

Научная статья

УДК 597.552.511(282.257.3)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91



ОСОБЕННОСТИ ПРОМЫСЛА И ПОКАЗАТЕЛИ ВОСПРОИЗВОДСТВА
ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* О. ИТУРУП
(КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

А.М. Каев*

Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

Аннотация. Представлены ежегодные данные по численности горбуши на нерестилищах, дикой и заводской покатной молоди и последующего возврата взрослых рыб после завершения морского периода жизни для поколений 1976–2019 годов рождения. В среднем за период наблюдений в реки о. Итуруп заходили 1,48 млн производителей, в результате их нереста скатывалось 237 млн мальков (по 165 мальков в расчете на одного условного производителя: индекс ската), с лососевых рыбоводных заводов выпускали 133 млн мальков. После нагула в морских водах возвращалось на нерест 16,56 млн рыб, или 4,70 % от суммарной величины скатившейся из рек дикой и заводской молоди (коэффициент возврата). По отношению возврата рыб как к площади нерестилищ в реках, так и к количеству заходящих в них производителей воспроизводство горбуши на о. Итуруп является наиболее высокопродуктивным в Сахалино-Курильском регионе. В середине 1990-х гг. произошла смена доминант, более многочисленными стали поколения нереста четных лет. В периоды доминирования по численности той или иной генеративной линии расхождения между показателями воспроизводства поколений нечетных и четных лет нереста были существенно выше, чем в целом за все годы наблюдений. В пределах каждой из линий наблюдалась широкая амплитуда изменений биологических показателей рыб (длина и масса тела, плодовитость) при возврате разных поколений. В то же время в среднем за многолетний период наблюдений не выявлено различий между поколениями разных генеративных линий по эффективности воспроизводства и биологическим показателям рыб, хотя не исключаются их различия в параметрах межгодовых колебаний.

Ключевые слова: остров Итуруп, горбуша, численность, заход в реки, скат молоди, возврат взрослых рыб, выживаемость, длина и масса тела, плодовитость.

Для цитирования: Каев А.М. Особенности промысла и показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 71–91. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91.

* Каев Александр Михайлович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, kaev@outlook.com, ORCID 0000-0002-5989-3988.

© Каев А.М., 2022

Features of fishery and indices of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of Iturup Island (Kuril Islands)

Alexander M. Kaev*

* Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO), 196, Komsomolskaya, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia

* D.Biol., principal researcher, kaev@outlook.com

Abstract. Annual data on the 1976–2019 year-classes of pink salmon from Iturup Island are presented, as their number on spawning grounds, abundance of wild and hatchery juveniles migrating downstream, and returns of adult fish after the marine period of life. On average, $1.48 \cdot 10^6$ spawners entered annually the rivers of Iturup Island in these years and $237 \cdot 10^6$ fry juveniles rolled down (the downstream migration index was 165 juveniles per conventional producer), plus $133 \cdot 10^6$ juveniles from salmon hatcheries. After fattening in the sea, the annual returns were $16.56 \cdot 10^6$ ind., on average, so the marine survival index was 4.70 %. This is the highest value of the return for the Sakhalin-Kuril region, relative to the area of spawning grounds and to the number of spawners. The year-classes of odd years dominated until the middle 1990s, then the year-classes of even years became more numerous. Biological parameters of fish (body length and weight, fecundity) fluctuated from year to year both for odd and even year-classes, though these parameters averaged for a long period of observation had no difference between the odd and even year-classes, as well as the indices of reproduction efficiency.

Keywords: Iturup Island, pink salmon, fish abundance, anadromous migration, downstream migration of fry, salmon return, survival, body length, body weight, fecundity.

For citation: Kaev A.M. Features of fishery and indices of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of Iturup Island (Kuril Islands), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 71–91. (In Rus.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91.

Введение

Промышленный лов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в пределах Курильской островной гряды осуществляется на о-вах Кунашир, Итуруп (южная часть гряды), Парамушир и Шумшу (северная часть гряды). Около 90 % ее вылова приходится на о. Итуруп. Столь существенное промысловое значение горбуши этого острова требует проведения систематических исследований по особенностям формирования численности ее поколений.

По первым наблюдениям [Веденский, 1954; Иванков, 1967, 1968] был выявлен ряд биологических особенностей горбуши, позволивших рассматривать ее как локальное стадо, а также наличие в нем разных сезонных группировок. Начатыми регулярными ежегодными наблюдениями детализированы особенности нерестового хода, нереста и покатной миграции [Чупахин, 1975], что вкупе с данными по численности рыб на этих этапах жизненного цикла позволило представить первые сводки по динамике стада горбуши о. Итуруп на основе показателей воспроизводства отдельных поколений [Ефанов, Чупахин, 1982; Каев, Чупахин, 2003; Kaev et al., 2006]. В этих публикациях значения биологических показателей рыб для поколения, учитывая их большую изменчивость во время хода и нечеткую хронологию взятия проб, рассчитывались на основании особей, изученных в период наибольших уловов, в течение которого вылавливали примерно от 70 до 80 % рыб. Эти же данные использовались для определения численности рыб, выловленных при промысле. Расчет численности производителей в реках осуществляли на основе значений плотности скоплений производителей на нерестилищах всех обследованных рек. Однако их перечень ежегодно менялся, в то время как значение отдельных водотоков для воспроизводства стада далеко не равнозначно. Особенно ситуация изменилась в последние годы, когда стали обследовать до 20 рек и более, в том числе и небольшие водотоки на участках побережья, где нет промысла вследствие низкой численности горбуши. В связи с этим начиная с 2006 г. стали применять стандартизированные расчеты численности производителей в реках, покатной

молоди и возврата, эффективности воспроизводства и биологических показателей рыб отдельных поколений. При этом под воспроизводством понимается непрерывный процесс формирования численности поколения в результате складывающегося соотношения пополнения и убыли, в соответствии с чем его эффективность оценивали для пресноводного и морского периодов жизни. Известно, что оценка изменений запаса объекта во многом определяется как продолжительностью рядов наблюдений, так и точностью исходных данных [Островский, 2007]. Поэтому в настоящее время по единым для всех лет алгоритмам пересчитаны соответствующие данные всех поколений.

Цель настоящей работы — на основе стандартно рассчитанных данных оценить численность и выживаемость на разных этапах онтогенеза и биологические показатели рыб как отдельных поколений, так и разных генеративных линий горбуши о. Итуруп.

Материалы и методы

Ежегодное изучение состояния стада горбуши о. Итуруп осуществляли с 1967 г. Комплекс проводимых исследований включал изучение динамики подхода рыб к побережью и их биологических показателей, определение численности производителей на нерестилищах и количественный учет в реках покатной молоди.

Промысловый лов горбуши вели в основном ставными неводами. Пассивный характер этих орудий лова вполне позволяет использовать величину уловов для оценки динамики подходов горбуши к побережью. Данные по вылову соответствуют официальной статистике, сначала отделов добычи рыбодобывающих предприятий, затем — компетентных государственных органов, в настоящее время — Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства (СКТУ). Определение длины по Смиту (АС), массы тела, соотношения полов и абсолютной индивидуальной плодовитости (АИП) проводили (в идеальном случае один раз в пятидневку) по общепринятой методике [Правдин, 1966] в основном на рыбах из промысловых уловов ставных неводов преимущественно в зал. Курильском, в меньшей степени в заливах Простор и Куйбышевский. Всего изучено 43194 рыб из 423 проб. Расчет биологических показателей рыб, характеризующих то или иное поколение горбуши, выполнен по принципу средневзвешенного значения каждого показателя относительно динамики промысловых уловов ставными неводами по пятидневкам (последние шестидневки в июле и августе условно принимались за пятидневки). В случаях отсутствия результатов биологических анализов в той или иной пятидневке соответствующие показатели рассчитывались по данным смежных пятидневок. При этом значениям показателей из разных проб придавался определенный «вес» в зависимости от степени удаленности дат их сбора от средней даты рассматриваемой пятидневки. Использование биомассы уловов в реках ведет к искажению результата, так как лов в реках осуществляется обычно с конца августа, в его процессе облавливаются, как правило, более крупные рыбы, мигрирующие во второй половине календарных сроков нерестового хода. Соотнося данные биологических анализов с динамикой уловов только ставными неводами, получаем реальные значения биологических показателей рыб в возврате поколения, а не промысловые значения, как в случае использования суммарной динамики вылова горбуши в прибрежных морских и речных водах. Полученные при построении данного алгоритма средние значения массы тела горбуши использованы для расчета количества выловленных рыб по пятидневкам.

Оценка численности производителей на нерестилищах осуществлялась по данным их визуального учета сотрудниками Сахалинского филиала Главрыбвода (Сахалинрыбвод) в процессе пешего обхода рек. В малых водотоках вели тотальный подсчет рыб, в крупных определяли плотность скоплений производителей на отдельных площадках нерестилищ с дальнейшей экстраполяцией этих данных на весь их нерестовый фонд [Шевляков и др., 2013]. Для оценки суммарного захода рыб на нерестилища использовали данные обследования так называемых реперных рек, имеющих большое значение

в воспроизводстве горбуши, обследование которых проводится за некоторым исключением ежегодно. В северной части охотоморского побережья к реперным рекам отнесены Глушь (15,0, здесь и далее тыс. м² нерестилищ), Славная (196,0), Чистая (11,5), ручей Скальный (7,9), реки Рейдовая (34,2) и Оля (17,5). В некоторые годы при отсутствии данных по р. Глушь использовались при наличии результаты учета производителей в рядом протекающем ручье Активном (6,0). В южной части этого побережья реперные реки — Курилка (117,0), Рыбацкая (12,0), Саратовка (6,5), Куйбышевка (107,0) и Осенняя (15,0). По этим водоемам рассчитывается средневзвешенное по количеству нерестилищ значение плотности скоплений производителей в реках северной и южной части побережья, в соответствии с которым определяется суммарный заход горбуши по каждому из этих районов. Приводимые значения по количеству нерестилищ время от времени меняются в ту или иную сторону при очередных обследованиях (паспортизации) разными исполнителями. В данном многолетнем ряду наблюдений используются одни и те же значения, так как площадь нерестилищ горбуши в значительной мере связана с геоморфологией рек [Montgomery et al., 1999].

