УДК 597.553.2

DOI: 10.15853/2072-8212.2017.45.5-23

К ВОПРОСУ ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ СТРУКТУРЫ ЧЕШУИ АЗИАТСКОЙ ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*, WALBAUM), С ЦЕЛЮ ИДЕНТИФИКАЦИИ ВНУТРИВИДОВОГО СОСТАВА МОРСКИХ УЛОВОВ

В.А. Савин, Р.А. Шапоров*, В.С. И., А.В. Бугаев

Н. с.; инж.-исслед.; зав. отд., док. биол. наук.; Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18

Тел., факс: (4152) 41-27-01, 20-16-08. E-mail: savin.v.a@kamniro.ru

*Вед. инж.-программист, Правительство Камчатского края

683000 Петропавловск-Камчатский, пр. Ленина, 1

ГОРБУША, ЧЕШУЯ, СКЛЕРИТЫ, РЕГИОНАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС ЛОКАЛЬНЫХ СТАД, ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СТАД, ИДЕНТИФИКАЦИЯ СТАД, СМЕШАННЫЕ МОРСКИЕ УЛОВЫ

Представлены результаты исследования структуры чешуи азиатской горбуши и оценка возможности ее использования в качестве дифференцирующего маркера при идентификации смешанных морских уловов. На основе анализа реперной базы данных за 2010 г. выделены пять региональных комплексов стад, характеризующихся своеобразием формирования склеритов в первой годовой зоне на чешуе: 1) Япония (о. Хоккайдо); 2) о. Сахалин; 3) северокурильские популяции (о. Парамушир); 4) Западная Камчатка; 5) Восточная Камчатка. Проведен ряд симуляционных тестов, в результате которых выявлена достаточно высокая региональная разрешающая способность созданной модели (в среднем 93,6%). Выполнена идентификация выборок производителей из дрейфтерных уловов РМС «Кадет-701» и СРТМ-К «Леонид Ходыко», отобранных в июне–августе 2010 г., и показано, что ее результаты вполне соответствуют общей промысловой обстановке в исследуемом году. Проанализированы зависимости коэффициентов вариации региональных бутстреп-оценок от количества используемых склеритов ПГЗ. Выявлено, что устойчивость модели достигается при использовании набора из 11–15 склеритов, что дает основание говорить о возможности проводить идентификацию регионального происхождения молоди азиатской горбуши в морских уловах.

TO THE ISSUE OF THE USE OF ASIAN PINK SALMON (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*, WALBAUM) SCALE STRUCTURE FOR IDENTIFICATION IN MIXED MARINE CATCHES

Vladimir A. Savin, Roman A. Shaporev*, Viktor S. I., Alexander V. Bugaev

Researcher; Researcher Engineer; Head of Dep., Dr. Sc. (Biology); Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography

683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18

Tel., fax: (4152) 41-27-01, 20-16-08. E-mail: savin.v.a@kamniro.ru

*Leading software engineer, The Government of the Kamchatka Territory

683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Lenin Square, 1

PINK SALMON, SCALE, SCLERITES, REGIONAL COMPLEX OF LOCAL STOCKS, STOCK DIFFERENTIATION, STOCK IDENTIFICATION, MIXED MARINE CATCHES

Results of analysis of Asian pink salmon scale structure are demonstrated and estimation of the possible use of the structure as a differentiation marker in identification of mixed marine catches is made. Five regional complexes of stocks are figured out on the base of the analysis of baselines collected in 2010, each having specific formation of sclerites in the first annual zone on the scale: 1) of Japan (Hokkaido); 2) of Sakhalin; 3) Northern Kuril populations (Paramushir); 4) of West Kamchatka; 5) of East Kamchatka. A complex of simulation tests is applied and results demonstrate quite high regional resolution ability of the model suggested (93.6% averaged). Identification is made for the samples from the drift net catches collected by RMV “Kadet-701” and SRTM-K “Leonid Khodyko” in June–August of 2010, and it is demonstrated that the results illustrate general commercial conjuncture in the year of the research. Correlations between coefficients of variation of the regional boot-stripe values and the number of sclerites used (in the zone of the 1st year) were analyzed. It is demonstrated that the model is stable when the number of the sclerites used is 11–15, and that allows regional identification of Asian juvenile pink salmon in marine catches possible.

Необходимость организации и регулирования промысла ставит перед современной рыбохозяйственной наукой ряд задач, где одной из основных является дифференциация локальных стад тихоокеанских лососей и идентификация их на путях нагульных и нерестовых миграций. Особенно

остро этот вопрос стоит для горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*, Walbaum) — наиболее массового вида тихоокеанских лососей, которому свойственны не только многолетние тренды изменения численности, но и значительные колебания запаса в смежные годы, что связано с обычным для многих рай-

онов доминированием одного из поколений четных или нечетных лет.

Современные популяционные исследования лососей, связанные с выявлением внутривидовой подразделенности, в основном опираются на два методологических подхода: выявление фенотипических и генетических дифференцирующих маркеров. Каждый из методов обладает своими достоинствами и недостатками, которые необходимо учитывать для достижения оптимального результата при выполнении поставленных рыбохозяйственных задач. Настоящее исследование относится к первому направлению, т. к. в качестве дифференцирующего критерия в работе использована чешуя азиатской горбуши.

Использование чешуи горбуши в качестве дискриминирующего маркера, в отличие от других видов лососей, связано с определенными специфическими особенностями. К ним, в первую очередь, относится отсутствие пресноводного кольца, анализ структуры которого достаточно успешно применяется, в частности, при дифференциации нерки (Бугаев В.Ф., 1978, 1995). Это связано с коротким периодом пребывания горбуши в пресной речной воде: закладка чешуи происходит при достижении рыбой длины 4–6 см (Pearson, 1966), когда она уже скатилась и находится в прибрежных морских водах. Тем не менее к настоящему времени опубликовано уже достаточное количество работ, которые позволяют говорить о наличии региональных особенностей при формировании склеритов у данного вида, которые можно использовать в качестве дифференцирующих маркеров. В качестве примера ниже рассмотрим основные методы анализа изменчивости чешуи горбуши и некоторые результаты, полученные отечественными учеными.

В начале восьмидесятых годов прошлого века анализ различных сочетаний типов роста чешуи, ширины четырех зон из пяти склеритов и количества склеритов в зоне первого года жизни позволил выделить три крупные азиатские группировки стад: восточнокамчатскую, североохотоморскую и южноохотоморскую (Грачев, 1983). Позднее при исследовании чешуи горбуши из основных районов воспроизводства и промысла на Сахалине был впервые применен метод склеритограмм (Иванова, Октябрьский, 1990). Авторами показано, что значения величины склеритов в зимнем кольце и первых склеритов в плюсовой зоне позволяют диф-

ференцировать отдельные локальные группировки (япономорского и тихоокеанского происхождения) горбуши в смешанных скоплениях.

Комплексное исследование изменчивости сахалинской горбуши, включающее анализ структуры чешуи и морфометрических данных, позволило выявить отличия локальных стад Юго-Восточного Сахалина от популяций юго-западной части острова и залива Анива (Иванков и др., 1996). И.М. Иванова, изучив пять критериев первой морской зоны чешуи (число склеритов в первой и второй половинах этой зоны, расстояние от центра чешуи до внешнего края зоны, расстояние от центра до внешнего края пятого склерита и расстояние между внешними краями пятого и десятого склеритов), показала достоверные фенотипические различия между локальными стадами р. Амур, Восточной Камчатки, о-вов Сахалин, Кунашир и Хоккайдо (Иванова, 1997). На основе полученных результатов была выполнена идентификация смешанных морских выборок, выловленных в Японском и Охотском морях, а также в прикурильских водах Тихого океана.

