

## Горбуша Сахалино-Курильского региона: дифференциация и популяционный состав морских скоплений

*Изложены итоги многоплановых исследований популяционной организации горбуши, имеющие теоретическое значение и практический интерес. Используются популяционно-генетический, паразитологический и морфологический (исследования чешуи) методы с целью изучения популяционной структуры вида и для дифференциации смешанных скоплений в период нагула и анадромной миграции. Результаты исследований свидетельствуют в пользу концепции локальных стаг горбуши.*

Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* Walb. в азиатской части ареала является основным промысловым видом лососевых. Эксплуатация его промысловых скоплений должна предусматривать поддержание численности слагающих эти скопления популяций в длинном ряду поколений. Это возможно лишь на пути тщательного изучения дифференциации популяций на ареале, ибо, в конечном итоге, именно популяция, являясь основной эволюирующей единицей, одновременно является и главной единицей нашей хозяйственной деятельности.

Исследования дифференциации горбуши идут по трем основным направлениям: (1) морфологические исследования популяций, (2) популяционно-генетические исследования, (3) изучение паразитов-индикаторов.

Говоря о прогностической ценности этих исследований, мы имеем в виду использование их результатов при определении популяционного состава морских промысловых смесей, при определении популяционной принадлежности скоплений на путях анадромных миграций, оценке успеха межпопуляционных перевозок оплодотворенной икры и выборе донорных популяций при искусственном рыборазведении.

В настоящем сообщении мы остановимся на основных итогах популяционно-генетических исследований, паразитологическом мониторинге и склеритограммах как методах дифференциации горбуши Сахалино-Курильского региона.

Уникальной особенностью популяционной структуры горбуши является стабильность генетических отличий смежных поколений. Это характерно для вида в целом. Что же касается генетической дифференциации популяций внутри поколения, то хотя она у горбуши выражена слабее, чем у других видов тихоокеанских лососей, вид нельзя считать панмиксным. В частности, имеются высокодостоверные отличия между комплексами популяций из географически отдаленных районов — Азии и Северной Америки (Салменкова и др. 1981; Варнарская, 1992). Меньшие, но достоверные различия популяций внутри этих комплексов. Так, популяции горбуши Камчатки отличаются от сахалино-курильских, различаются популяции Британской Колумбии,

бассейна реки Фрейзер и залива Пьюджет Саунд (Beacham et al., 1985; Гагальчий, 1986). Выявлена существенная генетическая дифференциация между географически близкими популяциями североамериканской и восточнокамчатской горбуши (Beacham et al., 1985; Varnavskaya, Beacham, 1992).

Тем не менее немало случаев, когда не удается найти устойчивых генетических различий между географически близкими популяциями горбуши. Генетическое единообразие наблюдается между сахалинскими популяциями, популяциями из Приморья и охотоморского побережья (Салменкова и др., 1981; Ефремов, Картавец, 1983; Ермоленко и др., 1983; Картавец, 1991). Не было обнаружено достоверных различий внутри групп популяций на северо-востоке и юго-западе Камчатки. Вместе с тем вся совокупность исследованных популяций в этом регионе показала значимую генетическую гетерогенность и при сравнении с североамериканскими популяциями горбуши образовывала самостоятельную плеяду на дендрограмме на основе генетических дистанций Кавалли-Сфорца и Эдвардса (Shaklee, Varnavskaya, 1994).

Причина такого единообразия как в стабилизирующем отборе, мало различающемся по силе и направлению в разных участках ареала, так и в межпопуляционном обмене мигрантами (Алтухов и др. 1987; Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, Животовский; 1989). В отношении последнего фактора показано, что при существующих высоких значениях частот аллеля дикого типа в популяциях азиатской горбуши для нивелирования частот генов достаточно незначительного притока мигрантов, от десятых долей до нескольких процентов (Животовский, 1991; Храмов, 1993). Кроме того, отсутствие достоверных различий между локальностями может быть связано с недостаточным числом исследованных генетических локусов. В настоящее время показано, что увеличение набора полиморфных локусов повышает дифференцирующие возможности метода, в ту пору как их недостаток может создать иллюзию миграционных потоков между популяциями (Варнарская, 1992; Varnavskaya, Beacham, 1992).

\* Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии.

\*\* Институт биологии моря ДВО РАН.

Предваряя изложение собственных экспериментальных данных, напомним, что в отношении горбуши Сахалино-Курильского региона уже в начале восьмидесятых годов было известно, что ее генетическая дифференциация имеет по меньшей мере три уровня: поколения четных и нечетных лет, совокупность ранне- и позднемигрирующих популяций (сезонных рас), имеющих разные районы морского нагула, и отдельные нерестовые субпопуляции, слагающие структуру рас (Алтухов и др., 1983).

В середине восьмидесятых годов наряду с преобладающей в ихтиологии концепцией локального стада была сформулирована концепция флуктуирующих стад у горбуши (Глубоковский, Животовский, 1986). Согласно этим представлениям, горбуша отдельной реки не является самовоспроизводящейся единицей, а вид в целом характеризуется значительным межпопуляционным перемешиванием.

Оставляя за рамками настоящей статьи полемику о соответствии упомянутых концепций реальности, отметим лишь, что ключевым моментом в такой ситуации становится вопрос о генетической самостоятельности речных популяций горбуши.

В настоящее время нами завершен анализ многолетних данных по генетической характеристике популяций горбуши Сахалина и острова Итуруп. Принципиальная разница этого исследования от проведенных нами ранее в том, что здесь мы, учитывая крайне низкий уровень генетической дифференциации нерестовых популяций в этом регионе и тот факт, что вопрос о необходимом объеме наблюдений для статистически надежных выводов не разработан, оперировали не с отдельными выборками, а объединенными по сезонам и годам наблюдениями. Предполагалось, что такой анализ окажется более пригодным для описания популяционно-генетической структуры этого вида в данном случае. Подробное изложение результатов предполагается дать в отдельной публикации, здесь же мы отметим лишь основные результаты работы.

Тест на гетерогенность аллельных частот (локусы MDH-B1,2, G3PDH-1, PGDH-1, PGM-2 и MEH-2) показал, что в Сахалино-Курильском регионе наблюдаются весьма существенные различия в генотипическом составе речных стад горбуши. Они проявляются как при анализе покатной молодежи, так и производителей, зашедших на нерест.

Для объективного описания генетической структуры в этом регионе был применен метод многомерного шкалирования на основе генетических расстояний с использованием комбинированного показателя сходства (Калабушкин, Салменкова, 1986; Заславская и др., 1994). Анализ показал четкое разделение выборок на две группы в соответствии с их принадлежностью к смежным поколениям, которые в свою очередь делились также на две группы в соответствии с географическим происхождением выборок:

группу рек юго-восточного Сахалина и рек острова Итуруп. Анализ на гетерогенность показал значимые отличия не только между горбушей восточного Сахалина и Итурупа, но и между реками внутри этих субрегионов.

Основная доля изменчивости приходится на фактор, дифференцирующий смежные поколения (более сорока процентов), примерно вдвое меньшая — на факторы, дифференцирующие субрегионы, и самая малая (около пяти процентов) — на дифференциацию популяций внутри субрегионов.

Стрэнг между этими географическими районами, рассчитанный на основании частот аллелей локусов PGDH-1 и MEH-2, составил 6—9% и был соизмерим с межречным потоком мигрантов (Калабушкин и др., в печати). Такие оценки стрэнга несколько выше значений, рассчитанных по данным мечения для популяций, не возящих «чужой» икры, но не достигают уровня межпопуляционного обмена у популяций, где имели место межзаводские перевозки икры (Рухлов, Любаева, 1980; Altukhov, Salmenkova, 1994).

Резюмируя изложенное, следует сказать, что в силу малых генетических различий речных популяций горбуши их ежегодная дифференциация (т.е. дифференциация внутри поколений) весьма трудна. Для географически близких популяций она делается очевидной лишь при накоплении данных. Однако этот эффект не был бы возможен, если принять существование значительного межпопуляционного генного обмена, целиком стирающего реальные различия популяций.

