

УДК 597.552.511

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

**СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSCHA (SALMONIDAE)
ВОСТОЧНОГО САХАЛИНА**

А. М. Каев (kaev@outlook.com), Н. В. Колпаков

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО»)

Сахалинский филиал («СахНИРО»)
Россия, г. Южно-Сахалинск, 693023, ул. Комсомольская, 196

Каев А. М., Колпаков Н. В. Состояние запасов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) восточного Сахалина // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды «СахНИРО». – Южно-Сахалинск : «СахНИРО», 2022. – Т. 18. – С. 3–20.

Представлены данные по вылову горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в 1970–2021 гг. в четырех районах восточного побережья о. Сахалин, в которых воспроизводятся ее локальные стада. Наряду с изменчивостью уловов в смежные годы (разные генеративные линии этого вида), наблюдаются их существенные изменения между группами лет. При этом отмеченные резкие падения уровня запаса не во всех случаях можно было предсказать при анализе ежегодно получаемых данных по характеристикам воспроизводства ее поколений. На основе изучения суточных данных по величине осадков и скорости ветров установлено, что поколения, попавшие под воздействие тайфунов в периоды эмбрионального развития в реках или обитания в морском прибрежье недавно мигрировавшей из рек молоди, характеризовались низким индексом воспроизводства (отношение возврата к числу родителей). Эти результаты подтвердили решающую роль экстремальных факторов среды в формировании численности горбуши.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: горбуша, восточный Сахалин, вылов, численность, экстремальные факторы (паводки в реках, штормы в морском прибрежье).

Табл. – 1, ил. – 6, библиогр. – 50.

Каев А. М., Колпаков Н. В. Stock status of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) in Eastern Sakhalin // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the “SakhNIRO”. – Yuzhno-Sakhalinsk : “SakhNIRO”, 2022. – Vol. 18. – P. 3–20.

Data are presented on pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) catches in 1970–2021 in four areas on the east coast of Sakhalin Island where its local herds are reproduced. Along with the variability of catches in adjacent years (different generative lines of this species), there are significant changes between groups of years. At the same time, the observed sharp drops in the stock level could not be predicted in all cases when analyzing annually obtained data on the characteristics of the reproduction of its generations. Based on the study of daily precipitation and wind speed data, it was found that generations exposed to typhoons during embryonic development in rivers or offshore habitat of recently migrated juveniles from rivers were characterized by a low reproduction index (ratio of return to the number of parents). These

results confirmed the decisive role of extreme environmental factors in the formation of pink salmon numbers.

KEYWORDS: pink salmon, Eastern Sakhalin, catches, abundance, extreme factors (river floods, storms in the sea coast).

Tabl. – 1, fig. – 6, ref. – 50.

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанские лососи относятся к флюктуирующим видам с довольно широким диапазоном изменений их уровня запаса. Так, их суммарная численность в северной части Тихого океана после изменения его режима в 1977 г. показывала тренд на увеличение, достигнув пика в 2018 г. Однако в 2020 г. произошло ее резкое сокращение, причем темп снижения уловов был наибольшим, чем за любой другой период, зарегистрированный с 1930 г. (**Ruggerone et al., 2021**). Происходящие значительные изменения уловов лососей в последние годы связываются с прогрессирующими изменениями климата (**Kaeriyama et al., 2009; Urawa et al., 2016; Crozier et al., 2019; Kaeriyama, 2021**). Эти процессы не обошли стороной и восточное побережье Сахалина, многие годы лидировавшее по уровню запаса горбуши среди промысловых районов Дальнего Востока. Причем изменения численности горбуши на Сахалине, как и в других локальных районах, существенно выше в сравнении с таковыми у тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в целом в силу осреднения данных по разным видам и стадам. Такие колебания отрицательно сказываются на деятельности рыбохозяйственного комплекса, особенно в ситуациях, когда направления тренда в уровне запаса не соответствовали прогнозным ожиданиям.

Цель настоящей работы – установить возможные причины наступившей депрессии уровня запаса горбуши на восточном побережье Сахалина. Практическая значимость данного исследования определяется тем, что на данном побережье острова горбуша является первостепенным объектом лососевого промысла.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужили официальные данные по биомассе вылова горбуши и расчетные данные по возврату ее поколений. Численность возвратов оценивалась по величине уловов и заходов производителей в реки. Расчет числа выловленных рыб осуществлен на основе их средней массы, определенной при биологических анализах рыб преимущественно из промысловых уловов. Оценка численности производителей на нерестилищах осуществлялась в основном по данным их визуального учета сотрудниками Сахалинского филиала Главрыбвода при пешем обходе рек. В малых водотоках вели тотальный подсчет рыб, в крупных определяли плотность скоплений производителей на отдельных площадках нерестилищ с дальнейшей экстраполяцией этих данных на весь нерестовый фонд (**Шевляков и др., 2013**).

Использованные для анализа данные по численности рыб соответствуют таковым, представлявшимся «СахНИРО» в материалах для подготовки соответствующих статистических документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (North Pacific Anadromous Fish Commission: <http://www>).

npafc.org/new/pub_documents.html). О климатических условиях в районах воспроизводства (величина суточных осадков и скорости ветра) судили по данным метеорологических пунктов, расположенных в границах рассматриваемых районов (сайт gr5.ru, данные – с 2005 г.), о поверхностной температуре моря (SST) – по данным спутникового зондирования акватории между 50,5 и 52,4° с. ш., 144,4 и 146,2° в. д. у северо-восточного побережья и между 46,7 и 48,6° с. ш., 142,5 и 144,4° в. д. у юго-восточного побережья Сахалина, представленным на сайте NOAA Earth System Research Laboratories (**Kalnay et al., 1996**). Статистическая обработка проведена в программе Microsoft Office Excel. При установлении зависимостей исходные данные нормализовали логарифмированием $y = \ln(x+1)$ (**Волвенко, 1998; Пузаченко, 2004**).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В связи с огромной меридиональной протяженностью Сахалина (948 км) на острове выделяются три климатические области (северосахалинская низменная, среднесахалинская горная и южно-сахалинская), которые, в свою очередь, подразделяются на ряд климатических районов (**Атлас Сахалинской..., 1967**). Сильно разнятся и условия воспроизводства горбуши – как по климатическим и гидрологическим показателям, так и по топографическим характеристикам рек. По результатам экологических и морфологических исследований были выделены локальные стада этого вида. Применительно к восточному побережью Сахалина это группировки рыб, воспроизводящихся в реках северо-восточного и юго-восточного побережья Сахалина, побережья заливов Терпения и Анива (**Воловик, 1967**) (**рис. 1**).

Результаты последующих исследований позволили сформулировать положение о локальном стаде для лососей с коротким пресноводным периодом жизни, в соответствии с которым горбуша, размножающаяся в реках того или иного гидрогеологического массива, образует единую популяционную систему (локальное стадо), состоящую из группировок (популяций) рыб ряда рек. Эти группировки сходны между собой по основным биологическим характеристикам и типу динамики стада и отличаются от таких группировок из других районов (**Иванков, 1993, 2011**). Наличие между этими районами на Сахалине выступающих мысов, на которых нет рек для нереста, или широких проливов между островами Курильской гряды способствует географической изоляции стад (**Гриценко, 1990**). Лишь только между юго-восточным побережьем острова и зал. Терпения нет таких естественных преград, разделяющих нерестовые части ареала воспроизводящихся на них группировок горбуши. Однако между этими ареалами находится 20-километровый участок без впадения рек с низинного и местами заболоченного берега (**Каев, 2017**).

