

УДК 597.553.2.574.34

ДИНАМИКА СТАДА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) ЮГО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2007 г. А. М. Каев*, В. А. Руднев

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск

* E-mail: kaev@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 16.06.2005 г.

Представлены результаты мониторинга в 1971–2004 гг. горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, нерестящейся в реках юго-восточного побережья о. Сахалин. Показано, что колебания величины ее возврата в большей мере зависят от уровня смертности рыб соответствующих поколений в морской период жизни, чем от урожая покатной молоди, который, в свою очередь, слабо связан с численностью родителей, что объясняется условиями нереста в небольших реках при плотном скоплении производителей на нерестилищах. Установлены устойчивые многолетние тенденции в изменениях численности, биологических показателей рыб и сроков их возврата на нерест. Предполагается, что они свидетельствуют о решающей роли глобальных циклических климато-океанологических процессов в динамике стада горбуши.

Многие исследователи при изучении вопросов формирования численности тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* рассматривают также изменения биологических показателей рыб, связывая воедино эти процессы, исходя из известного положения единства организма и среды (Никольский, 1974). В связи с этим отмечаемые при возврате поколений высокой численности уменьшение размеров тела лососей и плодовитости самок, увеличение возраста полового созревания и запаздывание сроков нерестовой миграции часто трактуются с позиции плотностной регуляции динамики стада (Ефанов, Чупахин, 1982; Ishida et al., 1993; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996; Волобуев, Волобуев, 2000). В таком случае следует признать, что эти процессы должны иметь циклический характер, так как ритмика колебаний численности тихоокеанских лососей, как и у многих видов рыб в северной части Тихого океана, совпадает в основном с солнечным 40–60-летним циклом и соответствующими ему изменениями некоторых климатических показателей и скорости вращения Земли (Beamish, Bouillon, 1993; Шунтов, 1994, 2000; Кляшторин, Сидоренков, 1996; Klyashtorin, 2001; Колесник, 2002). В то же время есть сравнительно много свидетельств изменений биологических показателей лососей, не укладывающихся в эту схему. Так, в 1970–1980-х годах отмечено синхронное уменьшение уловов и размеров тела у горбуши *O. gorbuscha* на япономорском побережье Приморья (Гаврилов, Пушкарева, 1996; Темных, 1999), а в конце XX века, напротив, – увеличение этих параметров у горбу-

ши в ряде районов побережья Охотского моря (Nagasawa, 2000; Темных и др., 2002; Каев, Чупахин, 2003). Эти примеры свидетельствуют о разнобразии природных процессов, познание общих принципов протекания которых немислимо без изучения особенностей динамики стада отдельных группировок. В этой связи нами проанализированы изменения численности и показателей воспроизводства одной из крупнейших азиатских группировок горбуши, размножающейся в реках юго-восточного побережья о. Сахалин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения особенностей воспроизводства горбуши в период 1979–2004 гг. ежегодно вели сбор данных по численности и биологическим показателям рыб в периоды нерестовой и покатной миграции на юго-восточном Сахалине (рис. 1).

Численность возврата соответствующих поколений определена как сумма числа рыб, выловленных при промысле (промысловая статистика) и на рыбоводных заграждениях (статистические данные бассейнового управления Сахалинрыбвод), и числа производителей, пропущенных в реки для нереста. Подсчет рыб осуществляли на выборочных площадках нерестилищ при пеших обходах ряда рек в период массового нереста (конец августа – первая половина сентября). В дальнейшем эти данные экстраполировали на весь нерестовый фонд горбуши в реках района. Обследовали 13 рек с общей площадью нерестилищ горбуши 1003 тыс. м², или 67% от ее суммарного

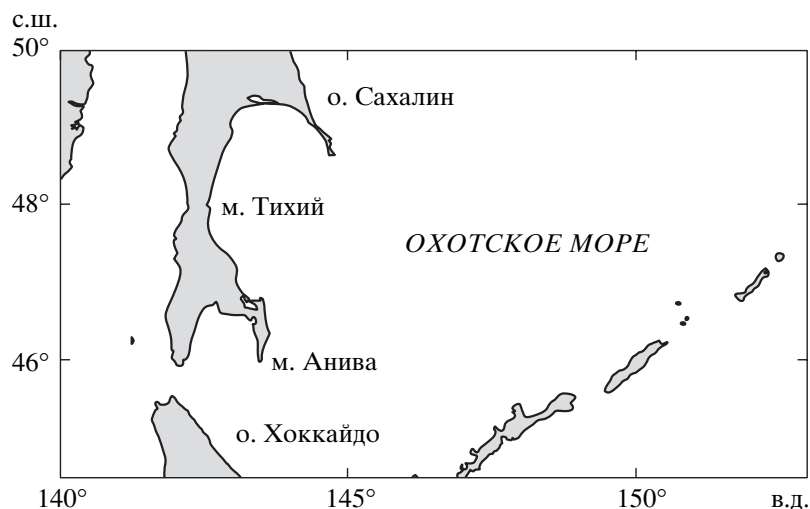


Рис. 1. Южная часть о. Сахалин. Район проведения исследований между мысами Анива и Тихий.

нерестового фонда в реках юго-восточного побережья острова. При этом ежегодно обследовали в среднем 11 водоемов.

Учет численности покатной молоди проведен методом выборочных обловов мальковой ловушкой (Воловик, 1967) в реках Бахура (36700 м² нерестилищ, Сахалинрыбвод) и Дудинка (29400 м², СахНИРО). Вероятную численность покатников от естественного нереста (далее называемых дикими покатниками) в других реках оценивали, исходя из данных по заходу горбуши на нерестилища, доле самок и среднему числу мальков в расчете на одну самку, скатившихся в контрольных реках. Данные по численности молоди, выпускаемой с лососевых рыбозаводов (ЛРЗ), взяты из отчетов Сахалинрыбвода. По этим данным рассчитаны коэффициенты ската (доля диких покатников от суммарной плодовитости самок в реке) и возврата (доля вернувшихся взрослых рыб от суммарной численности диких и заводских покатников), показывающие выживаемость поколений в течение соответственно пресноводного и морского периодов жизни.

Биологический анализ проводили на рыбах из промысловых уловов морскими ставными неводами в центральной части юго-восточного побережья и из исследовательских уловов закидными неводами в основном в реках Фирсовка, Очепуха, Бахура и Дудинка. Объем выборок составлял обычно 100 особей. Биологический анализ включал определение пола, длины (по Смитту) и массы тела, а также индивидуальной абсолютной плодовитости (АП) у 25–30 самок из пробы. Всего проанализировано 158 проб, собранных в морском прибрежье (4932 рыбы) и в реках (9006 рыб).

Для изучения многолетних изменений численности взрослых рыб и покатной молоди использованы данные с 1971 по 2004 г., так как для этих поколений горбуши была проведена унификация собранных данных на основе одинаковой для всех лет наблюдений схемы расчета соответствующих показателей (Каев и др., 2004а). Для сравнения сроков нерестового хода основной массы рыб в разные годы использована дата, на которую пришлась половина выловленных при промысле рыб.

Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Плохинский, 1970). Расчет методом скользящей средней, учитывая 2-летний жизненный цикл горбуши и связанную с этим значительную изменчивость ряда показателей в смежные годы, осуществлен по 4 смежным значениям. В тексте использованы следующие символы: M – среднее значение, SD – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, r – коэффициент корреляции, в зависимости от характера распределений использованы коэффициенты Пирсона (r_p) или Спирмэна (r_s), p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – объем выборки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Южной границей распространения рассматриваемой группировки горбуши по восточному побережью о. Сахалин является м. Анива, за северную границу условно принят м. Тихий (см. рис. 1). На этом участке в 1971–2004 гг. добывали в среднем по 14.51 тыс. т в год или почти половину (44%) общего вылова горбуши на острове. Этот запас формируется за счет естественного нереста рыб и их искусственного разведения на ряде ЛРЗ. Нерест горбуши протекает в 29 реках, в которых

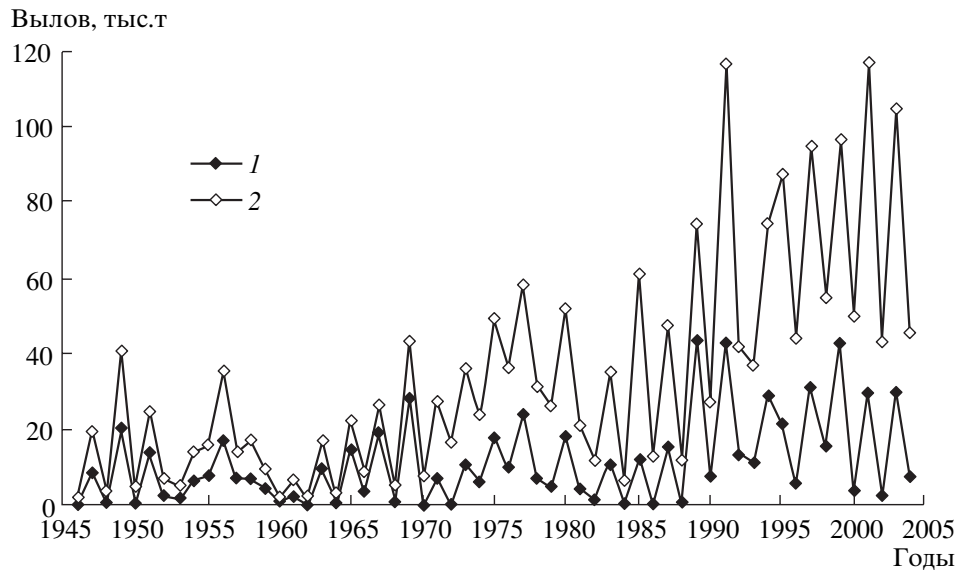


Рис. 2. Динамика вылова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном Сахалине (1) и на восточном побережье Сахалина и южных Курильских о-вах (2) в 1945–2004 гг.

суммарная площадь ее нерестилищ составляет 1493.7 тыс. м². Большинство рек, за исключением р. Найба, сравнительно короткие. В их нижнем и среднем течении расположены обширные участки нерестилищ, на которых практически ежегодно наблюдаются плотные скопления производителей (2–3 экз./м² и более). Севернее этого района к побережью вплотную примыкает Камышовый хребет, в результате чего в протекающих там реках резко уменьшается по отношению к площади дна количество участков, пригодных для эффективного нереста.

Из рек, впадающих в море в границах очерченного участка, ежегодно скатывалось в среднем по 240 млн. мальков, в дополнение к ним в разные годы ЛРЗ (до 1995 г. – 1–3, позже – 4–5) выпускали в среднем по 118 млн. экз. молоди. Возврат взрослых рыб на нерест после годичного нагула в морских водах составлял от 1.4 до 43.4 (в среднем 16.1) млн. экз., из которых вылавливали от 0.4 до 36.4 (в среднем 11.9) млн. экз.

Колебания численности подходов горбуши во многом определяются разной урожайностью поколений четных и нечетных лет. Так, в среднем за годы наблюдений численность горбуши в нечетные годы (21.5 млн. экз.) была в 2 раза выше, чем в четные (10.4 млн. экз.). В то же время вариабельность оценок численности рыб по генеративной линии четных лет ($CV = 92.6\%$) была почти в 2 раза выше, чем по генеративной линии нечетных (50.7%). Такая разница обусловлена периодическим появлением сбоев в 2-летней периодике колебаний запаса, связанных с резким увеличением численности отдельных поколений четных лет (1980, 1994 г.). В результате, при более низком

уровне запаса поколений четных лет величина его изменчивости ($SD = 9.59$ млн. рыб) была примерно такой же, как и у поколений генеративной линии нечетных лет ($SD = 10.88$ млн. рыб).

Наряду с 2-летней периодичностью в динамике колебаний численности просматриваются многолетние периоды синхронного ее увеличения или уменьшения у разных генеративных линий. Учитывая высокую степень сопряженности между изменениями общей численности подходов горбуши и ее уловов ($r_s = 0.98, p < 0.001, n = 34$), для увеличения анализируемого периода использованы данные по уловам в 1945–2005 гг. (рис. 2). Если не обращать внимания на отмеченные выше кратковременные сбои в 2-летней периодике, то прослеживаются три многолетних периода возрастания и падения уловов. Первый завершился к началу 1960-х гг., второй – к середине 1980-х гг., третий, наиболее мощный, приходится на настоящее время. Собранные материалы позволяют проанализировать сопряженные изменения некоторых показателей динамики стада в последний и, частично, в предыдущий периоды.

Прежде чем анализировать межгодовые изменения, рассмотрим сезонную динамику уловов и биологических показателей горбуши. Промысел горбуши до начала 1990-х гг. вели почти исключительно ставными неводами, устанавливаемыми на расстоянии не менее 1 км от устья рек. В последующие годы заметно увеличилась доля рыб, вылавливаемых вблизи устья рек небольшими ставными неводами, закидными неводами или с применением сетных заграждений в реках. Доля такого вылова стала достигать в отдельные годы 20–30%, что вело в итоге к смещению сроков про-

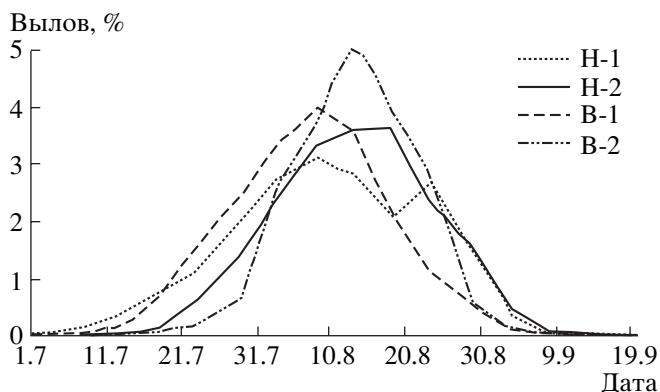


Рис. 3. Динамика вылова горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном побережье Сахалина в четные (1) и нечетные (2) годы в среднем за период низких (Н — 1975–1980 гг.) и высоких (В — 1989–2000 гг.) уловов.

мысли на более поздние даты, поэтому для межгодовой характеристики динамики подходов мы использовали статистические данные промысла только ставными неводами, установленными на традиционных участках прибрежной зоны.