Дополняя результаты популяционно-генетических работ, мы обратились к другим методам исследования популяций. В частности, к их паразитологическому анализу в надежде найти паразитов-индикаторов, способных дифференцировать горбушу на ареале.

Эти исследования проводятся нами практически постоянно с начала восьмидесятых годов на морских промысловых скоплениях и речных популяциях. Уже в начале работ выяснилось, что заражение горбуши микроспоридиями происходит в реках. Разная степень зараженности географически близких речных популяций (от полного отсутствия инвазии до 100% поражения) позволила предположить незначительный обмен мигрантами между нерестовыми популяциями (Вялова, 1984). В дальнейшем эти наблюдения получили подтверждение при широком исследовании горбуши Сахалина и Курил (Вялова, Воронин, 1987). В конце восьмидесятых — начале девяностых годов круг исследуемых паразитов был расширен, в результате чего были получены дополнительные данные, позволившие прийти к выводам, имеющим принципиальное значение для понимания популяционной структуры горбуши. Исследуя горбушу в районах промысла на юго-западном и юго-восточном побережьях Сахалина, мы обнаружили устойчивые во времени достоверные различия в зараженности производителей анизакидами и дифиллоботридами (табл. 1, 2).

Это дает основание считать этих паразитов маркерами, а горбушу данных районов — локальными группировками. Принципиальная новизна полученных данных в следующем. Известно, заражение рыб морскими паразитами, и в частности анизакидами, зависит от условий жизни в море, т.е. от мест нагула (Мамаев и др., 1959). Анизакиды в этом случае могут являться индикаторами района нагула. В качестве индикаторов для распознавания принадлежности рыб к определенному нерестовому водоему Сахалина (или, по крайней мере, к ограниченному числу рек в районе промысловых скоплений) могут быть использованы паразиты пресноводного комплекса, к которому относятся дифиллоботриидные личинки (Вялова и др., 1992; Вялова, Стексова, 1994).

Изложенное делает возможным, используя количественные различия по степеням зараженности дифиллоботридами и анизакидами горбуши на южном Сахалине, прийти к заключению о локальности этих группировок как в период их нагула в море, так и в период нереста.

Правомочность такого вывода была подтверждена при анализе структуры чешуи у горбуши из этих районов, которая, подобно паразитофауне, зависит от условий в посткатадромный период

развития в прибрежье и в местах нагула (Вялова, Иванова и др., 1994). Такая дифференциация на юге Сахалина согласуется с представлением о том, что здесь нерестится горбуша двух группировок, одна из которых нагуливается в Японском море и восточное острове Хоккайдо и Хонсю, а другая — в тихоокеанских водах (Ефанов, 1989). Выше было упомянуто, что эти группировки генетически самостоятельны (Алтухов и др., 1983). Первая образует преднерестовые скопления у юго-западного, а вторая у юго-восточного побережий Сахалина.

Наши многолетние наблюдения (см. табл. 1, 2) за уровнем зараженности рыб в местах прибрежного промысла позволили судить об их принадлежности к той или иной нагульной группировке.

Так, отсутствие достоверных различий в зараженности анизакидами горбуши из устья Пороная и юго-западного побережья Сахалина свидетельствует, по нашему мнению, о том, что в начале нерестового хода (июль) в заливе Терпения преимущественно облавливается японморская горбуша. Это согласуется с представлениями ихтиологов о том, что горбуша этой группировки ловится в указанном районе до конца июля (Ефанов, 1989).

Таблица 1

**Зараженность мускулатуры горбуши анизакидными и дифиллоботриидными личинками (1989—1994 гг.)**

Район вылова	Количество исследованных рыб, экз.	р. Anisakis			р. Diphyllbothrium		
		Экстенсивность, %	Индекс обилия, экз./рыбу	Амплит. интенс., экз.	Экстенсивность, %	Индекс обилия, экз./рыбу	Амплит. интенс., экз.
Юго-запад	1146	178,1	5,1±0,25**	1—61	18,2	0,36±0,03*	1—10
Юго-вост.	1097	89,2	7,5±0,34**	1—176	9,8	0,14±0,02*	1—15

**Примечания.** \* Различия достоверны  $P < 0,01$ .

\*\* Различия достоверны  $P < 0,001$  между значениями индексов обилия юго-западного и юго-восточного побережий Сахалина.

