

УДК 597.553.2.574.3

О ВЛИЯНИИ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*

© 2018 г. А. М. Каев

Институт опережающего развития Сахалинского государственного университета – НИИОР СахГУ,
Южно-Сахалинск
E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 18.04.2017 г.

Проанализировано соотношение между численностью возврата и производителей родительского поколения, учтённых в реках (индекс воспроизводства) в ряду поколений пяти наиболее крупных стад горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Сахалино-Курильском регионе. Проверена гипотеза о том, что 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 об их существенном значении для становления 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.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, Сахалин, Итуруп, динамика уловов, индекс воспроизводства, нерест, нагул молоди, экстремальные факторы, паводковые осадки, штормовые ветры.

DOI: 10.7868/S0042875218020078

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* является наиболее многочисленным объектом лососёвого промысла, что определяет её значение для экономики дальневосточных районов России. В то же время этому виду с двухлетней продолжительностью жизни, самой короткой среди тихоокеанских лососей, свойственны наиболее выраженные межгодовые изменения численности, что крайне неблагоприятно отражается на экономике рыбохозяйственного комплекса в годы крупных ошибок прогнозов возможного вылова. Прогнозирование вероятной численности подхода горбуши к берегам основано на концепции, в соответствии с которой лосося после нагула в морских водах возвращаются на нерест в родные реки (Кляшторин, 1989). Однако точность предсказаний изменения запасов, основанная на регрессионном анализе формализованной различными способами связи между уровнем запаса родителей и потомков, часто далека от желаемой (Bradford, 1992; Чигиринский, 1993). После ряда крупных прогнозных ошибок в первой половине 1980-х гг. было принято решение об интенсификации исследований лососей в рамках комплексной целевой программы “Лосось” (Глубоковский, Жирмунский, 1989). В последующие годы получены и проанализированы

огромные массивы данных, особенно по морскому периоду жизни горбуши (Шунтов, 1994; Шунтов, Темных, 2008, 2011а), результаты которых в большинстве случаев реально способствовали уточнению оценок вероятной численности подходов рыб этого вида к районам своего воспроизводства (Каев, 2011). Получила признание гипотеза критического размера и критического периода в становлении численности горбуши, основанная на результатах изучения этого вида в морской период жизни (Beamish, Mahnken, 2001). Накопление информации спутникового зондирования поверхности планеты породило многочисленные исследования связи численности рыб, в том числе горбуши, с действием глобальных климатических факторов (Klyashtorin, 2001; Кляшторин, Любушин, 2005; Котенёв и др., 2010; Krovnin, Klovach, 2012; Фельдман, Шевляков, 2015). К этому следует добавить совершенствование с появлением компьютеров математической обработки данных, что позволило, в частности, развить взгляды Бирмана (1973) на изменения численности лососей в связи с циклами солнечной активности (Суханов, Тиллер, 2000).

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 (Каев, 2011). 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. Видимо, проблема 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 (Каев, 1989; Криксунов, 1995). 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 (Каев, 1983; Путивкин, 1989; Каев, Чупахин, 2003), а на морской акватории – сильными штормами, негативное воздействие которых особенно пагубно для рыб прибрежного комплекса (Lassig, 1983). Неоднократно после сильных штормов приходилось наблюдать массовые выбросы на берег калянид, являющихся излюбленным кормом молоди лососей при нагуле на прибрежном мелководье (Каев, Чупахин, 2002). 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 покатников к группе риска при возникновении экстремальных ситуаций во время нагула на прибрежном морском мелководье (Каев, 1992).

Задача настоящего исследования – изучить 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, промысловые уловы которой в 2001–2016 гг. варьировали от 27 до 73 (в среднем 50.5)% суммарного вылова этого вида в дальневосточных водах России. Эта группировка представлена пятью локальными стадами, нерестящимися в реках северо-восточного и юго-восточного побережья Сахалина, побережья заливов Терпения и Анива, о-вов Итуруп и Кунашир; их географической изоляции способствует наличие выступающих мысов, на которых нет рек для нереста, или широких проливов (Гриценко, 1990).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные по численности горбуши на разных этапах онтогенеза и величине её уловов в 2005–2015 гг. основаны на первичных материалах, результаты обработки которых представлены в виде статистических документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (NPAFC, North Pacific Anadromous Fish Commission: http://www.npafc.org/new/pub_documents.html).¹ 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 молоди и выживаемость в течение морского периода жизни для формирования численности рыб, возвращающихся к району 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 (Каев, Irvin, 2016). 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. (<http://rp5.ru>). В основу обоих

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.

индексов выживаемости входит количество покатной молоди, которое рассчитывается по данным её учёта всего в одной—двух 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 усугубляется ещё тем, что с 2012 г. прекращён мониторинг ската молоди, проводившийся многие годы контрольно-наблюдательными станциями Сахалинрыбвода, в результате чего почти в три раза сократился объём исходных данных для расчёта численности молоди по районам воспроизводства, а для северо-восточного побережья Сахалина и о-ва Кунашир прервались соответствующие ряды наблюдений. Поэтому при анализе результативности воспроизводства использовали кратность превышения численности рыб в возврате дочернего поколения (как итоговый показатель выживаемости

разных поколений) относительно числа их родителей, учтённых на нерестилищах. Так как к настоящему времени не получены достоверные данные о дифференцированной смертности горбуши дикого и заводского происхождения, сделано допущение об их одинаковой выживаемости, рыб в уловах условно разделяли по происхождению в соответствии с соотношением численности молоди, скатившейся с нерестилищ и выпущенной с рыбопроизводных заводов. То есть результативность (индекс) естественного воспроизводства рассчитана как отношение суммы выловленных условно диких рыб и рыб, пропущенных в реки для нереста, к численности производителей родительского поколения в реках.

