

УДК 597.552.511–152.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827

EDN: HXVMLB

**ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОКОЛЕНИЙ КЕТЫ
ONCORHYNCHUS KETA В ОХОТСКОМ РАЙОНЕ****В.И. Островский***Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. В остатках регрессии «запас–пополнение» кеты Охотского района, описываемой уравнением Рикера, выявлен квазициклический тренд, связанный с временной изменчивостью условий воспроизводства. Выясняя причины его формирования, установили, что динамика численности потомков хорошо объяснима совместным влиянием численности родителей и количества осадков в разных месяцах, выпадающих в районе размножения. Разработана математическая модель, удовлетворительно имитирующая динамику численности потомков кеты, которую можно использовать для прогноза. Обсуждается роль пресноводного и морского периодов жизни кеты в формировании численности поколений.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, *Oncorhynchus keta*, динамика численности, «запас–пополнение», метеорологические факторы

Для цитирования: Островский В.И. Факторы, определяющие численность поколений кеты *Oncorhynchus keta* в Охотском районе // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 810–827. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827. EDN: HXVMLB.

Original article

Factors controlling the year-classes strength for chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Okhotsk district**Vladimir I. Ostrovsky**Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

head of department, Ostrovskiy@tinro.khv.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413

Abstract. A quasi-cyclicity associated with variability of environmental conditions is detected for the regression residuals of the stock-recruitment model for chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Okhotsk district, described by Ricker's equation. The main factors influenced on the chum progeny abundance were the number of spawners and the amount of precipitation in the spawning grounds area in certain months. A mathematical model has been developed that simulates satisfactorily the dynamics of progeny, which can be used for forecasting. Role of the freshwater and marine periods of chum salmon life in formation of the year-classes strength is discussed.

Keywords: pacific salmon, *Oncorhynchus keta*, abundance dynamics, stock–recruitment model, meteorological factor

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, заведующий отделом, Ostrovskiy@tinro.khv.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413.

© Островский В.И., 2022

For citation: Ostrovsky V.I. Factors controlling the year-classes strength for chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Okhotsk district, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 810–827. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827. EDN: HXVMLB.

Введение

Численность поколений лососей, как и всех животных, зависит от численности родителей и множества факторов, влияющих на рождаемость и смертность, следовательно, любая корректная модель динамики численности поколений должна включать обе составляющие динамики. Первая составляющая, описывающая соотношение «родители–потомки», более-менее универсальна в силу универсальности механизмов плотностной регуляции численности. Для ее описания обычно используют теоретические модели Рикера, Бивертон-Холта, Людвиг-Уолтерса [Рикер, 1979; Максименко, Антонов, 2003] и др. Влияние внешних факторов такие модели не учитывают, поэтому ими можно удовлетворительно аппроксимировать фактические данные лишь при относительном постоянстве условий воспроизводства.

Первый опыт использования модели Рикера для описания зависимости численности потомков кеты Охотского района от численности родителей был удовлетворительным [Островский, Пономарев, 2008]. Выявленную связь «родители–потомки» использовали для прогноза подходов кеты, однако со временем качество прогнозов ухудшилось. На основе анализа отклонений фактической численности потомков от их численности, рассчитанной по уравнению Рикера, было установлено, что отклонения закономерно изменяются во времени.

Временной тренд [Дуброва, 2003] можно связать лишь с направленными изменениями условий воспроизводства [Островский, Пономарев, 2020]. Дополнение уравнения Рикера уравнением, описывающим динамику отклонений, значительно увеличивает долю объясненной дисперсии численности потомков и повышает надежность прогнозов, но открытым остается вопрос о природе факторов, формирующих временной тренд.

Цель работы — выявить причины временной изменчивости условий воспроизводства.

Материалы и методы

Ряды данных, использованных нами в 2020 г. [Островский, Пономарев, 2020], дополнены материалами предшествующих и последующих поколений, они включают сведения по количеству производителей в период с 1980 по 2015 г. и их потомков. Полный возврат потомков от нереста 2015 г. завершен в 2021 г., сравниваемые ряды «родители–потомки» состоят из 36 пар наблюдений.

Численность рыб, вернувшихся из моря в конкретном году, рассчитывали суммированием количества выловленных рыб и количества рыб, пропущенных на нерестилища. Первое слагаемое находили делением массы улова, известной из официальных источников, на среднюю массу тела одной рыбы, оцененной по результатам биологического анализа. Второе слагаемое определяли по итогам обследования нерестилищ с использованием авиации на основе маршрутных съемок или по результатам анализа улова на усилии [Пастырев, 2007; Таразанов и др., 2008; Шевляков и др., 2013].

Принадлежность рыб к поколению конкретного года устанавливали на основе анализа их возрастного состава в уловах. До 2000 г. лососей Охотского района исследовали сотрудники МагаданНИРО, позже — сотрудники ХабаровскНИРО при участии в оценке численности рыб на нерестилищах сотрудников Охотского филиала Главрыбвод.

Метеорологические данные (среднемесячные значения температуры воздуха, суммарное количество осадков, выпавших в каждом месяце, максимальное количество осадков, выпавших за одни сутки в каждом месяце) по метеорологическому пункту г. Охотск приведены на сайте «Погода и Климат» [<http://www.pogodaiklimat.ru/history/31088.htm>].

Методы множественного нелинейного регрессионного и дисперсионного анализа, применяемых в нашей работе, описаны в справочной литературе [Дрейпер, Смит, 2007]. Дополнительные факторы вводили в модель при условии статистически значимого ($p < 0,05$) увеличения доли дисперсии зависимой переменной, объясняемой введением нового фактора [Поллард, 1982]. Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами, реализованными в пакете прикладных программ SYSTAT [Wilkinson et al., 1992], данные анализировали в программе MS Excel, в этой же программе выполнены рисунки.

Результаты и их обсуждение

Попытка описать все данные, характеризующие зависимость численности потомков (R) кеты Охотского района от численности родителей (P) уравнением Рикера, как и в предыдущем исследовании [Островский, Пономарев, 2020], не дала удовлетворительных результатов. Несмотря на то что регрессия $R(P)$ статистически значима на высоком уровне ($p < 0,001$), распределение ее остатков асимметрично, отношение показателя асимметрии (As) к его ошибке (S_{As}) равно 3. Кроме того, в распределении остатков выявлен положительный эксцесс ($T_{Ex} = Ex/S_{Ex} = 5,3$), что свидетельствует о наличии выбросов. Показатели асимметрии и эксцесса не противоречат гипотезе о нормальном распределении остатков регрессии ($T_{Ex} < 3; T_{As} < 3$) при исключении из анализа единственной пары наблюдений «родители–потомки», относящейся к поколению 2005 г. По этой причине на начальном этапе анализа эти данные не рассматривали.

Зависимость численности потомков (R , млн рыб) от численности родителей (P , млн рыб) остальных 35 пар наблюдений удовлетворительно ($R^2_c = 0,310; F = 14,8; p < 0,001$, табл. 1) описывает уравнение Рикера (рис. 1):

$$R = a \cdot \exp(-P/b), \quad (1)$$

где (здесь и далее) $a-g$ — коэффициенты; R^2_c — скорректированный коэффициент детерминации; F — критерий Фишера; p — уровень значимости.

