

А.М. Каев
(СахНИРО, г. Южно-Сахалинск)

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ДИНАМИКИ СТАДА ГОРБУШИ В СВЯЗИ С ЕЕ ТЕМПОРАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

Динамика стад горбуши привлекает пристальное внимание по двум причинам. Во-первых, этот вид, как наиболее многочисленный, определяет ход лососевой путины на Дальнем Востоке. Во-вторых, в силу присущего ему высокого уровня флуктуации запаса, он может служить индикатором природных процессов. Если под динамикой стада горбуши понимать процессы формирования численности на основе единства организма и среды (Никольский, 1974), то, прежде всего, необходимо определиться с предметом изучения. Для Сахалино-Курильского региона характерна высокая пространственная изменчивость уловов, обусловленная локальной спецификой условий воспроизводства в пределах этой огромной территории. Исторически сложилось применительно к промыслу и изучению лососей подразделение Сахалина (юго-западное, северо-западное, северо-восточное и юго-восточное побережья, заливы Анива и Терпения) и южных Курильских островов (Итуруп и Кунашир) на отдельные районы. Наличие между ними выступающих мысов, на которых нет рек для нереста лососей, или широких проливов способствуют географической изоляции популяций (Гриценко, 1990).

В то же время, при изучении горбуши в этих районах ихтиологами были выделены ее отдельные ходы. При построении иерархических моделей горбуши ее темпоральным группировкам отводился более высокий ранг, чем локальным. В.Н. Иванков (1986), следуя своим ранним работам (Иванков, 1967), по-прежнему подразделял горбушу на этом уровне дифференциации на расы, другие исследователи считали их либо япономорской и тихоокеанской популяциями (Ефанов, 1989), либо популяциями 2-го ранга, в частности япономорской, охотоморской летней и охотоморской осенней применительно к рассматриваемому нами региону (Гриценко, 1981). Несмотря на отрицание связи морфологической дифференциации горбуши с какой-либо пространственной или временной структурированностью вида (Глубоковский, Животовский, 1986), само наличие темпоральных группировок признается, даже если они рассматриваются как эпигенетические (Глубоковский, 1995).

По современным воззрениям, основу уловов горбуши на восточном Сахалине и южных Курильских островах составляют рыбы двух темпоральных форм (ранней и поздней по срокам нереста). Они ассоциируются с двумя крупными «волнами» в миграционном потоке рыб этого вида через прикурильские воды Тихого океана в направлении Охотского моря (Каев, 2002). При изучении характеристик подхода этих рыб к берегам принято во внимание, что наиболее крупными и в то же время хорошо изученными в смысле продолжительности наблюдений являются группировки горбуши на о. Итуруп и в южной части Сахалина (юго-восточное побережье и зал. Анива). Из них юго-восточное побережье сравнительно неоднородно по подходам горбуши, в его северной части больше представлена ранняя, а в южной части — поздняя форма (Руднев, 2007). При этом в некоторые годы изучение проводилось только в южной или северной части побережья, что не позволяет корректно судить об особенностях ежегодного подхода горбуши к данному побережью Сахалина в смысле соотношения ее разных форм. В то же время проведению таких наблюдений в зал. Анива и на о. Итуруп способствует компактное сосредоточение районов воспроизводства обеих форм, что и определило выбор горбуши этих районов как предмета для изучения вопросов динамики ее стада при наличии его темпоральной структурированности. В данном сообщении приводятся предварительные результаты изучения, связанные в основном с выяснением биологических особенностей ранней и поздней форм горбуши и их соотношения в нерестовых подходах в разные годы.