Численность скатывающейся из рек молоди определяется по данным ее выпусков с лососевых рыбоводных заводов (ЛРЗ) и количества покатников дикого происхождения. Данные по выпускам молоди ранее представлялись бассейновым управлением (Сахалинрыбвод), а с появлением ЛРЗ разных форм собственности — государственными компетентными органами, в настоящее время СКТУ. Скат молоди с нерестилищ оценивается на основе ее учета в реках Рыбацкая (СахНИРО) и Оля (Сахалинрыбвод) методом выборочных обловов, адаптированным к небольшим рекам [Воловик, 1967]. Применение этого метода дает результаты, вполне сопоставимые с действительными, судя по результатам сравнения полного (100 %) и выборочного (118 %) учета горбуши в р. Очепуха на юго-восточном побережье о. Сахалин [Воловик, 1967]. Фактически точность была еще выше, если исключить из расчета случаи с увеличением уровня воды и вероятным частичным подтоплением в это время забиваемых мусором щитов, перекрывавших створ реки при сплошном учете. В такие ночи данные выборочного учета достигали 133 % по отношению к полному, в оставшиеся ночи — 109 %. Близкие результаты были получены при проверке этого метода в р. Оля, учтенная выборочным методом численность покатников горбуши составила в среднем 103,4 % (от 94,9 до 124,2 % при разных сериях обловов) к числу покатников, подсчитанных при тотальном лове [Чупахин, 1973а]. Недостатком этого метода является учет молоди, скатывающейся со сравнительно ограниченной площади нерестилищ, в данном случае — с 5 % нерестилищ. Экстраполяция данных учета покатников в контрольных реках на другие водоемы осуществляется через так называемый индекс ската (ИС), рассчитываемый как отношение числа скатившейся молоди в контрольной реке к числу производителей, зашедших в нее для нереста [Каев и др., 2020].

Индекс ската фактически показывает эффективность воспроизводства в пресных водах, отражая величину донерестовой гибели производителей, потерь икры при нересте и смертности в процессе эмбрионального и личиночного развития. Для оценки последующей выживаемости потомства в течение морского периода жизни используется коэффициент возврата поколения (КВ), рассчитываемый как отношение числа вернувшихся взрослых рыб к численности скатившейся из рек молоди.

Статистическая обработка проведена в среде Windows в программе Microsoft Office Excel, при этом использованы следующие символы: M — среднее значение, SD — стандартное отклонение, p — уровень доверительной вероятности, n — объем выборки. Разность между средними значениями выборок оценена по критерию Фишера (F).

Результаты и их обсуждение

Вылов горбуши на о. Итуруп в 1965–2021 гг. составлял от 1,5 до 43,5 тыс. т, в среднем 17,9 тыс. т (рис. 1). До 1980 г. поколения разных генеративных линий обе-

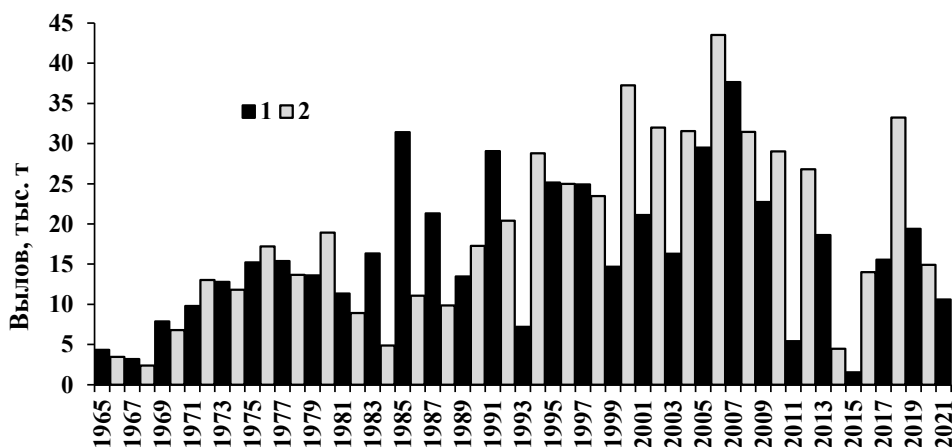


Рис. 1. Динамика вылова горбуши в водах о. Итуруп в 1965–2021 гг.: 1 — нечетные годы, 2 — четные годы

Fig. 1. Dynamics of pink salmon catch in the waters of Iturup Island in 1965–2021: 1 — odd years, 2 — even years

спечивали примерно одинаковый уровень вылова, в последующие годы обозначилось хорошо выраженное доминирование по его величине сначала у поколений нечетных лет нереста (20,5 против 10,4 тыс. т), а затем до настоящего времени — у поколений четных лет нереста (26,8 против 18,0 тыс. т). Темпы нарастания и последующего спада уловов в течение сезона заметно изменялись. Начало устойчивого промысла и его завершение фиксировали по дате наступления — соответственно 1 и 99 % нарастающего вылова. Период интенсивных уловов определяли датами, на которые приходились соответственно 20 и 80 %, а середину промысла — по дате наступления 50 % нарастающего вылова (рис. 2). В соответствии с этим регулярный промысел начинался в среднем 25 июля (с 9 июля по 8 августа в разные годы), а завершался 18 сентября (с 4 сентября по 3 октября). Период интенсивных уловов начинался 12 августа (с 29 июля по 26 августа) и заканчивался 1 сентября (с 19 августа по 17 сентября), а их середина приходилась на 23 августа (с 10 августа по 5 сентября).

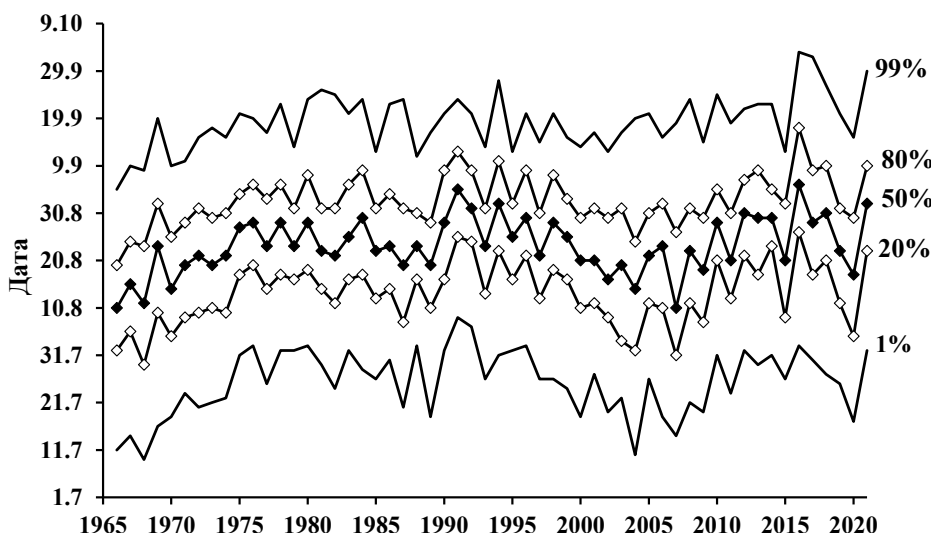


Рис. 2. Изменения сроков (даты), на которые приходились 1, 20, 50, 80 и 99 % нарастающего вылова при промысле горбуши на о. Итуруп в 1966–2021 гг.

Fig. 2. Dates of 1, 20, 50, 80 and 99 % of the pink salmon annual catch on Iturup Island in 1966–2021

Официальные данные по вылову на разных участках побережья имеются лишь с 2012 г., начиная с которого соответствующие государственные службы стали представлять пятидневную промысловую статистику по отдельным рыболовным участкам (РЛУ). Протяженность по береговой линии этих РЛУ весьма различна — от 1 до 59 км. Поэтому данные РЛУ сгруппированы по отдельным районам побережья (рис. 3). В среднем ежегодно в 2012–2021 гг. доля от общего вылова за период с начала июля по 20 сентября (в этот период лов ведут преимущественно ставными неводами) в этих районах составила: I (побережье прол. Фриза, РЛУ № 36 и 37) — 16,09 %, II (северная часть охотоморского побережья, РЛУ 1–9) — 12,96 %, III (зал. Простор, РЛУ 10–15) — 17,64, IV (п-ов Чирип, РЛУ 16) — 27,35, V (заливы Курильский и Куйбышевский, РЛУ 17–22) — 20,25, VI (РЛУ 23–27, почти весь вылов приходится на северную часть района) — 4,81, VII (заливы Одесский и Доброе Начало, РЛУ 28) — 0,45, VIII (РЛУ 29–31, добычу ведут только на РЛУ 31, примыкающем к прол. Екатерины) — 0,30, IX (зал. Касатка, РЛУ 32) — 0,15 %.

