

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 597.552.511–113.45(265.2)

А.В. Бугаев*

Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

**ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ СТАД
И ГЛОБАЛЬНОЙ ТЕМПЕРАТУРНОЙ АНОМАЛИИ
НА СРЕДНЮЮ МАССУ ТЕЛА ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ
В БАССЕЙНЕ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

Представленный материал включает биостатистику из России, Японии, США и Канады. Информация была взята на официальном сайте международной Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана (NPAFC) (<http://www.npafc.org>). Имеющиеся данные позволили провести анализ временных рядов уловов, оценить влияние искусственного воспроизводства на структуру промысла и определить многолетние закономерности изменчивости средней массы тела тихоокеанских лососей. На основе полученной информации была выполнена оценка комплексного влияния численности стад и глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли на навеску рыб в промысловых уловах стран Северной Пацифики. В качестве инструмента математического моделирования использовали многомерный регрессионный анализ. В большинстве случаев (~85 %) у всех видов тихоокеанских лососей наблюдается достоверная комплексная взаимосвязь «масса тела — численность + глобальная температурная аномалия». Распределение по значимости коэффициентов множественной регрессии соответствует: $R < 0,3$ — 15 %, $R > 0,3 \leq 0,6$ — 45 %, $R > 0,6$ — 40 %. По странам воспроизводства/добычи наиболее высокая взаимосвязь ($R > 0,6$) была выявлена в России — у кеты и чавычи; США (Аляска) — горбуши и чавычи; США (Вашингтон, Орегон, Калифорния) — горбуши и кеты; в Канаде — у кеты и нерки. Данные регрессионного анализа по Японии в работе не приводятся, так как значительная часть исторического промысла тихоокеанских лососей этой страны была основана не на собственных запасах. При наличии взаимосвязи характер комплексного влияния по главному фактору (предиктору) той или иной независимой переменной имел отрицательное воздействие на среднюю массу тела тихоокеанских лососей. Приблизительно у 70 % выявленных взаимосвязей определяющим вектором нагрузки регрессионной модели выступает фактор глобальной аномалии температуры. Фактор численности был определяющим у горбуши и нерки Дальнего Востока России и Аляски (США) при положительном влиянии температурного предиктора в первом случае и нейтральном — во втором. Полагаем, что уменьшение или увеличение средней массы тела лососей может быть адаптивной реакцией рыб на изменяющиеся условия нагула в связи с необходимостью поддержания оптимального для воспроизводства уровня запасов, ведь многолетняя динамика изменчивости навесок тихоокеанских лососей также подвержена тенденциозному периодическому снижению или увеличению данного показателя относительно среднесреднегодных значений. Кроме того, стабильно высокий уровень уловов тихоокеанских лососей в 2000-е гг. как в Азии, так и в Северной Америке показывает, что

* Бугаев Александр Викторович, доктор биологических наук, заведующий отделом, e-mail: bugaev.a.v@kamniro.ru.

Bugaev Alexander V., D.Sc., head of department, e-mail: bugaev.a.v@kamniro.ru.

океанологические условия благоприятствуют росту их численности (как и благоприятные кормовые условия в бассейне Северной Пацифики в этот период).

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, средняя масса тела, динамика численности стад, глобальная температурная аномалия, Северная Пацифика.

DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-3-33.

Bugaev A.V. Evaluation of contributions of stock abundance and global temperature anomaly to mean body weight of pacific salmon in the North Pacific basin // *Izv. TINRO.* — 2017. — Vol. 191. — P. 3–33.

Dynamics of stocks is considered for pacific salmon in the North Pacific in 1925–2015 on the data from Russia, Japan, Canada, and the USA. The mean body weight dependence on the stock values and global air and sea surface water temperature is examined and evaluated by means of multi-dimensional regression analysis for the period 1961–2015. For many cases, interannual dynamics of the mean body weight depends strongly on combined effect of the corresponding stocks fluctuations and change of the global temperature anomaly index for the North Hemisphere: the multiple regression coefficient is $R > 0.6$ for 40 % of the tested time series. The highest correlation is found for chum and chinook salmon from Russia, pink and chinook salmon from Alaska, chum and sockeye salmon from Canada, and pink and chum salmon from Washington, Oregon, and California (Japanese data on body weight aren't analyzed because of drift nets selectivity). Dominant predictors correlate negatively with the body weight for all species. Contribution of the global temperature index prevails for approximately 70 % of the rows. The stock is more important for pink and sockeye salmon from Russia and Alaska and in the former case the temperature index has positive correlation with the body weight. The relationships do not reflect direct influence of stocks or temperature on the weight but are presumably based on adaptive response of the populations to changes of feeding conditions for optimization of the stocks. This mechanism is confirmed by such temporal pattern as sub-trend dynamics typical for fluctuations of the salmon mean body weight, that means that this parameter demonstrates a tendency to long-term increasing or decreasing, changing periodically. Recent level of the body weight and catch indicates sustainable feeding conditions for pacific salmon in the North Pacific, at least in the last two decades, that unfortunately cannot be confirmed for the whole region by direct observations.

Key words: pacific salmon, body weight, stock dynamics, global temperature, North Pacific.

Введение

История исследований тихоокеанских лососей — это значительный пласт в эволюции отечественной и зарубежной ихтиологии. На протяжении почти 100-летнего системного изучения рыб рода *Oncorhynchus* мировая рыбохозяйственная наука уделяла значительное внимание анализу их биологической структуры. Одним из ключевых направлений этих исследований было изучение роста и изменчивости размерно-массовых показателей различных видов на всех этапах онтогенеза. В настоящее время в мировой практике накоплен значительный массив информации, посвященной этим вопросам и отраженной в многочисленных публикациях, даже перечень которых уже будет значительным библиографическим трудом.

Представляемая вниманию специалистов работа отражает анализ общебассейновых тенденций, которые показывают изменчивость массы тела производителей тихоокеанских лососей в основных странах их добычи/воспроизводства — России, Японии, США и Канаде. В качестве первичной информации взяты данные официальной промысловой статистики 1925–2015 гг., принятой международной Комиссией по анадромным рыбам северной части Тихого океана (НРАФС). Подчеркнем, что на современном этапе исследований этой группы рыб не существует более продолжительных и адекватных наблюдений их количественного и массового изъятия (вылова) в бассейне Северной Пацифики. Эти данные послужили основой для формирования временных рядов показателей средней массы тела (навески) 5 видов тихоокеанских лососей.

Обращаем внимание на тот факт, что многие исследователи при анализе изменчивости размерных показателей тихоокеанских лососей в качестве сравнительного критерия использовали линейный параметр — длину тела рыб. Большинство работ,

посвященных росту рыб, опираются на данный показатель (Справочные материалы..., 2000). Это вполне логично, поскольку подобный подход удобен для различных экстраполяционных моделей ретроспективного анализа роста.

Тем не менее в предлагаемом варианте исследований используется только средняя масса тихоокеанских лососей. В последние годы этот показатель также достаточно часто применяется отечественными специалистами для оценки динамики размерных показателей данной группы рыб (Темных и др., 2011; Карпенко и др., 2013). Главная причина этого — отсутствие сопоставимых рядов наблюдений по длине тела производителей из промысловых уловов стран воспроизводства или их регионов, которые были бы приняты и утверждены в качестве официальной статистической информации на международном уровне. В большинстве случаев информация по длине тела тихоокеанских лососей имеет значительные ограничения по времени наблюдений и специализацию по видовой и географической принадлежности непосредственных объектов исследований. Учитывая, что в данной работе планируется анализ общепосейных тенденций изменчивости показателей средней массы лососей на уровне всех стран северотихоокеанского региона, использование фрагментарных рядов локального порядка по длине тела будет не показательно для описания общих закономерностей.

Понятно, что выбор средней массы тела лососей в качестве базового показателя многолетней межгодовой изменчивости роста рыб вовсе не обусловлен только наличием достаточно продолжительных рядов наблюдений в базах данных Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана. Все современные ихтиологические исследования показывают значительную взаимосвязь между длиной и массой тела рыб. Это вполне объяснимо, принимая во внимание, что линейный рост любого биологического объекта всегда сопровождается увеличением его индивидуальной массы (Мина, Клевезаль, 1976). Применительно к тихоокеанским лососям данная взаимосвязь, как правило, прослеживается на уровне значений корреляции, близких или выше 0,9 (Справочные материалы..., 2000). Это свидетельствует о значительном сходстве темпов роста размеров и массы тела рыб в процессе онтогенеза. Поэтому использование промысловых навесок тихоокеанских лососей в качестве критерия многолетней изменчивости качественных показателей производителей вполне обоснованно.

Кроме того, необходимо обратить внимание на то, что все отечественные и зарубежные исследователи отмечали наиболее высокий темп роста размерно-массовых показателей тихоокеанских лососей на первом году морского и океанического периодов жизни (Справочные материалы..., 2000). На дальнейших этапах онтогенеза рост всегда замедляется, но остается экспоненциальным в течение всей жизни рыб. Данная закономерность характерна для всех видов тихоокеанских лососей.

В значительной степени это связано со стратегией накопления энергии по мере роста лососей, как показано в результатах многолетних исследований на примере охотоморских стад горбуши и кеты (Melnikov et al., 2017). На начальных этапах морского периода жизни накопление энергии происходит в основном в мышечной ткани, а в конце нагула в энергонакоплении заметно возрастает роль гонад. При этом исследователи (Melnikov et al., 2017) приводят интересные данные о том, что у охотоморских стад горбуши и кеты накопление энергии непосредственно в бассейне Охотского моря (посткатадромная молодь) составляет всего соответственно 27 и 11 %. В эквиваленте килокалорий это 532 и 492. Основное энергонакопление этих видов лососей происходит во время океанического нагула в субарктической зоне Северной Пацифики: горбуша — 73 % (1422 ккал), кета — 89 % (4071 ккал).

Следует отметить, что на заключительном этапе морского периода жизни тихоокеанских лососей во время активных преднерестовых миграций (май-август) также наблюдается относительно высокий прирост размерно-массовых показателей. По данным многолетнего мониторинга, проводившегося на дрейферных судах в исключительной экономической зоне (ИЭЗ) России в 1995–2008 гг. (Бугаев, 2015), средний прирост длины и массы тела у высокочисленных видов лососей в течение миграционного хода варьировал следующим образом: горбуша — 4–5 см/0,2–0,3 кг; кета — 6–7 см/0,9–1,0 кг; нерка — 2–3 см/0,3–0,4 кг.

При сопоставлении указанных величин со среднемноголетними показателями длины и массы производителей этих видов из промысловых уловов на Дальнем Востоке России можно определить, что в долевым выражении прирост в период преднерестовых миграций составляет порядка 5–10 % по длине и 10–30 % по массе тела. Столь высокий темп прироста, особенно по средней навеске, в основном связан с активным жиронакоплением и ростом гонад перед заходом в нерестовые водоёмы. При этом хорошо известно, что у рыб оба этих процесса в значительной степени зависят от комплексного воздействия условий окружающей среды, в первую очередь от температуры воды в районах нагульных и преднерестовых миграций (Биоэнергетика..., 1983). Поэтому при анализе влияния температурного фактора на показатели средней массы тела необходимо учитывать, что активный рост тихоокеанских лососей продолжается на всех этапах морского периода жизни, включая завершающую стадию перед заходом в нерестовый водоём.

Относительно фактора численности стад как одного из главных предикторов, потенциально воздействующих на размерно-массовые показатели тихоокеанских лососей, также следует внести некоторые комментарии.

Во-первых, наиболее показательным критерием численности для оценки влияния этого фактора на физиологическое состояние отдельных популяций и поколений рыб будет оценка зрелой части стад, которая включает данные возвратов (прибрежно-речной вылов + пропуск на нерестилища), а также величину выедания взрослых рыб хищниками на путях преднерестовых миграций в море. В случае наличия морского промысла (дрифтерного или т.п.) вылов половозрелых рыб тоже включается в общую оценку зрелой части стад. Но, как правило, наличие полного комплекта подобной информации в распоряжении специалистов отсутствует.

Во-вторых, в связи с последним замечанием в работе в качестве критерия численности использованы только данные о промысловых уловах лососей Азии и Северной Америки. Этот показатель характеризует порядка 70–80 % численности рыб от общего возврата производителей к центрам воспроизводства, что свидетельствует о репрезентативности данного предиктора. В большинстве случаев отечественные и зарубежные специалисты в качестве демонстрации динамики запасов лососей используют именно этот показатель.

В-третьих, по нашему мнению, понятие плотностного фактора как элемента влияния численности рыб на их физиологические показатели не подходит к тихоокеанским лососям во время морского и океанического нагула. Современный нагульный ареал этих рыб простирается приблизительно от 40° с.ш. тихоокеанских субарктических вод, включая всю северную часть Тихого океана и прилегающие моря, и до Чукотского моря (Атлас..., 2009). Это огромная акватория, простирающаяся по южной границе ареала приблизительно на 6 тыс. км с востока на запад и почти на 3 тыс. км на север, если считать по 180-му меридиану (линия смены дат), до Берингова пролива. Поэтому даже с учетом сезонной концентрации скоплений лососей на отдельных участках нагульной акватории открытых вод эти рыбы никогда не образуют высокоплотных скоплений.

Кроме того, многолетние исследования по определению состояния пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей в дальневосточной части исключительной экономической зоны России и прилегающих тихоокеанских и берингоморских водах показали, что современный уровень обилия кормовых ресурсов способен поддерживать существование запасов данных рыб как в настоящий период их высокой численности, так и при ее потенциальном росте (Шунтов, Темных, 2008, 2011; Заволокин, 2015). По данным комплексных биоценологических учетных съемок ТИНРО-центра в западной части Северной Пацифики (с различной периодичностью исследовано порядка 5 млн км²) высокие биомассы макропланктона и микронектона в эпипелагиали ежегодно наблюдаются в летне-осенние периоды в следующих основных районах нагула: тихоокеанские воды, прилегающие к Курильским островам и юго-восточному побережью Камчатки, — около 900–1000 мг/м³; западная часть Берингова моря — около 700 мг/м³; бассейн Охотского моря — около 500 мг/м³. Понятно, что при таком уровне биомассы кормовых ресурсов маловероятно развитие сценария, при котором у тихоокеанских лососей ощущалась бы нехватка пищи. В данном случае при колебаниях

численности как непосредственно самих лососей, так и других потребителей более вероятны трофические перестройки, обуславливаемые внутривидовой и межвидовой избирательностью объектов их питания.