Цикл работ, посвященный изучению изменчивости структуры чешуи горбуши и идентификации на ее основе траловых уловов, опубликован О.С. Темных и соавторами (Темных, 1997, 1998, 2001а, б, 2004; Темных и др., 1997, 2002). В данных исследованиях использован метод склеритограмм и показано, что популяции, относящиеся к крупным региональным комплексам, имеют выраженные различия в строении первой годовой зоны на чешуе (ПГЗ). Так, склеритограмма ПГЗ горбуши Восточносахалинского и Южнокурильского регионов характеризуется наличием зоны локального минимума, соответствующей зоне эстуарного кольца, в то время как для горбуши, нерестящейся в реках Камчатки и северного побережья Охотского моря, распределение межсклеритных расстояний на склеритограмме ПГЗ более равномерное.

Указанная особенность позволяет разделять эти два крупных («южный» и «северный») миграционных потока в смешанных скоплениях в морской период жизни и, по мнению автора, имеет наибольшую целесообразность применения для Охотоморского региона (Темных, 1998).

Н.П. Антонов с соавторами, изучив изменчивость чешуи горбуши, нерестящейся в реках Камчатки, северного побережья Охотского моря, а

также островов Хоккайдо, Сахалин и Итуруп в 1997–2000 гг., пришли к выводу, что вероятность идентификации отдельных локальных стад достаточно низка и колеблется в пределах 0–85% (Антонов, Балуева, 2000; Антонов и др., 2005). Отмечено, что популяции четных лет дифференцируются, в среднем, с большей точностью, чем нечетных. Для увеличения точности идентификации авторы объединяют близко расположенные локальности по степени сходства структуры чешуи, на основании чего выделяют следующие группы популяций: Японская, Сахалинская, Итурупская, Магаданская, Западнокамчатская и Восточнокамчатская. Также, на основе созданной реперной базы данных, была выполнена идентификация смешанных морских выборок из дрейфтерных уловов в Беринговом море и северо-западной части Тихого океана (Антонов, Балуева, 2000).

Метод сопоставления склеритограмм позволил выявить высокодостоверные различия горбуши внутри Сахалино-Курильского региона (Каев, Ромасенко, 2001). Анализируя первую и вторую годовые зоны роста чешуи, авторы дифференцируют региональные комплексы, жизненный цикл которых связан с обитанием в Японском и Охотском морях. Позднее А.М. Каев, используя распределения склеритограмм ПГЗ на чешуе, пришел к выводу, что превышение в 4,6 раза вылова горбуши над прогнозными ожиданиями у восточного побережья Сахалина в 2006 году связано с необычно высокой выживаемостью данного вида за годы исследований в этом регионе (Каев, 2007).

Подводя итог вышесказанному, можно сделать вывод, что чешуя горбуши, при относительной доступности сбора материала и невысокой себестоимости работ, является достаточно информативным маркером. Несмотря на то, что используемые в описанных работах методы исследования дифференцирующих особенностей формирования склеритов не позволяли получать стабильные надежные оценки на уровне отдельных популяций, при анализе крупных региональных группировок вероятность их идентификации, как правило, была на уровне, удовлетворяющем требованиям, предъявляемым к рыбохозяйственной науке в текущий момент.

В настоящее время развитие компьютерных технологий позволяет существенно расширить возможности исследования в данном направлении. Автоматизация процесса выбора и вычисления

дифференцирующих критериев дает возможность рассчитывать на значительное сокращение времени обработки при максимально полном и детальном анализе строения чешуи. Такой подход, с большой долей вероятности, должен способствовать улучшению результатов дифференциации как региональных комплексов популяций, так и отдельных локальных стад, что, в свою очередь, должно отразиться и на более точных оценках идентификации смешанных морских скоплений на путях нагульных и преднерестовых миграций.

Последние несколько лет в КамчатНИРО проводились исследования, целью которых являлись разработка и усовершенствование методики автоматизированного получения дискриминирующих критериев на основе подготовленного заранее пакета сканированных имиджей чешуи. Первоначально эта методика была применена для выявления фенотипической изменчивости кеты (Шапорев и др., 2007, 2014; Бугаев А.В. и др., 2012а, б, 2014; Bugaev et al., 2012; Савин и др., 2015), а позднее — адаптирована для анализа чешуи горбуши. Полученные предварительные результаты, представленные в ряде публикаций (Savin et al., 2012; Bugaev et al., 2012; Бугаев А.В. и др., 2013; Бугаев А.В., 2015), показали перспективность данного подхода и необходимость продолжения научных изысканий в выбранном направлении.

Таким образом, настоящая работа представляет собой как обобщение ранее опубликованных нами результатов, так и новые данные об изменчивости структуры чешуи азиатской горбуши, а ее цель — оценка возможности применения особенностей строения чешуи горбуши в качестве дифференцирующего маркера при региональной идентификации смешанных морских уловов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для создания реперной базы данных были использованы чешуйные пробы, собранные из речных уловов горбуши западного и восточного побережий Камчатки, Сахалина, о-вов Парамушир (Курильские о-ва) и Хоккайдо (Япония) сотрудниками КамчатНИРО, СахНИРО, Севвострыбвода, а также национального лососевого центра (г. Саппоро, Япония) в 2010 г. (рис. 1). Всего в качестве реперов исследовано 3486 особей горбуши из 33 азиатских локальных стад, а общее количество обработанных образцов чешуи составило 11 825 экземпляров (табл. 1).

В качестве смешанных выборок для данного исследования был использован материал, собранный в ходе проведения дрейферного промысла в водах ИЭЗ РФ в июне–августе 2010 г. на промысловых судах РМС «Кадет-701» и СРТМ-К «Леонид Ходыко» (рис. 2). Лов осуществлялся в следующих промысловых районах: Карагинская подзона — 61.02.1 (период взятия проб: 12.06–23.06; 4.07), Петропавловск-Командорская подзона — 61.02.2 (24.06–19.07), Тихоокеанская подзона — 61.03.1 (10.06–23.06; 13.07; 20.07–23.07; 8.08–16.08), Камчатско-Курильская подзона —

61.05.4 (25.07–6.08). Производителей горбуши отбирали из стандартных промысловых дрейферных сетей (длина одной сети ~ 50 м, высота стенки ~ 9 м, ячей — 65 мм), после чего анализировали согласно стандартной методике, принятой для данных экспедиционных исследований (Карпенко и др., 1997; Ерохин, 2007).

За все время исследований был выполнен полный биологический анализ (ПБА) для 726 особей горбуши: 376 экз. на борту РМС «Кадет-701» и 350 экз. — на СРТМ-К «Леонид Ходыко». После камеральной обработки и отбраковки чешуи, не-

Рис. 1. Локализация сбора проб горбуши в нерестовых водоемах западного и восточного побережий Камчатки, Сахалина, о-вов Парамушир (Курильские о-ва) и Хоккайдо (Япония), использованных для формирования чешуйной реперной базы 2010 г. Номера соответствуют таковым в табл. 1
Fig. 1. The map of sampling pink salmon in spawning rivers on the west and east coasts of Kamchatka, Sakhalin, Paramushir and Hokkaido islands use for making scale baseline 2010. The numbers like in the table 1

пригодной для дальнейшей работы (с разрушенной структурой склеритов), общее количество исследуемых особей немного уменьшилось (табл. 2).