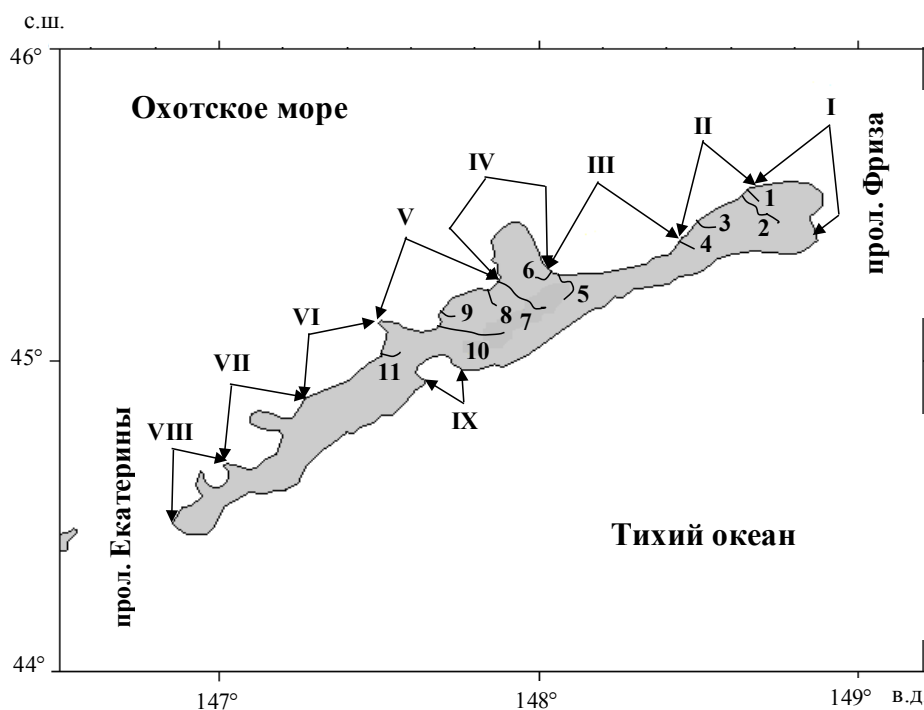


Рис. 3. Остров Итуруп: I–IX — районы промысла горбуши; I–II — реперные реки: Глушь (I), Славная (2), Чистая (3), ручей Скальный (4), реки Рейдовая (5), Оля (6), Курилка (7), Рыбачья (8), Саратовка (9), Куйбышевка (10) и Осенняя (11)

Fig. 3. Scheme of the pink salmon fishery on Iturup Island: I–IX — fishing grounds; I–II — the reference rivers: Glush (I), Slavnaya (2), Chistaya (3), Skalny (4), Reidovaya (5), Olya (6), Kurilka (7), Rybatskaya (8), Saratovka (9), Kuibyshevka (10), and Osenniaya (11)

Раньше всего промысел начинается на побережье далеко выступающего в море п-ова Чирип и в прилегающих к нему заливах Простор и Курильский, наиболее поздно — в южной части острова (табл. 1). Причем динамика вылова в четные и нечетные годы практически сходна между собой в районах, где добывается основная часть горбуши (рис. 4). Увеличение вылова в четвертой пятидневке сентября на участках III и V является следствием начинающегося в это время в некоторые годы отлова излишков рыб, заходящих в базовые реки ЛРЗ, так как именно в эти районы возвращается большинство рыб заводского происхождения. Внешне совершенно иная динамика в районах VII и VIII обусловлена нерегулярностью уловов вследствие слабых подходов объекта промысла.

Таблица 1

Вылов горбуши на разных участках побережья о. Итуруп по пятидневкам в среднем
в 2012–2021 гг., т

Table 1

Mean for 2012–2021 annual catch of pink salmon in different areas of Iturup Island,
by five days periods, t

Период	Номер района (по рис. 3)							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
06–10 июля	0	0	0	0	0,0	0	0	0
11–15 июля	0	0	0,1	7,6	2,6	0,2	0	0
16–20 июля	0	1,3	1,9	23,7	8,7	0,3	0	0
21–25 июля	9,3	7,9	8,4	30,7	14,9	1,8	0	0
26–31 июля	60,9	26,6	28,9	92,5	67,1	14,5	0	0,2
01–05 августа	102,9	36,6	98,1	222,3	83,9	30,9	0,6	0,3
06–10 августа	120,4	52,5	114,1	248,8	114,8	34,0	1,1	0,0
11–15 августа	111,5	80,8	170,5	436,3	255,9	54,5	3,0	3,2
16–20 августа	211,5	126,6	228,2	460,4	264,9	47,3	13,7	1,9
21–25 августа	292,0	241,8	329,9	664,2	563,1	93,8	16,4	1,9
26–31 августа	484,8	465,8	482,9	844,2	523,8	98,9	21,8	2,3
01–05 сентября	352,2	316,8	411,2	673,6	525,9	100,6	11,5	0,7
06–10 сентября	222,3	260,4	296,2	453,0	382,7	71,7	10,5	7,3
11–15 сентября	150,1	186,5	167,7	211,6	165,9	50,6	1,9	0,0
16–20 сентября	69,5	108,7	151,8	93,3	154,9	30,8	1,2	0

Примечание. 0 — отсутствие уловов; 0,0 — вылов в соответствующие даты 0,04 т в районе V и 0,01 т в районе VIII.

Наибольший вылов горбуши приходится на районы ее интенсивного воспроизводства, а также на прол. Фриза. Рыбы мигрируют для нереста почти во все реки острова, за исключением водоемов с кислотной средой. Большинство ее нерестилищ (600 тыс. м²) сосредоточено в 54 реках охотоморского побережья от мыса Кабара до мыса Пришвина [Каев, Чупахин, 2003], т.е. в пределах районов от II по VII. Известно наличие 75 тыс. м² нерестилищ преимущественно этого вида в 23 реках тихоокеанского побережья от мыса Пришвина до мыса Бурунного [Klovach et al., 2021]. По результатам обследований в 2008–2021 гг. средняя плотность заполнения нерестилищ производителями горбуши составила: в 10 реках, впадающих в океан, — 1,60 экз./м², в 24 реках на охотоморском побережье от северной оконечности до р. Осенней (т.е. в зоне высоких уловов) — 1,89 экз./м², в трех реках в районе VI, впадающих южнее р. Осенней, — 1,72 экз./м². Результаты еще пяти обследований трех рек в районе VII (0,51 экз./м²) не принимаем во внимание, так как они получены до начала массового захода горбуши. Все реперные реки, в которых сосредоточено 539,6 тыс. м² нерестилищ, протекают в районах с высоким уровнем уловов этого вида (см. рис. 3).

В соответствии с результатами обследования реперных водотоков в реки охотоморского побережья за исследуемый период в среднем ежегодно заходило 1482 тыс. (в разные годы от 637 до 2461 тыс.) производителей горбуши (табл. 2). От их нереста мигрировало в море 237 (от 57 до 662) млн покатников, ИС составил 165 (от 43 до 434) мальков. В дополнение к ним выпускали 133 (от 62 до 215) млн мальков с ЛРЗ. После нагула в морских водах возвращалось 16562 (от 1577 до 33095) тыс. взрослых рыб, в соответствии с чем КВ был равен 4,70 (от 0,71 до 10,24) %. В процессе возврата вылавливали 15092 (от 940 до 31600) тыс. рыб, т.е. коэффициент промыслового изъятия находился в пределах от 59,6 до 95,5 %, составив в среднем 88,8 %. Эти данные свидетельствуют о высокой эффективности воспроизводства горбуши на о. Итуруп. Хорошей иллюстрацией этому служит также сопоставление относительных уловов этого вида с таковыми на юго-восточном побережье Сахалина, многие годы лидировавшем среди других районов этого острова по соотношению количества рыб в возвратах с площадью

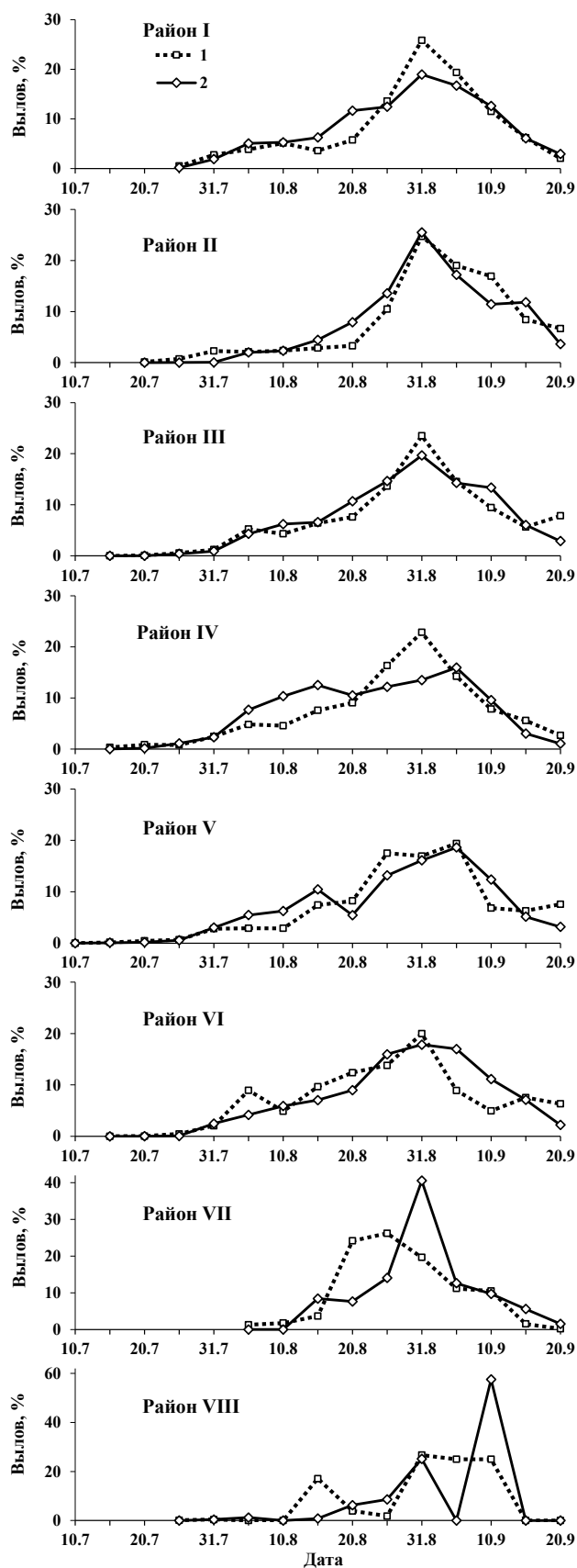


Рис. 4. Динамика вылова горбуши в нечетные (1) и четные (2) годы в разных районах побережья о. Итуруп (номер района — по рис. 3) в 2012–2021 гг.