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

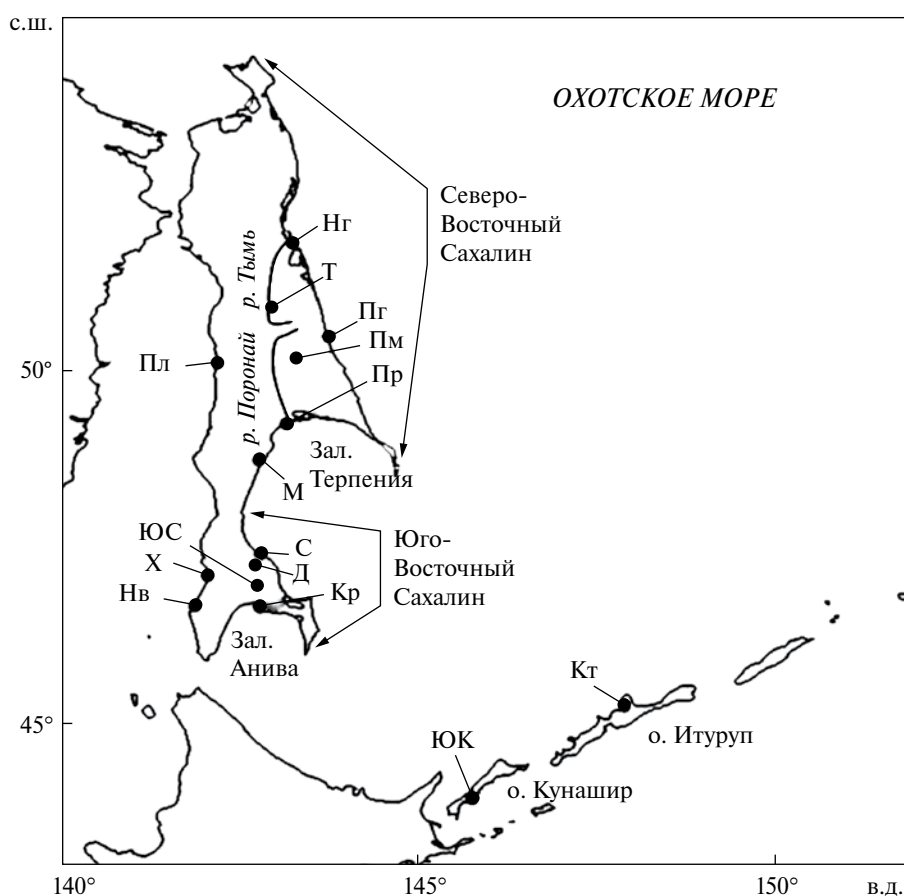


Рис. 1. Районы воспроизводства пяти стад горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на восточном побережье Сахалина и южных Курильских о-вах и расположение гидрометеорологических постов (●): ЮК — Южно-Курильск, Кт — Китовое, Нв — Невельск, Х — Холмск, Пл — Пильво, Кр — Корсаков, ЮС — Южно-Сахалинск, Д — Долинск,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

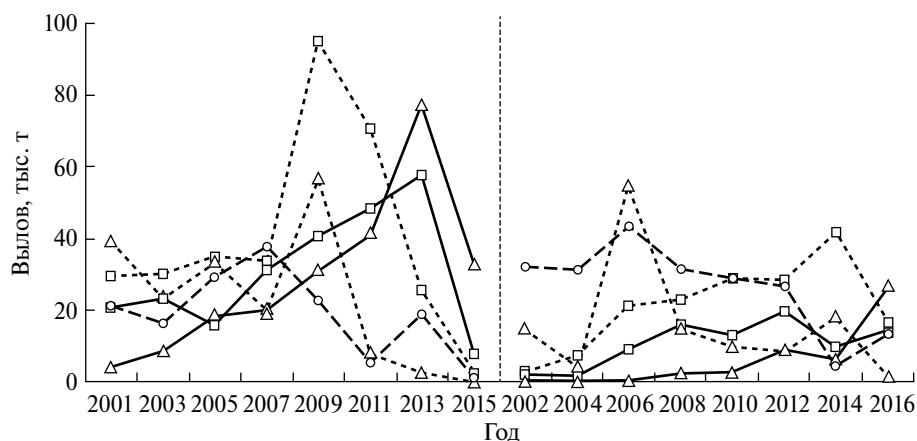


Рис. 2. Динамика вылова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по линиям нечётных и чётных лет в 2001–2016 гг.: (···Δ···) – зал. Анива, (···□···) – юго-восточное побережье Сахалина, (—□—) – зал. Терпения, (—Δ—) – северо-восточное побережье Сахалина, (—○—) – о. Итуруп.

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 (Каев и др., 2012). 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 (рис. 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 обес-

печивается 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.

