

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САХАЛИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

УДК 597

№ гос. регистрации АААА-А17-117042810049-7

Инв.№

«УТВЕРЖДАЮ»

Проректор по научно-исследовательской
и проектной деятельности
ФГБОУ ВО «Сахалинский государственный
университет»


В. В. Моисеев

«20» сентября 2020г.

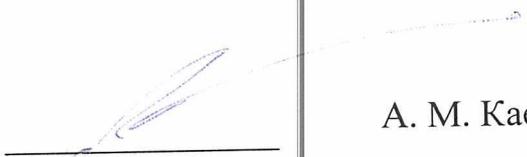
ОТЧЁТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

Популяционная структура и динамика численности горбуши в основных
районах ее воспроизводства в Сахалино-Курильском регионе
(за 2017-2019 годы)
(заключительный)

О НЕКОТОРЫХ ВОПРОСАХ ДИНАМИКИ СТАД ГОРБУШИ НА САХАЛИНЕ
И ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ

Руководитель темы:
заведующий лабораторий
гидробиологии,
с.н.с. д-р биол. наук


подпись, дата

А. М. Каев

Нормоконтролёр
нач. отдела по научной
и инновационной работе,
канд. пед. наук.


подпись, дата

Д. А. Бородулин

Южно-Сахалинск, 2020

Реферат

Отчёт 75 стр., 17 рис., 4 табл., 136 источников.

ГОРБУША, САХАЛИН, ИТУРУП, КУНАШИР, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ, ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ТЕМПОРАЛЬНЫЕ ФОРМЫ, ТЕМП РОСТА.

Отчёт составлен по результатам НИР, выполняемой в рамках государственного задания базовой части № 6.9561.2017/БЧ

Объект исследования – горбуша Сахалино-Курильского региона.

Цель работы – установить вероятные причины резких изменений численности горбуши и выявить возможные индикаторы для их тестирования на основе решения следующих задач:

– изучить воздействие на воспроизводство горбуши экстремальных проявлений наиболее вероятных критических для воспроизводства факторов среды;

– изучить динамику численности разных темпоральных форм горбуши. Соотношение которых в возвратах отражает, вероятно, изменения в среде обитания.

– провести ретроспективную оценку роста горбуши и сопоставить его особенности у поколений с разным уровнем выживаемости рыб

В процессе работы уточнены показатели воспроизводства по двум локальным стадам горбуши в северной части Сахалина, систематизированы статистические данные по численности разных поколений горбуши локальных стад, воспроизводящихся на восточном побережье Сахалина и южных Курильских островах (на основе материалов, использованных для подготовки соответствующих документов НРАФС) и состоянию погоды (Росгидромет). По результатам анализа всей совокупности данных установлено:

Появление малоурожайных поколений горбуши связано в основном с воздействием тайфунов как экстремальных факторов среды. Полученные для всех случаев низкие значения индекса воспроизводства поколений горбуши, попадавших под воздействие тайфунов в периоды эмбрионального развития в реках (нерестовые гнёзда) или нагула молоди в прибрежье моря (в ближайшие дни после миграции из рек), позволяют судить о существенном значении воздействия тайфунов на становление численности этого вида. В некоторые смежные группы лет увеличивается частота тайфунов, приходящихся на указанные периоды жизненного цикла горбуши, что вызывает череду низкоурожайных поколений. В то же время, сила тайфунов и границы их воздействия постоянно меняются, что объясняет отсутствие синхронности в резких изменениях численности горбуши у всех стад в регионе.

Подъемы и спады численности ранней и поздней темпоральных форм горбуши на Итурупe, Кунашире (южные Курильские острова) и на юго-восточном побережье о-ва Сахалин в 1991–2018 гг. по нечётным и чётным годам происходили синхронно, однако группы лет с высокой численностью у ранней формы были короче. Зачастую снижение численности каждой из темпоральных форм было обусловлено действием экстремальных факторов среды, но в некоторые годы более интенсивное снижение численности ранней формы определялось какими-то иными причинами. Сокращение численности ранней формы с одновременным снижением её доли в подходах может служить индикатором предстоящей общей депрессии запасов горбуши.

Полученные результаты ретроспективной оценки роста горбуши не позволяют однозначно их интерпретировать в направлении связи выживаемости поколений горбуши со скоростью роста молоди в течение раннего морского периода жизни, что связано, в частности, с эффектом селективной смертности молоди с разной скоростью роста. Решение этого вопроса требует проведения более глубокого анализа, связанного с изучением изменчивости роста отдельных поколений.

Результаты исследований уже использовались при разработке прогноза вероятной численности горбуши в Сахалино-Курильском регионе в 2018 и 2019 гг.

Содержание

Введение	6
1. Материал и методы.....	8
2. Краткая характеристика локальных стад горбуши на Сахалине и южных Курильских островах	17
3. Влияние экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши	27
4. О некоторых вопросах динамики численности темпоральных форм горбуши на Сахалине и южных Курильских островах.....	44
5. Межгодовая изменчивость роста горбуши на первом году жизни.....	54
Заключение.....	61
Список использованных источников.....	63
Приложение А.....	73

Обозначения и сокращения

В настоящем отчете о НИР применяют следующие обозначения и сокращения:

НРАФС – North Pacific Anadromous Fish Commission (Северотихоокеанская комиссия по анадромным рыбам).

ЛРЗ – лососевый рыборазводный завод.

ГМП – гидрометеорологический пост.

ПГЗ – первая годовая зона.

ЦЧП – центральная чешуйная пластинка.

Введение

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* является наиболее многочисленным объектом лососевого промысла, что определяет её значение для экономики дальневосточных районов России. Сахалино-Курильский регион обеспечивал в среднем более половины общего вылова горбуши в дальневосточных водах России. В то же время этому виду с самой короткой среди тихоокеанских лососей продолжительностью жизни (два года) свойственны наиболее выраженные изменения численности, что крайне неблагоприятно отражается на экономике рыбохозяйственного комплекса в годы крупных ошибок прогнозов возможного вылова.

Прогнозирование вероятной численности подходов горбуши к берегам основано на концепции о возврате лососей после нагула в морских водах на нерест в родные реки [1]. Однако точность предсказаний изменения запасов, основанная на регрессионном анализе формализованной различными способами связи между уровнем запаса родителей и потомков, часто далека от желаемой [2, 3]. После ряда крупных прогнозных ошибок в первой половине 1980-х гг. было принято решение об интенсификации исследований лососей в рамках комплексной целевой программы «Лосось» [4]. В последующие годы получены и проанализированы огромные массивы данных, особенно по морскому периоду жизни горбуши [5, 6, 7], результаты которых в большинстве случаев реально способствовали уточнению оценок вероятной численности подходов рыб этого вида к районам своего воспроизводства [8]. Получила признание гипотеза критического размера и критического периода в становления численности горбуши, основанная на результатах изучения этого вида в морской период жизни [9]. Накопление информации спутникового зондирования поверхности планеты породило многочисленные исследования связи численности рыб, в т. ч. горбуши, с действием глобальных климатических факторов [10, 11, 12, 13, 14]. К этому следует добавить совершенствование с появлением компьютеров математической обработки данных, что позволило, в частности, развить взгляды И. Б. Бирмана [15] на изменения численности лососей в связи с циклами солнечной активности [16].

Несмотря на очевидные достижения в познании биологии и динамики численности горбуши порой продолжают возникать крупные ошибки оценок её вероятных уловов. Зачастую понимание реальной ситуации становится очевидным, как правило, постфактум – только спустя некоторое время с получением и интерпретацией новых данных. Детальный анализ исходных данных, использованных для прогнозов, и сопоставление прогнозных и реальных подходов горбуши к восточному побережью Сахалина за 30-летний период показали, что крупных ошибок прогноза в ряде случаев можно было избежать при правильной трактовке имевшихся данных [8]. Однако оставались ошибки, причины которых не находили

своего объяснения. Как показывает многолетняя практика, прогнозы, основанные на среднестатистических параметрах, способны удовлетворительно предсказывать только незначительные изменения численности горбуши, в то время как её резкие изменения остаются, как правило, неприятным сюрпризом для рыбохозяйственной отрасли.

Цель исследований: установить вероятные причины резких изменений численности горбуши и выявить возможные индикаторы для их тестирования.

Показанные выше проблемы в области организации рационального промысла данного вида лососей определяет *актуальность данного исследования.*

Для достижения цели исследований *в период с 1 февраля 2017 г. по 31 декабря 2019 г.* необходимо решить следующие *задачи:*

- изучить воздействие на воспроизводство горбуши экстремальных проявлений наиболее вероятных критических для воспроизводства факторов среды;
- изучить динамику численности разных темпоральных форм горбуши. Соотношение которых в возвратах отражает, вероятно, изменения в среде обитания.
- провести ретроспективную оценку роста горбуши и сопоставить его особенности у поколений с разным уровнем выживаемости рыб.

Перечень организаций, заинтересованных в результатах исследования по теме, включает сеть рыбохозяйственных институтов, занимающихся оценкой запасов тихоокеанских лососей (ВНИРО и его филиалы ТИНРО-центр, СахНИРО, КамчатНИРО, МагаданНИРО).

1. Материал и методы

Данные по численности горбуши на разных этапах онтогенеза и величине её уловов в 2005–2018 гг. основаны на первичных материалах, результаты обработки которых представлены в виде статистических документов НРАФС¹. Анализ этих и ранее полученных данных для районов с наиболее продолжительной историей изучения и высокой плотностью мониторинговых наблюдений (юго-восточное побережье Сахалина, зал. Анива и о. Итуруп) позволили оценить численность покатной молодежи и выживаемость в течение морского периода жизни для формирования численности рыб, возвращающихся к районам своего нереста. На основании величины корреляции между изменениями выживаемости рыб в разных районах и их размерного состава было сделано заключение о превалирующем значении прибрежного морского периода жизни в формировании численности рыб в нерестовых возвратах этих стад [17]. Однако использование данных по индексам ската и возврата в качестве отражающих выживаемость горбуши в течение соответственно пресноводного и морского периодов жизни, для данного исследования вряд ли возможно по следующим причинам. Прежде всего, это связано с коротким периодом наблюдений, так как привлекаемые для анализа данные по состоянию погоды имеются только с 2005 г.² В основу обоих индексов выживаемости входит количество покатной молодежи, которое рассчитывается по данным её учёта всего в 1–2 реках в каждом из районов воспроизводства. Если при многолетнем ряде наблюдений возникающие порой по этой причине крупные ошибки выглядят как случайные выбросы из совокупности значений изучаемого показателя, то при коротком ряде они могут привести к неверным заключениям. Ситуация усугубилась ещё тем, что с 2012 г. прекращён на ряде рек мониторинг ската молодежи, проводившийся многие годы контрольно-наблюдательными станциями бассейнового управления «Сахалинрыбвод», в результате чего почти в 3 раза сократился объём исходных данных для расчёта численности молодежи по районам воспроизводства, а для северо-восточного побережья Сахалина и о-ва Кунашир прервались соответствующие ряды наблюдений. Поэтому для анализа результативности воспроизводства горбуши используем абсолютную численность возврата рыб соответствующих поколений. Данные по численности основаны на первичных материалах, результаты обработки которых ежегодно представляются в виде статистических документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам.

¹ «Biostatistical information on salmon catches, escapement, outmigrants number, and enhancement production in Russia in 2005» (Doc. № 999), в последующие годы – №№ 1063, 1066, 1136, 1269, 1329, 1430, 1487, 1502, 1565, 1624, 1749, 1836.

² Расписание погоды. – 2019. – <http://rp5.ru>.

Ещё одним нюансом, вносящим свою долю неопределённости в решение задачи, является наличие в подходах рыб дикого и заводского происхождения. Если в морских водах факторы среды действуют одновременно на тех и других особей, то на пресноводном этапе воспроизводства разрушительное действие паводков преимущественно сказывается только на результатах нереста. Для устранения такого дисбаланса рыб в уловах условно разделяли по происхождению в соответствии с соотношением численности молоди, скатившейся с нерестилищ и выпущенной с рыборазводных заводов, допуская при этом их последующую одинаковую выживаемость в морских водах, так как к настоящему времени не получены достоверные данные о дифференцированной смертности горбуши дикого и заводского происхождения. К полученному значению количества выловленных рыб дикого происхождения добавлялось число рыб, учтённых на нерестилищах.

О вероятном прохождении дождевых паводков в реках судили по величине суточных атмосферных осадков (данные гидрометеорологических постов (ГМП)), за их пиковые значения принимали сумму наибольших осадков в течение двух смежных суток. Выпадение осадков неравномерно на обширной территории, на которую распространяются данные гидрометеорологического поста, что может приводить к ошибочным результатам. Так, по данным учёта покотников в р. Орловка (правый приток Пороная – крупнейшей реки на Сахалине) была зафиксирована весьма низкая эффективность воспроизводства горбуши от нереста в 2011 г., от одной условной пары производителей скатилось всего по 45 мальков [18]. Экстраполяция этих данных на весь бассейн Пороная и соседние реки привела к существенному занижению прогноза по отношению к реальным подходам горбуши. При анализе возникшей ситуации выяснилось, что слабый скат в подконтрольной реке мог быть обусловлен местным паводком (в этом и, возможно, в соседних правобережных притоках Пороная) в результате проливного дождя, зафиксированного в середине сентября на западном побережье острова вблизи истоков р. Орловка. Учитывая такие нюансы, для характеристики количества осадков в районах нереста локальных стад горбуши на Сахалине использованы осреднённые данные разных ГМП (рисунок 1).

Так, для анивской горбуши, нерестящейся в основном в реках западного и северо-западного побережья залива, расчёт проведён по ГМП Южно-Сахалинск, Холмск и Невельск. Для горбуши юго-восточного побережья Сахалина, большинство нерестилищ которой сосредоточены в реках северной части района – по ГМП Южно-Сахалинск и Долинск. Для горбуши зал. Терпения, около половины которой нерестится в горных реках западного побережья залива, остальная – в бассейне Пороная и в соседних реках, протекающих по обширной низине, – по ГМП Макаров, Пильво, Поронайск, Первомайск и Пограничное. Для горбуши северо-восточного побережья острова, 75% промысловых уловов которой

обеспечивается нерестом производителей в горных реках южной части района, – по ГМП Первомайск, Пограничное и Тымовское. На Итурупе единственный ГМП Китовое находится практически в центре расположения наиболее продуктивных районов воспроизводства горбуши местного стада.

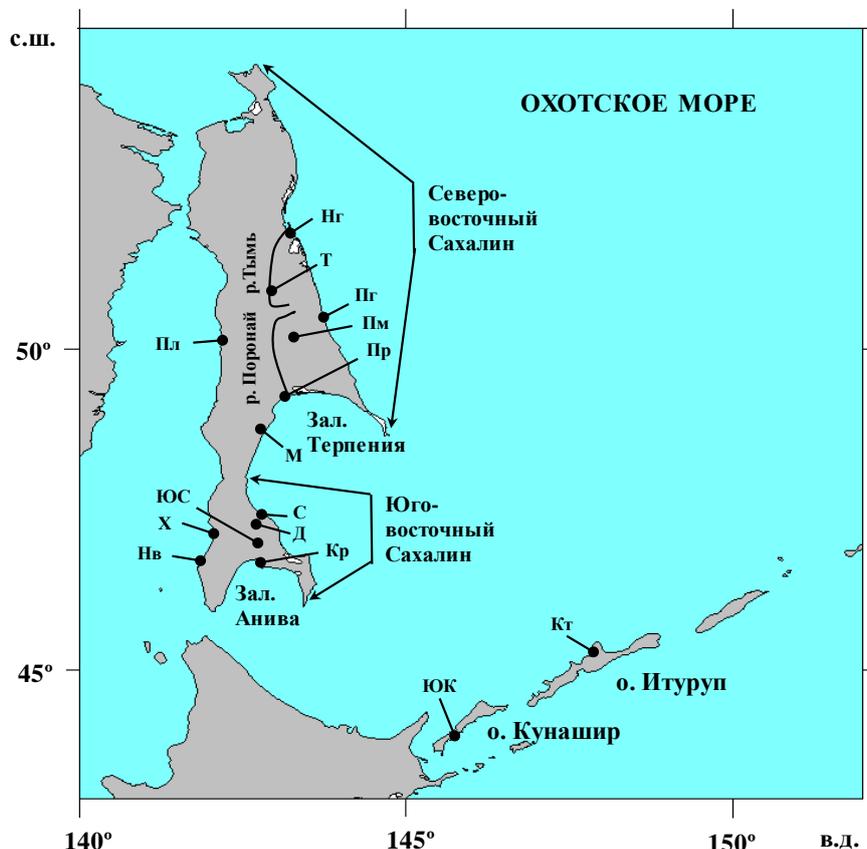


Рисунок 1 – Районы воспроизводства пяти стад горбуши на восточном побережье Сахалина и южных Курильских о-вах и расположение гидрометеорологических постов (●): ЮК – Южно-Курильск, Кт – Китовое, Нв – Невельск, Х – Холмск, Пл – Пильво, Кр – Корсаков, ЮС – Южно-Сахалинск, Д – Долинск, С – Стародубское, М – Макаров, Пр – Поронайск, Пм – Первомайск, Пг – Пограничное, Т – Тымовское, Нг – Ноглики.

О вероятном возникновении штормовых условий судили по среднему значению максимальных порывов ветра, зафиксированных при 4–8-кратных измерениях в течение суток. Для зал. Анива использованы данные ГМП Корсаков и Южно-Сахалинск, для юго-восточного побережья Сахалина – ГМП Южно-Сахалинск и Стародубское, для зал. Терпения – ГМП Макаров и Поронайск, для северо-восточного побережья острова – ГМП Пограничное и Ноглики, для о-ва Итуруп – ГМП Китовое, а в годы отсутствия наблюдений на этом посту о силе ветров (2016 г.) и количестве осадков (2015–2016 гг.) на Итурупе судили по данным ГМП Южно-Курильск (о. Кунашир).

Количественное разделение горбуши в её подходах на особой ранней и поздней темпоральных форм впервые было выполнено для о. Итуруп и зал. Анива [19]. Смену в подходах ранней формы на позднюю тестировали по динамике уловов (спад в период смены форм при их близкой численности, либо заметное увеличение или падение уловов при явном доминировании одной из форм), изменениям в соотношении полового состава рыб (увеличение доли самцов при появлении поздней формы) и длины тела (подход поздней формы сопровождается обычно увеличением размеров рыб, особенно самцов). Примерно в половине случаев пригодными для использования были все критерии (рисунок 2), но в некоторые годы тестирование проводилось и по одному из них – по динамике уловов. Это было обусловлено как имевшими место погрешностями сбора (большой интервал между датами сбора проб), так и тем, что не во все годы наблюдались явные различия по длине тела между рыбами разных форм, а при выраженной диспропорции в количественном соотношении форм и с учётом частичного наложения сроков их миграции, динамика полового состава фактически отражала только ход рыб доминирующей формы.

Однако использовать в настоящее время данные по подходам ранней и поздней форм горбуши в зал. Анива не представляется возможным, так как в этом районе в последнее десятилетие нарушена система мониторинга состояния стада горбуши. В то же время, несмотря на малый уровень запаса (1,9 % уловов) и короткий период наблюдений, рассмотрена горбуша Кунашира (южные Курильские острова), в процессе изучения которой были отработаны методы выделения темпоральных форм по динамике уловов, размерной и половой структуре рыб и установлено наиболее широкое в регионе представительство в подходах рыб ранней формы [20, 21]. Таким образом, выделение ходов разных темпоральных форм горбуши на островах Итуруп и Кунашир проведено по одинаковой схеме. Соотношение численности рыб ранней и поздней формы на юго-восточном побережье Сахалина, начиная с 2004 г., когда был организован сбор проб горбуши в режиме мониторинга, определено по такой же схеме. Для предыдущих годов расчёт численности рыб разных темпоральных форм проведён по величине уловов до и после 3 августа (средняя дата начала доминирования по численности рыб поздней формы в подходах) с коррекцией даты в некоторые годы на 28 июля или 8 августа (промысловая статистика сгруппирована по пятидневкам) в случае кратковременного снижения уловов раньше или позже наступления средней даты. Основанием для такого расчёта послужили в целом схожие между собой при определении обоими методами изменения численности рыб ранней ($r = 0,88$) и поздней формы ($r = 0,98$) в 2004–2017 гг.

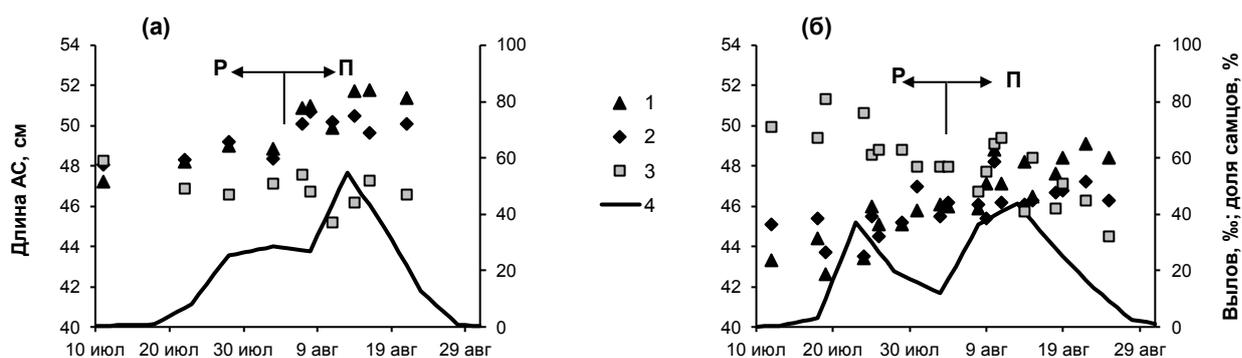


Рисунок 2 – Динамика уловов, соотношения полов (доли самцов) и длины (АС) горбуши в зал. Анива в 2004 (а) и 2005 г. (б): 1 – АС самцов, 2 – АС самок, 3 – доля самцов, %; 4 – вылов, %; (↔) – смена ранней (Р) и поздней (Π) форм (рис. по [19]).

Рост горбуши разных поколений рассмотрен на примере рыб юго-восточного побережья Сахалина, по которым имеется многолетний ряд наблюдений. Рост изучен методом обратного расчисления [22] по образцам чешуи, собранных в 1994–2001 и 2005–2018 гг. у рыб, пойманных закидными неводами в нижнем течении рек и ставными неводами в прилегающем морском побережье (таблица 1).

Таблица 1

Количество образцов чешуи горбуши, изученной в разные годы на юго-восточном побережье Сахалина и о. Итуруп

Год	Число образцов	Год	Число образцов
1994	120	2008	121
1995	138	2009	81
1996	50	2010	144
1997	228	2011	214
1998	322	2012	149
1999	93	2013	202
2000	129	2014	313
2001	119	2015	165
2005	137	2016	475
2006	142	2017	187
2007	117	2018	215

В соответствии с методическими рекомендациями [23] чешую отбирали из 2–4-го ряда выше боковой линии между спинным и анальным плавниками. Число изученных чешуй зависело не только от объема собранных проб, но и от качества чешуйных пластинок. У рыб отмечается различная степень резорбции чешуи, что сначала проявляется как бы в

растягивании её центральной части со стороны кожного кармана. У части образцов уже сложно понять, является ли «размытость» центральной части следствием такого растягивания или же это результат исчезновения первого склерита, что исключает их использование для анализа. Дальнейшее развитие резорбции приводит у некоторых рыб к исчезновению почти всех склеритов до годового кольца [24]. Этот процесс связан, видимо, с развитием брачных изменений, когда при высокой потребности организма в кальции рассасывание чешуи обеспечивает его дополнительное поступление в кровяное русло [25]. В результате отбраковки таких чешуй для анализа использовано около 70% собранных образцов.

Для изучения чешуи сначала использовалась система анализа биологических препаратов (OPRS) фирмы «Биосоникс». Затем по причине того, что некоторые склериты не учитывались (прерывистость склеритных линий) или появлялись лишние отметки (загрязнения чешуи), а также из-за необходимости тщательного выбора вектора измерений (раздвоение склеритных линий на локальных участках), изучение чешуи начали проводить на распечатках фотографий чешуи с ее примерно 200-кратным увеличением [26]. Подсчёт числа склеритов и их измерения осуществлены от центра чешуи по визуально выбираемому наибольшему радиусу. Межсклеритные расстояния непостоянны по окружности. Как правило, в месте локального расширения одного межсклеритного расстояния происходит сужение соседнего, поэтому первичные данные сглажены с применением минимального шага (по трём смежным значениям) с тем, чтобы сохранить все имеющиеся на чешуе чередования групп сужающихся или расширяющихся межсклеритных расстояний. Для унификации данных (вариация направления измеряемого радиуса, изменения формы и размеров чешуи) межсклеритные расстояния выражены в процентах к их суммарному значению в первой годовой зоне (ПГЗ). За внешнюю границу ПГЗ принят средний из пяти смежных склеритов в зоне годового кольца с минимальной суммой межсклеритных расстояний [27]. В случаях, если было 2 или 3 таких варианта, выбирали вариант с наибольшим удалением от центра чешуи. Начало резорбции чешуи, которое в той или иной степени присуще всем измеренным образцам, в первую очередь отражается на величине радиуса центральной чешуйной пластинки: он увеличивается по мере развития резорбции и, соответственно, уменьшается расчётная относительная величина последующих межсклеритных расстояний. Поэтому их ширину рассчитывали к радиусу ПГЗ за вычетом радиуса центральной чешуйной пластинки, а размер этой пластинки не использовали при анализе склеритограмм.