Fig. 4. Dynamics of the pink salmon annual catch in odd (1) and even (2) years in different areas of Iturup Island (fishing grounds are numbered as at Fig. 3)

Таблица 2

Численность поколений горбуши о. Итуруп на разных этапах онтогенеза
(заход производителей в реки — скат молоди — возврат взрослых рыб)

Table 2

Abundance of pink salmon at certain stages of ontogeny (spawning — downstream migration
of juveniles — return of adults) on Iturup Island, by year-classes

Заход в реки		Покатная молодь, млн экз.*			Возврат, тыс. экз.			
Год	Тыс. экз.	Год	Скат	ЛРЗ	Год	Вылов	Заход	Всего
1976	1916	1977	232	198	1978	11395	1237	12632
1977	1388	1978	147	149	1979	11813	1096	12909
1978	1237	1979	226	198	1980	15461	1940	17401
1979	1096	1980	181	166	1981	9124	1811	10935
1980	1940	1981	117	215	1982	7787	1348	9135
1981	1811	1982	168	184	1983	13890	1545	15435
1982	1348	1983	57	207	1984	4764	1110	5874
1983	1545	1984	227	205	1985	29101	2122	31223
1984	1110	1985	218	155	1986	9519	1142	10661
1985	2122	1986	136	194	1987	18513	1835	20348
1986	1142	1987	104	169	1988	8924	1350	10274
1987	1835	1988	163	183	1989	11083	1453	12536
1988	1350	1989	181	170	1990	13047	1738	14785
1989	1453	1990	204	172	1991	22242	2082	24324
1990	1738	1991	194	165	1992	12979	1865	14844
1991	2082	1992	153	150	1993	4430	1045	5475
1992	1865	1993	293	107	1994	23198	2461	25659
1993	1045	1994	339	65	1995	16311	1531	17842
1994	2461	1995	188	112	1996	19653	1281	20934
1995	1531	1996	356	62	1997	15795	1284	17079
1996	1281	1997	260	76	1998	20216	1313	21529
1997	1284	1998	272	75	1999	9559	1178	10737
1998	1313	1999	257	66	2000	24655	1604	26259
1999	1178	2000	398	89	2001	14424	1321	15745
2000	1604	2001	407	99	2002	23513	1526	25039
2001	1321	2002	282	111	2003	12728	1072	13800
2002	1526	2003	662	106	2004	21017	1770	22787
2003	1072	2004	195	112	2005	23874	1501	25375
2004	1770	2005	197	126	2006	31600	1495	33095
2005	1501	2006	209	113	2007	27553	1367	28920
2006	1495	2007	208	134	2008	20709	1326	22035
2007	1367	2008	175	131	2009	14618	1405	16023
2008	1326	2009	199	124	2010	19234	1430	20664
2009	1405	2010	—**	114	2011	3930	1235	5165
2010	1430	2011	190	131	2012	18262	1323	19585
2011	1235	2012	129	90	2013	11941	1351	13292
2012	1323	2013	298	129	2014	2688	1229	3917
2013	1351	2014	94	127	2015	940	637	1577
2014	1229	2015	133	84	2016	10221	1921	12142
2015	637	2016	117	66	2017	10135	1663	11798
2016	1921	2017	644	130	2018	28299	1693	29992
2017	1663	2018	232	140	2019	13231	1258	14489
2018	1693	2019	470	122	2020	12778	1271	14049
2019	1258	2020	292	149	2021	8878	1537	10415

* Скат — численность дикой молоди, ЛРЗ — численность заводской молоди.

** Представленная ранее численность дикой молоди в количестве 111 млн экз. [Каев, Irvine, 2016] была рассчитана по годам-аналогам.

нерестилищ в реках [Каев и др., 2010]. При условно равной выживаемости в морских водах особей дикого и заводского происхождения возврат диких рыб в среднем за период наибольшей численности в 1991–2010 гг. на охотоморское побережье о. Итуруп был меньше, чем на юго-восточное побережье о. Сахалин (14,7 против 18,3 млн рыб). Однако этот возврат обеспечивался нерестом на существенно меньшей площади нерестилищ в реках Итурупа (0,60 против 1,49 млн м²) и меньшим числом производителей в них (1,51 против 3,91 млн экз.). Вследствие этого он был заметно выше, чем на юго-восточном побережье о. Сахалин, как в расчете на 1 м² нерестилищ (24,5 против 12,3 рыб), так и на одного условного производителя (9,71 против 4,69 рыб).

Начиная с 1965 г. чаще доминировали по численности поколения четных лет нереста, что хорошо видно по вылову (см. рис. 1). Поэтому их численность в среднем несколько выше при заходе в реки (1546 против 1417 тыс. экз.), скате молоди с нерестилищ (261 против 213 млн экз.), выпуске молоди с ЛРЗ (137 против 129 млн экз.) и при возврате после нагула в морских водах (17877 против 15247 тыс. экз.). В то же время, судя по средним значениям ИС и КВ, они несущественно различались по среднему уровню выживаемости за длительный ряд наблюдений (табл. 3). Что касается сопоставления динамических колебаний разных показателей в линиях четных и нечетных лет, то оно требует специального детального исследования.

Таблица 3

Средние значения индекса ската (ИС), коэффициента возврата (КВ) и биологических показателей рыб для поколений нечетных и четных лет нереста у горбуши о. Итуруп в 1967–2021 гг. и юго-восточного побережья о. Сахалин в 1970–2014 гг.

Table 3

Mean values of the downstream migration index, marine survival index, and biological parameters for the pink salmon year-classes of odd and even years of spawning for Iturup Island in 1967–2021 and for southeastern Sakhalin in 1970–2014

Показатель	Поколения нечетных лет			Поколения четных лет			F	p
	M	SD	n	M	SD	n		
Итуруп, все поколения								
ИС, шт.	161	77	21	170	93	22	0,12	> 0,05
КВ, %	4,64	2,11	21	4,76	2,22	22	0,03	> 0,05
Длина АС, см	48,6	1,50	28	48,5	1,66	27	0,02	> 0,05
Масса, г	1354	164	28	1370	191	27	0,11	> 0,05
АИП, шт.	1472	116	28	1452	126	27	0,40	> 0,05
Итуруп, поколения 1979–1990 годов рождения								
ИС, шт.	116	40	6	106	55	6	0,14	> 0,05
КВ, %	5,17	1,68	6	3,32	0,82	6	5,86	< 0,05
Итуруп, поколения 1991–2010 годов рождения								
ИС, шт.	205	87	9	185	101	10	0,20	> 0,05
КВ, %	4,74	2,41	9	6,50	1,88	10	3,19	> 0,05
Сахалин (данные по [Kaev, Irvine, 2016])								
ИС, шт.	91	72	21	63	44	22	2,43	> 0,05
КВ, %	6,70	3,47	21	5,78	4,36	22	0,58	> 0,05
Длина АС, см	47,8	1,65	18	46,7	1,36	17	4,60	< 0,05

Биологические показатели горбуши при возврате отдельных поколений представлены в табл. 4. Самцы были несколько мельче самок как по длине, так и по массе тела. В некоторые смежные годы наблюдалась большая разница по биологическим показателям рыб разных генеративных линий, при этом диапазоны изменений биологических показателей в пределах каждой из этих линий были вполне сопоставимы между собой по величине. Так, длина рыб в нечетные годы изменялась в пределах от 46,0 до 51,4 см, а в четные — от 45,6 до 51,5 см. Причем в некоторые группы лет значения этого показателя у поколений разных генеративных линий изменялись разнонаправленно по отношению друг к другу (рис. 5). Большие колебания отмечались и

Таблица 4

Биологические показатели рыб разных поколений горбуши на о. Итуруп
при возврате в 1967–2021 гг.