Создание цифровых имиджей чешуи из реперных и смешанных выборок проводили с помощью визуально-аналитической системы LEICA DMLS DC 100. Склеритограммы по первым 20 склеритам получали по всей чешуйной пластинке с помощью авторского программного пакета Р.А. Шапорева и др. (2007). При этом, по возможности, использовали по несколько образцов чешуи (максимум

восемь) от каждой особи в целях получения более объективных и устойчивых оценок.

Дифференциацию комплексов стад горбуши осуществляли методом многомерного шкалирования на основе квадрата расстояний Махаланобиса в статистическом пакете Statistica 6.0. Выбор метода многомерного шкалирования, как способа представления структурной организации изучаемого массива данных, определен нечетким или вероятностным характером кластеризации реперов в соответствии с их региональной принад-

Таблица 1. Локализация, период сбора и объем обработанного материала, использованного при формировании реперной базы данных за 2010 г.

Table 1. The area and the time of sampling, the sample size analyzed for making the baseline 2010

Регион Region	№	Локальность Sampling area	Период сбора Time of sampling	Количество / Number	
				особей individuals	чешуи scales
Япония (о. Хоккайдо) Japan (Hokkaido)	1	р. Ичани / Ichani	15.09	187	187
	2	р. Токор / Tokoro	24.08–27.09	239	239
О. Сахалин Sakhalin	3	пр. оз. Айнское / Aynskoye	16.08	31	107
	4	р. Новоселка / Novoselka	1.07	93	270
	5	р. Урюм / Urum	27.08	98	450
	6	р. Очепуха / Ocherpukha	август	50	188
	7	р. Бахура / Bakhura	6.08	50	187
	8	р. Найба / Naiba	6.07	20	71
	9	р. Фирсовка / Firsovka	4.08	50	198
	10	р. Дудинка / Dudinka	27.07–20.08	207	834
	11	р. Лазовая / Lazovaya	19.07	59	165
	12	р. Поронай / Poronay	21.08	25	74
	13	р. Лангери / Langeri	13.08	98	364
Курильские о-ва (о. Парамушир) Kuril Islands (Paramushir)	14	р. Шелеховка / Shelekhovka	3.08	33	50
	15	р. Океанская / Okeanskaya	11.08	37	60
Западная Камчатка West Kamchatka	16	р. Палана / Palana	30.07–18.08	68	270
	17	р. Хайрюзова / Khairyuzova	4.08–13.08	120	478
	18	р. Ича / Icha	5.07–11.08	171	663
	19	р. Крутогорова / Krutogorova	30.07–2.09	165	640
	20	р. Колпакова / Kolpakova	24.07–4.09	165	642
	21	р. Б. Воровская / B. Vorovskaya	25.06–21.08	174	658
	22	р. Кихчик / Kikhchik	18.08–3.09	152	521
	23	р. Утка / Utkha	23.07–13.08	167	593
	24	р. Большая / Bolshaya	24.07–4.08	150	578
	25	р. Опала / Opala	15.07–2.08	155	612
Восточная Камчатка East Kamchatka	26	р. Паратунка / Paratunka	–	75	285
	27	р. Авача / Avacha	22.06	48	183
	28	р. Налычева / Nalycheva	2.07	93	364
	29	р. Жупанова / Zhupanova	11.07–28.07	149	575
	30	р. Хайлюля / Khailulya	17.07–30.07	144	527
	31	р. Вывенка / Vyvenka	19.06–27.06	67	227
	32	р. Апука / Apuka	5.07	69	266
	33	р. Аничкланваям Anichklanvayam	20.07–22.07	77	299
Всего / In total				3486	11 825

Таблица 2. Локализация, период сбора и объем обработанного материала из дрейтерных уловов РМС «Кадет-701» и СРТМ-К «Леонид Ходыко» в 2010 г.

Table 2. The area and the time of sampling, the sample size analyzed in the drift net catches of the RMV “Kadet-701” and the SRTM-K “Leonid Khodyko” in 2010

Подзоны Subzone	Период взятия проб Time of sampling	Число особей Fish sample size	Кол-во образцов чешуи Scale sample size
61.02.1	12.06–23.06; 04.07	37	87
61.02.2	24.06–19.07	302	886
61.03.1	10.06–23.06; 13.07; 20.07–23.07; 8.08–16.08	167	526
61.05.4	25.07–06.08	211	605
ИЭЗ РФ RF EEZ	12.06–12.08	717	2104

Рис. 2. Схема промысловых районов и локализации мест сбора проб горбуши из дрейфтерных уловов РМС «Кадет-701» и СРТМ-К «Леонид Ходыко» в июне–августе 2010 г.

Fig. 2. The scheme of the commercial fishery districts and of the sampling points from pink salmon drift net catches by the RMV “Kadet-701” and the SRTM-K “Leonid Khodyko” in June–August of 2010

лежностью. Классификация (идентификация) смешанных выборок произведена методом максимального правдоподобия. Реализация ЕМ-алгоритма по МЛЕ-оценкам долей гауссовских смесей с процедурой бутстрепа, а также расчет линейных дискриминантных функций выполнены в среде статистической обработки R 2.14.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Реперная база данных

График распределения центроидов реперов в пространстве многомерного шкалирования представлен на рисунке 3, анализ которого позволил определить следующие основные региональные комплексы горбуши четного поколения: 1) японские популяции о. Хоккайдо; 2) о. Сахалин; 3) се-

верокурильские популяции о. Парамушир; 4) Западная Камчатка и 5) Восточная Камчатка (представлена двумя группами стад, нерестящихся в юго-восточной и северо-восточной частях полуострова). Характер агломерации выборок хорошо соответствует их географической подразделенности и в целом подобен региональным комплексам, выделенным ранее на основе анализа строения чешуи (Антонов и др., 2005), а также генетическими методами (Варнавская, 2006). Необходимо отметить, что отсутствие в реперной базе стад материкового побережья Охотского и Японского морей, а также довольно ограниченная информация о своеобразии популяций Курильских о-вов (в частности, отсутствие реперов крупных и важных, в промысловом значении, южно-курильских стад) и Японии не позволяют нам в полной мере представить схему региональной организации азиатской горбуши четной линии.

Для оценки качества построенной модели, в частности для определения ее разрешающей способности, был проведен ряд симуляционных тестов, результатом которых являются распределения оценок и их соответствующие параметры

различных, т. н. «нулевых» выборочных сценариев. Значения региональных долей получены как результат суммирования МЛЕ-долей реперов определяющих данный регион. Выборки из рек Шелеховка и Океанская объединены в единый репер Курильских островов в силу их недостаточной репрезентативности. Результаты симуляции показали, что региональная разрешающая способность созданной модели составляет от 78,6% для Курильских островов до 99,9% для Восточной Камчатки (в среднем 93,6%) (табл. 3). На уровне отдельных реперов региональная разрешающая способность составляла в среднем 91,0%. В серии тестов Хотеллинга прецедентов идентичности оценок векторов средних по выборкам из исследуемых локальностей выявлено не было. Таким

образом, оцененный уровень точности является наилучшим при идентификации горбуши четного поколения на основе изменчивости структуры чешуи и сопоставим или превышает аналогичные значения, полученные в ходе предыдущих исследований изменчивости изотимов (Варнавская, 2006) и митохондриальной ДНК (Шпигальская и др., 2012). Применение определенных подходов при формировании реперной базы данных, а именно расчет склеритограммы по всей площади чешуйной пластинки и использование дублирующих образцов чешуи с каждой особи, позволило частично элиминировать источники вариабельности классов, и, как следствие, в значительной мере снизить величину ошибки модели.