Анализ выполнен на материалах, собранных с 1967 г. на о. Итуруп и с 1975 г. в зал. Анива в ходе мониторинга воспроизводства горбуши. Суммарная численность скатывавшейся с нерестилищ молоди рассчитывалась на основе коэффициента ската (количество покатников по отношению к численности рыб-родителей на нерестилищах кон-

трольных рек) и численности рыб в реках каждого из районов. Количество заводской молоди установлено по статистическим отчетам о выпуске мальков с лососевых рыборазводных заводов (ЛРЗ). Численность возврата горбуши определена как сумма рыб, выловленных при промысле и на рыбоводных заграждениях, и количества рыб, пропущенных в реки на нерест. Биологические анализы проводили на рыбах из промысловых уловов ставными неводами в прибрежной зоне моря и из исследовательских уловов закидными неводами в реках. Объем выборок составлял обычно 100 исследуемых особей (без селекции). Биологический анализ включал определение пола, длины и массы тела, а также индивидуальной абсолютной плодовитости у 25–30 самок из пробы. В заливе Анива в 1976–2008 гг. собрано 372 пробы (34092 рыб), на о. Итуруп в 1967–2008 гг. — 311 проб (32208 рыб). Для изучения многолетних изменений численности и биологических показателей рыб проведена систематизация и унификация собранных материалов таким образом, чтобы используемые для анализа данные были получены одинаковыми методами во все годы наблюдений. Это относится к определению численности поклатной молоди и взрослых рыб, а также к средним значениям длины и веса тела рыб и абсолютной плодовитости самок отдельных поколений (Каев и др., 2004а; Каев et al., 2006). Для изучения сроков подхода рыб к побережью использованы уловы только ставных неводов как пассивных орудий лова. Различия в сроках подхода горбуши разных поколений оценивались по датам, на которые приходилась половина выловленных рыб. В дополнение к этому в процессе анализа материалов выполнены следующие операции:

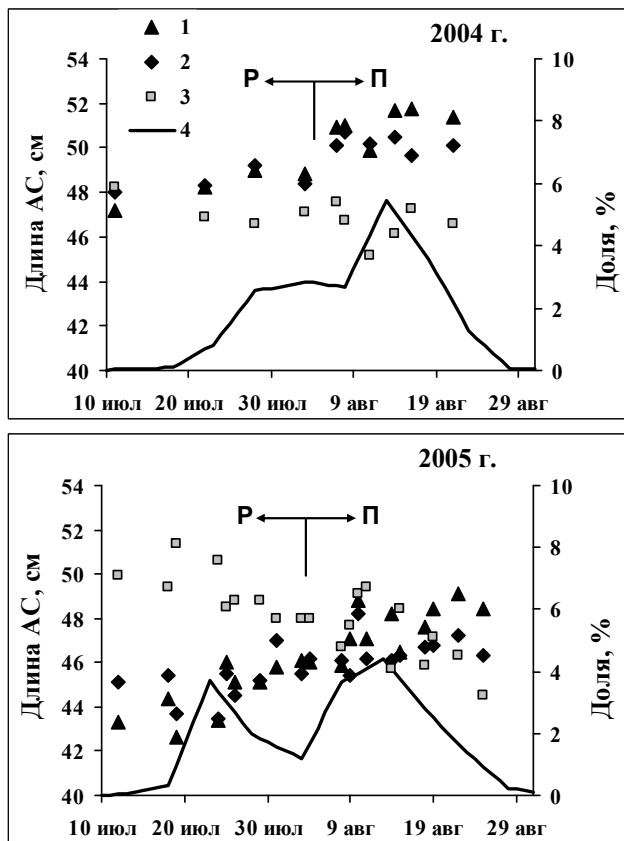


Рис. 1. Динамика уловов, полового состава и длины тела горбуши в зал. Анива в 2004–2005 гг.: 1 и 2 — длина тела самцов (1) и самок (2), 3 — доля самцов (% x 0,1), 4 — суточный вылов (%); стрелками обозначена смена ранней (P) и поздней (П) форм горбуши

состава фактически отражала только ход рыб доминирующей формы.