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).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех районах за рассматриваемый период (2001–2016 гг.) сначала наблюдалось увеличение уловов горбуши, а затем их снижение, однако темпы этих изменений и годы достижения максимумов различались (рис. 2). По линии нечётных лет наиболее раннее достижение максимального вылова горбуши и последующее снижение уловов наблюдалось на о-ве Итуруп, а циклическим 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. Напротив, в северных районах Сахалина тенден-

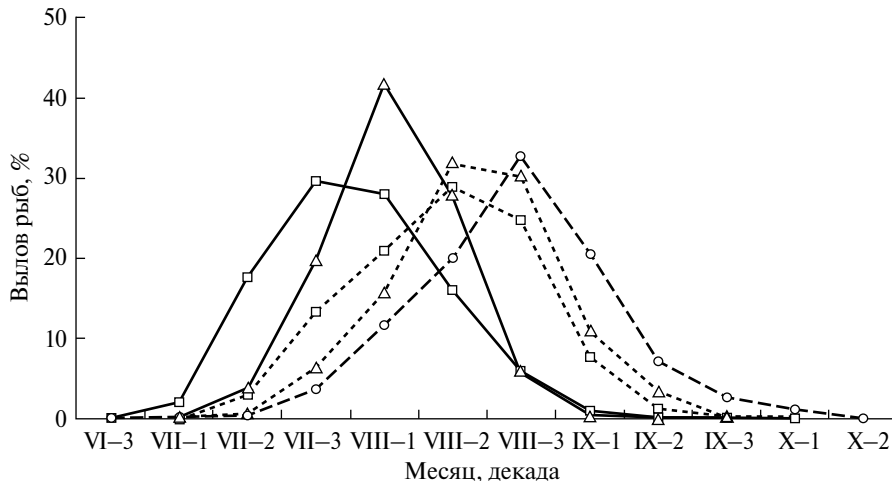


Рис. 3. Сезонная динамика уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в разных районах восточного побережья Сахалина и на о-ве Итуруп, в среднем в 2001–2016 гг.; обозначения см. на рис. 2.

ция 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, по обеим генеративным линиям горбуши наблюдалось сходство в тенденциях изменения уловов в разных районах, а именно более раннее достижение максимума и последующее снижение на Итурупе и на крайнем юге Сахалина вплоть до минимальных значений и всё большее запаздывание этих процессов в северном направлении вдоль восточного побережья Сахалина.

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 сдвигаются на более поздние даты при сравнении соседних районов в южном направлении (рис. 3). 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 (Каев, 2012). От начала массового подхода горбуши к рекам до начала её массового нереста проходит 20–30 сут.; 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.

Среднегодовалая динамика покатной миграции молоди горбуши в разных районах, исключая северо-восточное побережье Сахалина, представлена по данным ежегодных публикаций в “Лососёвом” бюллетене (Каев и др., 2007; Ромасенко и др., 2015). Наиболее рано молодь скатывается из рек, впадающих в зал. Анива (рис. 4). 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,

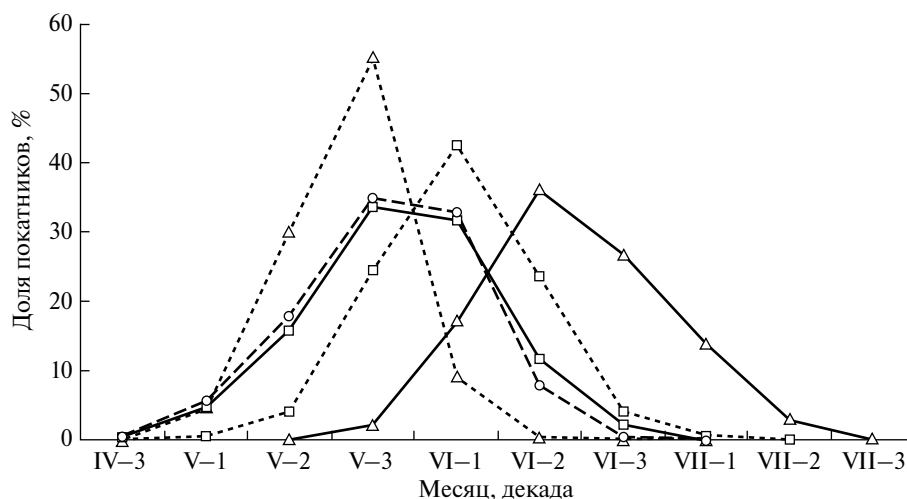


Рис. 4. Среднемноголетняя динамика покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в разных районах восточного побережья Сахалина и на о-ве Итуруп; обозначения см. на рис. 2.

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 сут. С учётом этого основная масса молоди скатывается из Пороная даже несколько позже, чем из рек юго-восточного побережья Сахалина. 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 гг. протекал в I и II декадах июня (Гриценко, 2002), а в р. Приторная (южная часть побережья) в 1972–1974 гг. – во II–III декадах этого месяца (Шершневу, Жульков, 1979). 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°C против 8.0°C в прибрежье юго-восточного побережья острова (Каев, Геращенко, 2008). Ситуация усугубляется также поздними сроками массового развития в прибрежье северо-восточного Сахалина фракций зоопланктона, формирующих кормовую базу молоди лососей (Каев, 1998).