Необходимо отметить, что используемый при построении классификатора принцип максимального правдоподобия является одним из самых распространенных подходов при идентификации

смешанных выборок лососей, как по структуре чешуи (Бугаев А.В., 2003а, 2005, 2011; Бугаев А.В. и др., 2006, 2009, 2012а, б), так и по различным системам генетических маркеров (Варнавская, 2006; Шпигальская и др., 2012). Идентификация по указанному принципу, являясь оптимальной с точки зрения минимизации ее ошибок, тем не менее приводит к несколько оптимистичным результатам в оценке ее качества, поскольку налагает достаточно жесткие требования на соответствие выборок представлению плотностных распределений генеральных совокупностей идентифицируемых локальностей. При идентификации реальных смешанных морских выборок, в условиях отсутствия полной информации по характеристикам всех без исключения стад, определяющих исследуемые регионы, а также существования явления расовой подразделенности изучаемого вида, следует ожидать несколько большей доли

Рис. 3. Распределение чешуйных центроидов локальных стад горбуши Западной и Восточной Камчатки, Сахалина, о-вов Парамушир (Курильские о-ва) и Хоккайдо (Япония) 2010 г. возврата, построенное методом многомерного шкалирования на основе расстояний Махаланобиса
Fig. 3. The distribution of the scale centroids of the local stocks of pink salmon of West and East Kamchatka, Sakhalin, Paramushir (Kuril Islands) and Hokkaido (Japan) in returns of 2010, bolted by the method of the multi-dimensional scaling based on Mahalanobis distances

неверно классифицированных особей, чем указано в таблице 3.

В противоположность вышесказанному, наиболее консервативными являются оценки, полученные с помощью метода классических линейных дискриминантных функций, основная идея которого заключается в простом маркировании обла-

стей признакового пространства. Результаты идентификации региональных массивов данных с использованием этого метода показали, что оценки качества, несмотря на общее их снижение (в среднем с 93,6 до 80,5%), остаются достаточно высокими (табл. 4). Вероятность региональной идентификации отдельных стад также немного снизи-

Таблица 3. Значения оценок разрешающей способности региональных комплексов стад горбуши 2010 г. возврата, где: *MLE* — средняя оценка по максимальному правдоподобию; *SD* — стандартное отклонение; *CI* — 95%-й симметричный доверительный интервал; *N* — число особей

Table 3. The values of the resolution ability values for the complexes of pink salmon stocks in the return in 2010, where: *MLE* — the average value from the maximum credibility; *SD* — the standard deviation; *CI* — 95% symmetric confidence interval; *N* — fish sample size

N, экз.	Западная Камчатка West Kamchatka	Восточная Камчатка East Kamchatka	Курильские острова* Kuril Islands*	Сахалин Sakhalin	Япония Japan
	1487	722	70	781	426
<i>MLE</i>	0,994	0,005	0,000	0,001	0,000
<i>SD</i>	0,007	0,007	0,000	0,003	0,001
<i>CI low</i>	0,980	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>high</i>	1,000	0,018	0,000	0,008	0,002
<i>MLE</i>	0,001	0,999	0,000	0,001	0,000
<i>SD</i>	0,002	0,003	0,000	0,002	0,001
<i>CI low</i>	0,000	0,994	0,000	0,000	0,000
<i>high</i>	0,005	1,000	0,000	0,003	0,002
<i>MLE</i>	0,015	0,080	0,786	0,117	0,003
<i>SD</i>	0,019	0,056	0,060	0,055	0,008
<i>CI low</i>	0,000	0,000	0,668	0,010	0,000
<i>high</i>	0,052	0,191	0,903	0,224	0,018
<i>MLE</i>	0,005	0,003	0,000	0,991	0,002
<i>SD</i>	0,006	0,004	0,000	0,007	0,003
<i>CI low</i>	0,000	0,000	0,000	0,977	0,000
<i>high</i>	0,016	0,009	0,000	1,000	0,008
<i>MLE</i>	0,005	0,007	0,000	0,077	0,912
<i>SD</i>	0,004	0,005	0,000	0,022	0,022
<i>CI low</i>	0,000	0,000	0,000	0,034	0,868
<i>high</i>	0,013	0,018	0,001	0,120	0,956
В среднем, % Average, %	93,6%				

Примечание. Средние *MLE* оценки получены методом бутстрепа с числом повторов $R = 100$; бутстреп произведен по реперам и по смешанной выборке; * — оценки по данному региону приведены по объединенным выборкам в единый репер.
Note. The average *MLE* values obtained by the bootstrap method with the number of repetitions $R = 100$; the bootstrap was made on the baselines and the mixed sample; * — the values for this region were transformed from the united samples into one baseline.

Таблица 4. Значения оценок разрешающей способности региональных комплексов стад горбуши 2010 г. возврата на основе линейных дискриминантных функций
Table 4. The values of the resolution ability for the regional stock complexes of pink salmon in return 2010 based on the linear discriminant functions

Регион Region	Западная Камчатка West Kamchatka	Восточная Камчатка East Kamchatka	Курильские острова Kuril Islands	Сахалин Sakhalin	Япония Japan
N, экз.	1487	722	70	781	426
Западная Камчатка West Kamchatka	0,855	0,094	0,000	0,046	0,005
Восточная Камчатка East Kamchatka	0,163	0,759	0,001	0,072	0,004
Курильские острова Kuril Islands	0,029	0,043	0,871	0,057	0,000
Сахалин / Sakhalin	0,078	0,046	0,003	0,846	0,026
Япония / Japan	0,042	0,026	0,002	0,237	0,693
В среднем по регионам, % Average by regions	80,5%				
	Северные регионы Northern regions		Южные регионы Southern regions		
Северные регионы Northern regions	0,936		0,064		
Южные регионы Southern regions	0,088		0,912		

лась, составив в среднем 84,1%. Очевидно, что минимально возможные значения ошибок, которые могут быть достигнуты при этом подходе, вне зависимости от рассматриваемой для идентификации системы маркеров, определяются в конечном итоге уровнем существующего межрегионального стрейнга. Таким образом, полученные значения ошибочной классификации особей могут служить некоторым ориентиром для предосторожной верхней оценки его величины. Например, в нашем случае, при рассмотрении двух крупных региональных комплексов стад, «северного» и

«южного», эти оценки составляют 6,4 и 8,8% соответственно (табл. 4), что вполне сопоставимо с результатами, полученными О.С. Темных (1998).