Table 4

Biological parameters of pink salmon returned to Iturup Island in 1967–2021, by year-classes

Год	Длина АС, см			Масса, г			АИП, шт.	Число рыб, экз.	
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола		Самцы	Самки
1967	47,0	49,0	47,8	1224	1353	1273	1580	470	330
1968	51,0	52,1	51,5	1697	1788	1730	1743	308	192
1969	48,2	49,5	48,7	1352	1430	1382	1496	575	325
1970	51,3	51,5	51,4	1661	1695	1678	1658	256	244
1971	47,2	48,5	47,7	1216	1342	1268	1477	444	356
1972	49,7	50,2	49,9	1459	1531	1492	1522	390	309
1973	47,5	48,8	48,1	1248	1347	1291	1473	310	190
1974	49,1	50,6	49,6	1355	1449	1380	1358	499	395
1975	48,0	49,0	48,5	1271	1336	1299	1315	369	321
1976	47,6	48,6	48,0	1242	1322	1273	1356	341	359
1977	45,6	46,8	46,0	1140	1231	1173	1200	324	246
1978	46,9	48,4	47,5	1138	1279	1199	1300	348	252
1979	47,1	47,7	47,3	1149	1170	1150	1231	285	315
1980	47,5	48,3	47,7	1213	1278	1224	1330	366	419
1981	49,2	50,1	49,4	1231	1304	1245	1394	545	430
1982	47,4	49,2	48,0	1097	1238	1146	1398	442	358
1983	47,0	48,3	47,5	1136	1234	1175	1561	389	311
1984	44,6	46,9	45,6	945	1114	1024	1334	334	266
1985	46,3	47,4	46,8	1033	1126	1080	1351	309	290
1986	46,4	48,3	47,2	1107	1234	1162	1427	304	196
1987	47,6	47,7	47,6	1159	1157	1152	1389	260	290
1988	45,7	47,8	46,6	1053	1185	1106	1441	344	256
1989	47,1	47,7	47,3	1206	1239	1215	1354	416	282
1990	48,0	48,1	48,0	1307	1364	1323	1369	422	378
1991	47,2	47,9	47,5	1298	1327	1306	1382	399	301
1992	50,4	51,4	50,9	1511	1629	1572	1639	101	99
1993	50,8	51,7	51,1	1606	1668	1627	1482	242	156
1994	47,6	48,6	48,0	1200	1292	1241	1558	351	244
1995	51,4	51,3	51,4	1540	1546	1541	1661	241	259
1996	48,3	48,6	48,4	1263	1288	1271	1331	379	321
1997	50,9	50,9	50,7	1603	1564	1577	1508	389	491
1998	45,7	46,5	46,0	1134	1201	1161	1384	327	273
1999	50,8	50,4	50,5	1555	1531	1535	1588	208	239
2000	49,3	49,6	49,5	1480	1545	1511	1502	350	350
2001	48,6	49,4	48,7	1448	1500	1462	1551	451	347
2002	48,3	49,1	48,6	1327	1403	1361	1361	369	331
2003	47,5	48,4	47,8	1256	1333	1279	1519	439	361
2004	49,2	49,8	49,4	1476	1531	1501	1609	830	750
2005	46,8	47,4	47,0	1218	1262	1231	1451	887	614
2006	48,8	48,3	48,6	1397	1344	1373	1490	1153	750
2007	48,5	48,7	48,5	1355	1372	1357	1527	678	422
2008	50,3	50,3	50,2	1520	1523	1515	1575	869	827
2009	50,6	50,1	50,3	1570	1536	1552	1574	295	293
2010	50,0	49,7	49,8	1537	1482	1507	1533	639	561
2011	47,9	47,7	47,7	1386	1371	1374	1470	500	400
2012	48,3	48,1	48,1	1468	1455	1452	1460	494	406
2013	49,9	49,4	49,5	1591	1531	1556	1468	556	444

Окончание табл. 4
Table 4 finished

Год	Длина АС, см			Масса, г			АИП, шт.	Число рыб, экз.	
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола		Самцы	Самки
2014	51,9	50,4	51,1	1767	1580	1665	1515	244	304
2015	51,9	50,6	51,2	1711	1558	1632	1520	355	345
2016	49,0	48,4	48,6	1410	1341	1370	1470	373	327
2017	51,0	49,5	50,0	1628	1472	1534	1605	393	407
2018	46,7	46,0	46,3	1218	1153	1175	1232	432	468
2019	50,2	49,0	49,5	1541	1409	1466	1671	466	434
2020	46,4	46,2	46,3	1188	1148	1166	1304	522	478
2021	47,7	46,7	47,1	1234	1164	1193	1427	564	336
М	48,5	48,9	48,6	1347	1378	1362	1462	—	—
SD	1,78	1,44	1,57	196	160	176	120	—	—
n	55	55	55	55	55	55	55	23546	19648

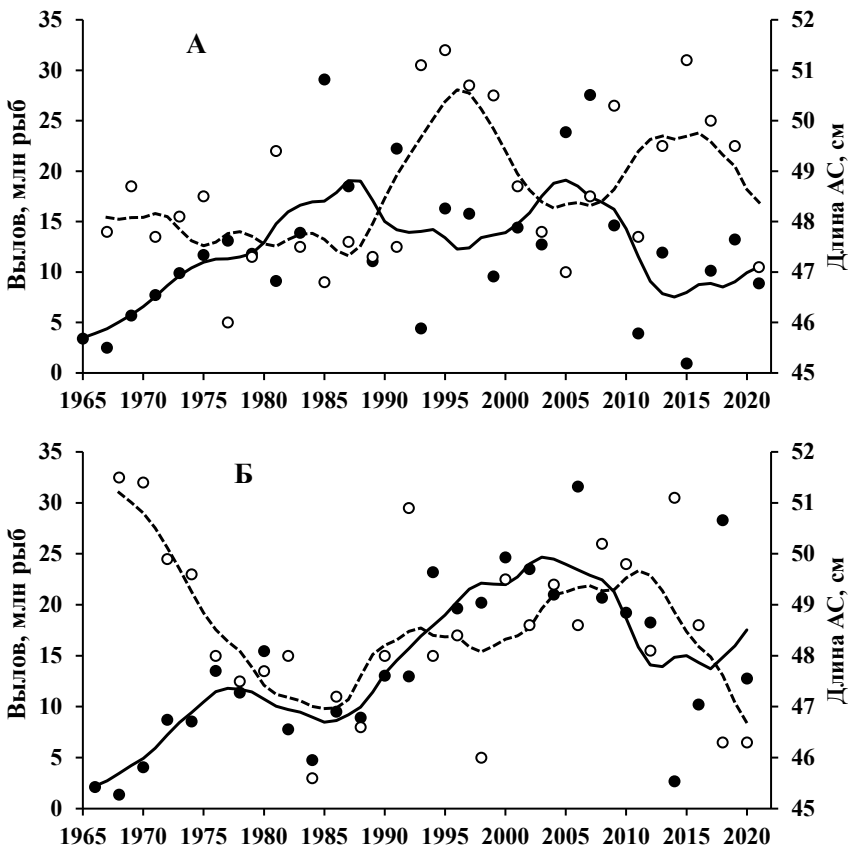


Рис. 5. Межгодовые изменения вылова (темные кружки, сплошная линия) и длины рыб (светлые кружки, штриховая линия) для нечетных (А) и четных (Б) лет при возврате горбуши в 1965–2021 гг.: кружки — годовые оценки, линии — скользящая средняя по 9 смежным годам

Fig. 5. Interannual dynamics of annual catch (dark symbols, solid line) and mean body length (light symbols, dashed line) for the pink salmon year-classes of odd (А) and even (Б) years returned in 1965–2021. Results of 9-year running smoothing are shown by lines

для других биологических показателей. Так, по массе тела они составили в нечетные годы от 1080 до 1632 г, в четные — от 1024 до 1730 г. Соответственно по плодовитости в нечетные годы — от 1200 до 1671 шт., в четные — от 1232 до 1743 шт. В среднем за длительный период наблюдений не выявлено статистически значимых различий между

рассматриваемыми биологическими показателями у горбуши разных генеративных линий (см. табл. 3), хотя не исключаются различия между ними в межгодовом колебательном режиме, что требует отдельного специального исследования.

Иная ситуация получается при сопоставлении показателей выживаемости по периодам доминирования одной из линий. Так, у поколений 1979–1990 годов рождения более высокие возвраты в нечетные годы (19,1 против 10,9 млн рыб) обеспечивались выживаемостью в морских водах, значения которой оказались заметно выше, чем у поколений четных лет нереста. Равным образом значения КВ были выше уже у генеративной линии четных лет нереста при ее доминировании по численности (23,8 против 15,6 млн рыб) среди поколений 1991–2010 годов рождения. В обоих случаях значения ИС не были столь различны при анализе этих групп поколений, однако абсолютные значения критерия F при оценке разности между ними также были выше таковых, полученных при анализе всего массива данных (см. табл. 3).

Промысловый запас горбуши в водах о. Итуруп формируется за счет воспроизводства ее местных популяций. Об этом можно судить по приуроченности районов с наибольшим выловом к центрам массового нереста и заводского разведения этого вида. Подтверждения этому получены также в процессе мечения взрослых рыб навесными метками, их вторичная поимка зафиксирована, за исключением одной особи, только в заливах и реках о. Итуруп [Иванков, 1966, 1968; Чупахин, 1973б]. Можно предположить, что такие метки вследствие их несовершенства могли быть утеряны в процессе длительной миграции через охотоморские воды к другим районам нереста. Однако слабое присутствие «чужих» рыб в зоне промысла ставными неводами установлено также по наличию термальных меток на отолих у рыб заводского происхождения в процессе ежегодного мониторинга в 2010–2016 гг. Лишь только в 2012 и 2016 гг. обнаружены по две особи с метками ЛРЗ «Анивский» (южная часть о. Сахалин), три из которых — среди рыб из промышленных уловов в заливах Курильский и Простор, одна — на забоечном пункте ЛРЗ «Курильский» [Стеколыщикова, Акиничева, 2013; Мякишев и др., 2019].

Большая численность горбуши на о. Итуруп является следствием весьма благоприятных условий воспроизводства. В пресноводный период они связаны с высокой долей грунтовых вод в балансе годового стока рек — до 50 % в сравнении с 20–30 % в реках Сахалина*, что в сочетании с мягкими и снежными зимами способствует выживанию потомства в эмбриональный и личиночный периоды развития [Чупахин, 1975]. После ската из рек благоприятные условия нагула молоди обеспечиваются плотными скоплениями зоопланктона в прибрежных морских водах [Ефанов и др., 1990; Каев, 2003], что позволило отнести этот район к зоне экологического оптимума воспроизводства горбуши [Gritsenko, Klovach, 1998]. Тем не менее промысел сконцентрирован в основном в центральной и северной частях охотоморского побережья, в то время как в его южной части уловы весьма малы, а на океаническом побережье добыча практически не ведется. Такая ситуация не согласуется с наличием на нем целого ряда рек с нерестилищами горбуши и высокой продуктивностью морских вод, характерной в целом для южных Курильских островов [Бродский, 1955, 1959; Киселев, 1959; Uda, 1963]. Так, в районе о. Итуруп наиболее высокие показатели первичной продукции характерны с охотоморской стороны для вод, прилегающих к прол. Фриза, с тихоокеанской стороны — к прол. Екатерины [Налетова и др., 1997].