На Итурупе несколько поколений горбуши подверглись воздействию паводков во время массового нереста или после него (выпадение осадков > 8 см/м²) и штормовых ветров (> 17 м/с) в период массового ската молоди из рек (рис. 5а). По генеративной линии нечётных лет обильные осадки при массовом нересте и особенно после него в 2009 (9 и 28 октября) и 2013 гг. (17 сентября, 3 и 26 октября) могли существенно повлиять на величину возврата горбуши поколений соответственно 2011 и 2015 гг. (здесь и далее под годом поколения понимается год его возврата). К тому же молодь последнего из этих поколений во время нагула дважды подвергалась воздействию штормовых ветров (16 мая и 13 июня), причём одно из них пришлось на время наибольших концентраций молоди на прибрежном мелководье. В то же время штормовые ветры не имели существенного значения в целом для поколения 2009 г. (6 и 21 мая) и особенно из-за их меньшей силы для поколения 2007 г. (11, 13 и 20 мая), так как ветры наблюдались до массового ската молоди из рек. По генеративной линии чётных лет наиболее мощное воздействие рассматриваемых факторов пришлось на поколение 2014 г.: сначала паводок после завершения нереста его родителей (9 ноября), а затем штормовые ветры (3 и 30 мая), последние из которых пришлись на время массовой миграции молоди из рек. Поколение 2008 г. попало только под воздействие паводков при завершении массового нереста родителей и после него (8 октября и 12 ноября), в то время как штормовые ветры наблюдались до массового ската молоди из рек. Паводок в начале массового нереста (12 сентября) и шторм до появления плотных скоплений молоди на прибрежном морском мелководье (18 мая) не могли оказать существенного воздействия на численность возврата

в 2010 г. Условия воспроизводства ещё не вернувшегося поколения 2017 г. — осадки в разгар нереста родителей (20 сентября) и штормовые ветры до массового ската (1 мая) и в период наибольших концентраций в прибрежье только что скатившихся из рек мальков (2, 3 и 11 июня) — могут сильно отразиться на численности его возврата. Череда обильных осадков (21, 23 и 27 августа, 9 сентября 2016 г.) не так чревата для формирования численности поколения 2018 г., так как они пришлись только на начало массового нереста его родителей.

Для южных районов Сахалина приняты несколько пониженные пороговые значения количества осадков ($> 6 \text{ см/м}^2$) и силы ветра ($> 16 \text{ м/с}$), так как вероятность паводков возрастает при большей площади водосбора в среднем более крупных рек в этих районах (Ресурсы..., 1973), а вследствие меньшей изрезанности береговой черты у молоди уменьшаются шансы найти укрытия при штормовых волнениях моря, и, возможно, по этой причине она быстрее откочёвывает с прибрежного мелководья в сравнении с молодь у о-ва Итуруп (Шубин и др., 1996, 2007). В бассейне зал. Анива наибольшему воздействию рассматриваемых факторов по линии нечётных лет подверглись поколения горбуши 2013 и 2015 гг. (рис. 5б). Первое из них — в основном за счёт паводка (1 октября) при завершении нереста родителей и в меньшей степени штормовых условий (12 мая), так как они пришлись на начало массового ската молоди из рек. Другое поколение, напротив, в полной мере подверглось действию затяжных штормовых ветров (16–17 мая и 12–13 июня), а паводковые осадки (16 августа) наблюдались до начала массового нереста его родителей. При развитии поколения 2011 г. не зафиксированы экстремальные значения осадков или ветров, которыми можно было бы объяснить малое значение индекса его воспроизводства. Однако не исключено, что сравнительно обильные осадки, зарегистрированные 19 сентября 2009 г. на двух ГМП у западного склона горного массива (4.7 и 3.6 см/м^2), могли быть следствием дождевого фронта с более сильными осадками на склонах этого массива со стороны зал. Анива, в реках, стекающих с которого, в последние годы происходит естественное воспроизводство основного запаса анивской горбуши. По генеративной линии чётных лет наиболее значимым было воздействие паводковых дождей (28 сентября) на поколение 2012 г. и штормовых ветров (4 июня) на поколение 2016 г., у которого к этому времени только что скатилась из рек основная часть молоди. У поколения 2014 г. паводки (20 августа и 18 сентября) воздействовали преимущественно на первую половину нереста его родителей, а штормовые ветры (2 мая) пришлись на начало

покатной миграции молоди. Действие штормов было ощутимее на поколение 2010 г. (14 мая и 23 июня), хотя и в этом случае не так значимо, как для поколения 2016 г., так как первый из них пришёлся на начало массовой миграции молоди из рек, а при втором вся молодь была уже подростом после завершения покатной миграции. Паводковые осадки наблюдались при воспроизводстве поколений, возврат которых только ожидается. Их пагубные последствия возможны только для формирования численности поколения 2017 г., у которого нерест родителей практически завершился ко времени прохождения паводка (9 октября), в то время как у поколения 2018 г. (18 августа) массовый нерест родителей ещё только предстоял.

При воспроизводстве горбуши юго-восточного побережья Сахалина (рис. 5в) 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 молоди. 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 воздействия на формирование его численности. В отношении поколений с предстоящим возвратом ситуация с паводковыми осадками аналогична таковой, отмеченной для бассейна зал. Анива: они наблюдались в те же сроки (после завершения нереста родителей поколения 2017 г. и до начала массового нереста родителей поколения 2018 г.), только были несколько обильнее. Штормовые ветры (4 и 19 мая) не могли нанести ощутимый ущерб молоди поколения 2018 г., массовый скат которой ещё только предстоял.