Появление горбуши отмечается обычно в I декаде июля, но сроки промысла варьируют в широких пределах в основном по причине нерентабельности ведения лова при малой численности рыб. Сравнительно высокими и стабильными уловы бывают, как правило, с середины июля до начала сентября (рис. 3). Причем доля горбуши, выловленной в июле, была выше в нечетные годы как в 1970-е (24 против 12%), так и в 1990-е гг. (26 против 6%), то есть на гребне прохождения предыдущей и современной волн численности (см. рис. 2). В течение нерестового хода характерна не только тенденция постепенного увеличения размеров тела рыб, но и изменения соотношения в размерах тела самцов и самок (рис. 4). Во второй половине хода обычно происходит резкое увеличение длины тела самцов, в результате чего они становятся, в отличие от первой половины массового хода, крупнее самок. В то же время, когда удавалось взять пробы в начале хода при малочисленности мигрантов, оказывалось, что рыбы были не только крупнее, чем в середине июля в начале массового хода, но и самцы в них могли отличаться крупными размерами тела в сравнении с самками (рис. 4: 2003 и 2004 г.).

Подобные изменения в течение нерестового хода отмечаются и по массе рыб как показателя, тесно связанного с длиной тела ($r_p = 0.93$, $p < 0.001$, $n = 600$; для логарифмических значений показателей).

Отметим также, что у лососей в начале нерестовой миграции по численности доминируют обычно самцы, а при ее завершении — самки. В то же время плавное приращение доли самок от начала к концу хода у горбуши в Сахалино-Курильском регионе может нарушаться в некоторые годы временным увеличением доли самцов в середине хода, как это показано при изучении ее группировок на о. Итуруп (Иванков, 1967б) и в зал. Анива (Ефанов, Хоревин, 1978). Эти примеры показывают существенные изменения биологических показателей рыб в течение нерестового хода. Однако время сбора проб в разные годы было неодинаковым. В одни годы, особенно до середины 1980-х гг. и в последний период, относительно много проб собрано в начале хода горбуши, в другие, напротив, — в конце. Поэтому для унификации данных при анализе межгодовых изменений размеров тела и плодовитости горбуши использованы только пробы, собранные в период массового хода между датами, на которые приходилось соответственно 20 и 80% нарастающих уловов (Каев и др., 2004а).

Во второй половине 1970-х гг. снижение численности горбуши сопровождалось смещением сроков миграции основной массы рыб на более ранние даты (рис. 5). Однако в первой половине 1980-х гг., несмотря на появление в среднем самых малочисленных поколений, сроки возврата стали смещаться на поздние даты, и с середины 1980-х гг. появилась череда поколений с наиболее поздними сроками нерестовой миграции основной массы рыб. Эти сроки не изменились при возврате на рубеже 1990-х гг. поколений с рекордно высокой численностью. В дальнейшем, несмотря на сохранявшийся высокий уровень запаса, вновь наметилась тенденция к более раннему возврату рыб, которая особенно стала заметной в начале XXI века. Таким образом, в изменениях численности и средних сроков нерестовой миграции отдельных поколений горбуши не обнаружено сопряженности как при анализе фактических значений ($r_s = -0.09$, $n = 29$), так и при сопоставлении скользящих средних ($r_s = 0.03$, $n = 30$).

В многолетних изменениях длины тела рыб хорошо просматриваются два периода. Первый из них включает 1980-е гг. для которых характерно сочетание низкого уровня запаса с небольшими размерами рыб. В последующие годы и средний уровень запаса, и длина тела горбуши были заметно выше (рис. 5а, 5в). В эти же годы значительно увеличилась амплитуда межгодовых изменений этих показателей, причем направленность изменений разных показателей то совпадала, то была противоположной по знаку. Поэтому отсутствует корреляционная связь между фактическими значениями численности возврата и средней длиной тела рыб отдельных поколений ($r_s = 0.02$, $n = 25$). В то же время такая связь прослеживается

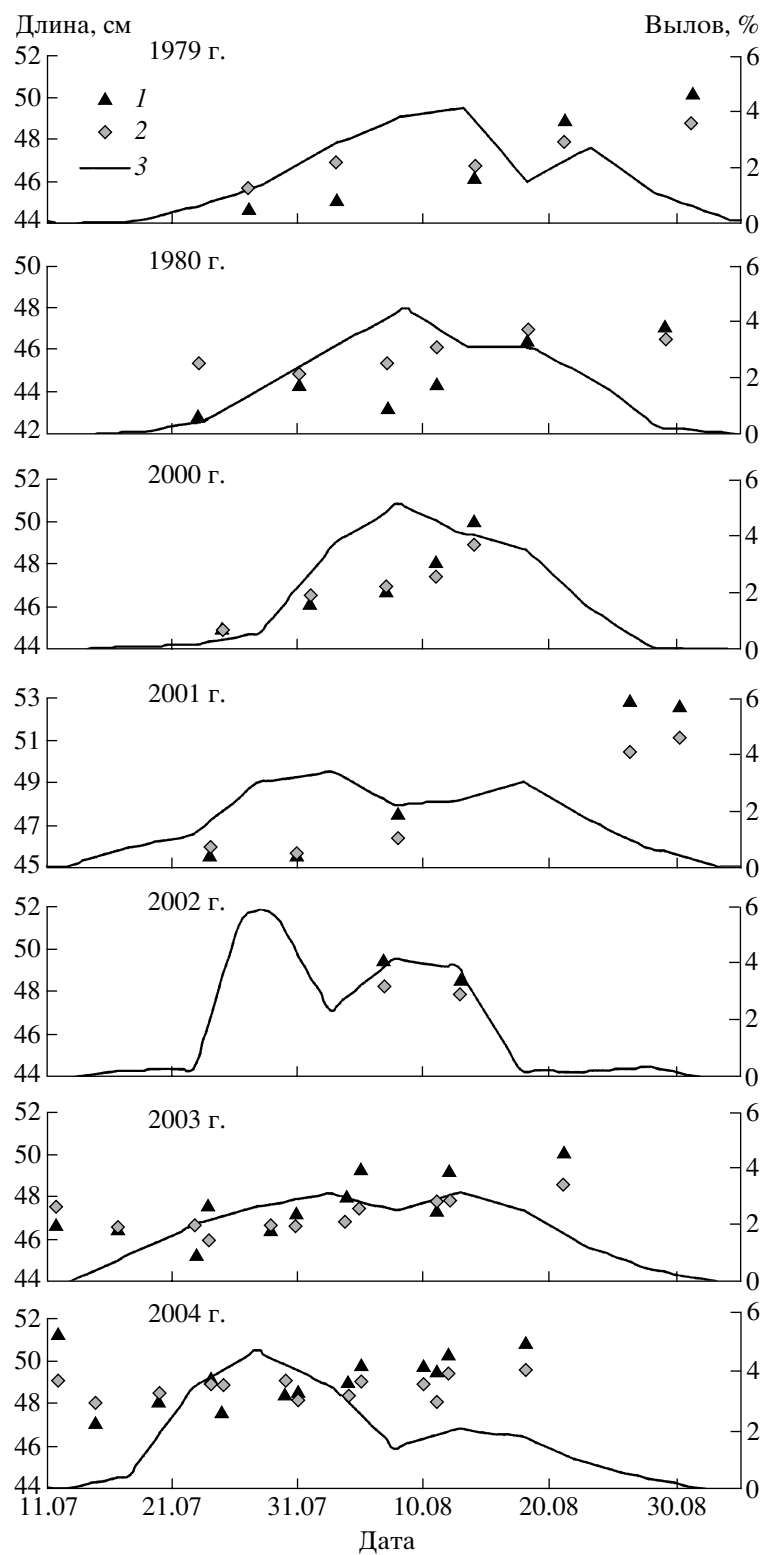


Рис. 4. Динамика уловов и длины тела горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном побережье Сахалина в 1979–1980 и 2000–2004 гг.: 1 – длина самцов, 2 – длина самок; 3 – суточные уловы, % от суммарного вылова.

