



Промысловые виды и их биология

О плодовитости горбуши острова Итуруп

А.Н. Ельников¹, Т.Ю. Углова¹, О.В. Зеленников²

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

² Санкт-Петербургский государственный университет (ФГБОУ ВО «СПбГУ»), Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034

E-mail: elnikow@rambler.ru

SPIN-коды: А.Н. Ельников – 4304–3260; Т.Ю. Углова – 9320–9530; О.В. Зеленников – 1798–2640

Цель работы: представить данные за последние 15 лет и проанализировать плодовитость горбуши на современном этапе её естественного и заводского воспроизводства на о. Итуруп.

Материалом исследования послужили результаты биологического анализа производителей горбуши, идущих на нерест в реки бассейнов заливов Простор и Курильский (о. Итуруп, Сахалинская обл.) в июле-сентябре 2008–2022 гг.

Используемые методы: стандартная методика проведения биологического анализа, методы описательной статистики.

Результаты: установили, что в течение последних 15 лет наметилась тенденция уменьшения массы самок горбуши. Величина абсолютной плодовитости в течение этого периода варьировала от 289 до 3568 ооцитов, а в среднем за единственным исключением составила от 1277 до 1640 ооцитов. Плодовитость положительно и слабо коррелировала с длиной и массой самок в пределах каждой из годовых выборок, а достоверность этой связи достигалась за счёт объёма выборок. Связь между величиной плодовитости и массой была более сильной, чем между величиной плодовитости и длиной рыб. Средние значения плодовитости тесно коррелировали со средней массой самок, а, следовательно, как и в случае с массой рыб, в период с 2008 по 2022 гг. наметилась тенденция к уменьшению средних значений плодовитости.

Практическая значимость: исследовали плодовитость у самок горбуши единственного в России крупного промыслового стада, формирующегося за счёт природного и заводского воспроизводства.

Ключевые слова: горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha*, Сахалинская область, Итуруп, абсолютная плодовитость.

About the fertility of pink salmon Iturup Island

Andrej N. Elnikov¹, Tatyana Yu. Uglova¹, Oleg V. Zelennikov²

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

² St-Petersburg State University («PSbSU»), 7/9, Universitetskaya embankment, St-Petersburg, 199034, Russia

The purpose of the work is to present data for the last 15 years and analyze the fecundity of pink salmon at the present stage of its natural and hatchery reproduction on the island Iturup.

The research material was based on the results of biological analysis of pink salmon breeders running to spawn in the basins of Prostor and Kurilsky bays (Iturup Island, Sakhalin region) in July-September 2008–2022.

Methods used: standard methods of biological analysis, descriptive statistics methods.

Results: it was established that over the past 15 years there has been a trend towards a decrease in the weight of female pink salmon. The value of absolute fecundity during this period varied from 289 to 3568 oocytes, and on average, with one exception, ranged from 1277 to 1640 oocytes. Fecundity was positively but weakly correlated with the length and weight of females within each of the annual samples, and the reliability of this relationship was achieved due to the volume of the samples. The relationship between the fecundity and weight was stronger than that between the fecundity and the length of fish. Average fecundity values were closely correlated with the average weight of females, and, therefore, as in the case of fish weight, in the period from 2008 to 2022 there was a trend toward a decrease in average fecundity values.

Practical significance: we studied the fertility of female pink salmon from the only large commercial stock in Russia, formed through natural and hatchery reproduction.

Keywords: pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, Sakhalin region, Iturup, absolute fecundity.

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанский лосось горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) является главным объектом лососевого промысла в нашей стране, вылов которого превышает вылов всех остальных видов лососевых рыб вместе взятых [Шунтов, Темных, 2018]. Как главный объект промысла горбуша интенсивно и всесторонне изучается и есть основания полагать, что исследовательский интерес к ней сохранится

и впредь, по крайней мере, в формате мониторинга природных и заводских промысловых стад.