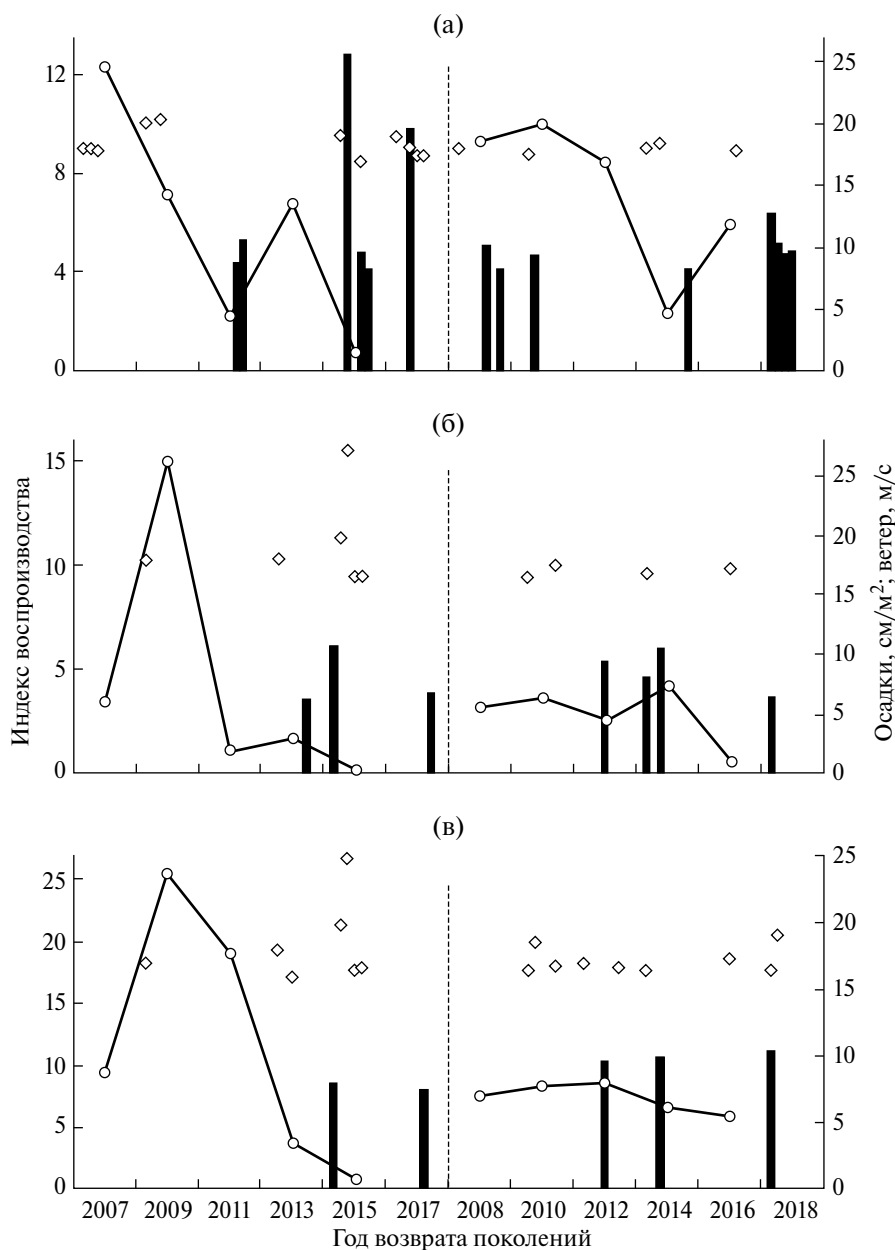


Рис. 5. Индекс воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в линиях нечётных и чётных лет и встречаемость дней с экстремально большими осадками во время нереста и после него и сильными ветрами при нагуле молоди в прибрежных морских водах: а – о. Итуруп, б – зал. Анива, в – юго-восточное побережье Сахалина, г – зал. Терпения, д – северо-восточное побережье Сахалина; (—○—) – индекс воспроизводства (соотношение между численностью возврата и учтённых в реках производителей родительского поколения), (■) – осадки, (◇) – ветры.

Для районов северной части острова в связи с укрупнением рек приняли ещё более низкое пороговое значение для осадков ($> 5 \text{ см/м}^2$), которые могли вызвать сильные паводки. При воспроизводстве горбуши зал. Терпения (рис. 5г) 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