При создании многолетних рядов данных по показателям воспроизводства горбуши этих четырех районов для юго-восточного побережья Сахалина обобщение данных было проведено только для Корсаковского и Долинского административных районов (**Каев и др., 2004**). Данные по Макаровскому району (севернее штриховой линии на **рисунке 1**) были объединены в единую базу с зал. Терпения, так как для обоих этих районов имелись большие неопределенности в результатах наблюдений за состоянием горбуши.

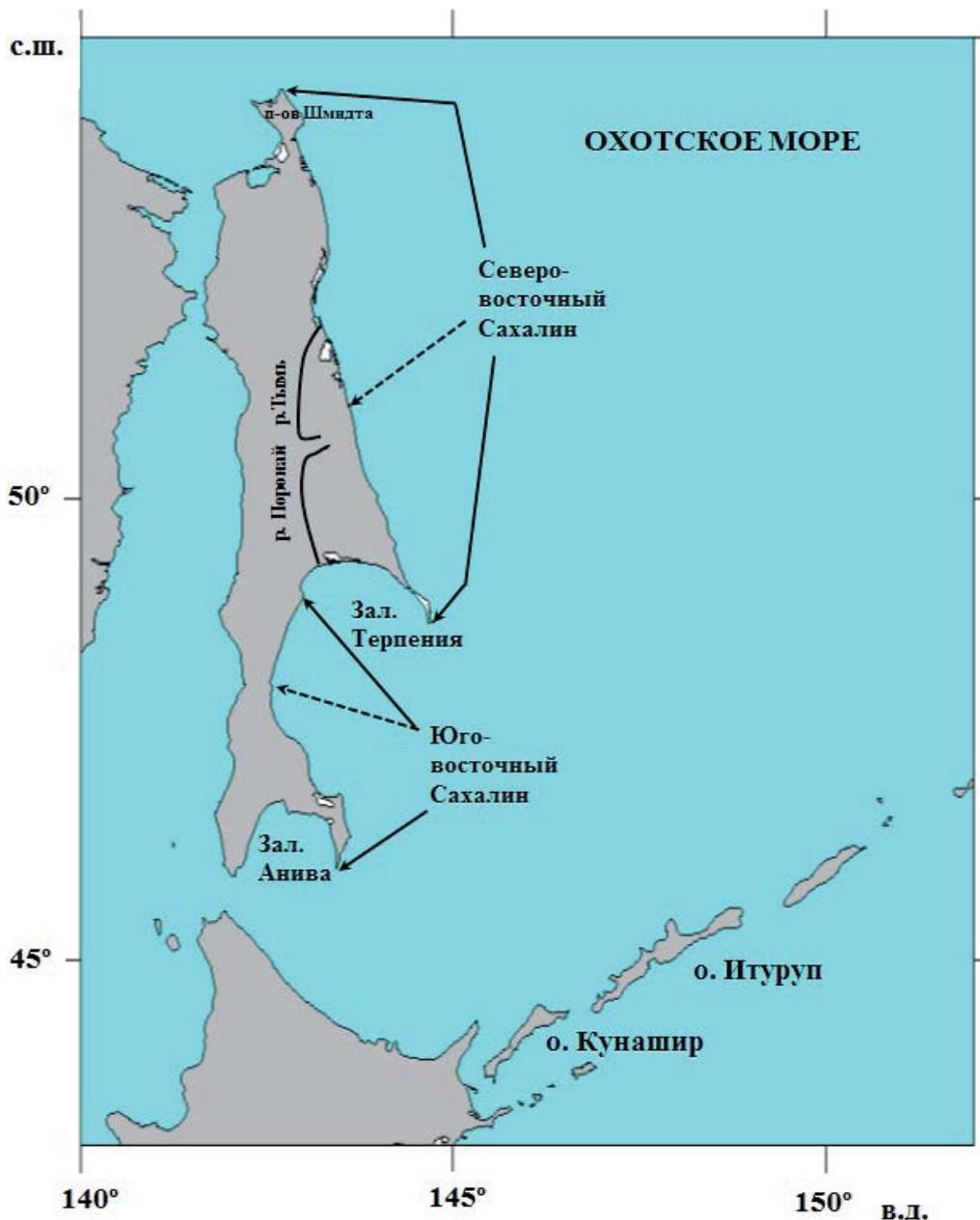


Рис. 1. Биостатистические районы изучения горбуши на восточном побережье о. Сахалин
Fig. 1. Biostatistical study areas for pink salmon on the east coast of Sakhalin Island

Для горбуши, продолжительность жизни которой, за редким исключением, составляет 2 года, характерно наличие двух генеративных линий четных и нечетных лет с уровнем генетической дивергенции между ними, существенно превышающим таковые между рыбами разных территориальных группировок (Aspinwall, 1974; Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989). На восточном побережье Сахалина при сопоставлении смежных лет уловы, как правило, выше в нечетные годы (рис. 2). В последнее тридцатилетие XX в. в среднем больше

всего горбуши добывали на юго-восточном побережье Сахалина (13,6 тыс. т), затем следовали заливы Анива и Терпения (6,0 и 4,9 тыс. т соответственно), замыкало список северо-восточное побережье острова (1,0 тыс. т). В XXI в. уловы существенно возросли. Юго-восточное побережье сохранило лидирующее положение (24,1 тыс. т) за счет рекордно высоких уловов на стыке первого и второго десятилетий, а на второе место вышло северо-восточное побережье (16,7 тыс. т), которое даже стало лидировать по добыче в последние годы на фоне резкого снижения уровня запаса в южных районах побережья. Вследствие этого среднегодовой вылов в зал. Анива стал ниже по сравнению с зал. Терпения (14,3 и 16,2 тыс. т).