Таблица 1
Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (1), (4), (5), (6)
Empirical coefficients and parameters of Equations (1), (4), (5), and (6)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы			
	1, $R(P)$	4, $D1(O_{10})$	5, $R(P, O_{10})$	6, $D5(O_5)$
$a \pm a.s.e.$	3,497 ± 0,414	3,281 ± 1,140	10,285 ± 3,689	1,473 ± 0,218
$b \pm a.s.e.$	3,176 ± 0,473	—	3,340 ± 0,467	—
$c \pm a.s.e.$	—	0,244 ± 0,072	0,228 ± 0,073	—
$d \pm a.s.e.$	—	—	—	0,114 ± 0,044
Дисперсионный анализ уравнений				
$D_c : k_c$	42,921 : 34	2,531 : 34	42,921 : 34	2,018 : 34
$D_r : k_r$	29,637 : 33	1,948 : 33	23,540 : 32	1,722 : 33
R^2_c	0,310	0,230	0,452	0,147
F	14,826	9,857	13,197	5,687
p	0,001	0,004	0,000	0,023
$s.e.$	0,962	0,247	0,871	0,232
Анализ остатков уравнений				
$M \pm s.e.$	0,001 ± 0,158	0,001 ± 0,040	0,003 ± 0,141	0,000 ± 0,038
As	-0,098	-0,582	-0,812	-0,907
Ex	-0,045	0,098	1,148	0,323
T_{As}	-0,246	-1,465	-2,043	-2,282
T_{Ex}	-0,058	0,126	1,483	0,416

Примечание. Здесь и далее: D_r, D_c — остаточная и общая скорректированные суммы квадратов отклонений; k — число степеней свободы; M — среднее значение; $a.s.e.$ — асимптотическая стандартная ошибка; $s.e.$ — стандартная ошибка коэффициента асимметрии, равна 0,397, эксцесса — 0,775.

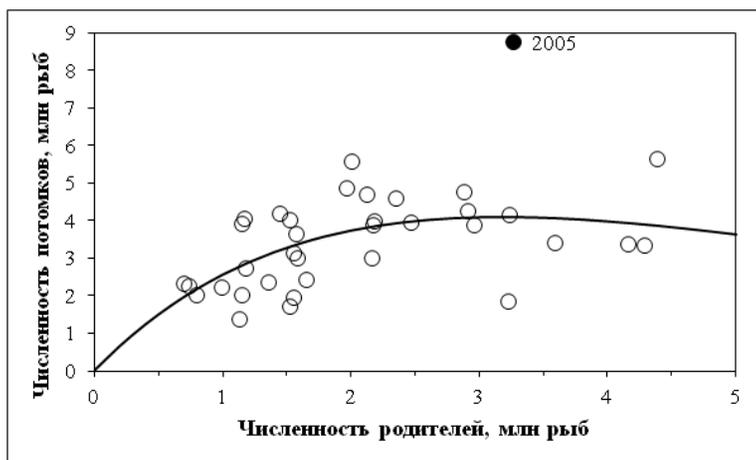


Рис. 1. Зависимость численности потомков кеты от численности родителей, сглаженная уравнением (1), данные 2005 г. не учитывали

Fig. 1. Dependence of chum recruitment on spawners abundance, smoothed with Equation (1). The data for 2005 are not accounted

Отклонения (D) фактической численности потомков (R_f) от их численности, рассчитанной по уравнению (1) (R_r), оцененные как $D = R_f/R_r$, закономерно изменяются во времени (рис. 2). Ранее В.И. Островский и А.С. Пономарев [2020] временную изменчивость отклонений описывали асимметричными параболой, но дополнение анализируемого ряда данных материалами предшествующих и последующих лет свидетельствует о ее квазициклическом характере.

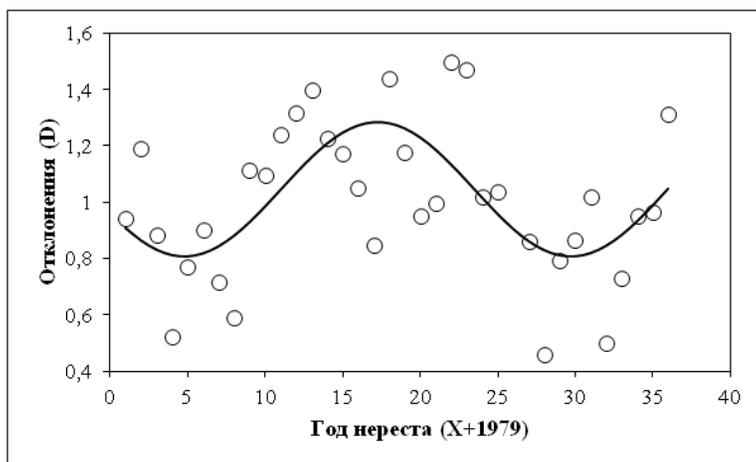


Рис. 2. Динамика отклонений численности потомков кеты, рассчитанных по уравнению (1), от фактических значений, сглаженная уравнением (2)

Fig. 2. Deviations of chum recruitment calculated with Equation (1) from its actual values, smoothed with Equation (2)

Динамику рассматриваемых отклонений (рис. 2), не объяснимую влиянием численности родителей на основе модели Рикера, можно объяснить лишь временной изменчивостью условий воспроизводства, которые, как и ответная реакция численности поколений, вероятно, имеют квазициклический характер. Зависимость отклонений уравнения Рикера от порядкового номера года нереста (X , 1980 г. – $X = 1$) удовлетворительно ($R^2_c = 0,379$; $F = 6,3$; $p < 0,002$; $T_{As} = -0,5$; $T_{Ex} = -0,8$) аппроксимирует уравнение синусоиды:

$$D = a + b \cdot \sin(c \cdot X + d) \quad (2)$$

при значениях коэффициентов $a = 1,047$; $b = 0,238$; $c = 0,252$; $d = 9,788$.

Этим уравнением объяснимо 56,5 % дисперсии зависимой переменной, оно статистически значимо ($F = 9,7; p < 0,000$), распределение остатков близко к распределению Гаусса ($T_{As} = 0,361; T_{Ex} = 0,276$). Включение в модель данных для поколения 2005 г. ухудшает показатели качества аппроксимации: уменьшает значение коэффициента детерминации, значение критерия T_{As} увеличивается до 4,5, T_{Ex} — до 9,0, т.е. экстремально большая численность потомков поколения 2005 г. не объяснима совместным влиянием рассматриваемых факторов, как и каждого из них по отдельности.

Совместное влияние двух факторов (R и X) удовлетворительно ($R^2_c = 0,565; p < 0,000$) объяснимо уравнением

$$R = 4,097 \cdot P \cdot \exp(-P/2,689) (1 + 0,229 \cdot \sin(0,241 \cdot X + 9,890)). \quad (3)$$

Предположим, что трендовую составляющую динамики численности поколений (рис. 2) формируют фоновые условия морского периода жизни. В таком случае фоновые условия пресноводного периода жизни, действуя независимо от условий морского периода, должны вносить дополнительный вклад в изменчивость численности потомков, т.е. должна существовать связь отклонений уравнения (3) с изменчивостью метеофакторов пресноводного периода жизни. Проверка этой гипотезы не дала положительных результатов — статистически значимых улучшений описательных свойств модели при включении дополнительных факторов не выявлено.

Этот результат противоречит гипотезе о «морской генерации» циклической составляющей динамики численности потомков, но не отвергает ее, поскольку имеющийся в нашем распоряжении набор метеорологических переменных может быть недостаточным для характеристики условий размножения в пресноводный период жизни. Для прояснения этого вопроса необходимо проверить, есть ли связь отклонений уравнения (1) с изменчивостью метеорологических условий.

Ориентировочный выбор метеофакторов основан на анализе точечных диаграмм, демонстрирующих их связь с численностью потомков без учета численности родителей. Оказалось, что численность потомков, помимо численности родителей, может зависеть от количества осадков в районе размножения. Форма и теснота связи зависят от конкретного месяца, но наиболее тесная отрицательная связь выявляется при сопоставлении численности потомков с количеством осенних осадков, выпавших в сентябре-октябре в год нереста. Эта связь становится очевидной как при суммировании количества осадков в каждом из этих месяцев, так и при суммировании максимальных значений количества осадков, выпавших за одни сутки в сентябре и октябре.

Вид функций, наиболее хорошо описывающих убыль численности потомков с ростом градаций рассмотренных факторов, неизвестен (он может быть искажен одновременным влиянием всех факторов), поэтому в качестве тестирования использовали три варианта уравнений: экспоненциальное, степенное и полином 2-й степени. Выбор наилучшего уравнения, описывающего зависимость численности потомков от численности родителей с учетом влияния количества осенних осадков в двух вариантах факторных переменных и в трех вариантах описания связи, предполагает разработку 6 вариантов модели.