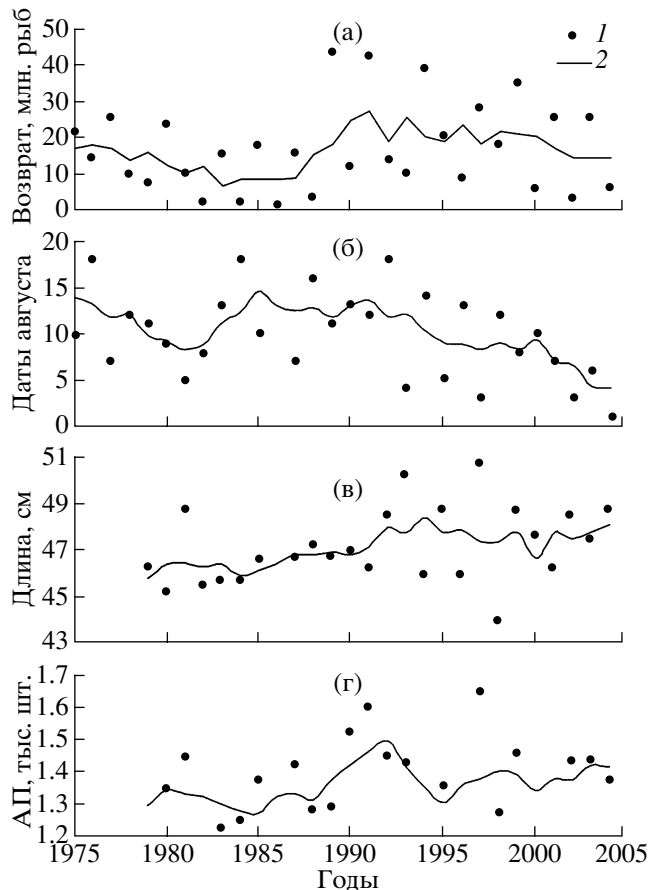


Рис. 5. Межгодовые изменения численности, сроков хода и биологических показателей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* юго-восточного побережья о. Сахалин: а – численность, б – дата середины промысла, в – длина, г – плодовитость самок. 1 – фактические значения, 2 – скользящая средняя.

при сопоставлении скользящих средних ($r_s = 0.63$, $p < 0.001$, $n = 26$) как отражение отмеченных выше многолетних тенденций изменения численности и длины тела рыб.

При рассмотрении многолетних тенденций изменения численности, сроков хода и биологических показателей рыб (рис. 5) привлекают внимание большие перепады значений этих параметров в смежные годы. Этот вопрос требует отдельного изучения, тем более что при изменениях этих показателей в течение 2-летних циклов, в отличие от многолетних тенденций, у горбуши о. Итуруп было установлено проявление в динамике стада влияния факторов, связанных с плотностью (Каев, Чупахин, 2003).

При анализе сопряженности сроков хода (дата середины промысла) и длины тела рыб с межгодовыми изменениями численности горбуши на юго-восточном побережье Сахалина данные объединили в группы в соответствии с изменениями численности: увеличивалась, уменьшалась или

оставалась без изменений¹ (табл. 1). При анализе этих данных доля зависимых от плотности изменений в сроках хода и размерного состава рыб была небольшой как при использовании численности только изучаемого стада горбуши, так и суммарной численности стад восточного Сахалина, южных Курильских о-вов и о. Хоккайдо. Последнее особенно важно, если принять во внимание более частое на южных Курилах и Хоккайдо доминирование по численности поколений четных лет, в то время как на Сахалине почти постоянно доминируют поколения нечетных лет. Для горбуши юго-восточного Сахалина изменения сроков хода совпали по знаку с увеличением или уменьшением численности, то есть соответствовали концепции плотностной зависимости только в 9 из 29 случаев. В изменениях региональной численности это соотношение выглядит как 8 из 28, так как в одном случае численность не изменялась. Изменения длины тела рыб, не совпадающие по знаку с изменениями численности, зафиксированы в обоих сопоставлениях в 13 из 25 случаев (табл. 1).

Мы не стали иллюстрировать связь между изменениями массы тела рыб и численности ($r_s = -0.03$ для фактических значений отдельных поколений, $r_s = 0.57$ для скользящих средних), так как изменения массы синхронны изменениям длины. Причем сила связи между логарифмическими значениями средней длины и массы тела рыб отдельных поколений ($r_p = 0.91$, $p < 0.001$, $n = 25$) больше, чем между значениями этих показателей для отдельных проб ($r_p = 0.76$, $p < 0.001$, $n = 158$). Это обусловлено различиями рыб в начале и в конце нерестового хода по степени половой зрелости и соответственно по величине соотношения длины и массы тела, в то время как для характеристики среднегодовых значений были использованы пробы, собранные только в период массового хода. По сравнению с длиной и массой тела изменения плодовитости сильнее связаны с изменениями численности (по фактическим значениям: $r_s = 0.22$, $n = 21$; по скользящим средним: $r_s = 0.69$, $p < 0.001$, $n = 26$). При этом не всегда увеличение размеров тела рыб сопровождалось увеличением их плодовитости и наоборот ($r_s = 0.55$ между массой и плодовитостью, $r_s = 0.53$ между длиной и плодовитостью; в обоих случаях $p < 0.05$ и $n = 21$). Эти расхождения обусловлены тем, что изменения размеров тела рыб определяются условиями нагула в морской период жизни, а формирование старшей генерации ооцитов у тихоокеанских лососей завершается уже на стадии малька при существенном влиянии температуры среды (Зеленников, 2003); в течение же морского

¹ В группу “без изменений” вошли значения параметров, если величина их изменений не превышала статистическую ошибку среднего значения исследуемой выборки.

Таблица 1. Сопряженность изменений (число случаев) сроков хода и длины тела горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном побережье Сахалина с численностью вида в изучаемом районе (юго-восток) и в регионе* в смежные годы за период 1975–2004 гг.

Изменения численности	Изменения показателей	Юго-восток		Регион	
		сроки хода	длина тела	сроки хода	длина тела
Увеличивается	Совпадают по знаку	9	7	8	7
или уменьшается	Не совпадают по знаку	20	13	20	13
	Без изменений	0	5	0	5
Остается без изменений	Изменяются	0	0	1	0
	Без изменений	0	0	0	0

Примечание. * – суммарная численность горбуши на восточном побережье о. Сахалин, на южных Курильских о-вах и о. Хоккайдо.