Идентификация смешанных выборок

Оценка регионального состава дрифтерных уловов в 2010 году показала, что в большинстве рассматриваемых промысловых районов преобладали стада горбуши, нерестящиеся в реках западного побережья Камчатки (табл. 5, рис. 4). Максимальная доля западнокамчатской рыбы выявлена в Камчатско-Курильской подзоне (87,5%), а

Таблица 5. Значения оценок регионального состава стад горбуши из дрифтерных уловов в ИЭЗ РФ в 2010 г., где *MLE* — точечная оценка по максимальному правдоподобию состава наблюдаемой смеси; *MLE* — средняя оценка по максимальному правдоподобию; *SD* — стандартное отклонение; *CI* — 95%-й симметричный доверительный интервал

Table 5. The values of the regional composition of pink salmon stocks in the drift net catches in the EEZ of Russia in 2010, where *MLE* – a point value from the maximum likelihood of the composition of the observed mixture; *MLE* – the average value from the maximum likelihood; *SD* – the standard deviation; *CI* – 95% symmetrical confidence interval

Подзоны Subzones	Число особей Number of fish	Регион / Region	<i>MLE</i>	$\overline{MLE}$	<i>SD</i>	<i>CI</i>	
						<i>low</i>	<i>high</i>
61.02.1	37	Западная Камчатка West Kamchatka	0,031	0,332	0,206	0,000	0,736
		Восточная Камчатка East Kamchatka	0,915	0,558	0,238	0,092	1,000
		Курильские острова / Kuril Islands	0,000	0,000	0,003	0,000	0,006
		Сахалин / Sakhalin	0,000	0,080	0,076	0,000	0,229
		Япония / Japan	0,054	0,030	0,038	0,000	0,104
61.02.2	302	Западная Камчатка West Kamchatka	0,748	0,695	0,073	0,552	0,837
		Восточная Камчатка East Kamchatka	0,118	0,195	0,100	0,000	0,390
		Курильские острова Kuril Islands	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
		Сахалин / Sakhalin	0,128	0,107	0,054	0,001	0,213
		Япония / Japan	0,006	0,003	0,005	0,000	0,014
61.03.1	167	Западная Камчатка West Kamchatka	0,728	0,663	0,113	0,442	0,884
		Восточная Камчатка East Kamchatka	0,179	0,224	0,109	0,009	0,438
		Курильские острова / Kuril Islands	0,000	0,001	0,003	0,000	0,007
		Сахалин Sakhalin	0,093	0,112	0,053	0,008	0,217
		Япония Japan	0,000	0,000	0,001	0,000	0,002
61.05.4	211	Западная Камчатка West Kamchatka	0,875	0,845	0,054	0,739	0,950
		Восточная Камчатка East Kamchatka	0,024	0,055	0,051	0,000	0,155
		Курильские острова / Kuril Islands	0,000	0,000	0,002	0,000	0,004
		Сахалин / Sakhalin	0,073	0,079	0,041	0,000	0,160
		Япония / Japan	0,028	0,021	0,014	0,000	0,049
Суммарно по всем подзонам In all subzones in total	717	Западная Камчатка West Kamchatka	0,788	0,740	0,047	0,648	0,832
		Восточная Камчатка East Kamchatka	0,100	0,147	0,066	0,017	0,276
		Курильские острова / Kuril Islands	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
		Сахалин / Sakhalin	0,102	0,105	0,041	0,024	0,186
		Япония / Japan	0,010	0,009	0,005	0,000	0,019

Примечание. Средние $\overline{MLE}$ оценки получены методом бутстрепа с числом повторов $R = 100$; бутстреп произведен по реперам и по смешанной выборке.

Note. The average $\overline{MLE}$ values were obtained by the bootstrap method with the number of repetitions $R = 100$; the bootstrap was carried out on the baselines and the mixed sample.

Рис. 4. Результаты региональной идентификации стад горбуши из дрейфтерных уловов РМВ «Кадет-701» и СРТМ-К «Леонид Ходыко» в июне–августе 2010 г: А — по промысловым подзонам; Б — в общем в ИЭЗ РФ
 Fig. 4. The results of the regional identification of pink salmon stocks from the drift net catches by the RMV “Kadet-701” and the SRTM-K “Leonid Khodyko” in June–August of 2010: A – by commercial subzones; Б – in the total in the EEZ of Russia

в среднем по всем промыслам она составила 78,8%. Восточнокамчатская горбуша доминировала в уловах в Карагинской подзоне (91,5%). В других районах количество особей, идентифицируемое по принадлежности к Восточной Камчатке, колебалось от 2,4 до 17,9%. Суммарно же, по всей исследуемой акватории, доля рыбы, нерестящейся на восточном побережье Камчатки, составила около 10,0%. Практически таким же оказалось и общее количество горбуши, идентифицируемой по происхождению как сахалинская (10,2%) (рис. 4, табл. 5).

В трех (из четырех) промысловых районах было также отмечено небольшое количество особей, принадлежащих популяциям о. Хоккайдо, однако общая их численность не превысила 1,0%, что находится в пределах статистической ошибки модели. Проведенный анализ не выявил в дрейтерных уловах северокурильских популяций.

Анализируя результаты идентификации, возникает естественный вопрос: насколько полученные оценки соответствуют реальной промысловой обстановке в текущем году? Как известно, основными региональными центрами, определяющими численность дальневосточной горбуши четного поколения, являются стада рек Западной Камчатки, о. Сахалин и Южных Курильских островов (суммарно 88,4% от фактического прибрежного

вылова по Дальневосточному бассейну (Шунтов, Темных, 2010) и 83,9% по Азиатско-Тихоокеанскому региону в 2010 г.). Нельзя не отметить численность японских популяций, которые также вносят достаточно весомый вклад в общую численность вида в азиатской части ареала, составляя около 5% в общем прибрежном вылове 2010 г. (рис. 5, табл. 6).

Необходимо понимать, что данные прибрежных уловов, величина которых в немалой степени зависит от материально-технической базы рыбодобывающих предприятий и других сопутствующих путине нюансов, не могут служить абсолютным ориентиром, на который можно безоглядно ссылаться, как на показатель региональной численности вида. Тем не менее они вполне могут использоваться для получения общих представлений о мощности нерестовых подходов. Таким образом, сопоставив данные идентификации дрейтерных уловов с относительными величинами выловов в соответствующих регионах в 2010 г., была получена следующая картина (рис. 6). Очевидно, что выявленные в смешанных морских выборках суммарные доли «северной» (Западная и Восточная Камчатка) рыбы существенно превышают соответствующие относительные величины прибрежного вылова, в то время как доли «южной» (Сахалин и Япония) — значительно ниже.

Рис. 5. Относительные величины прибрежных уловов горбуши в промысловых районах Азиатско-Тихоокеанского бассейна в 2010 г. (Шунтов, Темных, 2010; данные NPAFC (http://www.npafc.org/new/science_statistics.html))
Fig. 5. The relative values of the coastal catches of pink salmon in the commercial fishery zones in the Asian Pacific basin in 2010 (Shuntov, Temnykh, 2010; the data by NPAFC (http://www.npafc.org/new/science_statistics.html))

В полученных результатах идентификации, по нашему мнению, нет существенных противоречий, если учитывать ограниченность реперной базы и, в большей степени, специфику дрефтерного промысла. Так, в очередной раз отметим отсутствие реперов из целого ряда регионов, популяции которых хоть и являются в своем большинстве малочисленными, в сумме составляют более 20% общего прибрежного вылова Азиатско-Тихоокеанского бассейна в 2010 г. (в том числе крупные южнокурильские стада (14,2%)) (рис. 5, табл. 6). Таким образом, при проведении MLE-анализа, когда в смешанной выборке попадает особь из региона, не представленного в базе данных, модель относит ее к реперной выборке наиболее (максимально) схожей с ней, и, соответственно, ошибочно увеличивает (уменьшает) какую-либо оценку. Однако мы считаем, что непосредственно этот фактор не очень сильно влияет на итоговый результат, т. к. речь идет об идентификации полово-

зрелой части стад, идущей на нерест, в отличие от посткатадромных скоплений горбуши в Охотском море, когда происходит смешение рыб из разных регионов и отсутствие каких-либо реперов может существенно повлиять на получаемые оценки.