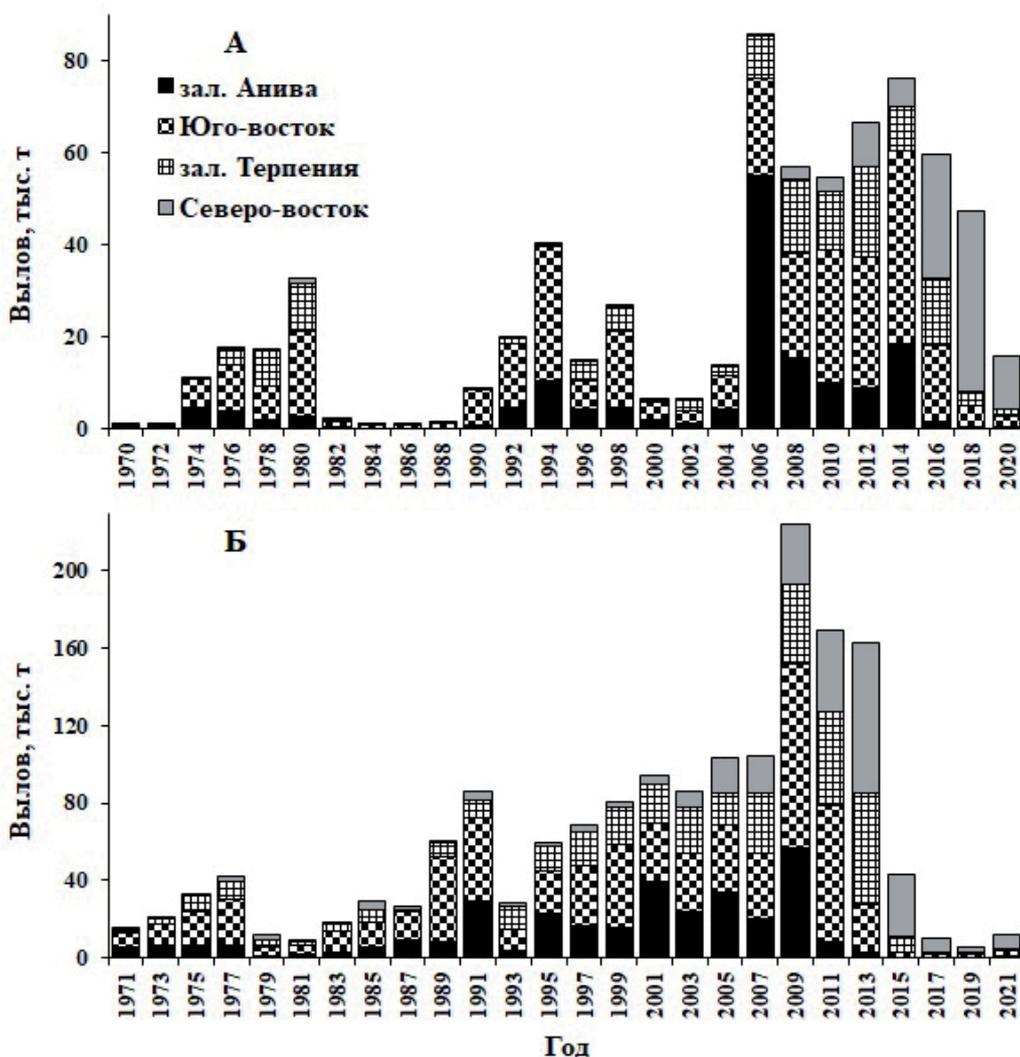


Рис. 2. Динамика вылова горбуши в разных районах восточного побережья о. Сахалин в четные (А) и нечетные (Б) годы

Fig. 2. Dynamics of pink salmon catch in different areas of the eastern coast of Sakhalin Island in even (A) and odd (B) years

По линии четных лет пик уловов был отмечен в 2006 г. (85,8 тыс. т), в 2008–2018 гг. уловы держались на уровне 47,5–76,3 тыс. т, в 2020 г. вылов снизился до 15,6 тыс. т. В период 2005–2013 гг. в нечетные годы вылов превышал 100 тыс. т с максимальной добычей в 2009 г. – 224,3 тыс. т. В 2015–2021 гг. вылов снизился до 5,8–43,5 тыс. т. Хотя во всех четырех районах Восточно-Сахалинской подзоны тенденции динамики уловов в целом схожи (см. **рис. 2; табл.**), снижение уровня запасов до депрессивного состояния по линии нечетных лет произошло асинхронно: в зал. Анива – с 2013 г., на юго-восточном побережье острова – с 2015 г., в зал. Терпения и на северо-восточном побережье – с 2017 г. На фоне этого снижения на доминантный уровень по величине вылова вышли четные годы, но и по этой генеративной линии в 2020 г. произошел резкий спад.

Таблица

Матрица корреляций (коэффициент нелинейной корреляции Спирмена S) уловов горбуши в разных районах восточного побережья о. Сахалин

Table

Correlation matrix (Spearman's nonlinear correlation coefficient S) of pink salmon catches in different areas of the eastern coast of Sakhalin Island

Район	Северо-восток	Зал. Терпения	Юго-восток	Зал. Анива
Северо-восток	1,00	0,46	0,44	0,13
Зал. Терпения	0,53	1,00	0,59	0,39
Юго-восток	0,23	0,51	1,00	0,60
Зал. Анива	0,04	0,53	0,53	1,00

Примечание: над диагональю – четные годы, под диагональю – нечетные годы; жирным шрифтом выделены статистически значимые величины S ($p < 0,05$).

Уже многие годы обсуждается вероятное влияние космических факторов на синхронные изменения в динамике населения и жизнедеятельности животных и растений (**Чижевский, 1973**). Наличие таких зависимостей показано во многих работах, в том числе и на примере изменений численности тихоокеанских лососей в связи со всевозможными климатическими индексами (**Бирман, 1969, 1973; Beamish, Bouillon, 1993; Суханов, Тиллер, 2000; Klyashtorin, 2001; Кляшторин, Любушин, 2005**). Однако конкретный механизм воздействия климата на формирование численности отдельных поколений рыб зачастую остается неясным. Без понимания этих процессов формальные прогностические подходы (**Котенев и др., 2010, 2015**) остаются оторванными от системы связей объекта 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, 2011**).

Тем не менее, нельзя не отметить хорошее совпадение трендов глобальных климатических индексов и численности рыб, выполненных по методу скользящей средней по десяти и более смежным годам, что вполне пригодно для долгосрочных оценок состояния сырьевой базы. Однако такие подходы неприемлемы для промыслового прогнозирования (**Шунтов, Темных, 2010, 2011а**). Действительно, разброс реальных значений от линий тренда настолько велик, что в некоторых парах фактических данных их значения становились диаметрально противоположными при анализе изменений численности и некоторых климатических индексов на примере ряда стад горбуши в Сахалино-Курильском регионе (**Каев, 2012**).

Широкомасштабная направленность тенденций в изменениях уловов тихоокеанских лососей все же вполне удовлетворительно согласуется с трендами климатических индексов. Поэтому считается, что потепление в северной части Тихого океана привело к расширению в направлении северных широт зоны с допустимой для роста температурой воды, а это, в свою очередь, привело к увеличению выживаемости молоди и, как следствие, увеличению уловов российских стад горбуши и кеты (Kaeriyama, 2021).

Однако при рассмотрении состояния отдельных стад ситуация в этом отношении остается спорной. Так, повышение уловов горбуши на восточном побережье Сахалина с достижением в первые два десятилетия этого века исторических максимумов их значений по линиям нечетных и четных лет произошло на фоне хотя и слабо выраженной, но все же тенденции снижения температуры воды в прибрежье в период раннего морского нагула молоди горбуши (июнь) в течение последних 50 лет (рис. 3).

