

Научная статья

УДК 597.552.511–152.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-264-280

EDN: XXMBСА

**ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ УРОЖАЙНОСТИ ПОКОЛЕНИЙ  
АМУРСКОЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM)****В.И. Островский\***Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),  
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

**Аннотация.** Исследовали связь уловов амурской горбуши в 1980–2018 гг. с уловами за два года до путины текущего года. Связь этих переменных хорошо описывается уравнением линейной регрессии, отклонения от которой практически полностью объяснимы изменчивостью количества осадков и температуры воздуха в осенне-зимний период в год нереста. Показано, что завышенный прогноз вылова горбуши в 2018 г. обусловлен самым малым за 40-летний период количеством осадков при самой низкой температуре воздуха в 2016 г. Обсуждаются причины чередования урожайных поколений четных и неурожайных поколений нечетных лет.

**Ключевые слова:** тихоокеанские лососи, *Oncorhynchus gorbuscha*, уловы, динамика численности, метеорологические факторы

**Для цитирования:** Островский В.И. Причины изменчивости урожайности поколений амурской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 264–280. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-264-280. EDN: XXMBСА.

Original article

**Reasons for variance of year-class strength for the Amur pink salmon  
*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)****Vladimir I. Ostrovsky**Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),  
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

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

**Abstract.** The Amur pink salmon catches dependence on the yields landed 2 years before is investigated for 1980–2018. The relationship could be approximated well by a linear regression with deviations explained almost completely by variations of precipitation and air temperature in autumn-winter of the year of spawning. There is shown that the forecast of the pink salmon annual catch could not be realized in 2018 because of the extremely low air temperature and lack of precipitation in 2016 (the lowest values for the 40-year period). Reasons for the strength alternation between the even and odd year-classes of pink salmon are discussed.

**Keywords:** pacific salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, annual catch, population dynamics, meteorological factor

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

**For citation:** Ostrovsky V.I. Reasons for variance of year-class strength for the Amur pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 264–280. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-264-280. EDN: XXMBCA.

## Введение

Численность поколений тихоокеанских лососей, как и всех живых организмов, зависит от численности родителей и множества факторов, определяющих условия воспроизводства. Для описания связи численности родителей с численностью поколений в прошлом веке разработаны теоретические модели «запас–пополнение» [Максименко, Антонов, 2003], в которых численность потомков объясняется единственной переменной — численностью родителей. Вполне очевидно, что такие модели абстрактны, поскольку известно, что численность поколений сильно зависит от множества погодноклиматических факторов [Кузнецов, 1928; Смирнов, 1947; Леванидов, 1954; Костарев, 1964; Лапин, 1971; Енютина, 1972; Чупахин, 1975; Бирман, 2004; Каев, 2018; и др.].

Идеализация моделей «запас–пополнение» привела к ложному представлению о возможности управления запасами рыб на основе концепции MSY [Шунтов, 2016]. Вполне очевидно, что направленная межгодовая изменчивость условий воспроизводства может приводить к систематическим завышениям или занижениям прогнозов, а резкие отклонения этих условий от среднелетних значений — к так называемым выбросам, отражающимся в неоправдавшихся прогнозах, отрицательно сказывающихся на ведении промысла.

Как правило, экологические прогнозы не отличаются высокой точностью [Розенберг, 1984], это наглядно демонстрирует практика прогнозирования «урожая» тихоокеанских лососей, в особенности горбуши, амурская горбуша в этом правиле не исключение. Низкая оправдываемость прогнозов может быть связана с неадекватностью однофакторных моделей в многофакторном пространстве естественного воспроизводства, т.е. корректные модели должны включать обе составляющие динамики численности — численность родителей и условия воспроизводства.

Рыбы относятся к типичным r-стратегам, их большая плодовитость компенсируется высокой смертностью на ранних стадиях жизненного цикла, но они способны к формированию многочисленного потомства в благоприятных условиях. Следовательно, численность половозрелых лососей, возвращающихся из моря в конкретном году (далее — подход), в первую очередь должна зависеть от условий, действующих в пресноводном или раннем морском периоде жизни. По крайней мере, было показано, что численность покатной молоди тихоокеанских лососей, в зависимости от вариации погодных факторов в районе размножения, при одинаковой численности родителей может изменяться на порядок [Островский, 2014].