Таблица 2

**Зараженность мускулатуры горбуши Сахалина нематодами р. Anisakis (индекс обилия, экз./рыбу)**

Год	Юго-западное побережье	Юго-восточное побережье	Залив Анива	Залив Терпения
1989	0,6±0,09	3,3±0,80	1,5±0,23*	**
1990	1,1±0,15	3,4±0,48	4,7±0,97	1,9±0,5
1991	1,3±0,18	4,5±0,64	6,6±1,20	2,3±0,8
1992	2,8±0,3	9,6±1,04	6,6±0,85*	**
1993	7,0±0,4	12,7±0,80	10,6±0,50*	7,8±0,9
1994	8,7±0,4	5,3±0,25	5,2±0,60	10,9±1,3

**Примечания.** \* Зараженность уловов горбуши зал. Анива достоверно отличается от зараженности морских скоплений у юго-восточного побережья,  $P < 0,05$ .

\*\* Исследования не проводились.

Горбуша тихоокеанского нагульного района составляла основу августовских уловов в заливе Анива в 1990, 1991 и 1994 годах. Такой вывод основан на отсутствии различий в зараженности анизакидами между горбушей, выловленной прибрежным промыслом в заливе, и горбушей из преднерестовых скоплений на юго-востоке острова и поддерживается наблюдениями за сроками нерестового хода этой группировки. Иная ситуация складывается на анивском промысле к этому времени в путину 1989, 1992 и 1993 годов. Наблюдения показали достоверные отличия в зараженности анизакидами между горбушей из двух упомянутых районов. Причем зараженность горбуши, выловленной в прибрежье, была заметно меньше во всех этих случаях, чем у горбуши юго-восточного района, но больше, чем у горбуши япономорского нагула. Такая ситуация возможна лишь в одном случае — часть горбуши в промысловых уловах приходится на долю горбуши из Японского моря, которая имеет более низкую зараженность, чем тихоокеанская. Естественно, смесь будет иметь некоторые средние значения зараженности, что мы и наблюдаем (см. табл. 1). Оценка доли популяций в смеси показывает присутствие в ней 38—66% горбуши япономорской группировки в указанные годы. Эти представления не входят в противоречие с имеющимися данными о воспроизводстве в реках залива Анива горбуши обоих районов нагула (Ефанов, 1989).

Еще одним направлением по дифференциации преднерестовых скоплений сахалинской горбуши явился анализ склеритограмм. Исследования структуры чешуи в целях выделения локальных группировок горбуши в периоды нагула и анадромной миграции начались с конца 70-х годов.

Вначале были получены достоверные различия между географически удаленными группировками горбуши, воспроизводящимися в реках Покосная (юго-западное побережье) и Мелкая (северо-восточное побережье). Согласно имеющимся данным, в этих реках нерестится горбуша двух районов нагула: в первой — япономорская, нагуливающаяся в Японском море, во второй — тихоокеанская, нагуливающаяся в Тихом океане (Гриценко, 1981; Гриценко и др., 1987). С расширением районов работ проводимые нами ежегодные исследования и накопление материалов позволили сделать заключение о возможности использования особенностей структуры первого годового кольца для дифференциации отдельных популяций из морских уловов на уровне поколения.

Для классификации склеритограмм был применен метод шагового дискриминантного анализа (пакет прикладных программ BMDP). В анализ были включены образцы чешуи рыб из рек юго-западного Сахалина (р. Замирайловка), залива Анива (р. Кура), юго-восточного побережья (р.р. Фирсовка, Очепуха), залива Терпения и Амурского лимана. Перечисленные районы, согласно результатам мечения, — это вероятные места нереста япономорской горбуши (Takagi et al., 1981).