Остров Итуруп среди регионов, где интенсивно и масштабно воспроизводится горбуша, занимает особое положение. Во-первых, считается, что именно в области Южных Курильских островов горбуша появилась, как биологический вид и здесь для нее сложились наиболее благоприятные условия [Глубоковский, 1995]. В качестве таких условий можно

отметить незамерзающие реки, низкую численность хищников, длительное пребывание молоди в прибрежье [Кун, 1986; Чебанова и др., 2015]. Во-вторых, именно на Итурупе работают два крупнейших в России лососевых рыбозаводов — Рейдовый и Курильский, для которых горбуша остается главным объектом воспроизводства. Кроме этих предприятий, в настоящее время молодь горбуши выращивают ещё на нескольких заводах, введённых в эксплуатацию после 2010 г. — бухта Оля, Китовый, Скальный, Минеральный.

С учётом большой промысловой значимости горбушу о. Итуруп планомерно изучают в течение длительного времени [Иванков, 1967; Животовский и др., 1989; Каев, Чупахин, 2003; Углова, 2020 и др.], однако её плодовитость становилась предметом специального исследования сравнительно давно [Каев, Каева, 1986]. В последующие годы данные по плодовитости горбуши в печати появлялись, но как часть общей биологической характеристики объекта исследования [Каев, 2022]. Цель нашей работы представить данные за последние 15 лет и проанализировать плодовитость горбуши на современном этапе её естественного и заводского воспроизводства на о. Итуруп.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные по плодовитости для нашей работы были получены в результате выполнения биологического анализа производителей горбуши, идущих на нерест в бассейны рек, впадающих в заливы Простор и Курильский (о. Итуруп, Сахалинская обл.) в июле-сентябре 2008–2022 гг. Биологический анализ проводили по общепринятой методике [Правдин, 1966] в цехах рыбоперерабатывающих заводов «Рейдово» и «Ясный», в также на пунктах сбора икры (забойках) лососевых рыбозаводов Курильский и Рейдовый. Производителей для анализа отбирали случайным образом.

Всего за 15 лет плодовитость определили у 5621 производителя горбуши. Для вычисления величины абсолютной плодовитости сначала определяли общую массу гонад, затем отделяли и взвешивали фрагмент яичника (навеску) и на заключительном этапе подсчитывали число ооцитов в навеске и пересчитывали полученное число на массу обеих гонад. В работе также учитывали длину и массу самок горбуши, полученные в процессе выполнения анализов. При статистическом анализе связь между различными показателями оценивали, используя коэффициент парной корреляции Пирсона (r), а при небольших выборках — ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Представляя полученные данные, в первую очередь, отметим, что масса тела самок горбуши за последние 15 лет в среднем снизилась. Если в период до 2015 г. масса рыб в среднем часто превышала 1,5 кг, то в последние годы она дважды была менее 1,2 кг (рис. 1 А). При этом какой-либо связи между массой рыб и их численностью выявить не удалось. На сегодняшний день мы можем лишь констатировать достоверное снижение массы тела самок горбуши в течение последних 15 лет и продолжить наблюдение за этим показателем.

Плодовитость самок горбуши изменялась в диапазоне от 289 до 3568 ооцитов; минимальное значение было выявлено у особи массой 0,72 кг в 2011 г., а максимальное — у самки массой 1,49 кг в 2015 г. В среднем величина абсолютной плодовитости в 14 из 15 случаев варьировала от 1277 ооцитов в 2018 г. до 1640 ооцитов в 2010 г. (табл.). Величина плодовитости в среднем была положительно и достоверно связана с массой тела самок (рис. 1 Б). А поскольку мы отметили уменьшение массы тела самок в течение периода наших наблюдений, то в соответствии с выявленной тенденцией величина абсолютной плодовитости в среднем также закономерно понизилась ($r_s=0,66$; $p<0,05$). При этом существенно от всех значений отличался показатель плодовитости в 2015 г.— 2200 ооцитов (рис. 1 Б). Достоверное отличие этого значения позволяет исключить его из статистического анализа согласно процедуре выбраковки отскакивающих вариантов [Терентьев, Ростова, 1977]. При его исключении коэффициент корреляции между массой рыб и величиной плодовитости ещё более увеличивается ($r_s = 0,80$).