Цель работы — выявить причины изменчивости уловов амурской горбуши. В частности, как с теоретической, так и с практической точки зрения представляет особый интерес «провальный» прогноз ее вылова в 2018 г. Предварительно проблема сильно завышенного прогноза обсуждалась [Колпаков, Коцюк, 2018; Островский и др., 2018; Шунтов, Темных, 2018; Островский, 2020], но результаты пока можно рассматривать лишь как рабочие гипотезы. Полагаем, что уточнение причин аномально малого подхода горбуши в 2018 г. позволит уменьшить вероятность больших ошибок будущих прогнозов.

## Материалы и методы

В работе использованы сведения по уловам амурской горбуши 1978–2018 гг., регулярно предоставляемые Амуррыбводом и Амурским территориальным управлением Росрыболовства. Сведения по уловам предыдущих и последующих лет не использованы по причине часто вводимых ограничений промысла [Абрамов, 1954; Енютина, 1972; Островский и др., 2018; Островский, 2023], сильного развития японского дрейфтерного

промысла [Семко, 1964; Курмазов, Марковцев, 2001] и пропусков данных, характеризующих погодные условия в местах размножения.

Горбуша воспроизводится в основном в притоках нижней части Амура. Наиболее полные сведения по количеству месячных осадков, среднемесячной температуре воздуха и максимальному значению количества осадков, выпадающих за одни сутки в разных месяцах [<http://www.pogodaiklimat.ru/history/31369.htm>], приведены по метеорологическому пункту г. Николаевск-на-Амуре, расположенному в низовьях р. Амур. Массив данных, приемлемых для анализа изменчивости уловов и погодных условий, включает 41 строку.

В работе использованы методы пошагового нелинейного регрессионного и дисперсионного анализов [Дрейпер, Смит, 2007]. Дополнительные факторы включали в модель при условии увеличения объясненной доли зависимой переменной с вероятностью не менее 95 % [Поллард, 1982]. Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами.

Во всех уравнениях и в таблице:  $a-c$  — коэффициенты;  $R_c^2$  — скорректированный коэффициент детерминации;  $F$  — критерий Фишера;  $p$  — уровень статистической значимости;  $s.e.$  и  $a.s.e.$  — стандартная и асимптотически стандартная ошибки;  $As$  и  $Ex$  — асимметрия и эксцесс распределений;  $D_p, D_c$  — остаточная и общая скорректированная сумма квадратов отклонений;  $k$  — число степеней свободы;  $M$  — среднее значение. Стандартные ошибки коэффициентов асимметрии ( $As$ ) и эксцесса ( $Ex$ ) распределения остатков всех уравнений равны соответственно 0,378 и 0,739. Оно принималось близким к закону нормального распределения при  $T_{As}$  и  $T_{Ex} < 3$ . Значения  $T$ -критерия рассчитывали как отношение значений коэффициентов асимметрии и эксцесса к их ошибкам.

### Результаты и их обсуждение

Надежных оценок численности отнерестившейся амурской горбуши нет, о мощности ее подхода, как и в прошлом веке, пока можно судить лишь по вылову. Подход горбуши практически полностью состоит из рыб, вернувшихся на нерест через 2 года после нереста родителей. Разброс уловов текущего ( $X$ ) года относительно уловов, наблюдавшихся 2 года назад ( $X-2$ , рис. 1), внешне напоминает соотношение «запас–пополнение», описываемое теоретическими моделями [Максименко, Антонов, 2003]. Отождествление соотношений «запас–пополнение» и «улов в году  $X-2$ -в году  $X$ » предполагает наличие прямых связей: подхода и улова; улова и остатка (численность родителей); остатка и подхода через 2 года.