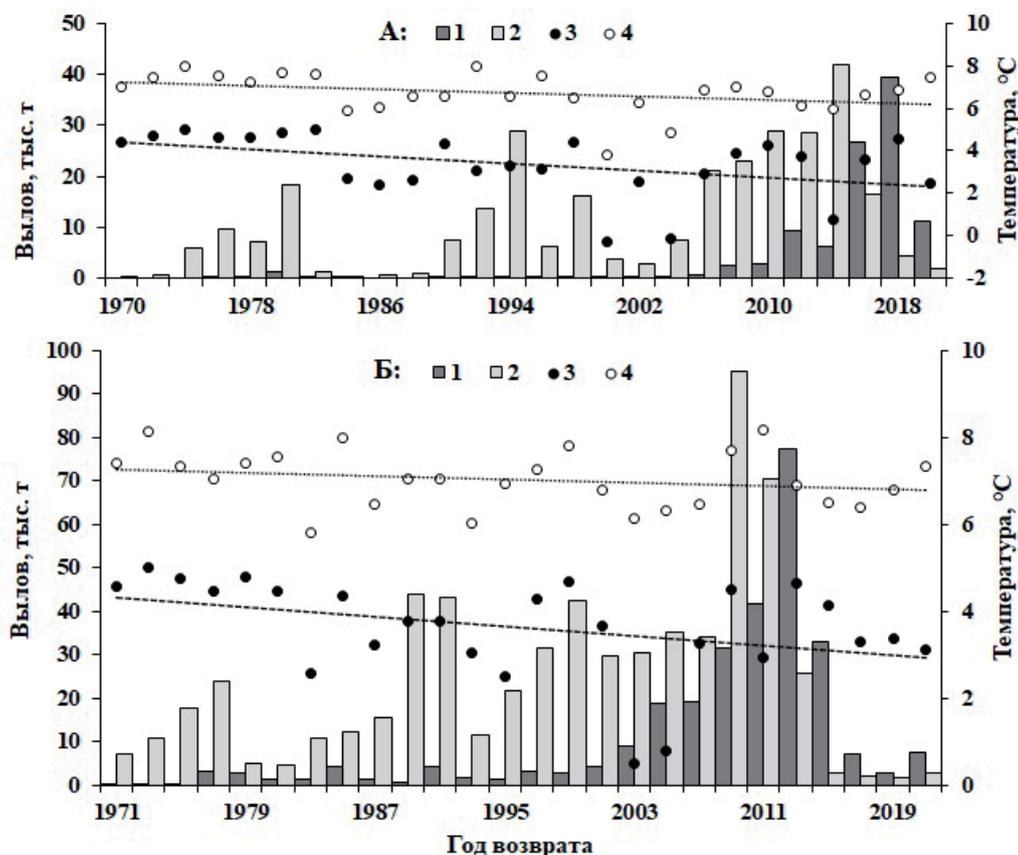


Рис. 3. Изменения уловов (1 и 2) и температуры воды в прибрежье моря в июне (3 и 4) на северо-восточном (1 и 3) и юго-восточном (2 и 4) побережьях Сахалина для генеративных линий четных (А) и нечетных (Б) лет нереста. Пунктирная и штриховая линии показывают направления соответствующих линейных трендов изменения SST

Fig. 3. Changes in catch (1 and 2) and coastal water temperature in June (3 and 4) on the northeast (1 and 3) and southeast (2 and 4) coasts of Sakhalin for generative lines of even (A) and odd (B) spawning years. The dotted and dashed lines show the directions of the corresponding linear trends in SST changes

Обращает на себя внимание существенная разница в прогреве воды в период ската молоди в северной и южной частях побережья, что и определяет, видимо, более низкий уровень эффективности воспроизводства вида на северо-восточном побережье Сахалина (Каев, 2019). В обоих районах высокие уловы горбуши обеспечивали возвраты поколений, молодь которых нагуливалась в прибрежье, как правило, при температурах воды, выше ее среднеголетних значений. Более четко просматривается снижение уловов при нагуле молоди в наиболее холодных водах, но и в этом варианте встречаются низкоурожайные поколения с нагулом молоди в сравнительно теплых водах. Поэтому корреляции (S) уловов с температурой воды в морском прибрежье на северо-восточном и юго-восточном побережьях Сахалина по генеративным линиям нечетных ($-0,29$ и $0,16$) и четных ($0,26$ и $-0,01$) лет слабы и статистически не значимы. К примеру, при экстремально низких значениях SST у северо-восточного побережья острова возврат одних поколений обеспечивал крайне слабые уловы (2000 и 2004 гг.), а других – их рост (2003 и 2005 гг.).

Катастрофическое снижение уровня запаса горбуши в последние годы произошло у поколений, молодь которых не попадала в чрезмерно холодные воды после ската из рек (порой даже наоборот). Оно явилось неприятным сюрпризом для рыбохозяйственного комплекса, когда при ожидающемся росте запаса происходит его обвал, как это наблюдалось, к примеру, на восточном побережье Сахалина в 1982 г., а также в 2015 г. в его южной части (прогноз – 91,3 тыс. т, вылов – 10,7 тыс. т) и в 2017 г. в его северной части (прогноз – 29,4 тыс. т, вылов – 7,2 тыс. т). Такие ситуации объяснимы с позиций того, что в пределах определенного 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).

Применительно к лососям к таким факторам в первую очередь следует отнести аномально высокие осенние паводки при прохождении тайфунов, в результате которых размывается грунт в реках и даже смещаются их русла, что естественно приводит к разрушению нерестовых гнезд и гибели эмбрионов (Каев, 1983; Путивкин, 1989; Каев, Чупахин, 2003). Негативное влияние на лососей тайфуны могут оказывать и в весенне-летний период во время нагула молоди на прибрежном морском мелководье. Неоднократно после сильных штормов наблюдались массовые выбросы на берег калянид (*Calanidae*), являющихся излюбленным кормом молоди горбуши (Каев, Чупахин, 2002). Среди морских обитателей, выброшенных на берег, молодь лососей встречалась крайне редко. Однако при штормах она обычно сбивалась в плотные косяки и слабо реагировала на приближение наблюдателя (не исключено, что и хищников). В собранных в это время пробах у большинства особей, особенно с малой длиной тела (недавних покатников), в желудках отсутствовала пища. А в пробах, собранных после штормов, доля мелкой молоди снижалась, возможно, вследствие ее 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).

Таким образом, возможно прямое (разрушение нерестовых гнезд) или косвенное (повышенная смертность малоподвижной и, возможно, ослабленной

молоди от воздействия хищников) негативное влияние тайфунов на формирование численности поколений горбуши (Каев, 2018). С этих позиций рассмотрены изменения численности горбуши в двух районах восточного побережья Сахалина с наиболее высокими уловами, для которых имеются сравнительно точные сведения о численности производителей в реках, что повышает достоверность оценок. Одним из таких районов является юго-восточное побережье Сахалина, где ежегодно осуществляется учет производителей в реках, в которых сконцентрировано более трети нерестилищ этого вида (546 из 1 494 тыс. м²). Другим – южная часть северо-восточного побережья Сахалина (южнее штриховой линии на **рисунке 1**), нерест горбуши в реках которой обеспечивает 70% вылова (Каев, 2019). Кроме того, в реках с горным характером в южной части этого побережья выше точность учета производителей, чем в более крупных реках его северной части, протекающих в нижнем течении по обширным и местами заболоченным долинам.

Эффективность воспроизводства отдельных поколений оценивали по его кратности – отношению численности возврата к количеству учтенных производителей в реках. Принимая во внимание большую роль случайных факторов среды в динамике численности рыб, сопоставили величины кратности воспроизводства горбуши с имевшими место экстремально большими осенними осадками и штормовыми ветрами в мае и июне (**рис. 4**). Для лучшего восприятия времени действия этих факторов на изучаемое поколение фрагмент оси абсцисс для каждого года условно включает в себя по семь следующих временных отрезков: для осадков – с 16 по 31 августа, далее в сентябре – подекадно, в октябре и ноябре – по две недели; для ветров – с 16 по 25 мая, с 26 по 31 мая и далее по пятидневкам. Это особенно важно для анализа ветров, так как они воздействуют только на часть нагульной молоди, скатившейся перед этим из рек, в то время как воздействие паводков в период массового нереста и после него сказывается на эффективности воспроизводства поколения практически в целом. Прохождение паводков во второй половине августа, то есть до начала массового нереста, может негативно отразиться на воспроизводстве поколения за счет гибели части производителей, оказавшихся за пределами русла реки при спаде уровня воды.

