

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

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

УДК 597

№ гос. регистрации АААА-А17-117042810049-7

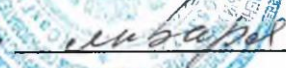
Инв.№

«УТВЕРЖДАЮ»

Проректор по НИР

ФГБОУ ВО «Сахалинский
государственный университет»

 В. В. Моисеев

«14»  2019 г.

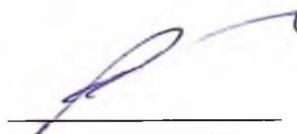
ОТЧЁТ

О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

Популяционная структура и динамика численности горбуши в основных
районах ее воспроизводства в Сахалино-Курильском регионе
(за 2018 год)
(промежуточный, этап 2)

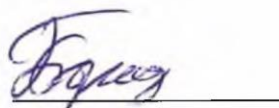
О НЕКОТОРЫХ ВОПРОСАХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ
ТЕМПОРАЛЬНЫХ ФОРМ ГОРБУШИ НА САХАЛИНЕ И ЮЖНЫХ
КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ
(завершающий первый этап)

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.

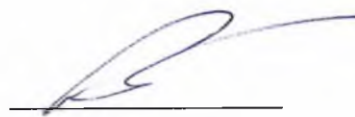

подпись, дата

Д. А. Бородулин

Южно-Сахалинск, 2019

СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

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



А. М. Каев

подпись, дата

РЕФЕРАТ

Отчёт 36 стр., 8 рис., 1 прилож., 39 источников.

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

Объект исследования – горбуша Сахалино-Курильского региона.

Цель работы – установить особенности динамики стада горбуши, связанные с наличием в его составе её разных темпоральных форм, ранней и поздней.

Рассмотрена динамика численности ранней и поздней темпоральных форм горбуши на Итурупе, Кунашире (южные Курильские острова) и на юго-восточном побережье о-ва Сахалин в 1991–2017 гг. Подъемы и спады численности 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.

Осуществлена практическая проверка результатов исследования на примере подходов горбуши к юго-восточному побережью Сахалина и к о. Итуруп в 2018 г.

Результаты исследования планируется использовать для прогноза динамики подходов горбуши в Сахалино-Курильском регионе.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Введение	6
1. Материал и методы	11
2. Изменения численности горбуши и соотношения в возвратах рыб разных темпоральных форм	14
3. О влиянии экстремальных факторов среды на численность темпоральных форм горбуши	17
4. Проверка гипотез результатами промысла горбуши в 2018 году .	26
Заключение	30
Список использованных источников	31
Приложение А.....	35

Обозначения и сокращения

В настоящем отчете о НИР применяют следующие обозначения и сокращения:

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

ЛРЗ – лососевый рыборазводный завод.

ГМП – гидрометеорологический пост.

ВВЕДЕНИЕ

Основу промысла тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) в Сахалино-Курильском регионе составляет горбуша *O. gorbuscha* – за последние 30 лет около половины уловов этого вида на Дальнем Востоке и 80 % уловов всех лососей в регионе. Для этого региона характерна высокая пространственная изменчивость уловов, обусловленная локальной спецификой условий воспроизводства в пределах его территории. По результатам экологических и морфологических исследований было показано наличие локальных стад горбуши [1, 2]. 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 (рис. 1).

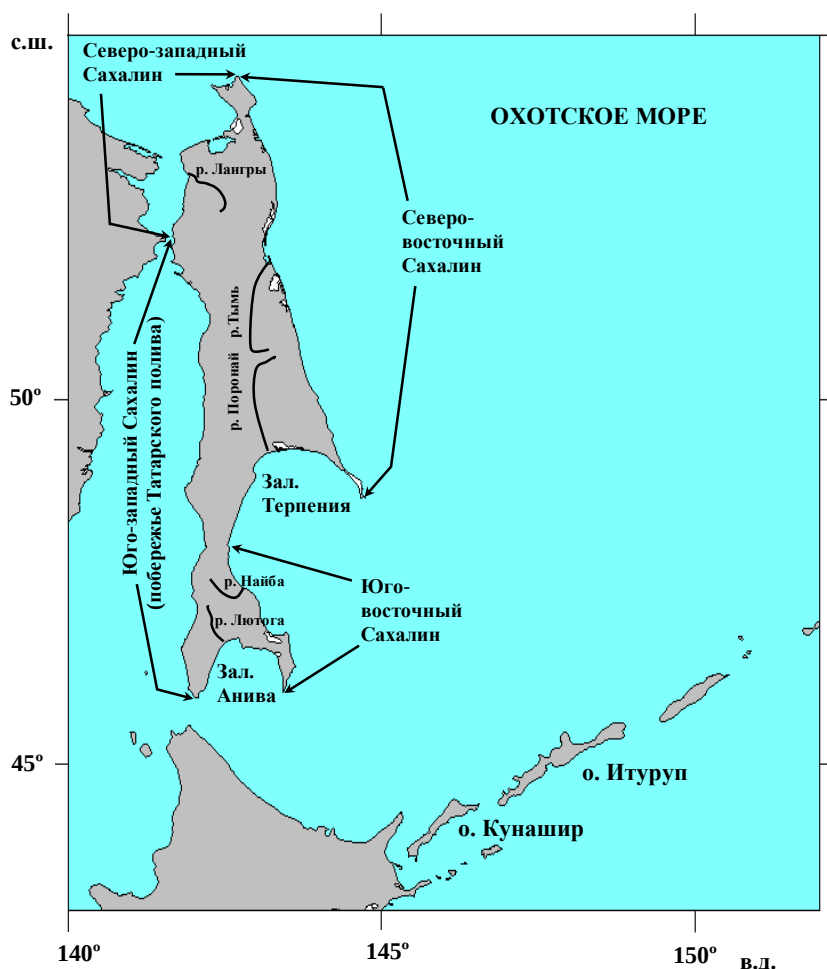


Рисунок 1 – Районы воспроизводства основных единиц запаса горбуши на Сахалине и южных Курильских островах.