«Слабое звено» в данной цепи предполагаемых связей — прямая пропорциональность улова и остатка, что может наблюдаться только при фиксированной доле изъятия. Если остаток прямо пропорционален подходу, тогда в парадигме теоретических моделей слабый подход в 2018 г. обусловлен избытком производителей в 2016 г. Однако в случае избыточного вылова в 2016 г. низкий подход в 2018 г. может быть связан с недостатком производителей. Независимо от величины остатка слабый подход и вылов из дочернего поколения может быть связан и с плохими условиями воспроизводства. Таким образом, без надежной оценки численности отнерестившихся рыб правомерны 3 гипотезы относительно причин слабого подхода амурской горбуши в 2018 г.: избыток производителей, их дефицит и плохие условия воспроизводства, уменьшающие численность потомков независимо от численности родителей на любой стадии жизненного цикла.

При исследовании одновременного влияния на численность поколений численности родителей и изменчивости условий воспроизводства в качестве исходной функции можно использовать теоретически обоснованные модели «запас–пополнение». При анализе причин изменчивости уловов выбор исходной функции не столь очевиден, но, ориентируясь на внешний вид диаграммы рассеяния (рис. 1), связь рассматриваемых переменных пытались описать некоторыми теоретическими моделями. Приведем результаты описания связи в порядке убывания коэффициентов детерминации, сохраняя

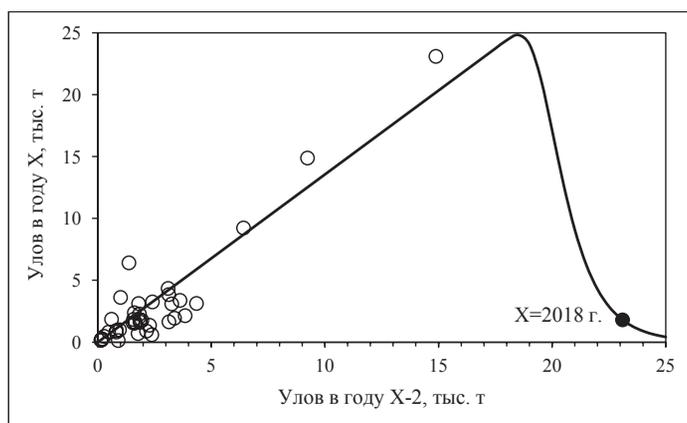


Рис. 1. Связь улова текущего (X) года с уловами в год нереста (X-2), сглажена уравнением (1)

Fig. 1. Relationship between the annual catch of pink salmon in the current year X and in the preceding year of spawning X-2, smoothed with Equation (1)

обозначения переменных такими же, как в теоретических моделях. В нашем случае  $P$  соответствует улову в год нереста (тыс. т),  $R$  — улову (тыс. т) в год возврата потомков из моря.

Оригинальное уравнение [Островский, Семенченко, 2002]:

$$R = 1,356 \cdot P \left( 1 - \exp \left( - \left( \frac{19,996}{P} \right)^{19,567} \right) \right), (R^2_c = 0,858; F = 224; p = 3, E-17). \quad (1)$$

Распределение остатков уравнения (1) не имеет явно выраженной асимметрии ( $T_{As} = 2,22 < 3$ ) и эксцесса ( $T_{Ex} = 2,45 < 3$ ) и хорошо описывает ( $R^2 = 0,858$ ) динамику уловов. Данным уравнением падение улова 2018 г. по сравнению с 2016 г. полностью объяснимо влиянием плотностных факторов, предполагающих избыток производителей в 2016 г. Учитывая множественные причины остаточной дисперсии, которая составляет всего 14,2 % от общей дисперсии, шансов выявления связи уловов с условиями воспроизводства практически нет.

Главная причина, по которой это уравнение неприемлемо для выбора в качестве исходного уравнения — слишком большое значение показателя степени (19,567), отражающего скорость уменьшения уловов в связи с влиянием плотностных факторов. Теоретически такая скорость уменьшения могла наблюдаться только при сверхвысокой плотности производителей с массовой гибелью до нереста в связи с плотностным стрессом [Островский, Семенченко, 1985; Семенченко, 1988], чего в 2016 г. не наблюдалось.