На юго-восточном побережье Сахалина шесть из восьми поколений генеративной линии четных лет подвергались воздействию штормов на нагульную молодь, а три из них еще и паводкам в осенний период, что, возможно, и послужило причиной более низкой кратности их воспроизводства (в среднем 5,8 против 10,5) при сравнительно небольшой изменчивости этого показателя (см. **рис. 4, ЮВ-2**). Только одно из трех поколений, обеспечивших высокие уловы в 2007, 2009 и 2011 гг., испытало влияние шторма при нагуле молоди, причем с минимальной силой ветра по выбранной шкале. Три поколения с наименьшей кратностью воспроизводства подверглись воздействию обоих рассматриваемых факторов, особенно поколение возврата в 2015 г., при нагуле молоди которого сила ветра в конце мая достигла рекордных значений (см. **рис. 4, ЮВ-1**).

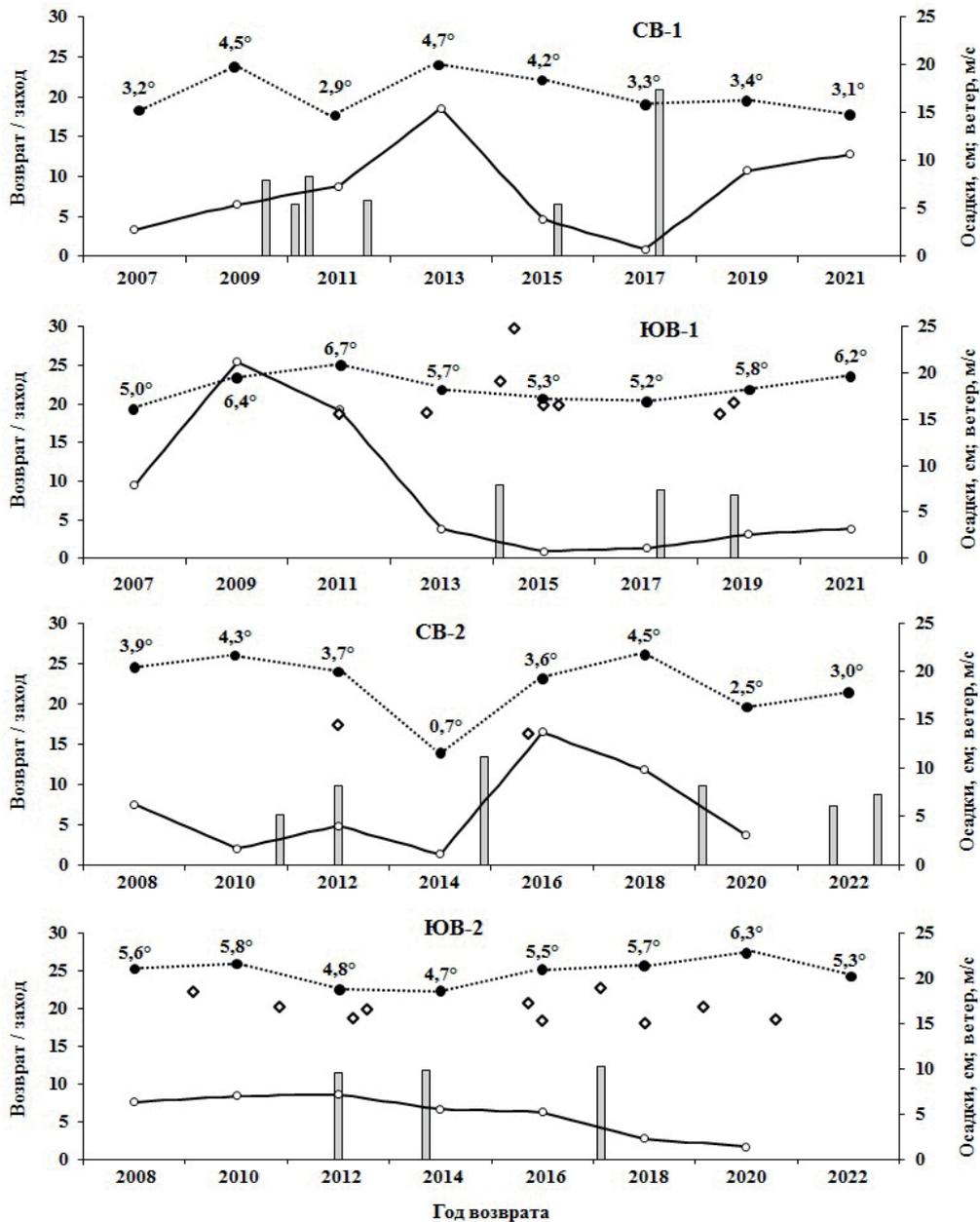


Рис. 4. Изменения индекса воспроизводства горбуши на северо-восточном (СВ) и юго-восточном (ЮВ) побережьях Сахалина для поколений нечетных (1) и четных (2) лет нереста на фоне SST в период массовой миграции молоди из рек, паводковых осадков при нересте и после его завершения, а также штормовых ветров при нагуле молоди: индекс «возврат/заход» – сплошная линия со светлыми символами, SST – пунктирная линия с темными символами, осадки – столбцы, ветры – светлые символы

Fig. 4. Changes in the pink salmon reproduction index on the northeast (NE) and southeast (SE) coasts of Sakhalin for generations of odd (1) and even (2) spawning years against SST during mass migration of juveniles from rivers, flooding precipitation during and after spawning, and storm winds during fattening of young fish: return/catch index – solid line with light symbols, SST – dashed line with dark symbols, precipitation – columns, winds – light symbols

На северо-восточном побережье Сахалина сильные ветры при нагуле молоди появляются редко, в то же время для этого района характерны обильные осадки, приводящие к осенним паводкам в реках. По линии четных лет рекордные уловы, достигнутые в 2016 и 2018 гг., обеспечили поколения, эмбриогенез которых протекал без воздействия осенних паводков. Влияние ветра на нагул молоди поколения 2016 г. возврата было незначительным вследствие более поздних сроков ее массового ската из рек (см. **рис. 4, СВ-2**). По линии нечетных лет начавшаяся в нынешнем веке тенденция увеличения уловов горбуши первые годы (поколения 2009 и 2011 гг. возврата) сдерживалась паводками, прекращение которых привело к историческому максимуму вылова в 2013 г. Снижение уловов в 2015 г. последовало после воздействия на это поколение сравнительно небольшого паводка, а катастрофическое падение численности возврата рыб в 2017 г. произошло после воздействия на это поколение экстремально мощного паводка (см. **рис. 4, ВС-1**). Прекращение негативного влияния паводков на последующие поколения сочеталось с увеличением эффективности их воспроизводства, но это не привело к существенному росту уловов вследствие сформировавшегося дефицита производителей на нерестилищах в 2017 и 2019 гг. (101 и 522 тыс. экз. против 2 354–3 944 тыс. экз. при нересте предыдущих циклических поколений).

Таким образом, в рассмотренных районах воспроизводства горбуши отмечена сравнительно низкая эффективность воспроизводства поколений, подвергшихся паводкам в разгар нереста их родителей или после его завершения, или же ветровых волнений моря в период массового ската молоди из рек. При выявлении статистической значимости воздействия экстремальных факторов среды на воспроизводство поколений 2007–2021 гг. возврата максимальные значения обоих действующих факторов приняты за единицу, для остальных рассчитаны доли пропорционально их значениям относительно этих максимумов. Для поколений, не подвергавшихся воздействию этих факторов, их значения приняты нулевыми. Воздействие штормовых ветров пагубно отражается в основном на недавних покатниках (**Каев, 1992**), поэтому скорректированное значение по скорости ветра (в процентах к максимальному значению) дополнительно корректируется в соответствии с динамикой покатной миграции в реках рассматриваемых побережий (**рис. 5**) на долю покатников, скатившихся в течение пяти ночей до начала шторма.