Поскольку была установлена достоверная корреляция между средними значениями массы рыб и величиной плодовитости, то была проверена связь между этими показателями уже в пределах каждой выборки, объём которых варьировал от 82 до 855 особей. Установили, что зависимость между массой или длиной рыб, с одной стороны, и величиной плодовитости, с другой стороны, для выборок 2009, 2012 и 2015 г. отсутствовала (таблица). В другие годы связь между этими показателями была положительной, достоверной, но за единичным исключением, очень низкой. Например, коэффициент корреляции между величиной плодовитости и массой самок в самой крупной выборке (855 экз. в 2013 г.) составил всего 0,26 (рис. 2). Отклонение значений от среднего показателя оказалось большим. Всего из 24 случаев, когда величина плодовитости была достоверно связана с длиной или массой самок, в 8 случаях коэффициент корреляции был

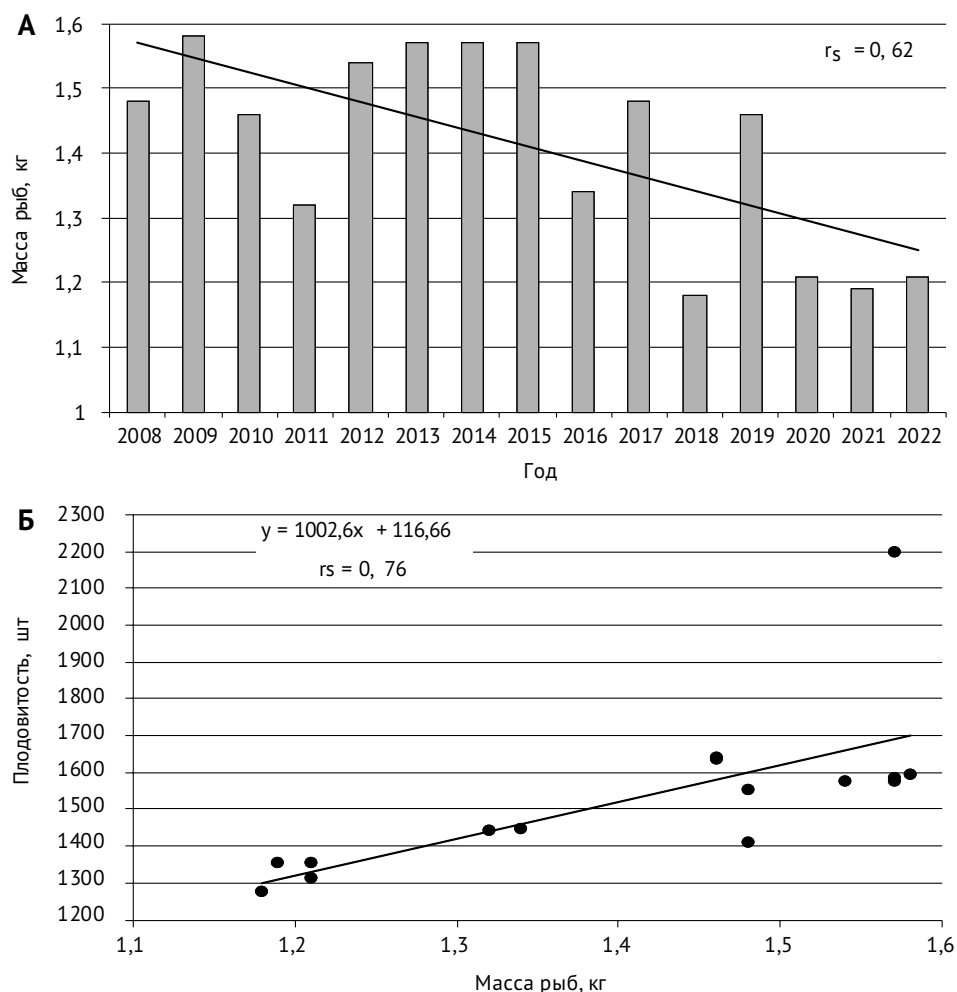


Рис. 1. Динамика средней массы тела самок в период с 2008 по 2022 гг. (А); корреляция между средними показателями массы самок горбуши и величины плодовитости в 2008–2022 гг. горбуши о. Итуруп (Б)

Fig. 1. Dynamics of the average body weight of females in the period from 2008 to 2022 (A); correlation between the average mass of pink salmon females and fecundity in 2008–2022 on the island of Iturup (B)