Гамма-модель [Максименко, Антонов, 2003]:

$$R = 0,050 \cdot P^{3,937} \cdot \exp \left( - \frac{P}{3,032} \right), (R^2_c = 0,752; F = 55; p = 1, E-11). \quad (2)$$

Уравнение удовлетворительно имитирует изменчивость высоких уловов, «прогноз» низких уловов сильно занижен. Остатки уравнения распределены симметрично относительно 0 ( $T_{As} = -0,413$ ), но в их распределении наблюдается положительный эксцесс ( $T_{Ex} = 4,06$ ), что не позволяет принять гипотезу о соответствии распределения нормальному закону. Поскольку отклонения распределения остатков от распределения Гаусса могут быть связаны с влиянием изменчивости условий воспроизводства, данному обстоятельству при выборе исходного уравнения можно не придавать особого значения, однако ошибка первого коэффициента уравнения слишком большая, что в совокупности с положительным эксцессом распределения остатков не позволяет признать модель адекватной. Здесь и далее при упоминании о больших ошибках коэффициентов подразумевается, что пределы их 95 %-ных доверительных интервалов включают значение 0.

Уравнение У.Е. Рикера [1979]:

$$R = 1,633 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{18,414}\right), (R^2_c = 0,490; F = 36; p = 7,Е-07; T_{As} = 4,35; T_{Ex} = 11,99). \quad (3)$$

Линия регрессии, построенная по уравнения Рикера (3), имеет меньшую кривизну по сравнению с линиями уравнений (1) и (2), поэтому хуже описывает изменчивость уловов. «Прогноз» сильно занижен при высоких и завышен при низких уловах. Кратность отклонений уравнения Рикера ( $D3 = R_f/R_p$ , где  $R_f$  — улов фактический,  $R_i$  — улов, рассчитанный по уравнению Рикера) положительно коррелирует с количеством осадков в июне, октябре, ноябре и декабре в год нереста, а также в апреле в год миграции молоди в море. В качестве факторной переменной использовали среднее значение количества осадков в этих месяцах (далее — количество осадков,  $O$ , мм). Улов в году Х-2 ( $P$ ) корреляционно не связан с количеством осадков, значение парного коэффициента корреляции Пирсона ( $r$ ) равно  $-0,257$ ,  $p > 0,05$ ). Связь кратности отклонений уравнения Рикера с количеством осадков описали экспоненциальным уравнением:

$$D3 = 0,144 \cdot \exp(0,031 \cdot O), (R^2_c = 0,406; F = 25; p = 1,Е-05; T_{As} = 3,25; T_{Ex} = 3,34). \quad (4)$$

Совместное влияние уловов в году Х-2 и среднего количества осадков на уловы в году Х выразили уравнением:

$$R = 0,09 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{13492} + 0,041 \cdot O\right), \\ (R^2_c = 0,920; F = 207; p = 2,Е-20; T_{As} = -0,424; T_{Ex} = 2,61). \quad (5)$$

Распределение остатков этого уравнения близко к нормальному. Влиянием обоих факторов объяснимо более 90 % дисперсии уловов, в целом оно удовлетворительно имитирует их динамику, но значение точки максимума функции (второй коэффициент уравнения) смещается в область бóльших значений (13492 тыс. т) по сравнению с уравнением (3), в котором оно в среднем равнялось 18,414 тыс. т. К такому же эффекту приводит исключение из анализа соотношения  $R(P)$  для 2018 г. (рис. 1). Кроме того, стандартная ошибка этого коэффициента ( $13492 \pm 1599588$ ) на два порядка больше его среднего значения. Смещение точки максимума уравнения (5) в область больших значений по сравнению с уравнением (3) позволяет предположить, что график исходного уравнения должен иметь меньшую кривизну, возможно, не имея точки максимума. По этой причине следующим в качестве исходного уравнения пытались использовать уравнение Бивертон-Холта (1969):

$$R = 1/(0,053 + 0,631/P), (R^2_c = 0,432; F = 28; p = 5,Е-06; T_{As} = 4,81; T_{Ex} = 5,4). \quad (6)$$