Принимая во внимание существенные экологические различия обитания в прибрежных морских водах, для выявления отличительных особенностей чешуи у лососей с коротким пресноводным периодом развития особое внимание уделяется её росту в ПГЗ, принимая во внимание существенные экологические различия обитания в прибрежных морских водах.

Прямое сопоставление межсклеритных расстояний затруднительно по причине вариации числа склеритов в ПГЗ на чешуе разных рыб, поэтому анализ проводят либо по отдельным группам склеритов и иных расстояний [28, 29, 30], либо по расчётной ширине условных склеритов при нормировании их числа к какому-либо единому значению [31]. В данном исследовании использовано нормирование.

Проведение ретроспективной оценки абсолютных приростов рыб начинали с применения прямой пропорции между измеренными расстояниями на чешуе и соответствующими значениями длины тела. Затем в эту пропорцию ввели вполне очевидную поправку, учитывающую длину тела при закладке чешуи [22]. Эта поправка применяется даже при отсутствии фактических наблюдений за размерами молоди и чешуи в момент её формирования у изучаемых поколений. Так, при изучении западно-камчатской кеты проведён расчёт этих данных по уравнению регрессии между установленными ранее изменениями длины мальков и размера чешуйных пластинок при разном числе склеритов [32]. Последнее усовершенствование этой формулы связано с введением ещё одного уточнения – размера чешуйной пластинки в начале её формирования [33]. Эти поправки уточняют расчёты, но не устраняют полностью так называемый «феномен Розы Ли». Несовпадение расчётных и фактически наблюдаемых длин обусловлено разного рода процессами, например, селективной смертностью рыб с неодинаковой скоростью роста, различной численностью поколений и условий их питания, и даже разной скоростью роста чешуи и тела по отношению друг к другу в тёплые и холодные сезоны года [25]. К этому можно добавить и обнаруженное при изучении молоди кеты «сжатие» проецируемой на плоскость поверхности центральной чешуйной пластинки по мере появления очередных склеритов [34]. Несмотря на очевидность предложенных уточнений, в наших расчётах они не используются в традиционном виде по следующей причине. Ранее [24] показано, что существует вероятность появления ошибок при проведении расчётов с полным радиусом чешуи, включающим в себя ЦЧП, величина которой изменяется в связи с деформацией центра чешуи, присущей в той или иной степени всем рыбам на завершающих этапах нерестовой миграции лососей. Поэтому в расчёты введены значения измерений, начиная от края ЦЧП (рисунок 3), а в качестве поправки к формуле прямой пропорциональности использована длина мальков при сформированной ЦЧП:

$$FL_n = (FL - FL_1) \times S_n/S + FL_1, \quad \text{где}$$

FL_n и S_n – длина по Смитту при n склеритах на чешуе и расстояние от 1-го до n -ного склерита, FL и S – длина рыбы при поимке и расстояние от 1-го склерита до края чешуйной пластинки, FL_1 – длина малька при сформированном 1-м склерите.

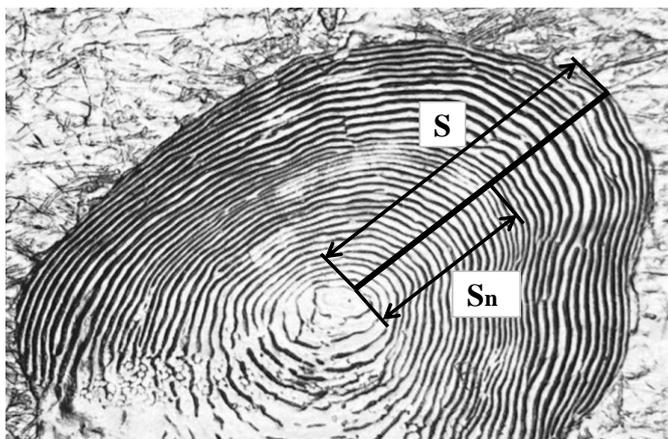


Рисунок 3 – Схема измерений чешуи горбуши: S – расстояние от 1-го склерита до края чешуйной пластинки, S_n – расстояние от 1-го до n -ного склерита (в данном случае до внешнего края первой годовой зоны роста) (рис. по [35]).

После ската из рек молодь горбуши переходит на активное внешнее питание, в результате чего начинается её интенсивный рост, сопровождающийся резким увеличением разнообразия мальков по длине тела [36]. Как следствие, средняя длина молоди при сформированной ЦЧП в разные годы в прибрежье о-ва Итуруп варьировала в пределах 6,47–6,91 см [37, 38, 39, 40]. Вероятно, что ЦЧП у горбуши в прибрежье юго-восточного Сахалина формируется при сходных размерах тела, если судить по тому факту, что у пойманных в 1998 г. мальков $FL \leq 5,6$ см ЦЧП не обнаружена [41]. С учётом разной длины тела, достигаемой молодью при формировании ЦЧП, и хорошо выраженной связи между длиной тела мальков и величиной межсклеритных расстояний на её чешуе [39, 34], в формулу вводится не средняя длина тела мальков при формировании ЦЧП, а её значение, пропорциональное длине тела взрослых рыб. Сопоставление отмеченных выше размеров мальков с последующей длиной рыб в возврате этих же поколений показало, что в среднем $FL_1 = 0.133FL$ [35].

Для определения индекса выживаемости поколений горбуши в течение морского периода жизни (соотношение количества скатившейся из рек молоди и последующего возврата взрослых рыб) использованы данные по численности на этих этапах онтогенеза из ежегодно пополняемой базы для южной части Сахалина [42] и о. Итуруп [43] по стандартным методам.

Статистическая обработка выполнена с применением пакета программы Microsoft Excel и в соответствии с рекомендациями Н.А. Плохинского [44]. При попарном сравнении склеритограмм оценивали различия между средними значениями всех межсклеритных расстояний в соответствии с их порядковым номером. В тексте и таблицах использованы следующие символы: M – среднее значение, SD – основное квадратичное отклонение, CV –

коэффициент вариации, Lim – экстремальные значения признака, r – коэффициент корреляции Пирсона, p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – объём выборки. Достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера (F).

2. Краткая характеристика локальных стад горбуши на Сахалине и южных Курильских островах

Предметом наших исследований являются вопросы формирования численности горбуши в Сахалино-Курильском регионе, в котором она обеспечивает около 80 % уловов тихоокеанских лососей. Условия ее воспроизводства в этом обширном регионе весьма различаются, судя по геоморфологическим, климатическим, гидрологическим и прочим характеристикам, присущим разным районам [45]. По результатам экологических и морфологических исследований были выделены локальные стада этого вида на Сахалине и южных Курильских островах [46, 47]. Это группировки рыб, воспроизводящихся в реках юго-западного, северо-западного, северо-восточного и юго-восточного побережья Сахалина, побережья заливов Терпения и Анива, островов Итуруп и Кунашир (рисунок 4).

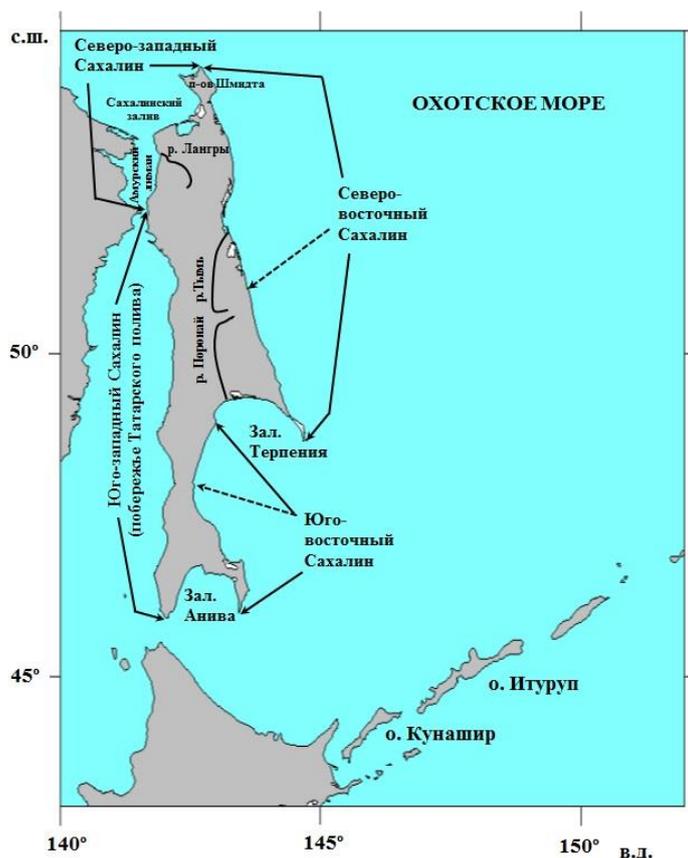


Рисунок 4 – Районы воспроизводства локальных стад горбуши на Сахалине и южных Курильских островах: штриховыми линиями показано разделение участков побережья на их южную и северную часть в пределах, соответственно, юго-восточного и северо-восточного побережья Сахалина.

Результаты последующих исследований позволили сформулировать положение о локальном стаде для лососей с коротким пресноводным периодом жизни, в соответствии с

которым горбуша, размножающаяся в реках того или иного гидрогеологического массива, образует единую популяционную систему (локальное стадо), состоящую из группировок (популяций) рыб ряда рек. Эти группировки сходны между собой по основным биологическим характеристикам и типу динамики стада и отличаются от таких группировок из других районов [48, 49]. Наличие между этими районами на Сахалине выступающих мысов, на которых нет рек для нереста, или широких проливов между островами способствует географической изоляции данных стад [50].

В текущем столетии на юго-западном, северо-западном, северо-восточном и юго-восточном побережье Сахалина ежегодно вылавливают в среднем соответственно 954, 2258, 17056 и 29108 т горбуши, в заливах Терпения и Анива – 19622 и 17623 т, на островах Итуруп и Кунашир – 22421 и 1699 т. В связи с низким уровнем естественного воспроизводства кеты мониторинг ориентирован преимущественно на оценку состояния воспроизводства горбуши. При этом плотность наблюдений (доля ежегодно обследуемых (заход производителей) и контрольных (учёт покатной молоди) рек по отношению к общему количеству рек) была существенно выше в районах с наибольшими уловами на единицу протяжённости побережья. Именно для этих районов (охотоморское побережье Итурупа, юго-восточное побережье Сахалина и зал. Анива) были созданы базы данных на основе унификации для всех лет наблюдений расчётов численности заходов производителей в реки и последующего ската молоди, а также биологических показателей рыб для характеристики поколений [51, 43], на основе которых были изучены особенности воспроизводства горбуши этих стад [52]. Причем показатели воспроизводства горбуши на юго-восточном побережье Сахалина были представлены только для его части от м. Анива на юге до м. Тихий на севере (на рисунке 4 северная граница этого участка обозначена пунктирной линией), на котором осуществлялся ежегодный мониторинг. Северный участок (между мысами Тихий и Саймонова), для которого имелись лишь эпизодические наблюдения за состоянием горбуши, был условно принят за западное побережье зал. Терпения, который фактически находится в границах по побережью между мысами Саймонова на западе и Терпения на востоке [53]. В первой половине 1990-х гг. по стандартной схеме начался ежегодный сбор материалов на Кунашире, что также позволило обобщить многолетние данные по воспроизводству местных стад горбуши и кеты [54]. Воспроизводство лососей в других районах изучено в меньшей степени из-за слабой обеспеченности исходными данными. Только для горбуши северо-восточного побережья Сахалина было предпринято создание подобной унифицированной базы данных [55], но в дальнейшем публикация по показателям воспроизводства этого стада прекращена, так как их оценка стала носить экспертный характер из-за прекращения количественных учётов покатной молоди. Ниже приводим краткую характеристику состояния горбуши для локальных стад с

систематизированными данными мониторинга с добавлением в этот список уточненных данных по горбуше северо-восточного [56] и северо-западного [57] побережий Сахалина.

Северо-западное побережье Сахалина. В реках этого побережья по современным данным имеется 1244 тыс. м² нерестилищ горбуши [8]. Всего от м. Погиби до м. Елизаветы в районе насчитывается 39 рек (не считая мелких водотоков и безымянных ручьёв), в которые отмечены заходы лососей, однако примерно для трети из них нет данных о площади нерестилищ. В 1998–2013 гг. в реки заходило в среднем по 1063 (от 295 до 1929) тыс. производителей горбуши, от нереста которых скатывалось в среднем по 18,67 (4,35 до 55,01) млн мальков. Возврат взрослых рыб составлял в среднем по 2487 (от 673 до 6421) тыс. рыб, из которых в среднем по 53,9 (от 20,1 до 89,4) % изымал промысел. В соответствии с этими данными, от нереста одного условного производителя скатывалось по 20 (от 4 до 48) мальков, из которых в течение последующего морского периода жизни выживало в среднем по 15,1 (от 2,9 до 27,9) % особей [57]. Данные по выживаемости для последних поколений отсутствуют по причине прекращения количественного учета покатной молоди.

Северо-восточное побережье Сахалина. Протяженность этого побережья от южной (мыс. Терпения) до северной оконечности (мыс. Елизаветы) составляет около 600 км. По неполным данным, на этом побережье горбуша нерестится в 107 реках. В то же время существует принципиальная разница между реками южной и северной части побережья. В южной части реки в среднем короче (наиболее крупная из них Лангери с длиной основного русла 101 км) и имеют горный характер, стекая с простирающихся вдоль побережья Восточно-Сахалинских гор. Севернее 50°50' с.ш. горы отступают вглубь острова. В этой части побережья долины рек обширны и заболочены, часть рек (в том числе все крупные) впадает в заливы лагунного типа. Поэтому численность горбуши начали оценивать отдельно для южной и северной части побережья. В южных реках горбушёвого типа сосредоточено 1626 тыс. м² нерестилищ, в северных – 4396 тыс. м² [55]. В реки южной части побережья в 1985–2016 гг. ежегодно заходило от 15 до 8220 (в среднем 1993) тыс. производителей. После их нереста с нерестилищ мигрировало от 2,3 до 696,2 (в среднем по 170,6) млн мальков. Последующий возврат взрослых рыб составлял от 29 до 43718 (в среднем по 7786) тыс. экз, из которых при промысле вылавливали от 0 до 40007 (в среднем по 5967) тыс. рыб, т.е. коэффициент промыслового изъятия находился на уровне 46%. В реки северной части побережья в эти же годы ежегодно заходило от 72 до 3881 (в среднем по 1348) тыс. производителей, от нереста которых скатывалось от 4,1 до 352,5 (в среднем по 82,6) млн мальков. В дополнение к этому с двух ЛРЗ (Адо-Тымовский и Тымовское, бассейн р. Тымь) в 1992, 2004, 2007, 2008, 2010, 2012 и 2014–2017 гг. выпускали соответственно 0,5, 2,9, 0,7, 0,4, 2,2, 1,1, 1,3, 0,4, 3,5 и 0,7 млн мальков. То есть, заводское разведение горбуши ввиду крайне

малых объемов практически не имело значения в формировании численности горбуши в данном районе. Возврат взрослых рыб варьировал в пределах от 86 до 19223 (в среднем по 3890) тыс. экз., из которых при промысле вылавливали от 0 до 17011 (в среднем по 2589) тыс. рыб, то есть, коэффициент промыслового изъятия составлял в среднем около 42%. Сопоставить показатели выживаемости в процессе воспроизводства горбуши северной и южной части побережья сложно, так как не во все годы проводился количественный учет покатной молодежи. За годы синхронных учётов молодежи в этих реках (от нереста поколений в 1985–1990, 1996–2001 гг.) на одного условного производителя в р. Даги приходилось в среднем 67 покатников, а в р. Мелкая – 89 покатников, т.е. в 1,33 раз больше. Выживаемость в течение морского периода жизни для этих поколений горбуши из рек северной части побережья также была меньше, чем из рек южной части (в среднем 2,31 против 3,39%). Разную выживаемость за эмбрионально-личиночный период развития вполне можно рассматривать как последствия нереста в равнинных северных реках, менее пригодных для воспроизводства горбуши. А различия в выживаемости в течение морского периода жизни связаны, видимо, с неблагоприятными условиями обитания молодежи в прибрежных водах северных районов острова вследствие холодного Восточно-Сахалинского течения как элемента крупномасштабной циклонической циркуляции вод в Охотском море, которое движется в южном направлении вдоль восточного побережья Сахалина с последующим выносом охотоморских вод через проливы южной части Курильской гряды [58]. Так, в годы ската молодежи рассматриваемых поколений температура воды в прибрежье в июне у северо-восточного побережья острова составляла 0,7–7,1 (3,2)°, а у юго-восточного побережья – 6,3–9,4 (8,0)°С [59]. По современным данным, интенсивность Восточно-Сахалинского течения летом сильно ослабевает вплоть до того, что южнее м. Терпения оно размывается и далее к югу не прослеживается [60]. Возможно, поэтому выживаемость поколений горбуши южной части северо-восточного побережья Сахалина выше, чем северной части этого побережья [56].

Залив Терпения. Оценку состояния запасов горбуши многие годы осуществляли, ориентируясь на существование ее единой группировки, нерестящейся в реках всего побережья залива, включая Поронай, крупнейший водоток Сахалина. При этом учет покатной молодежи вели в Ключе Холодном, одном из притоков р. Поронай. Полученные данные по эффективности воспроизводства горбуши в этом притоке экстраполировали не только на весь бассейн Пороная и соседние небольшие реки, протекающие в той же обширной низменности, но и на реки западного побережья залива. Однако эти реки, стекающие с горных хребтов, по гидрогеологическим характеристикам не сопоставимы с р. Поронай. Так, в долине последней наиболее развит четвертичный водоносный комплекс, который создает наилучшие условия для нереста кеты [61]. Массовый нерест горбуши на юго-восточном Сахалине приурочен к

водоносным комплексам палеозойских и неогеновых отложений. Последний комплекс наиболее широко представлен и в реках западного побережья залива [45]. Судя по уловам, уровень воспроизводства в реках западного побережья залива значительно выше. Так, в 2003–2018 гг. у западного побережья залива вылавливали в среднем по 11,8 тыс. т, а у северного побережья – по 10,3 тыс. т горбуши, притом, что в реках западного побережья сосредоточено всего 1,33 млн. м² нерестилищ против 5,56 млн. м² в реках северной части побережья (в основном в Поронае). К настоящему времени не проведена систематизация отрывочных и разнородных данных по скату молоди, поэтому о показателях воспроизводства можно пока судить по соотношению заходов производителей на нерестилища и последующего возврата рыб дочерних поколений. В Поронай и в соседние реки в 2003–2016 гг. на нерестилища заходило от 215 до 11916 (в среднем по 2406) тыс. производителей, а численность соответствующих дочерних поколений составляла от 273 до 29850 (в среднем 9106) тыс. рыб, то есть в 3,78 раз больше. В реки западного побережья заходило от 634 до 2953 (в среднем по 1894) тыс. производителей, а последующий возврат составлял от 1898 до 23350 (в среднем 9841) тыс. рыб, или по 5,20 экз. на одного условного производителя. Справедливости ради надо отметить, что в эти годы выпускали в среднем по 23,9 млн заводской молоди (около 20% суммарного ската диких и заводских мальков), однако эффективность заводского разведения горбуши, похоже, существенно ниже [62].

Юго-восточное побережье Сахалина. Южной границей распространения рассматриваемой группировки горбуши является м. Анива, за северную границу условно принят м. Тихий. Нерест горбуши протекает в 29 реках, в которых суммарная площадь ее нерестилищ составляет 1494 тыс. м² [61]. Большинство рек, за исключением р. Найба, сравнительно короткие. В их нижнем и среднем течении расположены обширные участки нерестилищ, на которых практически ежегодно наблюдаются плотные скопления производителей (2–3 экз./м² и более). На нерестилища в 1970–2013 гг. заходило от 389 до 10597 (в среднем по 3795) тыс. производителей, от нереста которых скатывалось от 35,2 до 1230 (в среднем по 244,3) млн мальков, или от 6 до 245 (в среднем по 77) мальков от одного условного производителя. В дополнение к этому с ЛРЗ выпускали от 26,5 до 259,4 (в среднем по 110,0) млн мальков. Суммарный возврат от молоди дикого и заводского происхождения составлял от 1438 до 66111 (в среднем по 19403) тыс. рыб. То есть, выживаемость особей в течение морского периода жизни была в пределах от 0,65 до 18,02, в среднем 6,10 % [17]. От 16 до 96 (в среднем по 70) % рыб в возвратах изымалось промыслом.

Зал. Анива. Это залив полузакрытого типа, окаймленный с запада п-овом Крильонский, с востока – п-овом Тонино-Анивский. Несмотря на свои небольшие размеры, он являлся одним из важнейших на Сахалине районов промысла горбуши. До 2007 г. здесь ежегодно

вылавливали в среднем четвертую часть от общего вылова горбуши на острове. Этот запас формировался за счет естественного нереста рыб и их искусственного разведения на ряде ЛРЗ. В последующие годы произошло существенное снижение численности по обеим генеративным линиям. Горбуша нерестится в 60 реках, в которых общая площадь ее нерестилищ составляет 1670 тыс. м² [62]. Большинство нерестилищ (91 %) сосредоточены в реках западного побережья залива, в том числе около половины из них – в р. Лютога, наиболее крупной реке в регионе, впадающей в залив на северо-западном участке побережья. В 1975–2013 гг. в реки на нерест заходило от 330 до 6926 (в среднем по 2571) тыс. производителей, от нереста которых скатывалось от 25,7 до 486,2 (в среднем по 169,8) млн мальков, или от 11 до 218 (в среднем по 78) мальков от нереста одного условного производителя. В дополнение к ним в разные годы с ЛРЗ выпускали от 17,7 до 101,7 (в среднем по 66,4) млн молоди. Возврат взрослых рыб на нерест после годовичного нагула в морских водах составлял от 267 до 44150 (в среднем по 11346) тыс. экз., из которых при промысле вылавливали от 15 до 29,84 (в среднем по 8825) тыс. рыб. В соответствии с этим, выживаемость поколений в течение морского периода жизни изменялась в пределах от 0,15 до 21,63 %, в среднем составив 4,34 % [17].

Остров Итуруп. Остров Итуруп, расположенный в южной части Большой Курильской гряды, является одним из важнейших районов промысла горбуши на Дальнем Востоке. Горбуша мигрирует для нереста почти во все реки острова, за исключением водоемов с агрессивной средой. При этом большинство ее нерестилищ (82 % или 600 тыс. м²) сосредоточено в 54 реках охотоморского побережья от м. Кабара до м. Пришвина; остальные нерестилища рассредоточены по 23 рекам тихоокеанского побережья от м. Пришвина до м. Бурунный. Кроме того, на охотоморском побережье преимущественно в реках, впадающих в заливы Курильский и Простор, осуществляется крупномасштабное искусственное разведение этого вида. В связи с этим не удивительно, что 95 % всех уловов горбуши приходится на центрально-северную часть охотоморского побережья острова (заливы Курильский, Простор и далее участок побережья до пролива Фриза), где наиболее высок уровень ее воспроизводства [63]. В 1967–2013 гг. в реки на нерест заходило от 845 до 2467 (в среднем по 1425) тыс. производителей, от нереста которых скатывалось от 66,0 до 460,2 (в среднем по 207,3) млн мальков, или от 50 до 356 (в среднем по 154) мальков от нереста одного условного производителя. В дополнение к ним в разные годы с ЛРЗ выпускали от 62,0 до 215,0 (в среднем по 131,4) млн молоди. Возврат взрослых рыб соответствующих поколений составлял от 1577 до 33093 (в среднем по 15883) тыс. экз., из которых при промысле вылавливали от 940 до 31600 (в среднем по 14457) тыс. рыб. В соответствии с этим, выживаемость поколений в

течение морского периода жизни изменялась в пределах от 0,71 до 10,04 %, в среднем составив 4,70 % [17].