Учитывая вышесказанное, по нашему мнению, производить анализ влияния только фактора численности на размерно-массовые характеристики тихоокеанских лососей, без привязки к температурным или кормовым условиям нагула, не очень корректно. Оптимальным вариантом при анализе многолетней изменчивости качественных показателей лососей был бы учет трех базовых факторов — численности, температуры и кормовой базы, но, к сожалению, в историческом аспекте отсутствуют полноценные ряды системных наблюдений по всем перечисленным критериям в масштабах бассейна Северной Пацифики. Кроме того, в настоящий момент невозможно учесть эпизоотические и эндогенные факторы, потенциально влияющие на численность и биопоказатели лососей. Исследования по первому направлению весьма фрагментарны, а по второму, принимая во внимания именно принципы генетического внутривидового регулирования численности поколений лососей, пока не ведутся вообще. Поэтому в представленной работе мы используем в анализе только два доступных базовых фактора — численный и температурный.

Целью данной работы является анализ комплексного воздействия факторов численности и глобальной температурной аномалии на средние показатели массы тела тихоокеанских лососей в бассейне Северной Пацифики.

Материалы и методы

В качестве исходного статистического материала были использованы данные по уловам и средней массе тела тихоокеанских лососей различных стран добычи/воспроизводства в Северной Пацифике за 1925–2015 гг. Ряды наблюдений включали биостатистику из России, Японии, США и Канады. Информация доступна на официальном сайте международной Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана (<http://www.npafc.org>).

Отметим, что на международном уровне данные по промысловой статистике США официально подаются двумя отдельными блоками — для штата Аляска и суммарно для штатов Вашингтон, Орегон и Калифорния (ВОК). Это обусловлено значительной географической изоляцией местообитания стад лососей Аляски и западного побережья США, в результате которой у рыб из этих регионов формируется собственная динамика численности и биологическая структура.

Проведенный первичный анализ многолетней динамики средней массы тела тихоокеанских лососей показал, что приблизительно до конца 1950-х и начала 1960-х гг. в ряде случаев, чтобы определить количественную составляющую уловов, были использованы среднемноголетние показатели навесок. Об этом свидетельствует характерная для периода 1925–1960 гг. стабильная и крайне низкая вариабельность средней массы рыб у всех видов. Применительно к горбуше изменчивость средней массы тела в данном случае определялась только по линии четных и нечетных лет со стабильными показателями внутри каждого продуктивного поколения. Особенно это было заметно на примере промысловой статистики России (СССР) и США (штат Аляска).

Причина подобной закономерности вполне объяснима тем, что в период с 1925 и ориентировочно по 1960-е гг. не осуществлялся системный сбор информации о количестве выловленных тихоокеанских лососей, а также не проводились контрольные работы по определению средней навески рыб в уловах. Объем промыслового изъятия определяли только в метрических тоннах или центнерах. Поэтому специалистами стран-участниц Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана для определения количества выловленных лососей были применены среднемноголетние региональные показатели массы тела производителей. Отметим, что в аспекте исторических тенденций динамики численности это вполне оправданно, учитывая значительную величину уловов и относительно низкую вариабельность среднемноголетних показателей массы тела производителей.

Тем не менее для целей анализа изменчивости средней массы тела рыб подобные данные служить не могут, поэтому в работе был использован ограниченный ряд значений средних навесок за период 1961–2015 гг. В это время во всех странах воспроизводства уже был налажен системный сбор биологической информации для определения адекватной навески рыб или производился количественный учет уловов.

В качестве климатического фактора, имеющего прямое воздействие на температуру воды в бассейне Северной Пацифики, использованы показатели индекса глобальной температурной аномалии для Северного полушария Земли (N. HEMI + dSST) (Peterson, Vose, 1997; Quayle et al., 1999; Smith, Reynolds, 2004, 2005; Smith et al., 2008). Этот индекс рассчитывается по данным всех метеорологических станций Земли как отклонение от среднего за период с 1951 по 1980 г. плюс данные по температуре поверхности океана, рассчитанные Рейнольдсом (оптимальная интерполяция в узлы регулярной сетки). Индекс отражает общую ежегодную аномальность температуры воздуха и океанических вод в Северном полушарии Земли. Данные доступны на официальном сайте Национального центра климатических данных США (National Climatic Data Center) (www.ncdc.noaa.gov).

При выполнении расчетов по многомерному регрессионному моделированию взаимосвязи массы тела тихоокеанских лососей с численными показателями уловов и глобальной температурной аномалией использовали программу Statistica 6.0 (Халафян, 2008).

Принимая во внимание, что основной рост рыб (достижение промыслового размера) происходит в течение именно морского и океанического этапов жизни, возникает необходимость оценки воздействия температурных условий с учетом полного временного цикла нагула лососей в бассейне Северной Пацифики. В этих случаях была использована техника скользящего среднего, где учитывался доминирующий возраст полового созревания лососей. Следовательно, для таких краткоцикловых видов, как горбуша и кижуч, осреднение индекса осуществляли для 2 лет, поскольку практически 100 % их производителей имеют морской возраст — 1+ (Heard, 1991; Sandercocck, 1991; Зорбиди, 2010). Для лососей с продолжительным периодом жизни (кета, нерка и чавыча) осреднение производили для 4 лет согласно массовому морскому возрасту их созревания — 3+, так как именно столько полных лет производители большинства стад этих видов в Азии и Северной Америке в среднем проводят в течение морского и океанического нагула (Burgner, 1991; Healey, 1991; Salo, 1991; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев и др., 2007а; Макоедов и др., 2009).

Результаты и их обсуждение

Динамика размерно-массовых показателей тихоокеанских лососей

Оценивая результаты последних исследований динамики размерно-массовых показателей тихоокеанских лососей, проводимых отечественными и зарубежными специалистами в различных регионах Северной Пацифики в 2000-е гг., можно отметить, что многие исследователи указывают на разнонаправленные тренды данных биопоказателей как в Азии, так и в Северной Америке (Бугаев и др., 2007б; Fukuwaka et al., 2007, 2009; Helle et al., 2007; Ruggerone et al., 2007, 2009; Темных и др., 2011; Карпенко и др., 2013; Бугаев и др., 2015а; McPhee et al., 2016; и др.). При этом у видов с продолжительными пресноводным и (или) морским периодами жизни (кета, нерка, кижуч и чавыча) в большинстве случаев приблизительно с середины 1970-х и до 2010-х гг. отмечаются отрицательные тренды многолетней изменчивости длины и массы тела. Единственный вид с коротким пресноводным и морским периодом жизни — горбуша, — наоборот, в основном демонстрирует положительный тренд изменчивости размерно-массовых показателей в указанный период.

В случае с долгоживущими лососями падение качественных показателей обычно связывают с их высокой численностью, которая наблюдается с конца 1990-х гг. и до настоящего времени. По мнению многих специалистов именно «плотностной фактор»

играет в этом решающую роль, влияя на обеспеченность лососей кормовыми ресурсами во время морского и океанического нагула. Но данная схема не работает с самым многочисленным видом тихоокеанских лососей — горбушей. Причем некоторые исследователи связывают колебания численности горбуши с негативным воздействием на рост размерно-массовых показателей и состояние запасов других видов лососей. Наиболее ярким тому примером служит нерка, которая по спектру питания близка горбуше, оба вида рассматриваются как потенциальные пищевые конкуренты (Bugaev, Dubynin, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, Тепнин, 2011; Ruggerone et al., 2016).

Тем не менее факт увеличения навесок горбуши невозможно обусловить только коротким жизненным циклом и связанным с этим высоким темпом роста за счет потребления более калорийной пищи, как полагают исследователи, изучавшие динамику массовых показателей камчатских лососей (Карпенко и др., 2013). Причем этот вывод, по нашему мнению, недостаточно обоснован, так как по данным этих же исследователей спектры питания молодежи трех массовых видов тихоокеанских лососей в прибрежной зоне и в период осенней откочевки максимально близки, о чем свидетельствуют построенные дендрограммы пищевого сходства. Кроме того, следует подчеркнуть, что все рассуждения о пищевой конкуренции следует подкреплять адекватными данными о состоянии кормовой базы в конкретных районах и с учетом региональной периодики нагульных миграций. К сожалению, следует признать, что в силу объективных обстоятельств, не по вине исследователей, это условие далеко не всегда получается выполнить.

Действительно, известно, что темп роста горбуши в морской период жизни очень высок, так как уже на следующий год после ската этот вид нерестится. Но высокий темп роста на первом году морского периода жизни характерен и для всех других видов тихоокеанских лососей (Справочные материалы... , 2000). В данном случае уровень приростов размерно-массовых показателей в основном обусловлен жизненной стратегией вида, поскольку лососи с продолжительным морским периодом жизни, разумеется, имеют более низкий темп роста, так как их половое созревание растянуто по времени и наступает в массе после 0–3 лет пресноводного и 2–5 лет морского нагула.

Учитывая, что более 95 % массы тела лососи приобретают после завершения морских и океанических нагульных миграций, следует обратить внимание на тот факт, что сроки их нагула, т.е. период созревания, могут сокращаться при наличии благоприятных температурных и кормовых условий. При этом продолжительность морского нагула лососей непосредственно связана с жизненным циклом конкретных видов и имеет наследственную природу, поэтому любые, даже самые благоприятные факторы среды не приведут к значительному сокращению периодики нагула. Как правило, данная закономерность прослеживается только для тихоокеанских лососей старших возрастных групп, которые проводят в море 4–5 лет.

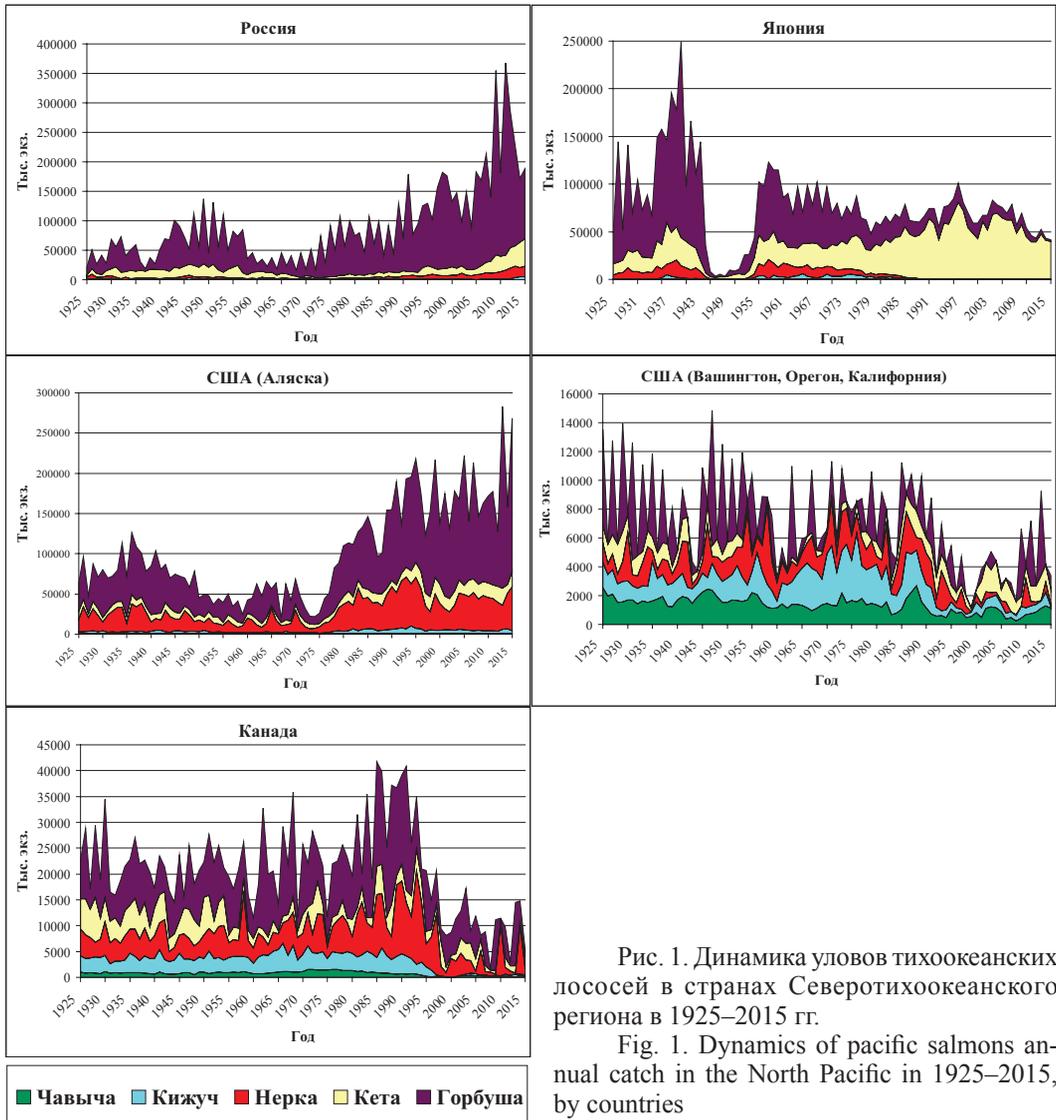
На современном этапе изучения тихоокеанских лососей специалисты всех стран Северотихоокеанского региона прекрасно осознают, что влияние среды на численность и темп роста тихоокеанских лососей является многофакторным и требует экосистемного исследовательского подхода. При этом понимание значения экосистемных исследований при изучении биологии лососей в большинстве случаев остается лишь на ментальном уровне. Как правило, имеющихся данных по экологии морского нагула этих рыб недостаточно, чтобы решать реальные практические задачи рыбохозяйственного значения. В основном используется только ограниченный набор данных, позволяющих выявить отдельные закономерности.

Применительно к рассматриваемому в настоящей работе аспекту биологии тихоокеанских лососей отметим, что многими специалистами на основе многолетних наблюдений отмечается наличие фракционной динамики размерно-массовых показателей отдельных видов, которая выражается неоднородностью и циклическими временными трендами локального порядка (Темных и др., 2011; Бугаев и др., 2015а; Заволокин, 2015; и др.). Понятно, что определить природу данных закономерностей с использованием однофакторных моделей невозможно. Поэтому мы предприняли попытку расширить наши представления о причинах данных закономерностей путем оценки комплексного

воздействия доступных в настоящее время для анализа базовых факторов (численность и температура), потенциально влияющих на рост тихоокеанских лососей.

Динамика временных рядов уловов тихоокеанских лососей

Динамика промысловых уловов тихоокеанских лососей с позиции анализа состояния их запасов в различных странах бассейна Северной Пацифики неоднократно описана отечественными и зарубежными специалистами, поэтому нет смысла уделять значительное внимание именно этому аспекту. Наиболее полные в настоящее время ряды наблюдений по динамике уловов лососей в основных странах их добычи/воспроизводства представлены на рис. 1. В данном случае мы приводим только количественные данные промыслового изъятия, без учета биомассы, так как именно фактор численности является индикатором состояния запасов рыб и далее используется в работе в качестве предиктора.