Для понимания причин столь неоднородного распределения горбуши вдоль побережья рассмотрим систему течений у о. Итуруп. Вдоль его океанического побережья в юго-западном направлении движется мощный холодноводный поток Ойясио. С противоположной стороны остров находится под воздействием подходящего с запада теплого течения Соя. В результате проникновения части вод этих течений в проливы вокруг острова создается антициклонический круговорот, а в самих проливах наблюдаются

* Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 18: Дальний Восток; вып. 3: Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеиздат, 1964. 124 с.

противоположно направленные потоки воды, разделенные в летне-осенний период хорошо выраженным фронтом с горизонтальным градиентом температуры до 3 °C на милю [Истоки Ойясио, 1997]. По нашим данным, в прол. Екатерины в середине июля 1984 г. на удалении 0,5–5,0 миль от о. Кунашир температура воды на глубине 0,5 м составляла 11,2 и 11,5 °C, а на глубине 20 м — 10,2 и 10,1 °C, что соответствовало выносу в сторону океана части вод течения Соя. Напротив, на удалении 0,7 и 3,7 мили от о. Итуруп температура воды на глубине 0,5 м была равной 3,2 и 4,1 °C, а на глубине 20 м — 3,0 и 2,7 °C [Каев, 2003]. По термогалинным характеристикам этот поток холодных вод, направляющийся в сторону Охотского моря, соответствует таковому течения Ойясио [Истоки Ойясио, 1997]. При выходе в море этот поток смешивается с ветвью течения Соя, движущейся вдоль острова в северо-восточном направлении. При этом часть вод этого холодного потока прижимается, особенно при северо-западных ветрах, к южной части охотоморского побережья острова, вследствие чего в зал. Доброе Начало приходилось наблюдать многотысячные скопления мертвой сардины-иваси, подходящей к устьям рек, видимо, в поисках теплой воды [Каев, 2003].

Складывается впечатление, что именно это трансформированное из двух потоков течение способствует созданию благоприятных условий нагула молоди в центральной и северной частях охотоморского побережья острова, привнося в эти районы сравнительно крупных калянид *Neocalanus* spp., входящих в перечень предпочитаемых кормовых организмов при питании мальков горбуши и кеты [Каев, 2003]. Об этом можно судить по изменениям поверхностной (0,5 м) температуры воды и биомассы всего зоопланктона и этих калянид в прибрежных водах разных районов побережья в середине июля 1981–1984 гг.: зал. Доброе Начало — 5,9 °C, 498 и 124 мг/м³; зал. Куйбышевский — 7,9 °C, 861 и 60 мг/м³; зал. Курильский — 8,0 °C, 865 и 62 мг/м³; зал. Простор — 10,6 °C, 452 и 13 мг/м³; район впадения р. Славной — 10,0 °C, 537 и 49 мг/м³. Как видим, в зал. Доброе Начало, в котором, судя по температуре, преобладают воды, выносимые из прол. Екатерины, наблюдалась самая высокая биомасса крупных калянид. В заливах Куйбышевском и Курильском при вполне благоприятной температуре для нагула молоди удельная биомасса этих планктеров примерно одинакова и вдвое ниже, чем в зал. Доброе Начало. В зал. Простор наблюдается самый большой прогрев воды и минимальная биомасса этих организмов, что связано с отклонением течения мористее из-за выступающего п-ова Чирип, вследствие чего сообщество зоопланктона в кутовой части залива формируется в основном за счет местных прибрежных видов. На траверзе впадения р. Славной биомасса крупных копепод увеличивается на фоне снижения температуры воды, что вполне ожидаемо, так как это трансформированное течение входит в прол. Фриза, огибая северную оконечность острова [Истоки Ойясио, 1997]. Показанное соотношение между биомассами *Neocalanus* spp. в заливах Курильский и Простор было подтверждено наблюдениями в последующие годы [Френкель и др., 2013].

Таким образом, сравнительно высокие биомассы зоопланктона в сочетании со значениями температуры воды, входящими в диапазон оптимальных, от 8 до 12 °C, и в редких случаях допустимых, от 5 до 7 °C [Kaeiyama, 2021], создают весьма благоприятные условия для нагула молоди горбуши в прибрежных водах центральной и северной частях охотоморского побережья о. Итуруп. В то же время высокие значения биомассы зоопланктона у южной части этого побережья не обеспечивают приемлемые условия нагула скатывающейся из рек молоди в условиях периодического появления на прибрежном мелководье водных масс, близких по температуре к течению Ойясио, не говоря уже об океаническом побережье острова, где это течение определяет температурный режим в прибрежье. Такая ситуация вполне согласуется с крайне низким уровнем воспроизводства горбуши в этих районах, ведь плотность заполнения производителей ее нерестилищ в протекающих в них реках, несмотря на отсутствие промысла, меньше таковой в районах с большим промысловым изъятием.

Наряду с существенными различиями по величине вылова горбуши в разных районах побережья о. Итуруп наблюдаются также особенности в их сезонной динамике. В большой мере они связаны с наличием в подходах рыб разных группировок, именуемыми исследователями расами [Иванков, 1967, 1986], япономорской и тихоокеанской популяциями [Ефанов, Хоревин, 1978; Ефанов, 1989] либо популяциями 2-го ранга [Гриценко, 1981, 1990] вплоть до придания им статуса экологических подвидов [Иванков, Иванкова, 2017]. С учетом широкого перекрытия сроков хода, нереста и расположения нерестилищ, исключающего возможность полной репродуктивной изоляции, эти группировки будем называть темпоральными формами, ранней и поздней [Каев, 2012]. Сравнительная малочисленность ранней формы определяет общую характерную динамику вылова, связанную со слабыми уловами в июле и с их существенным приростом в течение августа. Соотношение в подходах рыб разных темпоральных форм отражается и на сроках начала промысла. Так, с увеличением доли ранней формы начало промысла смещалось на более ранние даты, как это наблюдалось до 1975 г. и в середине первого десятилетия XXI века (см. рис. 2).

Существует также мнение, что ранняя форма горбуши мигрирует к охотоморскому побережью через прол. Екатерины, а поздняя — через прол. Фриза, что подтверждалось данными мечения [Чупахин, 1973б]. Так, при мечении горбуши 22 июля 1969 г. и 25 июля 1971 г. в зал. Куйбышевском 20 рыб вторично выловлены в этом же заливе, 11 — в соседнем зал. Курильском, 3 особи — у западного побережья п-ова Чирип и 2 — в районе II. При мечении 3 и 4 августа 1971 г. на траверзе р. Чистой 5 меченых особей в последующем обнаружены вблизи р. Славной, 3 — в этом же районе, 5 — у стыка районов II и III, лишь 2 особи в зал. Простор и 1 особь в зал. Курильском. При мечении 19 августа 1971 г. у северо-восточного побережья п-ова Чирип 5 меченых особей выловлены в пределах района III и 9 — в зал. Курильском. Следовательно, результаты мечения в первой и второй декадах августа показали движение рыб в обоих направлениях, к северу и югу, а в конце июля — только в северном направлении, что и послужило доказательством миграции рыб ранней темпоральной формы через прол. Екатерины. Однако перемещение рыб в южном направлении в данном случае не было отслежено из-за отсутствия в те годы промысла в южной части побережья.

Эта схема миграции горбуши вновь представлена уже на основе анализа уловов и биологических показателей рыб [Углова, 2019], но она не соответствует данным официальной промысловой статистики. Наиболее ранние сроки начала промысла фиксируются в центральной части (районы III, IV и V), а наиболее поздние — в южной части охотоморского побережья, в районах VII и VIII (см. рис. 4). В какой-то степени это может быть связано с более поздней постановкой неводов на удаленных участках побережья. Однако в меньшей степени, но все же запаздывание появления первых уловов характерно и для районов II и VI, где в эти годы уже существовали места постоянного базирования рыбодобывающих предприятий. Особый интерес вызывает установка неводов у мыса Пржевальского (стык районов V и VI), ведь вследствие своего местоположения они могли раньше облавливать скопления ранней формы горбуши в случае ее миграции со стороны прол. Екатерины, что не наблюдается.

Наиболее ранние сроки начала промысла в центральной части охотоморского побережья с далеко выступающим в море п-овом Чирип соответствуют представлениям о миграции горбуши из океана в Охотское море, выработанным на основе ее траловых учетных съемок. Рыбы сахалино-курильского происхождения мигрируют в основном через проливы средней части островной дуги, Фриза, Буссоль, Крузенштерна, а в годы очень высокой их численности — и через проливы ее северной части. Более того, высказано предположение о нагуле горбуши в процессе подхода к южным Курильским островам в южной глубоководной котловине Охотского моря [Шунтов, Темных, 2011]. Эта точка зрения подтвердилась результатами проведения серии траловых ловов в 2021 г. в Охотском море вдоль Курильской гряды (оперативная информация Тихоокеанского

филиала ВНИРО — ТИНРО). При такой схеме миграции становится понятным позднее появление рыб этого вида на рыболовных участках южной части о. Итуруп. Примечательно, что в такие же сроки (третья декада июля) горбуша начинала подходить к о. Кунашир. Однако если на итурупском побережье прол. Екатерины уловы были минимальными, то на сопредельном кунаширском побережье в 2001–2012 гг. добывали около трети от суммарного вылова этого вида на этом острове [Каев, Ромасенко, 2017]. О миграции горбуши через прол. Екатерины, но только в обратном направлении (из Охотского моря) может свидетельствовать обнаружение особи с навесной меткой в бухте Южно-Курильской (о. Кунашир), которую пометили в зал. Курильском на о. Итуруп [Иванков, 1966].