Остров Кунашир. Это самый южный остров Большой Курильской дуги, у которого режим в прибрежье преимущественно определяется притоком тёплых вод течения Соя. Список основных нерестовых водоёмов включает 30 рек и 7 озерно-речных систем, в которых насчитывается 266 тыс. м² нерестилищ горбуши [64], на которые в 1990–2013 гг. заходило от 80 до 2888 (в среднем по 1123) тыс. производителей. От нереста одного условного производителя в р. Илюшина скатывалось от 6 до 127 (в среднем по 70) мальков, в соответствии с чем из всех рек скатывалось от 2,3 до 271,7 (в среднем по 84,8) млн мальков. Возврат взрослых рыб соответствующих поколений составлял от 46 до 7352 (в среднем по 2674) тыс. экз., из которых при промысле вылавливали от 14 до 5011 (в среднем по 1638) тыс. рыб. В соответствии с этим, выживаемость поколений в течение морского периода жизни изменялась в пределах от 0,66 до 14,42 %, в среднем составив 3,89 % [54]. С 2015 г. мониторинг воспроизводства горбуши на острове прекращен.

Величина и колебания запаса горбуши в полной мере соответствуют уровню естественного воспроизводства в отдельных районах и его межгодовым изменениям. Эффективность воспроизводства горбуши хорошо иллюстрируют два показателя: количество покатной молоди и численность возврата рыб в пересчете на 1 м² нерестилищ. С учетом того, что в некоторых районах развито заводское разведение горбуши, а в других, напротив, оно отсутствует, для расчета численности возврата рыб дикого происхождения в уловах доля этих рыб выделена в соответствии с соотношением ската и выпуска с ЛРЗ с последующим добавлением с последующим добавлением числа рыб, пропущенных на нерест. Проанализированы поколения 1991–2010 гг., то есть для периода высокой численности, так как в последующие годы наметился резкий спад уловов, начало и интенсивность развития которого различались в разных районах.

Наиболее высоки рассматриваемые показатели у горбуши на южных Курильских островах (рисунок 5), что связано с очень благоприятными условиями воспроизводства. Климат на островах является типично морским, для него характерен плавный без резких колебаний годовой ход температуры воздуха при сравнительно небольшой годовой амплитуде [65]. В сочетании с количеством осадков и высокой влажностью это создаёт благоприятные условия для нереста и последующего развития икры и личинок (отсутствие промерзания в зимний период и достаточная водность рек в период захода производителей).

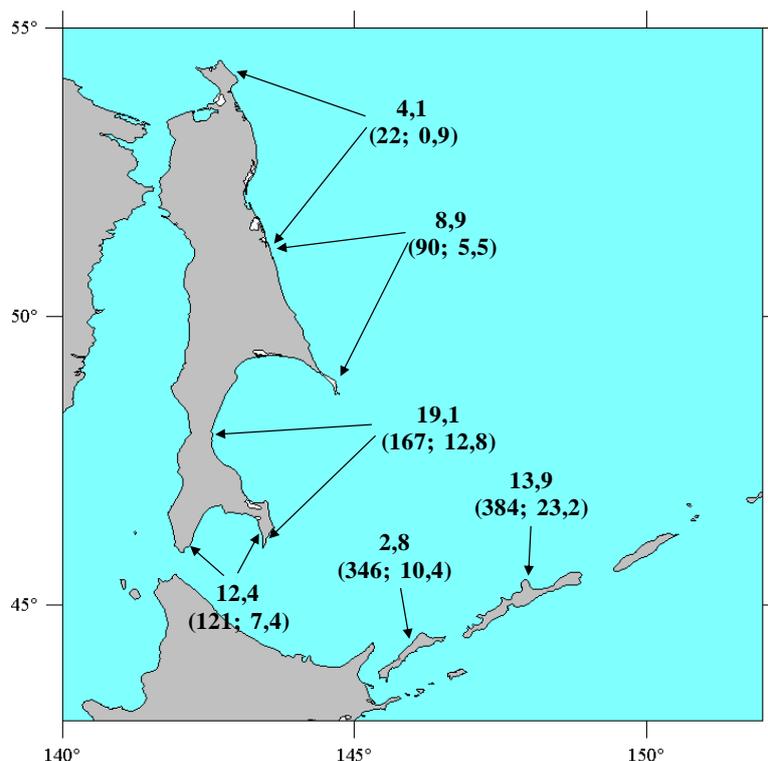


Рисунок 5 – Численность и показатели воспроизводства горбуши в разных районах Сахалинской области для поколений 1991–2010 гг. рождения: верхнее значение – средняя численность, млн рыб; в скобках – количество покатников (первое значение) и диких рыб в возврате (второе значение) в расчете на 1 м² нерестилищ.

Гидрологический режим прибрежных морских вод в районе южных Курильских островов определяется взаимодействием целого ряда разнородных водных масс. Отмечаемое антициклоническое вращение вод, формирующее локальную фронтальную зону с характерными для неё высокими концентрациями кислорода и биогенных солей, способствует развитию зон плодородия – районов с повышенной продуктивностью [66]. Характерная для южных Курильских островов высокая продуктивность прибрежных вод [67] в большей мере относится к о. Итуруп. Гидрологические особенности в прибрежье острова определяются антициклоническим круговоротом вод в результате взаимодействия течений Соя и Ойясио, а также выноса сюда с севера водных масс Охотского моря. В результате связанного с этим формирования термогалинного режима и зоопланктонных сообществ в прибрежье центральной и северной части охотоморской стороны Итурупа создаются оптимальные условия для нагула молоди лососей, что, как следствие, обуславливает высокую эффективность воспроизводства местных популяций горбуши и кеты [68, 69, 70].

Кунашир же находится в основном под воздействием ветви тёплого течения Соя, проникающей из Японского моря через пролив Лаперуза в юго-западную часть Охотского моря. Часть вод этого течения выносятся в океан через пролив Екатерины вдоль побережья

Кунашира. В противоположном направлении вдоль южного побережья Итурупа движется поток холодных вод из океана в Охотское море, создавая в проливе Екатерины хорошо выраженный в летне-осенний период фронт с горизонтальным градиентом температуры [70]. В результате в прилегающих к Кунаширу водах зоопланктон представлен в основном тепловодной группировкой (цусимских вод), в которой встречаются субтропические и даже тропические виды [71]. При этом для кеты [72] и горбуши [27] о-ва Кунашир характерен сравнительно медленный темп роста в ранний морской период жизни, тестируемый по чешуе. Предполагаемый высокий уровень элиминации в течение раннего морского периода жизни вследствие действия факторов, связанных с плотностью, и частое появление малоурожайных поколений, при нересте которых отмечается неполное освоение нерестилищ, являются, видимо, отражением специфических условий обитания горбуши вблизи границы нерестовой части её ареала [73, 20]. В результате, если показатели эффективности воспроизводства у горбуши на островах Итуруп и Кунашир близки между собой, то возврат рыб на о. Кунашир в расчете на единицу нерестовой площади существенно ниже.

На Сахалине по этим показателям выделяется горбуша на юго-восточном побережье острова и в заливе Анива. Причем наиболее высок уровень воспроизводства этого вида в небольших реках горного типа [74]. Благоприятные условия нереста в таких реках сочетаются с благоприятными условиями нагула молоди в прибрежных морских водах. В охотоморских водах, прилегающих к восточному побережью Сахалина, есть локальные особенности по составу и биомассе зоопланктона [75, 76], в том числе потенциально кормового для молоди горбуши. Однако при отсутствии регулярных наблюдений за питанием молоди горбуши на этих акваториях вряд ли возможно корректно в сравнительном плане оценивать условия её нагула. В то же время, эти районы заметно различаются по температуре воды. Так, по многолетним данным океанографических разрезов, температура воды в летний период у северо-восточного побережья Сахалина составляет около 10°C, в зал. Терпения и у юго-восточного побережья Сахалина –15.5–16.0°C (но на выходе из залива наблюдается обширная акватория с температурой воды 13°C и ниже), в зал. Анива – около 17°C [77]. Такая ситуация во многом обусловлена действием в данном районе двух течений. Холодное Восточно-Сахалинское течение как элемент крупномасштабной циклонической циркуляции вод в Охотском море движется в южном направлении вдоль восточного Сахалина с последующим выносом охотоморских вод через проливы южной части Курильской гряды. Из Японского моря через пролив Лаперуза в южную часть Охотского моря проникают тёплые воды течения Соя – ветви Цусимского течения [58]. По современным данным, интенсивность Восточно-Сахалинского течения летом сильно ослабевает вплоть до того, что южнее м. Терпения оно «размывается» (обширная сравнительно холодная область на выходе из зал. Терпения) и далее

к югу не прослеживается. В свою очередь, часть тёплых вод течения Соя уходит в океан через пролив Екатерины, прижимаясь к о-ву Кунашир [34]. Другая часть за счёт образования вихревых потоков распространяется по юго-западной части Охотского моря [78]. Холодноводный режим у северо-восточного побережья Сахалина, особенно в его северной части, основная причина столь низкой эффективности воспроизводства горбуши.

3. Влияние экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши

Проблема появления крупных ошибок прогнозов, видимо, в том, что в пределах определённого диапазона широко меняющихся параметров среды популяции сохраняют относительную стабильность вследствие естественной устойчивости рыб к их варьированию, в то время как существенные изменения уровня элиминации детерминированы в большей мере случайными (редкими, необычными) воздействиями среды [79, 80]. Например, прохождение тайфунов сопровождается в реках зачастую аномально высокими паводками, которые могут привести к огромной гибели икры в нерестовых гнёздах вследствие размыва грунта и даже к смещению русла [81, 82, 34], а на морской акватории – сильными штормами, негативное воздействие которых особенно пагубно для рыб прибрежного комплекса [83]. Неоднократно после сильных штормов приходилось наблюдать массовые выбросы на берег калянид, являющихся излюбленным кормом молоди лососей при нагуле на прибрежном мелководье [70]. Среди морских обитателей, выброшенных на берег, молодь лососей встречается крайне редко. Однако при штормах, сопровождающихся выхолаживанием воды на прибрежном мелководье, отмечали прекращение питания у мелких недавно скатившихся из рек мальков и сбившуюся в плотные косяки молодь, слабо реагирующую на приближение наблюдателя (не исключено, что и хищников). В пробах, собранных после штормов, доля мелкой молоди низкая, возможно, вследствие её повышенной смертности, что и послужило основанием отнести недавних покотников к группе риска при возникновении экстремальных ситуаций во время нагула на прибрежном морском мелководье [84].

Таким образом, задачей настоящего исследования является оценить воздействие на численность горбуши наиболее вероятных критических для её воспроизводства факторов среды: осенних паводков в период нереста и после него и штормов во время нагула молоди в прибрежье моря. В качестве объекта исследования выбрана наиболее многочисленная группировка горбуши восточного побережья Сахалина и южных Курильских о-вов.

Изменения уловов горбуши в рассматриваемых районах, на первый взгляд, сходны между собой. В 1980-е годы повсеместно в той или иной степени отмечалось существенное падение уловов по чётным годам, а с начала 1990-х гг. обозначилась устойчивая тенденция их роста, особенно по нечётным годам на Сахалине и по чётным годам на Итурупe, где произошла смена доминант в численности смежных поколений. Этот рост привёл к достижению в 2006–2014 гг. исторических максимумов уловов по обеим генеративным линиям, после которых произошёл спад уловов, особенно заметный в доминантных линиях по уровню запаса (рисунок 6). В то же время, темпы нарастания или спада уловов различались по районам, как и не было синхронным для разных районов появление их пиков и провалов, что

особенно заметно для 2000-х гг. при наибольшем уровне запасов. Так, по линии нечётных лет наиболее раннее достижение максимального вылова горбуши (2007 г.) и последующее снижение уловов наблюдалось на Итурупе, а цикличным годом позже такие же события произошли в зал. Анива и на юго-восточном побережье Сахалина, причём темп снижения уловов в зал. Анива был существенно выше. В 2015 г. уловы в этих трёх районах сократились до минимальных значений.

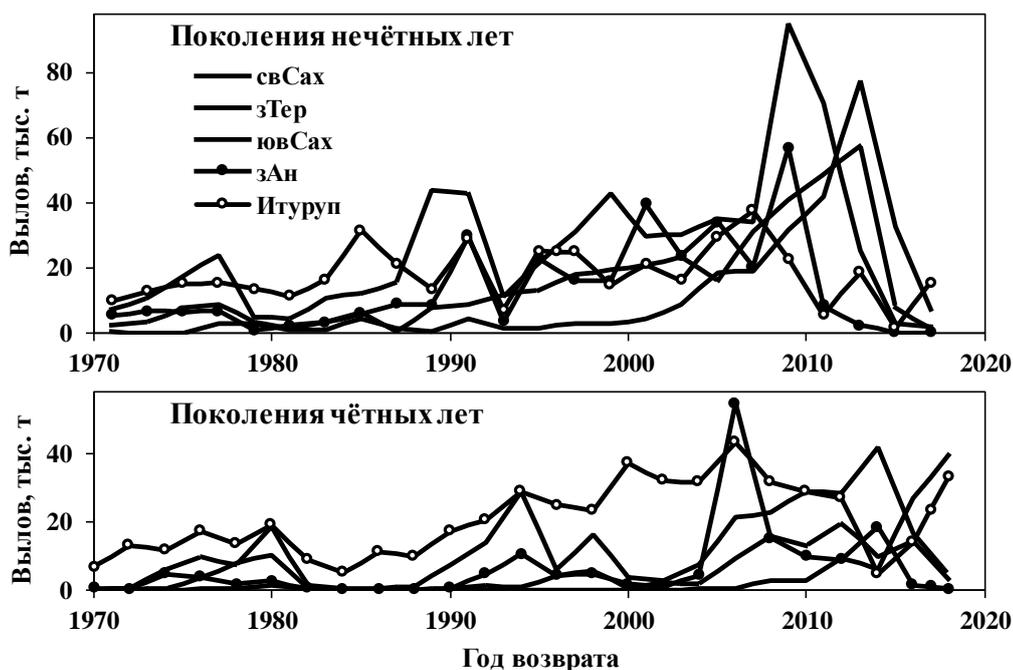


Рисунок 6 – Динамика вылова горбуши по линиям нечетных и четных лет в 2001–2018 гг. в разных районах восточного побережья Сахалина (ЗА – зал. Анива, ЮВ – юго-восточное побережье, ЗТ – зал. Терпения, СВ – северо-восточное побережье) и на о-ве Итуруп (ОИ).

Напротив, в северных районах Сахалина тенденция к нарастанию уловов наблюдалась вплоть до 2013 г., после чего последовало снижение, более выраженное в зал. Терпения по сравнению с северо-восточным побережьем острова. По линии чётных лет наиболее рано (2006 г.) пик уловов наблюдался в зал. Анива и на о-ве Итуруп, а их последующее снижение более выраженным было в зал. Анива. С некоторым запозданием максимум уловов был достигнут на юго-восточном побережье Сахалина (2010 г.) и в зал. Терпения (2012 г.). Кратковременное увеличение уловов в 2014 г. в южных районах Сахалина с их синхронным снижением на Итурупе не вписываются в рассматриваемую тенденцию. Эти аномальные изменения были связаны с массовым стрейнгом курильской горбуши в южную часть Сахалина, что было тестировано по биологическим показателям рыб и структуре чешуи (Каев, Животовский, 2016). А на северо-восточном побережье Сахалина максимум уловов по линии чётных лет был достигнут только в 2016 г. Таким образом, наряду со сходством в развитии

общих тенденций изменения уловов каждому району были присущи свои особенности, в результате чего по обеим генеративным линиям наблюдалось более раннее достижение максимумов и последующее снижение уловов на Итуруп и на крайнем юге Сахалина и всё большее запаздывание этих процессов в северном направлении вдоль восточного побережья Сахалина. Быстрый темп снижения уловов вплоть до их минимальных значений, начавшийся в 2015 г., также стал исторически рекордным, учитывая высокий уровень запасов в предшествующие годы.

У горбуши рассматриваемых районов наблюдаются также существенные расхождения по срокам нерестовых подходов рыб к побережью (и последующего нереста) и покатной миграции молоди из рек, что необходимо учитывать при анализе действия на динамику стада факторов внешней среды. О динамике подходов горбуши к районам нереста вполне можно судить по промысловым уловам, так как более 90% рыб вылавливаются ставными неводами, т.е. пассивными орудиями лова. Судя по уловам, сроки подхода рыб к побережью смещаются на более поздние даты при сравнении соседних районов в южном направлении (рисунок 7). Исключением является только зал. Терпения, в котором наиболее ранние сроки массовой миграции горбуши связаны с наибольшим представительством в нерестовом потоке к этому району рыб ранней темпоральной формы [86]. От начала массового подхода горбуши к рекам до начала её массового нереста проходит 20–30 суток; у первых мигрантов меньшая степень развития гонад, и они мигрируют, как правило, на нерестилища, наиболее удалённые от устья рек. Большая разница во времени между заходом в реки и началом нереста в большей мере характерна в среднем для более крупных рек, впадающих в зал. Терпения и с северо-восточного побережья Сахалина в Охотское море. Более вытянутая правая ветвь в распределениях, характеризующих интенсивность подхода горбуши к побережьям, обусловлена в основном отловом рыб в устьях рек для предотвращения переполнения нерестилищ и с реализацией производителей после их использования на рыбопроизводных заводах уже после завершения промысла ставными неводами.

Среднемноголетняя динамика покатной миграции молоди горбуши в разных районах, исключая северо-восточное побережье Сахалина, представлена по данным ежегодных публикаций в «лососевом» бюллетене [87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94]. Наиболее рано молодь скатывается из рек, впадающих в зал. Анива (рисунок 8). На первый взгляд, совпадают сроки миграции молоди у горбуши стад о-ва Итуруп и зал. Терпения, однако реальные сроки её выхода в морские воды существенно разнятся. В коротких водотоках Курильских о-вов и южной части Сахалина молодь, учитываемая на контрольных створах вблизи устьев рек, практически вся покидает их в течение суток, в то время как из р. Орловка и из большинства других мест расположения нерестилищ в Поронае на её миграцию в залив требуется около 10

суток. С учётом этого основная масса молоди скатывается из Пороняя даже несколько позже, чем из рек юго-восточного побережья Сахалина.

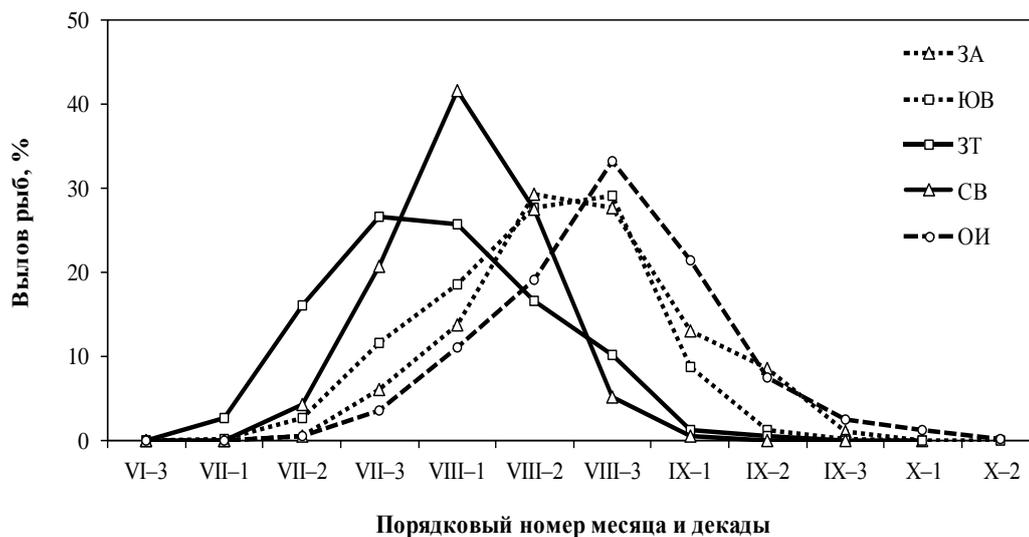


Рисунок 7 – Сезонная динамика уловов горбуши в 2001–2018 гг. в разных районах восточного побережья Сахалина (ЗА – зал. Анива, ЮВ – юго-восточное побережье, ЗТ – зал. Терпения, СВ – северо-восточное побережье) и на о-ве Итуруп (ОИ).

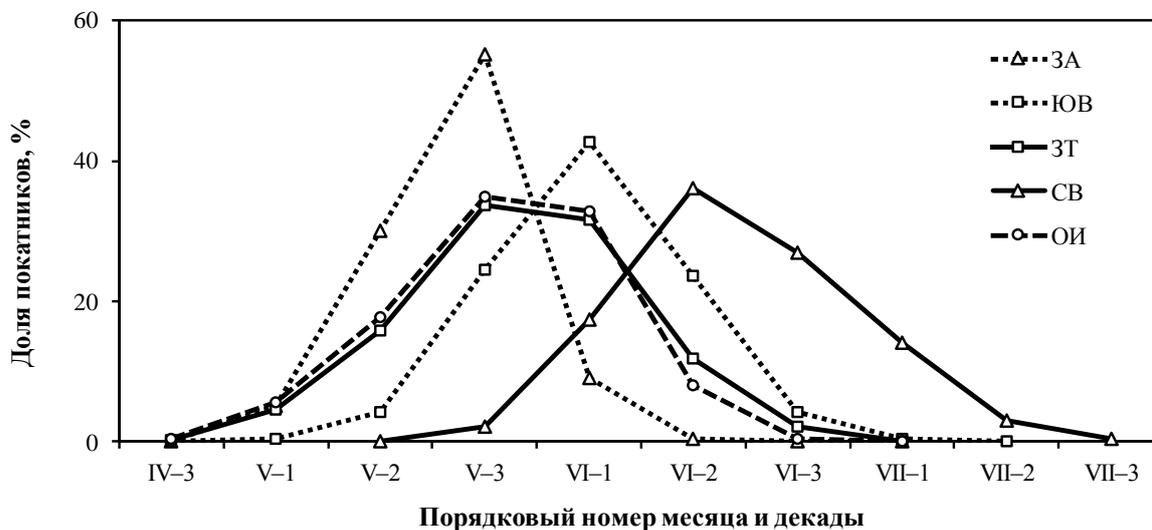


Рисунок 8 – Среднемноголетняя динамика покотной миграции молоди горбуши в разных районах восточного побережья Сахалина (ЗА – зал. Анива, ЮВ – юго-восточное побережье, ЗТ – зал. Терпения, СВ – северо-восточное побережье) и на о-ве Итуруп (ОИ).

Сильно разнятся данные по срокам ската молоди горбуши в реках северо-восточного побережья острова. Судя по наблюдениям в р. Набиль (северная часть побережья), массовый скат молоди в 1972 и 1974 г. протекал в I и II декадах июня [95], а в р. Приторная (южная часть побережья) в 1972–1974 гг. – во II–III декадах этого месяца [96]. Однако от створа учёта

в р. Набиль до выхода в морские воды молоди предстоял ещё протяжённый путь по пойменной части этой реки и через зал. Набильский, а в сравнительно небольшой горной р. Приторная учётный створ находился вблизи устья, вследствие чего за основу были приняты последние данные. Наиболее поздние сроки ската молоди горбуши из рек северо-восточного побережья Сахалина являются, видимо, адаптацией к специфическим условиям обитания в прибрежных морских водах, где вследствие холодного Восточно-Сахалинского течения температура воды в период нагула молоди составляла за годы наблюдений в среднем $3,2^{\circ}$ против $8,0^{\circ}\text{C}$ в прибрежье юго-восточного побережья острова [59]. Ситуация усугубляется также поздними сроками массового развития в прибрежье северо-восточного Сахалина фракций зоопланктона, формирующих кормовую базу молоди лососей [72].

При рассмотрении многолетней динамики уловов горбуши возникает ощущение о существовании веских причин для развития такого процесса – их резкого снижения в последние годы. Для прояснения ситуации сопоставили численность возвратов горбуши с имевшими место экстремально большими осенними осадками и штормовыми ветрами в мае и июне (рис. 9), при этом учитывались отмеченные выше сроки массового нереста и последующего ската молоди из рек в каждом из районов. Для лучшего восприятия времени действия этих факторов на изучаемое поколение фрагмент оси абсцисс для каждого года условно включает в себя диапазон временного промежутка с 11 августа по ноябрь применительно к дождевым осадкам и с 1 мая по 10 июля применительно к ветрам. Сначала рассмотрим воздействие этих факторов на формирование численности поколений горбуши возвратов в 2007–2016 гг., при анализе которых были получены первые результаты исследования в этом направлении [97].