По среднеголетним данным 1925–2015 гг. уровень уловов тихоокеанских лососей (тыс. экз.) в странах их воспроизводства составлял:

Россия: горбуша — 72715 (4348–325889), кета — 12351 (1458–46515), нерка — 4163 (354–19678), кижуч — 1221 (200–5106), чавыча — 116 (8–338);

Япония: горбуша — 38335 (700–206040), кета — 32914 (2200–80881), нерка — 5478 (1–20100), кижуч — 1413 (1–5135), чавыча — 149 (0–890);

США (Аляска): горбуша — 61689 (6559–226296), кета — 10244 (2953–24375), нерка — 26246 (4490–64313), кижуч — 3331 (1014–9558), чавыча — 627 (330–1039);

США (Вашингтон, Орегон, Калифорния): горбуша — 3693 (54–9372), кета — 914 (131–2156), нерка — 1368 (9–5488), кижуч — 1570 (132–4793), чавыча — 1362 (235–2692);

Канада: горбуша — 9323 (226–23977), кета — 3161 (131–8763), нерка — 5102 (213–18060), кижуч — 2533 (9–5402), чавыча — 766 (60–1518).

Исходя из представленных среднесезонных уловов тихоокеанских лососей в странах их массового воспроизводства в бассейне Северной Пацифики, можно определить структуру промысла по видам:

горбуша: Россия — 39 %, Япония — 21, США (Аляска) — 33, США (ВОК) — 2, Канада — 5 %;

кета: Россия — 21 %, Япония — 55, США (Аляска) — 17, США (ВОК) — 2, Канада — 5 %;

нерка: Россия — 10 %, Япония — 13, США (Аляска) — 62, США (ВОК) — 3, Канада — 12 %;

кижуч: Россия — 12 %, Япония — 14, США (Аляска) — 33, США (ВОК) — 16, Канада — 25 %;

чавыча: Россия — 4 %, Япония — 5, США (Аляска) — 21, США (ВОК) — 45, Канада — 25 %.

Таким образом, видно, что основными центрами добычи тихоокеанских лососей по видам в бассейне Северной Пацифики являются следующие страны: *горбуша* — Россия, США (Аляска) и Япония; *кета* — Япония, Россия и США (Аляска); *нерка* — США (Аляска); *кижуч* — США (Аляска) и Канада; *чавыча* — США (ВОК), Канада и США (Аляска).

В данном случае мы не используем термин «страны воспроизводства», поскольку не все страны Северотихоокеанского региона осуществляли промысел лососей, основываясь на собственных запасах. Практически на протяжении 100-летнего периода Япония осуществляла масштабный промысел лососей, значительная часть которых воспроизводилась в других странах. В данном случае речь идет о добыче в прибрежных водах Камчатки, Сахалина и Курильских островов в 1920–1940-е гг., а также о дрейфтерном лове в Конвенционной зоне Северной Пацифики в 1950–1980-е гг. и ИЭЗ России в 1990–2000-е гг. (Справочные материалы..., 2010).

В течение указанных периодов японский промысел лососей в значительной степени базировался на запасах дальневосточных стад. Прессинг на российских лососей заметно снизился только с начала 2000-х гг., когда были введены жесткие системы квотирования и контроля вылова наиболее дорогостоящего вида — нерки. С этого времени рыбодобывающие компании Японии все больше теряли интерес к промыслу лососей в ИЭЗ России, что выражалось в сокращении количества добывающих судов. Кроме того, уровень запасов дальневосточных лососей в 2005–2015 гг. достиг исторически зафиксированного максимума, что значительно нивелировало общее воздействие дрейфтерного лова на российские стада. В этот период квоты на вылов лососей в ИЭЗ России ежегодно составляли 22,5 тыс. т, что приблизительно соответствовало уровню 5–10 % (максимум — 15 %) от общей добычи этих рыб на Дальнем Востоке. С 1 января 2016 г. дрейфтерный лов в ИЭЗ России был полностью прекращен по приказу Президента Российской Федерации.

В контексте данной работы мы уделяем японскому дрейфтерному промыслу значительное внимание, поскольку именно его влияние в значительной степени обесценило многолетние временные ряды японских уловов тихоокеанских лососей с точки зрения возможности проведения дифференцированного анализа их динамики численности или изменчивости физиологических показателей. Исторические ряды уловов японского дрейфтерного промысла лососей в 1952–2008 гг. показывают, что в период с 1955 до 1977 г. (в 1977 г. Организацией Объединенных Наций для всех прибрежных стран были введены 200-мильные исключительные экономические

зоны) уловы лососей колебались на уровне 60–170 тыс. т (рис. 2). В 1980-е гг. США и Канада приняли ограничительные меры на промысел лососей в приалеутских водах Северной Пацифики. В результате дрефтерный лов все сокращался, перемещаясь к границам ИЭЗ России. В данный период тренд уловов варьировал на уровне порядка 20–40 тыс. т, при этом большая часть выловленных лососей имела российское происхождение (Бугаев, 2015).

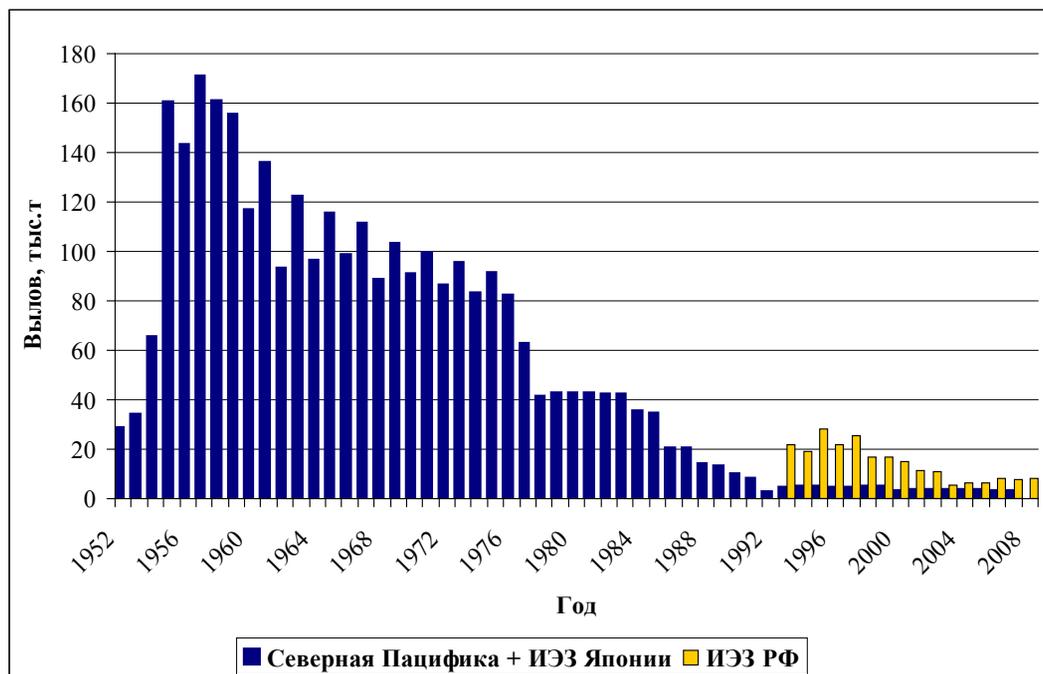


Рис. 2. Динамика японского дрефтерного промысла тихоокеанских лососей в Конвенционной зоне Северной Пацифики и исключительных экономических зонах (ИЭЗ) Японии и Российской Федерации в 1952–2008 гг. (по данным: Бугаев, 2015)

Fig. 2. Dynamics of Japanese driftnet fishery of Pacific salmon in the conventional zone of the North Pacific and exclusive economical zones of Japan and USSR/Russia in 1952–2008 (from: Бугаев, 2015)

Таким образом, исходя из истории прибрежного и дрефтерного лососевого промысла, понятно, что общая статистика уловов Японии на протяжении XX в. не отражает реальной динамики запасов лососей этой страны. До 1980-х гг. данные по японским уловам разумнее относить к общему тренду азиатских запасов, так как значительная часть вылова базировалась на добыче дальневосточных лососей. Отметим, что последнее негативно отражалось на их запасах в 1950–1970-е гг. Полноценный дифференцированный анализ динамики численности лососей России и Японии возможен только на основе промысловой статистики начиная с 1980-х гг., когда значительно сократился дрефтерный промысел в северо-западной части Тихого океана, а также активизировалась деятельность лососевых рыбоводных предприятий Японии.

Тем не менее, говоря о долгопериодной динамике численности тихоокеанских лососей Азии и Северной Америки, большинство отечественных и зарубежных специалистов отмечают определенную «волнообразную» цикличность уловов с подъемом в 1920–1940-е, спадом в 1950–1970-е и подъемом в 1980–2010-е гг. Подобные колебания уловов невозможно объяснить только влиянием масштабного дрефтерного промысла, который проводила Япония в Конвенционной зоне Северной Пацифики в середине XX в. Поэтому многие исследователи пришли к выводу, что значительную роль в формировании динамики запасов тихоокеанских лососей Азии и Северной Америки сыграли климато-океанологические факторы, влияющие на гидрологические условия нагула в бассейне Северной Пацифики (Impacts of climate..., 2008).

Из наиболее резонансных было предположение российских специалистов (Кляшторин, Любушин, 2005), которые показали, что существует определенная динамика запасов с цикличностью на уровне 50–70 лет, зависящая от глобальной температурной аномалии. На основе этой зависимости были построены прогностические тренды на перспективу 50 лет. Данный прогноз четко указывал на то, что после 2000 г. численность лососей пойдет на спад. Однако последующие 15 лет показали совершенно другую картину. Численность лососей в этот период не только не пошла на спад, но и достигла своего исторического максимума на рубеже первого и второго десятилетий 2000-х гг. При этом показатели глобальной температурной аномалии также имели тренд к повышению. Все это указывает на то, что 80–100-летнего периода наблюдений недостаточно для принятия прогностических решений на столь продолжительный срок, как 50 лет. Понятно, что макроциклическая динамика численности лососей заметно отличается от наших представлений, поэтому требуются дальнейшие наблюдения хода эволюции тихоокеанских лососей, чтобы провести более взвешенный анализ ситуации.

Оценка влияния искусственного воспроизводства на динамику запасов тихоокеанских лососей

Начиная с 1950-х гг. в странах Северотихоокеанского региона активно стало развиваться искусственное воспроизводство тихоокеанских лососей. В основном речь идет о пастбищном лососеводстве. По данным литературных источников (Maуama, Ishida, 2003; Атлас..., 2009; Марковцев, 2011; Miyakoshi et al., 2013) в настоящее время в бассейне Северной Пацифики функционирует порядка 800–850 лососевых рыбодных заводов (ЛРЗ) различных форм собственности. По странам воспроизводства средне-многолетнее количественное распределение ЛРЗ в первом десятилетии 2000-х гг. имело следующий вид: Россия — ~30–60; Япония — ~300–380; США (Аляска) — ~30–40; США (Вашингтон, Орегон, Айдахо и Калифорния) — ~140–150; Канада (Британская Колумбия) — ~180–200; Южная Корея — ~5–10. Приблизительные оценки количества ЛРЗ в странах Азиатско-Тихоокеанского региона связаны с тем, что по данным различных источников эти показатели варьируют, поэтому многие специалисты указывают порядковые величины их количественных оценок. В основном неточности связаны с различной трактовкой форм рыбодной деятельности отдельных предприятий, занимающихся искусственным воспроизводством тихоокеанских лососей. Кроме того, ЛРЗ, входящие в частный сектор собственности, зачастую могут по тем или иным причинам закрываться или, наоборот, открываться в зависимости от конъюнктуры рынка. Не следует также забывать о трагических событиях, связанных с цунами у восточного побережья Японии в 2011 г., когда было разрушено несколько рыбодных заводов, что внесло коррективы в статистику функционирующих ЛРЗ.

Начиная с 1990-х гг. ежегодный суммарный выпуск молоди тихоокеанских лососей всеми ЛРЗ Северной Пацифики составляет порядка 5 млрд экз. (NPAFC, <http://www.npafc.org>). Практически 100 %-ный вклад в культивирование пастбищного воспроизводства тихоокеанских лососей вносят Япония, США, Канада и Россия. Динамика выпуска молоди с ЛРЗ этих стран в 1952–2015 гг. представлена на рис. 3.

Анализ имеющихся данных показал, что на современном этапе развития пастбищной аквакультуры в странах Северотихоокеанского региона ежегодный среднемного-летний выпуск молоди лососей (тыс. экз.) различных видов составлял:

горбуша: Россия — 373297 (205400–610030), Япония — 86693 (6069–152790), США (Аляска) — 636025 (10–999343), США (ВОК) — 1879 (1–11851), Канада — 17913 (1–50257);

кета: Россия — 373395 (216311–712723), Япония — 1288432 (175674–2094214), США (Аляска) — 358402 (8–668681), США (ВОК) — 38635 (248–106254), Канада — 90429 (75–211698);

нерка: Россия — 8060 (270–16880), Япония — 535 (158–2858), США (Аляска) — 47234 (17–76894), США (ВОК) — 6743 (2–24855), Канада — 159973 (2250–281353);