Кратность отклонений фактических значений улова от значений, рассчитанных по уравнению Бивертон-Холта ( $D6$ ), в зависимости от фактора  $O$  также сгладили экспоненциальным уравнением:

$$D6 = 0,156 \cdot \exp(0,031 \cdot O), (R^2_c = 0,411; F = 25,8; p = 1,Е-05; T_{As} = 3,1; T_{Ex} = 3,2). \quad (7)$$

Распределение остатков этого уравнения, несмотря на наличие асимметрии и эксцесса, меньше отклоняется от закона нормального распределения по сравнению с остатками уравнения (4). Уравнение (6), дополненное связью  $D6(O)$ , представили в виде:

$$R = 1/(0,001 + 11,163/P) \exp(O \cdot 0,041), \\ (R^2_c = 0,920; F = 207; p = 2,Е-20; T_{As} = -0,423; T_{Ex} = 2,61). \quad (8)$$

Уравнение Бивертон-Холта (6) можно было бы признать приемлемым для использования в качестве исходного, дополнение этого уравнения связью уловов с количеством осадков в пресноводном периоде жизни рыб хорошо имитирует динамику уловов, остатки распределены в соответствии с законом нормального распределения. Однако ошибка первого коэффициента уравнения на два порядка больше его среднего значения ( $0,001 \pm 0,098$ ).

Результаты тестирования различных вариантов теоретических моделей как претендентов на выбор в качестве исходного уравнения для построения итоговой модели в целом неудовлетворительны, но описание динамики уловов усложненными моделями (5)

и (8) улучшается по мере уменьшения степени кривизны линии регрессии, задаваемой теоретическими моделями. Действительно, значения коэффициента  $b$  уравнения Рикера ( $R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b)$ ) и коэффициента  $a$  уравнения Бивертон-Холта ( $R = 1/(a + b/P)$ ) как составных частей уравнения (5) и (8) фактически равны 0. Замена этих коэффициентов на 0 ( $R = a \cdot P \cdot \exp(-P/0)$  и  $R = 1/(0 + b/P)$ ) убеждает в том, что оба уравнения становятся тождественными уравнению линейной регрессии, проходящей через начало координат.

Таким образом, в качестве исходного уравнения использовали уравнение вида

$$R = a \cdot P^b, \quad (9)$$

которое приближается к уравнению прямой линии при стремлении коэффициента  $b$  к 1. Значения коэффициентов уравнения, результаты дисперсионного анализа и анализа остатков приведены в таблице.

Связь кратности отклонений фактических значений улова от значений, рассчитанных по уравнению (9) ( $D9$ ), с количеством осадков (рис. 2) сгладили экспоненциальным уравнением:

$$D9 = a \cdot \exp(O \cdot c), \quad (10)$$

параметры которого и критериальная статистика приведены в таблице.

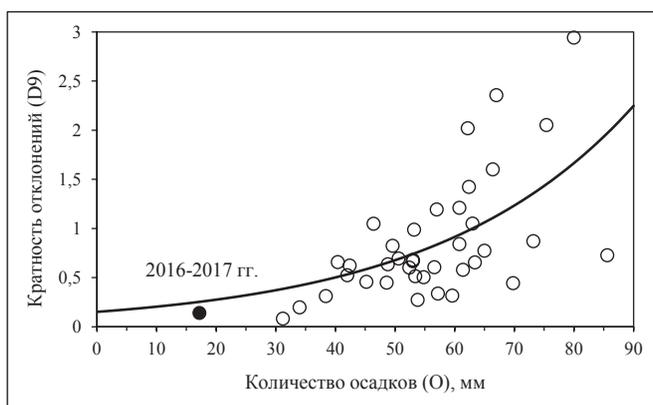


Рис. 2. Зависимость отклонений уравнения (9) от количества осадков, сглаженная уравнением (10), см. таблицу и текст

Fig. 2. Deviations of pink salmon actual recruitment from the model (Equation 9), smoothed with Equation (10), in dependence on amount of precipitation. See details in the Table and in the text