По мере дополнения модели иными факторами число ее возможных вариантов многократно возрастает, описывать все варианты расчетов в рамках одной статьи невозможно, поэтому будем рассматривать лишь вариант, наилучшим образом объясняющий изменчивость численности потомков. Связь отклонений уравнения (1) (без учета данных за 2005 г.) с суммарным количеством осенних осадков, выпавших в сентябре и октябре в год нереста (O_{10} , мм), описали степенной функцией (рис. 3):

$$D1 = a \cdot O_{10}^{(-c)}. \quad (4)$$

Значения коэффициентов, результаты дисперсионного анализа и анализа остатков уравнения (4) приведены в табл. 1.

Совместное влияние двух факторов (P и O_{10}) описали уравнением

$$R = a \cdot \exp(-P/b) \cdot O_{10}^{(-c)}, \quad (5)$$

которым объяснимо 45,2 % дисперсии численности потомков (табл. 1).

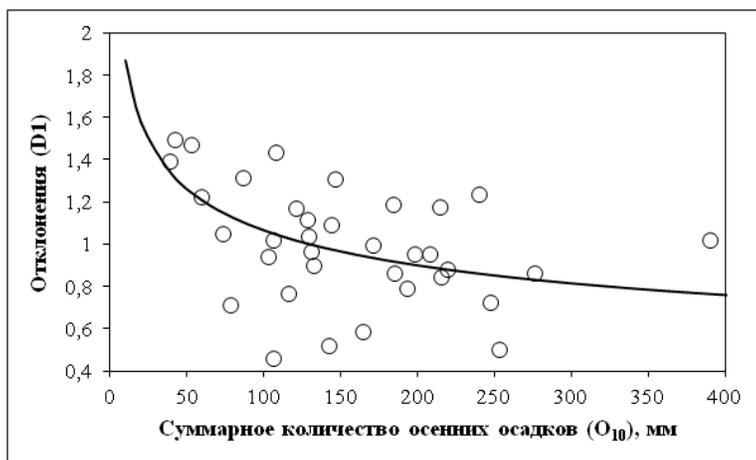


Рис. 3. Зависимость отклонений уравнения (1) от количества осенних осадков, сглаженная уравнением (4)

Fig. 3. Deviations of chum recruitment calculated with Equation (1) from its actual values, smoothed with Equation (4), in dependence on amount of autumn precipitation

Отклонения уравнения (5) вновь пытались связать со всеми имеющимися в нашем распоряжении метеорологическими факторами в разных вариантах описания связей. Из их числа следующим фактором в модель включили количество осадков, выпадающих в мае в год нереста (O_5 , мм, рис. 4). Зависимость отклонений уравнения (5) ($D5$) от количества майских осадков также описали убывающей степенной функцией (рис. 4), ее параметры приведены в табл. 1:

$$D5 = a \cdot O_5^{(-d)}. \quad (6)$$

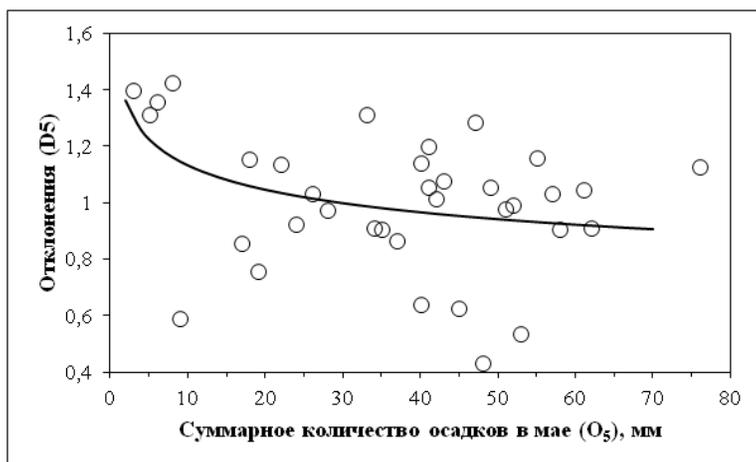


Рис. 4. Зависимость отклонений уравнения (5) от количества осадков, выпадающих в мае в год нереста, сглаженная уравнением (6)

Fig. 4. Deviations of chum recruitment calculated with Equation (5) from its actual values, smoothed with Equation (6), in dependence on amount of precipitation in May of the year of spawning

Несмотря на то что связь рассматриваемых переменных относительно слабая ($R^2 = 0,147$), она статистически значима на уровне 0,023, а ее включение в модель уравнением

$$R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b) O_{10}^{(-c)} \cdot O_5^{(-d)} \quad (7)$$

увеличивает долю объясненной дисперсии зависимой переменной до 55,0 % (уравнение (7), табл. 2).

Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (7), (8) и (9), (10)

Table 2

Empirical coefficients and parameters of Equations (7), (8), (9), and (10)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы			
	7, $R(P, O_{10}, O_3)$	8, $D7(O_4)$	9, $R(P, O_{10}, O_3, O_4)$	10, $D9(O_6)$
$a \pm$ a.s.e.	$18,435 \pm 7,199$	$1,084 \pm 0,043$	$15,483 \pm 5,194$	$0,695 \pm 0,112$
$b \pm$ a.s.e.	$3,486 \pm 0,459$	–	$3,401 \pm 0,391$	–
$c \pm$ a.s.e.	$0,259 \pm 0,068$	–	$0,222 \pm 0,059$	–
$d \pm$ a.s.e.	$0,136 \pm 0,048$	–	$0,109 \pm 0,041$	–
$e \pm$ a.s.e.	–	$64,423 \pm 14,649$	$61,358 \pm 17,010$	–
$f \pm$ a.s.e.	–	$132,277 \pm 33,056$	$134,601 \pm 35,958$	–
$g \pm$ a.s.e.	–	–	–	$0,100 \pm 0,042$
Дисперсионный анализ уравнений				
$D_c : k_c$	42,921 : 34	1,768 : 34	42,921 : 34	1,464 : 34
$D_r : k_r$	19,316 : 31	1,309 : 32	13,818 : 29	1,212 : 33
R^2_c	0,550	0,259	0,678	0,172
F	12,630	5,592	12,212	6,855
p	0,000	0,008	0,000	0,013
s.e.	0,802	0,205	0,702	0,195
Анализ остатков уравнений				
$M \pm$ s.e.	$-0,001 \pm 0,137$	$0,000 \pm 0,033$	$-0,002 \pm 0,108$	$0,000 \pm 0,032$
As	-1,021	-0,292	-0,365	0,144
Ex	1,262	-0,166	-0,227	0,325
T_{As}	-2,570	-0,735	-0,917	0,362
T_{Ex}	1,629	-0,214	-0,293	0,420

После устранения расчетным способом влияния на зависимую переменную перечисленных факторов отчетливее проявилась ее связь с суммарным количеством осадков в марте и апреле в год нереста и в год миграции молоди в море (условно — весенние осадки). Учитывая сходное направление связи количества весенних осадков с отклонениями уравнения (7) и стремление сделать модель как можно более компактной, осадки в этих месяцах (март-апрель за 2 смежных года) объединили в один фактор (O_4) суммированием. Зависимость отклонений уравнения 7 ($D7$) от весенних осадков (рис. 5, табл. 2) хорошо объяснима уравнением асимметричной колоколообразной кривой вида:

$$D7 = a \cdot \exp(-(((O_4 - e)/f)^2)). \tag{8}$$

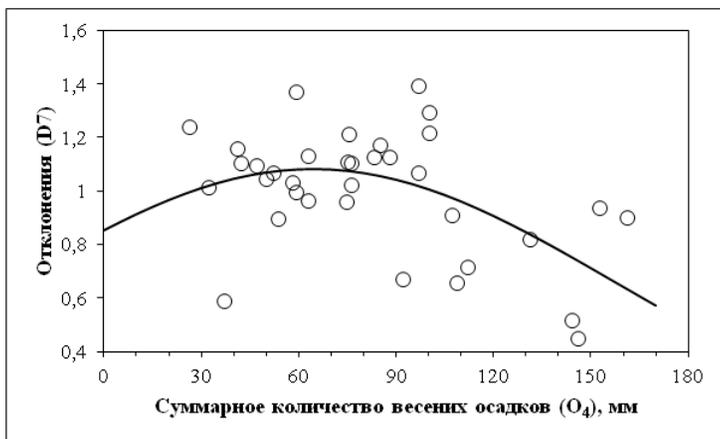


Рис. 5. Зависимость отклонений уравнения (7) от количества весенних осадков, сглаженная уравнением (8)