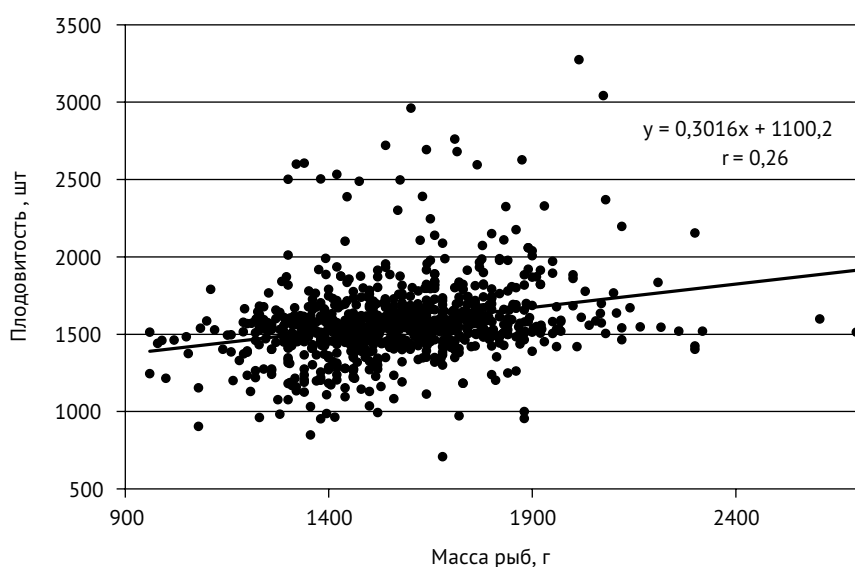


Рис. 2. Корреляция между массой самок горбуши и величиной плодовитости промыслового стада у о. Итуруп в 2013 г.

Fig. 2. Correlation between the mass of pink salmon females and the flock fecundity near Iturup Island in 2013

Таблица. Длина, масса и величина абсолютной плодовитости самок горбуши, выловленных в июле-сентябре в прибрежье и водотоках о. Итуруп незадолго до нереста. Над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – предел варьирования

Table. Length, weight and fecundity of female pink salmon caught in July-September in the coastal area and rivers of Iturup Island shortly before spawning. Above the line – the mean value and its error, below the line – the limit of variation

Год	Число рыб	Длина рыб АС, см	Длина рыб АД, см	Масса рыб, кг	Плодовитость, шт
2008	226	49,5±0,1* 44–55	46,6±0,1 41–52	1,48±0,01* 0,92–2,20	1553,5±23,8 421–3229
2009	82	51,8±0,2 46–56	48,7±0,2 43–53	1,58±0,02 1,05–2,04	1596,5±32,0 929–2997
2010	161	48,7±0,2* 43–54	45,8±0,2 40–51	1,46±0,02* 0,87–2,07	1640,1±26,3 777–2583
2011	316	48,1±0,1* 42–57	45,4±0,1 40–54	1,32±0,01* 0,72–2,13	1446,6±21,1 289–3340
2012	524	50,0±0,1 41–62	47,0±0,1 38–59	1,54±0,01 0,79–3,00	1576,3±8,4 910–2798
2013	855	50,3±0,1* 44–61	47,2±0,1 41–57	1,57±0,01* 0,96–2,70	1574,0±8,9 707–3274
2014	400	50,4±0,1* 43–57	47,8±0,2 40–61	1,57±0,01* 0,87–2,39	1586,0±46,8 855–1930
2015	637	50,7±0,1 45–59	47,9±0,1 42–55	1,57±0,01 0,96–2,67	2200,2±21,4 895–3568
2016	568	48,5±0,1* 42–57	45,5±0,1 39–54	1,34±0,01* 0,80–2,50	1446,3±13,8 442–3248
2017	550	49,6±0,1* 41,5–58	46,9±0,1 39,5–55	1,48±0,01* 0,85–2,59	1619,0±11,8 800–2766
2018	279	46,4±0,1* 40–54	43,7±0,1 38–51	1,18±0,01* 0,71–2,02	1277,8±14,9 613–2401
2019	307	49,7±0,1* 44–56	46,9±0,1 41–53	1,46±0,01* 0,92–2,30	1636,3±16,3 707–2529
2020	278	46,6±0,1* 38–54	44,0±0,1 36–51	1,21±0,01* 0,46–1,96	1315,4±15,2 378–2767
2021	351	46,9±0,1* 42–55	44,3±0,1 40–52	1,20±0,01* 0,77–2,14	1360,8±12,8 731–2808
2022	87	47,9±0,2* 43–53	45,0±0,2 41–50	1,21±0,02* 0,87–1,62	1356,6±27,0 554–1912