На Итурупе наименьшая численность горбуши в 2015 г. была обусловлена воздействием сначала паводков во время массового нереста или после него (выпадение осадков >8 см: 17 сентября, 3 и 26 октября) и штормовых ветров (>17 м/с: 16 мая и 13 июня) в период массового ската молоди из рек, причём последний из штормов пришёлся на время наибольших концентраций мальков на прибрежном морском мелководье. Негативное воздействие паводков и штормовых ветров просматривается и для других поколений. Не является исключением и поколение 2008 г. (здесь и далее под годом поколения понимается год его возврата), так как его численность существенно снизилась по сравнению с её высоким значением у родительского поколения, о чём можно судить по динамике уловов (рисунок 9). В то же время, штормовые ветры не имели существенного значения в целом для формирования численности поколений 2007, 2008, 2009, 2010 гг., так как они наблюдались до массового ската молоди из рек, как и паводок для поколения 2010 г., протекавший в первой половине массового нереста его родителей.

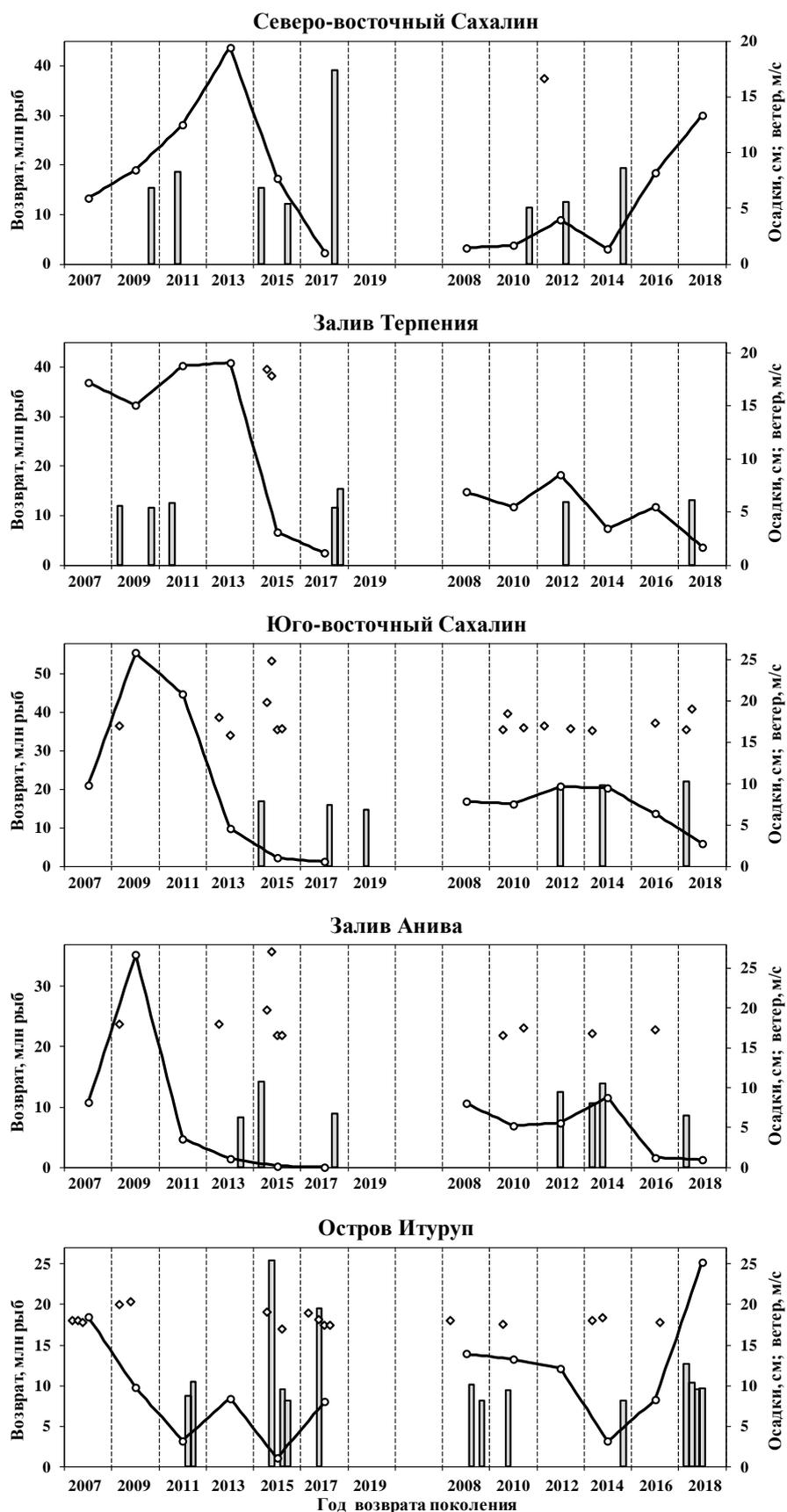


Рисунок 9 – Численность горбуши в линиях нечётных и чётных лет (линия), встречаемость дней с экстремально большими осадками во время нереста родителей и после него (столбцы) и сильными ветрами при нагуле молоди в прибрежных морских водах (символы).

Для южных районов Сахалина приняли несколько пониженные пороговые значения количества осадков (>6 см) и силы ветра (>16 м/с), так как вероятность паводков возрастает при большей площади водосбора в среднем более крупных рек в этих районах [65], а вследствие меньшей изрезанности береговой черты у молодежи уменьшаются шансы найти укрытия при штормовых волнениях моря и, возможно, из-за такой конфигурации побережья она быстрее откочевывает с прибрежного мелководья в сравнении с молодежью у о-ва Итуруп [98, 99].

В бассейне зал. Анива наибольшему воздействию паводков, протекавших после завершения нереста, подверглось поколение горбуши 2013 г., а воздействию штормовых ветров – поколения 2016 г. и, особенно (больше скорость и количество штормовых дней), 2015 г. В остальных случаях паводки приходились на первую половину нереста родителей, а штормы проходили либо в начале массового ската молодежи из рек, либо после его завершения, когда подросшая молодежь была уже не такой чувствительной к их воздействию [84]. Аномально низкой выглядит в этом плане численность горбуши в 2011 г., однако есть основания считать, что это поколение подвергалось значительному воздействию паводка. Так, на двух ГМП в южной части сахалинского побережья Татарского пролива 19 сентября 2009 г. зарегистрированы сравнительно обильные осадки (4,7 и 3,6 см), которые могли быть следствием дождевого фронта с более сильными осадками на противоположных склонах горного массива со стороны зал. Анива, в реках, стекающих с которого, в последние годы воспроизводится основная часть запаса анивской горбуши дикого происхождения. О сильном паводке в это время в реках Кура и Найча, стекающих с этого горного массива, было устное сообщение рыбака-любителя К.И. Митаки. О его прохождении свидетельствуют также результаты вскрытия в ноябре 2009 г. площадок в русле Куры (на нерестилищах среднего и нижнего течения в грунте не обнаружено живых эмбрионов) и учёта в мае–июне следующего года покатной молодежи в этой реке (от одной условной пары производителей скатилось в среднем по 16 мальков, в то время, как из Быстрой, притока р. Лютога, впадающей в залив с его северного побережья, – по 173 малька).

При воспроизводстве горбуши юго-восточного побережья Сахалина по генеративной линии нечётных лет существенному воздействию штормовых ветров подверглись поколения 2013 г. (13 мая и 5 июня) и особенно 2015 г. (16–17 мая и 11–12 июня), так как у последнего затяжной шторм произошёл в то время, когда из рек только что скатилась основная масса молодежи. Прошедший при начале массового нереста родителей паводок (17 августа) не мог существенно отразиться на численности возврата в 2015 г. По генеративной линии чётных лет паводки могли сказаться на результатах нереста родителей поколений 2014 г. (18 сентября) и особенно 2012 г. (29 сентября), так как у последнего паводок пришёлся на время завершения

массового нереста. Набор поколений, подверженных штормовым ветрам, шире, однако существенное воздействие они могли оказать на формирование численности только двух поколений, 2012 г. (17 июня) и особенно 2016 г. (4 июня), так как у последнего ветер не только был сильнее, но и пришёлся на время образования на прибрежном мелководье наиболее плотных скоплений недавно скатившейся молоди. Сильные ветры отмечены в период нагула молоди поколения 2010 г., однако при первых двух (14 и 17 мая) ещё не наступил наиболее массовый скат, а при последнем (23 июня) её скопления были представлены в основном уже подростыми мальками. Для поколения 2014 г. штормовой ветер (2 мая) практически не мог оказать воздействие на формирование его численности.

Для районов северной части Сахалина в связи с укрупнением рек приняли ещё более низкое пороговое значение для осадков (>5 см), которые могли вызвать сильные паводки.

При воспроизводстве горбуши зал. Терпения по линии нечётных лет они могли быть причиной существенного снижения численности только у поколения 2009 г., так как второй паводок (21 октября) прошёл после завершения нереста его родителей. У поколения 2011 г. паводковые осадки (21 августа) пришлось на начало массового нереста родителей и не могли обусловить серьёзные последствия для формирования его численности. По линии чётных лет большие осадки могли сказаться на результатах нереста родителей поколения 2012 г. (29 сентября). Наибольший уровень осадков зафиксирован при воспроизводстве поколений с ещё предстоящим возвратом, что может существенно отразиться на численности поколения 2017 г. (2 и 10 октября), в то время как у поколения 2018 г. стихийное явление пришлось на первую половину массового нереста его родителей (31 августа). В этом районе только однажды зарегистрированы сильные затяжные ветры (17–18 мая), которые наблюдались при нагуле молоди поколения 2015 г. Они вполне могли стать причиной сокращения численности этого поколения с учётом более раннего ската молоди из сравнительно коротких рек западного побережья залива.

У горбуши северо-восточного побережья Сахалина (рис. 5д) по линии нечётных лет паводковые осадки, прошедшие после нереста, могли быть причиной существенного снижения численности поколений 2009 г. (21 октября) и 2015 г. (12 октября, первый паводок 12 августа прошёл до начала массового нереста), по линии чётных лет – у поколений 2010 г. (8 ноября), 2012 г. (29 сентября) и 2014 г. (3 ноября). Частичный ущерб мог быть нанесён формированию численности поколения 2011 г., у которого ко времени выпадения экстремальных осадков (8 сентября) отнерестилось не менее половины его родителей, особенно в реках южной части района. Единоразы зарегистрированные сильные ветры (9 мая) не могли сказаться на формировании численности поколения 2012 г., так как выход молоди из рек только начинался.

С учётом полученных результатов и имевшихся данных о скорости ветров (Итуруп) и величине осадков (их паводковый уровень отмечен во всех районах, особенно сильными они были в северной части Сахалина) предполагалось, что в 2017 г. в южных районах региона сохранится депрессивный уровень запаса, а в северных районах неизбежно значительное сокращение численности горбуши [100]. В этой связи рассмотрим, как развивался промысел горбуши в 2017 г.

После больших уловов горбуши в 2011 (169,2 тыс. т) и 2013 (162,9 тыс. т) годах последовал почти четырехкратный спад в 2015 г. (43,5 тыс. т). Тем не менее, прогноз СахНИРО [101] на 2017 г. был весьма оптимистичным (35,6 тыс. т). Учёные ВНИРО, учитывая связь между развитием глобальных климато-океанологических процессов и изменениями численности горбуши [102], предложили уменьшить величину её возможного вылова в Восточно-Сахалинской подзоне до 20 тыс. т (без уточнения по отдельным районам побережья), что и было реализовано на Отраслевом совете по промысловому прогнозированию. На основе этого прогноза был рассчитан вероятный вылов горбуши по отдельным районам побережья (рисунок 10), исходя из соотношения рассчитанных в прогнозе возвратов рыб соответствующих единиц запаса. В то же время, существовала и более пессимистическая точка зрения на вероятный уровень запасов горбуши на восточном побережье Сахалина, в соответствии с которой в его южной части (залив Анива и юго-восточное побережье) предполагалось сохранение депрессии запаса, а в северной части (залив Терпения и северо-восточное побережье) – углубление негативных процессов в динамике стада этого вида [100].

Залив Анива. В условиях запрета на промысел лов рыб осуществлялся только на базовых реках ЛРЗ для целей заводского разведения. Заход производителей в реки составил около 0,06 млн экз., что ещё ниже, чем и так при критически малом их заходе при нересте родительского поколения. Столь слабый подход горбуши в залив не обеспечил даже потребности ЛРЗ в производителях, не говоря уже об естественном воспроизводстве в реках, впадающих в залив. Такая ситуация свидетельствует о продолжении депрессивного состояния данной единицы запаса по линии нечётных лет.

Юго-восточное побережье Сахалина. Открытие промысла при рекомендованном вылове 6500 т сочеталось с введением пропускных дней на участке от м. Свободный до м. Анива (южная треть побережья, где практически отсутствуют реки, значимые для воспроизводства горбуши), целью которого, как предполагалось, являлось обеспечение пропуска рыб в реки побережья зал. Анива. Подходы горбуши до августа практически отсутствовали, что было вполне ожидаемым вследствие депрессии состояния запасов рыб ранней темпоральной формы [104]. Однако и с подходом в начале августа рыб поздней формы

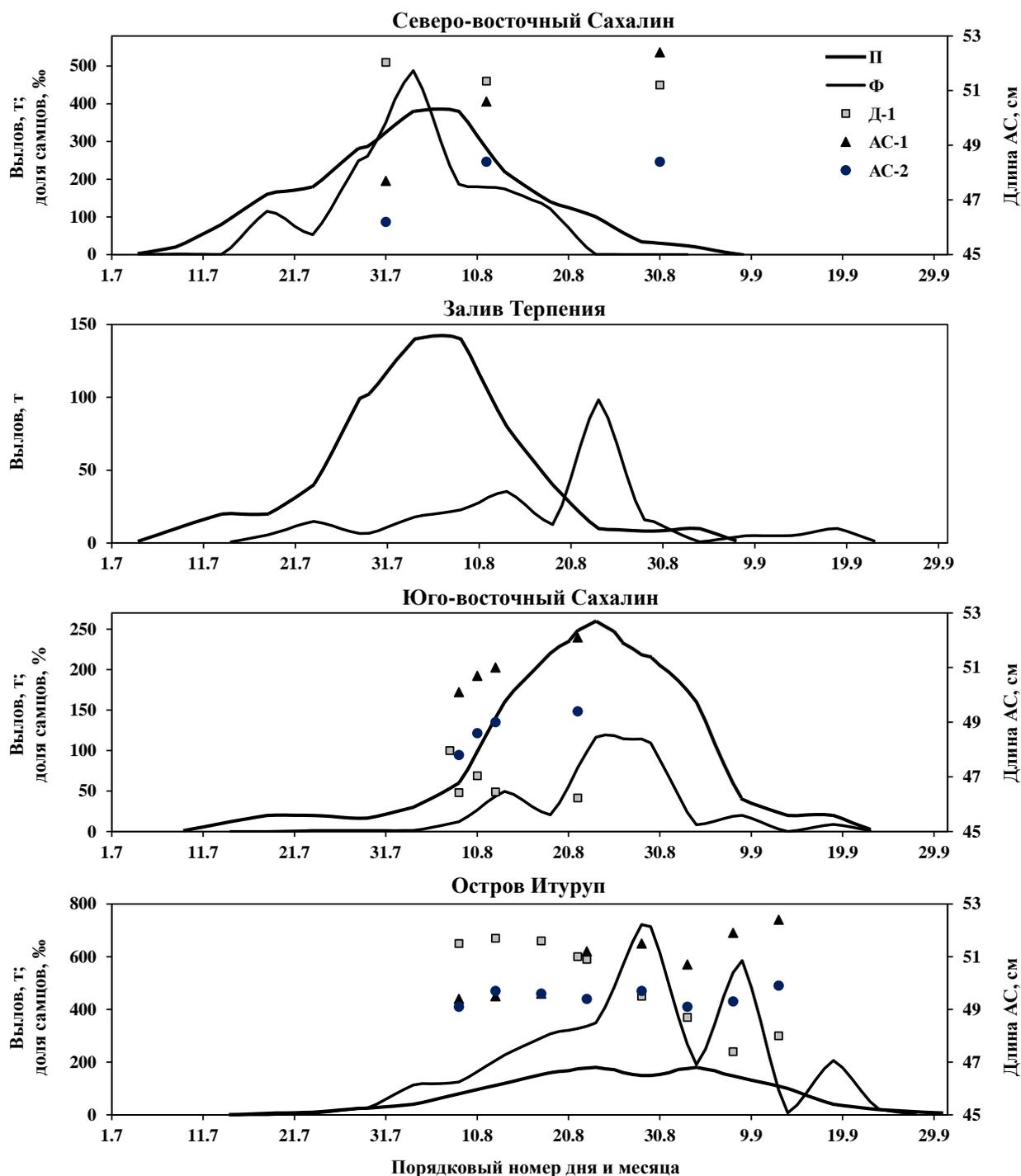


Рисунок 10 – Прогноз (*П*) и фактические уловы (*Ф*) горбуши, длина тела самцов (*АС-1*) и самок (*АС-2*) и доля самцов (*Д-1*) в уловах в разных районах восточного побережья Сахалина и на о. Итуруп в 2017 г. (рис. по [103])

темп нарастания уловов продолжал заметно отставать от ожидаемого. Не исключался вариант, что пик хода может сместиться на более поздние сроки, в связи с чем для контроля подходов горбуши промысел не останавливали, но для обеспечения захода горбуши в реки уже на всём побережье с 10 августа был введен режим пропускных дней, а затем последовала рекомендация и на запрет промысла с 28 августа. Таким образом, сработала пессимистическая

точка зрения на состояние запасов горбуши в 2017 г., в котором дочернее поколение уступило родительскому как по величине уловов (1872 против 2671 т), так и по заходу производителей в реки (0,62 млн против 0,98 млн экз.).

Залив Терпения. В связи с низким уровнем рекомендованного вылова (3200 т) и ожиданиями на развитие промысла по пессимистическому сценарию его открытие с 16 июля на северном побережье залива сопровождалось введением пропускных периодов (в режиме чередования 4 дней пропуска с 3 днями лова) и запретного участка для лова по 5 км в обе стороны от устья Пороная, а с 10 августа – полного запрета на промысел в связи с отсутствием значимых подходов рыб поздней формы. Вылов горбуши на северном побережье залива в итоге составил всего 118 т против 4661 т при возврате родительского поколения. Вследствие слабых уловов отбор рыб на биологический анализ осуществлялся из смеси рыб, собранных из ставных неводов почти на всём побережье, вследствие чего биологические показатели не приведены на рисунке 10, так как они могут быть использованы только для расчёта средней навески при определении численности выловленных рыб. Несмотря на крайне слабые подходы, благодаря введённым ограничениям на промысел в реки северного побережья зашло около 0,52 млн производителей, что 2,5 раза больше, чем в предыдущем цикличном году (0,22 млн экз.). В связи с более оптимистичным прогнозом подходов горбуши к западному побережью залива вводимые ограничения на промысел соответствовали таковым на юго-восточном побережье острова, с которым почти совпадала и динамика уловов горбуши, например, их увеличение во 2-й и 3-й декадах августа. В результате здесь выловлено 1182 т горбуши, а заход в реки составил около 1,25 млн производителей, что в полтора раза меньше, чем в предыдущем цикличном году (1,80 млн экз.) при вылове 3167 т.

Северо-восточное побережье Сахалина. Промысел горбуши начинался в этом районе обычно во второй декаде июля, однако в 2017 г. устойчивые (ежесуточные) уловы появились только в конце июля. Резкий их прирост, связанный с ходом рыб поздней темпоральной формы, дал надежды на благоприятные перспективы промысла. Однако они не оправдались в результате существенного снижения уловов уже во 2-й пентаде августа. Среднесуточные уловы по 150–200 т ещё наблюдались до середины этого месяца, после чего они вновь резко пошли на спад, в результате чего промысел завершился в начале третьей декады августа, т. е. раньше обычных сроков. При рекомендованном вылове 10300 т поймано 7221 т, а заход в реки составил около 0,34 млн рыб, что ощутимо ниже, чем при возврате родительского поколения (21797 т и 4,55 млн рыб, соответственно). Причем наиболее сильно уловы упали в южной части побережья, а сравнительно хороший вылов в северной части побережья был обусловлен приловом не менее 2 тыс. т горбуши, мигрирующей вдоль северной оконечности Сахалина к другим районам своего воспроизводства

Остров Итуруп. В течение всего июля отмечались весьма слабые подходы горбуши, что было обусловлено снижением в последние годы представительства в стаде рыб ранней темпоральной формы. Оживление промысла наступило в начале августа с началом подходов рыб поздней темпоральной формы. Почти до конца августа динамика уловов соответствовала прогнозным ожиданиям, однако в последней пентаде августа уловы горбуши резко возросли и в дальнейшем продолжали значительно опережать динамику рекомендованного вылова, установленного в объёме 6500 т (рисунок 10), что потребовало разработки обоснования на увеличение рекомендованного вылова в подзоне сначала до 13700 т, а затем до 18100 т. В итоге выловлено 15533 т, а заход производителей в реки составил 1,50 млн экз., что существенно выше, чем при нересте родительского поколения (0,64 млн экз.). Необычность динамики уловов горбуши (резкое увеличение уловов в конце августа) связано, видимо, с негативным воздействием паводков на нерест ранней формы и на первую половину нереста поздней формы горбуши, а затем череды штормов в течение первой половины сроков массового ската молоди из рек. На первый взгляд, сравнительно большой вылов горбуши на Итурупе противоречит гипотезе ярко выраженного негативного действия на формирование численности этого вида экстремальных факторов среды. Однако достигнутая величина вылова (15,5 тыс. т) ниже среднего уровня уловов горбуши по нечетным годам в первом десятилетии (25,4 тыс. т), когда не отмечалось значимого воздействия тайфунов на результаты нереста и последующий нагул молоди при воспроизводстве данного стада. Однако необходимо уточнить, что пессимистическая точка зрения на величину подходов горбуши к Итурупу в 2017 г. основывалась на косвенных данных воздействия гидрометеорологических факторов, зафиксированных на соседнем Кунашире, так как наблюдения на Итурупе в период становления численности горбуши не проводились [97]. В то же время ситуация с подходами горбуши на Кунашир полностью соответствовала гипотезе. Снижение уловов горбуши на этом острове началось в 2004 г. и явилось предтечей общего снижения запасов горбуши в регионе. С 2013 г. ежегодно вводились ограничения на промысел (лов на одном из участков охотоморского побережья острова с фиксированным числом ставных неводов), однако эти меры не привели к восстановлению запаса. В 2017 г. лов осуществлялся по такой же схеме (от м. Столбчатый до м. Докучаева с установкой не более 6 ставных неводов с объёмом вылова до 60 т). Фактически выловлено 13 т, из которых около 4 т пришлось на спортивно-любительское рыболовство. Заход производителей в реки составил 0,02 млн рыб, что в 1,5 раза меньше, чем при нересте родительского поколения. То есть, на этом острове продолжается углубление депрессии запаса горбуши по линии нечетных лет.

Отсутствие или слабое воздействие экстремальных факторов среды на воспроизводство следующего поколения давало надежды на хорошие уловы горбуши в 2018 г. Так, в прогнозе

по северо-восточному побережью Сахалина предполагался оптимистичный сценарий, в соответствии с которым, например, для южной части побережья, где формируется основной запас горбуши, в расчёты было заложено значение коэффициента возврата (2,36 %), превышающее таковое для 5 предыдущих циклических поколений (1,80 %). Однако реальная выживаемость оказалась еще выше (4,34 %), в результате уловы не только превысили официальный прогноз (рисунок 11), но и достигли исторического максимума п линии четных лет.