Результаты последующих исследований [3, 4, 5, 6, 7, 8] 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 [9, 10]. Наличие между этими районами на Сахалине выступающих мысов, на которых нет рек для нереста, или широких проливов между островами способствует географической изоляции данных стад [11].

В текущем столетии ежегодно вылавливали в среднем на юго-западном, северо-западном, северо-восточном и юго-восточном побережье Сахалина, соответственно, по 954, 2258, 17056 и 29108 т, в заливах Терпения и Анива – по 19622 и 17623 т, на островах Итуруп и Кунашир – по 22421 и 1699 т горбуши. Судя по соотношению молоди, скатившейся с нерестилищ и выпущенной с лососевых рыбопроизводных заводов (63:37 на Итурупе, 59:41 в зал. Анива, 71:29 на юго-восточном побережье Сахалина, 87:13 в зал. Терпения), определённое значение в формировании уловов в южных районах региона имело заводское разведение горбуши, в то время как в северных районах Сахалина промысловый запас этого вида обеспечивался почти полностью за счёт естественного воспроизводства. Формирование промыслового запаса кеты за счёт естественного воспроизводства этого вида сохранилось в регионе к настоящему времени только на Курильских островах, в зал. Терпения и на северо-западном побережье Сахалина. Если для оценки состояния запасов заводских популяций горбуши и кеты используется статистика выпусков молоди, то в отношении диких популяций этих видов проводятся специальные учёты производителей на нерестилищах ряда рек и молоди, скатывающейся с нерестилищ в контрольных реках. С учётом того, что промысловый запас кеты в регионе формируется в основном

за счёт заводского разведения [12], 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 [13, 14], на основе которых были изучены особенности воспроизводства горбуши этих стад [15, 16]. 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 [17].

Наличие таких систематизированных и подробных данных по особенностям динамики того или иного стада горбуши способствует разработке рекомендаций по ведению промысла, основанных на принципах рационального использования запасов. В то же время, в процессе изучения горбуши в этих районах ихтиологами были выделены также её отдельные группировки по срокам нерестового хода. При построении иерархических моделей горбуши темпоральным группировкам отводился более высокий ранг, чем локальным. Иванков [18, 19] подразделял горбушу на этом уровне дифференциации на расы, другие исследователи считали их либо япономорской и тихоокеанской популяциями [20, 5], либо популяциями 2-го ранга, в частности япономорской, охотоморской летней и охотоморской осенней применительно к рассматриваемому нами региону [3]. Несмотря на отрицание некоторыми исследователями связи морфологической дифференциации горбуши с какой-либо пространственной или временной

структурированностью вида, наличие темпоральных группировок всё же признаётся, даже если они рассматриваются как эпигенетические [21, 22, 23].

Основу уловов горбуши на восточном Сахалине и южных Курильских о-вах составляют рыбы двух темпоральных форм – ранней и поздней по срокам нереста. Они ассоциируются с двумя «волнами», наблюдаемыми в миграционном потоке рыб этого вида через прикурильские воды Тихого океана в направлении Охотского моря [24]. Наиболее многочисленной и в то же время хорошо изученной является горбуша о-ва Итуруп и южной части Сахалина (юго-восточное побережье и зал. Анива), что и предопределило более подробное изучение темпоральных форм горбуши в этих районах. На примере горбуши, размножающейся в реках побережья зал. Анива (южная часть о-ва Сахалин) и о-ва Итуруп (южные Курильские о-ва) были получены данные по численности и биологическим показателям рыб ранней и поздней форм. Было показано, что подход поздней горбуши характеризуется появлением крупных рыб, особенно самцов и увеличением их доли в уловах. Самки разных форм могут различаться (о. Итуруп) или не различаться (зал. Анива) по абсолютной плодовитости, но в обоих районах самки поздней формы характеризуются меньшей величиной относительной плодовитости. Продуцирование большего количества икринок самками ранней формы отражает более высокий уровень её смертности: численность ранней группировки в среднем ниже и значительно изменяется по годам. Соотношение численности горбуши разных темпоральных группировок определялось преимущественно условиями воспроизводства в пресноводном цикле. В многолетних трендах размерного состава отмечено изменение соотношения между длиной тела самцов и самок: при ухудшении условий нагула (замедление роста) самки становились относительно крупнее. Эта особенность, учитывая положительную связь между длиной тела и плодовитостью самок, трактовалась как ответная реакция популяции, позволяющая поддерживать воспроизводство при ухудшении условий нагула [25].

Цель настоящего исследования: установить особенности динамики стада горбуши, связанные с наличием в его составе её разных темпоральных форм, ранней и поздней.

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

Для достижения цели исследований *в 2018 г.* необходимо решить следующие *задачи:*

- на основе изучения первичных материалов определить полигоны для изучения горбуши в направлении цели исследований;
- провести количественную оценку соотношения в выбранных районах разных темпоральных форм горбуши в разные годы;
- оценить изменения численности темпоральных форм у поколений, подвергшихся в процессе воспроизводства воздействию наиболее пагубных для него факторов среды.

Теоретическая разработка этих проблем может быть основой для совершенствования системы управления запасами горбуши.

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

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные по численности горбуши основаны на первичных материалах, результаты обработки которых ежегодно представляются в виде статистических документов NPAFC (North Pacific Anadromous Fish Commission: http://www.npafc.org/new/pub_documents.html). В качестве объекта исследования послужила горбуша южных Курильских островов и южной части о-ва Сахалин. Высокий уровень запасов рыб (в среднем в 2001–2017 гг. на Итуруп 26,3 %, на юго-восточном побережье Сахалина 23,5 % и в зал. Анива 13,9 % уловов рыб этого вида в Сахалино-Курильском регионе) способствует увеличению достоверности ежегодных оценок численности данных локальных стад. Впервые разделение горбуши в её подходах на особей ранней и поздней темпоральных форм было выполнено для о. Итуруп и зал. Анива [25]. 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 (рис. 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.