периода жизни происходит лишь коррекция плодовитости в зависимости от условий нагула (Грачев, 1971).

В результате захода рыб в реки в разные годы в количестве от 389 до 10597 тыс. экз. и их последующего нереста скатывалось от 35 до 1230 млн. покотников. Скат первых мальков горбуши отмечается обычно в начале мая, однако основная часть молоди скатывается значительно позже. Так, по наблюдениям в р. Бахура, начало массовой миграции (скат 10% покотников) приходилось в разные годы на период между 14 мая и 6 июня, а ее окончание (скат 90% покотников) – между 5 июня и 9 июля. При этом нет тесной связи между средними датами промысловых подходов горбуши к побережью, отражающих межгодовые изменения сроков массового хода, и средними датами² покотной миграции молоди соответствующих поколений ($r_s = 0.28$, $n = 28$), что неудивительно, учитывая определяющее влияние температурного режима на скорость эмбрионально-личиночного развития (Смирнов, 1975).

Среднее значение коэффициента ската составило за годы наблюдений 9.64%. Из-за высокой вариабельности данного показателя не выявлено статистически достоверного различия между его значениями для горбуши разных генеративных линий – четных ($M = 8.33$, $SD = 5.75$, $n = 17$) и нечетных ($M = 10.95$, $SD = 8.48$, $n = 17$) лет. При этом численность покотной молоди мало зависела от численности отнерестившихся родителей (рис. 6).

Общий урожай молоди, включая ежегодный выпуск от 26 до 259 млн. заводских мальков, изменялся в пределах от 71 до 1453 млн. экз. Для поколений с экстремально высокой численностью молоди отмечено снижение выживаемости рыб в

течение морского периода жизни. В то же время низкие значения коэффициента возврата наблюдались также и у поколений с наименьшей численностью покотников (рис. 7а), поэтому величина возврата рыб соответствующих поколений, несмотря на ее тесную связь с численностью скатившейся молоди (рис. 7б), в значительной степени корректируется последующей выживаемостью горбуши в течение морского периода жизни (рис. 8). При этом выживаемость рыб в море, судя по значениям коэффициента возврата, в среднем более урожайных поколений горбуши нечетных лет ($M = 5.67$, $SD = 2.90$, $n = 16$) была выше, чем поколений четных лет ($M = 4.08$, $SD = 2.09$, $n = 17$), но это различие не подтверждено статистически из-за большой вариабельности показателя.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотренный участок юго-восточного побережья о. Сахалин, несмотря на его небольшую протяженность (около 300 км), занимает лидирующее место по вылову горбуши на острове. При этом более 70% вылова, по крайней мере за последние 15 лет, обеспечивается нерестом рыб в малых и средних реках, в то время как Найба, крупнейшая река побережья, утратила свое значение в воспроизводстве этого вида (Каев и др., 2004а). На юге исследуемого района расположен далеко выступающий гористый Тонино-Анивский п-ов с м. Анива на его оконечности (см. рис. 1). По мнению Гриценко (1990), подобные препятствия способствуют географической изоляции популяций. На севере такого естественного препятствия нет, вследствие чего, учитывая обычный для горбуши 5–10%-ный уровень стрейнга (Кляшторин, 1989), можно предполагать существование широкого обмена особями с группировками горбуши, нерестящимися в реках к севе-

² Даты, на которые пришлись 50% соответственно выловленных рыб при промысле и скатившейся молоди.

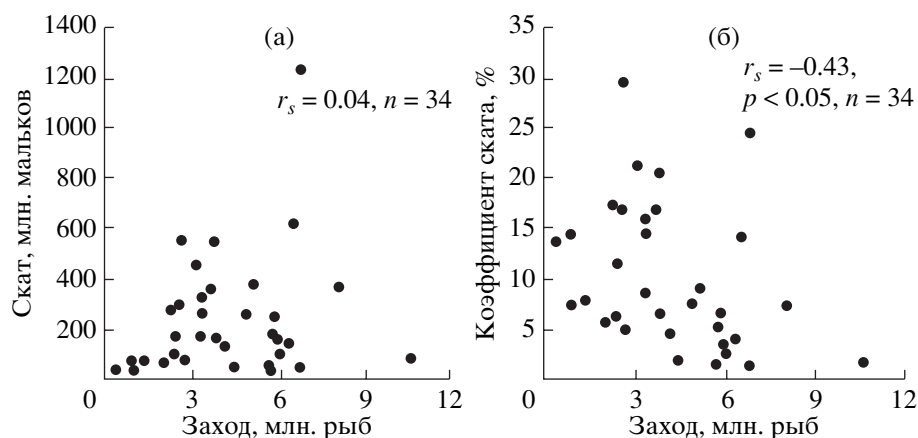


Рис. 6. Зависимость численности поклатной молодежи (а) и эффективности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в пресноводный период жизни (б) от величины захода производителей в реки юго-восточного побережья Сахалина в 1970–2003 гг.

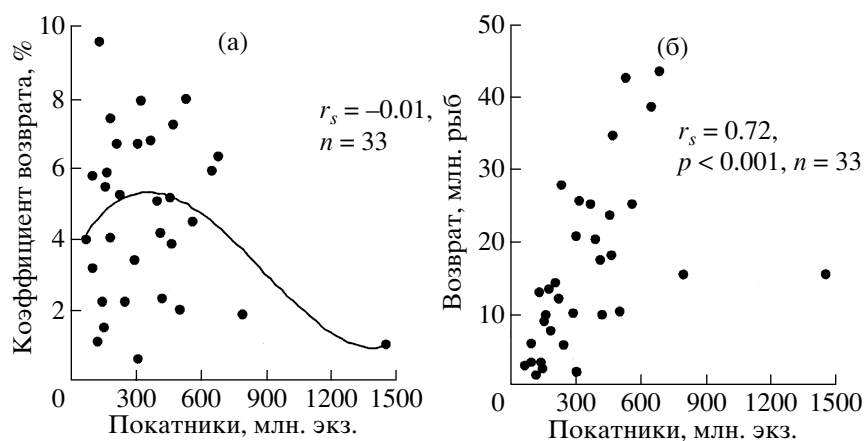


Рис. 7. Зависимость выживаемости горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в морской период жизни (а) и численности ее возврата на юго-восточное побережье о. Сахалин (б) от численности скатившейся из рек молодежи.

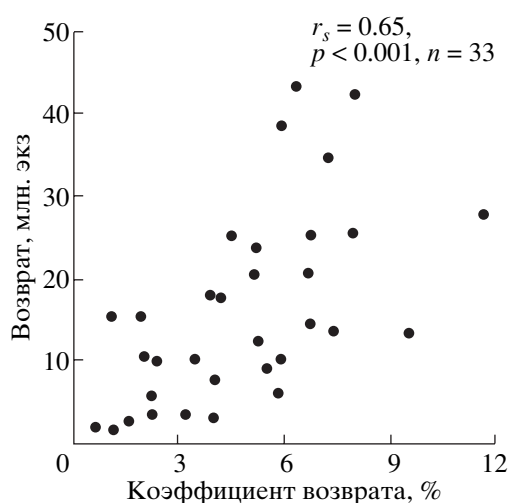


Рис. 8. Зависимость численности возвратов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточный Сахалин от выживаемости рыб в течение морского периода жизни.