Еще одним важным вопросом, требующим обсуждения, является возможность использования совместных данных поколений нечетных и четных лет нереста при анализе эффективности воспроизводства и биологических показателей рыб. Проблема связана с наличием у горбуши практически изолированных друг от друга генеративных линий, уровень генетической дивергенции между которыми значительно превышает таковой между разными популяциями [Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989; Алтухов и др., 1997; Sato, Urawa, 2017]. Как правило, при многолетнем доминировании одной из них наблюдаются заметные различия между поколениями разных линий по ряду показателей. Априори считается, что это является следствием разного реагирования рыб на условия среды вследствие их генетической разнородности. К примеру, на юго-восточном побережье о. Сахалин, где по численности доминировали поколения нечетных лет нереста, они отличались в среднем большей выживаемостью в течение пресноводного и морского периода жизни и крупными размерами рыб. По первым двум параметрам статистическая достоверность не подтверждена, но значения критерия F многократно превышают таковые при анализе этих параметров за все годы изучения горбуши о. Итуруп, у которой происходило чередование доминантных линий (см. табл. 3). В то же время если анализировать показатели выживаемости поколений разных генеративных линий по отдельным периодам доминирования одной из них, то оценки разности значений становятся сопоставимыми с таковыми у горбуши юго-восточного побережья Сахалина. При этом более высокая значимость у горбуши о. Итуруп расхождений по значениям КВ в сравнении с небольшими изменениями значений ИС вполне соответствует тому, что изменения ее численности в большей мере определяются выживаемостью в течение морского периода жизни [Каев, Чупахин, 2003; Kaev et al., 2007].

Существенные расхождения трендов наблюдались у горбуши о. Итуруп по длине тела рыб разных генеративных линий, в результате крупнее становились рыбы в возвратах то четных, то нечетных лет. В данном исследовании не проведен дополнительный анализ размеров рыб в годы доминирования одной из генеративных линий, так как короткий ряд наблюдений может привести к ошибочным заключениям из-за эффекта плотности. Так, снижение длины тела горбуши на о. Итуруп на фоне роста ее численности, наблюдавшееся в 1965–1980 гг. преимущественно в четные годы (рис. 5), послужило основанием для вывода, что межгодовые изменения размеров рыб этого стада определяются воздействием факторов, связанных с плотностью [Ефанов, Чупахин, 1982]. При этом уже в середине 1980-х гг. по линии четных лет появились слабые подходы малоразмерной горбуши, а с конца 1980-х гг. последовало увеличение ее размеров на фоне роста численности. Известно, что противофазные изменения длины и численности горбуши, воспринимаемые обычно как проявление действия плотностных факторов, зачастую не согласуются с данными по кормовой базе и накормленности рыб при непосредственных наблюдениях [Шунтов, Темных, 2011]. Поэтому в данном исследовании обращается внимание лишь на то, что, несмотря на большие расхождения в некоторые годы по длине тела рыб, в целом за весь период наблюдений не выявлено существенной разницы по этому признаку у рыб разных генеративных линий.

Заключение

По гидрометеорологическим условиям и продуктивности морских вод о. Итуруп расположен в зоне экологического оптимума воспроизводства горбуши, однако промысел этого вида сосредоточен в основном только в центральной и северной частях его охотоморского побережья, где наиболее высок уровень ее воспроизводства. В то же время оно является наиболее высокопродуктивным в Сахалино-Курильском регионе по отношению величины возврата рыб как к площади нерестилищ в реках, так и к количеству заходящих в них производителей. Выявлены расхождения по показателям воспроизводства (индекс ската и коэффициент возврата) у поколений нечетных и четных лет нереста для отдельных периодов, в которые доминировала по численности та или иная линия. Между этими поколениями в некоторые годы наблюдалось попеременное доминирование по длине тела рыб. В среднем за многолетний период наблюдений не выявлено различий между поколениями разных генеративных линий по эффективности воспроизводства и биологическим показателям рыб, хотя не исключаются их различия в параметрах межгодовых колебаний.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает искреннюю благодарность Владимиру Михайловичу Чупахину за многие годы совместной плодотворной работы на о. Итуруп, а также Льву Анатольевичу Животовскому за ценные советы при подготовке данной статьи.

The author expresses his sincere gratitude to Vladimir Chupakhin for many years of fruitful joint work on Iturup Island and to Lev Zhivotovsky for valuable advices in preparing this article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Список литературы

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1997. — 288 с.

Бродский К.А. Зоопланктон морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. — 1959. — Вып. 6. — С. 6–46.

Бродский К.А. Планктон в северо-западной части Куро-Сию и прикурильских вод Тихого океана // Тр. ИОАН СССР. — 1955. — Т. 18. — С. 124–133.

Веденский А.П. Возраст горбуши и закономерности колебаний ее численности // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 111–195.

Воловик С.П. Методы учета и некоторые особенности поведения поклатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 104–117.

Гриценко О.Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, № 5. — С. 787–799.

Гриценко О.Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 5. — С. 825–835.

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., Закирова З.М., Каев А.М. и др. Термический режим вод и состав зоопланктона в охотоморском прибрежье острова Итуруп в период нагула молоди лососей // Биология морского планктона. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1990. — С. 53–61.

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. Динамика некоторых показателей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) острова Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, № 1. — С. 54–61.

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 сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.

Иванков В.Н. Результаты мечения горбуши у западного побережья острова Итуруп // Рыб. хоз-во. — 1966. — № 2. — С. 15–18.

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. Тихоокеанские лососи острова Итуруп // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 49–74.

Иванков В.Н., Иванкова Е.В. Экологические подвиды и локально-темпоральные популяции анадромных рыб // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 1. — С. 59–65. DOI: 10.7868/S0042875217010088.

Истоки Ойясио : моногр. / под ред. В.Р. Фукса, А.Н. Мичурина. — СПб. : СПбГУ, 1997. — 248 с.

Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 288 с.

Каев А.М. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 62–71.

Каев А.М., Дзен Г.Н., Сухонос П.С., Бобров И.С. Оценка численности покатной молоди горбуши в реках островов Сахалин и Итуруп в 2019 г. // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 1. — С. 82–100. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-82-100.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел) : моногр. — Южно-Сахалинск : СахГУ, 2017. — 124 с.

Каев А.М., Сафронов С.Н., Никитин В.Д. и др. Подходы к созданию лососевых рыбохозяйственных заповедных зон в Сахалинской области // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. — М. : ВНИРО, 2010. — С. 51–59.

Каев А.М., Чупахин В.М. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 6. — С. 801–811.

Киселев И.А. Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у Южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. — 1959. — Вып. 6. — С. 58–77.

Мякишев М.С., Иванова М.А., Зеленников О.В. К вопросу о мечении молоди тихоокеанских лососей и эффективности работы рыбодоводных заводов // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 5. — С. 342–348. DOI: 10.1134/S0134347519050085.

Налетова И.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 98–103.

Островский В.И. О брошюре Б.Н. Котенева, О.Ф. Гриценко, Н.В. Кловач «Об организации промысла тихоокеанских лососей» (М. : ВНИРО, 2006) // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 105–110.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

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

Стекольников М.Ю., Акинничева Е.Г. Некоторые результаты изучения возврата анивской горбуши, маркированной на ЛРЗ в 2009–2011 гг. // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 134–140.

Углова Т.Ю. Пути подходов горбуши разных сезонных форм к побережью о. Итуруп (Южные Курильские острова) // Тр. ВНИРО. — 2019. — Т. 177. — С. 5–16. DOI: 10.36038/2307-3497-2019-177-5-16.

Френкель С.Э., Смирнов Б.П., Пресняков А.В. Характеристика зоопланктона прибрежья острова Итуруп в период откочевки молоди лососевых в открытое море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 189–195.

Чупахин В.М. Естественное воспроизводство южнокурильской горбуши // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 67–77.

Чупахин В.М. К характеристике естественного воспроизводства горбуши на о. Итуруп // Изв. ТИНРО. — 1973а. — Т. 91. — С. 55–67.

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

Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А. и др. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 36–57.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Gritsenko O.F., Klovach N.V. Regions of optimal reproduction of pink salmon // NPAFC Bull. — 1998. — № 1. — P. 509.

Kaeriyama M. Dynamics on Distribution, Production, and Biological Interactions of Pacific Salmon in the Changing Climate of the North Pacific Ocean // NPAFC Tech. Rep. — 2021. — № 17. — P. 102–106.

Kaev A.V., Antonov A.A., Chupakhin V.M., Rudnev V.A. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of southern Sakhalin and Iturup Islands // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 23–33.

Kaev A.M., Chupakhin V.M., Kruchinin M.Y. Reproduction indices of the Iturup Islands pink salmon (Kuril Islands) : NPAFC. — 2006. — Doc. 977. — 18 p.

Kaev A.M., Irvine J.R. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // NPAFC Bull. — 2016. — № 6. — P. 297–305. DOI: 10.23849/npafcb6/297.305.

Klovach N., Leman V., Gordeev I. The relative importance of enhancement to the production of Salmon on Iturup Island (Kuril Islands, Russia) // Reviews in Aquaculture. — 2021. — Vol. 13, Iss. 1. — P. 664–675. DOI: 10.1111/raq.12493.

Montgomery D.R., Beamer E.M., Pess G.R., Quinn T.P. Channel type and salmonid spawning distribution and abundance // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1999. — Vol. 56, № 3. — P. 377–387.

Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region // Environ. Biol. Fish. — 2017. — Vol. 100. — P. 1355–1372. DOI: 10.1007/s10641-017-0648-4.

Uda M. Oceanography of the Subarctic Pacific Ocean // J. Fish. Res. Board Can. — 1963. — Vol. 20, № 1. — P. 119–179.