Примечание: * – связь между длиной (массой) самок и величиной плодовитости является положительной и достоверной.

ниже 0,5, в 14 случаях – чуть выше этого значения и только в двух случаях связь между величиной плодовитости и длиной (в 2013 г. – $r=0,77$) и массой самок (в 2022 г. – $r=0,60$) была относительно тесной. Отметим, что по нашим данным величина плодовитости у горбуши теснее связана с массой тела, а не с длиной. Так, связь плодовитости с массой оказалась теснее в выборках за 12 лет, тогда как связь плодовитости с длиной была более тесной только в выборках 3 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обсуждая полученные данные, в первую очередь, отметим, что в течение последних 10–15 лет масса тела самок в акватории о. Итуруп достоверно сни-

зилась. Если минимальная масса в 2018 г. – 1,18 кг (таблица) представляется объяснимой: в этом году в России был достигнут исторический рекорд вылова тихоокеанских лососей – 677,9 т, главным образом, обеспеченный высоким урожаем именно горбуши – 511,2 т [Шунтов, Темных, 2018]. Можно допустить, что высокая численность рыб, если не в масштабах всей Северной Пацифики, то в районах массового нагула, могла способствовать повышению пищевой конкуренции между ними. Это предположение основано на хорошо известной для горбуши обратной связи между численностью рыб и массой тела [Темных и др., 2002]. При этом авторы, в целом показывая, что в масштабах Северной Пацифики кормовая база не лимити-

рует темп роста и численность тихоокеанских лососей [Шунтов и др., 2017], тем не менее, допускают, что ... «...временами возникающий при морском нагуле некоторый дефицит пищи может сказаться на темпе роста лососей ...» [Шунтов и др., 2010: стр. 25–26]. В 90-е гг. напряженные пищевые отношения в значительной степени были обусловлены огромными массами кеты, выпускаемой с рыбоводных заводов Японии, а так же высокочисленными подходами горбуши [Кловач, 2003]. Однако наиболее низкую массу тела – в среднем 1,21; 1,19 и 1,21 кг в течение трёх последних лет уже сложно объяснить повышенной пищевой конкуренцией при близких к среднеголетним величинах улова в эти годы [Зеленников, Мякишев, 2023]. Снижение массы самок горбуши, происходящее в последние годы, было отмечено и ранее [Каев, 2022]. И хотя автор цитируемой работы сам не сделал такого вывода, в статье приведены средние данные длины и массы самок, которые позволяют увидеть, что в период с 2008 по 2021 гг. их масса в среднем поступательно уменьшилась. При этом коэффициент корреляции был даже выше показателя, полученного нами ($r=0,70$).

Величина абсолютной плодовитости горбуши в настоящий период времени соответствует тем значениям, которые характерны для горбуши, как биологического вида в целом [Зеленников, 2023], так и для горбуши бассейна о. Итуруп, в частности. Средние значения плодовитости, полученные нами за 15 лет, соответствовали тем значениям, которые были получены за 55 лет – от 1200 до 1743 ооцитов [Каев, 2022]. Из полученных рядов значимо выделяется величина плодовитости, выявленная в 2015 г., составившая в среднем 2200 ооцитов. Здесь необходимо отметить, что именно 2015 г. отличался не просто самым низким уловом горбуши, а, фактически, его отсутствием в прибрежье острова [Каев, 2018]. Однако в 2011 и 2014 гг. вылов горбуши был не намного больше, чем в 2015 г. – соответственно 3253 и 3372 т [Зеленников, Мякишев, 2023]. Однако величина плодовитости в среднем не отличалась от плодовитости в другие годы.