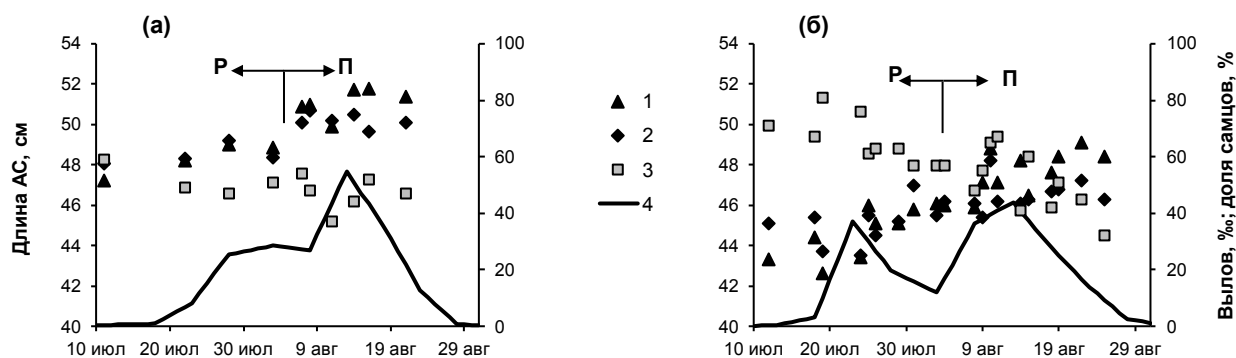


Рисунок 2 – Динамика уловов, соотношения полов (доли самцов) и длины (АС) горбуши в зал. Анива в 2004 (а) и 2005 г. (б): 1 – АС самцов, 2 – АС самок, 3 – доля самцов; %; 4 – вылов, %; (↔) – смена ранней (Р) и поздней (П) форм (рис. по [25]).

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 [26, 27]. 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.

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 побережье молоди, недавно скатившейся из рек, воздействие которых приводит к существенным сокращениям численности горбуши [28]. О прохождении дождевых паводков в реках судили по величине суточных осадков, за их пиковые значения принимали сумму наибольших осадков в течение двух смежных суток. О возникновении штормов судили по среднему значению максимальных порывов ветра при 4–8-кратных измерениях в течение суток. Значения этих показателей рассчитаны по отработанной методике [28] по данным метеорологических постов (<http://rp5.ru>, данные имеются с 2005 г.) для юго-восточного побережья Сахалина в Южно-Сахалинске, Долинске и Стародубском, для о-ва Итуруп – в Китовом, для о-ва Кунашир – в Южно-Курильске (рис. 3). В годы отсутствия измерений в Китовом о силе ветров (2016 г.) и количестве осадков (2015–2016 гг.) на Итурупе судили по данным Южно-Курильска.



Рисунок 3 – Районы изучения горбуши (юго-восточное побережье Сахалина, острова Итуруп и Кунашир) и расположение гидрометеорологических постов (●), данные которых использовались для характеристики условий воспроизводства данных стад: ЮК – Южно-Курильск, Кт – Китовое, ЮС – Южно-Сахалинск, Д – Долинск, С – Стародубское.

2. ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ГОРБУШИ И СООТНОШЕНИЯ В ВОЗВРАТАХ РЫБ РАЗНЫХ ТЕМПОРАЛЬНЫХ ФОРМ

Изучение соотношения в подходах рыб ранней и поздней темпоральной формы предпринято с 1990 г. (рис. 4), тем самым охватывая последний период высокого уровня запасов горбуши в регионе, начавшийся с конца 1980-х гг. и завершившийся к середине 2010-х гг. [16]. 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 (рис. 4а). 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 2013–2017 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.