* Из биологических показателей горбуши проанализированы длина тела рыб по Смитту, абсолютная (АИП) и относительная (ОИП, рассчитана для всех проб как отношение АИП к длине тела) индивидуальная плодовитость самок. Изменения длины тела и

* Определение в подходах горбуши соотношения численности рыб разных темпоральных форм, ранней и поздней. В качестве критериев для тестирования смены в уловах ранней формы на позднюю послужили динамика уловов (спад в период смены форм при их близкой численности, либо заметное увеличение или падение уловов при явном доминировании одной из форм), изменения в соотношении полового состава рыб (увеличение доли самцов при появлении поздней формы) и размеров тела (подход поздней формы сопровождается обычно появлением крупных рыб, особенно самцов, которые становятся, как правило, крупнее самок). Примерно в половине случаев пригодными для использования были все критерии (рис. 1), но в некоторые годы тестирование проводилось и по одному из критериев, чаще — по динамике уловов. Это было обусловлено тем, что не во все годы наблюдались явные различия по длине тела между рыбами разных форм, а при выраженной диспропорции в соотношении форм, учитывая значительное перекрытие сроков их миграции, динамика полового

АИП являются хорошим индикатором условий нагула отдельных поколений, а по величине ОИП можно судить о среднем уровне элиминации в процессе воспроизводства той или иной группировки лососей (Каев, Ромасенко, 2010). В то же время этим показателям свойственна обусловленная разными причинами динамичность их значений. Для корректного сопоставления данных при изучении длины тела и плодовитости рыб ранней и поздней форм горбуши использованы только пробы, собранные в течение периодов (по 15 дней), отстоящих на 10 дней в обоих направлениях от установленной даты смены темпоральных форм. При изучении соотношения по длине тела между самцами и самками использовано среднее значение длины тела рыб из проб, собранных в середине промысла (± 3 дня от даты достижения половины нарастающего вылова) и в фиксированные сроки (± 3 дня от 15 августа в зал. Анива и от 20 августа на о. Итуруп), обычно приходящиеся на период наибольших уловов. Оба эти интервала, совпадая в некоторые годы по срокам, приходится на период хода поздней формы горбуши как более многочисленной. Естественно, что при сравнении биологических показателей рыб ранней и поздней формы и при изучении многолетних изменений в соотношении длины тела самцов и самок не рассматривали поколения, при возврате которых не производились отборы проб в течение выбранных временных диапазонов.

* Темпоральная структурированность нерестового хода горбуши может сказываться на динамике покатной миграции (Иванков, 1971; Гриценко и др., 1987). Однако сравнительное изучение этих процессов затрудняется их разной и меняющейся по годам продолжительностью, что вынуждало искать методы для корректного сопоставления динамик нерестового хода и ската (Каев, Ромасенко, 2002; Ким, 2005). В настоящей работе применен следующий подход. Расчет численности молоди, скатывающейся из рек в зал. Анива, осуществляется по результатам изучения эффективности нереста горбуши в трех реках — Кура, Брянка и Шешкевича, характеризующих скат молоди из рек западного, северного и восточного побережий залива, или соответственно с 47,3, 45,9 и 6,8 % нерестилиц от их суммарного фонда в реках района (Каев, Антонов, 2005). Суммарная динамика покатной миграции молоди рассчитана по рекам Кура и Брянка, так как наблюдения в р. Шешкевича проводили лишь в некоторые годы. Одной из причин большей изменчивости продолжительности сроков подхода горбуши, фиксируемых по уловам ставных неводов, является более раннее начало и позднее окончание промысла в «урожайные» годы либо более раннее его прекращение при введении запрета на лов. Поэтому при анализе динамик исключали дни с уловом менее 0,05 % от суммарного вылова. Полученные распределения по ежесуточной динамике ската и промысловым уловам приводили к 100 % и нормировали (растягивали или сжимали) к периоду, включающему 24 сут (рис. 2). Затем их сопоставляли, совмещая фрагменты, включающие по 75 % суток с наибольшей суммой уловов. После удаления концевых «выбросов» (от 0 до 4,9, в среднем 0,5 % значений) распределения вновь приводили к 100 % и нормировали к 24 сут. Таким способом сопоставляли динамики ската молоди, последующего возврата горбуши и очередного ската после ее нереста.