В заключение отметим, что в течение последних 15 лет исследование горбуши на о. Итуруп проводится с учётом создания здесь крупного промыслового стада кеты [Ельников, Зеленников, 2023 а]. Как известно, горбуша и кета являются наиболее близкородственными видами в роду тихоокеанских лососей [Шедько и др., 2013], плодовитость которых формируется практически одинаково. У обоих видов максимальное число ооцитов – так называемая потенциальная плодовитость, формируется на начальном этапе обитания

в море и в дальнейшем вплоть до полового созревания только сокращается [Грачев, 1971 а, б]. Ранее, исследуя стадо кеты, мы установили, что величина плодовитости положительно и достоверно коррелирует с увеличением численности рыб [Ельников, Зеленников, 2023 б]. Аналогичной закономерности у горбуши мы не выявили. Но надо принять во внимание, что промысловые стада двух близкородственных видов в акватории о. Итуруп формируются принципиально по-разному. Стадо горбуши формируется, как за счёт естественного, так и за счёт заводского воспроизводства, тогда, как стадо кеты практически целиком создаётся за счёт заводской молоди [Кловач и др., 2018].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности полученных данных, а также высказанных предположений и допущений мы можем заключить, что в период с 2008 по 2022 гг. в стаде горбуши, воспроизводимом в водных объектах о. Итуруп, произошло достоверное снижение массы тела самок. Величина абсолютной плодовитости в разные годы была тесно связана с массой самок, и в связи с этим в течение периода наблюдений также закономерно понизилась. Значения абсолютной плодовитости у разных особей широко варьировали, а в пределах каждой годовой выборки положительно и за редкими исключениями достоверно коррелировали с массой и длиной самок. При этом коэффициенты корреляции были сравнительно невысокими, а достоверность связи между массой (или длиной) и значением плодовитости достигалась за счёт объёма выборок. По нашим данным связь плодовитости с массой тела самок была более тесной, чем с их длиной.

Благодарность

Авторы выражают благодарность мастерам перерабатывающих комплексов «Рейдово» и «Ясный» за помощь при проведении биологических анализов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Для биологических анализов производителей использовали рыбу только из промысловых уловов.

Финансирование

Работа не имела дополнительного спонсорского финансирования.