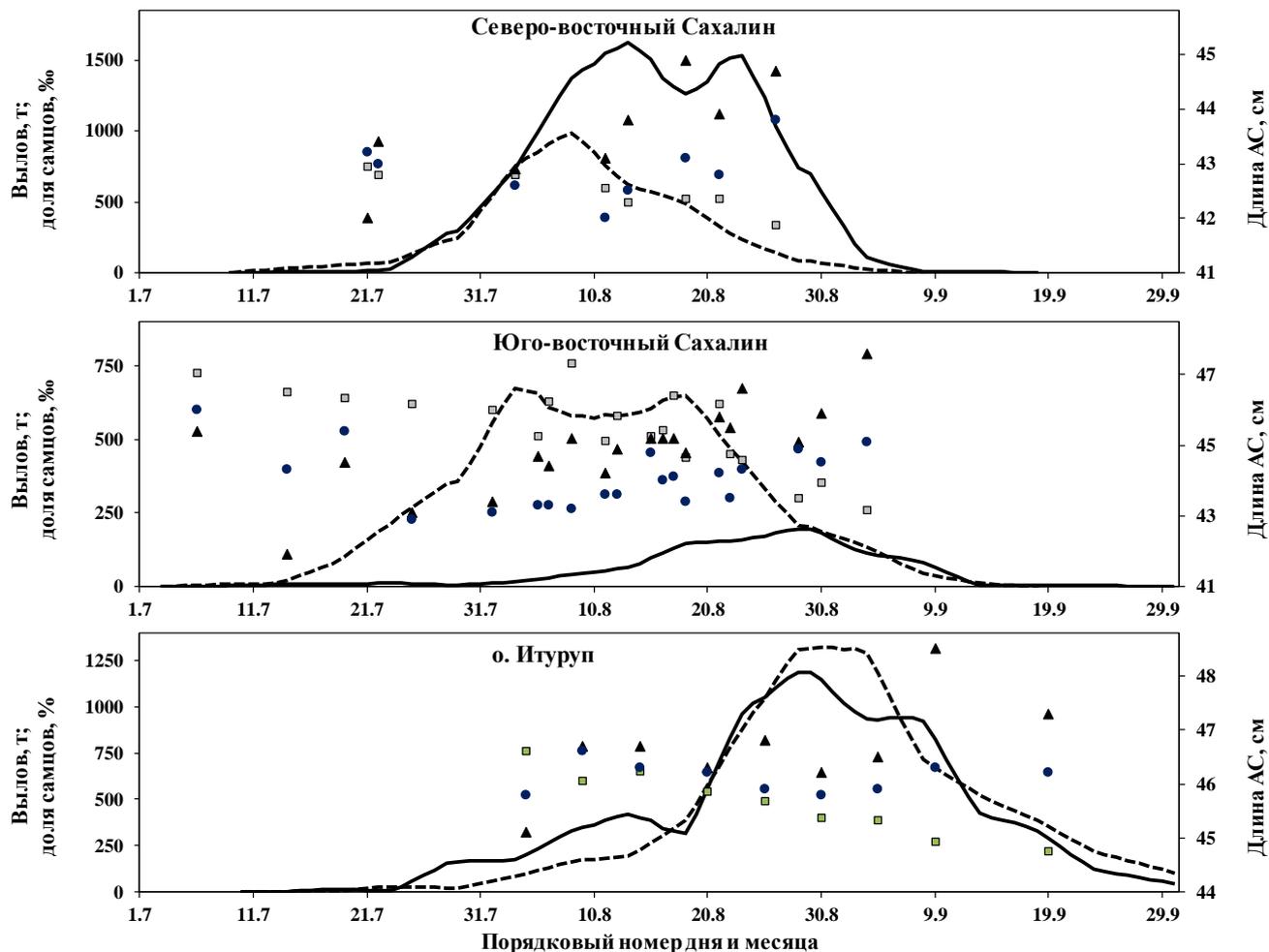


Рисунок 11 – Прогноз СахНИРО (Π), фактические уловы (Φ) и биологические показатели горбуши (Д-1 — доля самцов, АС-1 и АС-2 — длина самцов и самок) в разных районах восточного побережья Сахалина в 2018 г. (рис. по [105])

При разработке прогноза по юго-восточному побережью Сахалина предполагалось, что паводок (18 августа) до начала массового нереста родителей и штормы (4 и 19 мая) до массовой миграции молоди из рек не могли оказать существенного влияния на формирование численности этого поколения. Однако возврат горбуши был ниже ожидаемого (рисунок 11), что могло быть связано с недоучетом действия экстремальных факторов среды. Так,

зафиксированные на ГМП «Долинск» значительные осадки (6–7.09.2016 г., 77 мм) остались «незамеченными» при оценке паводковой ситуации, проводимой при разработке прогноза по осредненным данным трех ГМП. Тем не менее, основная причина завышения прогноза связана со снижением выживаемости горбуши в течение морского периода жизни (2,86 % против прогнозной 8,31 %) по пока неизвестным обстоятельствам, ведь набор контролируемых параметров среды весьма узок в сравнении со спектром параметров, оказывающих влияние на процесс воспроизводства лососей.

На Итурупе, где ожидалось увеличение численности горбуши, динамика уловов в целом соответствовала прогнозным ожиданиям (см. рисунок 11).

Таким образом, заключение о снижении численности рыб в поколениях возврата в 2007–2016 гг. по причинам воздействия аномально сильных дождей в разгар нереста их родителей или после его завершения, или же ветровых волнений моря в период массового ската молоди из рек, подтвердилось на примере возвратов горбуши в 2017–2018 гг. Если причины смертности от действия паводков в реках очевидны (разрушение нерестовых гнёзд), то каковы непосредственные причины повышенной гибели потомства при штормах можно только предполагать. Например, она может быть обусловлена воздействием хищников на плотные скопления малоподвижной молоди. Очевидным является лишь превалирующее значение в становлении численности горбуши уровня смертности при нагуле молоди на прибрежном морском мелководье в сравнении с более поздними этапами её морского периода жизни. Об этом свидетельствуют результаты сопоставления выживаемости поколений (от ската до возврата) горбуши Итурупа и юго-восточного побережья Сахалина [17] с оценками выживаемости горбуши разных стад в зимне-весенний период в океанских водах (ежегодные данные ТИПРО-центра по учёту сеголеток в октябре–ноябре перед откочёвкой из Охотского моря и взрослых рыб в июне при обратной миграции через прикурильские воды Тихого океана). Выживаемость горбуши за этот период жизни определялась размерами рыб и условиями их нагула, о которых судили по интегральному показателю обеспеченности пищей [106]. Наибольшая выживаемость в океане отмечена у поколения 2009 г. (64 %), чему вполне соответствовало высокое значение индекса выживания этого поколения у горбуши юго-восточного побережья Сахалина. Однако у горбуши Итурупа, молодь которого при нагуле подверглась воздействию штормов, индекс выживаемости в течение морского периода жизни был на уровне среднемноголетнего значения. При наименьшей выживаемости в океане (25%, поколение 2007 г.), но при благоприятных условиях нагула молоди в прибрежье выживаемость этого поколения горбуши в целом за морской период жизни была высокой (Итуруп) или близкой к среднемноголетнему значению (юго-восточное побережье Сахалина). Но если молодь в начале морского периода жизни подвергалась сильному воздействию

штормов, и последующие условия её обитания также были неблагоприятными (выживаемость в океане 34 %), что наблюдалось у поколения 2015 г., то значения выживаемости этого поколения оказались минимальными у горбуши в обоих районах. То есть, величина смертности в океане лишь усиливает или ослабляет тенденции выживания поколений горбуши, заложенные при нагуле молоди после ската из рек.

Для математической интерпретации действия рассматриваемых экстремальных факторов среды максимальные значения обоих действующих факторов приняты за единицу, для остальных рассчитаны доли пропорционально их значениям относительно этих максимумов. Для поколений, слабо подвергшихся воздействию этих факторов (до разгара нереста, до или после массового ската молоди из рек), их значения приняты нулевыми. Корреляция изменений численности горбуши с полученными значениями экстремальных факторов в заливах Анива ($r = -0,52$, $p = 0,102$) и Терпения ($r = -0,47$, $p = 0,148$), юго-восточном ($r = -0,51$, $p = 0,106$) и северо-восточном ($r = -0,52$, $p = 0,104$) побережье Сахалина оказалась средней силы, а на Итурупe сильнее ($r = -0,70$, $p = 0,015$). Объективность происходящих процессов очевидна, поэтому можно полагать, что средний уровень значений коэффициента корреляции и отсутствие его статистической достоверности связаны с коротким рядом наблюдений, который ещё более усугубляется тем, что только у 4–6 из 11 изученных в каждом районе поколений значения экстремальных факторов были переменными, в остальных случаях они были приняты нулю.

Полученные данные подтверждают решающую роль экстремальных факторов среды как предикторов резких сокращений численности горбуши. Из этого вытекает ещё одно важное заключение, касающееся прогнозирования возможных уловов. Выше отмечалось, что изменения численности горбуши, если не вдаваться в детали (несовпадение пиков и короткоцикловых тенденций по годам, различный генезис резких изменений численности в виде паводков в реках или штормов в прибрежье моря), имеют одинаковую направленность в разных районах региона. Рассматривая такие многолетние тренды нет смысла дискутировать по проблеме «волн жизни», связанных с действием космических факторов. Их наличие показано во многих работах, в том числе, и на примере тихоокеанских лососей [107, 15, 108, 16, 10, 11]. Проблема состоит не в сомнении наличия таких связей, а в неясности конкретных механизмов их проявления. Без понимания этого процесса такие прогностические подходы [12, 102] остаются оторванными от системы связей объекта со средой обитания. А эти связи не только многообразны [109], их гибкость обуславливает неодинаковую цикличность в динамике численности разных популяций и видов, живущих в одних и тех же экосистемах [110, 7]. Тем не менее, нельзя не отметить хорошее совпадение трендов глобальных климатических индексов и численности рыб, выполненных на основе скользящих средних по

10 и более смежным годам, что вполне пригодно для долгосрочных оценок состояния сырьевой базы. Однако такие подходы неприемлемы для промыслового прогнозирования [111, 112]. Действительно, разброс реальных значений от линий тренда настолько велик, что в некоторых парах фактических данных их значения становились диаметрально противоположными при анализе изменений численности и некоторых климатических индексов на примере некоторых стад горбуши в Сахалино-Курильском регионе [113].

Число паводковых осадков за 11-летний период, воздействовавших на результаты нереста горбуши, в южных (в среднем по 6) и северных (по 5) районах региона было сопоставимым, а по числу дней со штормовыми ветрами при массовой миграции молоди из рек южные районы явно доминировали (в среднем около 5 дней против одного), что связано с траекториями прохождения циклонов, особенно южного происхождения [114]. К тому же характеристики каждого из циклонов (траектория и скорость передвижения, величина осадков и перепады давления) специфичны, что создаёт в регионе локальные очаги их влияния на воспроизводство горбуши. В качестве примера приведём некоторые результаты воздействия циклонов на формирование численности горбуши в соседних районах. В заливе Анива в 2011 г. произошло сокращение численности горбуши в результате паводка в реках его западного побережья, в то время как численность горбуши на юго-восточном побережье Сахалина сохранилась на высоком уровне. В 2013 г. уже в обоих районах произошло снижение численности, но его генезис был различен, в заливе снижение было следствием воздействия на нерест осеннего паводка в реках, а на юго-восточном побережье — штормовых ветров при нагуле молоди. Но даже и совпадение сроков действия природных факторов не всегда приводит к сходным результатам. Так, в зал. Анива и на юго-восточном побережье Сахалина даты с сильными ветрами всё-таки чаще совпадают, однако их воздействие на формирование численности горбуши в этих районах не одинаково из-за различий в сроках ската молоди из рек [97]. Такие сроки мало различаются у горбуши юго-восточного побережья острова и зал. Терпения, однако в южных широтах негативное воздействие циклонов проявлялось в большей мере через штормы в период нагула молоди, а в северных широтах — через экстремальные осадки, вызывающие размыв грунта на нерестилищах.

Замечено, что появление череды малоурожайных поколений совпадает по времени со сменой тёплых зональных и холодных меридиональных эпох, которая наблюдалась в 1980-х гг. и предположительно происходит в современные годы [115]. Возможно, смена этих эпох сопровождается смещением траекторий и времени прохождения циклонов, в результате чего в эти годы увеличивается вероятность их негативного воздействия на воспроизводство тех или иных стад горбуши. В то же время воздействие тайфунов имеет хорошо выраженный локальный характер, что связано не только с траекторией их движения, но и с особенностями

жизненного цикла горбуши. Поэтому полученные результаты по влиянию экстремальных факторов среды на формирование численности горбуши полностью соответствуют точке зрения, что одной из важнейших причин несинхронных и неоднаправленных тенденций в развитии физико-географических условий, динамики популяций и биоты в целом является хорошо выраженная региональная специфика, подразумевающая преобладающее влияние на развитие явлений и процессов именно местных условий [112].

4. О некоторых вопросах динамики численности темпоральных форм горбуши на Сахалине и южных Курильских островах

К настоящему времени накоплено много данных о наличии у горбуши в одних и тех же реках разных группировок, различающихся по срокам хода. Впервые такие группировки были замечены в реках юго-восточного побережья Аляски и Британской Колумбии по американскому побережью [116, 117] и в реках острова Итуруп и юго-восточного побережья Сахалина по азиатскому побережью Северной Пацифики [118, 119]. По современным воззрениям, темпоральные группировки у горбуши распространены по ареалу размножения этого вида существенно шире, чем считалось до недавнего времени [49]. Рыбы этих группировок различаются размерами тела, плодовитостью, зрелостью гонад при заходе в реки, сроками миграции и местами нереста. Если раньше они рассматривались чаще как сезонные расы, то сейчас им стали придавать ранг экологических подвидов [120]. По-видимому, нет смысла обсуждать такие нюансы до получения надежных результатов генетических исследований, так как у этих группировок наблюдается широкое перекрытие как по времени захода в реки, так и по местам нереста [19]. В то же время суждения о таких темпоральных группировках продолжают оставаться на уровне признания их целесообразности для более полного освоения горбушей среды обитания в пределах ареала [49, 120, 121]. В данном исследовании рассматриваются особенности динамики численности таких группировок, которых именуем пока как темпоральные формы.

Горбуша в промысловых уловах на восточном побережье Сахалина и южных Курильских островах представлена двумя темпоральными формами, ранней и поздней. Ход ранней формы начинается в первой половине июля, поздней формы – в первой половине августа. Изучение биологических показателей рыб этих форм было проведено в зал. Анива и на острове Итуруп (см. рисунок 1). Рыбы поздней формы крупнее. В первую очередь это связано с увеличением длины самцов, в то время как длина самок при смене форм может и не увеличиваться (таблица 2). Во время хода ранней формы самцы, как правило, мельче самок. Подход поздней формы тестируется по массовому появлению крупных самцов, при этом самцы в среднем становятся крупнее самок. При подходе поздней формы обычно происходит заметный прирост уловов и несколько увеличивается доля самцов. Абсолютная плодовитость самок ранней формы несколько больше, но это различие не всегда подтверждается статистически. В то же время, относительная плодовитость (плодовитость/длина АС) у самок ранней формы существенно выше. Это рассматривается как важная особенность, свидетельствующая о более высоком уровне смертности ранней темпоральной формы. Об этом можно судить также по более высокой вариабельности ее численности [19].

Таблица 2

Средние значения длины (АС) рыб, абсолютной (АИП) и относительной (ОИП) плодовитости самок у ранней и поздней форм горбуши за период наблюдений в зал. Анива и на о. Итуруп (по [19])

Показатели	Ранняя форма		Поздняя форма		F
	M	SD	M	SD	
Анива, n = 19 (4,1 – 7,4 – 13,0)					
Длина АС, см	<u>45,0</u> 466	<u>1,74</u> 1,22	<u>48,9</u> 48,2	<u>1,89</u> 1,25	<u>43,3</u> 15,7
АИП, шт.	1456	136	1380	91	4,0
ОИП, шт.	31,2	2,36	8,6	1,46	17,0
Итуруп, n = 32 (4,0 – 7,1 – 12,0)					
Длина АС, см	<u>46,7</u> 48,9	<u>1,66</u> 1,07	<u>48,6</u> 48,8	<u>1,84</u> 1,37	<u>17,6</u> 0,0
АИП, шт.	1550	102	1417	133	20,4
ОИП, шт.	31,7	1,79	29,0	2,28	28,3
Примечание:	Над чертой – самцы, под чертой – самки; n – число поколений; в скобках указаны критические значения преобразованного критерия Фишера для трёх стандартных уровней значимости при данном объёме выборки.				

Объектом исследования послужила горбуша островов Итуруп и Кунашир, на которых имеются многолетние наблюдения о ходе рыб разных темпоральных форм. Горбушу зал. Анива пришлось исключить из анализа, так как в последнее десятилетие нарушена система мониторинга состояния ее стада. Поэтому расчеты долей ранней и поздней форм в подходах проведены для горбуши юго-восточного Сахалина по такой же методике [19, 54], начиная с 2004 г., когда был организован сбор проб горбуши в режиме мониторинга. Для предыдущих годов при расчёте использовали соотношение уловов до и после 3 августа (средняя дата начала доминирования по численности рыб поздней формы в подходах). В некоторые годы за эту дату принимали 28 июля или 8 августа, исходя из особенностей динамики уловов. Правомочность таких расчетов определена сходством данных по численности рыб ранней ($r = 0,88$) и поздней формы ($r = 0,98$), полученных с применением этого и обычного методов в 2004–2017 гг. В качестве факторов среды, которые могли повлиять на соотношение разных темпоральных форм, рассмотрены паводки в реках при нересте производителей и после его завершения и штормы при нагуле в морском прибрежье молоди, недавно скатившейся из рек, воздействие которых, как показано в главе 3, приводит к существенным сокращениям численности горбуши.

Изучение соотношения в подходах рыб ранней и поздней темпоральной формы предпринято с 1990 г., тем самым охватывая последний период высокого уровня запасов горбуши в регионе, начавшийся с конца 1980-х гг. и завершившийся к середине 2010-х гг. [17]. В этот же период (с 1990 г.) были начаты исследования горбуши на о-ве Кунашир. Быстрый темп прироста уловов на этом острове в чётные годы за счёт увеличения численности рыб обеих темпоральных форм привёл к доминированию с 1994 г. этой генеративной линии по уровню запаса (рисунок 12). В годы наибольшей численности горбуши (1998, 2000 гг.) доля ранней формы в подходах была выше. В 2002 г. наметилась тенденция на снижение доли ранней формы вследствие уменьшения её численности, в то время как численность поздней формы даже несколько возросла, после чего последовало резкое сокращение численности рыб уже обеих темпоральных форм. В последующие годы доминирование по доле рыб в подходах в чётные годы перешло к поздней форме на фоне общего низкого уровня запаса. По линии нечётных лет начиная с 1993 г. наблюдалось устойчивое доминирование по доле в подходах рыб ранней формы при сравнительно низком в среднем уровне запаса. Его заметный рост последовал с 2001 г., обусловленный в основном увеличением численности ранней формы. После достижения пика в 2007 г. произошло резкое снижение запасов горбуши, особенно её ранней формы, в результате чего на её долю в 2011 г. пришлось менее половины возврата. В 2013–2018 гг. соотношение форм не установлено ввиду прекращения биологических сборов и отсутствия данных по динамике подходов горбуши из-за ведённых ограничений на её промысел при критически малой численности рыб в возвратах.

На Итуруп доминирование по уровню запаса также с 1994 г. перешло к генеративной линии чётных лет. По этой линии с 1998 г. наблюдалось увеличение в подходах рыб ранней формы, в то же время этот прирост незначительно повлиял на изменение общей численности горбуши вследствие слабого присутствия в подходах рыб этой темпоральной формы – от 9 до 34 % в эти годы. Достижение исторического максимума уровня запасов в 2006 г. было обусловлено в основном за счёт роста численности поздней формы, в то время как численность ранней формы в этом году обозначила тенденцию к снижению, а в 2008 г. резко сократилась. Высокий уровень запасов стада продолжал сохраняться до 2012 г. за счёт стабильно больших возвратов рыб поздней формы, которые затем также пошли на спад. Кратковременное увеличение доли рыб ранней формы вследствие резкого снижения численности поздней формы в 2014 г. не совсем вписывается в тенденцию, оно было связано с массовым выловом курильской горбуши (в основном её поздней формы) в водах южной части Сахалина, видимо, из-за миграционного «сбоя» [85]. По линии нечётных лет рост численности ранней формы в первом десятилетии XXI в. привёл к максимуму уровня запасов горбуши этой генеративной линии в 2007 г., после которого произошло резкое сокращение численности рыб

этой темпоральной формы и снижение общего уровня запасов в том числе и за счёт уменьшения численности рыб поздней формы.

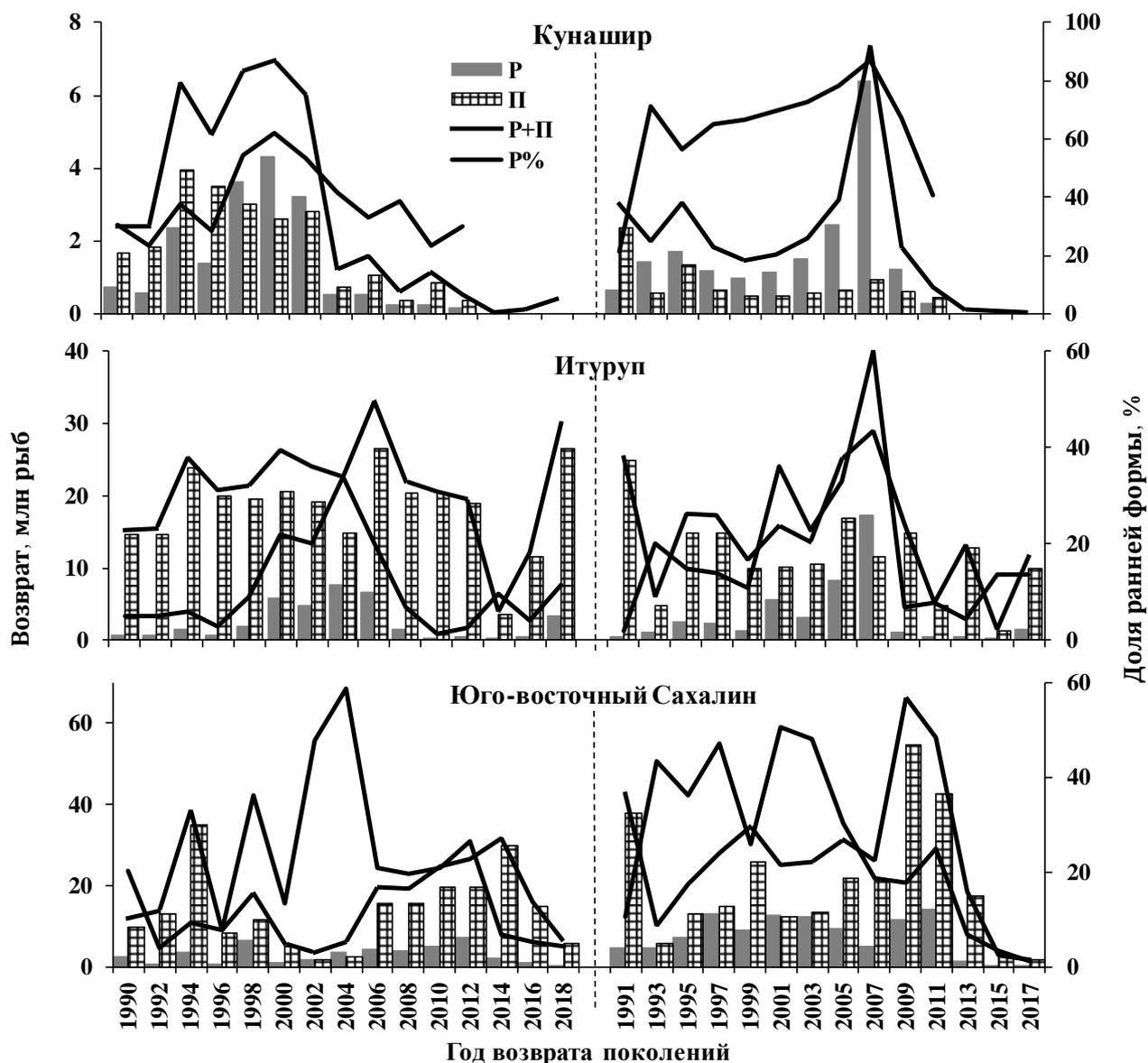


Рисунок 12 – Динамика численности ранней (P) и поздней (II) темпоральных форм горбуши по линиям нечётных и чётных лет в 1990–2017 гг. на островах Кунашир, Итуруп и на юго-восточном побережье о-ва Сахалин: (P+II) – суммарная численность обеих форм, (P%) – доля ранней формы.

На юго-восточном побережье Сахалина изменение запасов горбуши в чётные годы определялись в основном возвратами рыб поздней формы, так как доля ранней формы

составляла от 4 до 36 %, лишь только в 2002, 2004 гг. она возросла до 48 и 59 %, когда численность обеих форм была на уровне минимальных значений. Тем не менее, определённое значение в формировании двух «волн» состояния запасов горбуши в рассматриваемые чётные годы принадлежало и ранней форме, численность которой резко сокращалась в преддверии общего снижения запасов. По генеративной линии поколений нечётных лет ранняя форма горбуши, на долю которой в 1991–2011 гг. приходилось в среднем 32 %, имела большее значение в формировании динамики запасов рыб этого вида. Так, при их историческом максимуме в 2009, 2011 гг. численность ранней формы также была на уровне максимальных значений, а при последующем резком сокращении запасов в первую очередь снизилась до минимума численность также этой формы.