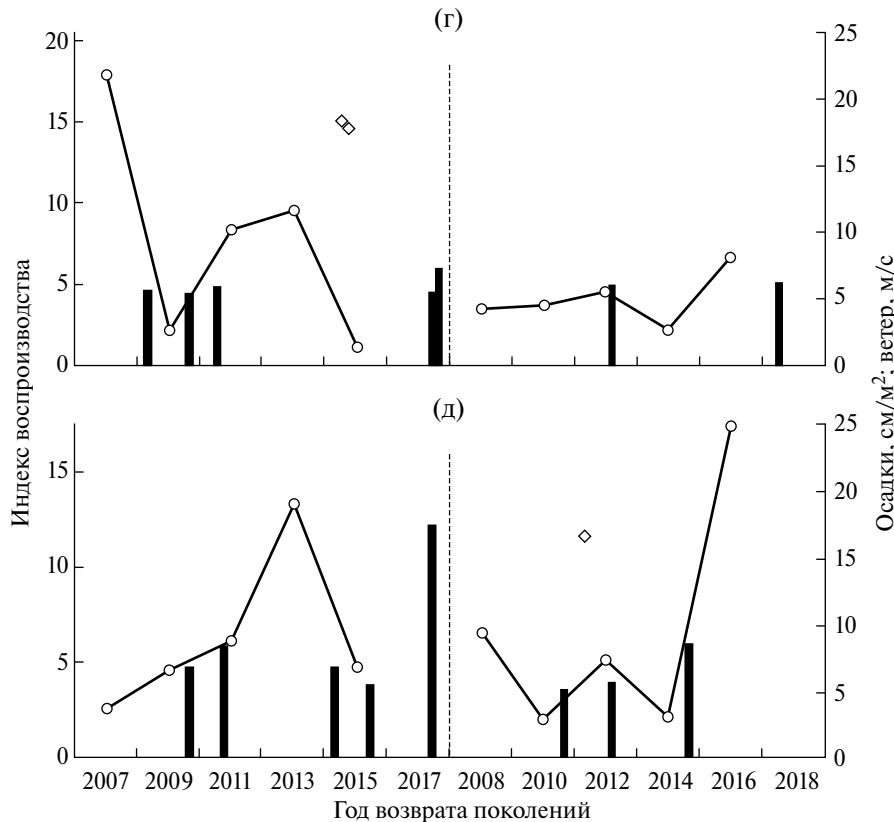


Рис. 5 (окончание).

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) отнерестились не менее половины его родителей, особенно в реках южной части района. Единоразово зарегистрированные сильные ветры (9 мая) не могли сказаться на формировании численности

поколения 2012 г., так как выход молоди из рек только начинался. Обращают на себя внимание сильнейшие дожди (10 октября), прошедшие после нереста родителей поколения 2017 г., что может привести к резкому сокращению его численности.

Во всех рассмотренных районах воспроизводства горбуши характерна тенденция к снижению численности рыб в поколениях, подвергшихся аномально сильным воздействиям дождей в разгар нереста их родителей или после его завершения, или же ветровых волнений моря в период массового ската молоди из рек. 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 уровня смертности в становлении численности горбуши 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 (Каев, Irvin, 2016) с оценками выживаемости горбуши разных стад в зимне-весенний период в океанских водах (ежегодные данные ТИНРО-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 (Заволокин и др., 2014). 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, молодёжь 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 молодёжь 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 к выживанию 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 индекса воспроизводства горбуши о-ва Итуруп (здесь и во всех остальных районах анализируются данные по 10 поколениям) оказалась примерно одинаковой с действием штормовых ветров ($r = -0.64$, $p = 0.046$) и паводковых осадков ($r = -0.65$, $p = 0.042$) и довольно существенной с обоими действующими факторами ($r = -0.78$, $p = 0.008$). Аналогичные значения корреляции для горбуши юго-восточного побережья Сахалина были близкими по отношению к ветрам ($r = -0.60$, $p = 0.069$), но существенно ниже по

отношению к дождям ($r = -0.14$, $p = 0.696$) и, как следствие, к суммарному воздействию обоих факторов ($r = -0.58$, $p = 0.077$). Наиболее низкими оказались значения этих связей у горбуши зал. Анива, при этом пропорциональное соотношение этих величин было примерно таким же (соответственно -0.09 , -0.41 и -0.44 , во всех случаях $p > 0.05$), как у горбуши юго-восточного побережья Сахалина. Одной из основных причин снижения этих значений у анивской горбуши явилась аномально малая величина индекса воспроизводства поколения 2011 г. при отсутствии зарегистрированного действия на него экстремальных факторов среды. Объективность происходящих процессов очевидна, поэтому отсутствие статистической достоверности значений коэффициента корреляции средней силы ($r \approx 0.60$) связано, скорее всего, с коротким рядом наблюдений.

По причине слабого воздействия ветров на формирование численности горбуши в северных районах Сахалина (всего два сблокированных дня в зал. Терпения, поколение 2015 г.) расчёт корреляции для них проведён только в отношении суммарного воздействия рассматриваемых факторов. К тому же в этих районах возрастает элемент неопределённости, связанной как с увеличением территории при ограниченном количестве ГМП и с отсутствием по некоторым из них данных в отдельные годы, так и со снижением плотности наблюдений за заходом производителей в реки из-за их большой протяжённости и труднодоступности (Каев, Irvin, 2016). Дополнительным элементом увеличения неопределённости для горбуши северо-восточного побережья Сахалина являются жёсткие условия нагула молоди в ранний морской период жизни, в результате чего при большом количестве нерестилищ хорошего качества, особенно в горных реках южной части района, численность этого стада относительно мала, в первую очередь из-за низкой выживаемости в морских водах (Каев и др., 2010), что может существенно маскировать действие других факторов. Тем не менее для северо-восточного побережья Сахалина значение корреляции ($r = 0.57$, $p = 0.087$) оказалось практически таким же, как для юго-восточного побережья острова, а для зал. Терпения заметно ниже ($r = 0.47$, $p = 0.174$). Причина последнего вполне очевидна, число переменных значений действующих факторов (три против семи нулевых значений) оказалось существенно ниже в сравнении с другими районами (от пяти до шести).

Выпавшие после нереста родителей поколения 2017 г. катастрофические осадки на северо-восточном побережье Сахалина и их наибольшее количество в сравнении с другими годами в бассейне зал. Терпения неминуемо должны привести к даль-

нейшему сокращению численности горбуши в этих районах, что вполне соответствует наблюдаемой тенденции к постепенному смещению времени наступления минимума промыслового запаса этого вида от южных (Анива, Итуруп) к северным районам. Если в южных районах Сахалина преобладающее значение в сокращении численности горбуши принадлежало штормовым ветрам, то в северных районах их влияние было крайне редким, что связано с траекториями прохождения циклонов, особенно южного происхождения (Земцова, 1968). Более высокие значения во всех районах скорости ветра и количества паводковых осадков, влиявших на формирование численности поколения 2017 г. в сравнении с поколением 2018 г., позволяют полагать, что промысловый запас горбуши в нечётном из этих лет будет ниже. Это означает, что на Итурупе пока сохраняется доминирование чётных лет по величине уловов горбуши, в то время как в южных районах восточного побережья Сахалина уже произошла, а в северных районах ожидается смена доминантных линий (с нечётной на чётную), по крайней мере на кратковременный период, как это изредка отмечалось в предыдущие годы (Каев, 2016).