По нашему мнению, на результаты идентификации более значительное влияние оказывает непосредственно специфика отечественного дрефтерного промысла, который, как известно, нацелен, в основном, на вылов наиболее ценного вида — нерки. Вследствие этого дрефтерные порядки стараются выставлять таким образом, чтобы как можно более полно обловить преднерестовые скопления двух основных промысловых стад Камчатки — рек Озерная и Камчатка, среднегодовая численность нерестовой части которых относительно всей камчатской нерки составляет около 50 и 25% соответственно (Бугаев В.Ф., 1995; Варнавская и др., 2005). Таким образом, в середине июня – начале июля работы в Карагинской под-

Таблица 6. Фактический прибрежный вылов горбуши в Азиатско-Тихоокеанском регионе в 2010 г. (по: Шунтов, Темных, 2010; данные NPAFC (http://www.npafc.org/new/science_statistics.html))
Table 6. The infact coastal catch of pink salmon in the Asia-Pacific region in 2010 (from: Shuntov, Temnykh, 2010; the data by NPAFC)

Район / District	Вылов (тыс. т) / Catch (th. t)	%
Западная Камчатка / West Kamchatka	90,1	42,9
Восточная Камчатка / East Kamchatka	6,9	3,3
О. Сахалин / Sakhalin	56,3	26,8
Северные Курильские о-ва / North Kuril Islands	0,3	0,1
Южные Курильские о-ва / South Kuril Islands	29,8	14,2
Амурский бассейн / The Amur basin	6,4	3,0
Татарский пролив (Хабаровский край) / Tatar Strait (Khabarovsk territory)	6,0	2,9
Охотско-Аянский / Okhotsk-Ayan	0,7	0,3
Приморье / Primorye	2,3	1,1
Магаданская область / Magadan region	0,4	0,2
Анадырский / Anadyr	0,1	0,0
Япония / Japan	10,8	5,1
Всего / In the total	210,1	100,0

Рис. 6. Региональное соотношение производителей горбуши из дрефтерных уловов в ИЭЗ РФ (I) и общий прибрежный вылов вида в соответствующих районах промысла (относительно всего Азиатско-Тихоокеанского бассейна) (II) в 2010 г.

Fig. 6. The regional ratio for pink salmon in the drift net catches in the EEZ of Russia (I) and the total coastal catch of pink salmon in the relevant commercial fishery districts (in sense of the Asian Pacific basin in the whole) (II) in 2010

зоне проводились фактически на ее южной границе (56-я параллель), а в Петропавловск-Командорской подзоне — южнее командорской островной группы (рис. 2, табл. 2). В этот период на рассматриваемой акватории происходит, главным образом, облов основной и арьергардной частей нерестовых скоплений нерки р. Камчатки, а также второстепенных восточнокамчатских стад этого вида (Бугаев А.В., 2003б). В связи с этим, вероятность попадания в дрейферные сети производителей восточнокамчатской (в основном западноберинговоморской) горбуши достаточно велика, т. к. именно здесь проходит один из путей ее анадромных миграций (Шунтов, Темных, 2011).

С началом июля дрейферные суда начинают постепенно смещаться на юг, с целью облова мигрирующего озерновского стада, и к концу июля достигают оконечности полуострова (мыс Лопатка) (Бугаев А.В., 2003б). В этот период проходит вылов горбуши из многочисленных нерестовых

скоплений западнокамчатских и, в меньшей степени, сахалино-курильских популяций, идущих на нерест через северокурильские проливы (Шунтов, Темных, 2010, 2011). В Охотское море (Камчатско-Курильская подзона) суда заходят в конце июля — начале августа и выставляют промысловые порядки в непосредственной близости от 12-мильной зоны на траверзе р. Озерной, в связи с чем доминирование в уловах западнокамчатской горбуши выглядит более чем вероятно.

Еще одним фактором, влияющим на итоговые оценки в нашей работе, является характеристика орудий лова. По результатам летней траловой съемки НИС «Профессор Кагановский», проведенной с 1 июня по 8 июля в 2010 г. в прикурильских водах Тихого океана, было выделено два района повышенных концентраций горбуши («южный» и «северный»), разделенных полосой пониженных уловов от Средних Курил на юго-восток (рис. 7). Авторы показывают, что к юго-западу от

Рис. 7. Пространственное распределение траловых уловов горбуши на фоне поверхностных изотерм в верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана (НИС «Профессор Кагановский», 1.06–8.07.2010 г.): 1 — 0; 2 — 1–10; 3 — 11–50; 4 — 51–100; 5 — 101–370 экз./час. трал. (Шунтов, Темных, 2010)
Fig. 7. The spatial distribution of the trawl catches of pink salmon against the background of the surface isotherms in the upper epipelagic zone of the Pacific Ocean waters near the Kurils (the R/V “Professor Kaganovsky”, 1.06–8.07.2010): 1 — 0; 2 — 1–10; 3 — 11–50; 4 — 51–100; 5 — 101–370 fishes per an hour-long trawling (Shuntov, Temnykh, 2010)

этой полосы в большинстве тралений средний вес особей был несколько ниже и составил в среднем 0,97 кг, в то время как в северо-восточном направлении, на подходах к району дрейферного промысла, средний вес был равен 1,10 кг (Шунтов, Темных, 2010). Как упоминалось ранее, работа дрейферных судов осуществлялась промысловыми сетями с размером ячеи 65 мм, которые практически не облавливают мелкоразмерных рыб. В результате этого исследуемые в настоящей работе смешанные выборки горбуши представляли собой особей (более 85% самцы) со средним размером 50,0 см ($SD \pm 2,9$ см) и весом 1,49 кг ($SD \pm 0,26$ кг) (рис. 8). Таким образом, используемые дрейферные сети производили облов менее половины мигрирующего размерного состава рыб, с акцентом в сторону североохотоморских группировок (в основном камчатских), в силу их больших

размерно-весовых характеристик (Шунтов, Темных, 2010, 2011).

Подводя итог вышесказанному, очевидно, что полученные в данной работе результаты, учитывая специфику промысла, вполне укладываются в современные представления о нерестовых миграциях азиатской горбуши. Используемые в настоящем исследовании методы и модели вполне заслуживают внимания в качестве инструмента для решения аналогичных рыбохозяйственных задач. Другой вопрос — насколько представленная методика актуальна и востребована в каждом конкретном случае. Если возвратиться непосредственно к нашей работе, то промышленный дрейферный селективный вылов крупноразмерных особей горбуши в любом случае не дает полноценного представления о составе смешанных нерестовых скоплений, и следовательно, такая информация име-

Рис. 8. Гистограммы размерно-весовых показателей уловов горбуши, собранные в ходе проведения дрейферного промысла 2010 г. (размер ячеи 65 мм)

Fig. 8. The histograms of the body length and weight of pink salmon, collected during drift net fishery campaign in 2010 (the mesh size 65 mm)

ет довольно ограниченную область применения. Кроме того, с 1 января 2016 г. данный вид промысла запрещен Федеральным законом от 29.06.2015 г. № 208-ФЗ, и это на обозримую перспективу закрывает возможность проведения подобных работ. Что же касается траловых учетных съемок, где селективность орудий лова сведена к минимуму, то получение данных о региональном соотношении стад в смешанных морских уловах на путях миграций имеет большую актуальность, т. к. способствует заблаговременному и оперативному прогнозированию численности горбуши, возвращающейся на нерест к районам размножения.