Рассмотрим, как сказывалось на соотношении темпоральных форм в возвратах горбуши действие экстремальных факторов среды. Прежде всего, для проведения такого анализа следует уточнить, что по срокам нереста горбуши в рассматриваемых районах существенных расхождений нет. Производители ранней формы в реках южных Курильских островов нерестятся в основном в августе и в первой половине сентября, а поздней формы – в сентябре и в первой половине октября, на юго-восточном побережье эти сроки смещаются на более ранние даты ориентировочно на 5 сут. Иначе обстоит ситуация с покатной миграцией, динамика которой схожа с динамикой нерестового хода горбуши, определяемой соотношением рыб ранней и поздней темпоральных форм [19, 21]. В то же время отсутствует корреляция между датами середины нерестового хода и последующей покатной миграцией, что связано, видимо, с различиями в скорости развития эмбрионов при разных температурных режимах [36]. Действительно, в рассматриваемых районах наиболее поздние сроки миграции основной массы молоди характерны для юго-восточного побережья Сахалина, где в зимний период велико влияние материковых холодных масс воздуха, а наиболее ранние – для Кунашира, на котором свойственные для южнокурильских островов мягкие зимы сочетаются с влиянием тёплого течения Соя, омывающего этот остров [54]. Кроме того, более ранние сроки ската основной массы молоди на Кунашире обусловлены наибольшим представительством ранней темпоральной формы. В соответствии с этим в конфигурации кривой, характеризующей динамику покатной миграции молоди из рек Кунашира, хорошо просматривается положительная асимметричность, тогда как кривые Итурупа и юго-восточного побережья Сахалина имеют отрицательную асимметричность (рисунок 13).

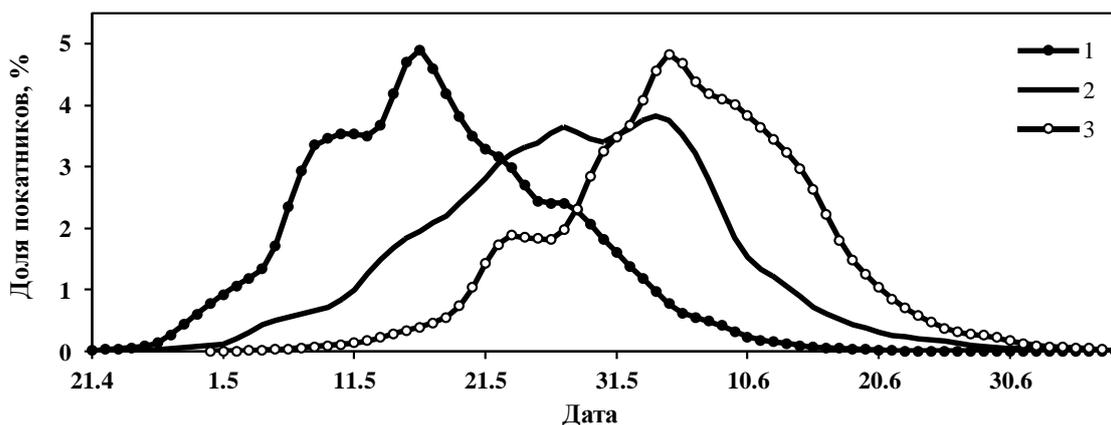


Рисунок 13 – Среднемноголетняя динамика покатной миграции молоди горбуши в разных районах воспроизводства: 1 – о-в Кунашир, 2 – о-в Итуруп, 3 – юго-восточное побережье Сахалина.

На Кунашире (рисунок 14) обильный возврат горбуши в 2007 г., на первый взгляд, не соответствует штормовым ветрам при нагуле молоди этого поколения. Однако первый шторм (2 мая) произошёл до начала массового ската молоди из рек, а второй (1 июня) воздействовал в основном на поздно скатившуюся молодь, так как подростки ранее скатившиеся мальки уже не входят в группу риска по отношению к действию данного фактора [84]. Существенное снижение численности следующего поколения по генеративной линии нечётных лет было обусловлено паводком (25 сентября), когда отнерестились производители ранней формы и большая часть производителей поздней формы, а при нагуле молоди выжившей части этого поколения штормовые условия (21 мая) воздействовали в основном на первую половину мигрантов. То есть, в обоих случаях давлению среды подверглась в основном ранняя форма горбуши, что и обусловило резкое снижение численности рыб этой формы в 2009 г. Воздействие штормовых ветров на нагул молоди следующего поколения способствовало усилению депрессии этой генеративной линии горбуши, особенно её ранней формы. В рассматриваемые годы поколения генеративной линии чётных лет уже находились в состоянии депрессии, которая продолжала сохраняться под действием рассматриваемых факторов, воздействовавших в большей мере опять-таки на воспроизводство ранней формы горбуши. Череда циклонов в последующие годы углубила депрессивное состояние запасов этого стада по обеим генеративным линиям, так как в дополнение к их действию появился ещё один мощный отрицательный уже внутренний фактор: величина возвратов горбуши стала недостаточной для заполнения нерестилищ. Надежда на увеличение численности горбуши в 2018 г. в основном за счёт возврата рыб поздней темпоральной формы, так как на результаты нереста рыб-родителей ранней формы могла повлиять серия паводков, оправдалась (см. рисунок 12).

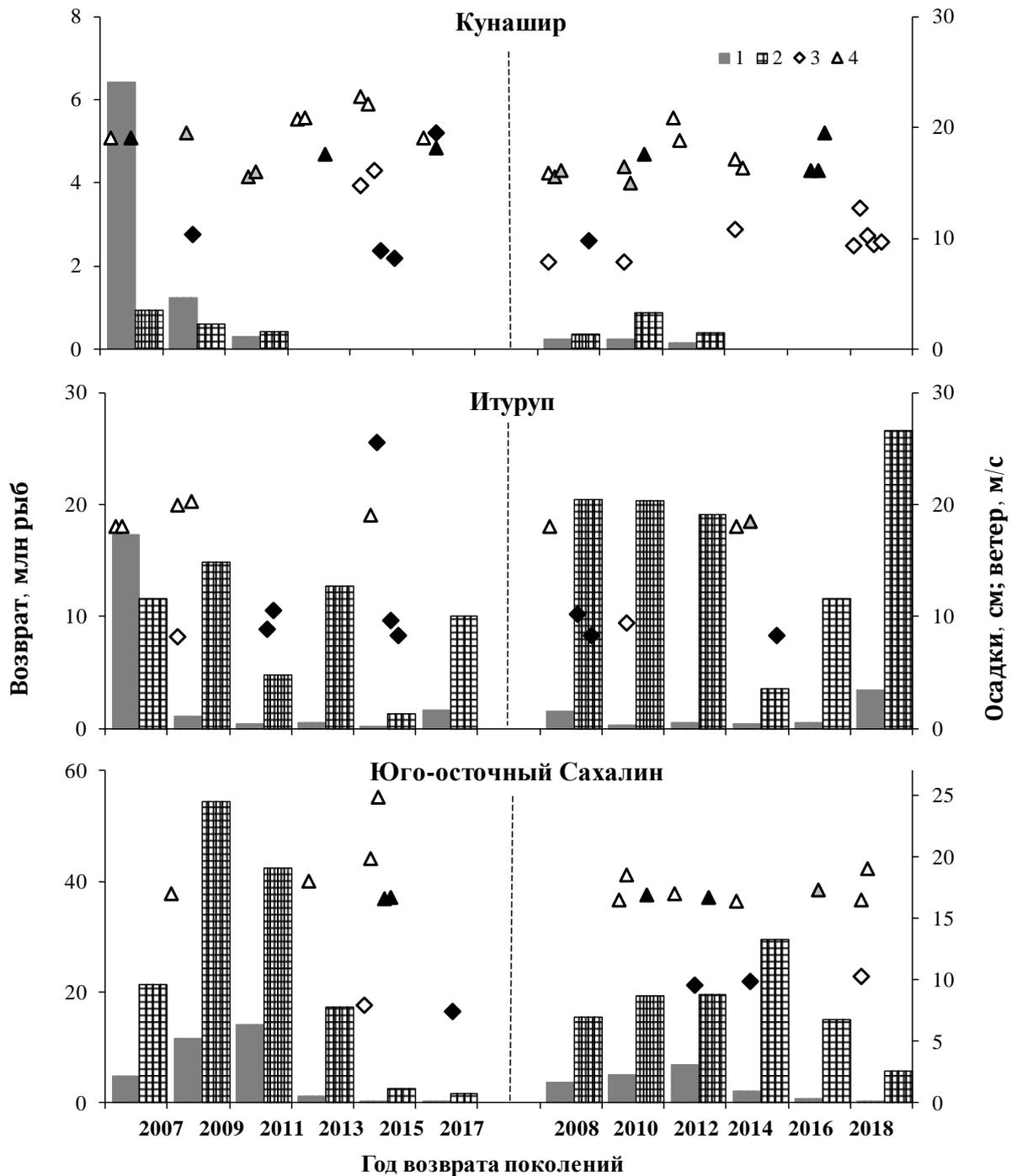


Рисунок 14 – Численность ранней (1) и поздней (2) темпоральных форм горбуши по линиям нечётных и чётных лет на островах Кунашир, Итуруп и на юго-восточном побережье о-ва Сахалин в линиях нечётных и чётных лет и встречаемость дней с экстремально большими осадками во время нереста и после него и сильными ветрами при нагуле молоди в прибрежных морских водах: 3 – паводковые осадки, влияющие на результаты нереста производителей ранней формы и обеих форм (соответственно белые и черные символы), 4 – штормовые ветры на прибрежном морском мелководье при скате первой, второй и последней трети молоди из рек (соответственно белые, серые и черные символы)

Численность горбуши на Итурупe генеративной линии чётных лет на фоне действия экстремальных факторов среды рассматривается для периода уже её снижения с 2006 г., особенно ранней темпоральной формы. Численность рыб поздней формы незначительно изменялась в 2008, 2010, 2012 гг., а ранней формы продолжила своё снижение в 2010 г. вследствие паводка при нересте родителей, а в 2012 г., видимо, из-за возникшего дефицита производителей этой темпоральной формы на нерестилищах как следствия её минимального представительства в подходах в 2010 г. В 2014 г. можно было ожидать дальнейшего сокращения численности обеих темпоральных форм, но не такого значимого, как это неожиданно произошло в отношении поздней формы, так как штормовые ветры действовали в основном на первую половину скатившейся из рек молоди. Сравнительно небольшую численность рыб поздней формы в 2016 г. и практически отсутствие её прироста у ранней формы в сравнении с предыдущим циклическим поколением только частично можно объяснить дефицитом производителей на нерестилищах. Вероятно, в большей мере здесь сказалось эволюционное (постепенное) ухудшение условий нагула рыб в морских водах в ряду поколений с возвратом рыб в 2010, 2012 и 2016 гг., судя по значениям индекса их выживания, (соответственно, 6.39, 6.10 и 5.92 %). Надежда на увеличение численности горбуши в 2018 г., в том числе и её ранней формы, так как не отмечено значимого влияния на динамику ската молоди серии предполагаемых паводков с 17 августа по 9 сентября при нересте родителей (по данным метеорологического пункта в Южно-Курильске), полностью оправдалась (см. рисунок 14).

На юго-восточном побережье Сахалина достижение рекордных возвратов горбуши в 2009, 2011 гг. было обеспечено быстрым приростом численности рыб обеих темпоральных форм, штормовые условия при нагуле молоди на прибрежном морском мелководье одного из этих поколений (1 мая) не помешали развитию этого процесса, так как наблюдались до начала массового ската молоди из рек. Существенное снижение численности в 2013 г. следует рассматривать как результат развития каких-то природных процессов, которые сильнее отразились на формировании численности ранней формы, ибо штормовые ветры (13 мая) при нагуле ещё только небольшого количества скатившихся мальков не могли обусловить такое снижение численности ранней формы. А вот катастрофическое снижение численности горбуши в следующем циклическом году вплоть до почти полного исчезновения в подходах рыб ранней формы произошло, видимо, по причине частых штормовых условий на прибрежном морском мелководье, воздействовавших в основном на нагул первых двух третей скатившихся из рек мальков (16 и 17 мая, 11 и 12 июня). Депрессия запасов горбуши обеих темпоральных форм ещё более углубилась в 2017 г. вследствие возникшего дефицита производителей при нересте родительского поколения (983 тыс. против 2346 тыс. экз. в среднем для пяти

предыдущих циклических поколений) и воздействия паводка на результаты их нереста после его завершения. Генеративная линия чётных лет является рецессивной по уровню запаса, поэтому действие экстремальных факторов среды следует рассматривать в отношении её лишь как усугубляющее и так менее благоприятные условия воспроизводства. Можно полагать, что эти факторы сдержали наметившийся рост численности обеих темпоральных форм в 2008, 2010, 2012 гг. О приросте численности рыб поздней формы в 2014 г. как следствия перераспределения горбуши упоминалось выше. В 2018 г. можно было ожидать увеличения численности горбуши за счёт возврата рыб поздней формы, в то время как численность рыб ранней формы должна была быть низкой как следствие негативного влияния штормов на нагул молоди. Сокращение численности рыб ранней формы до минимальных значений подтвердилось, в то время как численность рыб поздней формы также пошла на спад, возможные причины которого обсуждались в предыдущей главе.

Таким образом, снижение численности каждой из темпоральных форм происходило во всех случаях, когда отмечалось воздействие либо экстремально больших паводков, размывающих грунт с нерестовыми гнездами, либо сильных штормов в период массового ската молоди из рек. Большие возвраты в 2007 г. на острова Кунашир и Итуруп не являются исключением. Так, на Кунашире первый шторм (2 мая) произошёл до начала массового ската молоди из рек, а второй (1 июня) воздействовал в основном на поздно скатившуюся молодь, так как подростки ранее скатившиеся мальки уже не входят в группу риска по отношению к действию данного фактора. На Итурупе штормовые ветры (11 и 13 мая) также прошли до начала массового ската молоди из рек. Для лучшего восприятия того, на какую темпоральную форму в большей мере воздействовали рассматриваемые факторы, соответствующие символы на рисунке 14 представлены разным цветом. Так, символы осадков, воздействовавших только на нерест ранней формы, представлены с белой заливкой, а воздействовавших на нерест обеих форм, – с черной заливкой. Символы штормовых ветров, наблюдавшихся в периоды ската первой, второй и последней трети молоди, обозначены, соответственно, белой, серой и четной заливкой. Не все представленные данные в полной мере соответствуют рассматриваемым тенденциям. Так, на Итурупе в 2014 г. можно было ожидать дальнейшего сокращения численности обеих темпоральных форм, но не такого значимого, как это неожиданно произошло в отношении поздней формы, так как штормовые ветры действовали в основном на первую половину скатившейся из рек молоди. Причиной столь непропорционального снижения численности рыб поздней формы стало перемещение части этих рыб к южному побережью Сахалина, что, в свою очередь, обусловило появление дополнительного позднего пика в сезонной динамике уловов в этом году на юго-восточном Сахалине [85]. Причины существенного снижения численности горбуши на юго-восточном Сахалине в 2013 г. остались

невыясненными. Можно лишь полагать о развитии каких-то негативных природных процессов, которые сильнее отразились на формировании численности ранней формы, ибо штормовые ветры (13 мая) при нагуле ещё только небольшого количества скатившихся мальков не могли обусловить такой высокий темп снижения численности ранней формы. Похожая ситуация сложилась в 2018 г. Если увеличение численности горбуши (в том числе и ранней формы) на о. Итуруп было ожидаемым, то столь сильное снижение численности горбуши, особенно поздней формы, на юго-восточном Сахалине стало неожиданностью, так как воздействие рассмотренных экстремальных факторов среды было зафиксировано только на раннюю форму этого поколения: большие осадки пришлись лишь на первую половину нереста ее родителей, а штормовые ветры наблюдались во время первой трети ската молоди из рек.

Предпосылками различий в формировании численности ранней и поздней темпоральных форм являются расхождения между ними по срокам и местам нереста в одних и тех же реках и срокам покатной миграции [54]. При волнообразном характере динамики численности горбуши существенное значение в ее снижении принадлежит экстремальным факторам среды, воздействие которых в некоторые группы лет усиливается как на результаты нереста, так и на условия обитания молоди после ската из рек. Естественно, что спектр факторов, от действия которых зависит формирование численности, в природе шире. Часть из них находится вне контроля исследователей, что и вызывает в некоторых случаях неожиданное для исследователя снижение численности горбуши. Первоочередная реакция именно ранней формы на ухудшение условий воспроизводства вполне соответствует высказанной точке зрения о причинах более высокой плодовитости самок этой формы в сравнении с самками поздней формы. Из этого можно полагать, что сокращение численности ранней формы с одновременным снижением её доли в подходах может служить индикатором предстоящей общей депрессии запасов горбуши.

5. Межгодовая изменчивость роста горбуши на первом году жизни

Метод определения темпа роста рыб по чешуе используется уже около 100 лет [22, 122]. Совершенствование техники измерения чешуи позволило расширить границы применения этого метода. Наряду с уже традиционным определением годовых приростов рыб, построение склеритограмм открыло возможности для дифференциации рыб разных популяций по особенностям роста, отражающим условия их обитания, а также для выявления межгодовых отличий роста рыб в течение сезона [25]. Тем не менее, в последние годы число публикаций по изучению особенностей роста рыб сократилось [123]. Это относится и к лососям рода *Oncorhynchus*: статей, в которых рост рассматривается как один из атрибутов динамики стада рыб [124], немного. Исследования роста лососей в течение сезона чаще выполняются для горбуши как вида с наиболее упрощённой среди тихоокеанских лососей возрастной структурой. К примеру, на основании изучения чешуи горбуши, выловленной в Тихом океане южнее Алеутских о-вов, было предположено, что у рыб высокоурожайных поколений более длительный период нагула в прибрежных морских водах [125, 126]. А для приморской горбуши установлено увеличение размеров первой годовой зоны на чешуе рыб в 1971–1990 гг. преимущественно за счёт её роста в зимний период [127].

Большинство исследователей придерживаются единого мнения, что изучение многолетней коллекции образцов чешуи может предоставить дополнительную информацию для понимания процессов в динамике стада рыб. Это особенно целесообразно и по той причине, что рыбы лучше чувствуют среду своего обитания, чем исследователи со своими стандартными методами изучения [128]. Поэтому в данной главе проводится ретроспективное изучение роста рыб как суммирующего показателя условий нагула. Предметом исследования стала горбуша юго-восточного побережья Сахалина, по которой имеются многолетние данные измерений чешуи [35]. Изучен рост на первом году жизни, так как именно условия обитания рыб в течение этого года, особенно молоди в прибрежных морских водах, являются определяющими для становления конечной численности поколений [17]. Данные самцов и самок проанализированы в едином массиве, так как ранее не обнаружено заметных расхождений между рыбами разного пола по темпам прироста в течение первого года жизни [35].

На чешуе у изученных на юго-восточном побережье Сахалина 22 поколений горбуши в среднем насчитывалось по 23,4 склерита, от 21,8 до 25,0 у рыб разных поколений (таблица 3). Если сравнивать число склеритов у рыб из разных проб в течение каждого из годов, то разница между ними невелика, от 0,01 до 2,52 шт., в среднем 0,50 шт. Естественно, что такая

разница между отдельными рыбами одного года сбора существенно выше – от 7 до 12, в среднем 9,9 шт., что делает проблематичным сопоставление темпов прироста рыб в течение сезона, в связи с чем и было предпринято нормирование склеритограмм к 23 склеритам, наиболее часто встречающимися в ПГЗ роста чешуи.

Таблица 3

Число склеритов в первой годовой зоне роста чешуи горбуши на юго-восточном побережье Сахалина в разные годы

Год	M	SD	N	Lim (для проб)	Lim (для рыб)
1994	22,08	1,78	120	22,03 – 22,18	17 – 26
1995	24,41	1,69	138	24,29 – 24,50	20 – 29
1996	24,76	1,67	50	24,76 – 24,76	20 – 27
1997	22,93	1,65	228	22,24 – 23,21	19 – 27
1998	21,80	1,73	322	21,51 – 22,00	16 – 28
1999	24,89	1,47	93	24,86 – 24,93	21 – 28
2000	23,10	2,00	129	22,03 – 24,55	19 – 29
2001	22,02	1,96	119	21,79 – 22,12	17 – 27
2005	22,73	2,13	137	22,35 – 22,93	16 – 28
2006	23,96	1,70	142	23,77 – 24,18	18 – 29
2007	24,03	1,85	117	24,02 – 24,04	17 – 29
2008	23,69	1,77	121	23,47 – 24,00	19 – 27
2009	24,95	1,66	81	24,95 – 24,96	21 – 29
2010	23,10	1,73	144	23,08 – 23,12	17 – 29
2011	22,60	1,91	214	22,35 – 22,96	17 – 28
2012	22,21	1,67	149	22,10 – 22,27	18 – 28
2013	24,51	1,79	202	24,38 – 24,63	19 – 29
2014	24,16	1,90	313	23,30 – 24,96	20 – 30
2015	23,32	2,06	165	23,22 – 23,41	17 – 28
2016	23,51	1,63	475	23,28 – 24,05	19 – 29
2017	22,79	1,95	187	22,20 – 23,15	16 – 28
2018	22,71	1,95	215	22,41 – 23,31	18 – 27

Ранее при сравнительном изучении роста горбуши, происходящей из разных районов, для нормирования данных и построения суммарных склеритограмм использовались наиболее типичные образцы чешуй (от 77 до 85%), на которых число склеритов в ПГЗ находилось в интервале, ограниченном величиной среднего квадратичного отклонения в обе стороны от их среднего значения для каждого из районов [24]. Такой подход был обусловлен результатами изучения склеритограмм кеты, у которой чешуя формируется раньше и, как следствие, прибрежный период жизни рыб в большей мере запечатлен на чешуе. Было обнаружено, что

при увеличении числа склеритов в ПГЗ в первую очередь удлиняется фрагмент, характеризующий рост в первой половине летнего нагула, что могло быть связано с разными сроками формирования чешуи у разных рыб [72]. Позже такая же особенность, хотя и выраженная в меньшей степени, была обнаружена у горбуши [129]. Однако в данном исследовании расчет роста проведен для всех рыб в пробах, так как с учетом воздействия на условия нагула разных факторов среды важно оценивать изменчивость роста у всей совокупности особей.

Кумулятивные кривые роста рыб разных поколений в течение первого года жизни сгруппированы сравнительно компактно (рисунок 15а), так как 97,3 % значений (471 из 484) находятся в диапазоне $\pm 0,5 SD$ от их среднеголетних значений. Данная компактность обусловлена постепенным нивелированием различий как следствия разнонаправленных отклонений в росте рыб в течение всего рассматриваемого периода их жизни. Совершенно иначе выглядит ситуация при рассмотрении приростов длины за сравнительно короткие периоды, в данном случае, за время формирования одного склерита (рисунок 15б). Известно, что после ската из рек у молоди горбуши резко возрастает неоднородность особей по длине тела, что связано с началом интенсивного роста при переходе на активное внешнее питание [36]. В январе в южной части Охотского моря и в прикурильских водах океана длина горбуши составляла в разные годы от 27,7 до 28,8 см, а в феврале–марте уже в зоне субарктического фронта северо-западной части Тихого океана – от 29,8 до 31,4 см [7]. Эти данные указывают на преимущественный рост горбуши в течение первого года жизни (65–70 % прироста), что имеет важнейшее значение для ее динамики стада с учетом размерно-селективной смертности [125, 130, 131].

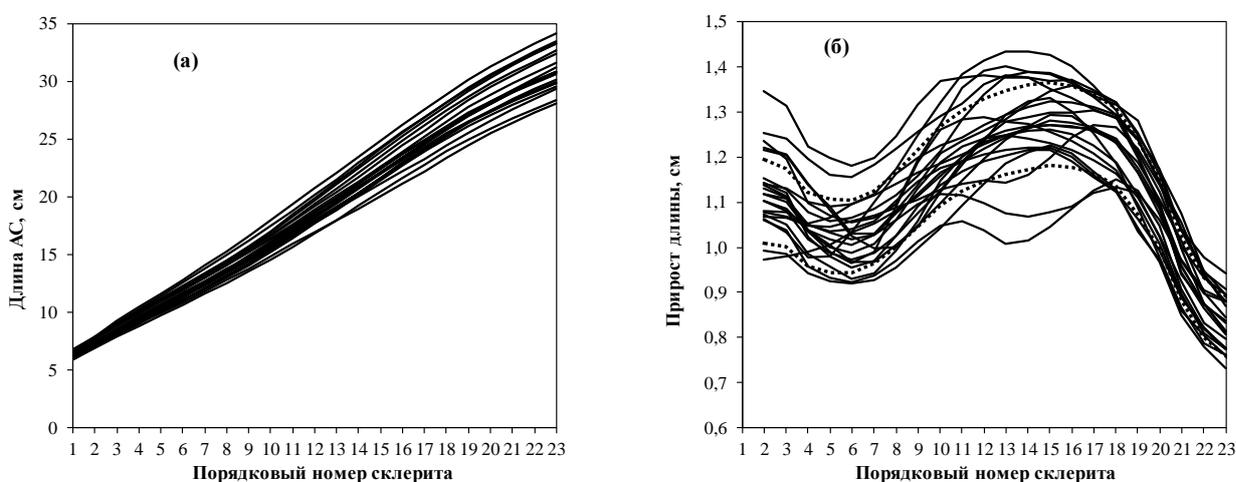


Рисунок 15 – Темп роста рыб поколений горбуши возвратов на юго-восточное побережье Сахалина в 1994–2001, 2005–2018 гг. (а) кумулятивная кривая роста, (б) – прирост за время формирования одного склерита: жирными пунктирными линиями выделена область в границах $\pm 0,5 SD$ от среднеголетнего значения длины для соответствующего номера склерита.