ру от исследуемого района. Однако, при изучении изменений численности рыб в р. Найба и соседних с ней малых реках эффект стрейнга, как результат донорского выселения горбуши в малые реки, был замечен только в наиболее близко расположенной к Найбе р. Кирпичная (Каев и др., 2004а). В настоящее время нет достоверных данных, в том числе и основанных на результатах мечения заводской молодежи (Каев, Чупахин, 2003), о высоком уровне обмена исследуемой группировки горбуши с группировками других районов. Это позволяет рассматривать полученные нами данные как отражающие особенности воспроизводства горбуши юго-восточного Сахалина. Основанием для этого являются также результаты изучения структуры чешуи, морфометрического и биологического анализов горбуши из 6 участков южной части Сахалина, в соответствии с которыми выделены отдельные группировки, четко различающиеся по ряду признаков (Иванков и др.,

Таблица 2. Среднегодовая численность производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и их потомства на юго-восточном побережье о. Сахалин в разные периоды

Период	Численность производителей, тыс. экз.	Численность потомства, тыс. экз.			Коэффициент возврата, %
		скат молоди		возврат поколения	
		дикая	заводская*		
1971–1974	4089	94256	112638 (54)	14539	7.03
1975–1978	5303	172256	173829 (50)	16653	4.81
1979–1982	4466	409761	195375 (32)	7534	1.25
1983–1986	3811	236142	122780 (34)	9416	2.62
1987–1990	4787	298879	106352 (26)	27830	6.87
1991–1994	5712	275980	98762 (26)	19503	5.20
1995–1998	4064	262286	95279 (27)	21504	6.01
1999–2002	3025	215023	79104 (27)	14910	5.07

Примечание. * – в скобках – доля от общей численности, %.

1996). При этом нельзя все же исключать возможность прилова на юго-восточном Сахалине рыб, мигрирующих, например, из Охотского моря в зал. Анива, но величина его, видимо, незначительна, судя по тому, что уловы горбуши в южной части исследуемого района (вероятное направление движения транзитных рыб) невелики, и там мало рек, пригодных для ее нереста.

Совпадение увеличения уловов с интенсивным наращиванием в 1970-х гг. объемов выпуска заводской молоди дало весомые аргументы для утверждений о высокой эффективности искусственного разведения горбуши (Хоревин, 1994). Однако после снижения запаса горбуши в 1980-х гг. последовал его новый и еще более заметный рост (см. рис. 2), в том числе и на о. Кунашир, где нет заводского разведения. Заметим также, что даже в водах о. Итуруп, где наиболее развито искусственное разведение горбуши (доля заводской молоди составляет в среднем 40% общей численности покотников), колебания запаса определялись в первую очередь урожайностью дикой молоди и выживаемостью поколений в морской период жизни (Каев, Чупахин, 2003). Юго-восточный Сахалин не намного уступает Итурупу по значимости искусственного разведения горбуши. Численность заводской молоди в этом районе составляла в разные годы от 26 до 54% (в среднем 34.5%) общей численности покотников. Наиболее высокой доля искусственного разведения была в 1970-е гг. Однако уже в этот период наметилось падение запаса за счет уменьшения выживаемости рыб в морской период жизни. Так, поколения 1975–1978 гг. рождения смогли удержать высокую численность только вследствие 2-кратного увеличения численности диких покотников и 1.5-кратного увеличения объема выпуска заводской молоди. В последующий период последова-

ло сокращение запаса, несмотря на весьма обнадеживающие показатели эффективности пресноводного цикла воспроизводства (табл. 2). Резкое увеличение численности поколений 1987–1990 гг. рождения было обусловлено более чем 2-кратным ростом выживаемости в течение морского периода жизни, в то время как прирост численности диких покотников был незначительным, а масштабы искусственного разведения продолжали сокращаться. Последующие колебания запаса горбуши также были синхронными в основном с изменениями выживаемости рыб в морских водах.

Эти данные не дают оснований для утверждений об определяющей роли искусственного разведения в подъеме численности горбуши. Кроме того, они показывают также и небольшое значение численности родителей как фактора, определяющего величину запаса. Судя по слабой корреляции и большому рассеиванию данных (см. рис. 6а), численность покотной молоди в большей мере определялась не количеством производителей в реках, а условиями в эмбрионально-личиночный период развития. При этом величина возврата горбуши зависела, как показано выше, не только от урожая молоди, но и от уровня ее дальнейшего выживания в морских водах. Известно, что у лососей с коротким пресноводным периодом развития наиболее высок и изменчив темп смертности в первые месяцы обитания в море (Parker, 1962; Ricker, 1964; Heard, 1991; Карпенко, 1998). Увеличение смертности у поколений с экстремально высокой численностью покотной молоди (см. рис. 7а) вполне можно объяснить действием факторов, зависящих от плотности. Подобная связь между этими параметрами еще более четко прослеживается у горбуши о. Кунашир (Каев, Romasenko, 2003а). Поэтому необычной выглядит сравни-

тельно низкая выживаемость поколений с наименьшей численностью покотников. Вероятной причиной может быть относительное увеличение потерь от воздействия хищников. Такая ситуация вполне возможна в свете того, что, судя по результатам лова молоди горбуши в зал. Анива (Шершнева и др., 1982) и у юго-восточного побережья Сахалина (Шубин и др., 1996; Иванков и др., 1999), она быстрее покидает мелководную прибрежную зону этих районов, чем на южных Курильских о-вах (Каев, Чупахин, 2002), и при сравнительно небольших размерах тела попадает в зону обитания хищных рыб.

Если показанные изменения численности молоди и выживаемости потомства в течение морского периода жизни свидетельствуют об определенной роли условий нагула молоди в прибрежных водах в становлении численности отдельных поколений горбуши, то межгодовые различия в размерах тела рыб почти исключительно определяются нагулом в открытых морских водах. На это указывает тот факт, что, несмотря на сравнительно активное питание взрослой горбуши в районе прол. Фриза и вблизи охотоморского побережья о. Итуруп (Прахова и др., 1980), она подходит в эти районы уже после завершения периода интенсивного роста в океане (Каев, Ромасенко, 2001). Исследователи часто аргументируют предположение недостаточную обеспеченность пищей высокоурожайных поколений тихоокеанских лососей в этот период жизни, приводящую к задержке роста рыб и, как следствие, к более поздним срокам полового созревания и подхода их к местам нереста (Кагановский, 1949; Гриценко и др., 1983; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996). Именно с этих позиций объясняются обнаруженные при изучении горбуши Итурупа запаздывание нерестовых подходов, уменьшение размеров тела и плодовитости рыб на фоне роста их численности в 1970-х гг. (Ефанов, Чупахин, 1982). Однако уменьшение размеров тела рыб при возврате неурожайных поколений четных лет в первой половине 1980-х гг., а также последовавшее затем значительное увеличение размеров тела и численности горбуши внесли существенные коррективы в суждения о рассматриваемых связях (Каев, Чупахин, 2003).