На северо-восточном побережье Сахалина статистически значимая корреляция эффективности воспроизводства выявлена с величиной осенних паводковых осадков ($S=-0,71$; $p=0,003$), которые воздействовали на результаты нереста восьми из 15 поколений. Связь с температурой воды в период ската молоди невысокая и статистически незначима ($S=0,35$; $p=0,196$). Более того, при дисперсионном анализе двухфакторных комплексов (**Плохинский, 1970**) влияние температуры воды на эффективность воспроизводства горбуши практически не просматривается ($\eta^2=0,08$; $F=2,26$; $p>0,05$), а воздействие паводков оценивается как высокодостоверное ($\eta^2=0,50$; $F=13,42$; $p<0,01$). Воздействие штормовых ветров на скатившуюся из рек молодь наблюдалось лишь для двух поколений, вследствие чего действие этого фактора на эффективность воспроизводства горбуши в данном районе слабо идентифицируется как по плотности корреляционной связи ($S=0,21$; $p=0,463$), так и по силе его влияния ($\eta^2=0,05$; $F=1,30$; $p>0,05$) в двухфакторном комплексе в сравнении с паводковыми осадками ($\eta^2=0,50$; $F=12,74$; $p<0,01$).



Рис. 5. Динамика покатной миграции молоди в реках северо-восточного (СВ, реки Хой, Малая и Большая Хузи) и юго-восточного (ЮВ, реки Дудинка, Бахура, Очепуха и Вознесенка) побережий Сахалина в среднем за 2007–2020 гг. (фондовые материалы СакНИРО; Каев и др., 2018, 2020, 2020а; Кириллов и др., 2018; Кириллова, 2019)

Fig. 5. Dynamics of roll migration of juveniles in rivers of northeastern (NE, Khoi, Malaya and Bolshaya Khuzi rivers) and southeastern coast (SE, Dudinka, Bakhura, Ochepukha and Voznesenka rivers) Sakhalin averaged over 2007–2020 (SakhNIRO stock materials; Kaev et al., 2018, 2020, 2020a; Kirillov et al., 2018; Kirillova, 2019)

Множественный пошаговый регрессионный анализ зависимости эффективности воспроизводства горбуши на северо-востоке Сахалина от количества осадков, силы ветра и температуры прибрежных вод показал, что первыми в модель включаются данные по осадкам (коэффициент корреляции $S=0,78$), затем включаются данные по ветрам – коэффициент корреляции S увеличивается до 0,81 (коэффициент детерминации $R^2=0,65$, критерий Фишера $F=11,13$, уровень значимости нулевой гипотезы $p=0,0018$). Включение в модель температуры воды не позволяет улучшить ее параметры.

На юго-восточном Сахалине, напротив, штормовые ветры чаще оказывали воздействие на воспроизводство горбуши в сравнении с паводковыми осадками (соответственно 11 и четыре поколения из 15 изученных), по причине чего плотность связи с эффективностью воспроизводства у ветров ($S=-0,49$; $p=0,065$) была выше, чем у осадков ($S=-0,09$; $p=0,76$). По силе связи с изменениями индекса «возврат/заход» промежуточное положение занимала температура воды в период массового ската молоди из рек ($S=0,14$; $p=0,62$). Однако влияние температуры воды на эффективность воспроизводства горбуши оказалось существенно слабее ($\eta^2=0,04$; $F=1,103$; $p>0,05$) в сравнении со штормовыми ветрами ($\eta^2=0,21$; $F=5,54$; $p<0,05$).

Сила влияния штормовых ветров на воспроизводство горбуши как доминирующего фактора по числу подверженных ему поколений остается такой же ($\eta^2=0,21$; $F=3,25$; $p>0,05$) при анализе двухфакторного комплекса с паводковыми осадками ($\eta^2=0,05$; $F=0,71$; $p>0,05$), однако она утрачивает статистическую значимость, скорее всего, по причине того, что некоторые поколения, наряду с ветрами, подвергались также воздействию такого мощного фактора, как паводковые осадки. Множественный пошаговый регрессионный анализ зависимости эффективности воспроизводства горбуши на юго-восточном побережье

острова от количества осадков, силы ветра и температуры прибрежных вод показал, что единственный включаемый в модель параметр штормовые ветры – коэффициент корреляции $R=0,59$ (коэффициент детерминации $R^2=0,35$, критерий Фишера $F=6,95$, уровень значимости нулевой гипотезы $p=0,021$).

Негативные последствия воздействия на воспроизводство горбуши осенних паводков в реках (разрушение нерестилищ) и штормов при нагуле недавно скатившейся молоди (увеличение уровня элиминации) очевидны, поэтому недостаточная статистическая значимость рассчитанных критериев в первую очередь связана с коротким рядом наблюдений, который еще более усугубляется тем, что только у некоторых из 15 изученных в каждом районе поколений значения экстремальных факторов были переменными, в остальных случаях они были приняты нулю. Более слабое влияние на воспроизводство горбуши штормовых ветров в сравнении с паводками также вполне очевидно, так как паводки оказывают воздействие в целом на все воспроизводимое потомство, а штормовые ветры – только на часть молоди (недавние покаты). В то же время нельзя переоценивать их роль в динамике стада горбуши, так как процессы формирования численности происходят под действием целого комплекса внешних и внутренних факторов (Коновалов, 1985), многие из которых при моделировании входят в блок «черный ящик».

Тем не менее, полученные данные позволяют судить о решающей роли экстремальных факторов среды как предикторов резких сокращений численности горбуши. Наименьшими значениями показателя эффективности воспроизводства характеризуются поколения, подвергшиеся наиболее сильному воздействию рассматриваемых экстремальных факторов среды (рис. 6). Причем это хорошо выражено не только для паводков, но и для ветров, связь которых с численностью объекта отличается значительно большей дисперсией.

В соответствии с этой концепцией в южной части восточного побережья Сахалина резкое сокращение численности горбуши доминантной линии нечетных лет произошло в 2015 г. вследствие наиболее мощных ветров, наблюдавшихся при скате молоди из рек этого поколения. В 2021 г. наметился рост запаса по мере снижения действия этих факторов, который может получить существенное развитие в 2022 и 2023 гг. (хотя еще нет данных по условиям ската молоди). В северной части этого побережья резкое сокращение численности горбуши доминантной линии произошло в 2017 г. в результате катастрофического паводка после нереста родительского поколения. Восстановление запаса в последующие годы сдерживалось в основном дефицитом производителей на нерестилищах. С 2023 г. можно ожидать появления тенденции к росту запаса.