На основе проведенной классификации были построены обобщенные склеритограммы, «собственные» для горбуши каждой локальности. Анализ популяционного состава промысловых уловов япономорской горбуши показал, что почти половина производителей принадлежит рекам Амурского лимана (48%), более трети — рекам залива Терпения (36%) и приблизительно в равном соотношении — рекам залива Анива, юго-западного и юго-восточного побережий (Иванова, Октябрьский, 1989; Иванова, 1994).

С переходом в начале 90-х годов на новый уровень технического обеспечения исследований и приобретением OPRS системы фирмы BioSonic появилась возможность исследовать массовый материал и использовать более сложные методы статистического анализа. Продолжая исследования, мы провели определение популяционного состава скоплений в период анадромной миграции горбуши в северо-западной части Тихого океана, Охотского и Японского морей. В качестве «стандартов» собран чешуйный материал из мест нереста горбуши, подтверждаемых мечением (Fukataki, Kato, 1974; Takagi et al., 1981). Были взяты образцы чешуи у горбуши из р. Амур, южного Сахалина (залив Анива и река Кура), залива Терпения, юго-восточного Сахалина (р.р. Дудинка, Найба), о. Кунашир (р. Илюшина) и восточной Камчатки (р.р. Камчатка и Хайлюля); чешуя горбуши из популяций о. Хоккайдо: охотоморского побережья (р.р. Токошибецу и Шари) и северо-восточного (р.р. Шибецу и Нишибецу), а также чешуя морских выборок из Японского моря, любезно представленных нам доктором Ишидой (National Research Institute of Far Seas Fisheries, Japan).

В анализе использованы пять характеристик чешуи первой морской зоны: число склеритов в первой и второй ее половинах, радиус от центра до внешнего края зоны, радиус от центра до внешнего края пятого склерита и радиус между внешними краями пятого и десятого склеритов. Характеристика чешуи районов-стандартов приведена в таблице 3. Затем был получен классификационный матрикс, включающий в себя горбушу вышеперечисленных районов (табл. 4).

Из приведенных данных следует, что популяций-стандарты имеют существенные различия, в среднем по сорока одному проценту особей. Отметим, что среди использованных нами чешуйных характеристик ширина первой морской зоны безупречно дифференцировала хоккайдские популяции от российских. Эти группы популяций достоверно различались по длине тела и массе. Так, хоккайдская горбуша (исследована 351 особь) имела среднюю длину тела  $56,0 \pm 4,0$  см и массу  $2,2 \pm 0,6$  кг, а российская —  $49,4 \pm 4,0$  см и  $1,4 \pm 0,4$  кг (исследовано 537 особей).

Определение доли популяции в смеси проводилось методом максимального правдоподобия с использованием программы FORTRAN (Millar, 1987). Результаты анализа свидетельствуют, что основная часть уловов в Японском море состояла из горбуши бассейна р. Амур — 56%, и в равном соотношении — из рек зал. Анива и охотоморского побережья о. Хоккайдо (табл. 5). Присутствие значительной доли хоккайдской

горбуши в апрельской выборке из Японского моря несколько неожиданно, так как мечение свидетельствует о полном отсутствии горбуши хоккайдского происхождения в нагульных скоплениях (Fukataki, Kato, 1974; Takagi et al., 1881). В то же время, по результатам нашего эксперимента по мечению япономорской горбуши в период ее нагула в юго-восточной части Татарского пролива получен возврат меченных рыб, выловленных японскими рыбаками в прибрежье о. Хоккайдо у мыса Соя (Иванова, 1997). Столь высокий процент хоккайдской рыбы в выборке возможно объяснить фрагментарностью наших исследований.

Основу большинства океанических уловов составила горбуша, воспроизводящаяся на Сахалине и в восточной Камчатке, и лишь в одной выборке об-

наружена горбуша хоккайдского и амурского происхождения.

Уловы из Охотского моря состояли из восточно-сахалинской и хоккайдской горбуши. Ни в одном из рассмотренных выше районов не встречалась горбуша из рек северо-восточного Хоккайдо (океанское побережье) и о. Кунашир (см. табл. 5).