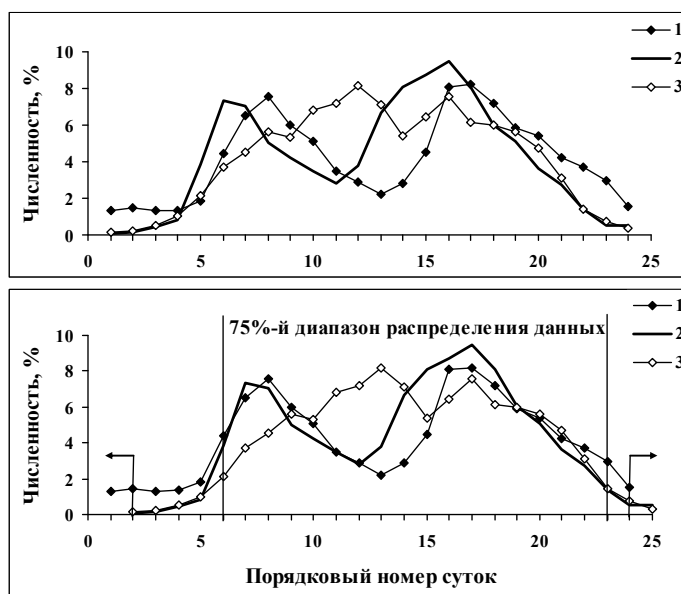


Рис. 2. Совмещение распределений по динамике подходов горбуши и покатной миграции молоди: 1 — скат в 2004 г., 2 — возврат в 2005 г., 3 — скат в 2006 г.; стрелками обозначены удаляемые фрагменты распределений

Статистическая обработка данных выполнена в соответствии с рекомендациями Н.А. Плохинского (1970). В таблицах и в тексте применены следующие символы: M — средняя, и ее ошибка, SD — стандартное квадратичное отклонение, CV — коэффициент вариации, r — коэффициент корреляции, λ — критерий Колмогорова-Смирнова, p — уровень значимости нуль-гипотезы, n — объем выборки. Достоверность различия между средними значениями выборок оценена по критерию Фишера (Fst).

Результаты и обсуждение

В зал. Анива в среднем за 33 года наблюдений численность ранней формы горбуши была равной 2,95 млн рыб, изменяясь в разные годы от 0,03 до 21,01 млн рыб, поздней — 7,98 (от 0,34 до 45,53) млн рыб. На о. Итуруп за 42 года наблюдений численность ранней горбуши была равной 3,22 (от 0,51 до 19,38) млн рыб, поздней — 12,80 (от 1,47 до 27,61) млн рыб (рис. 3), т.е. в обоих районах доминировала поздняя форма, составляя в возвратах в среднем 73,0 % в зал. Анива и 79,9 % на о. Итуруп. При этом кратность изменения численности дочернего поколения по отношению к родительскому у ранней горбуши была выше. Так, в зал. Анива у ранней горбуши по численности дочернее поколение отличалось от родительского в большую или меньшую сторону в 17,72 раз, а у поздней горбуши — только в 2,64 раз, на о. Итуруп — в 2,63 и 1,60 раз, соответственно. В некоторые годы численность ранней горбуши была выше — на о. Итуруп — в 2007 г., в зал. Анива — в течение 5 лет.

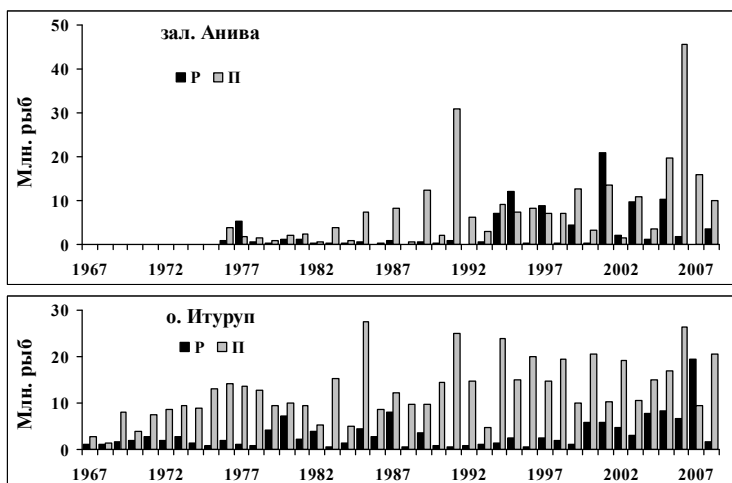


Рис. 3. Динамика численности горбуши в зал. Анива и о. Итуруп в разные годы: P – ранняя форма, II – поздняя форма