Характеристики циклонов (траектория и скорость передвижения, величина осадков и перепады давления) специфичны, что создает в регионе локальные очаги их влияния на воспроизводство горбуши. В качестве примера приведем некоторые результаты воздействия циклонов на формирование численности горбуши в соседних районах. В заливе Анива в 2011 г. произошло сокращение численности горбуши в результате паводка в реках его западного побережья, в то время как численность горбуши на юго-восточном побережье Сахалина сохранилась на высоком уровне. В 2013 г. уже в обоих районах произошло снижение численности, но его генезис был различен, в заливе снижение было следствием воздействия на нерест осеннего паводка в реках, а на

юго-восточном побережье – штормовых ветров при нагуле молоди. Но даже и совпадение сроков действия природных факторов не всегда приводит к сходным результатам. Так, в зал. Анива и на юго-восточном побережье Сахалина даты с сильными ветрами все-таки чаще совпадают, однако их воздействие на формирование численности горбуши в этих районах неодинаково 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 негативное воздействие циклонов проявлялось в большей мере через штормы в период нагула молоди, а в северных широтах – через экстремальные осадки, вызывающие размыв грунта на нерестилищах (Каев, 2018).

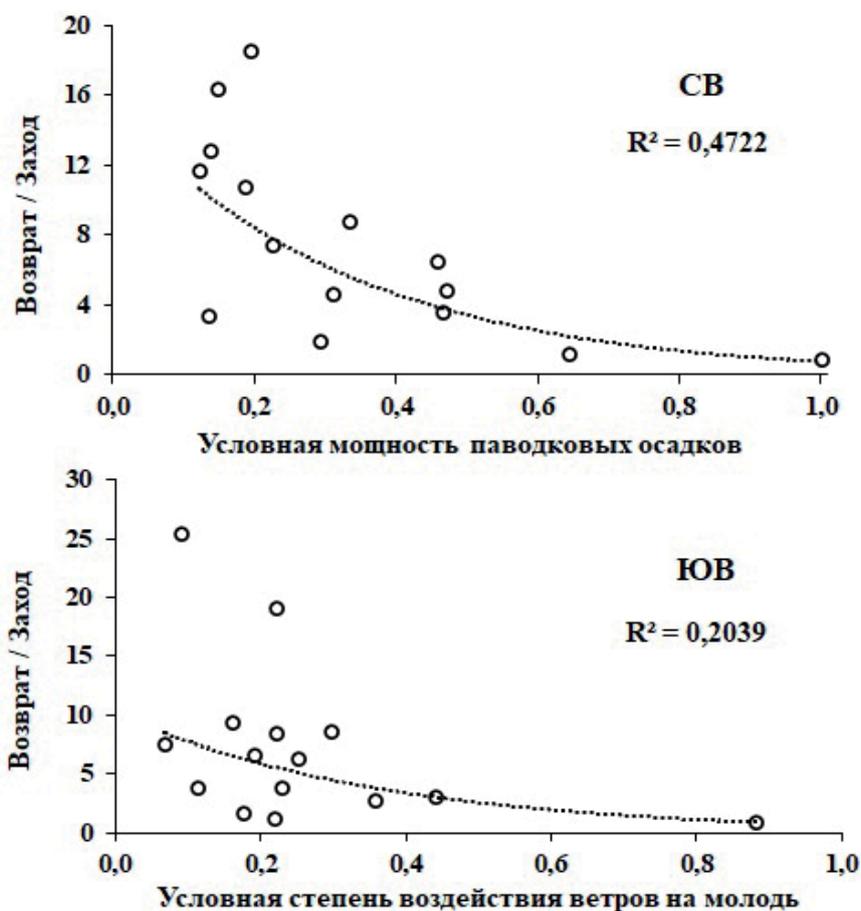


Рис. 6. Зависимость индекса воспроизводства горбуши («возврат/заход») для поколений возврата в 2007–2021 гг. от воздействия преобладающих случайных факторов среды: паводковых осадков при нересте и после него на северо-восточном побережье Сахалина (СВ) и штормовых ветров при миграции молоди из рек юго-восточного побережья Сахалина (ЮВ)

Fig. 6. Dependence of pink salmon reproduction index (“Return/Parents”) for return generations in 2007–2021 on the impact of prevailing random environmental factors: flooding precipitation during and after spawning on the northeast coast of Sakhalin (NE) and storm winds during migration of juvenile fish from rivers on the southeast coast of Sakhalin (SW)

Замечено, что появление череды малоурожайных поколений совпадает по времени со сменой теплых зональных и холодных меридиональных эпох, которая наблюдалась в 1980-х гг. и, предположительно, происходит в современные годы (Котенев и др., 2012). Смена этих эпох сопровождается смещением траекторий и времени прохождения циклонов, в результате чего в эти годы увеличивается вероятность их негативного воздействия на воспроизводство тех или иных стад горбуши. В то же время воздействие тайфунов имеет хорошо выраженный локальный характер, что связано не только с траекторией их движения, но и с особенностями жизненного цикла горбуши. Поэтому полученные результаты по влиянию экстремальных факторов среды на формирование численности горбуши полностью соответствуют точке зрения, что одной из важнейших причин несинхронных и неоднаправленных тенденций в развитии физико-географических условий, динамики популяций и биоты в целом является хорошо выраженная региональная специфика, подразумевающая преобладающее влияние на развитие явлений и процессов именно местных условий (Шунтов, Темных, 2011а).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для любой популяции характерен обширный комплекс связей со средой обитания, в результате чего зачастую действие одних факторов на становление ее 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 (Шунтов, Темных, 2011а). Тем не менее, снижение численности поколений горбуши, во всех случаях попадавших под воздействие тайфунов в периоды эмбрионального развития в реках (нерестовые гнезда) или нагула молоди в прибрежье моря, позволяет судить об их существенном значении для становления численности этого вида, так как понятны механизмы их негативного воздействия.

В некоторые смежные группы лет увеличивается частота тайфунов, приходящихся на указанные периоды жизненного цикла горбуши, что вызывает череду низкоурожайных поколений. В то же время сила тайфунов и границы их воздействия постоянно меняются. Этим объясняется появление локальных особенностей в изменениях численности горбуши в регионе, что проявилось, с одной стороны, в разной степени воздействия на воспроизводство этого вида паводков в реках или штормов в морском прибрежье, с другой – в запаздывании проявления негативного действия этих факторов в направлении от южных к северным районам восточного побережья Сахалина.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Статья была подготовлена для публикации 28 июля 2022 г., поэтому на **рисунке 4** представлены данные по величине осадков и силе ветров, действовавших на воспроизводство поколения горбуши, возврат которого еще только предстоял в 2022 г. В соответствии с рекомендацией рецензента добавляем данные по оценке возврата этого поколения применительно к рассматриваемым районам. По предварительным данным, индекс возврата горбуши к южной части северо-восточного побережья Сахалина составил 5,3, а к юго-вос-

точному – 7,9. Как и следовало ожидать, в первом случае он был сопоставим с его значениями у поколений с низким уровнем, а во втором – с высоким уровнем эффективности воспроизводства горбуши данной генеративной линии. Следовательно, представленная в статье точка зрения о существенной роли экстремальных факторов среды в формировании численности горбуши получила практическое подтверждение.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Сахалинской области. – М. : ГУ геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1967. – 136 с.

Бирман И. Б. Периодические колебания численности лососевых и солнечная активность // Тр. ВНИРО. – 1969. – Т. 67. – С. 171–189.

Бирман И. Б. Гелиогидробиологические связи как основа для долгосрочного прогнозирования промысловых рыб (на примере лососей и сельди) // Вопр. ихтиологии. – 1973. – Т. 13, вып. 1. – С. 23–37.

Волвенко И. В. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съемок // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 473–500.

Воловик С. П. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на южном Сахалине : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Калининград : КТИРПиХ, 1967. – 25 с.