Чем можно объяснить отсутствие в море японских популяций северо-востока? Предположить, что машина, их не различая, объединяет в группу «Хоккайдо-1», нельзя, поскольку классификационный матрикс указывает на достаточно четкое выделение лососей группы «Хоккайдо-2». Дифференцирующие возможности этих признаков реальны, и, следовательно, надо признать локальность исследованных

Таблица 3

Средние значения и стандартные отклонения пяти признаков, характеризующих чешую горбуши из разных районов - стандартов

Признаки	ХК-1	ХК-2	АМУР	АНИВА	В. САХ.	ТЕРП.	В.КАМ.	КУН.
Число склерит. в пер. пол. мор. зоны	10,91	11,7	8,99	11,08	10,53	9,44	8,78	10,6
Число склерит. во втор. пол. мор. зоны	1,52	1,82	1,42	1,4	1,19	1,38	1,17	1,46
Радиус зоны годового кольца	11,75	12,49	12,14	12,27	11,36	11,14	11,79	10,92
Радиус первых 5 склеритов	1,27	1,38	1,31	1,44	1,22	1,19	1,31	1,23
Расстояние от 5-го до 10-го склерита	104,47	111,66	89,59	93,36	87,53	87,37	84,57	58,64
	12,7	13,9	13,4	12,7	21,4	11,8	12,2	41,9
	24,56	25,77	26,02	21,96	20,94	22,85	24,97	12,57
	4,13	3,58	3,41	3,25	5,34	3,28	3,43	8,91
	20,6	19,95	21,23	17,19	19,71	21,06	20,72	12,95
	3,05	3,25	2,59	3,28	18,2	3,52	3,59	9,1

**Примечания.** ХК-1 — (Хоккайдо-1, охотоморское побережье — р.р. Токушибецу, Шари).  
 ХК-2 — (Хоккайдо-2, тихоокеанское побережье — р.р. Шибецу, Нишибецу).  
 АМУР — (р. Амур, Хабаровский край).  
 АНИВА — (залив Анива, р. Кура).  
 В. САХ. — (восточный Сахалин — р.р. Найба, Дудинка).  
 В. КАМ. — (восточная Камчатка — р.р. Камчатка, Хайлюля).  
 КУН. — (остров Кунашир — руч. Илюшина).  
 ТЕРП. — (залив Төрпения).

Таблица 4

Классификационный матрикс горбуши различных районов происхождения («стандарты». 1993 г.)

Район	ХК-1	ХК-2	АМУР	АНИВА	В. САХ.	ТЕРП.	В.КАМ.	КУН.
Хоккайдо-1	,3695	,1554	,0217	,0699	,0588	,0241	,0833	,0606
Хоккайдо-2	,2611	,5878	,0435	,1608	,0221	,0060	,0625	,0152
р. Амур	,0493	,0608	,4130	,1049	,0956	,3614	,0000	,0530
зал. Анива	,0591	,0473	,0761	,3427	,0882	,0422	,0104	,1970
В. Сахалин	,1429	,1014	,0978	,1259	,4265	,1747	,1979	,2197
Зал. Терп.	,0246	,0068	,3152	,0070	,1324	,3434	,0104	,0303
В. Камчат.	,0000	,0000	,0000	,0210	,0147	,0120	,4375	,0606
о. Кунашир	,0936	,0405	,0326	,1678	,1618	,0361	,1979	,3636

Примечание. См. таблицу 3.

Популяционный состав промысловых скоплений горбуши северо-западной части Тихого океана, Охотского и Японского морей в 1993 г. (%)

Район	Дата	Районы-стандарты								Итого	
		ХК-1	ХК-2	АМУР	АНИВА	В.САХ.	ТЕРП.	В.КАМ.	КУН.		
Тихий океан											
48°24 159°14	30,05	0	0	0	5,2	0	94,8	0	0	100	
49°31 160°02	7,06	0	0	0	0	0	66,7	33,3	0	100	
49°27 160°17	10,06	0,3	0	0	12,3	45,7	41,7	0	0	100	
49°50 158°49	13,06	0	0	0	6,7	0	92,5	0,8	0	100	
49°55 157°40	16,06	29,4	0	10,6	0	0	60	0	0	100	
49°49 159°08	21,06	0	0	0	0	0	3,6	96,4	0	100	
49°51 159°52	2,07	0	0	0	7,8	0	29,9	62,3	0	100	
Охотское море											
47°31 149°31	1,08	0	0	0	0	100	0	0	0	100	
48°00 150°00	7,08	89	0	0	11	0	0	0	0	100	
Японское море											
41°00 138°00	24,04	21,6	0	56,1	22,3	0	0	0	0	100	

Примечание. См. таблицу 3

группировок горбуши с о. Хоккайдо, а отсутствие одной из них на исследованной акватории отнести на счет узких временных и пространственных рамок работы.