Между изменениями численности горбуши по годам на юго-восточном побережье Сахалина, сроками ее хода и биологическими показателями рыб (см. рис. 5) также нет явно выраженных связей. Горбуша весьма широко распространена в северо-западной части Тихого океана (Гриценко, 2002), что, на первый взгляд, требует при выявлении плотностно-зависимых последствий ее нагула привлечения данных по суммарной численности разных стад, совместно обитающих на обширных акваториях. Однако нами использованы данные по численности только изучаемого стада. Основа-

нием для такого подхода послужила весьма тесная связь ($r_s = 0.87$, $p < 0.001$, $n = 59$) между колебаниями уловов горбуши на юго-восточном побережье Сахалина и ее суммарными уловами на восточном Сахалине и южных Курильских о-вах (см. рис. 2). Эта крупнейшая по численности группировка, обеспечивающая в среднем $2/3$ вылова горбуши в Охотском море, частично обособлена в морской период жизни от двух других больших группировок – горбуши западной и восточной Камчатки. Так, вплоть до сентября наблюдается пространственная разобщенность молоди западнокамчатской и сахалино-курильской горбуши в Охотском море (Ерохин, 2002), которая частично сохраняется и в дальнейшем при миграции ее общего скопления в направлении проливов Курильской гряды (Темных, 2004), а во время анадромных миграций частичное обособление горбуши упомянутых трех крупнейших группировок на миграционные потоки в направлении их районов нереста происходит уже в океане (Темных, 2004). Влияние других видов на условия нагула горбуши юго-восточного Сахалина в открытых морских водах, например, сравнительно многочисленной кеты *O. keta*, также маловероятно, ибо высокая степень избирательности питания этих видов включает жесткую конкуренцию между ними (Темных, 2004).

Возможность использования такого показателя, как численность местного стада, для выявления действия факторов, связанных с плотностью, подтверждена также практически равным соотношением одинаковых и противоположных по знаку изменений сроков хода и длины тела рыб при соответствующих изменениях численности горбуши на юго-восточном побережье Сахалина и в регионе (см. табл. 1). В 52% случаев изменения численности и длины тела рыб соответствуют концепции плотностной зависимости. В то же время эти изменения происходили в основном в 1990-х гг., когда наиболее велик был размах межгодовых колебаний изучаемых параметров (см. рис. 5). То есть, как и у горбуши о. Итуруп (Каев, Чупахин, 2003), такие закономерности были выявлены на одном из фрагментов изученного временного интервала. С этих позиций следует признать наличие в динамике стада горбуши процессов, которые определяются воздействием факторов, связанных с плотностью. Однако их нельзя считать доминирующими, так как они становятся заметными только при определенных условиях.

Межгодовые изменения сроков хода горбуши по отношению к изменениям ее численности в целом носили случайный характер ($r_s = -0.09$, $n = 29$). Динамика подходов определялась не численностью поколения, а соотношением численности рыб с ранними и поздними сроками нереста. Ихтиологами давно замечено изменение некоторых биологических показателей горбуши в основном

в начале августа, связанное с последовательным подходом рыб таких группировок к восточному побережью Сахалина и к южным Курильским о-вам. С учетом различий в выборе мест нереста в реках ранними и поздними мигрантами (преимущественно на нижних или верхних нерестилищах), эти изменения стали связывать со сменой в миграционном потоке двух основных группировок горбуши, названных летней и осенней расами (Иванков, 1967а, 1986), япономорской и тихоокеанской (или летней и осенней) популяциями (Ефанов, Хоревин, 1978; Ефанов, 1989), япономорской и охотоморской летней популяциями второго ранга (Гриценко, 1981).

Однако к япономорской горбуше можно отнести, по-видимому, только рыб, мигрирующих в июне и в первой половине июля. Их численность была низкой даже в 1970-е гг., когда они играли более заметную роль в промысле в сравнении с последующими годами. Подходом этой группировки можно объяснить сравнительно крупные размеры рыб, которых удавалось отловить в начале июля, и, особенно, наличие среди них крупных самцов (см. рис. 4). В середине июля отмечался подход новой группировки горбуши, что сопровождалось значительным увеличением численности и появлением сравнительно мелких рыб, после чего наблюдалась устойчивая тенденция увеличения длины тела горбуши по мере нерестового хода. Эта группировка, как и следующая, появляющаяся в начале августа, являются тихоокеанскими – ранней и поздней (Каев, 2002). С их миграцией связаны описанные выше изменения в размерном составе самцов и самок в период массового хода горбуши (см. рис. 4). Ранее уже обращалось внимание на то, что самцы в 1990-х гг., в отличие от предыдущего периода, стали в среднем крупнее самок (Каев и др., 2004а). Такое изменение как раз и связано с увеличением в последний период численности горбуши поздней океанской группировки, во время хода которой самцы чаще бывают крупнее самок (Иванков, 1967б; Каев и др., 2004б). Однако с середины 1990-х гг. на фоне сохраняющейся высокой численности сначала наметилось, а в 2001–2004 гг. произошло сравнительно быстрое смещение хода основной массы горбуши на более ранние даты как на юго-восточном Сахалине, так и в других районах Сахалинской области (Каев, Чупахин, 2003; Каев, 2005). На рис. 4 хорошо видно, что этот процесс был связан с резким увеличением в эти годы в миграционном потоке горбуши доли рыб ранней океанской группировки, подходящей к побережью юго-восточного Сахалина во второй половине июля – начале августа, при этом сроки начала и окончания промысла оставались практически прежними.

Вследствие отмеченной выше хаотичности межгодовых колебаний, в многолетних измене-

ниях средней длины тела горбуши также статистически не прослеживается связь с численностью ее подходов ($r_s = 0.02$, $n = 25$). Однако сопряженность линий скользящих средних этих показателей сравнительно высокая ($r_s = 0.63$, $p < 0.001$, $n = 26$), что связано с возвратом наиболее мелких рыб в период низкой численности в первой половине 1980-х гг. и с последующим значительным увеличением размеров рыб в период, когда численность достигла рекордно больших значений (см. рис. 5). Этот рост численности горбуши и ее размеров совпал по времени с существенным замедлением роста при нагуле в северо-восточной части Тихого океана кеты североамериканских (Helle, Hoffman, 1995) и азиатских (Каев, 1994; Kaeriyama, 1996) стад. При этом не наблюдалось подобного замедления роста у кеты при ее нагуле в этот период в Охотском море и сопредельных водах океана (Каев, 1999). Попутно заметим, что у японской кеты заводского происхождения, молодь которой выпускается сравнительно крупной после выращивания, сохранился высокий уровень выживаемости рыб в морской период жизни и их последующего возврата в период существенного снижения их темпа роста (Kaeriyama, 1998).