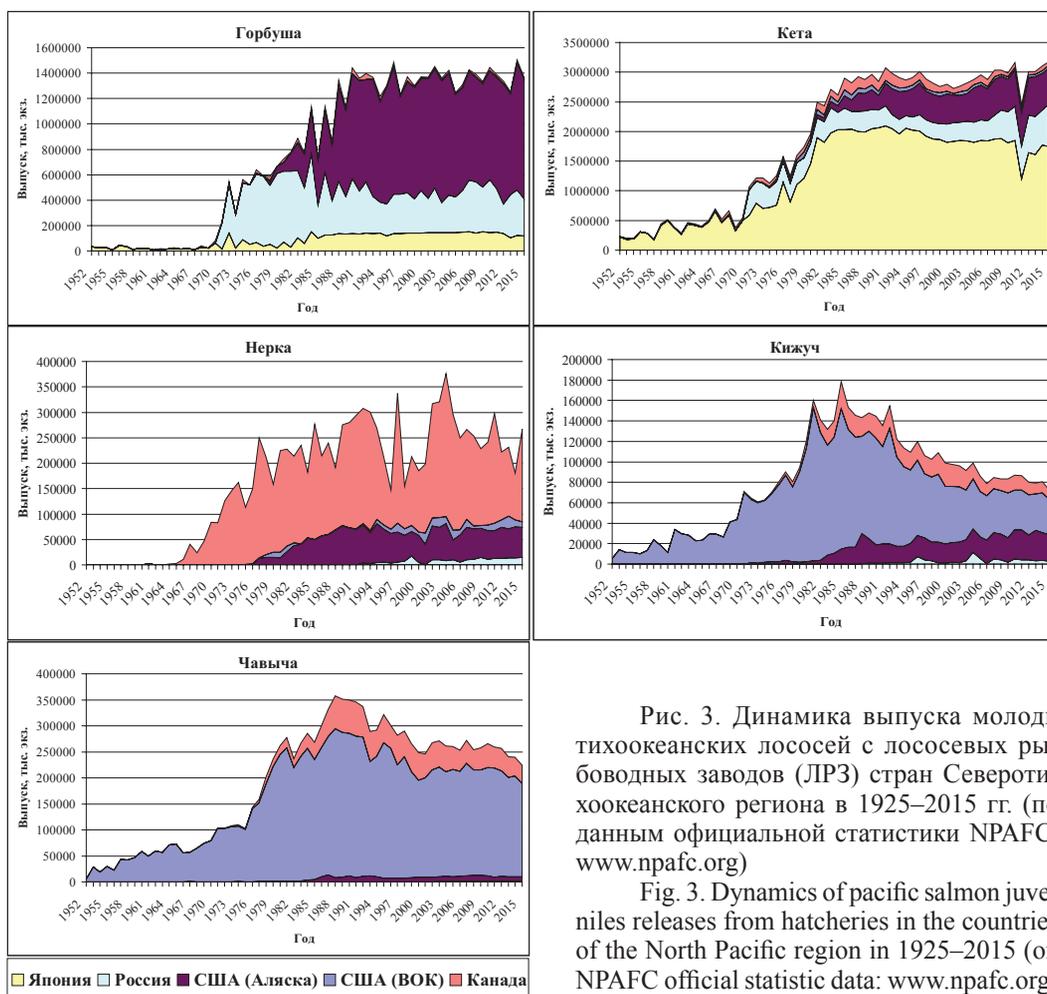


Рис. 3. Динамика выпуска молоди тихоокеанских лососей с лососевых рыбободных заводов (ЛРЗ) стран Северотихоокеанского региона в 1925–2015 гг. (по данным официальной статистики NPAFC, www.npafc.org)

Fig. 3. Dynamics of pacific salmon juveniles releases from hatcheries in the countries of the North Pacific region in 1925–2015 (on NPAFC official statistic data: www.npafc.org)

кижуч: Россия — 2976 (400–11398), США (Аляска) — 14375 (98–29818), США (ВОК) — 58660 (5542–149991), Канада — 12985 (7–26670);

чавыча: Россия — 883 (300–1541), США (Аляска) — 6011 (46–13199), США (ВОК) — 161187 (5590–285920), Канада — 34647 (70–65983).

Исходя из представленных данных по деятельности ЛРЗ в странах воспроизводства тихоокеанских лососей в бассейне Северной Пацифики, можно определить среднемноголетнюю структуру выпуска молоди заводских стад:

горбуша: Россия — 33 %, Япония — 8, США (Аляска) — 57, США (ВОК) — +, Канада — 2 %;

кета: Россия — 17 %, Япония — 60, США (Аляска) — 17, США (ВОК) — 2, Канада — 4 %;

нерка: Россия — 4 %, США (Аляска) — 21, США (ВОК) — 3, Канада — 72 %;

кижуч: Россия — 3 %, США (Аляска) — 16, США (ВОК) — 66, Канада — 15 %;

чавыча: Россия — +, США (Аляска) — 3, США (ВОК) — 80, Канада — 17 %.

Отметим, что основными центрами искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей по видам в бассейне Северной Пацифики являются следующие страны: *горбуша* — Россия и США (Аляска); *кета* — Япония, Россия и США (Аляска); *нерка* — Канада и США (Аляска); *кижуч* — США (ВОК), США (Аляска) и Канада; *чавыча* — США (ВОК) и Канада. Оценку влияния деятельности ЛРЗ перечисленных стран Северотихоокеанского региона на изменчивость величины запасов тихоокеанских лососей выполнили с помощью корреляционного анализа (табл. 1).

Полученные результаты показали, что наиболее стабильная положительная взаимосвязь между объемами выпуска молоди с ЛРЗ и величиной промысловых уловов (сглаженные значения по основному возрасту поколений возвратов) наблюдается для кеты во всех странах, осуществляющих достаточно масштабное воспроизводство этого вида. Полученные достоверные значения корреляций Пирсона по данному виду варьируют в пределах 0,56–0,88. Минимальные значения отмечены для России, а максимальные — для Японии. Это обусловлено тем, что в первом случае значительная часть промысла сосредоточена на диких запасах кеты, а во втором — практически весь береговой и прибрежный вылов базируется на заводских стадах. Столь заметный эффект искусственного воспроизводства кеты в бассейне Северной Пацифики в первую очередь связан с высокой толерантностью вида к условиям его выращивания, а также краткосрочностью пресноводного периода жизни.

По горбуше существует разнонаправленная тенденция взаимосвязи «выпуск–улов». Для России связь отсутствует, что вполне объяснимо доминирующей ролью диких стад в структуре промысла. У Японии связь отрицательная и высокая — $-0,71$. По нашему мнению, надо учитывать, что в этом случае данные по вылову охватывают период начиная с 1952 г., т.е. включают статистику уловов масштабного дрейферного промысла. Принимая во внимание относительно небольшие объемы фактического выпуска молоди горбуши с ЛРЗ Японии, взаимосвязь, вероятно, отражает эффект несогласованности чередования поколений четных и нечетных лет заводских японских и нативных дальневосточных стад, составляющих основу уловов. Кроме того, стабилизация объемов выпуска горбуши на ЛРЗ Японии к середине 1980-х гг. происходила на фоне снижения общей добычи вида японскими рыбодобывающими компаниями. В странах Северной Америки (США (Аляска) и Канада) тенденции взаимосвязи достаточно высоки и положительны — соответственно 0,60 и 0,49. Принимая во внимание, что горбуша является видом с коротким жизненным циклом, естественно предположить, что эффект от ее искусственного воспроизводства в Североамериканском регионе в большей степени зависит только от условий нагула молоди и созревающих рыб в морской период жизни. Следует учитывать, что с конца 1970-х и начала 1980-х гг., когда объемы выпуска горбуши с ЛРЗ США и Канады достигли более заметного уровня, прессинг японского дрейферного промысла уже не мог отражаться на динамике ее запасов в этих странах.

Таблица 1
Значения коэффициентов корреляции Пирсона (r) и доверительной вероятности (p) между величиной промысловых уловов и объемами выпуска молоди тихоокеанских лососей с рыболовных заводов стран бассейна Северной Пацифики по данным 1952–2015 гг.

Table 1
Values of Pearson correlation coefficients (r) and statistical significance (p) for links between changes of the pacific salmon commercial catches and these species releases from the hatcheries in the countries of the North Pacific basin in 1952–2015

Страна	Горбуша			Кета			Нерка			Кижуч			Чавыча					
	Период	N	r	Период	N	r	Период	N	r	Период	N	r	Период	N	r	p		
Россия	1971–2015	44	-0,08	1971–2015	41	0,56	1971–2015	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Япония	1952–2015	63	-0,71	1952–2015	60	0,88	1952–2015	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
США (Аляска)	1976–2015	39	0,60	1976–2015	36	0,78	1976–2015	37	0,51	< 0,001	1976–2015	39	0,22	0,178	1976–2015	36	-0,63	< 0,001
США (ВОК)	—	—	—	1952–2015	60	0,61	1952–2015	38	-0,68	< 0,001	1952–2015	63	0,09	0,491	1952–2015	60	-0,49	< 0,001
Канада	1980–2015	35	0,49	1958–2015	54	0,98	1964–2015	49	0,04	0,785	1970–2015	45	-0,32	< 0,05	1968–2015	44	-0,88	< 0,001

По трем видам с продолжительным периодом жизни — нерке, кижучу и чавыче — следует отметить, что в большинстве случаев достоверные значения коэффициентов корреляций их взаимосвязи «выпуск–улов» имеют отрицательную направленность. Исключением является лишь нерка США (Аляска), где имеется положительная связь на уровне $r = 0,51$. При этом следует уточнить, что аляскинская нерка — крупнейший в мире нативный запас этого вида. По-видимому, в этом случае срабатывает положительный эффект растворения объемов выпускаемой молоди с агрегацией диких стад. Относительно ЛРЗ США (ВОК) и Канады, где продуцируются основные запасы заводских стад нерки, кижуча и чавычи Северной Америки, можно отметить некоторые общие закономерности, которые выражаются либо в отсутствии связи, как по канадской нерке ($r = 0,04$) или кижучу западного побережья США ($r = 0,09$), либо в ее четко выраженном отрицательном характере, как у нерки США (ВОК) ($r = -0,68$) и чавычи обоих регионов США (соответственно $r = -0,63$ и $-0,49$) и Канады ($r = -0,88$). Данное отсутствие или наличие выраженного отрицательного характера связи «выпуск–улов» для ЛРЗ США (ВОК) и Канады трудно объяснить, поскольку в настоящее время относительно низкие уловы лососей в этих регионах Северной Америки в значительной степени формируются именно заводскими рыбами. Не исключено, что это проявление эффекта нерациональной хозяйственной деятельности по эксплуатации диких запасов нерки, кижуча и чавычи, а также нерегулируемой рыболовной деятельности в водоемах западного побережья США и Канады, в результате чего была нарушена генетическая целостность популяционной структуры некоторых наиболее значимых промысловых стад западного побережья США и Канады, а это привело к снижению жизнеспособности рыб, воспроизводящихся искусственно. Об этом и других экологических проблемах данного региона Северной Пацифики, которые эволюционировали на протяжении XX в. по мере развития рыбной отрасли, прекрасно написано в монографии Д. Лихатовича (2014). В рамках настоящей работы мы не можем уделять значительное внимание этому вопросу.

Подводя некий итог разделу, посвященному анализу динамики численности тихоокеанских лососей в различных странах бассейна Северной Пацифики, выскажу мнение, что представленные результаты даже на уровне тенденций уже много говорят о сложности и неоднозначности такого критерия, как «фактор численности». Поэтому его применение в качестве предиктора для оценки влияния изменчивости численности на любые физиологические параметры рыб должно быть взвешенным и не возводиться в абсолют.

Динамика индекса глобальной температурной аномалии

Индекс глобальной температурной аномалии воздуха приземных слоев атмосферы (GLB. Ts, или dT) является универсальным показателем общего потепления или охлаждения климата Земли относительно среднесреднего тренда. Именно этот критерий послужил основой для анализа изменчивости климата и флюктуаций запасов планктона и некоторых массовых промысловых видов рыб в отдельных районах Мирового океана, который был представлен в монографии Л.Б. Кляшторина и А.А. Любушина (2005). К сожалению, в связи с обширностью используемого материала непосредственно тихоокеанским лососям в этой работе было уделено недостаточно внимания. В основном в монографии был представлен обзор литературы североамериканских и японских специалистов. Тем не менее показанные закономерности влияния глобальной температурной аномалии на продуктивность некоторых региональных группировок стад лососей Северной Пацифики четко указывают на высокий уровень их сопряженности.

В настоящей работе, разделяя позицию представленных выше исследователей в выборе базового климатического фактора, мы использовали показатели родственного индекса глобальной температурной аномалии, но с акцентом для Северного полушария Земли (N. HEMI + dSST) (Peterson, Vose, 1997; Quayle et al., 1999; Smith, Reynolds, 2004, 2005; Smith et al., 2008). Этот индекс рассчитывается по данным всех метеорологических станций Земли как отклонение от среднего за период с 1951 по 1980 г. плюс

данные по температуре поверхности океана, рассчитанные Рейнольдсом (оптимальная интерполяция в узлы регулярной сетки). Таким образом, в отличие от использованного ранее индекса GLB. Ts (dT), критерий N. HEMI + dSST отражает не только общую ежегодную аномальность температуры воздуха, но также и океанических вод в Северном полушарии Земли, т.е. непосредственно зоны и среды нагула тихоокеанских лососей в бассейне северной части Тихого океана. Ранее в своих работах мы уже использовали данный индекс для оценки влияния различных климатических факторов на динамику численности азиатских стад горбуши и кеты (Бугаев, Тепнин, 2011; Bugaev, Ternin, 2012). Межгодовая динамика индекса N. HEMI + dSST по данным 1925–2015 гг. представлена на рис. 4.

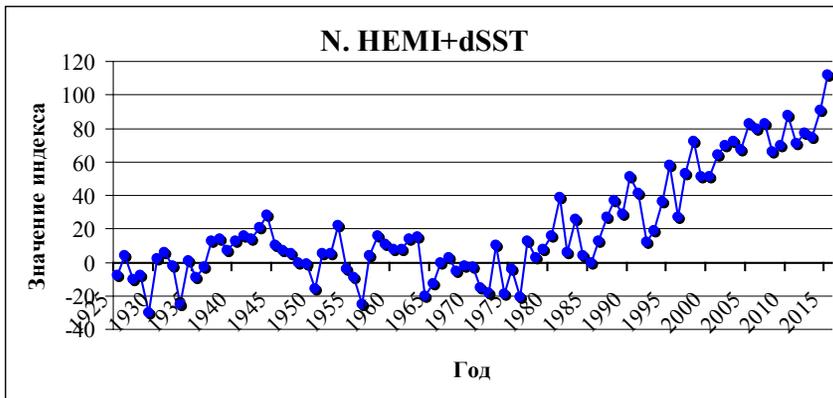


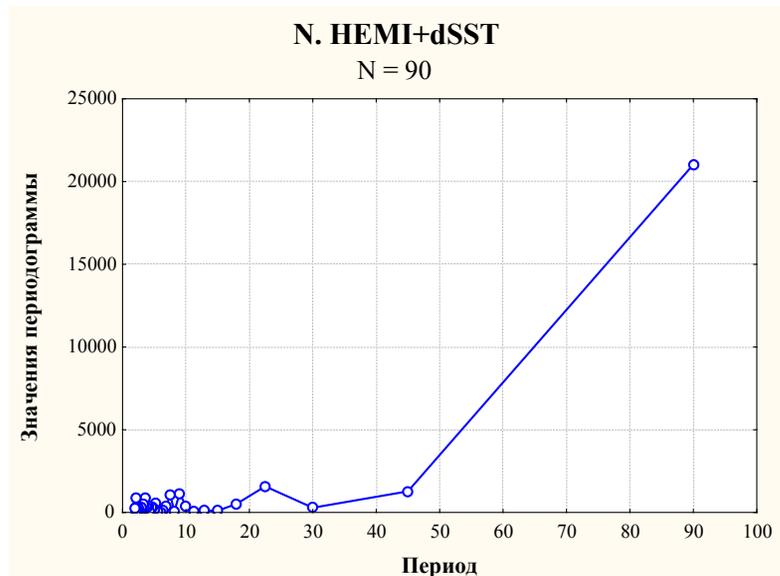
Рис. 4. Межгодовая динамика индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли по данным 1925–2015 гг.