Происходящие изменения численности горбуши имеют одинаковую направленность в разных районах, хотя при этом отмечается некоторый сдвиг процессов по времени (запаздывание в северных районах) и их различный генезис (паводки в реках или штормы в прибрежье моря). Рассматривая такие однонаправленные изменения численности, 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 (Бирман, 1969, 1973; Beamish, Bouillon, 1993; Суханов, Тиллер, 2000; Klyashtorin, 2001; Кляшторин, Любушин, 2005). Проблема состоит не в сомнении наличия таких связей, а в неясности конкретных механизмов их проявления. Без понимания этого процесса прогнозы (Котенёв и др., 2010, 2015) остаются оторванными от объекта, от системы его связей со средой обитания. А эти связи не только многообразны (Коновалов, 1985), их гибкость обуславливает неодинаковую цикличность в динамике численности разных популяций и видов, живущих в одних и тех же экосистемах (Шунтов, 2000; Шунтов, Темных, 2011а). Исходя из этих позиций, обращалось внимание на неприемлемость таких подходов для промыслового прогнозирования (Шунтов, Темных, 2010, 2011б). Тем не менее нельзя не отметить хорошего совпадения трендов глобальных климатических индексов и численности рыб, выполненных на основе скользящих средних по 10 и более смежным годам, что вполне возможно использовать для

долгосрочных оценок состояния сырьевой базы. В то же время разброс реальных значений настолько велик, что в некоторых парах фактических данных их значения становились диаметрально противоположными (Каев, 2012). К примеру, снижение запасов горбуши в Сахалино-Курильском регионе в 1980-х гг. связывается с синхронным похолоданием вод в северо-западной части Тихого океана и его окраинных морях в 1984–1988 гг. (Котенёв и др., 2015). Действительно, при осреднении этот период характеризуется сравнительно слабыми уловами в первую очередь вследствие их снижения в чётные годы. Однако это резкое снижение по линии чётных лет произошло уже в 1982 г., т.е. до периода синхронного похолодания. В то же время в течение этого периода по линии нечётных лет наблюдалось даже восстановление запасов горбуши после их предварительного некоторого снижения в 1979 и 1981 гг., вплоть до достижения на то время исторического максимума вылова на Итурупе в 1985 г. Равным образом в текущем 10-летии, характеризующимся переходом от благоприятного климатического режима к малоблагоприятному, наряду с тенденцией к значительному снижению уловов горбуши в 2012–2015 гг. отмечены достижение их исторического максимума в северной части восточного побережья Сахалина в 2013 г. и многократное превышение уловов в сравнении с прогнозом на западном побережье Камчатки в 2016 г.

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 (Котенёв и др., 2012). 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. К примеру, такая серия мощных осенних тайфунов привела к снижению уловов горбуши в начале 1980-х гг. на Итурупе (Каев, Чупахин, 2003). В то же время воздействие тайфунов имеет хорошо выраженный провинциальный характер, что связано не только с траекторией их движения, но и с особенностями жизненного цикла горбуши. Так, в зал. Анива и на юго-восточном побережье Сахалина даты с сильными ветрами почти совпадают, однако их воздействие на формирование численности горбуши в этих районах не одинаково из-за различий в сроках ската молоди из рек. Такие сроки мало различаются у горбуши юго-восточного побережья острова и зал. Терпения, однако в южных широтах, как показано выше, негативное воздействие тайфунов проявлялось в большей мере через штормы в период нагула молоди, а в северных

широтах – через экстремальные осадки, вызывающие размыв грунта на нерестилищах.

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 полученные для всех случаев малые значения индекса воспроизводства 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, тем более что известны 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 отсутствие синхронности в резких изменениях численности горбуши у всех стад в регионе.