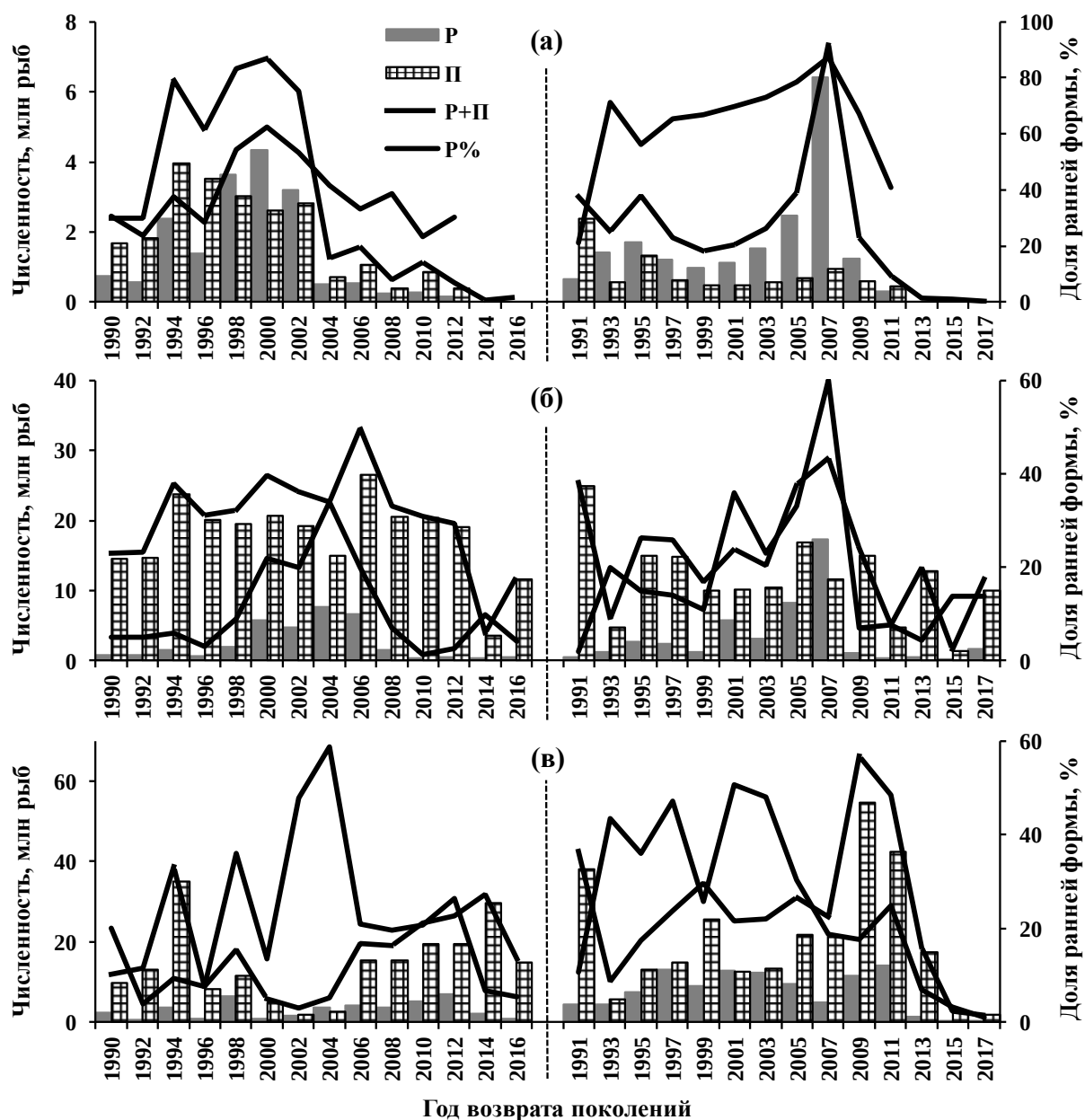


Рисунок 4 – Динамика численности ранней (Р) и поздней (Π) темпоральных форм горбуши по линиям нечётных и чётных лет в 1990–2017 гг. на островах Кунашир (а), Итуруп (б) и на юго-восточном побережье о-ва Сахалин (в): (Р+Π) – суммарная численность обеих форм, (Р%) – доля ранней формы.

На Итурупе 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 (рис. 4б). 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» [29]. 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.

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 (рис. 4в). 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.

3. ВЛИЯНИЕ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ТЕМПОРАЛЬНЫХ ФОРМ ГОРБУШИ

Для проведения анализа, как сказывалось на соотношении темпоральных форм в возвратах горбуши действие экстремальных факторов среды, прежде всего, 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 первой половине сентября, а поздней формы – в сентябре и в первой половине октября, на юго-восточном побережье эти сроки смещаются ориентировочно на 5 дней на более ранние даты. Иначе обстоит ситуация с покатной миграцией, динамика которой схожа с динамикой нерестового хода горбуши, определяемой соотношением рыб ранней и поздней темпоральных форм [25, 27]. В то же время, отсутствует корреляция между датами наступления середины нерестового хода и последующей покатной миграцией, что связано видимо, с различиями в скорости развития эмбрионов при разных температурных режимах [30]. 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 – на Кунашире, на котором к характерным для южно-курильских островов мягким зимам добавляется ещё и влияние тёплого течения Соя, омывающего этот остров [17]. В дополнение к этому, более ранние сроки ската основной массы молоди на Кунашире обусловлены наибольшим представительством у местной горбуши рыб ранней темпоральной формы, в соответствии с чем в конфигурации кривой, характеризующей динамику покатной миграции молоди из рек этого острова хорошо просматривается положительная асимметричность, в то время как для кривых, характеризующих динамику ската из рек о-ва Итуруп и юго-восточного побережья Сахалина, – отрицательная асимметричность (рис. 5).

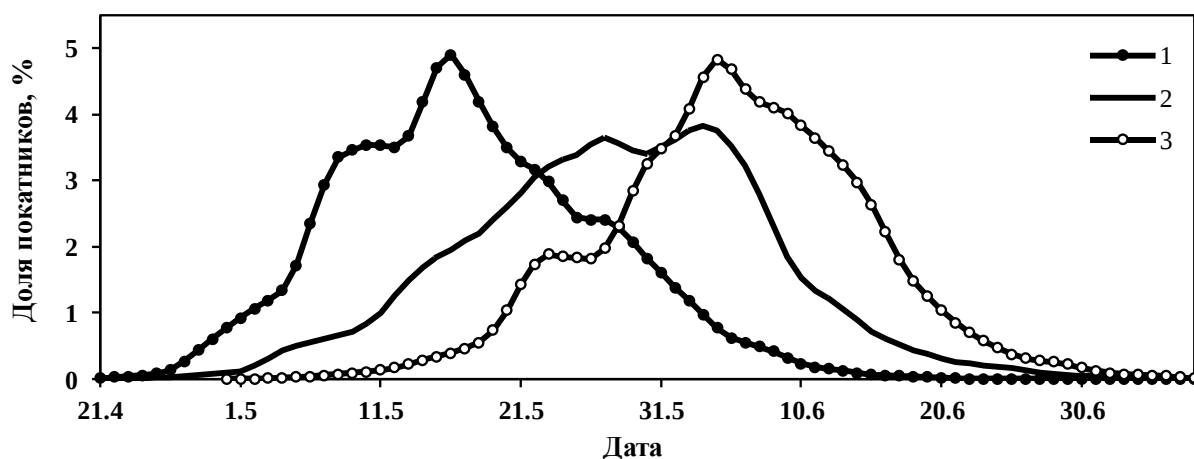


Рисунок 5 – Среднемноголетняя динамика покатной миграции молоди горбуши в разных районах воспроизводства: 1 – о-в Кунашир, 2 – о-в Итуруп, 3 – юго-восточное побережье Сахалина.

С учётом сроков миграции при анализе влияния экстремальных факторов среды символы, характеризующие прохождение паводков при нересте производителей ранней формы, окрашены в белый цвет, в период нереста обеих форм – в серый цвет, при нересте поздней формы и после его завершения – в чёрный цвет. По такой же схеме окрашены символы, характеризующие наличие штормовых ветров в период нагула молоди на прибрежном морском мелководье, белые – при скате первой трети, серые – второй трети, чёрные – последней трети молоди из рек (рис. 6).