Смена форм в подходах горбуши в зал. Анива происходила в разные годы между 28 июля и 6 августа, в среднем 2 августа, на о. Итуруп этот процесс протекал позже – между 3 и 26 августа, в среднем 12 августа. Сроки смены связаны с соотношением в подходах численности рыб разных форм, смещаясь на поздние даты с увеличением доли ранней формы. Причем, эта связь была более значимой при подходах горбуши в зал. Анива ($r = 0,59$; $p < 0,001$; $n = 33$) в сравнении с ее подходами к о. Итуруп ($r = 0,48$; $p < 0,01$; $n = 42$).

Как видим, соотношение в нерестовом потоке долей рыб разных темпоральных форм значительно меняется. Из сопоставления динамик покатной миграции молоди и возврата рыб соответствующих поколений можно выяснить, на каком периоде жизненного цикла (морском или пресноводном) закладываются эти изменения. Судя по значениям критерия λ , достоверно различались между собой распределения, характеризующие скат молоди и последующий возврат рыб в 2004 ($p < 0,05$), 1998 ($p < 0,01$), 1996, 2001 гг. ($p < 0,001$), а также распределения, характеризующие возврат рыб в 1993 ($p < 0,05$), 1997, 2005 ($p < 0,01$), 1996, 2000, 2002 гг. ($p < 0,001$) и последующий скат молоди. Однако по данному показателю сложно судить о характере изменений, происходящих в изучаемых распределениях. Чтобы их выявить, проведены следующие расчеты. Зная долю ранней горбуши в возвратах поколений, не сложно определить условную дату смены темпоральных форм на распределениях, нормированных к 24 сут, и рассчитать сумму значений до этой условной даты в левой части распределений, характеризующих скат молоди. Разница в сумме таких значений между распределениями ската и последующего возврата показывает, на сколько увеличивалась или уменьшалась доля ранних мигрантов в нерестовом потоке в сравнении с таковой у поколения на этапе покатной миграции. Соответственно

между распределениями возврата и последующего ската – изменения доли ранних мигрантов среди покатников в сравнении с таковой при нерестовой миграции родителей (рис. 4).

Отклонения находились в пределах от -34,3 до 24,7 %, значения, превышающие $\pm 11,1$ % (выделены узорным фоном), располагались за границами нормального распределения, являясь артефактами. Примечательно, что такие значения получены только для пар распределений, достоверность расхождений между которыми определена по критерию λ , за исключением одной пары с пороговым значением разницы (11,1 % в паре 2–1 в 1998 г.). Причем при сопоставлении соответствующих распределений разница в долях в абсолютном выражении вполне соответствовала значениям критерия λ ($r = 0,82$; $p < 0,001$; $n = 34$). Такое соответствие вполне позволяет оценивать расхождения между изучаемыми распределениями по разнице в доле ранних мигрантов. Средняя величина разницы для всех сравниваемых пар при сопоставлении ската и последующего возврата составляет 8,0 %, а при сопоставлении возврата и последующего ската — 12,1 %. 6 из 9 значений в ранге артефакта также приходятся на сравниваемые пары «возврат – скат», т.е. процесс формирования соотношения в поколениях горбуши ранней и поздней форм горбуши в большей мере связан с особенностями воспроизводства в пресноводный период жизни. Также обращает на себя внимание то обстоятельство, что наиболее значимые изменения в соотношении долей разных темпоральных форм происходили в течение коротких периодов. Так, при возврате 17 поколений горбуши отмечено 9 отклонений в соотношении форм в ранге артефакта, по три из которых приходятся на возврат поколений в 1996–1997 и в 2000–2002 гг.