Fig. 4. Interannual dynamics of the global temperature anomaly index (air temperature at the sea surface and the sea surface temperature) for the North Hemisphere

Анализ изменчивости временного ряда индекса показал, что приблизительно с конца 1980-х и начала 1990-х гг. наблюдается выраженный тренд на его увеличение. Периодограмма, полученная с помощью спектрального анализа Фурье, также показывает наличие одного четкого нерегулярного цикла (рис. 5). Это свидетельствует в пользу того, что выделение регулярной периодичности данного временного ряда требует более продолжительного периода наблюдений, поэтому получаемые закономерности в полной мере будут отражать только данный временной этап. Следовательно, прогнозирование отмечаемых тенденций может быть сопряжено с риском высокой ошибки.

Рис. 5. Периодограмма индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли, полученная с помощью спектрального анализа Фурье по данным 1925–2015 гг.

Fig. 5. Periodogram for variability of the global temperature anomaly index for the North Hemisphere in 1925–2015, determined by Fourier spectral analysis



Анализ временных рядов средней массы тела тихоокеанских лососей

Как отмечено выше, по объективным причинам в работе использован не полный набор имеющихся данных по средней массе тела тихоокеанских лососей, а только за период с 1961 по 2015 г. Ряды наблюдений по каждому виду включали период в 55 лет. Единственным исключением являются данные по горбуше из уловов на западном побережье США (ВОК). В данном случае фиксировали только уловы урожайных поколений нечетных лет, так как в четные годы численность горбуши в этом регионе крайне низкая и ее промысел не ведется. В результате был получен редуцированный ряд наблюдений, включающий 28 лет. Межгодовая динамика средней массы тела тихоокеанских лососей из промысловых уловов в странах Северотихоокеанского региона по данным 1961–2015 гг. представлена на рис. 6.

На основе этих данных были получены следующие среднемноголетние навески (кг) тихоокеанских лососей:

горбуша: Россия — 1,34 (1,10–1,62), Япония — 1,26 (0,94–1,79), США (Аляска) — 1,61 (1,23–2,22), США (ВОК) — 2,10 (1,37–2,96), Канада — 1,86 (1,39–2,98);
кета: Россия — 3,48 (2,80–4,05), Япония — 2,96 (2,12–3,76), США (Аляска) — 3,61 (3,07–4,13), США (ВОК) — 4,52 (3,48–5,22), Канада — 5,22 (4,34–6,26);
нерка: Россия — 2,74 (2,29–3,30), Япония — 2,07 (1,48–3,00), США (Аляска) — 2,71 (2,16–3,39), США (ВОК) — 2,60 (1,54–2,99), Канада — 2,78 (2,21–3,37);
кижуч: Россия — 3,14 (2,50–3,76), Япония — 2,53 (1,72–4,00), США (Аляска) — 3,41 (2,81–4,01), США (ВОК) — 3,20 (2,05–4,91), Канада — 3,29 (2,48–4,09);
чавыча: Россия — 8,20 (4,70–11,01), Япония — 4,87 (2,41–10,00), США (Аляска) — 7,83 (5,52–9,26), США (ВОК) — 6,17 (3,59–10,39), Канада — 6,82 (5,41–9,12).

Исходя из представленных данных, видно, что в основном тихоокеанские лососи Северной Америки имеют более высокие навески, чем в Азии. Единственный вид, средняя масса тела которого по данным российских уловов выше, чем во всех других странах, — чавыча. Но следует уточнить, что столь высокий показатель был получен по данным уловов 1960–1970-х гг. Впоследствии навески российской чавычи заметно уменьшились, приблизившись к среднему уровню других стран Северной Пацифики.

Анализируя динамику массовых показателей тихоокеанских лососей в целом, отметим, что большинство отмеченных трендов практически для всех стран Тихоокеанского кольца (Pacific Rim) имеют генеральную тенденцию к уменьшению навесок. Исключением стабильно остается Япония, которая является единственной страной, где данный тренд имеет четкий положительный характер, причем это не зависит от видовой принадлежности лососей. Кроме того, в период с 1960-х и до конца 1980-х гг. навески всех видов лососей в японских уловах остаются минимальными по сравнению с другими странами.

По нашему мнению, этому может быть лишь одно объяснение. Принимая во внимание, что Япония в течение 1960–1980-х гг. вела достаточно активный дрейфтерный промысел в открытых водах северо-западной части Тихого океана, значительная часть уловов страны была представлена созревающими и частично неполовозрелыми рыбами, т.е. совершающими соответственно преднерестовые и нагульные миграции. На примере нерки можно отметить, что доля неполовозрелых рыб в дрейфтерных уловах японских судов варьировала на уровне 30–50 % (Harris, 1989), однако основу уловов все-таки представляли созревающие тихоокеанские лососи — горбуша и кета.

Учитывая описанные ранее тенденции по приросту средней массы лососей на заключительном этапе морского периода жизни (Бугаев, 2015), становится понятно, что в этом случае наблюдается расхождение навесок рыб из дрейфтерных (созревающие + неполовозрелые особи) и прибрежно-речных (производители) уловов. На представленных графиках (рис. 6) четко видно, что по мере сокращения дрейфтерного промысла (см. рис. 2) и увеличения выпуска заводской молоди (см. рис. 3) наблюдается увеличение навески тихоокеанских лососей в промысловых уловах Японии. Последнее связано именно с тем, что в 1990-е гг. основной японский промысел сместился в прибрежную зону и реки

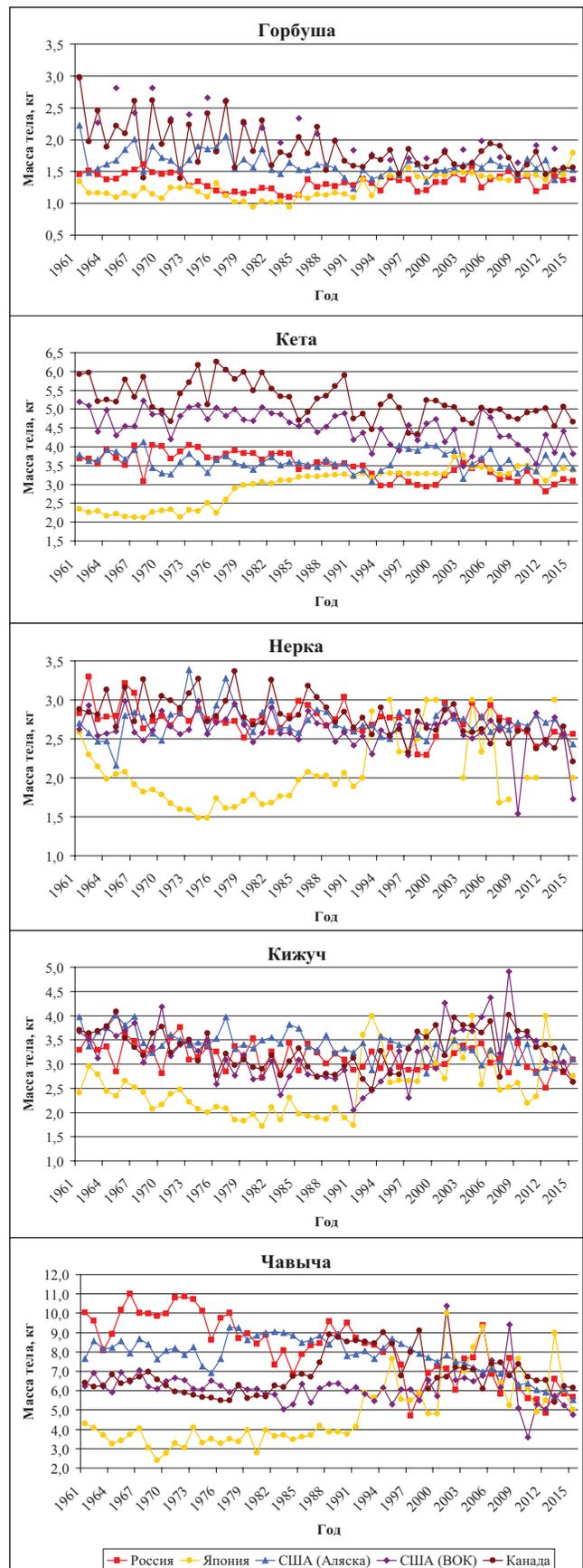
Рис. 6. Динамика средней массы тела тихоокеанских лососей из промысловых уловов стран Северотихоокеанского региона в 1961–2015 гг.

Fig. 6. Dynamics of mean body weight of pacific salmon in commercial catches, by countries

о-вов Хоккайдо и Хонсю, где осуществлялась добыча только созревших производителей.

При проведении исследований, связанных с оценкой численности, факт присутствия в уловах рыб разной стадии зрелости не критичен, поскольку количественные показатели созревающих и зрелых особей не изменятся, так как все эти лососи в конечном итоге участвуют в возврате производителей в родные водоемы в один и тот же год. В данном случае это лишь вопрос периодики и места их вылова. Но применительно к исследованиям, связанным с оценкой размерно-массовых показателей, использование подобных данных исключается, поскольку тенденции их изменчивости будут иметь не природные, а антропогенные причины. Поэтому, к сожалению, мы вынуждены исключить японские данные из дальнейшего анализа.

Говоря о видовой специфике динамики средней массы тела тихоокеанских лососей, можно отметить, что всем видам присущ субтрендовый характер изменчивости этого показателя. В основном это проявляется в том, что в отдельные периоды наблюдений отмечается снижение и последующее (или наоборот) повышение массы тела рыб. Понятно, что подобные закономерности являются реакцией на изменчивость условий оби-



тания лососей. Тем не менее при рассмотрении многолетних рядов возникает ситуация, когда именно продолжительность данных субтрендов временных серий и будет определять общие зафиксированные в истории исследований тенденции изменчивости навесок. Например, это четко видно у горбуши России, средняя масса тела которой до середины 1980-х гг. имела тенденцию к снижению, а затем, наоборот, к повышению. Соответственно, исходя из сходной продолжительности и разнонаправленности субтрендов, общий тренд 1961–2015 гг. по этому виду будет нейтральным.

Таким образом, проведенный анализ динамики временных рядов средней массы тела тихоокеанских лососей из промысловых уловов основных стран воспроизводства тихоокеанских лососей в бассейне Северной Пацифики показал, что по сути любые выявленные тенденции изменчивости данного показателя будут иметь субтрендовую природу, исключая универсальность зависимостей. Понятно, что это напрямую связано с многофакторностью условий среды, влияющих на рост рыб на различных этапах онтогенеза. В связи с этим всегда необходимо учитывать периодичность тенденций при формулировании тех или иных выводов о характере изменчивости размерно-массовых показателей тихоокеанских лососей.

Оценка влияния численности стад и глобальной температурной аномалии на среднюю массу тела тихоокеанских лососей

Результаты моделирования многомерных (два предиктора) регрессионных зависимостей изменчивости средней массы тела тихоокеанских лососей от флюктуаций их численности и колебаний глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли представлены в табл. 2–5 и на рис. 7–10.

Анализируя полученные данные, можно отметить, что во всех рассматриваемых регионах/странах Северной Пацифики в большинстве случаев отмечаются достоверные взаимосвязи случайной зависимой переменной (масса тела) от двух независимых переменных (улов и N . NEMI + dSST). Принимая во внимание, что в работе использована множественная регрессия, имеет смысл оценить, какой из факторов является лучшим предиктором для характеристики выявленных комплексных зависимостей.

Россия. В пределах Дальнего Востока России тихоокеанские лососи широко распространены, особенно такие массовые виды, как горбуша и кета. Поэтому исторически выделяют несколько основных промыслово-значимых региональных центров воспроизводства, где сосредоточено более 90 % добычи всех видов лососей. Перечень данных регионов следующий: горбуша и кета — западная и восточная Камчатка, Сахалин, южные Курильские острова, р. Амур, материковое побережье Охотского моря; нерка, кижуч и чавыча — западная и восточная Камчатка. В каждом регионе существует своя динамика запасов тихоокеанских лососей, поэтому результаты любых исследований, связанных с оценками численности стад, могут заметно различаться в зависимости от географии воспроизводства.

Тем не менее существуют общие тенденции к увеличению численности тихоокеанских лососей на рубеже XX и XXI веков как непосредственно на Дальнем Востоке России, так и в других странах Северотихоокеанского региона. Поэтому правомочно оценить влияние данной закономерности на уровне суммарных уловов отдельных стран, являющихся мировыми центрами воспроизводства/добычи лососевых ресурсов. В этом случае генерализация данных представляется еще более уместной, так как в качестве второго предиктора используется индекс глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли. Понятно, что данный показатель является универсальным для любых гидробионтов, обитающих в экосистеме Северной Пацифики.

Таким образом, анализ полученных данных показал, что для тихоокеанских лососей российского происхождения наиболее высокие коэффициенты множественной регрессии (R) были получены для кеты и чавычи — соответственно 0,75 и 0,86. При этом в обоих случаях наибольшая нагрузка по $Beta$ -коэффициентам приходилась на показатели глобальной температурной аномалии (b_2) — $-0,506$ у кеты и $-0,966$ у ча-

Таблица 2

Результаты многомерного регрессионного моделирования взаимосвязей средней массы тихоокеанских лососей России с их уловами (прибрежно-речной промысел на Дальнем Востоке, тыс. экз.) и среднегодовыми показателями индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли (N. HEMI + dSST) по данным 1961–2015 гг.