На Кунашире (рис. 6а) 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 [31]. 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

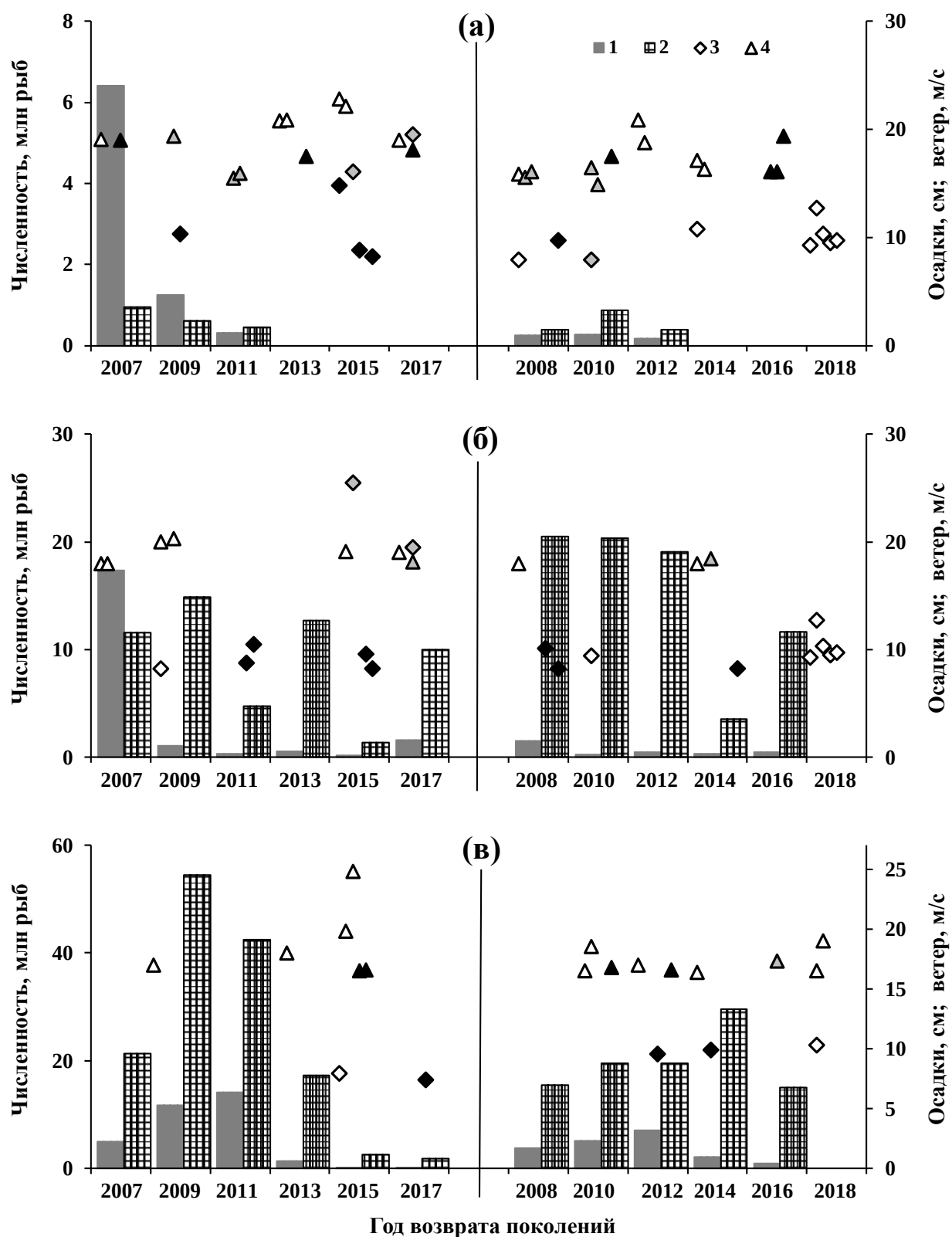


Рисунок 6 – Численность ранней (1) и поздней (2) темпоральных форм горбуши по линиям нечётных и чётных лет на островах Кунашир (а), Итуруп (б) и на юго-восточном побережье о-ва Сахалин (в) в линиях нечётных и чётных лет и встречаемость дней с экстремально большими осадками во время нереста и после него и сильными ветрами при нагуле молоди в прибрежных морских водах: 3 – осадки, 4 – ветры, по цвету заливки символов – пояснения в тексте.

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. Череду 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. Есть 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.

Численность поколений горбуши на Итурупе (рис. 6б) генеративной линии чётных лет на фоне действия экстремальных факторов среды рассматривается для периода уже произошедшего 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. Причиной столь непропорционального

снижения численности рыб поздней формы стало перемещение части рыб к южному побережью Сахалина, о чём упоминалось выше. Сравнительно небольшую численность рыб поздней формы в 2016 г. и практически отсутствие её прироста у ранней формы в сравнении с предыдущим цикличным 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 %). Рекордно большой скат молоди из рек в 2017 г. [32] даёт надежду на восстановление высокой 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).

На юго-восточном побережье Сахалина (рис. 6в) 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

третьей 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. Судя по результатам учёта покатной молоди [32], в 2018 г. возможно увеличение численности горбуши за счёт возврата рыб поздней формы, в то время как численность рыб ранней формы останется низкой как следствие негативного влияния штормов на нагул молоди.

4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Представленные данные по численности и соотношению темпоральных форм в трех стадах горбуши свидетельствуют, что между разными темпоральными формами существуют различия по динамике численности. Годы с высокой или низкой численностью рыб совпадали по группам лет, однако периоды подъёма численности ранней формы в целом были короче, что особенно хорошо заметно при резком падении уровня запаса горбуши, происходившего в последние годы. Снижение численности ранней формы наступало либо раньше на одно–три поколения, либо было более интенсивным при синхронном (в смежные годы) развитии этого процесса, что хорошо иллюстрируются уменьшением доли рыб ранней формы в подходах. 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. Такие изменения численности ранней формы вполне соответствуют заключению о её более высоком и изменчивом уровне смертности, с чем согласуется бóльшая относительная плодовитость самок этой формы [25]. Рассмотренные различия по динамике численности темпоральных форм могут быть связаны как с нерестом производителей в разное время и на разных нерестилищах, так и с условиями нагула молоди в морском побережье при разных сроках ската из рек.