Fig. 5. Deviations of chum recruitment calculated with Equation (7) from its actual values, smoothed with Equation (8), in dependence on amount of spring precipitation

Уравнение, дополненное влиянием суммы весенних осадков, представлено в виде

$$R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b - (((O_4 - e)/f)^2)) O_{10}^{(-c)} \cdot O_5^{(-d)}. \quad (9)$$

Дополнение уравнения (7) фактором O_4 увеличивает значение скорректированного коэффициента детерминации до 0,678 (табл. 2), а отклонения уравнения (9) ($D9$) удовлетворительно (рис. 6, табл. 2) объяснимы изменчивостью количества осадков в июне в год нереста (O_6 , мм), связь этих переменных описали степенной функцией:

$$D9 = a \cdot O_6^g. \quad (10)$$

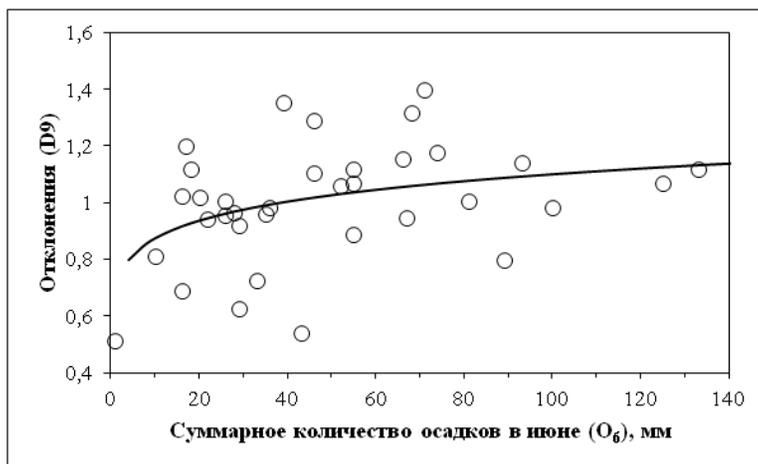


Рис. 6. Зависимость отклонений уравнения (9) от количества осадков в июне в год нереста, сглаженная уравнением (10)

Fig. 6. Deviations of chum recruitment calculated with Equation (9) from its actual values, smoothed with Equation (10), in dependence on amount of precipitation in June of the year of spawning

В окончательном виде модель, описывающую зависимость численности потомков кеты Охотского района от численности родителей и количества осадков в местах размножения, представили уравнением

$$R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b - (((O_4 - e)/f)^2)) O_{10}^{(-c)} \cdot O_5^{(-d)} \cdot O_6^g. \quad (11)$$

Наибольшее значение коэффициента парной корреляции Пирсона между факторными переменными равно 0,222, $p > 0,05$ (O_{10} и O_4), т.е. все факторные переменные модели можно рассматривать как независимые признаки. Влиянием всех факторов уравнения (11) объяснимо 75,5 % изменчивости численности потомков (табл. 3). В 2005 г. на нерест пропущено 3,271 млн рыб, значения факторных переменных, включенных в уравнение (11), составило: O_4 — 46 мм, O_{10} — 87, O_5 — 4, O_6 — 92 мм. Подставляя эти значения в уравнение (11), рассчитали теоретическое значение численности половозрелых потомков поколения 2005 г. (рис. 7), оно составило 7,499 млн рыб, что довольно близко к фактическому значению (8,759 млн рыб).

Значения коэффициентов уравнения (11) практически не изменяются, если их подбирать ко всем данным, включая данные 2005 г., а значение скорректированного коэффициента детерминации увеличивается до 0,845 (табл. 3, уравнение (11а)), при этом расчетное значение численности поколения 2005 г. увеличивается до 8,409 млн рыб, т.е. меньше фактического значения всего на 4 %, средняя ошибка аппроксимации модели для полного набора данных составляет 14,3 %.

Устойчивость модели к изменениям факторных переменных проверяли по результатам следующего вычислительного эксперимента — исходный ряд данных разбили на два равных временных интервала по 16 наблюдений в каждом. Для первого ряда (1980–1997 гг.) подобрали значения коэффициентов уравнения (11):

$$R = 7,653 \cdot P \cdot \exp(-P/3,521 - (((O_4 - 12,196)/204,343)^2)) O_{10}^{(-0,142)} \cdot O_5^{(-0,150)} \cdot O_6^{0,136}. \quad (12)$$

Значения коэффициентов и результаты анализа уравнения (11)

Table 3

Empirical coefficients and parameters of Equation (11)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы	
	11, $R(P, O_{10}, O_5, O_4, O_6)$	11a*, $R(P, O_{10}, O_5, O_4, O_6)$
$a \pm \text{a.s.e.}$	$11,383 \pm 3,554$	$12,134 \pm 3,742$
$b \pm \text{a.s.e.}$	$3,697 \pm 0,438$	$3,957 \pm 0,437$
$c \pm \text{a.s.e.}$	$0,233 \pm 0,053$	$0,251 \pm 0,051$
$d \pm \text{a.s.e.}$	$0,138 \pm 0,039$	$0,169 \pm 0,028$
$e \pm \text{a.s.e.}$	$51,337 \pm 22,083$	$42,379 \pm 29,509$
$f \pm \text{a.s.e.}$	$148,13 \pm 41,623$	$160,913 \pm 51,391$
$g \pm \text{a.s.e.}$	$0,114 \pm 0,043$	$0,139 \pm 0,037$
Дисперсионный анализ уравнений		
$D_c : k_c$	42,921 : 34	70,822 : 35
$D_r : k_r$	10,502 : 28	10,969 : 29
R_c^2	0,755	0,845
F	14,381	26,349
p	0,000	0,000
s.e.	0,624	0,626
Анализ остатков уравнений		
$M \pm \text{s.e.}$	$-0,001 \pm 0,137$	$0,012 \pm 0,093$
As	-1,021	0,176
Ex	1,262	-0,013
T_{As}	-2,570	0,448
T_{Ex}	1,629	-0,017

* Уравнение (11) с учетом данных для поколения 2005 г.; стандартная ошибка коэффициента асимметрии остатков уравнения (11a) равна 0,392, эксцесса — 0,765.

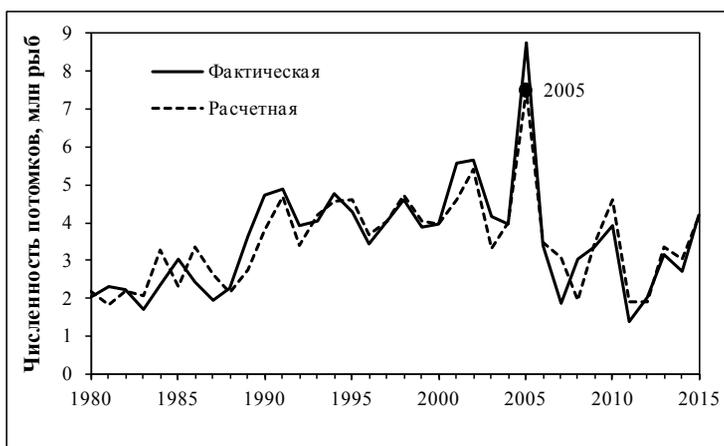


Рис. 7. Фактическая и модельная (уравнение (11)) динамика численности кеты Охотского района

Fig. 7. Actual and modeled with Equation (11) dynamics of chum salmon abundance in the Okhotsk district

Значение скорректированного коэффициента детерминации уравнения (12) составило 0,763 ($F = 5,9; p = 0,006; \text{s.e. } 0,685$ млн рыб). Подставляя в него известные значения факторных переменных для поколений 1998–2015 гг., рассчитали их численность. Эксперимент грубо имитирует прогноз численности потомков по уравнению (12) без корректировки значений коэффициентов уравнения по мере поступления «новых данных» (рис. 8).