Согласно более ранним исследованиям, как уже упоминалось выше, анализ изменчивости структуры чешуи (как отдельно, так и совместно с экологическими и биологическими признаками) позволяет с достаточной долей вероятности выделять в траловых уловах «северные» (камчатско-североохотоморские) и «южные» (сахалино-курильские) группировки стад. При этом авторами показано, что региональные комплексы популяций, составляющие данные группировки, не обладают достаточным своеобразием по исследуемым чешуйным критериям, и, следовательно, их идентификация в смешанных уловах затруднена. Нет сомнения в том, что выявление в морских скоплениях горбуши (особенно в Охотском море и СЗТО) даже этих двух составляющих, относящихся к разным частям Азиатско-Тихоокеанского бассейна, позволяет получить важнейшую информацию о путях миграции и численности нагульных и преднерестовых стад. Тем не менее, возможность получения достоверных аналогичных данных по каждому из регионов воспроизводства могла бы, в перспективе, существенно повысить уровень разного рода прогнозов и, как следствие, благотворно отразиться на рыбопромышленной отрасли в целом. В настоящее время эту задачу пытаются решить с применением генетических методов, анализируя, в частности, изменчивость структуры митохондриальной ДНК (Шпигальская и др., 2011; Шевляков и др., 2012, 2014).

Не претендуя на оценку эффективности такого подхода, мы бы, в свою очередь, хотели представить наше предварительное заключение о перспективах использования особенностей структуры чешуи для идентификации траловых уловов с применением вышеописанной методики.

Как известно, региональные различия в строении первой годовой зоны на чешуе горбуши формируются, главным образом, в летний период. Следовательно, к моменту проведения осенних учетных траловых съемок в Охотском море основные дифференцирующие критерии должны быть уже сформированы. По опубликованным данным, количество склеритов на чешуе горбуши, выловленной в ноябре–декабре 1995 г. в тихоокеанских водах Курильских островов и западной части Охотского моря, может колебаться от 15 до 19 (Темных, 1998). Анализ чешуи нагульной молоди из траловых уловов НИС «Профессор Кагановский» в южной части Охотского моря в период 7–8 ноября 2009 г. показал, что количество склеритов варьировало в пределах 11–17, составляя в среднем около 14 (трал № 184 (48°51'1" с. ш. 148°46'1" в. д.), трал № 185 (49°32'0" с. ш. 150°00'0" в. д.)). Учитывая, что оценка разрешающей способности применяемой модели проводилась на основе изменчивости первых двадцати склеритов ПГЗ, важно понять, набор из какого количества склеритов можно использовать для идентификации горбуши из траловых уловов, чтобы не допустить качественных потерь. Чтобы получить ответ на этот вопрос, была исследована зависимость коэффициентов вариации региональных бутстреп-оценок от числа используемых первых склеритов ПГЗ. Выполненный анализ показал, что устойчивость бутстреп-оценок наблюдалась на склеритораммах из 11–15 склеритов, что, в свою очередь, дает все основания говорить о возможности без потери качества проводить идентификацию посткатадромной молоди горбуши на путях ее нагульных миграций (рис. 9).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получение объективных данных по региональному составу морских скоплений лососей является важной составной частью информации, необходимой для составления долгосрочных и оперативных промысловых прогнозов. Представленная работа является своеобразной демонстрацией возможностей и перспектив использования изменчивости структуры чешуи горбуши в качестве дифференцирующего маркера при идентификации смешанных уловов на путях нагульных и преднерестовых миграций.

В результате проведенного анализа показано, что своеобразие формирования склеритов в ПГЗ

на чешуе позволяет выделять следующие региональные комплексы стад горбуши четного поколения: 1) Япония (о. Хоккайдо); 2) о. Сахалин; 3) северокурильские популяции (о. Парамушир); 4) Западная Камчатка; 5) Восточная Камчатка. При этом разрешающая способность реперной базы на уровне отдельных реперов составляла в среднем 91,0%, а на уровне регионов — 93,6%. Несомненно, что отсутствие реперного материала из крупных популяций южнокурильских островов, а также стад материкового побережья Охотского и Японского морей в определенной степени ограничивает полноту представления географической подразделенности вида. Тем не менее в использованной для настоящего исследования реперной базе данных представлены почти все основные региональные комплексы популяций, формирующие общую численность азиатской горбуши в четные годы. Кроме того, благодаря используемым методикам, полученный уровень точности разрешающей способности созданной модели является наилучшим при идентификации данного вида по изменчивости структуры чешуи и, как минимум, сопоставим

с аналогичными значениями, полученными при анализе полиморфизма генетических маркеров.

Оценка регионального состава дрифтерных уловов в ИЭЗ РФ в 2010 году показала, что в большинстве рассматриваемых промысловых районах доминировала западнокамчатская горбуша. Доли сахалинской и восточнокамчатской рыбы были существенно ниже и составили в сумме около 10,0% каждая. Полученные результаты, учитывая специфику отечественного «дрифтера», вполне соответствуют общей промысловой обстановке в исследуемом году.

Анализ зависимости коэффициентов вариации региональных бутстреп-оценок от числа используемых склеритов ПГЗ выявил, что применяемая модель проявляет устойчивость при использовании набора из 11–15 склеритов, что дает основание говорить о возможности без потери качества проводить идентификацию горбуши на путях ее нагульных миграций.

Подводя итог, хотелось бы акцентировать внимание на том, что несмотря на набирающие в последнее время популярность популяционно-гене-

Рис. 9. График зависимости коэффициентов вариации (CV) региональных бутстреп-оценок от количества используемых склеритов ПГЗ
Fig. 9. The graphic correlation between the coefficient of variations (CV) of the regional bootstripe results and the number of sclerites in the first year zone used

тические методы, потенциал изменчивости структуры чешуи горбуши, как маркера внутривидовой дифференциации, еще существенно недооценен. Представленные результаты исследования наглядно демонстрируют, что анализ строения чешуи, с использованием возможностей, предоставляемых научно-техническим прогрессом, позволяют получать достаточно высокие оценки разрешающей способности, достаточные, на наш взгляд, для идентификации преднерестовых скоплений. Также выявлены и показаны предпосылки для решения вопроса о возможности региональной идентификации посткатадромной молоди горбуши. Таким образом, с большой долей вероятности можно говорить о том, что уровень информативности структуры чешуи горбуши достаточно высок для успешного решения подобных задач, что, в комплексе с относительной доступностью сбора материала и невысокой себестоимостью работ, делает представленное направление исследований довольно перспективным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов Н.П., Балуева Е.С. 2000. Идентификация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) из смешанных морских уловов по структуре чешуи // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 5. С. 51–55.
- Антонов Н.П., Зорбиди Ж.Х., Балуева Е.С. 2005. Сравнительный анализ внутривидового разнообразия горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и кижуча *O. kisutch* (Walb.) северо-западной части Тихого океана по структуре чешуи // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Сб. науч. тр. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 160–167.
- Бугаев А.В. 2003а. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 1 (Формирование реперных баз данных) // Изв. ТИНРО. Т. 132. С. 154–177.
- Бугаев А.В. 2003б. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщение 2 (Пространственное и темпоральное распределение) // Изв. ТИНРО. Т. 132. С. 178–203.
- Бугаев А.В. 2005. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* в дрейфтерных уловах в 2001–2002 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 41–54.
- Бугаев А.В. 2011. Идентификация и промысловое изъятие азиатских стад нерки *Oncorhynchus nerka* в экономической зоне России // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 3–31.
- Бугаев А.В. 2015. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 416 с.
- Бугаев А.В., Заволокина Е.А., Заварина Л.О., Шубин А.О., Золотухин С.Ф., Капланова Н.Ф., Волобуев М.В., Киреев И.Н. 2006. Идентификация локальных стад кеты *Oncorhynchus keta* в западной части Берингова моря по данным траловых съемок НИС «ТИНРО» в сентябре–октябре 2002–2003 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 3–34.
- Бугаев А.В., Заволокина Е.А., Заволокин А.В., Заварина Л.О., Киреев И.Н., Шубин А.О., Игнатьев Ю.И., Золотухин С.Ф., Капланова Н.Ф., Волобуев М.В. 2009. Происхождение и распределение локальных стад кеты *Oncorhynchus keta* в западной части Берингова моря по данным траловых съемок НИС «ТИНРО» в 2004 и 2006 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 157. С. 3–33.
- Бугаев А.В., Шапоров Р.А., Заволокин А.В. 2014. Происхождение и распределение стад кеты *Oncorhynchus keta* в западной части Берингова моря и северо-западной части Тихого Океана в 2009 и 2010 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 179. С. 177–203.
- Бугаев А.В., Шапоров Р.А., Коваль М.В., Огородников В.С., Шубин А.О., Койнов А.А., Хохлов Ю.Н., Золотухин С.Ф., Кульбачный С.Е., Подорожнюк Е.В. 2012а. Распределение региональных комплексов азиатских стад кеты *Oncorhynchus keta* в период преднерестовых миграций в экономической зоне России // Изв. ТИНРО. Т. 171. С. 3–25.
- Бугаев А.В., Шапоров Р.А., Савин В.А., Чистякова А.И. 2012б. Результаты камчатских фенотипических исследований тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* spp. в 1990–2010 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 25. С. 37–57.
- Бугаев А.В., Шапоров Р.А., Чистякова А.И., Савин В.А., Савенкова Е.В., И В.С. 2013. Результаты исследований, проведенных лабораторией морфологических исследований лососей // Мат-лы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам

- научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 106–121.
- Бугаев В.Ф. 1978. К экологии пресноводного периода жизни и дифференциации популяций нерки бассейна р. Камчатка / В кн.: Биология лососевых. Владивосток. С. 35–36.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.
- Варнавская Н.В., Маслов А.В., Савин В.А. 2005. Региональные комплексы популяций дальневосточных лососей // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Сб. науч. тр. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 8–27.
- Грачев Л.Е. 1983. Дифференциация азиатских стад горбуши // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. С. 84–97.
- Ерохин В.Г. 2007. Дрифтерные исследования морского периода жизни тихоокеанских лососей в прикамчатских водах ИЭЗ России в 1993–2006 гг. // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3 (31). С. 484–524.
- Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И. 1996. Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Южного Сахалина // Биология моря. Т. 22. № 3. С. 167–173.
- Иванова И.М. 1997. Идентификация стад горбуши в северо-западной части Тихого океана, Охотского и Японского морей по структуре чешуи // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России (Астрахань, сентябрь 1997). М.: ВНИРО. С. 39.
- Иванова И.М., Октябрьский Г.А. 1990. Применение метода склеритограмм для дифференциации локальных стад сахалинской горбуши // Тез. докл. Межд. симпозиума по тихоокеанским лососям (Южно-Сахалинск, 9–17 сентября 1989). Владивосток: ТИНРО. С. 82–84.
- Каев А.М. 2007. Чья горбуша на Сахалине? // Рыбное хозяйство. № 2. С. 52–54.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2001. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши Сахалино-Курильского региона на основании изучения склеритограмм // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 4 (8). С. 638–652.
- Карпенко В.И., Коваленко М.Н., Василец П.М., Багин Б.Н., Кондрашенков Е.Л., Ерохин В.Г., Адамов А.А., Смородин В.П., Максименков В.В., Яковлев В.М. 1997. Методика морских исследований тихоокеанских лососей. Метод. пособие. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 64 с.
- Савин В.А., Шапоров Р.А., Бугаев А.В., Заволокин А.В., И В.С. 2015. Происхождение и распределение стад кеты *Oncorhynchus keta* в западной части Берингова моря и северо-западной части Тихого океана в летне-осенние периоды 2013 и 2014 гг. // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 80–95.
- Темных О.С. 1997. Пространственная дифференциация азиатской горбуши в период морских миграций // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России (Астрахань, сентябрь 1997). М.: ВНИРО. С. 52.
- Темных О.С. 1998. Региональная изменчивость склеритограмм чешуи азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 375–390.
- Темных О.С. 2001а. Опыт прогнозирования подходов горбуши в Охотское море по данным морских траловых съемок // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 1 (5). С. 140–153.
- Темных О.С. 2001б. Горбуша 2001 года: где, сколько? // Рыбное хозяйство. № 2. С. 27–28.
- Темных О.С. 2004. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 47 с.
- Темных О.С., Малинина М.Е., Подлесных А.В. 1997. Дифференциация анадромных миграционных потоков горбуши четных поколений в Охотском море в 90-е гг. // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 131–151.
- Темных О.С., Мельников И.В., Вайтукевич Д.В. 2002. Учет сеголетков горбуши в Охотском море и перспективы путины 2002 г. // Рыбное хозяйство. № 2. С. 31–32.
- Шапоров Р.А., Варнавская Н.В., Савин В.А., Степанов В.Г., Багин А.Г. 2007. Методика комплексного анализа изменчивости строения слоистых структур чешуи тихоокеанских лососей на примере кеты Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 9. С. 131–142.
- Шапоров Р.А., Савин В.А., И В.С., Бугаев А.В. 2014. Предварительные данные по идентификации стад кеты *Oncorhynchus keta* в западной части Берингова моря и северо-западной части Тихого океана в период нагульных и преднерестовых миграций

2013 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 95–102.

Шевляков Е.А., Дубынин В.А., Ерохин В.Г., Бугаев В.Ф., Зорбиди Ж.Х., Заварина Л.О., Шубкин С.В., Зикунова О.В., Попова Т.А., Шпигальская Н.Ю. 2014. Характеристика прибрежного промысла тихоокеанских лососей в Камчатском крае в 2014 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 11–36.

Шевляков Е.А., Ерохин В.Г., Дубынин В.А., Шпигальская Н.Ю., Зорбиди Ж.Х. 2012. Характеристика прибрежного промысла лососей в Камчатском крае в 2012 г. // Бюллетень № 7 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 10–28.

Шпигальская Н.Ю., Брыков В.А., Кухлевский А.Д., Сараванский О.Н., Климов А.В., Четвертак А.А., Шевляков Е.А. 2011. Региональная идентификация смешанных морских скоплений молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) на основе изменчивости фрагмента Cytb/D-loop митохондриальной ДНК // Изв. ТИНРО. Т. 165. С. 89–103.

Шпигальская Н.Ю., Пильганчук О.А., Савенков В.В., Кустова А.С., Муравская У.О., Сараванский О.Н. 2012. Результаты исследований внутривидовой

структуры промысловых видов рыб методами популяционной генетики // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 25. С. 69–97.

Шунтов В.П., Темных О.С. 2010. Лососевая путина — 2010: снова рекордный вылов, но только для четных лет // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 3–11.

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

Bugaev A.V., Shpigalskaya N.Yu., Pilganchuk O.A., Shaporev R.A., Savin V.A., Chistyakova A.I., Muravskaya U.O., Saravansky O.N. 2012. Review of some results of Russian population studies of Pacific salmon in 2010 and 2011. // NPAFC Doc. No. 1397. 18 p.

Pearson R.E. 1966. Report on the investigations by the United States for the International North Pacific Fisheries Commission – 1964: Pink salmon scale studies // INPFC Annu. Rep. P. 118–124.

Savin V.A., Shaporev R.A., Savenkova E.V., Varnavskaya N.V. 2012. Differentiation of local pink salmon stocks on the basis of variations in their scale structure // NPAFC Tech. Rep. No 8. P. 67–70.