Морфобиологические и экологические различия вкупе с особенностями динамики численности указывают на определённую обособленность темпоральных форм горбуши, которые сравнительно широко распространены по ареалу размножения [10]. В то же время, следует осторожно относиться к заключению, что у горбуши эти темпоральные формы имеют ранг экологических подвидов [33], учитывая высокую вероятность скрещивания между ними при существующем широком перекрытии их сроков миграции и мест нереста. Критически следует воспринимать также предложенную общую для горбуши и кеты схему

внутривидовой эколого-темпоральной дифференциации, в соответствии с которой эти виды подразделяются на эколого-темпоральные расы – русловую и ключевую, а последняя включает экотипы мелких рек, крупных рек и озёрный [33]. Поздняя форма горбуши весьма условно вписывается в ключевую расу, так как лишь только отдельные её производители встречаются на ключевых чашах в бассейнах рек. В целом же, нерестилища ранней и поздней формы горбуши «привязаны» к подрусовому потоку, различия между ними связаны только с их разной в среднем удалённостью от устья. Возможно, по этой причине горбуша первоначально точно по такой же схеме объединялась с симой, а кета – с неркой [34]. Непонятным остаётся выделение в последней схеме для горбуши и кеты озёрного экотипа, включающего по две темпоральные популяции [33]. При миграции кеты в озерно-речные системы южных Курильских островов, где описан озёрный экотип данного вида [35, 36, 37], действительно наблюдаются две группы рыб, различающиеся по высокотелости и степени выраженности внешних брачных изменений. Но это не темпоральные популяции, а рыбы разных экотипов – озёрного, нерестящегося в местах выхода грунтовых вод в ложе озера, и речного, нерестящегося на кетовых ключевых нерестилищах в небольших реках, впадающих в озеро. Последние по генетическим маркерам сходны с рыбами даже из сравнительно удалённых рек острова, а не с рыбами озёрного экотипа в данной озерно-речной системе [38]. В эти же системы заходит горбуша, мигрируя далее в реки. К настоящему времени нет свидетельств о её нересте непосредственно в озёрах, которые являются лишь зоной транзита.

Таким образом, в настоящее время в отношении горбуши можно говорить только о существовании её темпоральных форм, 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 [17], 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 удастся 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 ее 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.

5. ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗ РЕЗУЛЬТАТАМИ ПРОМЫСЛА ГОРБУШИ В 2018 ГОДУ

Промысел горбуши ведут преимущественно ставными неводами (пассивное орудие лова), вследствие чего динамика уловов соответствует динамике её подходов к побережью. По результатам воздействия экстремальных факторов среды на воспроизводство горбуши при возврате в 2018 г. предполагалось:

- на юго-восточном побережье Сахалина возможно увеличение численности горбуши за счёт возврата рыб поздней формы, в то время как численность рыб ранней формы останется низкой как следствие негативного влияния штормов на нагул молоди;
- на о. Кунашир есть 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;
- на о. Итуруп есть надежда на восстановление высокой численности горбуши, 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.

Ниже рассмотрим, как развивался промысел в 2018 г. в данных районах.

Юго-восточное побережье Сахалина. Надежды на увеличение численности горбуши не оправдались, реальные уловы оказались существенно ниже ожидаемых (рис. 7). Одной из причин ошибки прогноза явилось использование для оценки численности возврата данных по скату молоди из р. Лазовая, что привело, как впоследствии выяснилось, к трехкратному превышению численности молоди, скатившейся из рек данной части побережья [39]. Однако более существенной причиной является недоучёт действия экстремальных факторов среды. Проблема в том, что для оценки силы факторов используются данные, осреднённые по ряду ГМП. На

одном из них (ГМП «Долинск») значительные осадки (6–7.09.2016 г., 77 мм) должны были вызвать паводок в разгар нереста в реках юго-восточного побережья острова, большая часть которых как раз протекает в районе расположения данной ГМП. Однако вследствие осреднения данных (прогноз по одной точке чреват ошибками), воздействие данных осадков не было принято во внимание. Тем не менее следует признать, что основная причина завышенного 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.

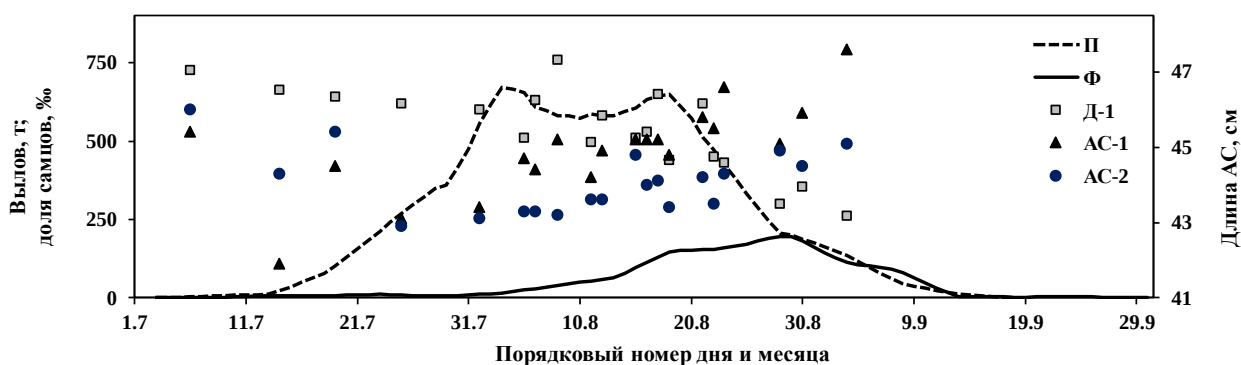


Рисунок 7 – Прогноз (П), фактические уловы (Ф) и биологические показатели горбуши (Д-1 — доля самцов, АС-1 и АС-2 — длина самцов и самок) на юго-восточном побережье Сахалина в 2018 г. (по [39]).