Рис. 8. Имитация прогноза численности потомков на 1998–20015 гг. по уравнению (12)

Fig. 8. Simulation of the forecast for the number of progeny in 1998–2015 according to Equation (12)

Несмотря на возросшие ошибки коэффициентов уравнения (12) средние значения фактической ($3,872 \pm 0,393$ млн рыб) и «прогнозной» ($3,869 \pm 0,305$ млн рыб) численности потомков в 1998–2015 гг. одинаковы, практически одинаковы и дисперсии сравнимых рядов ($F = 1,661 < F_{\text{крит}} = 2,272$ для 95 %-ного уровня значимости). Средняя ошибка «прогноза» равна 16,7 %, что в отношении открытых систем считаем вполне приемлемым результатом, подтверждающим устойчивость модели к изменениям входных параметров.

Повторное пошаговое построение модели с использованием всех данных, включая данные 2005 г. (уравнение (11а)), показало, что эксцесс распределения остатков модели уменьшается до приемлемого (для принятия гипотезы о нормальном распределении) значения после включения в уравнение фактора O_5 (сумма осадков в мае в год нереста). Этот фактор отрицательно влияет на численность потомков (рис. 4), но в мае 2005 г. осадков выпало всего 4 мм при среднемноголетнем значении $35,8 \pm 3,2$ мм.

Поклоение 2005 г. происходит от нереста 3,271 млн рыб, это значение близко к значению точки максимума численности потомков (около 4 млн рыб, табл. 3, уравнение (11а), коэффициент b). Сопоставление значений остальных факторов (O_{10} , O_4 , O_6 , приведены выше) с соответствующими зависимостями (соответственно рис. 3, 5, 6) также свидетельствует о том, что значения остальных факторов в основном благоприятствовали воспроизводству. Таким образом, сверхвысокая численность поколения 2005 г. не объяснима ни однофакторным уравнением Рикера (уравнение (1)), ни трендовой составляющей динамики численности потомков (уравнение (2)), ни их совместным влиянием (уравнение (3)), хорошо объяснима благоприятным для воспроизводства сочетанием значений численности родителей и метеорологических факторов в местах размножения (уравнение (11)).

Итак, результаты построения модели можно признать удовлетворительными. Часть невязок модели связана с невысокой точностью оценок численности родителей и потомков, часть — с ее спецификацией, часть — с вариациями смертности в связи с влиянием неучтенных климатических факторов. Судя по значению коэффициента детерминации уравнения (11а), на долю этих причин приходится около 15 % дисперсии численности поколений, поэтому можно заключить, что динамика численности потомков кеты Охотского района в рассматриваемом периоде практически полностью объяснима изменчивостью численности родителей и метеорологических условий в местах размножения.

Следовательно, трендовая составляющая динамики численности поколений (см. рис. 2) вряд ли отражает влияние иных факторов, независимо от того, действуют они

в пресноводном или морском периоде жизни. Более вероятно, что ее генерирует изменчивость одного, нескольких или «ансамбль» всех используемых в модели метео-факторов. Эту гипотезу проверили, анализируя характер изменений синусоидального тренда (рис. 2) динамики численности потомков по мере дополнения модели новыми факторными переменными.

С этой целью описали уравнением синусоиды (2) отклонения уравнений (1), (5), (7), (9), (11) (табл. 4). Результат такой проверки однозначно свидетельствует о том, что каждый из последовательно включенных в модель факторов уменьшал долю дисперсии зависимой переменной, объясненную влиянием фактора времени. После дополнения модели фактором O_5 регрессии перестали быть статистически значимыми ($p > 0,05$). Значения коэффициента b уравнений, характеризующих амплитуду синусоиды, постепенно уменьшались практически до нуля — от $0,238 \pm 0,056$ для отклонений уравнения (1) до $0,052 \pm 0,153$ уравнения (11). Статистически значимым осталось лишь значение коэффициента a , равного $0,995 \pm 0,178$, т.е. уравнение динамики отклонений уравнения (11) идентично уравнению прямой линии, параллельной оси X с постоянным значением, близким к 1 ($D = R_i/R_t \approx 1/1$).

Таблица 4
Значения коэффициентов уравнения (2), описывающего отклонения уравнений (1), (5), (7), (9), (11)

Table 4
Coefficients of Equation (2) describing deviations of Equations (1), (5), (7), (9), and (11)

Уравнение № (вводимый фактор)	Коэффициент				Коэффициент детерминации (R^2)	Уровень значимости (p)
	a	b	c	d		
1(P)	1,047	0,238	0,252	9,788	0,379	0,002
5(O_{10})	1,039	0,191	0,268	9,450	0,289	0,013
7(O_5)	1,031	0,140	0,266	9,322	0,179	0,102
9(O_4)	1,012	0,060	0,217	9,922	0,046	0,686
11(O_6)	0,995	0,052	0,137	11,809	0,026	0,842

Наглядно трансформация трендовой составляющей динамики численности потомков по мере включения новых переменных представлена на рис. 9. Таким образом, можно заключить, что временной тренд численности поколений, не объяснимый влиянием численности родителей, формируется в пресноводном периоде жизни совместным влиянием метеорологических факторов.

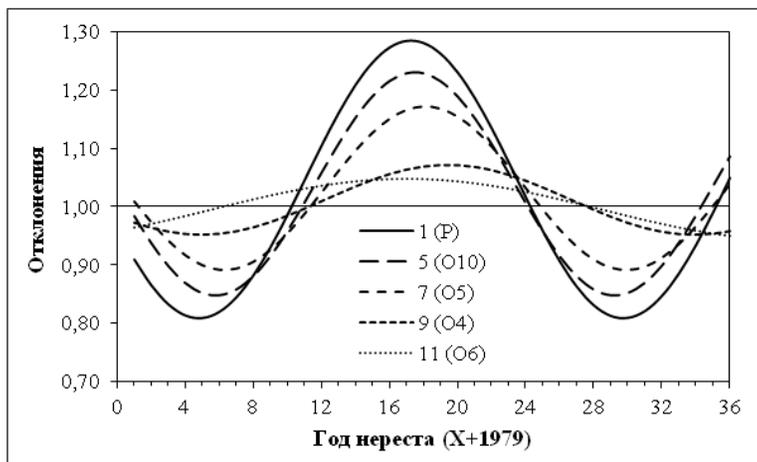


Рис. 9. Изменчивость отклонений уравнений (1), (5), (7), (9), (11) в связи с включением в модель дополнительных переменных, сглаженная уравнениями синусоиды (см. табл. 4 и текст)

Fig. 9. Variations of deviations for Equations (1), (5), (7), (9), and (11) caused by inclusion of additional variables in the model, smoothed with the sine wave equation (2)

Регрессионный анализ позволяет выявить статистически значимые связи, но не дает ответа на вопрос о механизмах их реализации. В целом в нашем случае избыточные осадки отрицательно влияют на численность поколений — паводки до нереста (O_4 , O_5 , рис. 4, 5), вероятно, могут приводить к ухудшению качества нерестилищ по причине их заноса мелкодисперсными частицами [Леванидов, 1968; Лысенко, 2002] или их количества, например, за счет «переформатирования» русел рек. В начале нерестового хода (O_6 , рис. 6) количество осадков в основном нейтрально по отношению к численности потомков, но низкий уровень воды неблагоприятен для воспроизводства, возможно, по причине большей доступности рыб для хищников [Островский, 1980]. После нереста (O_{10} , см. рис. 3) паводки размывают грунт нерестилищ, что приводит к гибели эмбрионов [Каев, 2018]. От количества осадков в марте и апреле (O_4 , рис. 4) зависит уровень весеннего паводка, который может выносить в море неподготовленных к морской среде мальков [Чухахин, 1975].

Вполне очевидно, что влияние осадков на численность поколений лососей опосредовано через гидрологический режим рек и результаты проведенных нами исследований являются весомым основанием для более пристального внимания к мониторингу данного фактора как в научных, так и в прикладных целях. Не исключено, что детальные сведения по динамике расходов воды или ее уровням в нерестовых реках позволят более корректно судить о механизмах реализации выявленных связей.