References

Altukhov, Yu.P., Salmenkova, E.A., and Omel'chenko, V.T., *Populyatsionnaya genetika lososevykh ryb* (Population Genetics of Salmon Fishes), Moscow: Nauka, 1997.

Brodsky, K.A., Zooplankton in the marine waters of southern Sakhalin and the southern Kuril Islands, *Issled. Dal'nevost. morey* (Issled. Far East. Seas), 1959, iss. 6, pp. 6–46.

Brodsky, K.A., Plankton in the northwestern part of the Kuro-Sio and the Kuril waters of the Pacific Ocean, *Tr. Inst. Okeanol. im. P. P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1955, vol. 18, pp. 124–133.

Vedensky, A.P., The age of pink salmon and patterns of fluctuations in its abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 111–195.

Volovik, S.P., Methods of accounting and some features of the behavior of downstream pink salmon juveniles in the Sakhalin rivers, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 104–117.

Gritsenko, O.F., On the population structure of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 5, pp. 787–799.

Gritsenko, O.F., The population structure of the Sakhalin pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1990, vol. 30, no. 5, pp. 825–835.

Efanov, V.N., Population structure of pink salmon reproducing in the rivers of the Sakhalin region, *Rezervy lososevogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Reserves of the salmon economy of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1989, pp. 52–65.

Efanov, V.N., Zakirova, Z.M., Kaev, A.M., Fedotova, N.A., and Chupakhin, V.M., Thermal regime of waters and composition of zooplankton in the Sea of Okhotsk coast of Iturup Island during the feeding period of juvenile salmon, in *Biologiya morskogo planktona* (Biology of Marine Plankton), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1990, pp. 53–61.

Efanov, V.N. and Khorevin, K.D., On interspecific differentiation of pink salmon fished out in the Aniva Gulf, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1978, vol. 102, p. 84–89.

Efanov, V.N. and Chupakhin, V.M., Dynamics of some indicators of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) from Iturup Island (Kuril Islands), *Vopr. Ikhtiol.*, 1982, vol. 22, no. 1, pp. 54–61.

Zhivotovsky, L.A., Glubokovsky, M.K., Viktorovsky, R.M., Bronevsky, A.M., Afanasiev, K.I., Efremov, V.V., Ermolenko, L.N., Kalabushkin, B.A., Kovalev, V.G., Makoedov, A.N., Malinina, T.V., Pustovoit, S.P., and Rubtsova, G.A., Genetic differentiation of pink salmon, *Genetika*, 1989, vol. 25, no. 7, pp. 1261–1274.

Ivankov, V.N., On seasonal races of pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 143–151.

Ivankov, V.N., Results of pink salmon tagging off the western coast of Iturup Island, *Rybn. Khoz.*, 1966, no. 2, pp. 15–18.

Ivankov, V.N., The peculiarity of the population structure of the species in pink salmon and the rational economic use of this salmon, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, no. 2, pp. 44–51.

Ivankov, V.N., Pacific salmon of Iturup Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 49–74.

Ivankov, V.N. and Ivankova, E.V., Ecological subspecies and locally temporal populations of anadromous fish, *Vopr. Ikhtiol.*, 2017, vol. 57, no. 1, pp. 99–105. doi 10.1134/S0032945217010064

Istoki Oyyasio (The origins of Oyyashio), Fuchs, V.R., Michurina, A.N., ed., St. Petersburg: S.-Peterb. Gos. Univ., 1997.

Kaev, A.M., *Osobennosti vosproizvodstva kety v svyazi s yeyo razmernoye-vozrastnoy strukturoi* (Features of Reproduction of Chum Salmon in Relationship with Its Size and Age Structure), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2003.

Kaev, A.M., Temporal structure and some features of stock dynamics of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, no. 1, pp. 57–67. doi 10.1134/S0032945211060038

Kaev, A.M., Dzen, G.N., Sukhonos, P.S., and Bobrov, I.S., Estimation of abundance for the migrating juvenile pink salmon in the rivers of Sakhalin and Iturup Islands in 2019, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 1, pp. 82–100. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-82-100

Kaev, A.M. and Romasenko, L.V., *Gorbusha i keta ostrova Kunashir (struktura populyatsii, vosproizvodstvo, promysel)* (Pink and Chum salmon of Kunashir Island (Population structure, Reproduction, and Fishing), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin. Gos. Univ., 2017.

Kaev, A.M., Safronov, S.N., Nikitin, V.D., Samarsky, V.G., and Semchenko, A.Yu., Approaches to the creation of salmon fisheries protected areas in the Sakhalin region, in *Lososevyye rybokhozyaystvennyye zapovednyye zony na Dal'nem Vostoke Rossii* (Salmon fisheries protected areas in the Far East of Russia), Moscow: VNIRO, 2010, pp. 51–59.

Kaev, A.M. and Chupakhin, V.M., Dynamics of the school of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of Iturup Island (the Kuril Islands), *J. Ichthyol.*, 2003, vol. 43, no. 6, pp. 801–811.

Kiselev, I.A., Qualitative and quantitative composition of phytoplankton and its distribution in the waters off southern Sakhalin and the southern Kuril Islands, *Issled. dal'nevost. morey SSSR*, 1959, no. 6, pp. 58–77.

Myakishev, M.S., Ivanova, M.A., and Zelennikov, O.V., Marking of salmon juveniles and the efficiency of fish farming, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 5, pp. 363–369. doi 10.1134/S1063074019050080

Naletova, I.A., Sapozhnikov, V.V., and Metreveli, M.P., The particularities of the distribution of primary production in summer and the estimation of the total production in the Sea of Okhotsk, in *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 98–103.

Ostrovsky, V.I., About B.N. Koteneva, O.F. Gritsenko, N.V. Klovach “On the organization of fishing for Pacific salmon” (Moscow: VNIRO, 2006), in *Byull. no. 2 realizatsii “Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovo programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei”* (Bull. No. 2 Implementation “Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon”), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 105–110.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Salmenkova, E.A., Omelchenko, V.T., Malinina, T.V., Afanasiev, K.I., and Altukhov, Yu.P., Population-genetic differences between adjacent generations in pink salmon breeding in the rivers of the Asian coast of the North Pacific, in *Genetika i razmnozheniye morskikh zhivotnykh*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 95–104.

Stekolshchikova, M.Yu. and Akinicheva, E.G., Some results of the study of the return of anivskaya pink salmon marked at hatchery in 2009–2011, in *Byull. no. 8 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 8 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2013, pp. 134–140.

Uglova, T.Yu., Migration routes of pink salmon of different seasonal forms to the coast of Iturup island (Southern Kuril Islands), *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 177, pp. 5–16. doi 10.36038/2307-3497-2019-177-5-16

Frenkel, S.E., Smirhov, B.P., and Presnyakov, A.V., Characteristics of zooplankton at the coast of Iturup Island in the time of salmon juveniles off-shore migration, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 189–195.

Chupakhin, V.M., Natural reproduction of the South Kuril pink salmon, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 67–77.

Chupakhin, V.M., To the characteristics of the natural reproduction of pink salmon on about Iturup, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 91, pp. 55–67.

Chupakhin, V.M., Labeling results of pink salmon near Fr. Iturup in 1969 and 1971, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 91, pp. 68–71.

Shevlyakov, E.A., Shubkin, S.V., Dubynin, V.A., Malykh, K.M., Golub, E.V., Golub, A.P., Kaev, A.M., and Koval, M.V., Methods for accounting for spawners of Pacific salmon in spawning grounds and migration routes to them, in *Byull. no. 8 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 8 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2013, pp. 36–57.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.

Gritsenko, O.F. and Klovach, N.V., Regions of optimal reproduction of pink salmon, *NPAFC Bull.*, 1998, no. 1, pp. 509.

Kaeriyama, M., Dynamics on Distribution, Production, and Biological Interactions of Pacific Salmon in the Changing Climate of the North Pacific Ocean, *NPAFC Tech. Rep.*, 2021, no. 17, pp. 102–106.

Kaev, A.M., Antonov, A.A., Chupakhin, V.M., and Rudnev V.A., Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Southern Sakhalin and Iturup Islands, *Bull. NPAFC*, 2007, no. 4, pp. 23–33.

Kaev, A.M., Chupakhin, V.M., and Kruchinin, M.Yu., Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands), *NPAFC*, 2006, doc. 977.

Kaev, A.M. and Irvine, J.R., Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia, *NPAFC Bull.*, 2016, no. 6, pp. 297–305. doi 10.23849/npafcb6/297.305

Klovach, N., Leman, V., and Gordeev, I., The relative importance of enhancement to the production of Salmon on Iturup Island (Kuril Islands, Russia), *Reviews in Aquaculture*, 2021, vol. 13, no. 1, pp. 664–675. doi 10.1111/raq.12493

Montgomery, D.R., Beamer, E.M., Pess, G.R., and Quinn, T.P., Channel type and salmonid spawning distribution and abundance, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, vol. 56, no. 3, pp. 377–387.

Sato, S. and Urawa, S., Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region, *Environ. Biol. Fishes*, 2017, vol. 100, pp. 1355–1372. doi 10.1007/s10641-017-0648-4

Uda, M., Oceanography of the Subarctic Pacific Ocean, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1963, vol. 20, no. 1, pp. 119–179.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 18: Dal'nii Vostok; vyp. 3: Sakhalin i Kurily (Surface Water Resources of the USSR: Knowledge of Hydrology, vol. 18: Far East, no. 3: Sakhalin and the Kuriles), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1964.

Поступила в редакцию 28.01.2022 г.

После доработки 24.02.2022 г.

Принята к публикации 25.02.2022 г.

The article was submitted 28.01.2022; approved after reviewing 24.02.2022; accepted for publication 25.02.2022