ЛИТЕРАТУРА

- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.
- Грачев Л.Е. 1971 а. Изменение количества ооцитов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в морской период жизни // Вопросы ихтиологии. Т. 11. № 2. С. 248–257.
- Грачев Л.Е. 1971 б. Изменение количества овоцитов у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) во время морского периода жизни // Вопросы ихтиологии. Т. 11. № 4. С. 686–696.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторovsky Р.М., Броневский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В., Ермоленко Л.Н., Калабушкин Б.А., Ковалев В.Г., Макоедов А.Н., Малинина Т.В., Пустовойт С.П., Рубцова Г.А. 1989. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. С. 1261–1274.
- Зеленников О.В., Мякишев М.С. 2023. О прогнозировании вылова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) на острове Итуруп // Вопросы ихтиологии. Т. 63. № 2. С. 210–217. DOI: 10.31857/S0042875223020315
- Зеленников О.В. 2023. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* // Известия ТИНРО. Т. 203. № 3. С. 499–518. DOI: 10.26428/1606–9919–2023–203–499–518.
- Ельников А.Н., Зеленников О.В. 2023 а. О состоянии промыслового стада кеты *Oncorhynchus keta* и прогнозировании ее численности у острова Итуруп // Известия ТИНРО. Т. 203. № 1. С. 58–74. DOI: 10.26428/1606–9919–2023–203–58–74
- Ельников А.Н., Зеленников О.В. 2023 б. О плодовитости кеты *Oncorhynchus keta* промыслового стада у острова Итуруп // Известия ТИНРО. Т. 203, № 4. С. 871–880.
- Иванков В.Н. 1967. О сезонных расах горбуши // Известия ТИНРО. Т. 61. С. 143–151.
- Каев А.М., Каева В.Е. 1986. Изменчивость плодовитости и размера икринок у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в связи с размерно-возрастной структурой нерестовой части популяции // Вопросы ихтиологии. Т. 26. Вып. 6. С. 955–964.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 801–811.
- Каев А.М. 2018. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопросы ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 179–191. DOI:10.7868/S0042875218020078
- Каев А.М. 2022. Особенности промысла и показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Известия ТИНРО. Т. 202. Вып. 1. С. 71–91. DOI: 10.26428/1606–9919–2022–202–71–91
- Кловач Н.В. 2003. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. М.: Изд-во ВНИРО. 164 с.
- Кловач Н.В., Леман В.Н., Ельников А.Н. Вараксин И.А. 2018. Воспроизводство и промысел кеты на о. Итуруп (южные Курильские острова): прошлое, настоящее, будущее // Рыбное хозяйство. № 6. С. 42–47.
- Кун М.С. 1986. Планктон и питание молоди кеты и горбуши в охотоморском прибрежье острова Итуруп // Биология моря. № 2. С. 60–65.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 374 с.
- Темных О.С., Голованов И.С., Марченко С.Л. 2002. Особенности роста охотоморской горбуши в связи с динамикой ее численности // Известия ТИНРО. Т. 130–3. С. 893–903.
- Терентьев П.В., Ростова Н.С. 1977. Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ. 153 с.
- Углова Т.Ю. 2020. Биология, структура нерестовых подходов и промысел горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) о. Итуруп (Южные Курильские острова). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 22 с.
- Чебанова В.В., Френкель С.Э., Зеленихина Г.С. 2015. Питание и пищевые отношения молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* в прибрежье залива Простор (о-в Итуруп) // Вопросы ихтиологии. Т. 55. № 6. С. 533–540.
- Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2013. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и её молекулярная датировка: анализ мтДНК-данных // Генетика. Том 49. № 6. С. 718–734.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В., Заволокин А.В., Долганова Н.Т., Волков А.Ф., Волвенко И.В. 2010. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической пачифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы нектона // Известия ТИНРО. Т. 161. С. 25–52.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. 2017. Об устойчивости стереотипов в представлениях о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // Известия ТИНРО. Т. 188. С. 3–36.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2018. Дальневосточная лососевая путина-2018: абсолютный исторический рекорд, обеспеченный камчатской горбушей // В сборнике: Бюллетень № 13 Изучения тихоокеанских лососей на дальнем востоке. Владивосток. С. 3–13.

REFERENCES

- Glubokovskij M.K. 1995. Evolutionary biology of salmonids. M.: Nauka, 343 pp. (In Russ.).
- Grachev L.E. 1971a. Changes in the number of oocytes in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) during the marine period of life // Voprosy ikhtiologii. V. 11. № 2. P. 248–257. (In Russ.).
- Grachev L.E. 1971b. Changes in the number of oocytes in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) during the marine period of life // Voprosy ikhtiologii. V. 11. № 4. P. 686–696. (In Russ.).
- Zhivotovsky L. A., Glubokovsky M. K., Viktorovsky R. M., Bronovsky 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., Rubtsova G. A. 1989. Genetic differentiation of pink salmon // Genetics. V. 25. № 7. P. 1261–1274. (In Russ.).
- Zelennikov O. V., Myakishev M. S. 2023. On forecasting the catch of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) on Iturup Island // Voprosy ikhtiologii. V. 63. № 2. P. 210–217. DOI: 10.31857/S0042875223020315. (In Russ.).