Использование в прогностических целях уравнения (1) предполагает постоянство условий воспроизводства, уравнения (3) — сохранение тенденций изменчивости условий воспроизводства, описываемых трендом. В обоих случаях прогнозы включают гипотезы относительно будущего характера изменчивости неизвестных внешних факторов, влияющих на численность поколений. Полученный нами результат (уравнение (11)) лишен данных недостатков, поскольку градации выявленных факторов могут быть измерены и учтены в прогнозе подобно тому, как это было сделано при расчете численности потомков поколения 2005 г. (см. рис. 7) или при имитации прогноза их численности на период 1998–2015 гг. (см. рис. 8).

Полагаем, что прогноз численности подходов кеты Охотского района на основе уравнения (11) будет более надежным, чем по уравнениям (1) или (3), но даже в отношении конкретной группировки лососей его нельзя считать идеальным. Дело в том, что сила влияния факторов зависит от градаций их значений, со временем пределы варьирования одних факторов могут увеличиться, других — уменьшиться, могут появиться экстремальные значения факторов, неучтенных в модели, которые в рассматриваемом периоде не играли роли в формировании численности поколений, но она может проявиться в будущем.

Выявленные причины изменчивости численности поколений кеты Охотского района не оказались неожиданными. Аналогичные результаты были получены ранее при исследованиях закономерностей воспроизводства кеты рек Хор [Островский, Подорожнюк, 2009], Иска [Островский, 2012], Мы [Островский, 2013]. В этих исследованиях также выявлена тесная связь численности поклатной молодежи с численностью родителей и с количеством осадков, выпадающих в районе размножения.

На связь урожайности поколений лососей с количеством осадков обращали внимание многие исследователи [Смирнов, 1947; Бирман, 1954; Костарев, 1964; Коротаев, 1997; Гриценко, 2002; и др.]. Они отмечали как положительное, так и отрицательное влияние количества осадков на зависимую переменную. Различия направления связи у разных видов лососей в разных частях ареалов могут быть обусловлены местными особенностями формирования режима водности рек, геоморфологии их русел, видовой спецификой требований к условиям инкубации икры, различиями выбора характеристик осадков по месяцам разными исследователями. Вполне вероятно, что избыточные и недостаточные осадки могут отрицательно влиять на воспроизводство лососей, поэтому не исключено, что изменчивость направления связи рассматриваемых

переменных зависит и от того, в засушливые или влажные периоды [Тростников, 1967] проводились исследования — в засушливые периоды связь может быть положительной, во влажные — отрицательной.

Условия пресноводного периода жизни лососей влияют как на выживаемость до начала покатной миграции, так и на выживаемость в морской период жизни. Такое влияние может быть прямым [Чухахин, 1975] и опосредованным, через различия темпа роста в прибрежье, поскольку он влияет на выживаемость лососей в море [Бимиш, Невилл, 2021]. «Стартовые» физиологические различия молоди, влияющие на темп роста и выживаемость в море, зависят не только от условий питания и роста в реках [Никольский, 1974], но и от плотности производителей на нерестилищах [Паренский, Шевляков, 1997].

Полученные нами результаты, как и анализ литературных данных, позволяют заключить, что основную роль в динамике численности поколений лососей играет пресноводный период жизни. Это заключение не противоречит теории естественной убыли численности поколений [Тюрин, 1962, 1972; Никольский, 1974; Зыков, 2005; и др.], согласно которой наибольшая смертность рыб, как и всех живых организмов с экстенсивной стратегией воспроизводства (г-стратегия), характерна для ранних стадий жизненного цикла, когда организм наиболее восприимчив к влиянию факторов среды. О том, что численность поколений лососей зависит в основном от численности родителей и условий пресноводного периода жизни, свидетельствуют и результаты анализа факторов, влияющих на количество покатной молоди горбуши рек Исса и Мы [Островский, 2011, 2014].

Аналогичной точки зрения придерживаются многие исследователи [Шунтов, Темных, 2008, 2011; Найдено и др., 2021], но не все. Работы некоторых исследователей в явном или скрытом виде первостепенную роль в формировании численности половозрелых рыб отводят морскому периоду жизни [Кляшторин, Любушин, 2005; Котенев и др., 2010; Бугаев и др., 2018]. Такие работы основаны на анализе связи уловов лососей с различными климатическими индексами, отражающими изменчивость климата. Считаем, что с подобными выводами относительно роли морского периода жизни в формировании численности поколений лососей нельзя согласиться.

Подобные исследования проведены с явными нарушениями логики экспериментальной экологии, согласно которой объекты исследования до воздействия анализируемого фактора должны быть равноценными [Козлов, 2003]. В приведенных выше работах объект исследования — улов (как характеристика численности рыб), анализируемый фактор — климатические индексы. Следовательно, выводы относительно влияния климата в морской период жизни на улов (численность) корректны лишь при условии одинаковой численности рыб разных поколений до начала миграции в море. Кроме того, рыбы, входящие в состав улова конкретного года, должны подвергаться одинаковому воздействию фактора. Такие ограничения в открытых системах могут приближаться к идеалу лишь при нереальных допущениях относительного постоянства численности родителей, фоновых условий пресноводного периода жизни и одновременного ската в море всех рыб, составляющих улов конкретного года.

Море, за исключением мелководной прибрежной части, в силу огромной массы воды медленнее, чем реки, реагирует на направленные изменения климата, дольше сохраняет следы его влияния с меньшим диапазоном изменчивости фоновых условий, т.е. условия жизни рыб в море стабильнее, чем в реках, что предполагает меньшее их влияние на численность поколений лососей по сравнению с условиями в местах размножения, к тому же, в отличие от пресноводного периода жизни, в морской период лососи могут покинуть районы с неблагоприятными условиями. Из этих фактов логически следует, что изменчивость выживаемости рыб в море не может сильнее влиять на численность поколений, чем их выживаемость в прибрежье [Волобуев, Рогатных, 1997; Карпенко, 1998] и в реках за исключением теоретически возможных последствий катастроф.

В период жизни лососей в море на их уловы (численность) может влиять только смертность, в то время как численность рыб определяется динамическим соотношением рождаемости и смертности, также как уровень воды в бассейне зависит от скоростей ее поступления и расхода. Модели, имитирующие динамику численности рыб, как и уровня воды в бассейне, должны включать обе составляющие единого процесса. Мы не отрицаем влияние глобальных направленных изменений климата на динамику численности лососей, но считаем, что механизмы данного влияния в первую очередь связаны с условиями в местах размножения и в прибрежье.

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что квазициклическая составляющая динамики численности поколений кеты Охотского района не объяснима изменчивостью численности родителей и фоновых условий в море. Ее формирует кумулятивный эффект влияния количества осадков в местах размножения. По мере включения в модель факторов, характеризующих количество осадков, уравнение синусоиды, описывающее данное явление, постепенно трансформируется в уравнение прямой линии, параллельной оси времени.

Совместным влиянием численности родителей и количества осадков в разных месяцах объяснимо около 85 % дисперсии численности поколений. Данный результат свидетельствует о преимущественном влиянии на численность поколений факторов, действующих в пресноводном или раннем морском периоде жизни. Он также подтверждает аксиомы экологии — численность поколений определяется рождаемостью и смертностью, наибольшая смертность, зависящая от влияния внешних факторов у животных и растений с высокой плодовитостью, характерна для ранних стадий жизненного цикла.

Не отрицая влияния выживаемости лососей в море на их численность, полагаем, что связь уловов с различными климатическими индексами описывает «эхо» условий воспроизводства на ранних стадиях жизненного цикла. Выводы на основе моделей динамики численности лососей, учитывающих только рождаемость или только смертность, корректны лишь при постоянстве недостающей части двуединой составляющей динамики.