Table 2

Parameters of multi-dimensional dependence of the pacific salmon's mean body weight on their annual catch in the Russian coastal and river waters (10^3 ind.) and the global temperature anomaly index for the North Hemisphere for 1961–2015

Вид	Общие статистические показатели				Статистические показатели коэффициентов регрессии						
	R	R ²	SE	F	p	Параметр	Beta	SE (Beta)	B	SE (B)	p
Горбуша	0,44	0,19	0,115	6,089	< 0,010	b_0 (свободный член)			1,386	0,026	< 0,001
						b_1 (улов)	-0,619	0,178	0,000	< 0,010	
						b_2 (N. HEMI + dSST)	0,465	0,178	0,002	< 0,010	
Кета	0,75	0,56	0,233	32,651	< 0,001	b_0 (свободный член)			3,762	0,048	< 0,001
						b_1 (улов)	-0,281	0,147	0,000	0,062	
						b_2 (N. HEMI + dSST)	-0,506	0,147	-0,006	< 0,010	
Нерка	0,38	0,14	0,179	4,332	< 0,050	b_0 (свободный член)			2,816	0,035	< 0,001
						b_1 (улов)	-0,343	0,296	0,000	0,253	
						b_2 (N. HEMI + dSST)	-0,039	0,296	0,000	0,896	
Кижуч	0,43	0,18	0,246	5,892	< 0,010	b_0 (свободный член)			3,296	0,060	< 0,001
						b_1 (улов)	-0,216	0,132	0,000	0,107	
						b_2 (N. HEMI + dSST)	-0,310	0,132	-0,002	< 0,050	
Чавыча	0,86	0,74	0,862	74,250	< 0,001	b_0 (свободный член)			11,083	0,402	< 0,001
						b_1 (улов)	-0,348	0,080	-0,009	< 0,001	
						b_2 (N. HEMI + dSST)	-0,966	0,080	-0,051	< 0,001	

Примечание. Здесь и далее статистические параметры: R — коэффициент множественной регрессии, R² — коэффициент детерминации, SE — стандартная ошибка, F — значение F-критерия, p — доверительная вероятность, b_0 — свободный член уравнения, b_1 , b_2 — коэффициенты уравнения регрессии, Beta и B — стандартизованные и нестандартизованные коэффициенты регрессии (массы). Общие показатели для всех видов: количество значений в каждом ряде наблюдений — N = 55; число степеней свободы для каждой регрессии — $df = 2, 52$.

Таблица 3
 Результаты многомерного регрессионного моделирования взаимосвязей средней массы тихоокеанских лососей США (Аляска) с численностью их уловов и среднегодовыми показателями индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли (N. HEMI + dSST) по данным 1961–2015 гг.

Table 3
 Parameters of multi-dimensional dependence of the pacific salmon mean body weight on their annual catch in the Alaskan waters (10³ ind.) and the global temperature anomaly index for the North Hemisphere for 1961–2015

Вид	Общие статистические показатели				Статистические показатели для коэффициентов регрессии						
	R	R ²	SE	F	p	Параметр	Beta	SE (Beta)	B	SE (B)	p
Горбуша	0,62	0,38	0,145	16,067	< 0,001	b_0 (свободный член) b_1 (улов) b_2 (N. HEMI + dSST)	-0,796 0,247	0,180 0,180	1,802 0,000 0,001	0,039 0,000 0,001	< 0,001 < 0,001 0,176
Кета	0,20	0,04	0,242	1,080	0,348	b_0 (свободный член) b_1 (улов) b_2 (N. HEMI + dSST)	0,344 -0,302	0,236 0,236	3,509 0,000 -0,002	0,086 0,000 0,002	< 0,001 0,151 0,206
Нерка	0,35	0,12	0,188	3,565	< 0,050	b_0 (свободный член) b_1 (улов) b_2 (N. HEMI + dSST)	-0,338 -0,015	0,163 0,163	2,839 0,000 0,000	0,055 0,000 0,001	< 0,001 < 0,050 0,929
Кижуч	0,57	0,33	0,238	12,703	< 0,001	b_0 (свободный член) b_1 (улов) b_2 (N. HEMI + dSST)	0,029 -0,587	0,131 0,131	3,547 0,000 -0,005	0,075 0,000 0,001	< 0,001 0,829 < 0,001
Чавыча	0,81	0,65	0,564	48,889	< 0,001	b_0 (свободный член) b_1 (улов) b_2 (N. HEMI + dSST)	0,399 -0,561	0,089 0,089	6,641 0,003 -0,017	0,424 0,001 0,003	< 0,001 < 0,001 < 0,001

Таблица 4

Результаты многомерного регрессионного моделирования взаимосвязей средней массы тихоокеанских лососей США (Вашингтон, Орегон и Калифорния) с численностью их уловов и среднегодовыми показателями индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли (N. HEMI + dSST) по данным 1961–2015 гг.

Table 4

Parameters of multi-dimensional dependence of the pacific salmon's mean body weight on their annual catch in the waters of Washington, Oregon and California (10³ ind.) and the global temperature anomaly index for the North Hemisphere for 1961–2015

Вид	Общие статистические показатели					Статистические показатели для коэффициентов регрессии					
	R	R ²	SE	F	P	Параметр	Beta	SE (Beta)	B	SE (B)	P
Горбуша	0,83	0,69	0,237	27,538	< 0,001	b ₀ (свободный член)			2,537	0,098	< 0,001
						b ₁ (улов)		–0,129	0,112	0,000	0,264
						b ₂ (N. HEMI + dSST)		–0,834	0,112	–0,010	0,001
Кета	0,62	0,39	0,348	16,629	< 0,001	b ₀ (свободный член)			4,913	0,125	< 0,001
						b ₁ (улов)		–0,249	0,188	0,000	0,190
						b ₂ (N. HEMI + dSST)		–0,404	0,188	–0,006	0,003
Нерка	0,33	0,11	0,235	3,261	< 0,050	b ₀ (свободный член)			2,685	0,091	< 0,001
						b ₁ (улов)		–0,004	0,168	0,000	0,981
						b ₂ (N. HEMI + dSST)		–0,336	0,168	–0,003	0,001
Кижуч	0,13	0,02	0,569	0,424	0,656	b ₀ (свободный член)			3,070	0,284	< 0,001
						b ₁ (улов)		0,060	0,222	0,000	0,788
						b ₂ (N. HEMI + dSST)		0,168	0,222	0,003	0,004
Чавыча	0,19	0,04	0,982	0,943	0,395	b ₀ (свободный член)			6,827	0,501	< 0,001
						b ₁ (улов)		–0,217	0,167	0,000	0,201
						b ₂ (N. HEMI + dSST)		–0,189	0,167	–0,006	0,005

Примечание. Горбуша — N = 28, так как имеется ряд наблюдений только для нечетных лет.

Таблица 5
 Результаты многомерного регрессионного моделирования взаимосвязей средней массы тихоокеанских лососей Канады с численностью их уловов и среднегодовыми показателями индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли (N. HEMI + dSST) по данным 1961–2015 гг.

Table 5
 Parameters of multi-dimensional dependence of the pacific salmon mean body weight on their annual catch in the Canadian waters (10^3 ind.) and the global temperature anomaly index for the North Hemisphere for 1961–2015

Вид	Общие статистические показатели				Статистические показатели для коэффициентов регрессии							
	R	R ²	SE	F	p	Параметр	Beta	SE (Beta)	B	SE (B)	p	
Горбуша	0,42	0,17	0,332	5,486	< 0,010	b_0 (свободный член)			2,074	0,107	< 0,001	
						b_1 (улов)			0,135	0,000	0,371	
						b_2 (N. HEMI + dSST)			0,135	-0,005	0,001	< 0,010
Кета	0,64	0,41	0,377	18,055	< 0,001	b_0 (свободный член)			5,698	0,115	< 0,001	
						b_1 (улов)			0,109	0,000	< 0,050	
						b_2 (N. HEMI + dSST)			0,109	-0,010	0,002	< 0,001
Нерка	0,69	0,47	0,188	23,283	< 0,001	b_0 (свободный член)			2,933	0,056	< 0,001	
						b_1 (улов)			0,105	0,000	0,756	
						b_2 (N. HEMI + dSST)			0,105	-0,005	0,001	< 0,001
Кижуч	0,36	0,13	0,395	3,795	< 0,050	b_0 (свободный член)			3,847	0,224	< 0,001	
						b_1 (улов)			0,238	0,000	< 0,010	
						b_2 (N. HEMI + dSST)			0,238	-0,006	0,003	< 0,050
Чавыча	0,54	0,29	0,866	10,692	< 0,001	b_0 (свободный член)			9,093	0,632	< 0,001	
						b_1 (улов)			0,257	-0,002	0,001	< 0,010
						b_2 (N. HEMI + dSST)			0,257	-0,022	0,008	< 0,001

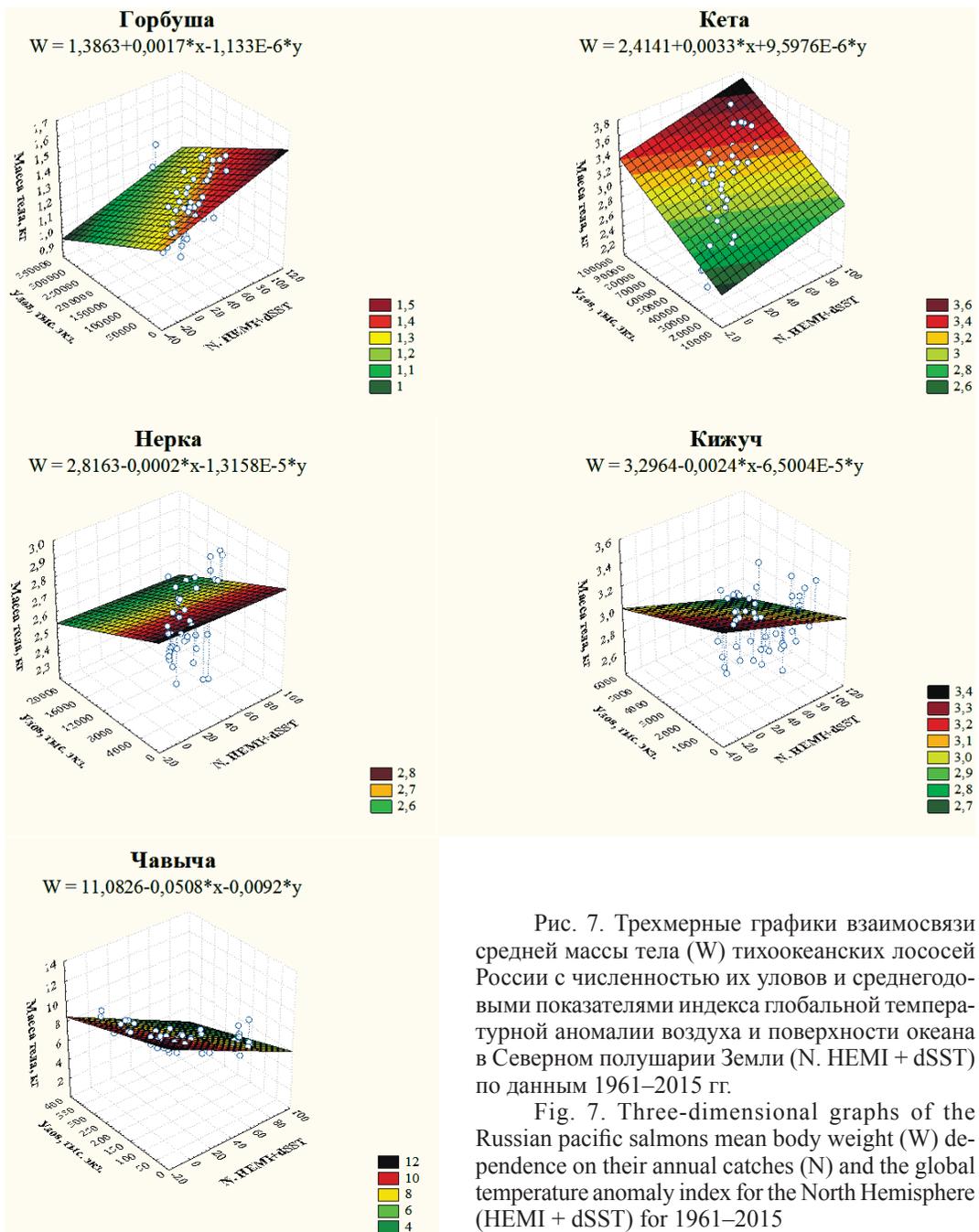


Рис. 7. Трехмерные графики взаимосвязи средней массы тела (W) тихоокеанских лососей России с численностью их уловов и среднегодовыми показателями индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли (N. HEMI + dSST) по данным 1961–2015 гг.

Fig. 7. Three-dimensional graphs of the Russian pacific salmon mean body weight (W) dependence on their annual catches (N) and the global temperature anomaly index for the North Hemisphere (HEMI + dSST) for 1961–2015

вычи. По фактору численности показатели данных коэффициентов (b_1) также были относительно высоки — соответственно $-0,281$ и $-0,348$. Во всех случаях наблюдался отрицательный характер воздействия $Beta$ -коэффициентов, что свидетельствует о негативном комплексном влиянии высокой температурной аномалии и увеличения численности на рост этих видов.

Обращаем внимание на тот факт, что при интерпретации результатов нельзя говорить об отрицательном воздействии каждого фактора в отдельности. При дифференцированном подходе корреляция зависимой переменной с каждым из предикторов может иметь слабовыраженный или даже нейтральный характер. Множественное регрессионное моделирование позволяет получить только комплексную оценку воздействия независимых факторов на зависимый.