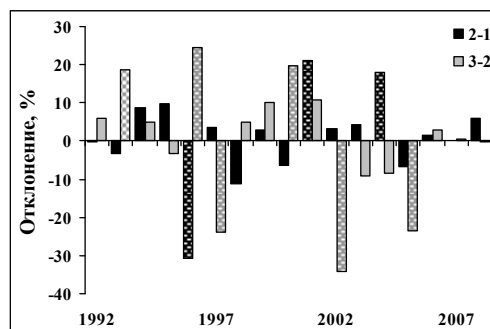


Рис. 4. Изменения в поколениях 1992–2008 гг. (по году возврата) разницы в доле ранних мигрантов при сопоставлении ската (1), возврата (2) и вновь последующего ската (3)

Судя по характеру распределений (рис. 5), рыбы ранней и поздней формы в обоих районах различаются по биологическим показателям. Причем, величина различий между средними значениями выборок превышает третий стандартный уровень достоверности (см. табл. ниже), за исключением АИП у горбуши зал. Анива и длины тела самок у горбуши о. Итуруп (различия недостоверны). В обоих районах у ранней формы самки крупнее самцов, а самцы поздней формы значительно крупнее, чем ранней формы. В то же время укрупнение самцов с появлением поздней горбуши не приводит на Итурупе к их доминированию по длине тела над самками, как это отмечается в зал. Анива, даже несмотря на то, что с появлением поздней формы самки в этом заливе также становятся крупнее. При одинаковой длине тела самок ранней и поздней горбуши на о. Итуруп величина АИП у последних значи-

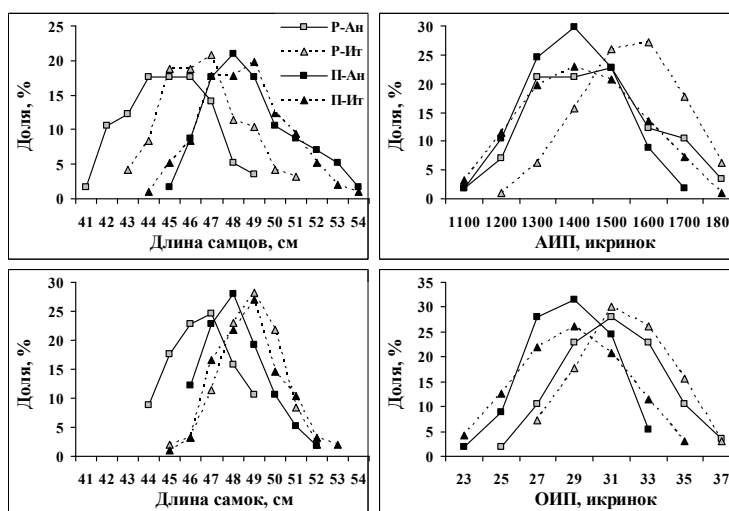


Рис. 5. Распределения длины тела рыб, АИП и ОИП у ранней (P) и поздней (I) форм горбуши в зал. Анива (An) и на о. Итуруп (Im), построенные по средним значениям показателей для разных поколений

тельно ниже. Уменьшение АИП отмечается и у самок поздней горбуши в зал. Анива, но оно статистически не подтверждается в силу своей малой величины. В обоих районах самки поздней горбуши характеризуются меньшей величиной ОИП.

Средние значения длины тела рыб, АИП и ОИП самок у ранней и поздней форм горбуши за период наблюдений в зал. Анива и на о. Итуруп

Показатели	Ранняя форма		Поздняя форма		F _{st}
	М	SD	М	SD	
Анива (n=19; F _{st} : 4,1 – 7,4 – 13,0)*					
Самцы: АС, см	45,0	1,74	48,9	1,89	43,3
Самки: АС, см	46,6	1,22	48,2	1,25	15,7
АИП, шт.	1456	136	1380	91	4,0
ОИП, шт.	31,2	2,36	28,6	1,46	17,0
Итуруп (n=32; F _{st} : 4,0 – 7,1 – 12,0)*					
Самцы: АС, см	46,7	1,66	48,6	1,84	17,6
Самки: АС, см	48,9	1,07	48,8	1,37	0,0
АИП, шт.	1550	102	1417	133	20,4
ОИП, шт.	31,7	1,79	29,0	2,28	28,3

* В скобках указаны критические значения преобразованного критерия Фишера для трех стандартных уровней значимости при данном объеме выборки (n — число поколений).