Выводы в научных трудах относительно первостепенной роли факторов, влияющих на смертность (или выживаемость) лососей в море на их численность без учета смертности в пресноводный период жизни и рождаемости, получены с нарушением логики экспериментальной экологии, поэтому преждевременны.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выполнить данную работу было бы невозможно без участия многих исследователей ХабаровскНИРО, МагаданНИРО, Охотскрыбвода, которые в течение многих лет участвовали в сборе и первичной обработке данных, характеризующих численность и биологическое состояние группировки кеты, заходящей в реки Охотского района. Всем участникам данных исследований приносим глубокую признательность, особенно бывшему сотруднику Охотской лаборатории ХфВНИРО С.Д. Пономареву и сотруднику этой лаборатории А.С. Пономареву, участвовавшим в мониторинге состояния запасов лососей Охотского района. Кроме того, очень благодарны сотруднику методико-прогностического отдела О.Б. Ткачевой, выполняющей основную рутинную работу отдела, ограничивающую время для разгадывания загадок динамики численности лососей.

This study would be impossible without inputs of many researchers from KhabarovskNIRO, MagadanNIRO and Okhotskrybvod, who participated for many years in collection and primary processing the data on abundance and biological parameters of chum salmon in the rivers of the Okhotsk district. The authors are grateful to all these people, and particularly to S.D. Ponomarev and A.S. Ponomarev, employees of the Okhotsk Laboratory of KhabarovskNIRO who monitored the salmon stocks in the Okhotsk district, and to O.B. Tkacheva from

the methodological and prognostic department of KhabarovskNIRO for her hard routine work that saved the time for solving the riddles of salmon population dynamics.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования рыб, отловленных для биологического анализа, были соблюдены.
All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Список литературы

Бимиш Р.Д., Невилл К.-Э.М. Доказательства зависимости численности тихоокеанских лососей от роста молоди в первые месяцы жизни в океане // *Вопр. рыб-ва.* — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 5–15. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-5-15.

Бирман И.Б. Динамика численности и современное состояние запасов кеты и горбуши в бассейне Амура // *Тр. совещ. по вопр. лососевого хоз-ва Дальнего Востока.* — М. : АН СССР, 1954. — С. 22–37.

Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана.* — 2018. — Вып. 49. — С. 5–50. DOI: 10.15853/2072-8212.2018.49.5-50.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // *Вопр. ихтиол.* — 1997. — Т. 37, вып. 5. — С. 612–618.

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.

Дрейпер Н.Р., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ : моногр. : пер. с англ. — Изд. 3-е. — М. : Издат. дом «Вильямс», 2007. — 912 с.

Дуброва Т.А. Статистические методы прогнозирования : учеб. пособие для вузов. — М. : Юнити-Дана, 2003. — 206 с.

Зыков Л.А. Биоэкологические и рыбохозяйственные аспекты теории естественной смертности рыб : моногр. — Астрахань : Астрах. ун-тет, 2005. — 373 с.

Каев А.М. Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // *Изв. ТИНРО.* — 2018. — Т. 192. — С. 3–14. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-3-14.

Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей : моногр. — М. : ВНИРО, 1998. — 165 с.

Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.

Козлов В.А. Мнимые повторности (Pseudoreplications) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными // *Журн. общ. биол.* — 2003. — Т. 64, № 4. — С. 292–307.

Корогаев Ю.А. Влияние гидрологических условий на воспроизводство анадырской кеты // 1-й Конгресс ихтиологов России : тез. докл. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 157.

Костарев В.Л. Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей // *Лососевое хозяйство Дальнего Востока.* — М. : Наука, 1964. — С. 77–83.

Котенев Б.Н., Богданов М.А., Кровнин А.С., Мурый Г.П. Изменения климата и динамика вылова дальневосточных лососей // *Вопр. промысл. океанол.* — 2010. — Вып. 7, № 1. — С. 60–92.

Леванидов В.Я. О гидрологическом режиме нерестилищ кеты и горбуши // *Изв. ТИНРО.* — 1968. — Т. 64. — С. 101–125.

Лысенко А.В. Геоморфология нерестилищ осенней кеты и горбуши на северо-востоке Приморья // *Тез. докл. Всерос. конф. мол. ученых, посвящ. 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича.* — Мурманск, 2002. — С. 127–128.

Максименко В.П., Антонов Н.П. Количественные методы оценки рыбных запасов : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 256 с.

Найденко С.В., Хен Г.В., Фигуркин А.Л. и др. Условия нагула молоди горбуши в осенне-зимний период на примере сезона 2019/2020 гг. // *Вопр. рыб-ва.* — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 96–115. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-96-115.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

Островский В.И. Роль естественного отбора в формировании возрастной структуры субизолятов нерки озера Азабачьего // *Популяционная биология и систематика лососевых.* — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 24–29.

Островский В.И. Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) р. Иска // *Изв. ТИНРО.* — 2011. — Т. 166. — С. 88–102.

Островский В.И. Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) р. Мы // *Изв. ТИНРО.* — 2014. — Т. 177. — С. 156–166. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-177-156-166.

Островский В.И. Факторы, определяющие численность покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Иска // *Изв. ТИНРО.* — 2012. — Т. 168. — С. 121–136.

Островский В.И. Факторы, определяющие численность покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Мы // *Изв. ТИНРО.* — 2013. — Т. 172. — С. 94–105.

Островский В.И., Подорожник Е.В. Факторы, определяющие численность покатной молоди осенней кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Хор // *Изв. ТИНРО.* — 2009. — Т. 159. — С. 176–189.

Островский В.И., Пономарев А.С. Зависимость численности потомков кеты *Oncorhynchus keta* Охотского района от численности родителей и условий воспроизводства // *Изв. ТИНРО.* — 2020. — Т. 200, вып. 3. — С. 605–617. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-605-617.

Островский В.И., Пономарев С.Д. Закономерности воспроизводства и стратегия эксплуатации кеты Охотского района // *Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова.* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 396–401.

Паренский В.А., Шевляков Е.А. Переполнение нерестилищ производителями нерки — причина дискретности молоди по срокам выклева и размерно-массовым характеристикам // 1-й Конгресс ихтиологов России : тез. докл. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 49.

Пастырев В.А. Материалы по применению аэровизуальных методов в рыбохозяйственных исследованиях в северо-западной части Охотского моря // *Изв. ТИНРО.* — 2007. — Т. 148. — С. 42–56.

Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 344 с.

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : моногр. : пер. с англ. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 408 с.

Смирнов А.Г. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // *Изв. ТИНРО.* — 1947. — Т. 25. — С. 33–53.

Таразанов В.И., Пономарев С.Д., Денисенко Е.В. Особенности нерестового хода лососей в реках Охотского района (Хабаровский край): динамика, сроки, оценка численности // *Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова.* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 414–418.

Тростников М.В. Влажные и засушливые летние сезоны в Приамурье и солнечная активность // *Вопр. географии Дальнего Востока. Климат и воды.* — Хабаровск, 1967. — С. 3–22.

Тюрин П.В. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства // *Вопр. ихтиол.* — 1962. — Т. 2, вып. 3(24). — С. 403–427.

Тюрин П.В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // *Изв. ГосНИОРХ.* — 1972. — Т. 71. — С. 71–127.

Чупахин В.М. Естественное воспроизводство южнокурильской горбуши // *Тр. ВНИРО.* — 1975. — Т. 106. — С. 67–77.

Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А. и др. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // *Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке.* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 36–57.

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.

Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeyel G.K. Systat for Windows: Statistics. Version 5. — Evanston : Systat. Inc., 1992. — 750 p.