Развитие противоположных тенденций в росте лососей в западной и восточной части северной Пацифики согласуется с гипотезой о противофазности хода климато-океанологических явлений в этих регионах как следствия закона провинциальности (Шунтов, 2000). Намечившиеся в последние годы изменения в динамике стада кеты и горбуши в ряде районов (Каев, Romasenko, 2003б; Каев, 2005) подтверждают точку зрения Шунтова (2000), что с конца 1990-х гг. динамические процессы в северной части Тихого океана начинают менять знак своей направленности. Наличие устойчивых тенденций в изменениях численности, биологических показателей рыб и сроков их возврата указывает на определяющую роль циклических глобальных климато-океанологических процессов в динамике стада горбуши, в то время как межгодовые изменения параметров, характеризующих взаимоотношение в системе популяция–среда, носили в большей мере случайный характер, несмотря на известные у горбуши различия в численности генераций четных и нечетных лет. Таким образом, наиболее значимую роль в динамике стада горбуши играли факторы, связанные с изменениями в среде обитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волобуев В.В., Волобуев М.В. 2000. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 516–529.

- Воловик С.П. 1967. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 61. С. 104–117.
- Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф. 1996. Динамика численности приморской горбуши // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 119. С. 178–193.
- Грачев Л.Е. 1971. Изменение количества овоцитов у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 2. С. 248–257.
- Гриценко О.Ф. 1981. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 787–799.
- Гриценко О.Ф. 1990. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 825–835.
- Гриценко О.Ф. (ред.). 2002. Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций. М.: Изд-во ВНИРО, 190 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1983. Долгопериодные изменения размеров горбуши // Рыб. хоз-во. № 6. С. 30–31.
- Ерохин В.Г. 2002. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 24 с.
- Ефанов В.Н. 1989. Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 52–65.
- Ефанов В.Н., Хоревин Л.Д. 1978. К вопросу о внутривидовой дифференциации горбуши залива Анива // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 102. С. 84–89.
- Ефанов В.Н., Чупахин В.М. 1982. Динамика некоторых показателей горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) острова Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 1. С. 54–61.
- Зеленников О.В. 2003. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 490–498.
- Иванков В.Н. 1967а. О сезонных расах горбуши // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 61. С. 143–151.
- Иванков В.Н. 1967б. О причинах и характере изменений структуры популяции южнокурильской горбуши за время нерестового хода // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 61. С. 152–161.
- Иванков В.Н. 1986. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биол. моря. № 2. С. 44–51.
- Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В. и др. 1999. Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 260 с.
- Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И. 1996. Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbusha* южного Сахалина // Биол. моря. Т. 22. № 3. С. 167–173.
- Кагановский А.Г. 1949. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 31. С. 3–57.
- Каев А.М. 1994. Только ли морской промысел определяет “недоловы” кеты? // Рыб. хоз-во. № 4. С. 28–30.
- Каев А.М. 1999. Динамика некоторых биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в связи с формированием ее численности // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 5. С. 669–678.
- Каев А.М. 2002. Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в Охотское море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. С. 904–920.
- Каев А.М. 2005. Ожидания и реалии при промысле горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) в Сахалинской области // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 140. С. 37–44.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2001. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши Сахалино-Курильского региона на основании изучения склеритогамм // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 4. С. 638–652.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2002. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbusha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Тр. Сахалин. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 4. С. 116–132.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbusha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 801–811.
- Каев А.М., Антонов А.А., Ким Хе Юн, Руднев В.А. 2004а. Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbusha* южной части острова Сахалин // Тр. Сахалин. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 6. С. 3–38.
- Каев А.М., Антонов А.А., Руднев В.А. 2004б. Необычный характер промысла горбуши в Сахалинской области в 2003 г. // Рыб. хоз-во. № 2. С. 23–25.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 165 с.
- Кляшторин Л.Б. 1989. Хоминг горбуши // Рыб. хоз-во. № 1. С. 56–58.
- Кляшторин Л.Б., Сидоренков Н.С. 1996. Долгопериодные климатические изменения и флуктуации численности пелагических рыб Пацифики // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 119. С. 33–54.
- Колесник Ю.А. 2002. Неравномерность вращения Земли и ее влияние на природные процессы и динамику биосистем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. С. 1283–1297.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: МГУ, 368 с.
- Прахова Н.В., Куликов М.Ю., Ульянов М.Ю. 1980. Состав пищи южнокурильской горбуши в южной части

- нагульного района и у берегов острова Итуруп // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 104. С. 113–115.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 336 с.
- Темных О.С. 1999. Рост приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в периоды высокой и низкой ее численности // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 2. С. 219–223.
- Темных О.С. 2004. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 47 с.
- Темных О.С., Голованов И.С., Марченко С.Л. 2002. Особенности роста охотоморской горбуши в связи с динамикой ее численности // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. С. 893–903.
- Хоревин Л.Д. 1994. Значение разведения лососей для поддержания их запасов в Сахалинской области // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Мат-лы V Всерос. совещ. СПб.: ГосНИОРХ. С. 204–206.
- Шеринев А.П., Чупахин В.М., Руднев В.А. 1982. Некоторые черты экологии молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) островов Сахалин и Итуруп в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 3. С. 441–448.
- Шубин А.О., Федотова Н.А., Сенченко И.А. 1996. Распределение, кормовая база и питание молоди горбуши в прибрежье юго-востока Сахалина // Тр. Сахалин. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 1. С. 21–33.
- Шунтов В.П. 1994. Новые данные о перестройках в пелагических экосистемах дальневосточных морей // Вестн. ДВО РАН. № 2. С. 59–66.
- Шунтов В.П. 2000. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // Вестн. ДВО РАН. № 1. С. 19–29.
- Beamish R.J., Bouillon D.R. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate // Can. J. Aquat. Sci. V. 50. № 5. P. 1002–1016.
- Bigler B.S., Welch D.W., Helle J.H. 1996. A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 2. P. 455–465.
- Heard W.R. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific salmon life histories. Vancouver: UBC Press. P. 119–230.
- Helle J.H., Hoffman M.S. 1995. Size decline and older at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–1992 // Can. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 121. P. 245–260.
- Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M. et al. 1993. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 2. P. 290–295.
- Kaeriyama M. 1996. Population dynamics and stock management of hatchery-reared salmon in Japan // Bull. Nat. Res. Inst. Aquacult. Suppl. 2. P. 11–15.
- Kaeriyama M. 1998. Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, populations released from Hokkaido, Japan // Assessment and Status of Pacific Rim Salmonid Stocks. Bull. NPAFC. № 1. P. 90–102.
- Kaev A.M., Romasenko L.V. 2003a. Some results of studying the Kunashir Island pink salmon (Kuril Islands) // NPAFC. Doc. 671. P. 1–16.
- Kaev A.M., Romasenko L.V. 2003b. Some results of studying chum salmon in Ilyushin and Sernovodka rivers on the Kunashir Island (Kuril Islands) // NPAFC. Doc. 670. P. 1–14.
- Klyashtorin L.B. 2001. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting. FAO Fish. Techn. Paper. № 410. Rome: FAO, 86 p.
- Nagasawa K. 2000. Long-term changes in the climate and ocean environment in the Okhotsk Sea and Western North Pacific and abundance and body weight of East Sakhalin pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Bull. NPAFC. № 2. P. 203–211.
- Parker R.R. 1962. Estimations of ocean mortality rates for Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 19. № 4. P. 561–589.
- Ricker W.E. 1964. Ocean growth and mortality of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Board Can. V. 21. № 5. P. 905–931.
- Welch D.W., Morris J.F.T. 1994. Evidence for density-dependent marine growth in British Columbia pink salmon populations // NPAFC. Doc. 97. P. 1–33.