Судя по биологическим показателям (появление крупных самцов и кратковременное увеличение их доли в уловах), поздняя форма начала доминировать в подходах с середины первой декады августа, а увеличение уловов произошло только во второй половине календарных сроков хода данной темпоральной формы. То есть, при крупной ошибке оценки общей численности возврата горбуши полностью оправдалось предположение о крайне слабых подходах ранней формы горбуши и, как выяснилось, первой половины хода поздней темпоральной формы, попавшей под воздействие неучтённого при анализе паводка.

Остров Кунашир. В связи с депрессивным состоянием запаса горбуши по обеим генеративным линиям ежегодно, начиная с 2013 г., вводились ограничения на её промысел (лов на одном из участков охотоморского побережья острова с фиксированным количеством ставных неводов), однако эти меры не приводили к восстановлению запаса вследствие воздействия экстремальных факторов среды на процесс воспроизводства этого вида в водах острова. В 2018 г. лов осуществлялся по такой же схеме (от м. Столбчатый до м. Докучаева с установкой не более 6 ставных неводов). Но если в 2017 г. рекомендовался вылов в объёме до 60 т (фактически поймано 10 т), то в 2018 г. он был увеличен до 100 т, при этом предполагалась вероятность и более высоких уловов. По предварительным данным, вылов составил 178 т, а в реки зашло 259 тыс. производителей, при этом в некоторых небольших реках северной половины охотоморского побережья острова (район постановки неводов) отмечено даже переполнение нерестилищ. То есть, предположение о восстановлении численности горбуши на о. Кунашир подтвердилось, однако при отсутствии биологических проб не представляется возможным дать корректную оценку соотношения в подходах рыб разных темпоральных форм.

Остров Итуруп. По предварительным данным, в 2018 г. вылов составил 33,2 тыс. т, что более чем вдвое превысило уловы при возврате родительского поколения (14,0 тыс. т в 2016 г.) и в несколько раз уровень уловов в 2016 г. (4,5 тыс. т), при этом в реки зашло близкое к оптимуму количество производителей. Динамика уловов в целом соответствовала прогнозу (рис. 8). Кратковременное снижение уловов в конце второй декады августа и в первой декаде сентября связано с погодными условиями. Слабые уловы в июле при возврате последних циклических поколений были обусловлены воздействием штормов на рано скатывавшуюся молодь [28], в связи с чем в возвратах снижалась как доля ранней темпоральной формы, так и отмечалось смещение подходов основной массы рыб поздней формы на более поздние даты. Судя по укрупнению рыб и динамике соотношения

полов, смена доминирования ранней формы на позднюю в 2018 г. происходила на рубеже 1-й и 2-й декад августа. В соответствии с этим, увеличение уловов связано преимущественно с высокой численностью в подходах рыб поздней темпоральной формы, в то же время наметилось, хотя и небольшое, присутствие в подходах рыб ранней темпоральной формы. То есть, развитие промысла в 2018 г. на о. Итуруп полностью соответствовало прогнозным ожиданиям.

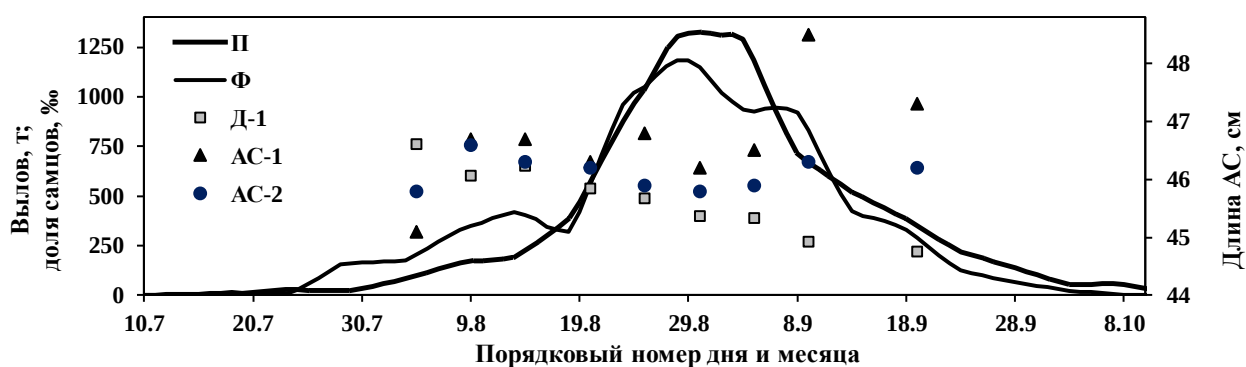


Рисунок 8 – Прогноз (П), фактические уловы (Ф) и биологические показатели горбуши (Д-1 — доля самцов, АС-1 и АС-2 — длина самцов и самок) на о-ве Итуруп в 2018 г. (по [39]).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные по изменениям численности ранней и поздней темпоральных форм горбуши на Итуруп, Кунашире (южные Курильские острова) и на юго-восточном побережье о-ва Сахалин в 1991–2017 гг. позволяют заключить, что подъёмы и спады численности 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. Итоги промысла горбуши в 2018 г. подтвердили предположения об особенностях соотношения рыб разных темпоральных форм в подходах, связанных с влиянием экстремальных факторов среды на воспроизводство данного поколения.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Воловик, С. П. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на Южном Сахалине / С. П. Воловик // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Калининград: КТИРПиХ, 1967. – 25 с.
2. Иванков, В. Н. Локальные стада горбуши Курильских островов / В. Н. Иванков // Гидробиол. журн. – 1967. – Т. 3, № 1. – С. 62–67.
3. Гриценко, О. Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) / О. Ф. Гриценко // Вопр. ихтиологии. – 1981. – Т. 21, вып. 5. – С. 787–799.
4. Алтухов, Ю. П. Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши Сахалино-Курильского региона / Ю. П. Алтухов, Е. А. Салменкова, В. Т. Омельченко, В. Н. Ефанов // Биология моря. – 1983. – № 2. – С. 46–51.
5. Ефанов, В. Н. Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области / В. Н. Ефанов // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. – Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. – С. 52–65.
6. 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.
7. 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 // Тр. СахНИРО. – 1999. – Т. 2. – С. 52–58.
8. 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.
9. 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.