Гриценко О. Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. – 1990. – Т. 30, вып. 5. – С. 825–835.

Животовский Л. А., Глубоковский М. К., Викторовский Р. М. и др. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. – 1989. – Т. 25, №7. – С. 1261–1274.

Иванков В. Н. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33, № 1. – С. 78–83.

Иванков В. Н. Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 167. – С. 64–76.

Каев А. М. О некоторых вопросах формирования численности популяций осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) Сахалина и о. Итуруп // Вопр. ихтиологии. – 1983. – Т. 23, вып. 1. – С. 45–52.

Каев А. М. Некоторые методические аспекты прогнозирования численности кеты и горбуши // Биология моря. – 1989. – № 2. – С. 61–66.

Каев А. М. О существовании группы риска среди молодежи кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне // Вопр. ихтиологии. – 1992. – Т. 32, вып. 2. – С. 53–60.

Каев А. М., Чупахин В. М. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. – 2002. – Т. 4. – С. 116–132.

Каев А. М., Чупахин В. М. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. – 2003. – Т. 43, № 6. – С. 801–811.

Каев А. М., Антонов А. А., Ким Хе Юн, Руднев В. А. Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин // Тр. СахНИРО. – 2004. – Т. 6. – С. 3–38.

Каев А. М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) Сахалино-Курильского региона: мониторинг и его некоторые результаты // Вод. биол. ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. – Сб. материалов Всерос. науч. конф. с междунар. участием. – П-Камчат. : КамчатНИРО, 2017. – С. 148–155.

Каев А. М. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. – 2018. – Т. 58, № 2. – С. 179–191.

- Каев А. М., Авдеев Д. В., Дзен Г. Н. и др.** Результаты количественного учета покатной молоди горбуши в реках островов Сахалин и Итуруп в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2018. – С. 80–87.
- Каев А. М.** Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северо-восточном побережье острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. – 2019. – Т. 59, № 6. – С. 672–680.
- Каев А. М., Дзен Г. Н., Сухонос П. С., Бобров И. С.** Оценка численности покатной молоди горбуши в реках островов Сахалин и Итуруп в 2019 г. // Изв. ТИНРО. – 2020. – Т. 200, вып. 1. – С. 82–100.
- Каев А. М., Сухонос П. С., Бобров И. С. и др.** Результаты количественного учета покатной молоди горбуши в реках Сахалино-Курильского региона в 2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2020а. – С. 120–131.
- Кириллов П. И., Кириллова Е. А., Павлов Д. С.** Закономерности покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Малая Хузи (Сахалинская область) // Вопр. ихтиологии. – 2018. – Т. 58, № 6. – С. 710–723.
- Кириллова Е. А.** Результаты количественного учета покатной молоди тихоокеанских лососей в реке Малая Хузи (северо-восток острова Сахалин) в 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2019. – С. 211–215.
- Кляшторин Л. Б., Любушин А. А.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. – М. : Изд-во ВНИРО, 2005. – 235 с.
- Коновалов С. М.** Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биол. исслед. лососевых. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 5–25.
- Котенев Б. Н., Богданов М. А., Кровнин А. С., Мурый Г. П.** Изменение климата и динамика вылова дальневосточных лососей // Вопр. промысловой океанологии. – 2010. – Вып. 7, № 1. – С. 60–92.
- Котенев Б. Н., Кровнин А. С., Кивва К. К. и др.** Низкочастотные изменения зимних климатических условий в северо-западной части Тихого океана в 1950–2012 гг. // Вопр. промысловой океанологии. – 2012. – Вып. 9, № 2. – С. 33–60.
- Котенев Б. Н., Кровнин А. С., Кловач Н. В. и др.** Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. – 2015. – Т. 158. – С. 143–161.
- Криксунов Е. А.** Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т. 35, № 3. – С. 302–321.
- Плохинский Н. А.** Биометрия. – М. : МГУ, 1970. – 367 с.
- Пузаченко Ю. Г.** Математические методы в экологических и географических исследованиях : Учеб. пособие для студентов вузов. – М. : Изд. центр «Академия», 2004. – 416 с.
- Путивкин С. В.** О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты // Вопр. ихтиологии. – 1989. – Т. 29, вып. 1. – С. 96–103.
- Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Малинина Т. В. и др.** Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение мор. животных. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. – Вып. 2. – С. 95–104.
- Суханов В. В., Тиллер И. В.** Спектральный анализ колебаний уловов лососевых рыб Камчатки // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 2. – С. 241–246.
- Чижевский А. Л.** Земное эхо солнечных бурь. – М. : Мысль, 1973. – 348 с.
- Шевляков Е. А., Шубкин С. В., Дубынин В. А. и др.** Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – 2013. – С. 36–57.
- Шунтов В. П.** Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // Вестн. ДВО РАН. – 2000. – № 1. – С. 19–29.
- Шунтов В. П., Темных О. С.** Изученность экологии горбуши на разных этапах жизненного цикла в связи с прогнозированием уловов и управлением ее ресурсами и промыслом // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – 2010. – С. 226–242.

- Шунтов В. П., Темных О. С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. – Владивосток : Изд-во ТИНРО, **2011**. – Т. 2. – 473 с.
- Шунтов В. П., Темных О. С.** Современные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. – **2011а**. – С. 49–64.
- Aspinwall N.** Genetic analysis of North American populations of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis // *Evolution*. – **1974**. – Vol. 28, No. 2. – P. 295–305.
- Beamish R. J., Bouillon D. R.** Pacific salmon production trends in relation to climate // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – **1993**. – Vol. 50, No. 5. – P. 1002–1016.
- Crozier L. G., McClure M. M., Beechie T. et al.** Climate vulnerability assessment for Pacific salmon and steelhead in the California Current Large Marine Ecosystem // *PLoS One*. – **2019**. – Vol. 14, No. 7. – P. 1–49.
- Kaeriyama M.** Dynamics on Distribution, Production, and Biological Interactions of Pacific Salmon in the Changing Climate of the North Pacific Ocean // *NPAFC Technical Report*. – **2021**. – No. 17. – P. 102–106.
- Kaeriyama M., Kudo H., Seo Hyun Ju.** Global warming effects on the early ocean life of Hokkaido chum salmon // *Abstracts of PICES Annual Meetings “Understanding ecosystem dynamics and pursuing ecosystem approaches to management”* (October 23 – November 1, 2009). – Jeju, Republic of Korea, **2009**. – P. 45.
- Kaev A. M.** Production trends of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region from the viewpoint of run timing // *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Technical Report*. – **2012**. – No. 8. – P. 21–25.
- Kalnay E., Kanamitsu M., Kistler R. et al.** The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project // *Bull. Amer. Meteor. Soc.* – **1996**. – Vol. 77, No. 3. – P. 437–472.
- Klyashtorin L. B.** Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting. – Rome : FAO, **2001**. – 86 p. – (FAO Fish. Tech. Paper. No. 410).
- Ruggerone G. T., Irvine J. R., Connors B.** Did recent marine heatwaves and record high pink salmon abundance lead to a tipping point that caused record declines in North Pacific salmon abundance and harvest in 2020? // *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Technical Report*. – **2021**. – No. 17. – P. 78–82.
- Urawa S., Irvine J. R., Kim J. K. et al.** Forecasting Pacific salmon production in a changing climate: a review of the 2011–2015 NPAFC Science Plan // *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.* – **2016**. – No. 6. – P. 501–534.