Следует сказать, что полученные методом склеритограмм результаты мы рассматриваем как сугубо предварительные. Объективная оценка состава морских преднерестовых скоплений возможна лишь при анализе всех основных популяций, генеративно связанных с реками данного географического района.

Приведенные здесь результаты, полученные самыми разными методами, с очевидностью свидетельствуют, что горбуша Сахалино-Курильского региона является сложной структурой, организация которой соответствует концепции локального стада. Практическим (прикладным) следствием такой организации является возможность использования исследованных признаков для идентификации популяций в смешанных скоплениях.

### Список литературы

1. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Ефанов В.Н. 1983. Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши Сахалино-Курильского региона // Биология моря. № 2. С. 46—51.

2. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рубцова Г.А., Дуброва Ю.Е. 1987. Балансирующий отбор как возможный фактор поддержания единообразия аллельных частот ферментных локусов в популяциях тихоокеанского лосося — горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. Т. 23. № 10. С. 1884—1896.

3. Варнавская Н.В. 1992. Изменчивость частот 19 полиморфных локусов в популяциях нечетно-

го поколения тихоокеанского лосося горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) Камчатки и Северной Америки // Генетика. Т. 28. № 9. С. 127—140.

4. Вялова Г.П. 1984. Микроспоридиоз производителей горбуши. // Экспресс-информация. Серия «Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов». Вып. 10. С. 9—11.

5. Вялова Г.П., Воронин В.Н. 1987. Микроспоридиоз лососевых Сахалина // Паразитология. Т. 21. № 4. С. 553—558.

6. Вялова Г.П., Стексова В.В., Ли М.С. 1992. О зараженности мускулатуры горбуши у берегов Сахалина // Патология и паразитология морских организмов. ИНБЮМ, АКУ. Севастополь. С. 13—15.

7. Вялова Г.П., Стексова В.В. 1994. Паразиты мускулатуры горбуши // Рыбное хозяйство. № 2. С. 42—43.

8. Вялова Г.П., Стексова В.В., Иванова И.М. 1994. Паразитологический мониторинг и склеритограммы как метод дифференциации горбуши Сахалина // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Материалы V Всероссийского совещания. С.-П. С. 37—39.

9. Гагальчий Н.Г. 1986. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). 2. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации четного года // Генетика. Т. 22. № 12. С. 2852—2857.

10. Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987. Экология и воспроизводство горбуши. М.: ВО «Агропромиздат». 164 с.

11. Гриценко О.Ф. 1981. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb) // Вопросы ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 787—799.

12. Глубоковский М.К., Животовский Л.А. 1986. Популяционная структура горбуши: систе-

ма флуктуирующих стад // Биология моря. № 2. С. 39—44.

13. Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А., Рябова Г.Д., Бачевская Л.Т., Гончарова А.А., Викторовский Р.М. 1983. Генеогеография тихоокеанских лососей северо-востока СССР // Биологические проблемы севера. X Всесоюзный симпозиум. Магадан. Ч. 2. С. 174—175.

14. Ефанов В.Н. 1989. Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. ИБМ ДВО АН СССР. Владивосток. С. 52—63.

15. Ефремов В.В., Картавец Ю.Ф. 1983. Генетико-биохимическое и морфологическое исследование горбуши Дальнего Востока // Морфология, структура популяций и проблема рационального использования лососевидных рыб. Л. Наука. С. 67—68.

16. Животовский Л.А. 1991. Как велика миграция генов у горбуши? // Рабочее совещание «Биология гольцов и горбуши». ИБМ ДВО АН СССР. Владивосток. 16 с.