10. 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.
11. Гриценко, О. Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* / О. Ф. Гриценко // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, вып. 5. – С. 825–835.
12. Каев, А. М. Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла / А. М. Каев, Ю. И. Игнатьев // Тр. ВНИРО. – 2015. – Т. 153. – С. 95–104.
13. 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.
14. Каев, А. М. Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин / А. М. Каев, А. А. Антонов, Хе Юн Ким, В. А. Руднев // Тр. СахНИРО. – 2004. – Т. 6. – С. 3–38.
15. Kaev, A. M. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Southern Sakhalin and Iturup Islands / A. M. Kaev, A. A. Antonov, V. M. Chupakhin, V. A. Rudnev // Bull. NPAFC. – 2007. – № 4. – P. 223–233.
16. Kaev, A. M. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia / A. M. Kaev, J. R. Irvine // Bull. NPAFC. – 2016. – № 6. – P. 297–305.
17. Каев, А. М. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел) / А. М. Каев, Л. В. Ромасенко. – Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 2017. – 124 с.
18. Иванков, В. Н. О сезонных расах горбуши / В. Н. Иванков // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 143–151.
19. Иванков, В. Н. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося / В. Н. Иванков // Биология моря. – 1986. – № 2. – С. 44–51.
20. Ефанов, В. Н. К вопросу о внутривидовой дифференциации горбуши залива Анива / В. Н. Ефанов, Л. Д. Хоревин // Изв. ТИНРО. – 1978. – Т. 102. – С. 84–89.

21. Глубоковский, М. К. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад / М. К. Глубоковский, М. К. Животовский // Биология моря. – 1986. – № 2. – С. 39–44.
22. Глубоковский, М. К. Эволюционная биология лососевых рыб / М. К. Глубоковский. – М.: Наука, 1995. – 343 с.
23. Карпенко, А. И. Исследование популяционной структуры горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Южного Сахалина / А. И. Карпенко // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т. 35, № 3. – С. 322–327.
24. Каев, А. М. Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Охотское море / А. М. Каев // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 904–920.
25. 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.
26. Ромасенко, Л. В. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) острова Кунашир / Л. В. Ромасенко // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 168. – С. 42–58.
27. 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.
28. 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.
29. 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.
30. 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.

31. Каев, А. М. О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 2. – С. 53–60.
32. 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.
33. 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.
34. 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.
35. Иванков, В. Н. Экотипы проходных рыб, роль экотипов в эволюции видов / В. Н. Иванков // Биология проходных рыб Дальнего Востока. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1984. – С. 5–9.
36. Иванков, В. Н. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. / В. Н. Иванков. – Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1985. – С. 85–91.
37. Каев, А. М. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах / А. М. Каев, Л. В. Ромасенко // Вопр. ихтиологии. – 2010. – Т. 50, № 3. – С. 318–327.
38. Каев, А. М. О генетической дифференциации кеты речного и озерного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова) / А. М. Каев, К. И. Афанасьев, Г. А. Рубцова, Т. В. Малинина, М. В. Шитова, С. И. Борзов, Л. К. Фёдорова, Л. А. Животовский // Современное состояние водных биоресурсов. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. – С. 372–374.
39. Каев А. М. Итоги промысла горбуши на Сахалине и южных Курильских островах в 2018 году // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2018. – Бюлл. № 13. (в печати).

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Библиографический список публикаций, отражающих результаты работы

– статьи:

1. Каев А.М. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. – 2018. – Т. 58, № 2. – С. 179–191.
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. Каев А.М. Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // Изв. ТИНРО. – 2018. – Т. 192. – С. 3–14.
4. 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.
5. 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.
6. Kaev A.M. Activity of extreme environmental factors as a reason for pink salmon abundance decline in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // NPAFC Technical Report. – 2018. – № 11. – P. 17-21.
7. Klovach N.V., Temnykh O.S., Shevlyakov E.A., Shevlyakov V.A, Bugaev A.F., Ostrovskiy V.I., Kaev A.M., Volobuev V.V. Current stock assessment of pacific salmon in the Far East of Russia // NPAFC Technical Report. – 2018. – № 11. – P. 12-16.

– представлены на научных конференциях:

Kaev A.M. Decline of abundance of pink salmon in Sakhalin-Kuril region as a result of the extreme environmental factors // Abstract of the First NPAFC-IYS Workshop «Pacific Salmon Production in a Changing Climate». May 26–27, 2018, Khabarovsk. 2018. P. 5.

Klovach N., Temnych O., Shevlyakov V., Shevlyakov E., Bugaev A., Ostrovskiy V., Kaev A., Volobuev V. Current stock assessment of Pacific salmon in the Far East of Russia // Abstract of the First NPAFC-IYS Workshop «Pacific Salmon Production in a Changing Climate». May 26–27, 2018, Khabarovsk. 2018. P. 4.

– подготовлены к публикации:

Каев А. М. Итоги промысла горбуши на Сахалине и южных Курильских островах в 2018 году // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2018. – Бюлл. № 13. – В печати.

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. – В печати.

Каев А.М. О некоторых вопросах динамики численности темпоральных форм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на Сахалине и южных Курильских островах // Вопр. ихтиологии. – 2019. – В печати.

Каев А.М. Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* на северо-западном побережье острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – На стадии рецензирования.