References

- Beamish, R.J. and Nevill, C.-E.M.**, Evidence that pacific salmon production is related to growth in the first months in the ocean, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 4, pp. 5–15. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-5-15
- Birman, I.B.**, Population dynamics and special status of chum salmon and pink salmon stocks in the Amur basin, in *Tr. Soveshch. Po vopr. Lososevogo khoz-va Dal'nego Vostoka* (Tr. Meeting By question. Salmon farm of the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 22–37.
- Bugaev, A.V., Tepnin, O.B., and Radchenko, V.I.**, Climate variability and pacific salmon productivity in Russian Far East, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2018, vol. 49, pp. 5–50. doi 10.15853/2072-8212.2018.49.5-50
- Volobuev, V.V. and Rogatnykh, A.Yu.**, Conditions for the reproduction of salmon of the genus *Oncorhynchus* on the mainland coast of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1997, vol. 37, no. 5, pp. 612–618.
- Gritsenko, O.F.**, *Prokhodnye ryby ostrova Sakhalin (sistematika, ekologiya, promysel)* (Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries)), Moscow: VNIRO, 2002.
- Draper, N. and Smith, H.**, *Applied regression analysis*, New York: John Wiley & Sons, 1998.
- Dubrova, T.A.**, *Statisticheskiye metody prognozirovaniya* (Statistical forecasting methods), Moscow: Unity-Dana, 2003.
- Zykov, L.A.**, *Bioekologicheskije i rybohozyajstvennyje aspekty teorii estestvennoj smertnosti ryb* (Bioecological and fisheries aspects of the theory of natural mortality of fish), Astrakhan Univ., 2005.
- Kaev, A.M.**, Decreasing of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) abundance in Sakhalin-Kuril region as consequence of extreme environmental factors impact, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 3–14. doi 10.26428/1606-9919-2018-192-3-14
- Karpenko, V.I.**, *Rannij morskoy period zhizni tikhookeanskikh lososey* (Early marine life of Pacific salmon), Moscow: VNIRO, 1998.
- Klyashtorin, L.B. and Lyubushin, A.A.**, *Tsiklicheskiye izmeneniya klimata i ryboproduktivnosti* (Cyclic Changes in Climate and Fish Capacity), Moscow: VNIRO, 2005.
- Kozlov, V.A.**, Pseudoreplication in ecological research: the problem overlooked by russian scientists, *Zh. Obshch. Biol.*, 2003, vol. 64, no. 4, pp. 292–307.
- Korotaev, Yu.A.**, Influence of hydrological conditions on the reproduction of Anadyr chum salmon, in *Pervyi Kongr. Ikhtiologov Possii, Tezisy Dokl.* (Proc. 1st Congr. Russ. Ichthyologists), Astrakhan, 1997, p. 157.
- Kostarev, V.L.**, Some patterns of fluctuations in the numbers of Okhotsk salmon, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 77–83.
- Kotenev, B.N., Bogdanov, M.A., Krovnin, A.S., and Mury, G.P.**, Climate change and dynamics of Far Eastern salmon catches, *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2010, vol. 7, no. 1, pp. 60–92.
- Levanidov, V.Ya.**, On the hydrological regime of spawning grounds for chum salmon and pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 64, pp. 101–125.
- Lysenko, A.V.**, Geomorphology of spawning grounds for autumn chum salmon and pink salmon in the northeast of Primorye, in *Tez. dokl. Vseros. Konf. molodykh uchenykh, posvyashch. 140-letiyu so dnya rozhdeniya N.M. Knipovicha* (Proc. All-Russ. Conf. Young Sci. Commem. 140th Year Anniv. Birth N.M. Knipovich), Murmansk, 2002, pp. 127–128.
- Maksimenko, V.P. and Antonov, N.P.**, *Kolichestvennyye metody otsenki rybnyykh zapasov* (Quantitative methods of fish reserves evaluation), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2003.
- Naydenko, S.V., Khen, G.V., Figurkin, A.L., Kuznetsova, N.A., Starovoytov, A.N., Somov, A.A., and Shebanova, M.A.**, Environmental surrounding of pink salmon juveniles during fall and winter 2019/2020, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no.4, pp. 96–115. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-4-96-115
- Nikolsky, G.V.**, *Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noi ekspluatatsii i vosproizvodstva rybnyykh resursov* (The Theory of Fish Stock Dynamics as a Biological Basis for the Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974, 2nd ed.
- Ostrovsky, V.I.**, The role of natural selection in the formation of the age structure of subisolates of sockeye salmon from Lake Azabachye, in *Populyatsionnaya biologiya i sistematika lososevykh* (Population Biology and Taxonomy of Salmon), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1980, pp. 24–29.
- Ostrovsky, V.I.**, Factors controlling the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* juveniles abundance in the Iska River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 88–102.
- Ostrovsky, V.I.**, Factors controlling abundance of downstream juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Mi River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 156–166. doi 10.26428/1606-9919-2014-177-156-166

Ostrovsky, V.I., Factors controlling the chum salmon *Oncorhynchus keta* juveniles abundance in the Iska River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 168, pp. 121–136.

Ostrovsky, V.I., Factors controlling the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) juveniles abundance in the Mi River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 94–105.

Ostrovsky, V.I. and Podorozhnyuk, E.V., Factors controlling the fall chum salmon (*Oncorhynchus keta*) juveniles abundance in the Khor River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 159, pp. 176–189.

Ostrovsky, V.I. and Ponomarev, A.S., Ependence of number of chum salmon *Oncorhynchus keta* progeny in Okhotsky district on number of their parents and environments of reproduction, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 605–617. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-605-617

Ostrovsky, V.I. and Ponomarev, S.D., Patterns of reproduction and strategy of exploitation of chum salmon in the Okhotsk region, in *Mater. nauchn. konf., posvyashch. 70-letiyu S.M. Konovalova "Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov"* (Proc. Sci. Conf. 70th anniversary of S.M. Konovalova "Current state of aquatic biological resources"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 396–401.

Parensky, V.A. and Shevlyakov, E.A., Overcrowding of spawning grounds by spawners of sockeye salmon is the reason for discreteness of juveniles in terms of hatching and size-mass characteristics, in *Pervyi Kongr. Ikhtologov Possii, Tezisy Dokl.* (Proc. 1st Congr. Russ. Ichthyologists), Moscow: VNIRO, 1997, p. 49.

Pastyrev, V.A., Airborne visual surveillance application for fisheries researches in the northwestern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 148, pp. 42–56.

Pollard, J.H., *A Handbook of Numerical and Statistical Techniques: with Examples Mainly from the Life Sciences*, New York: Cambridge Univ. Press, 1977.

Ricker, W.E., *Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations*, Ottawa: Dep. Environ. Fish. Mar. Serv., 1975.

Smirnov, A.G., Status of Amur salmon stocks and causes of their numerical fluctuations, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1947, vol. 25, pp. 33–53.

Tarazanov, V.I., Ponomarev S.D., and Denisenko, E.V., Features of the spawning run of salmon in the rivers of the Okhotsk region (Khabarovsk Territory): dynamics, timing, population estimates, in *Mater. nauchn. konf., posvyashch. 70-letiyu S.M. Konovalova "Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov"* (Proc. Sci. Conf. 70th anniversary of S.M. Konovalova "Current state of aquatic biological resources"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 414–418.

Trostonikov, M.V., Wet and dry summer seasons in the Amur region and solar activity, in *Vopr. geografii Dal'nego Vostoka. Klimat i voda* (Question. geography of the Far East. Climate and water), Khabarovsk, 1967, pp. 3–22.

Tyurin, P.V., Factor of natural mortality of fish and its importance in the regulation of fisheries, *Vopr. Ikhtiol.*, 1962, vol. 2, no. 3(24), pp. 403–427.

Tyurin, P.V., "Normal" curves of the experience and rate of natural mortality of fish as a basis for fisheries regulation, *Izv. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1972, vol. 71, pp. 71–127.

Chupakhin, V.M., Natural reproduction of the South Kuril pink salmon, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 67–77.

Shevlyakov, E.A., Shubkin, S.V., Dubynin, V.A., Malykh, K.M., Golub, E.V., Golub, A.P., Kaev, A.M., and Koval, M.V., Methods for accounting for spawners of Pacific salmon in spawning grounds and migration routes to them, in *Byull. no. 8 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 8 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2013, pp. 36–57.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.

Wilkinson, L., Hill, M.-A., Welna, J.P., and Birkenbeyel, G.K., *Systat for Windows: Statistics. Version 5*, Evanston: Systat. Inc., 1992.

Поступила в редакцию 15.09.2022 г.

После доработки 11.10.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

The article was submitted 15.09.2022; approved after reviewing 11.10.2022; accepted for publication 21.11.2022