Результаты получены в рамках выполнения государственного задания Минобрнауки России № 6.9561.2017/8.9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирман И.Б. 1969. Периодические колебания численности лососевых и солнечная активность // Тр. ВНИРО. Т. 67. С. 171–189.
- Бирман И.Б. 1973. Гелиогидробиологические связи как основа для долгосрочного прогнозирования промысловых рыб (на примере лососей и сельди) // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 1. С. 23–37.
- Глубоковский М.К., Жирмунский А.В. 1989. Предисловие // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 3–4.
- Гриценко О.Ф. 1990. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 825–835.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Заволокин А.В., Кулик В.В., Заварина Л.О. 2014. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северо-западной части Тихого океана. 2. Сравнительная характеристика и общее состояние // Биология моря. Т. 40. № 3. С. 212–219.
- Земцова А.И. 1968. Климат Сахалина. Л.: Гидрометеоздат, 197 с.
- Каев А.М. 1983. О некоторых вопросах формирования численности популяций осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) Сахалина и о. Итуруп // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 1. С. 45–52.
- Каев А.М. 1989. Некоторые методические аспекты прогнозирования численности кеты и горбуши // Биология моря. № 2. С. 61–66.
- Каев А.М. 1992. О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 2. С. 53–60.
- Каев А.М. 1998. Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Там же. 1998. Т. 38. № 5. С. 650–658.
- Каев А.М. 2011. Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 32–53.
- Каев А.М. 2012. Развитие некоторых тенденций в динамике стад горбуши восточного Сахалина и южных Курильских островов // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 7. С. 135–142.
- Каев А.М. 2016. Развитие промысла горбуши в 2016 г. в основных районах её воспроизводства в Сахалинской области // Там же. Бюл. № 11. С. 68–76.
- Каев А.М., Геращенко Г.В. 2008. Показатели воспроизводства горбуши северо-восточного побережья острова Сахалин // Реализация “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Бюл. № 3. С. 102–106.
- Каев А.М., Животовский Л.А. 2016. Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 122–144.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2002. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Тр. СахНИРО. Т. 4. С. 116–132.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 801–811.
- Каев А.М., Захаров А.В., Руднев В.А. и др. 2007. Результаты учета покотной молоди горбуши в реках Сахалина и южных Курильских островов // Реализация “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Бюл. № 2. С. 182–186.
- Каев А.М., Сафронов С.Н., Никитин В.Д. и др. 2010. Подходы к созданию лососевых рыбохозяйственных заповедных зон в Сахалинской области // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 51–59.
- Каев А.М., Антонов А.А., Захаров А.В. и др. 2012. Результаты количественного учета покотной молоди горбуши в реках восточного побережья Сахалина и южных Курильских островов в 2012 г. и их интерпретация // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 7. С. 66–74.
- Кляшторин Л.Б. 1989. Хоминг горбуши // Рыб. хоз-во. № 1. С. 56–58.

- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО, 235 с.
- Коновалов С.М. 1985. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биологические исследования лососевых. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 5–25.
- Котенёв Б.Н., Богданов М.А., Кровнин А.С., Мурый Г.П. 2010. Изменение климата и динамика вылова дальневосточных лососей // Вопр. промысл. океанографии. Вып. 7. № 1. С. 60–92.
- Котенёв Б.Н., Кровнин А.С., Кивва К.К. и др. 2012. Низкочастотные изменения зимних климатических условий в северо-западной части Тихого океана в 1950–2012 гг. // Там же. Вып. 9. № 2. С. 33–60.
- Котенёв Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др. 2015. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 143–161.
- Криксунов Е.А. 1995. Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 302–321.
- Путивкин С.В. 1989. О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты // Там же. Т. 29. Вып. 1. С. 96–103.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1973. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 4. Сахалин и Курилы. Л.: Гидрометеиздат, 264 с.
- Ромасенко Л.В., Захаров А.В., Никитин В.Д. 2015. Покатная миграция молоди горбуши и кеты в некоторых реках Сахалинской области в 2015 г. // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 10. С. 112–115.
- Суханов В.В., Тиллер И.В. 2000. Спектральный анализ колебаний уловов лососевых рыб Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 241–246.
- Фельдман М.Г., Шевляков Е.А. 2015. Выживаемость камчатской горбуши как результат совокупного воздействия плотностной регуляции и внешних факторов среды // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 88–114.
- Чигиринский А.И. 1993. Глобальные природные факторы, промысел и численность тихоокеанских лососевых // Рыб. хоз-во. № 2. С. 19–22.
- Шершнев А.П., Жульков А.И. 1979. Особенности ската молоди и некоторые показатели эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в р. Пригорной // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 1. С. 128–133.
- Шубин А.О., Федотова Н.А., Сенченко И.А. 1996. Распределение, кормовая база и питание молоди горбуши в прибрежье юго-востока Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 1. С. 21–33.
- Шубин А.О., Коряковцев Л.В., Коваленко С.А., Стоминоков Д.Ю. 2007. Молодь горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) в ихтиоценах верхней эпипелагиали шельфа и свала глубин восточного Сахалина и южных Курильских островов в летний период 2002–2004 гг. // Там же. Т. 9. С. 16–36.
- Шунтов В.П. 1994. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 116. С. 3–41.
- Шунтов В.П. 2000. Результаты изучения макроэкоцистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // Вестн. ДВО РАН. № 1. С. 19–29.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2010. Изученность экологии горбуши на разных этапах жизненного цикла в связи с прогнозированием уловов и управлением ее ресурсами и промыслом // Реализация “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Бюл. № 5. С. 226–242.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011а. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 473 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011б. Современные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 6. С. 49–64.
- Beamish R.J., Bouillon D.R. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 5. P. 1002–1016.
- Beamish R.J., Mahnken C. 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change // Progr. Oceanogr. V. 49. P. 423–437.
- Bradford M.J. 1992. Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes // Fish. Bull. V. 90. № 3. P. 439–453.
- Kaev A.M. 2012. Production trends of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region from the viewpoint of run timing // NPAFC Tech. Rept. № 8. P. 21–25.
- Kaev A.M., Irvin J.R. 2016. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region, Russia // Bull. NPAFC. № 6. P. 297–305.
- Klyashtorin L.B. 2001. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting // FAO Fish. Tech. Paper. № 410. Rome: FAO, 86 p.
- Krovnin A.S., Klovach N.V. 2012. The association of long-term changes in West Kamchatka pink salmon catches with climate regime shifts in the northern hemisphere // NPAFC Tech. Rept. № 8. P. 126–129.
- Lassig B.R. 1983. The effects of a cyclonic storm on coral reef fish assemblages // Environ. Biol. Fish. V. 9. № 1. P. 55–63.