- Zelennikov O.V.* 2023. Gametogenesis of pacific salmon. 1. Pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* // *Izvestiya TINRO*. V. 203. № 3. P. 499–518. DOI: 10.26428/1606–9919–2023–203–499–518. (In Russ.).
- Elnikov A.N., Zelennikov O.V.* 2023 a. On the state of the commercial herd of chum salmon *Oncorhynchus keta* and forecasting its abundance near Iturup Island // *Izvestiya TINRO*. V. 203. № 1. P. 58–74. DOI: 10.26428/1606–9919–2023–203–58–74. (In Russ.).
- Elnikov A.N., Zelennikov O.V.* 2023 b. On the fecundity of the chum salmon *Oncorhynchus keta* of the commercial herd near Iturup Island // *Izvestiya TINRO*. V. 203. № 4. № 4. P. 871–880.
- Ivankov V.N.* 1967. About the seasonal races of pink salmon // *Izvestiya TINRO*. V. 61. P. 143–151. (In Russ.).
- Kaev A.M., Kaeva V.E.* 1986. Variability of fecundity and size of eggs in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) in connection with the size-age structure of the spawning part of the population // *Voprosy ikhtiologii*. V. 26. № 6. P. 955–964. (In Russ.).
- Kaev A.M., Chupakhin V.M.* 2003. Dynamics of the herd of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* on Iturup (Kuril Islands) // *Voprosy ikhtiologii*. V. 43. № 6. P. 801–811. (In Russ.).
- Kaev A.M.* 2018. On the influence of extreme environmental factors on the dynamics of pink salmon numbers // *Voprosy ikhtiologii*. V. 58. № 2. P. 179–191. DOI: 10.7868/S0042875218020078. (In Russ.).
- Kaev A.M.* 2022. Features of the fishery and indicators of reproduction of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* o. Iturup (Kuril Islands) // *Izvestiya TINRO*. V. 202. № 1. P. 71–91. DOI: 10.26428/1606–9919–2022–202–71–91. (In Russ.).
- Klovach N.V.* 2003. Environmental consequences of large-scale chum salmon farming. M.: VNIRO, 164 pp. (In Russ.).
- Klovach N.V., Leman V.N., Elnikov A.N., Varaksin I.A.* 2018. Reproduction and fishing of chum salmon on the island. Iturup (southern Kuril Islands): past, present, future // *Rybnoe khozyajstvo*. № 6. C. 42–47. (In Russ.).
- Kun M.S.* 1986. Plankton and nutrition of juvenile chum salmon and pink salmon in the Sea of Okhotsk coast of Iturup Island // *Russian Journal of Marine Biology*. № 2. P. 60–65. (In Russ.).
- Pravdin I.F.* 1966. Manual for the study of fishes. M.: Food industry. 374 pp. (In Russ.).
- Temnykh O.S., Golovanov I.S., Marchenko S.L.* 2002. Peculiarities of growth of the Sea of Okhotsk pink salmon in connection with the dynamics of its numbers // *Izvestiya TINRO*. V. 130–3. P. 893–903. (In Russ.).
- Terentiev P.V., Rostova N.S.* 1977. Workshop on biometrics. Leningrad: Leningrad State University Publish. 153 c.
- Uglova T.Yu.* 2020. Biology, structure of spawning approaches and fisheries for pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) on Iturup (Southern Kuril Islands). PhD Abstr. in biology. Moscow: VNIRO. 22 pp. (In Russ.).
- Chebanova V.V., Frenkel S.E., Zelenikhina G.S.* 2015. Feeding and feeding relationships of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* and pink salmon *O. gorbusha* in the coast of Prostor Bay (Iturup Island) // *Voprosy ikhtiologii*. V. 55. № 6. P. 533–540. (In Russ.).
- Shedko S.V., Miroshnichenko I.L., Nemkova G.A.* 2013. Phylogeny of salmon fish (Salmoniformes: Salmonidae) and its molecular dating: analysis of mtDNA data // *Genetica*. V. 49. № 6. P. 718–734. (In Russ.).
- Shuntov V.P., Temnykh O.S., Naidenko S.V., Zavolokin A.V., Dolganova N.T., Volkov A.F., Volvenko I.V.* 2010. Towards the justification of the ecological capacity of the Far Eastern seas and the subarctic Pacific for pasture rearing of Pacific salmon. 4. The influence of the density factor on the food supply of Pacific salmon and their role in the consumption of nekton food // *Izvestia TINRO*. V. 161. P. 25–52. (In Russ.).
- Shuntov V.P., Temnykh O.S., Ivanov O.A.* 2017. On the stability of stereotypes in ideas about the marine ecology of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // *Izvestiya TINRO*. V. 188. P. 3–36. (In Russ.).
- Shuntov V.M., Temnykh O.S.* 2018. Far Eastern salmon season-2018: absolute historical record provided by Kamchatka pink salmon // *Bul. No. 13. Concepts of the Far East Basin Program for the Study of Pacific Salmon*. P. 3–13. (In Russ.).

Поступила в редакцию 31.08.2023 г.
Принята после рецензии 07.11.2023 г.