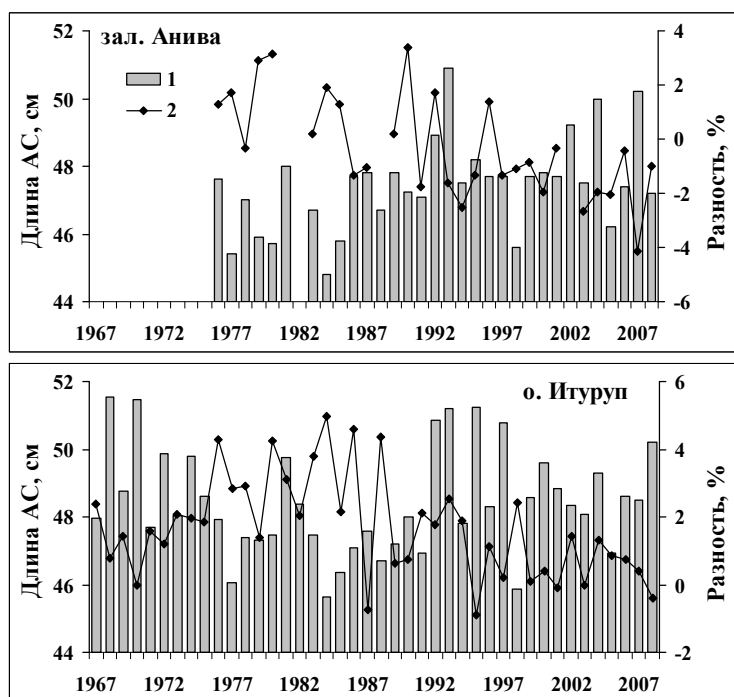


Рис. 6. Межгодовая динамика размеров тела рыб и соотношения по длине тела самцов и самок у горбуши в зал. Анива и о. Итуруп: 1 — средняя длина тела рыб в нерестовой части популяции, 2 — разница по длине тела между самцами и самками в процентах к их средней длине тела

ние самцов и уменьшение ОИП самок, однако это уменьшение обусловлено разными причинами. В зал. Анива и в других районах восточного побережья Сахалина (Каев и др., 2004б) подход поздней формы горбуши сопровождается увеличением размеров тела рыб, причем более быстрого у самцов, в результате чего они становятся, как правило, крупнее самок, т.е. расчетная величина ОИП снижается за счет появления более крупных самок, в то время как величина АИП у них остается на прежнем уровне. Из этого можно было бы полагать, что такое изменение ОИП связано не с последовательным ходом сезонных

При анализе проб, отобранных по определенным датам сбора, выяснилось, что межгодовая изменчивость по длине тела у самцов выше, чем у самок (зал. Анива: $CV_{\text{самцов}} = 3,63\%$, $CV_{\text{самок}} = 2,75\%$, $n = 30$; о. Итуруп: $CV_{\text{самцов}} = 3,75\%$, $CV_{\text{самок}} = 3,06\%$, $n = 42$). Даже в зал. Анива, где в период хода поздней горбуши самцы в среднем явно крупнее самок, в некоторые годы они были мельче. В процессе изучения таких особенностей для лучшей наглядности разница по длине тела между самками и самцами выражена в процентах к их средней длине, затем этот показатель сопоставлен со средней длиной тела рыб тех же поколений, установленной в ходе мониторинга путем соотношения значений всех проб с динамикой уловов (рис. 6). В результате для горбуши зал. Анива ($r = -0,52$; $p < 0,01$; $n = 29$) и о. Итуруп ($r = -0,49$; $p < 0,001$; $n = 42$) установлена одинаковая тенденция, в соответствии с которой разница по длине тела между рыбами разного пола смещается в пользу самок в поколениях с медленным ростом в течение морского периода жизни.