При сравнении приростов длины за время формирования одного склерита обращает на себя внимание расхождение кривых в районе локального минимума межсклеритных расстояний (4–7 склериты). На наличие этого минимума, хорошо выраженного у лососей, начинающих морской нагул у юго-западного побережья Охотского моря в отличие от лососей в восточных районах моря, обращалось внимание ранее при изучении горбуши [132] и кеты [72]. Представляется, что формирование этого минимума связано с системой течений. Сравнительно теплые океанические воды, проникая в Охотское море через проливы северной части Курильской гряды, распространяются в северном направлении в основном вдоль восточного побережья моря, в то время как в его западной части в южном направлении движутся воды Восточно-Сахалинского холодного течения [58]. По современным данным, интенсивность этого течения летом сильно ослабевает вплоть до того, что южнее мыса Терпения оно «размывается». В то же время, прибрежные воды южной части Сахалина и охотоморского побережья Итурупа прогреваются, в том числе, за счет образования в юго-западной части Охотского моря вихревых потоков, как следствия, проникающего сюда через пролив Лаперуза теплого течения Соя [78]. После нагула в сравнительно благоприятных условиях прибрежных вод молодь из южных районов Сахалина при откочевке в центральную часть Охотского моря в большей мере оказывается под воздействием трансформированных холодных вод Восточно-Сахалинского течения, чем молодь из заливов острова Итуруп. Как результат, на чешуе горбуши, происходящей из рек южной части острова Сахалин, формируется значительно более выраженный локальный минимум в ширине межсклеритных расстояний, чем на чешуе горбуши, происходящей из рек острова Итуруп [133]. В последующий период молодь обитает в обширном совместном скоплении в центрально-восточной части Охотского моря, где условия нагула в сентябре–октябре обеспечивают максимальные приросты длины тела [6, 134].

Как видно из рисунка 15б, большинство значений приростов длины молоди при нагуле в прибрежных морских водах укладываются в диапазон $\pm 0,5SD$ от их среднегодовых значений. За границы данного диапазона выходят значения приростов лишь 5 поколений горбуши, двух – с медленным ростом и трех – с быстрым ростом. Рассмотрим величину приростов молоди за время формирования на чешуе 2-го и 3-го склеритов как непосредственно отражающих условия нагула в ранний морской период жизни. По понятным причинам, прирост за время формирования 1-го склерита (ЦЧП) рассматривать некорректно, так как он рассчитывается на основе среднегодовых данных. Для числового выражения степени отклонения приростов каждого из поколений от их среднегодового значения используем отношение разности между этими величинами к значению $0,5SD$, которое

изменялось от -1,31 (медленный рост) до 2,63 (быстрый рост), в абсолютном выражении составив в среднем 0,70. Полученные значения индекса приростов длины молоди сопоставили с коэффициентами возврата поколений, отражающими выживаемость особей в течение морского периода жизни (процентное отношение числа вернувшихся рыб к количеству молоди, скатившейся из рек). Для генеративной линии четных ($r = 0,35$; $n = 11$; $p > 0,05$) и особенно нечетных лет ($r = -0,02$; $n = 11$; $p > 0,05$) связь оказалась довольно слабой (рисунок 16). Тем не менее, по линии четных лет у четырех поколений с наименьшими индексами прироста длины (менее -0,5) выживаемость в течение морского периода жизни (4,61 %) была ниже, чем у поколений с более быстрыми приростами длины тела (6,81 %). Для поколений нечетных лет такое соотношение выживаемости установить не представляется возможным, так как индексы приростов длины были в основном положительными, а отрицательные значения по абсолютной величине были близки к «0». Но и в этой группе выживаемость двух поколений с наиболее замедленным ростом была на уровне минимальных значений. Также следует отметить, что поколения с наиболее быстрым ростом молоди не отличались повышенной выживаемостью.

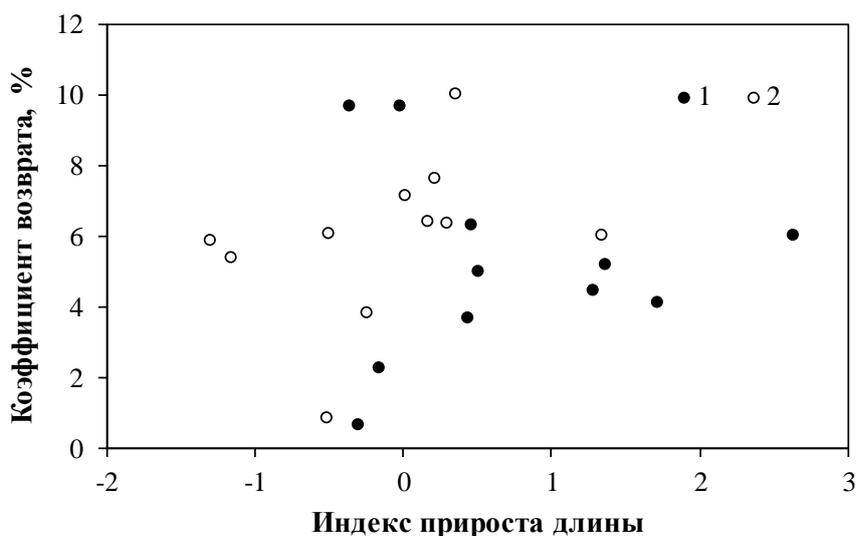


Рисунок 16 – Соотношение индексов прироста длины молоди горбуши за время формирования 2-3-го склеритов с коэффициентами возврата соответствующих поколений нечетных (1) и четных (2) генеративных линий.

Рассмотрим этот же вопрос ещё раз, но уже с ранжированием поколений по их выживаемости по трём группам: с низким, средним и высоким уровнем выживаемости в течение морского периода жизни (таблица 4). Диапазон изменений значений коэффициента возврата (КВ) не сильно различался у поколений нечётных и чётных лет нереста, что позволило в условиях сравнительно малого ряда наблюдений объединить эти поколения в

одну группу. Поколение возврата в 2014 г. (КВ 13.99 %) исключено из анализа, так как его неожиданно большой возврат отчасти был связан с подходом в этот район рыб курильского происхождения [85].

Таблица 4

Выживаемость поколений горбуши в течение морского периода жизни (по коэффициенту возврата КВ) при ранжировании по низкому, среднему и высокому уровню их значений

Низкий уровень		Средний уровень		Высокий уровень	
Год возврата	КВ, %	Год возврата	КВ, %	Год возврата	КВ, %
2015	0.87	2005	7.65	2009	10.32
2017	1.49	2007	6.53	2011	10.40
2008	4.20	2012	8.77	2013	15.09
2016	4.49	—	—	2006	18.02
2018	2.84	—	—	2010	12.99

Рассматривая выживаемость горбуши в связи с её скоростью роста в первую очередь обратим внимание на прибрежный морской период их жизни, который по ряду признаков является определяющим в становлении численности поколений [17]. К тому же при изучении роста молоди и её выживаемости у разных популяций горбуши в северной части зал. Аляска получены данные о снижении потерь от воздействия хищников при откочёвке молоди в открытые морские воды [135]. У изученных поколений горбуши юго-восточного побережья Сахалина (рисунок 17) поколение с самым быстрым ростом в прибрежных морских водах (возврат в 2013 г.) относилось к группе поколений с высокой выживаемостью, а поколение с самым медленным ростом (возврат в 2016 г.) – к группе поколений с низкой выживаемостью. При этом выживаемость первого поколения не была рекордно высокой, а выживаемость второго была наибольшей в своей группе поколений с низким уровнем выживаемости. На первый взгляд, эти данные соответствуют точке зрения о более высокой выживаемости, присущей в среднем более крупной и быстрорастущей молоди горбуши [136], так как понятно, что не может быть линейной зависимости выживаемости от скорости роста, так как выживаемость определяется не только успешностью питания, но и рядом других причин, в частности, активностью и размерным составом хищных рыб. В то же время кривые роста других поколений, отражающих обитание молоди в прибрежных морских водах (ориентировочно до 5-6 склеритов), расположены довольно компактно, несмотря на свою принадлежность к группам с разным уровнем выживаемости.

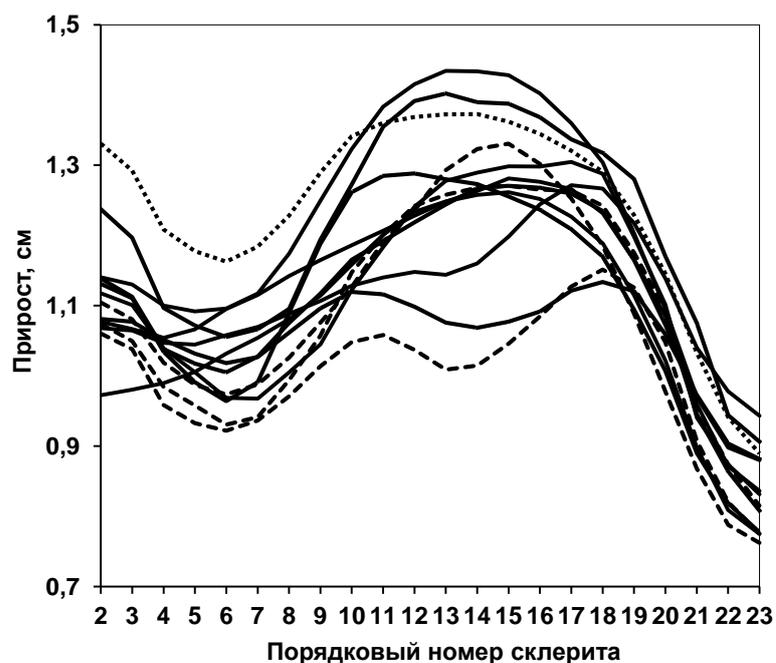


Рисунок 17. Приросты длины за время формирования соответствующих склеритов у самок горбуши юго-восточного побережья Сахалина для поколений с высоким (· · · · ·), средним (- - -) и низким (—) уровнем выживания в течение морского периода жизни.

Не даёт положительного результата и сопоставлении выживаемости поколений с ростом уже подростовой молодежи. Так, на рисунке 17 выделяются три поколения с аномально слабым ростом в период, в течение которого обычно наблюдаются наибольшие приросты сеголеток (12–16 склериты). Примечательно, что наиболее сильное снижение роста было у поколений, входящих в группы с высоким и средним уровнем выживаемости.

Полученные результаты не дают оснований для однозначной интерпретации связи выживаемости поколений горбуши со скоростью её роста в первое лето своего морского обитания. В то же время необходимо отметить, что обнаружению такой связи препятствует обстоятельство, известное как «феномен Розы Ли», суть которого состоит в несовпадении расчётных и фактически наблюдаемых длин, обусловленного разного рода процессами, например, селективной смертностью рыб с неодинаковой скоростью роста, различной численностью поколений и условий их питания, и даже разной скоростью роста чешуи и тела по отношению друг к другу в тёплые и холодные сезоны года [25]. Особенно большое значение здесь принадлежит селективной смертности, ведь более высокая гибель от хищников медленно растущей молодежи связана в том числе и с меньшей скоростью ее передвижения. В результате при ретроспективной оценке роста с большей вероятностью изучается рост быстрорастущей молодежи, имевшей более высокие шансы выжить до полового созревания.

Заключение

В Сахалино-Курильском регионе воспроизводятся несколько локальных стад горбуши, разная численность рыб в которых обусловлена специфическими условиями их воспроизводства. Объектом исследования служила горбуша преимущественно южных Курильских о-вов и южной части Сахалина, то есть районов с наиболее высокой в среднем численностью данного вида, ведь высокий уровень запасов рыб способствует увеличению достоверности ежегодных оценок численности локальных стад.

Для любой популяции характерен обширный комплекс связей со средой обитания, в результате чего зачастую действие одних факторов на становление её численности маскируется или даже компенсируется действием других факторов в случае их разнонаправленности, что может приводить даже к ошибочным выводам при анализе однофакторных зависимостей в динамике численности. Тем не менее, снижение во всех случаях численности поколений горбуши, попадавших под воздействие тайфунов в периоды эмбрионального развития в реках (нерестовые гнёзда) или нагула молоди в прибрежье моря, позволяют судить об их существенном значении для становления численности этого вида, так как понятны механизмы их негативного воздействия. В некоторые смежные группы лет увеличивается частота тайфунов, приходящихся на указанные периоды жизненного цикла горбуши, что вызывает череду низкоурожайных поколений. В то же время, сила тайфунов и границы их воздействия постоянно меняются, что и объясняет появление локальных особенностей в изменениях численности горбуши в регионе.

Наряду с изменениями численности горбуши происходят заметные изменения в сроках нерестовых подходов, что чаще всего связано с изменениями в структуре стад. В настоящее время можно корректно говорить только о существовании темпоральных форм горбуши, в определённой степени различающихся по срокам и местам нереста на русловых нерестилищах в одних и тех же реках, биологическими показателями рыб (различия по соотношению длин самцов и самок, относительной плодовитости самок, степени полового созревания при заходе в реки) и срокам покатной миграции, что и создаёт предпосылки для особенностей динамики численности каждой из форм. Как правило, снижение численности ранней формы начинается раньше или происходит интенсивнее, при этом причины снижения не всегда удаётся установить при ограниченном наборе изучаемых параметров среды в ходе мониторинга. Важно, что ранняя форма быстрее реагирует на изменения условий воспроизводства, в то время как в силу её малочисленности общая численность горбуши может оставаться при возврате последующих одного–двух поколений на прежнем уровне. Поэтому появление

признаков депрессивного состояния у ранней формы может служить индикатором предстоящей общей депрессии запасов горбуши в данном районе.

Тезис о том, что более быстрый линейный рост неполовозрелых рыб обеспечивает более раннее наступление половой зрелости и меньшее выедание хищниками до достижения половой зрелости, является классическим [124]. Однако полученные результаты ретроспективной оценки роста горбуши не позволяют однозначно их интерпретировать в направлении связи выживаемости поколений горбуши со скоростью роста молоди в течение раннего морского периода жизни, что связано, в частности, с эффектом селективной смертности молоди с разной скоростью роста. Решение этого вопроса требует проведения более глубокого анализа, связанного с изучением изменчивости роста отдельных поколений.

Список использованных источников

1. Кляшторин, Л. Б. Хоминг горбуши / Л. Б. Кляшторин // Рыб. хоз-во. – 1989. – № 1. – С. 56–58.
2. Bradford, M. J. Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes / M. J. Bradford // Fish. Bull. – 1992. – V. 90, № 3. – P. 439–453.
3. Чигиринский, А. И. Глобальные природные факторы, промысел и численность тихоокеанских лососевых / А. И. Чигиринский // Рыб. хоз-во. 1993. – № 2. – С. 19–22.
4. Глубоковский, М. К. Предисловие / М. К. Глубоковский, А. В. Жирмунский // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. – Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. – С. 3–4.
5. Шунтов, В. П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши / В. П. Шунтов // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 116. – С. 3–41.
6. Шунтов, В. П. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах / В. П. Шунтов, О. С. Темных. – Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2008. – Т. 1. – 481 с.
7. Шунтов, В. П. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах / В. П. Шунтов, О. С. Темных. – Владивосток: Изд-во ТИНРО, 2011. – Т. 2. – 473 с.
8. Каев, А. М. Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе / А. М. Каев // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 167. – С. 32–53.
9. Beamish, R. J. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change / R. J. Beamish, C. Mahnken // Progr. Oceanogr. – 2001. – V. 49. – P. 423–437.
10. Klyashtorin, L. B. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting / L. B. Klyashtorin // FAO Fish. Tech. Paper. – № 410. – Rome: FAO, 2001. – 86 p.
11. Кляшторин, Л. Б. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. / Л. Б., Кляшторин, А. А. Любушин. – М.: Изд-во ВНИРО, 2005. – 235 с.
12. Котенёв, Б. Н. Изменение климата и динамика вылова дальневосточных лососей / Б. Н. Котенёв, М. А. Богданов, А. С. Кровнин, Г. П. Мурый // Вопр. промысл. океанографии. – 2010. – Вып. 7, № 1. – С. 60–92.
13. Krovnin, A. S. The association of long-term changes in West Kamchatka pink salmon catches with climate regime shifts in the northern hemisphere / A. S. Krovnin, N. V. Klovach // NPAFC Tech. Rept. – 2012. – № 8. – P. 126–129.
14. Фельдман, М. Г. Выживаемость камчатской горбуши как результат совокупного воздействия плотностной регуляции и внешних факторов среды / М. Г. Фельдман, Е.А. Шевляков // Изв. ТИНРО. – 2015. – Т. 182. – С. 88–114.

15. Бирман, И. Б. Гелиогидробиологические связи как основа для долгосрочного прогнозирования промысловых рыб (на примере лососей и сельди) / И. Б. Бирман // Вопр. ихтиологии. 1973. – Т. 13, вып. 1. – С. 23–37.
16. Суханов, В. В. Спектральный анализ колебаний уловов лососевых рыб Камчатки / В. В. Суханов, И. В. Тиллер // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 2. – С. 241–246.
17. Каев, А. М. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region, Russia / А. М. Каев, J. R. Irvine // Bull. NPAFC. – 2016. – № 6. – P. 297–305.
18. Каев, А. М. Результаты количественного учета покатной молоди горбуши в реках восточного побережья Сахалина и южных Курильских островов в 2012 г. и их интерпретация / А. М. Каев, А. А. Антонов, А. В. Захаров, Ким Хе Юн, В. А. Руднев // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2012. – Бюлл. № 7. – С. 66–74.
19. Каев, А. М. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 2012. – Т. 52, № 1. – С. 62–71.
20. Ромасенко, Л. В. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) острова Кунашир / Л. В. Ромасенко // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 168. – С. 42–58.
21. Каев, А. М. Особенности нерестового хода и покатной миграции у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) на о. Кунашир в связи с её темпоральной структурой / А. М. Каев, Л. В. Ромасенко // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 173. – С. 67–76.
22. Ли, Р. Определение возраста рыб // Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб / Р. Ли // Красноярск: Красноярск. обл. изд-во, 1926. – С. 17–32.
23. McLellan, S. E. Guide for sampling structures used in age determination of pacific salmon / S. E. McLellan // Nanaimo: Dept. Fish. and Oceans, Fish. Res. Branch, Pacific Biol. Stat. – 1987. – 27p.
24. Каев, А. М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 2015. – Т. 55, № 3. – С. 298–31.
25. Дгебуадзе, Ю. Ю. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура / Ю. Ю. Дгебуадзе, О. Ф. Чернова М. – Т-во науч. изданий. КМК, 2009. – 315 с.
26. Каев, А. М. К методике изучения количества и размера склеритов на чешуе горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / А.М. Каев, А.А. Пулькина // Изв. ТИНРО. – 2016. – Т. 185. – С. 95–101.
27. Каев, А. М. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши Сахалино-Курильского региона на основании изучения склеритограмм / А. М. Каев, Л. В. Ромасенко // Вопр. рыболовства. – 2001. – Т. 2, № 4. – С. 638–652.
28. Иванков, В. Н. Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина / В. Н. Иванков, О. Ю. Добрицкий, Н. С. Скуба, А. И. Карпенко // Биология моря. – 1996. – Т. 22, № 3. – С. 167–173.
29. Вялова, Г. П. Горбуша Сахалино-Курильского региона: дифференциация и популяционный состав морских скоплений / Г. П. Вялова, И. М. Иванова, В. В. Стексова, В. Т. Омельченко

- // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 1999. – Т. 2. – С. 52–58.
30. Бугаев, А. В. Некоторые методические аспекты идентификации локальных стад тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* по чешуйным критериям / А. В. Бугаев // Изв. ТИНРО. – 2005. – Т. 142. – С. 104–112.
31. Темных, О. С. Региональная изменчивость склеритограмм чешуи азиатской горбуши / О. С. Темных // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 375–390.
32. Хрусталева, А. М. Межгодовая изменчивость линейно-весовых показателей, возрастной структуры и темпа роста кеты *Oncorhynchus keta* и факторы, на нее влияющие (бассейн реки Большая, западная Камчатка) / А. М. Хрусталева, В. Н. Леман // Вопр. ихтиологии. – 2007. – Т. 47, № 3. – С. 380–388.
33. Morita, K. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. / K. Morita, Sh. H. Morita, F. Fukuwaka, H. Matsuda // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2005. – V. 62, № 12. – P. 2752–2759.
34. Каев, А. М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой / А. М. Каев. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2003. – 288 с.
35. Каев, А. М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 2015. – Т. 55, № 5. – С. 570–585.
36. Каев, А. М. Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты / А. М. Каев, Л. В. Ромасенко // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 819–828.
37. Чупахин, В. М. Распределение и некоторые черты биологии молоди горбуши и кеты в прибрежье о. Итуруп / В. М. Чупахин, А. М. Каев // Изв. ТИНРО. – 1980. – Т. 104. – С. 116–121.
38. Шершнева, А. П. Некоторые черты экологии молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) островов Сахалин и Итуруп в морской период жизни / А. П. Шершнева, В. М. Чупахин, В. А. Руднев // Вопр. ихтиологии. – 1982. – Т. 22, вып. 3. – С. 441–448.
39. Каев, А. М. Формирование и рост чешуи у сеголетков кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / А. М. Каев // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Южно-Сахалинск: СахТИНРО, 1994. – С. 39–46.
40. Каев, А. М. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп / А. М. Каев, В. М. Чупахин // Тр. СахНИРО. – 2002. – Т. 4. – С. 116–132.
41. Иванков, В. Н. Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни / В. Н. Иванков, В. В. Андреева, Н. В. Тяпкина, и др. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1999. – 260 с.
42. Kaev, A. M. Reproduction indices of the southern Sakhalin pink salmon / A. M. Kaev, A. A. Antonov, Khe Yun Kim, V. A. Rudnev // Doc. NPAFC. – 2004. – № 758. – 14 p.

43. Каев, А. М. Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands) / А. М. Каев, V. M. Chupakhin, M. Y. Kruchinin // Doc. NPAFC. – 2006. – № 977. – 18 p.
44. Плохинский, Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
45. Атлас Сахалинской области. – М.: Изд-во ГУ геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1967. – 135 с.
46. Воловик, С. П. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на Южном Сахалине / С. П. Воловик. – Автореф. дис ... канд. биол. наук. – Калининград: КТИРПиХ, 1967. – 25 с.
47. Иванков, В. Н. Локальные стада горбуши Курильских островов / В. Н. Иванков // Гидробиол. журн. – 1967. – Т. 3, № 1. – С. 62–67.
48. Иванков, В. Н. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни / В. Н. Иванков // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33, № 1. – С. 78–83.
49. Иванков, В. Н. Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала / В. Н. Иванков // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 167. — С. 64–76.
50. Гриценко, О. Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / О. Ф. Гриценко // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, вып. 5. – С. 825–835.
51. Каев, А. М. Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин / А. М. Каев, А. А. Антонов, Хе Юн Ким, В. А. Руднев // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сах.-Курил. регионе и сопредел. акваториях : Тр. СахНИРО. – 2004. – Т. 6. – С. 3–38.
52. Каев, А. V. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Southern Sakhalin and Iturup Islands / A. V. Kaev, A. A. Antonov, V. M. Chupakhin, V. A. Rudnev // Bull. NPAFC. – 2007. – № 4. – P. 223–233.
53. Лоция Охотского моря. – Выпуск 1. Южная часть моря. – Изд-во: ГУ навигации и океанографии, 1974. – 334 с.
54. Каев, А. М. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел) / А. М. Каев, Л. В. Ромасенко. – Южно-Сахалинск : СахГУ, 2017. – 124 с.
55. Каев, А. М. Reproduction indices of the north-eastern Sakhalin pink salmon / А. М. Каев, G. V. Geraschenko // NPAFC. – 2008. – Doc. 1124. – 11 p.
56. Каев, А. М. Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северо-восточном побережье острова Сахалин / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 2019. – Т. 59, № 6. – С. 672–680.
57. Каев, А. М. Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* на северо-западном побережье острова Сахалин / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 2019. – Т. 59, № 5. – С. 567–577.
58. Чернявский, В. И. Циркуляционные системы Охотского моря / В. И. Чернявский // Изв. ТИНРО. – 1981. – Т. 105. – С. 13–19.