Согласно результатам дисперсионного анализа и анализа остатков уравнения (10) (см. таблицу) сильные отклонения распределения остатков уравнения (9) вполне объяснимы изменчивостью количества осадков. Совместное влияние уловов предшествующих лет и количества осадков в пресноводном периоде жизни описали уравнением

$$R = a \cdot P^b \cdot \exp(c \cdot O), \quad (11)$$

хорошо имитирующим динамику уловов (рис. 3), дополнение уравнения (9) переменной  $O$  увеличивает долю объясненной дисперсии уловов почти на 55 %. Основной вклад в увеличение этого параметра вносит изменчивость количества осадков в конце осени — начале зимы.

Так, если в уравнении (11) учитывать среднее количество осадков только в ноябре и декабре, при значениях коэффициентов  $a = 0,241 \pm 0,067$ ,  $b = 0,756 \pm 0,070$  и  $c = 0,027 \pm 0,003$  значение  $R^2$  составит 0,892 ( $F = 149$ ;  $p = 4,Е-18$ ;  $T_{As} = 0,506$ ;  $T_{Ex} = 0,090$ ), т.е. всего на 0,029 меньше, чем в уравнении (11). Теоретическое значение улова в 2018 г. в данном варианте расчета близко 4,4 тыс. т.

Согласно уравнению (11) при максимальном улове горбуши 23,1 тыс. т в 2016 г. и наибольшем количестве осадков ( $O = 85,6$  мм, 1999–2000 гг.) ее вылов в 2018 г. мог составить 66,9 тыс. т. При таком же вылове в 2016 г. и наименьшем из наблюдавшихся значений фактора  $O$  (17,2 мм, 2016–2017 гг.) — 4,1 тыс. т (рис. 4). Отношение мак-

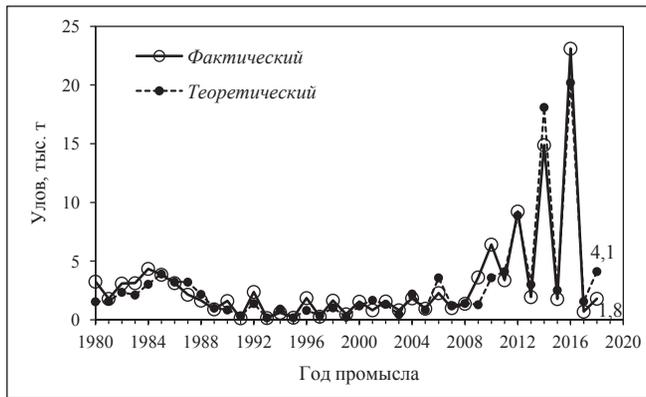


Рис. 3. Фактическая и модельная (уравнение (11)) динамика уловов амурской горбуши  
 Fig. 3. Actual and modeled with Equation (11) dynamics of pink salmon annual catch in the Amur River

Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (9–11) (см. текст)  
 Empirical coefficients and parameters of Equations (9), (10) and (11). See explanation in the text

Коэффициент	Уравнение (№), факторы		
	(9), $R(P)$	(10), $D9(O)$	(11), $R(P, O)$
$a \pm \text{a.s.e.}$	$1,784 \pm 0,533$	$0,151 \pm 0,071$	$0,102 \pm 0,032$
$b \pm \text{a.s.e.}$	$0,631 \pm 0,134$	–	$0,948 \pm 0,060$
$c \pm \text{a.s.e.}$	–	$0,030 \pm 0,007$	$0,041 \pm 0,004$
<b>Дисперсионный анализ уравнений</b>			
$D_c : k_c$	691,977 : 38	14,677 : 38	691,977 : 38
$D_r : k_r$	433,687 : 37	9,568 : 37	54,467 : 36
$R_c^2$	0,373	0,348	0,921
$F$	22,011	19,748	209,848
$p$	4,E-05	8,E-05	1,E-20
s.e.	3,471	0,516	1,247
<b>Анализ остатков уравнений</b>			
$M \pm \text{s.e.}$	$-0,168 \pm 0,540$	$-0,01 \pm 0,08$	$0,099 \pm 0,191$
$As$	1,225	0,644	0,034
$Ex$	9,042	1,456	1,581
$T_{As}$	3,241	1,703	0,089
$T_{Ex}$	12,243	1,972	2,141