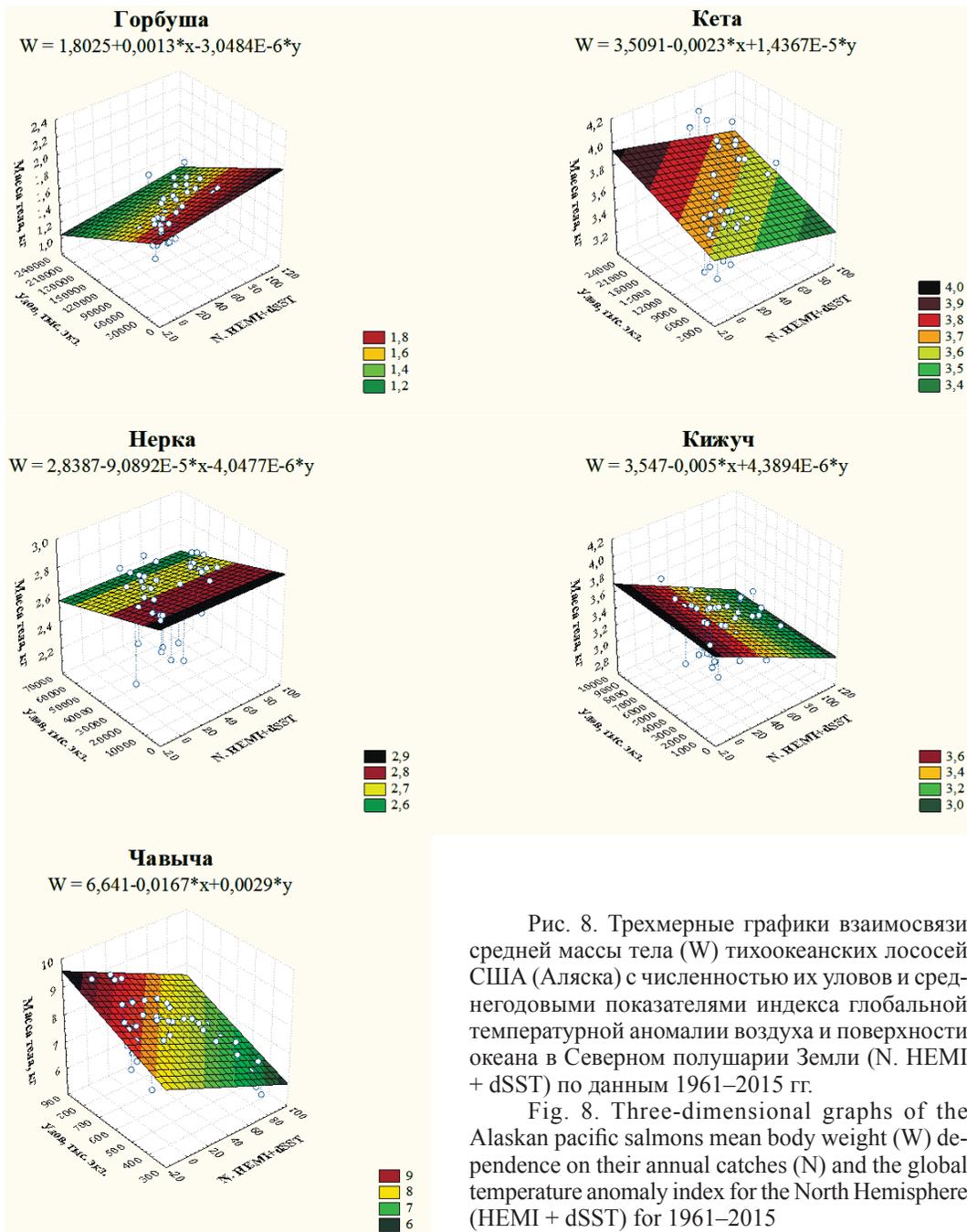


Рис. 8. Трехмерные графики взаимосвязи средней массы тела (W) тихоокеанских лососей США (Аляска) с численностью их уловов и среднегодовыми показателями индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли (N. HEMI + dSST) по данным 1961–2015 гг.

Fig. 8. Three-dimensional graphs of the Alaskan Pacific salmon mean body weight (W) dependence on their annual catches (N) and the global temperature anomaly index for the North Hemisphere (HEMI + dSST) for 1961–2015

У горбуши, нерки и кижуча коэффициенты множественной регрессии по статистической классификации были умеренными и достаточно близкими по значениям, варьируя в пределах $R = 0,38–0,44$. При этом по *Beta*-коэффициентам у горбуши отмечена выраженная отрицательная взаимосвязь с численностью $b_1 = -0,619$ и положительная с температурной аномалией $b_2 = 0,465$. У нерки изменчивость навесок в основном определялась фактором численности ($b_1 = -0,343$) при практически нейтральном воздействии температурной аномалии ($b_2 = -0,039$). У кижуча, как и у кеты с чавычей, воздействие обоих факторов имело отрицательный характер, но отличалось равновесным распределением нагрузок (по численности $b_1 = -0,216$ и по температурной аномалии $b_2 = -0,310$).

США (Аляска). У аляскинских стад тихоокеанских лососей наиболее значимые взаимосвязи средней массы тела рыб с численностью уловов и глобальной температурной

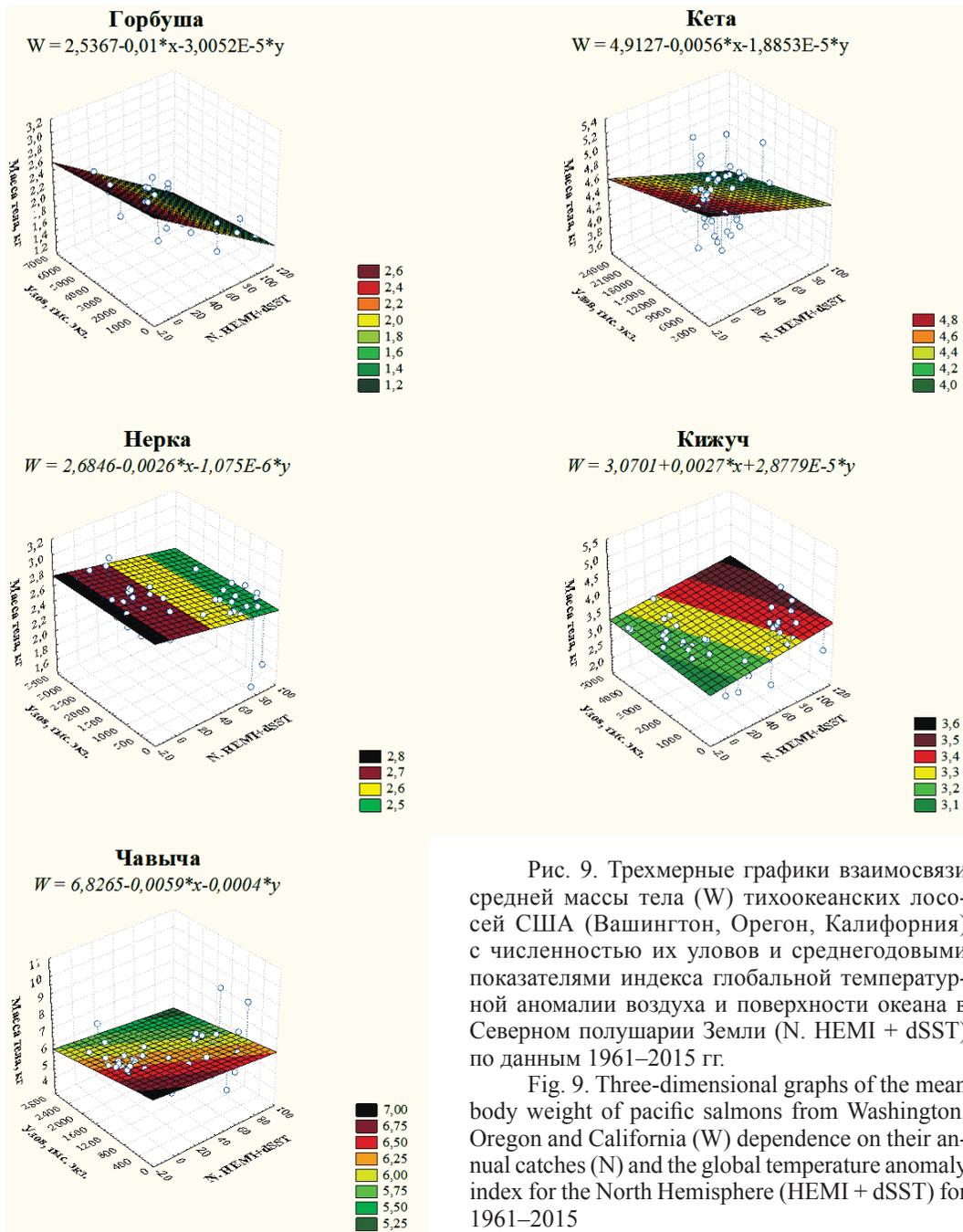


Рис. 9. Трехмерные графики взаимосвязи средней массы тела (W) тихоокеанских лососей США (Вашингтон, Орегон, Калифорния) с численностью их уловов и среднегодовыми показателями индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли (N. HEMI + dSST) по данным 1961–2015 гг.

Fig. 9. Three-dimensional graphs of the mean body weight of pacific salmon from Washington, Oregon and California (W) dependence on their annual catches (N) and the global temperature anomaly index for the North Hemisphere (HEMI + dSST) for 1961–2015

аномалией были отмечены у чавычи ($R = 0,81$), горбуши ($R = 0,62$) и кижуча ($R = 0,57$). У чавычи и кижуча максимальная векторная нагрузка комплексного воздействия приходилась на температурную аномалию, соответственно $b_2 = -0,561$ и $-0,587$, а у горбуши — на фактор численности — $b_1 = -0,796$. Как видно из этих данных, все определяющие предикторы имели отрицательный характер воздействия.

У нерки коэффициент множественной регрессии был умеренным — $R = 0,35$. При этом фактор численности был определяющим и имел отрицательное воздействие — $b_1 = -0,338$. Но в целом комплексное влияние обоих предикторов проявляется весьма слабо, так как зависимость объясняется только на 12 % ($R^2 = 0,12$).

У кеты взаимосвязь средней массы тела с численностью уловов и глобальной температурной аномалией не прослеживалась, так как коэффициент множественной

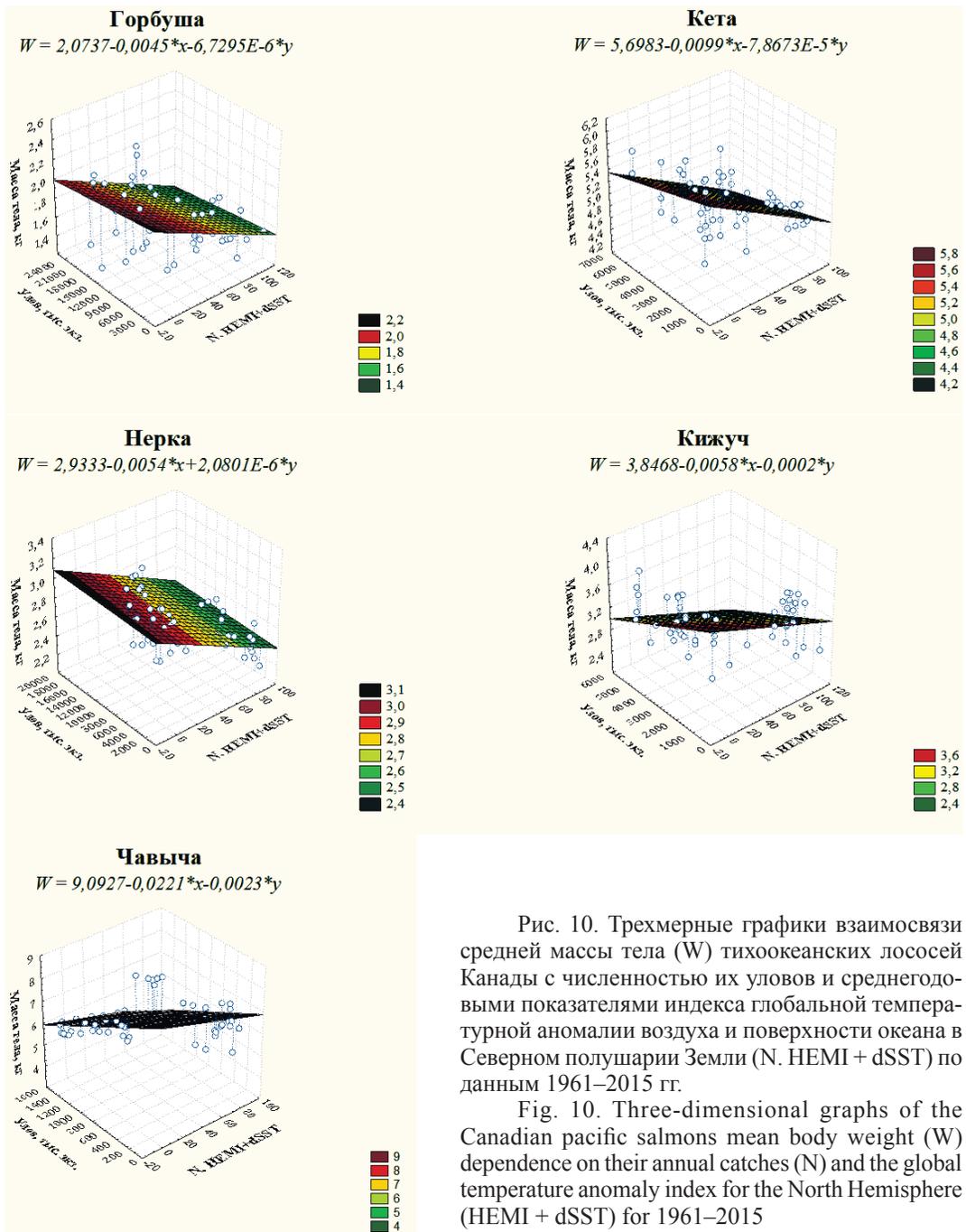


Рис. 10. Трехмерные графики взаимосвязи средней массы тела (W) тихоокеанских лососей Канады с численностью их уловов и среднегодовыми показателями индекса глобальной температуры аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли (N. HEMI + dSST) по данным 1961–2015 гг.

Fig. 10. Three-dimensional graphs of the Canadian pacific salmon mean body weight (W) dependence on their annual catches (N) and the global temperature anomaly index for the North Hemisphere (HEMI + dSST) for 1961–2015

регрессии недостоверен и низкий — $R = 0,20$. Принимая во внимание, что данный вид достаточно многочислен на Аляске, затруднительно объяснить отсутствие реакции на воздействие обоих предикторов. Возможно, определяющими являются другие факторы, так как основные промысловые стада кеты в этом регионе сосредоточены в трех реках — Юкон, Кускоквим и Нушагак, т.е. представляют наиболее северный центр воспроизводства данного вида на североамериканском побережье.

США (ВОК). Данный регион включает три штата США — Вашингтон, Орегон и Калифорнию, которые по лососевым ресурсам отличаются от Аляски и Канады тем, что здесь имеются сравнительно небольшие запасы массовых видов лососей — горбуши, кеты и нерки, а запасы малочисленных видов — кижуча и чавычи, — наоборот,

относительно высокие. Причем последние два вида практически на 100 % являются продуктом пастбищной аквакультуры. Как показано выше, объемы выпуска молоди кижуча и чавычи с рыбоводных заводов ВОК составляют порядка 70–80 % от величины искусственного воспроизводства этих видов в пределах всех стран Северной Пацифики.

Учитывая, что кижуч и чавыча составляют значительную часть региональных уловов лососей, рассмотрим зависимость их средних навесок от численности и глобальной температурной аномалии в первую очередь. Из представленных данных видно, что в обоих случаях связи недостоверны и коэффициенты множественной регрессии очень низкие — у кижуча $R = 0,12$, у чавычи $R = 0,19$. Возможно, это связано именно с заводским происхождением данных видов, так как кижуча и чавычу наиболее долго подращивают в выростных бассейнах на ЛРЗ. Как правило, их выпускают с достаточно высокой навеской. Даже на российских ЛРЗ чавычу подращивают в среднем до 9–10 г (максимально до 19–20 г), а кижуча (двухгодовики) — до 6–13 г (максимально до 20–30 г) (Бугаев и др., 2015б). Поэтому не исключено, что темп их роста в меньшей степени зависит от численности, так как ежегодные выпуски достаточно стандартны по объемам, а также менее подвержен прямому воздействию температурного фактора.

