. К эффективности нереста сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 133–144.
- Карпенко А.И. 1995. Морфологическая изменчивость и дифференциация дальневосточной горбуши: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 21 с.
- Карпенко А.И. 1999. Сравнительная морфологическая характеристика горбуши западной Камчатки и южного Сахалина // Биология моря. Т. 25. № 1. С. 47–51.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО, 235 с.
- Кляшторин Л.Б., Яржомбек А.А., Рухлов Ф.Н. 1975. О роли грунтового протока и кислородного режима в формировании условий развития икры лососевых // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 123–129.
- Краткое руководство по определению количества нерестовой площади и численности лососей в нерестовых реках Сахалинской области. 2003. Южно-Сахалинск: Изд-во Сахалинрыбвод, 4 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 252 с.
- Марченко С.Л. 2004. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Методические рекомендации по учету численности тихоокеанских лососей в реках Сахалинской области. 2013. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 32 с.
- Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 183 с.
- Остроумов А.Г. 1985. Нерестовые озера Камчатки // Вопр. геогр. Камчатки. Т. 9. С. 47–56.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.
- Павлов Д.С., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразие жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // ДАН. Сер. общ. биология. Т. 450. № 2. С. 240–244.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А., Черешкевич Ф.Г. 2015. Покатная миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в реке Малая Хузи (Северо-Восток острова Сахалин) // Биология внутр. вод. Т. 8. № 4. С. 384–394.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 3. Приморье / Под ред. Быкадорова И.С. Л.: Гидрометеиздат, 83 с.
- Рухлов Ф.Н. 1968. Речной период жизни сахалинской горбуши // Рыб. хоз-во. № 12. С. 15–17.
- Рухлов Ф.Н. 1970. Нерестилища лососей рода *Oncorhynchus* на Сахалине // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 3. С. 390–398.
- Рухлов Ф.Н. 1972. О параметрах нерестовых бугров горбуши и осенней кеты // Рыб. хоз-во. № 8. С. 24–25.
- Стекольников М.Ю., Антонов А.А., Палькина О.Н., Батюк Ю.А. 2015. Оценка численности возврата горбуши искусственного происхождения к о. Сахалин в 2014 г. по данным отолитного маркирования // Изуче-

- ние тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 10. С. 121–126.
- Чистякова А.И., Бугаев А.В.* 2013. Применение результатов отолитного маркирования для определения происхождения и путей миграций заводской молоди горбуши и кеты в Охотском море в осенний период // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 77–102.
- Шунтов В.П., Темных О.С.* 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.
- Akinicheva E., Rogatnykh A.* 2001. Use of otolith marking for evaluation of hatchery output efficiency // NPAFC. Tech. Rept. № 3. P. 39–41.
- Akinicheva E., Volobuev V.* 2009. Marked salmon production by the hatcheries of Russia in 2009 // NPAFC. Doc. № 1189. 5 p.
- Akinicheva E.G., Volobuev V.* 2012. Marked salmon production by the hatcheries of Russia in 2012 // Ibid. Doc. № 1400. 5 p.
- Campana S.E., Neilson J.D.* 1985. Microstructure of otoliths // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. P. 1014–1032.
- Kaeriyama M.* 2008. Ecosystem-based sustainable conservation and management of Pacific salmon // 5-th World Fish. Congr. “Fisheries for Global Welfare and Environment”. P. 371–380.
- Mann S., Parker S.B., Ross M.D. et al.* 1983. The ultrastructure of the calcium carbonate balance organs of the inner ear: an ultra-high resolution electron microscope study // Proc. R. Soc. London. V. 218B. P. 415–424.
- Pannella G.* 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns // Science. V. 173. P. 1124–1127.
- Watabe N., Tanaka K., Yamada J., Dean J.M.* 1982. Scanning electronic microscope observations of the organic matrix in the otolith of the teleost fish *Fundulus heteroclitus* and *Tilapia nilotica* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 58. P. 127–134.