17. Животовский Л.А., Глубоковский М.К. 1989. Роль миграций и отбора в генетической дифференциации горбуши // Докл. АН СССР. Т. 308. № 5. С. 1235—1240.

18. Заславская Н.И., Калабушкин Б.А., Пудовкин А.И. 1994. Внутридидемная и междидемная генетическая дифференциация брюхоногого моллюска *Litorina sitkana* // Генетика. Т. 30. № 5. С. 666—674.

19. Иванова И. М. 1997. Особенности миграции и проблемы рациональной эксплуатации япономорской горбуши у юго-западного Сахалина // В кн.: Первый Конгресс ихтиологов России. Тезисы докладов, сентябрь 1997 г., Астрахань. М. ВНИРО. С. 73—74.

20. Иванова И.М. 1994. Дифференциация поднерестовых скоплений сахалинской горбуши методом склериптограмм // В кн.: Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. С.-П. С. 84—86.

21. Иванова И.М., Октябрьский Г.А. 1989. Применение метода склеритограмм для дифференциации локальных стад сахалинской горбуши // Международный симпозиум по тихоокеанским лососям. Южно-Сахалинск. С. 82—84.

22. Калабушкин Б.А., Салменкова Е.А. 1988. Исследование популяционно-генетической структуры горбуши Сахалино-Курильского региона методом многомерного анализа // Всесоюзное совещание по лососевидным рыбам. Тольятти. С. 144—145.

23. Картавец Ю.Ф. 1991. Изменчивость частот аллелей в пространстве и во времени в популяциях горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Вопросы ихтиологии. Т. 31. Вып. 3. С. 487—495.

24. Мамаев Ю.Л., Парухин А.М., Баева О.М., Ошмарин П.Г. 1959. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб Владивосток. 74 с.

25. Рухлов Ф.Н., Любаева О.С. 1980. Результаты мечения молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) на рыбоводных заводах Сахалинской области в 1976 г. // Вопросы ихтиологии. Т. 20. Вып. 1. С. 134—143.

26. Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В., Афанасьев К.И., Алтухов Ю.П. 1981. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. ДВНЦ АН СССР. Владивосток. С. 95—104.

27. Храмов В.В. 1993. Математическое моделирование популяций горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* Walbaum) // Автореф. дисс. канд. биол. наук. ИОГен РАН. М. 28 с.

28. Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. 1994. Strain intensity and salmon genetic differentiation // Aquaculture and fisheries management. V. 25 (suppl. 2). P. 99—120.

29. Beacham T.D., Withler R.E. and Gould A.C. 1985. Biochemical genetic stock identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) in southern British Columbia and Puget sound // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1474—1483.

30. Fukutaki H., Kato M. 1974. Natal stream areas and offshore distribution of the pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. V. 21. № 2. P. 1—37.

31. Millar, R. M. 1987. Maximum likelihood estimation of mixed stock fishery composition. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 583—590

32. Shaklee J.B., Varnavskaya N. V. 1994. Electrophoretic characterization of odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) populations from the pacific coast of Russia, and comparison with selected north american populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci., V. 51 (Suppl. 1). P. 158—171.

33. Takagi K., Aro K.V., Hart A.C., Dell M.B. 1981. Distribution and origin of pink salmon (*O. gorbusha*) in offshore of the North Pacific Ocean // Bull. INRFC. № 40. 195 p.

34. Varnavskaya N. V., and Beacham T. D. 1992. Biochemical genetic variation in odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) from Kamchatka // Can. J. Zool. 70: 2115—2120.

**Vyalova G.P., Ivanova I.M., Steksova V.V., Omelchenko V.T. Pink salmon of the Sakhalin-Kuril region: differentiation and population composition of marine stocks.**

The results of multilateral researches of pink salmon population organization, being on a theoretical importance and practical interest are presented. The population-genetic, parasitological and morphological (scale study) methods are used with the purpose of study of species population structure and for differentiation of mixed stocks for the period of feeding and anadromous migration. The results of researches testify in favour of the conception of pink local stocks.