Наиболее высокие показатели взаимосвязи величины навески рыб с их численностью и глобальной температурной аномалией в ВОК были отмечены у горбуши и кеты. В обоих случаях зафиксированы достоверные и высокие коэффициенты множественной регрессии — у горбуши $R = 0,83$ и у кеты $R = 0,62$. Основным предиктором, отрицательно влияющим на рост горбуши и кеты, был температурный фактор — соответственно $b_2 = -0,834$ и $-0,404$. У нерки показатель данной взаимосвязи достигал первого уровня значимости, но был относительно низким — $R = 0,33$. Объяснение признака зависимости по двум предикторам составляло всего 11 % ($R^2 = 0,11$). Тем не менее, как и в случае с горбушей и кетой, основным отрицательным элементом влияния на рост нерки также был определен температурный фактор — $b_2 = -0,336$.

Канада. Канадские запасы тихоокеанских лососей приблизительно с середины 1990-х гг. значительно сократились (почти в 3–5 раз) относительно их уровня в 1920–1980-е гг. В первую очередь это было связано с антропогенным воздействием непосредственно при промысле лососей, а также на экологию среды их обитания (Лихатович, 2014). Немаловажную роль в негативном состоянии запасов канадских лососей сыграло их неконтролируемое искусственное воспроизводство. В настоящее время в Канаде с ЛРЗ ежегодно выпускается порядка 70 % нерки и 15–20 % чавычи и кижуча от общих объемов выпусков этих видов лососей всеми странами Севернотихоокеанского региона.

У канадских лососей наиболее высокие показатели комплексной взаимосвязи величины навески рыб с их численностью и глобальной температурной аномалией были отмечены у кеты и нерки — соответственно $R = 0,64$ и $0,69$. У остальных трех видов данные связи были достоверными и умеренными: горбуша — $R = 0,42$, кижуч — $R = 0,36$ и чавыча — $R = 0,54$. У массовых видов лососей основным фактором, влияющим на рост массы тела, была глобальная температурная аномалия: горбуша — $b_2 = -0,444$, кета — $b_2 = -0,648$ и нерка — $b_2 = -0,678$. У кижуча и чавычи нагрузка предиктора численности заметно преобладала над температурным фактором — соответственно $b_1 = -0,649$ и $-1,054$. Однако и влияние глобальной температурной аномалии на рост этих видов также было достаточно заметным — у кижуча — $b_2 = -0,491$ и у чавычи — $b_2 = -0,691$. Отметим, что в Канаде у всех видов тихоокеанских лососей характер взаимосвязи оставался отрицательным.

Подводя итог проведенному анализу взаимосвязи средней массы тела тихоокеанских лососей с динамикой их численности и изменчивостью индекса глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли, следует отметить общие закономерности, характерные для всех стран Северной Пацифики.

1. В большинстве случаев (~85 %) у всех видов тихоокеанских лососей наблюдалась достоверная комплексная взаимосвязь «масса тела — численность + глобальная

температурная аномалия». Распределение по значимости коэффициентов множественной регрессии соответствовало: $R < 0,3$ — 15 %, $R > 0,3 \leq 0,6$ — 45, $R > 0,6$ — 40 %. По странам воспроизводства/добычи наиболее высокая взаимосвязь ($R > 0,6$) была выявлена у следующих видов: Россия — кета и чавыча; США (Аляска) — горбуша и чавыча; США (Вашингтон, Орегон, Калифорния) — горбуша и кета; Канада — кета и нерка.

2. При наличии взаимосвязи характер комплексного влияния по главному фактору (предиктору) той или иной независимой переменной имел отрицательное воздействие на среднюю массу тела тихоокеанских лососей.

3. Приблизительно у 70 % выявленных взаимосвязей определяющим вектором нагрузки регрессионной модели выступал фактор глобальной аномалии температуры. Фактор численности был определяющим у горбуши и нерки Дальнего Востока России и Аляски (США) при положительном влиянии температурного предиктора в первом случае и нейтральном — во втором.

Заключение

Приведенный в работе материал охватывает значительный исторический период, характеризующий динамику запасов тихоокеанских лососей на уровне стран их основного воспроизводства/добычи в бассейне Северной Пацифики в 1925–2015 гг. Накопленные данные позволили провести анализ временных рядов уловов, оценить влияние искусственного воспроизводства на структуру промысла и определить многолетние закономерности изменчивости средней массы тела тихоокеанских лососей. На основе полученной информации была выполнена оценка комплексного влияния численности стад и глобальной температурной аномалии воздуха и поверхности океана в Северном полушарии Земли на навеску рыб в промысловых уловах стран Северотихоокеанского региона.

Результаты проведенных исследований показали, что у большинства тихоокеанских лососей (~85 %) наблюдалась достоверная комплексная взаимосвязь «масса тела — численность + глобальная температурная аномалия». Наиболее значимым фактором (~70 %), воздействующим на формирование массы тела лососей, в основном выступала температурная аномалия. Фактор численности в большей степени влиял на рост двух видов — горбуши и нерки. Это характерно для Азии (Россия) и Северной Америки (США (Аляска)). Причем у горбуши из этих регионов воздействие температурного фактора имело положительный тренд, а у нерки — нейтральный.

Кроме того, полученные данные показали, что во всех случаях независимые переменные (предикторы) по доминирующему вектору показывают отрицательное воздействие. Теоретически это означает, что факторы численности и глобальной температурной аномалии выступали как лимитирующие рост тихоокеанских лососей. Но, принимая роль температурного фактора как основополагающего при комплексном воздействии, можно предположить, что реакцией на увеличение температурной аномалии может быть сокращение сроков морского и океанического нагула лососей, вызванное более ранним половым созреванием.

Разумеется, последнее предположение актуально только для тихоокеанских лососей с продолжительным периодом жизни, а для отдельных популяций/локальных стад краткоцикловых рыб (горбуша) не исключено даже некоторое увеличение размерно-массовых показателей, вызванное температурной стимуляцией роста. Данное предположение вызвано тем, что для двух наиболее крупных континентальных группировок стад горбуши (Россия — Дальний Восток и США — штат Аляска) отмечено положительное влияние по данному предиктору на изменчивость навесок.

По нашему мнению, уменьшение или увеличение средней массы тела лососей не стоит считать последствием негативного влияния климатических изменений или возрастающей роли плотностного фактора. Наиболее вероятно это может быть адаптивной реакцией рыб на изменяющиеся условия нагула в связи с необходимостью поддержания оптимального для воспроизводства уровня запасов. В пользу данного предположения свидетельствует тот факт, что многолетняя динамика изменчивости

навесок тихоокеанских лососей имеет субтрендовую природу, т.е. подвержена тенденциозному периодическому снижению или увеличению данного показателя относительно среднемноголетних значений.

Тем не менее стабильно высокий уровень уловов тихоокеанских лососей в течение первого и второго десятилетий 2000-х гг. как в Азии, так и в Северной Америке показывает, что океанологические условия, наоборот, благоприятствуют росту их численности. Последнее, как мы уже подчеркивали, безусловно, связано и с улучшением кормовых условий в бассейне Северной Пацифики. Но, к сожалению, предиктор с адекватными оценками кормовой базы в настоящее время недоступен для ретроспективного анализа с глубиной как минимум 50 лет и охватом всей нагульной акватории тихоокеанских лососей Азии и Северной Америки.

Список литературы

- Атлас «Тихоокеанские лососи»: первая картографическая оценка состояния лососей в Северной Пацифике** / под ред. З. Ожеро, Д.Н. Фули. — Владивосток : ООО «РЕЯ», 2009. — 166 с.
- Биоэнергетика и рост рыб** : моногр. / под ред. У. Хоара, Д. Рендолла, Дж. Бретта. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 408 с.
- Бугаев А.В.** Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2015. — 416 с.
- Бугаев А.В., Бугаев В.Ф., Погодаева Е.Г.** Возрастная и размерно-массовая структура локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* некоторых нагульно-нерестовых озер Камчатского края // Изв. ТИНРО. — 2015а. — Т. 180. — С. 3–38.
- Бугаев А.В., Растягаева Н.А., Ромаденкова Н.Н. и др.** Результаты многолетнего биологического мониторинга тихоокеанских лососей рыболовных заводов Камчатского края // Изв. ТИНРО. — 2015б. — Т. 180. — С. 273–309.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б.** Оценка влияния некоторых климатических факторов на численность азиатских стад горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 67–87.
- Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.
- Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 380 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др.** Рыбы реки Камчатка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007а. — 459 с.
- Бугаев В.Ф., Бугаев А.В., Дубынин В.А.** Биологические показатели стад нерки *Oncorhynchus nerka* Восточной Камчатки, Корякского нагорья и некоторых других территорий // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 7-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007б. — С. 15–40.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А.** Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 679–757.
- Заволокин А.В.** Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — 48 с.
- Зорбиди Ж.Х.** Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 308 с.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В.** Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — 303 с.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.
- Лихатович Д.** Лосось без рек: история кризиса тихоокеанских лососей : моногр. — Владивосток : Дальний Восток, 2014. — 389 с.
- Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П.** Азиатская кета : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009. — 356 с.
- Марковцев В.Г.** Культивирование тихоокеанских лососей в странах Азиатско-Тихоокеанского региона // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 184–195.

- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Справочные материалы по дрейтерному лову тихоокеанских лососей** / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2010. — 196 с.
- Справочные материалы по росту рыб: лососевые рыбы** / сост. А.А. Яржомбек. — М. : ВНИРО, 2000. — 110 с.
- Темных О.С., Заволокин А.В., Шевляков Е.А. и др.** Особенности межгодовой изменчивости средних размеров и возрастного состава кеты российских стад // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 226–239.
- Халафян А.А.** STATISTICA 6. Статистический анализ данных : учебник. — М. : Бином-Пресс, 2008. — 512 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Bugaev A.V., Ternin O.B.** Estimation of influence of some climatic factors on the abundance of Asian pink and chum salmon // NPAFC Techn. Rep. — 2012. — № 8. — P. 138–141 (<http://www.npafc.org>).
- Bugaev V.F., Dubynin V.A.** Factors influencing abundance of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* from the Ozernaya River, Southwest Kamchatka // NPAFC Bull. — 2000. — № 2. — P. 181–189 (<http://www.npafc.org>).
- Burgner R.L.** Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific salmon life histories. — Vancouver : UBC Press, 1991. — P. 3–117.
- Fukuwaka M., Azumaya T., Nagasawa T. et al.** Trends in abundance and biological characteristics of chum salmon // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 35–43 (<http://www.npafc.org>).
- Fukuwaka M., Davis N.D., Azumaya T., Nagasawa T.** Bias-corrected size trends in chum salmon in the central Bering Sea and North Pacific Ocean // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 173–176 (<http://www.npafc.org>).
- Harris C.K.** The effects of international treaty changes on Japan's high seas salmon fisheries, with emphasis on their catches of North American sockeye salmon, 1972–1984 : Doctoral dissertation. — Seattle : Fish. Res. Inst., Univ. of Washington, 1989. — 231 p.
- Healey M.C.** Life history of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Pacific salmon life histories. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 311–393.
- Heard W.R.** Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific salmon life histories. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 119–230.
- Helle J.H., Martinson E.C., Eggers D.M., Gritsenko O.F.** Influence of salmon abundance and ocean conditions on body size of Pacific salmon // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 289–298 (<http://www.npafc.org>).
- Impacts of climate and climate change on the key species in the fisheries in the North Pacific** : PICES Sci. Rep. / ed. R.J. Beamish. — 2008. — № 35. — 218 p. (<http://www.pices.int>).
- Mayama H., Ishida Y.** Japanese studies on the early ocean life of juvenile salmon // NPAFC Bull. — 2003. — № 3. — P. 41–67 (<http://www.npafc.org>).
- McPhee M.V., Leon J.M., Wilson L.I. et al.** Changing growth and maturity in western Alaskan Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, brood years 1975–2005 // NPAFC Bull. — 2016. — № 6. — P. 307–327 (<http://www.npafc.org>). DOI: 10.23849/npafcb6/307.327.
- Melnikov I.V., Gorbatenko K.M., Radchenko V.I.** Biochemical composition and energy content of salmonid fish in the Sea of Okhotsk : NPAFC Doc. — 2017. — № 1707. — 13 p. (<http://www.npafc.org>).
- Miyakoshi Y., Nagata M., Kitada S., Kaeriyama M.** Historical and current hatchery programs and management of chum salmon in Hokkaido, northern Japan // Reviews in Fisheries Science. — 2013. — Vol. 21, Iss. 3–4. — P. 469–479.
- Peterson T.C., Vose R.S.** An Overview of the Global Historical Climatology Network Temperature Database // Bull. Am. Meteorol. Soc. — 1997. — Vol. 78, № 12. — P. 2837–2849.
- Quayle R.G., Peterson T.C., Basist A.N., Godfrey C.S.** An operational near-real-time global temperature index // Geophys. Res. Lett. — 1999. — Vol. 26, № 3. — P. 333–335.
- Ruggerone G.T., Agler B.A., Connors B.M. et al.** Pink and sockeye salmon interactions at sea and their influence on forecast error of Bristol Bay sockeye salmon // NPAFC Bull. — 2016. — № 6. — P. 349–361 (<http://www.npafc.org>). DOI: 10.23849/npafcb6/349.361.
- Ruggerone G.T., Nielsen J.L., Agler B.A.** Climate, growth and population dynamics of Yukon River Chinook salmon // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 279–285 (<http://www.npafc.org>).

Ruggerone G.T., Nielsen J.L., Bumgarner J. Linkages between Alaskan sockeye salmon abundance, growth at sea, and climate, 1955–2002 // *Deep-Sea Res. II.* — 2007. — № 54. — P. 2776–2793. DOI: 10.1016/j.dsr2.2007.08.016.

Salo E.O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // *Pacific salmon life histories.* — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 231–309.

Sandercock F.K. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Pacific salmon life histories.* — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 395–445.

Smith T.M., Reynolds R.W. A global merged land-air-sea surface temperature reconstruction based on historical observations (1880–1997) // *J. Climate.* — 2005. — Vol. 18. — P. 2021–2036.

Smith T.M., Reynolds R.W. Improved extended reconstruction of SST (1854–1997) // *J. Climate.* — 2004. — Vol. 17. — P. 2466–2477.

Smith T.M., Reynolds R.W., Peterson T.C., Lawrimore J. Improvements to NOAA’s Historical Merged Land-Ocean Surface Temperature Analysis (1880–2006) // *J. Climate.* — 2008. — Vol. 21. — P. 2283–2293.

Поступила в редакцию 8.08.17 г.

Принята в печать 23.10.17 г.