Таким образом, при смене сезонных форм горбуши общим для обоих районов является укрупне-

форм, а является отражением более продолжительного периода роста рыб, позже мигрирующих на нерест. Однако на о. Итуруп укрупнения самок при смене сезонных форм обычно не происходит. Вследствие своих изначально крупных размеров, длина тела самок остается соизмеримой с длиной тела самцов, увеличивающейся при ходе поздней формы. Во второй половине 1960-х гг., когда при низкой численности горбуши была сравнительно высокой доля ранней формы, такая особенность привела к заключению, что у горбуши южных Курильских островов самки в среднем крупнее самцов (Иванков, 1968). Оно оказалось справедливым и для продолжительного периода наблюдений (Каев et al., 2006), так как при ходе поздней формы доминирование самцов по длине тела было незначительным и статистически незначимым (см. табл.). В то же время, если при смене сезонных форм в подходах горбуши к о. Итуруп не отмечается заметных изменений по длине тела самок, то величина АИП у самок поздней формы достоверно меньше, что и обуславливает уменьшение расчетной величины ОИП.

На примере речной и озерной кеты южных Курильских островов показано, что продуцирование большего количества икринок одноразмерными самками речного экотипа отражает более высокий уровень смертности, сложившийся в процессе воспроизводства (Каев, Ромасенко, 2010). По аналогии с этим можно полагать о более высокой смертности в жизненном цикле ранней формы горбуши в сравнении с ее поздней формой. Об этом свидетельствует не только в среднем более низкая численность, но и ее высокая изменчивость у ранней формы. Если средний уровень воспроизводительной способности популяции отражает специфические условия ее существования, то ее межгодовые изменения указывают на ответную реакцию к колебаниям этих условий. К примеру, у кеты при менее выраженной, в сравнении с горбушей, зависимости величины АИП от размера самок, репродуктивный гомеостаз популяции как поддержка уровня воспроизводства при ухудшении условий обитания реализуется через «старение» нерестовой части популяции, способствующее повышению эффективности нереста (Каев, 2003). У горбуши при анализе многолетних трендов размерного состава отмечено изменение соотношения между самцами и самками по длине тела: при замедлении роста самки становились относительно крупнее. Эту особенность, учитывая положительную связь между длиной тела и плодовитостью самок, вполне можно рассматривать как ответную реакцию популяции, позволяющую поддерживать воспроизводство при ухудшении условий нагула.

Список литературы

- Глубоковский М.К.** Эволюционная биология лососевых рыб : монография. — М. : Наука, 1995. — 343 с.
- Глубоковский М.К., Животовский М.К.** Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 39–44.
- Гриценко О.Ф.** О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 5. — С. 787–799.
- Гриценко О.Ф.** Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 5. — С. 825–835.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши : монография. — М. : Агропромиздат, 1987. — 166 с.
- Ефанов В.Н.** Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — С. 52–65.
- Иванков В.Н.** О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.
- Иванков В.Н.** Особенности биологии тихоокеанских лососей южных Курильских островов в связи с проблемой внутривидовой дифференциации // Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. — Владивосток : Изд-во Дальневост. ун-та, 1968. — С. 175–177.
- Иванков В.Н.** Сезонные расы горбуши Курильских островов // Ученые записки ДВГУ. — 1971. — Т. 15, вып. 3. — С. 34–43.
- Иванков В.Н.** Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 44–51.
- Каев А.М.** Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Охотское море // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 904–920.

- Каев А.М.** Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой : монография. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 288 с.
- Каев А.М., Антонов А.А.** Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) залива Анива, остров Сахалин // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 45–60.
- Каев А.М., Антонов А.А., Ким Х.Ю., Руднев В.А.** Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2004а. — Т. 6. — С. 3–38.
- Каев А.М., Антонов А.А., Руднев В.А.** Необычный характер промысла горбуши в Сахалинской области в 2003 г. // Рыб. хоз-во. — 2004б. — № 2. — С. 23–25.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В.** Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 797–806.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В.** Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 3. — С. 318–327.
- Ким Х.Ю.** Особенности воспроизводства горбуши разных генеративных линий : автореф. дис. канд. биол. наук. — М. : МГУТиУ, 2005. — 21 с.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.
- Плохинский Н.А.** Биометрия : монография. — М. : МГУ, 1970. — 367 с.
- Руднев В.А.** Некоторые особенности промысла горбуши на различных участках юго-восточного Сахалина // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 256–259.
- Каев А.М., Chupakhin V.M., Kruchinin M.Y.** Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands) // NPAFC. — 2006. — Doc. 977. — P. 1–18.