59. Каев, А. М. Показатели воспроизводства горбуши северо-восточного побережья острова Сахалин / А. М. Каев, Г. В. Геращенко // Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – 2008. – Бюлл. № 3. – С. 102–106.
60. Пищальник, В. М. Сезонные вариации циркуляции вод в прибрежных районах Сахалина / В. М. Пищальник, В. С. Архипкин, Г. И. Юрасов, С. С. Ермоленко // Метеорология и гидрология. – 2003. – № 5. – С. 87–95.
61. Каев, А. М. Распространение осенней кеты в связи с особенностями водоносных комплексов Сахалина и Курильских островов / А. М. Каев // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток: Дальнаука. – 2001. – Вып. 1. – С. 344–349.
62. Каев А.М. Wild and hatchery reproduction of pink and chum salmon and their catches in the Sakhalin-Kuril region, Russia / A. V. Kaev // Environmental biology of fishes. – 2012. – V. 94. – P. 207–218.
61. Каев, А. М. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) юго-восточного побережья острова Сахалин / А. М. Каев, В. А. Руднев // Вопр. ихтиологии. – 2007. – Т. 47, № 2. – С. 215–227.
62. Каев, А. М. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) залива Анива, остров Сахалин / А. М. Каев, А. А. Антонов // Изв. ТИНРО. – 2005. – Т. 140. – С. 45–60.
63. Каев, А. М. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) / А. М. Каев, В. М. Чупахин // Вопр. ихтиологии. – 2003. – Т. 43, № 6. – С. 801–811.
64. Каев, А. М. Некоторые параметры воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* острова Кунашир / А. М. Каев, Д. А. Струков // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. – Сб. науч. тр. СахНИРО. – 1999. – Т. 2. – С. 38–51.
65. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 4. Сахалин и Курилы. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – 264 с.
66. Uda, M. Oceanography of the Subarctic Pacific Ocean / M. Uda // J. Fish. Res. Board Can. – 1963. – Vol. 20, № 1. – P. 119–179.
67. Налетова, И. А. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море / И. А. Налетова, В. В. Сапожников, М. П. Метревели // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. – М.: ВНИРО, 1997. – С. 98–103.
68. Ефанов, В. Н. Термический режим вод и состав зоопланктона в охотоморском побережье острова Итуруп в период нагула молоди лососей / В. Н. Ефанов, З. М. Закирова, А. М. Каев, Н. А. Федотова, В. М. Чупахин // Биология морского планктона. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – С. 53–61.
69. Каев, А. М. Особенности питания и пищевые взаимоотношения молоди лососей в прибрежных водах острова Итуруп / А. М. Каев, В. М. Чупахин, Н. А. Федотова // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33, № 2. – С. 215–224.

70. Каев, А. М. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп / А. М. Каев, В. М. Чупахин // Тр. СахНИРО. – 2002. – Т. 4. – С. 116–132.
71. Бродский, К. А. Зоопланктон морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов / К.А. Бродский // Исследования дальневосточных морей СССР. – 1959. – Вып. 6. – С. 6–46.
72. Каев, А. М. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 1998. – Т. 38, № 5. – С. 650–658.
73. Ромасенко, Л. В. Некоторые вопросы динамики стада горбуши о. Кунашир / Л. В. Ромасенко // Бюлл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанской лососей». – 2007. – С. 252–255.
74. Каев, А. М. Подходы к созданию лососевых рыбохозяйственных заповедных зон в Сахалинской области / А. М. Каев, С. Н. Сафронов, В. Д. Никитин, В. Г. Самарский, А. Ю. Семенченко // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. – М.: Изд-во ВНИРО, 2010. – С. 51–59.
75. Пискунов, И. Б. Видовой состав и некоторые особенности зоопланктона северо-восточного шельфа Сахалина в летний период 1986–2001 гг. / И. Б. Пискунов // Изв. ТИНРО. – 2005. – Т. 140. – С. 196–202.
76. Ефимкин, А. Я. 2010. Планктонное сообщество южной части Охотского моря в осенний период / А. Я. Ефимкин, В. В. Надточий // Изв. ТИНРО. – Т. 160. – С. 264–284.
77. Пищальник, В. М. Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин / В. М. Пищальник, А. О. Бобков. – Ч. 1. Южно-Сахалинск: Изд-во СахалинГУ, 2000. – 174 с.
78. Пищальник, В. М. Сезонные вариации циркуляции вод в прибрежных районах Сахалина / В. М. Пищальник, В. С. Архипкин, Г. И. Юрасов, С. С. Ермоленко // Метеорология и гидрология. – 2003. – № 5. – С. 87–95.
79. Каев, А. М. Некоторые методические аспекты прогнозирования численности кеты и горбуши / А. М. Каев // Биология моря. – 1989. – № 2. – С. 61–66.
80. Криксунов, Е. А. Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб / Е. А. Криксунов // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т. 35, № 3. – С. 302–321.
81. Каев, А. М. О некоторых вопросах формирования численности популяций осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (*Salmonidae*) Сахалина и о. Итуруп / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 1983. – Т. 23, вып. 1. – С. 45–52.
82. Путивкин, С. В. О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты / С. В. Путивкин // Вопр. ихтиологии. – 1989. – Т. 29, вып. 1. – С. 96–103.
83. Lassig, V. R. The effects of a cyclonic storm on coral reef fish assemblages / V. R. Lassig // Environ. Biol. Fish. – 1983. – V. 9, № 1. – P. 55–63.
84. Каев, А. М. О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 2. – С. 53–60.

85. Каев, А. М. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе / А. М. Каев, Л. А. Животовский // *Вопр. ихтиологии*. – 2017. – Т. 57, № 3. – С. 264–274.
86. Каев, А. М. Развитие некоторых тенденций в динамике стад горбуши восточного Сахалина и южных Курильских островов / А. М. Каев // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. – 2012. – Бюлл. № 7. – С. 135–142.
87. Каев, А. М. Результаты учета покатной молоди горбуши в реках Сахалина и южных Курильских островов / А. М. Каев, А. В. Захаров, В. А. Руднев, А. Н. Таршиков, В. М. Чупахин // *Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей»*. – 2007. – Бюлл. № 2. – С. 182–186.
88. Каев, А. М. Результаты мониторинга покатной молоди горбуши в реках Сахалина и южных Курильских островов в 2008 г. / А. М. Каев, А. А. Антонов, А. В. Захаров, Ю. И. Игнатъев // *Бюлл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей»*. – 2008. – С. 97–101.
89. Каев, А. М. Результаты мониторинга покатной миграции молоди лососей в реках Сахалина и южных Курильских островов в 2009 г. / А. М. Каев, А. А. Антонов, А. В. Захаров, В. А. Руднев // *Бюлл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей»*. – 2009. – С. 126–129.
90. Каев, А. М. К оценке численности покатной молоди горбуши в реках восточного Сахалина и южных Курильских островов / А. М. Каев, А. А. Антонов, А. В. Захаров, Ким Хе Юн, В. А. Руднев // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. – 2011. – Бюлл. № 6. – С. 112–117.
91. Каев, А. М. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши и кеты в реках Сахалинской области в 2014 г. / А. М. Каев, А. А. Антонов, А. В. Захаров, Ю. И. Игнатъев, Ким Хе Юн, Л. В. Ромасенко // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. – 2014. – Бюлл. № 9. – С. 69–78.
92. Ромасенко, Л. В. Покатная миграция молоди горбуши и кеты в некоторых реках Сахалинской области в 2015 г. / Л. В. Ромасенко, А. В. Захаров, В. Д. Никитин // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. – 2015. – Бюлл. № 10. – С. 112–115.
93. Каев, А. М. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реках Сахалинской области в 2017 г. / А. М. Каев, Д. В. Авдеев, Г. Н. Дзен, А. В. Захаров, В. Д. Никитин // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. – 2017. – Бюлл. № 12. – С. 74–81.
94. Каев А.М. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реках островов Сахалин и Итуруп в 2018 г. / А. М. Каев, Д. В. Авдеев, Г. Н. Дзен, А. В. Захаров, Л. В. Ромасенко, В. В. Серeda, П. С. Сухонос // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке*. – 2018. – Бюлл. № 13. – С. 80–87.
95. Гриценко, О. Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) / О. Ф. Гриценко. – М.: Изд-во ВНИРО, 2002. – 248 с.

96. Шершнева, А. П. Особенности ската молоди и некоторые показатели эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в р. Приторной / А. П. Шершнева, А. И. Жульков // Вопр. ихтиологии. – 1979. – Т. 19, вып. 1. – С. 128–133.
97. Каев, А. М. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / А. М. Каев // Вопр. ихтиологии. – 2018. – Т. 58, № 2. – С. 179–191.
98. Шубин, А. О. Распределение, кормовая база и питание молоди горбуши в прибрежье юго-востока Сахалина / А. О. Шубин, Н. А. Федотова, И. А. Сенченко // Тр. СахНИРО. – 1996. – Т. 1. – С. 21–33.
99. Шубин, А. О. Молодь горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* (*Salmonidae*) в ихтиоценозах верхней эпипелагиали шельфа и свала глубин восточного Сахалина и южных Курильских островов в летний период 2002–2004 гг. / А. О. Шубин, Л. В. Коряковцев, С. А. Коваленко, Д. Ю. Стоминок // Тр. СахНИРО. – 2007. – Т. 9. – С. 16–36.
100. Каев, А. М. Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды / А. М. Каев // Изв. ТИНРО. – 2018. – Т. 192. – С. 3–14.
101. Лососи–2017 (путинный прогноз) / под редакцией О. С. Темных. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2017. – 118 с.
102. Котенёв, Б. Н. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. / Б. Н. Котенёв, А. С. Кровнин, Н. В. Кловач, Н. В. Мордасова, Г. П. Мурый // Тр. ВНИРО. – 2015. – Т. 158. – С. 143–161.
103. Каев, А. М. Итоги промысла горбуши и кеты на Сахалине и южных Курильских островах в 2017 г. / А. М. Каев // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». – 2017. – Бюлл. № 12. – С. 24–32.
104. Каев, А. М. Прогноз и фактическое развитие промысла горбуши в 2015 г. в основных районах ее воспроизводства в Сахалинской области / А. М. Каев, М. Е. Сидоренко // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2015. – Бюлл. № 10. – С. 35–40.
105. Каев, А. М. Итоги промысла горбуши на Сахалине и южных Курильских островах в 2018 г. / А. М. Каев // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2018. – Бюлл. № 13. – С. 72–79.
106. Заволокин, А. В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северо-западной части Тихого океана. 2. Сравнительная характеристика и общее состояние / А. В. Заволокин, В. В. Кулик, Л. О. Заварина // Биология моря. – 2014. – Т. 40, № 3. – С. 212–219.
107. Бирман, И. Б. Периодические колебания численности лососевых и солнечная активность / И. Б. Бирман // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 67. – С. 171–189.
108. Beamish, R. J. Pacific salmon production trends in relation to climate / R. J. Beamish, D. R. Bouillon // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1993. – V. 50, № 5. – P. 1002–1016.

109. Коновалов, С. М. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей / С. М. Коновалов // Биологические исследования лососевых. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 5–25.
110. Шунтов, В. П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения / В. П. Шунтов // Вестн. ДВО РАН. – 2000. – № 1. – С. 19–29.
111. Шунтов, В. П. Изученность экологии горбуши на разных этапах жизненного цикла в связи с прогнозированием уловов и управлением ее ресурсами и промыслом / В. П. Шунтов, О. С. Темных // Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – 2010. – Бюлл. № 5. – С. 226–242.
112. Шунтов, В. П. Современные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? / В. П. Шунтов, О. С. Темных // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2011. – Бюлл. № 6. – С. 49–64.
113. Kaev, A. M. Production trends of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region from the viewpoint of run timing / A. M. Kaev // NPAFC Tech. Rept. – 2012. – № 8. – P. 21–25.
114. Земцова, А. И. Климат Сахалина / А. И. Земцова. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – 197 с.
115. Котенёв, Б. Н. Низкочастотные изменения зимних климатических условий в северо-западной части Тихого океана в 1950–2012 гг. / Б. Н. Котенёв, А. С. Кровнин, К. К. Кивва, М. А. Богданов, Н. В. Мордасова, Г. П. Мурый // // Вопр. промысл. океанографии. – 2012. – Вып. 9, № 2. – С. 33–60.
116. Royce, W. F. Pink salmon fluctuations in Alaska / W. F. Royce – In: Wilimovsky N.J., ed. Symposium on pink salmon. Institute of Fisheries, University of British Columbia, Vancouver, BC, 1962. – P. 15–33.
117. Vernon, E. H. Pink salmon populations of the Fraser River system / E. H. Vernon. – In Wilimovsky N.J. ed. Symposium on pink salmon. Institute of Fisheries, University of British Columbia, Vancouver, BC, 1962. – P. 53–58.
118. Иванков, В. Н. О сезонных расах горбуши / В. Н. Иванков // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 143–151.
119. Воловик, С. П. Материалы по эффективности размножения горбуши на южном Сахалине / С. П. Воловик, А. Е. Ландышевская, А. И. Смирнов // Изв. ТИНРО. – 1972. – Т. 81. – С. 69–90.
120. Иванков, В. Н. Экологические подвиды и локально-темпоральные популяции анадромных рыб / В. Н. Иванков, Е. В. Иванкова // Вопр. ихтиологии. – 2017. – Т. 57, № 1. – С. 59–65.
121. Иванков, В. Н. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) / В. Н. Иванков, Е. В. Иванкова // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 173. – С. 103–118.
122. Монастырский, Г. Н. К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи / Г. Н. Монастырский // Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб. – Красноярск: Красноярск. обл. изд-во, 1926. – С. 49–57.

123. Решетников, Ю. С. Тематика ихтиологических исследований на страницах журнала «Вопросы ихтиологии» / Ю. С. Решетников, М. В. Мина, Ю. Ю. Дгебуадзе // *Вопр. ихтиологии.* – 2013. – Т. 53, № 1. – С. 6–15.
124. Никольский, Г. В. Теория динамики стада рыб / Г. В. Никольский. – М.: Пищ. пром-сть, 1974. – 447 с.
125. Myers, K. W. Scale growth and life history patters of pink salmon in periods of low and high abundance / K. W. Myers // *NPAFC.* – 1994. – Doc. 64. – 16 p.
126. Walker, R. V. Growth studies from 1956–1995 collections of pink and chum salmon scales in the Central North Pacific Ocean / R. V. Walker, K. W. Myers // *Bull. NPAFC.* – 1998. – № 1. – P. 54–65.
127. Темных, О. С. Рост приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в периоды высокой и низкой ее численности / О. С. Темных // *Вопр. ихтиологии.* – 1999. – Т. 39, № 2. – С. 219–223.
128. 17. Rachlin, J. W. A bias estimator of the environmental resource base in diet preference studies with fish / J. W. Rachlin, A. Pappantoniou, B. E. Warkentine // *J. Freshwater Ecol.* – 1987. – V. 4, № 1. – P. 23–31.
129. Каев, А. М. Некоторые результаты изучения структуры чешуи горбуши из разных районов восточного Сахалина и острова Итуруп в 2011 г. / А. М. Каев, А. А. Койнов // *Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке.* – Бюлл. № 7. – С. 129–134.
130. Заволокин, А. В. Размерно-селективная смертность охотоморской горбуши в период ее зимне-весеннего обитания в океане / А. В. Заволокин, Е. В. Стрежнева // *Изв. ТИНРО.* – 2013. – Т. 174. – С. 125–134.
131. Beamish, R. J. Observations and speculations on the reasons for recent increases in pink salmon production / R. J. Beamish // *NPAFC Tech. Rept.* – 2012. – № 8. – P. 1–8.
132. Темных, О. С. Региональная изменчивость склеритограмм чешуи азиатской горбуши / О. С. Темных // *Изв. ТИНРО.* – 1998. – Т. 124. – С. 375–390.
133. Каев, А. М. Экологические предпосылки региональной и межгодовой изменчивости роста горбуши / А. М. Каев, А. А. Скрыпник // *Ученые записки Сахалинского гос. университета.* – 2017. – Вып. 13/14. – С. 12–18.
134. Ерохин, В. Г. Динамика потребления и расходования энергии у молоди лососей в период посткатадромного нагула в Охотском и Беринговом морях / В. Г. Ерохин, В. И. Шершнева // *Изв. ТИНРО.* – 2007. – Т. 150. – С. 122–136.
135. Malick, M. J. Growth and survival in relation to body size of juvenile pink salmon in the northern Gulf of Alaska / M. J. Malick, L. J. Haldorson, J. J. Piccolo, J. L. Boldt // *Marine and Coastal Fisheries.* – 2011. – V. 3, № 1. – P. 261–270.
136. Cross, A. D., Early marine growth of pink salmon in Prince William Sound and the coastal Gulf of Alaska during years of low and high survival / A. D. Cross, D. A. Beauchamp, K. M. Myers, J. H. Moss. // *Transactions of the American Fisheries Society.* – 2008. – V. 137, № 3. – P. 927–939.

Список публикаций автора по динамике стада горбуши, подготовленных в период проведения исследований по гос. заданию Минобрнауки России 6.9561.2017/БЧ

Статьи в журналах, индексируемых в международных базах данных (Journal of Ichthyology – Scopus; Russian Journal of Marine Biology – Web of Science)

1. Kaev A.M., Zhivotovsky L.A. On possible re-distribution of pink salmon *Onchorhynchus gorbuscha* between the reproduction areas of different Stocks in the Sakhalin-Kuril region // Journal of Ichthyology. – 2017. – V. 57, № 3. – P. 354–364.
2. Kaev A.M. Influence of extreme environmental factors on the dynamics of abundance of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* // Journal of Ichthyology. – 2018. – V. 58, № 2. – P. 204–216.
3. Kaev A.M. A decrease in the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) abundance in the Sakhalin-Kuril Region under the effect of extreme environmental factors // Russian Journal of Marine Biology. – 2018. – Vol. 44, No. 7. P. 540–548.
4. Kaev A.M. Some population dynamics issues of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* temporal forms on Sakhalin and the southern Kuril Islands // Journal of Ichthyology. – 2019. – V. 59, № 4. – P. 583–590.
5. Kaev A.M. Some results from studies on number dynamics of pink *Oncorhynchus gorbuscha* and chum *O. keta* salmon on the northwest coast of Sakhalin Island // Journal of Ichthyology. – 2019. – V. 59, № 5. – P. 743–753.
6. Kaev A.M. Some results from studies on number dynamics of pink *Oncorhynchus gorbuscha* on the northeast coast of Sakhalin Island // Journal of Ichthyology. – 2019. – V. 59, № 6. – P. 885–894.

Статьи в журналах из списка ВАК

1. Каев А. М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопр. ихтиологии. – 2017. – Т. 57, № 3. – С. 264–274. DOI: 10.7868/S0042875217030080.
2. Каев А.М. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. – 2018. – Т. 58, № 2. – С. 179–191. DOI: 10.7868/S0042875218020078.
3. Каев А.М. Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // Изв. ТИПРО. – 2018. – Т. 192. – С. 3–14. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-3-14.

4. Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Островский В.И., Волобуев В.В., Каев А.М., Голубь Е.В., Барабанщиков Е.И., Голованов И.С. Ориентиры и оперативная оценка пропуска производителей на нерестилища как инструменты перспективного и краткосрочного управления запасами тихоокеанских лососей в реках дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Изв. ТИНРО. – 2019. – Т. 196. – С. 23–62. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-23-62
5. Каев А.М. О некоторых вопросах динамики численности темпоральных форм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на Сахалине и южных Курильских островах // Вопр. ихтиологии. – 2019. – Т. 59, № 4. – С. 452–460. DOI: 10.1134/S0042875219030081
6. Каев А.М. Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* на северо-западном побережье острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – 2019. – Т. 59, № 5. – С. 567–577. DOI: 10.1134/S0042875219040106
7. Каев А.М. Критические замечания по воспроизводству тихоокеанских лососей в реках северной части о. Сахалин // Изв. ТИНРО. – 2019. – Т. 198. – С. 19–32. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-19-32
8. Каев А.М. Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северо-восточном побережье острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – 2019. – Т. 59, № 6. – С. 672–680. DOI: 10.1134/S0042875219060043

Статьи в прочих журналах и сборниках научных трудов

1. Каев А.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) Сахалино-Курильского региона: мониторинг и его некоторые результаты // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. – Сб. мат. Всеросс. науч. конф. с международ. участием. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. – С. 148–155.
2. Каев А.М. Итоги промысла горбуши и кеты на Сахалине и южных Курильских островах в 2017 г. // Бюлл. № 12 «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». — Владивосток: ТИНРО-центр, 2017. — С. 24–32.
3. Каев А.М., Авдеев Д.В., Дзен Г.Н., Захаров А.В., Никитин В.Д. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реках Сахалинской области в 2017 г. // Бюлл. № 12 «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». – Владивосток: ТИНРО-центр, 2017. – С. 74–81.
4. Каев А.М. К дискуссии о снижении численности горбуши в заливе Анива (южная часть острова Сахалин) // Бюлл. № 12 «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». – Владивосток: ТИНРО-центр, 2017. – С. 94–97.
5. Каев А.М., Каев Д.А. Результаты изучения склеритной структуры чешуи горбуши юго-восточного побережья Сахалина в 2016 г. // Бюлл. № 12 «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». – Владивосток: ТИНРО-центр, 2017. – С. 155–158.

6. Каев А.М., Скрыпник А.А. Экологические предпосылки региональной и межгодовой изменчивости роста горбуши // Ученые записки Сахалинского гос. университета. – 2017. – Вып. 13/14. – С. 12–18.
7. Каев А. М. Состояние мониторинга и прогнозирование горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Современное состояние и перспективы развития лососевого хозяйства на Дальнем Востоке России. – Мат. науч. конф. – Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2018. – С. 28–37.
8. Klovach N.V., Temnych O.S., Shevlyakov V.A., Shevlyakov E.A., Bugaev A.F., Ostrovskiy V.I., Каев А.М., Volobuev V.V. Current Stock Assessment of Pacific Salmon in the Far East of Russia // The First NPAFC-IYS Workshop on Pacific Salmon Production in a Changing Climate. – NPAFC Technical Report. – 2018. – № 11. – P. 12–16.
9. Каев А.М. Activity of extreme environmental factors as a reason for pink salmon abundance decline in the Sakhalin-Kuril region, Russia // The First NPAFC-IYS Workshop on Pacific Salmon Production in a Changing Climate. – NPAFC Technical Report. – 2018. – № 11. – P. 17–21.
10. Klovach N.V., Temnykh O.S., Shevlyakov V.A., Lysenko A.V., Golub E.V., Burlak O.V., Shevlyakov E.A., Каев А.М., Golovanov I.S. Biostatistical information on salmon catch, escapement and enhancement production in Russia in 2017 // Doc. NPAFC. – 2018. – № 1749. – 4 p.
11. Каев А.М. Итоги промысла горбуши на Сахалине и южных Курильских островах в 2018 г. // Бюлл. № 13 «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». – Владивосток: ТИНРО-центр, 2018. – С. 72–79.
12. Каев А.М., Авдеев Д.В., Дзен Г.Н., Захаров А.В., Ромасенко Л.В., Середа В.В., Сухонос П.С. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реках островов Сахалин и Итуруп в 2018 г. // Бюлл. № 13 «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». — Владивосток: ТИНРО-центр, 2018. — С. 80–87.
13. Klovach, N.V., Temnykh O.S., Shevlyakov V.A., Lysenko A.V., Golub E.V., Burlak O.V., Bugaev A.V., Каев А.М., Golovanov I.S., Ostrovsky V.I. 2019. Biostatistical information on salmon catches, escapement and enhancement production in Russia in 2018 // Doc. NPAFC. – 2019. – № 1836. – 4 p.
14. Каев А.М. Temporal Forms of Pink Salmon in Sakhalin-Kuril Region and their Abundance Dynamics // The Second NPAFC-IYS Workshop on Pacific Salmon Production in a Changing Climate. – NPAFC Technical Report. – 2019. – № 15. – 19–22.
15. Каев А.М., Ромасенко Л.Д., Каев Д.А. Характеристика роста на первом году жизни горбуши из возврата на юго-восточное побережье Сахалина и остров Итуруп в 2017 г. // Бюлл. № 14 «Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке». — Владивосток: ТИНРО-центр, 2019. — В печати.