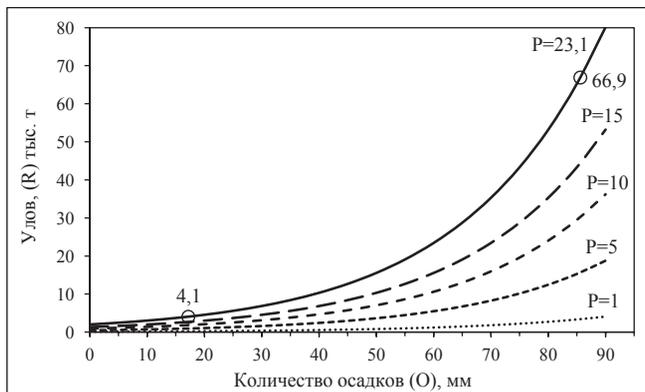


Рис. 4. Модельная зависимость уловов амурской горбуши в году X (R) от количества осадков при различных уловах в году X-2 (P)  
 Fig. 4. Modeled dependence of the Amur pink salmon catches in the year X (R) on the amount of precipitation in the year X-2 (P), by ranges of the catch

симального теоретически возможного вылова к минимально возможному вылову по причине изменчивости количества осадков равно 16,5. Это соотношение постоянно, оно не зависит от вылова в году  $X-2$ , т.е. более чем 16-кратная изменчивость уловов может быть связана с изменчивостью условий воспроизводства.

О том, что низкий подход в 2018 г. не случайно совпал с наименьшим количеством осадков в 2016–2017 гг., свидетельствует характер зависимости кратности отклонений уравнения (10) от количества осадков (см. рис. 2). Вполне очевидно, что эта зависимость практически не изменится при исключении из анализа данных для поколения 2016 г. Следовательно, если бы данный фактор учитывался при разработке прогнозов, пониженный возврат горбуши в 2018 г. был бы предсказуем.

Однако полученные результаты не позволяют заключить, что условия воспроизводства исчерпываются исключительно малым количеством осадков, поскольку кратность отклонений уравнения (9) зависит не только от количества осадков, но и от средней температуры воздуха в октябре и ноябре в год нереста (далее — температура воздуха,  $T$ , °C). Эта связь (рис. 5) выражена слабее, чем связь с осадками (см. рис. 2), а дополнение уравнения (11) переменной  $T$  не приводит к удовлетворительным результатам.

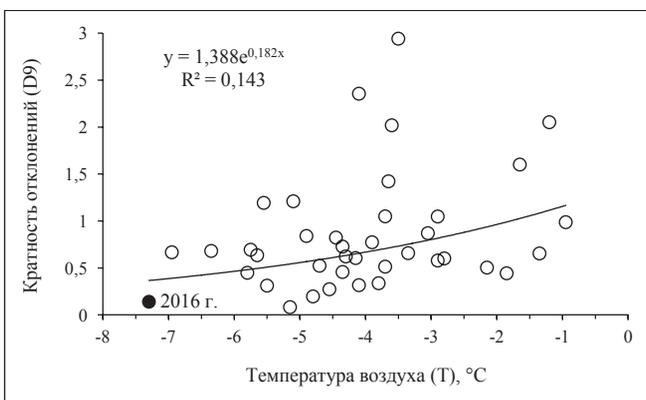


Рис. 5. Зависимость отклонений уравнения (9) от осенне-зимней температуры воздуха в год нереста (см. текст)

Fig. 5. Deviations of the pink salmon recruitment calculated with Equation (9) from its actual value, in dependence on autumn-winter air temperature (see details in the text)

Причина отсутствия предполагаемого эффекта связана с положительной корреляцией ( $r = 0,493$ ;  $p < 0,01$ ) факторных переменных  $O$  и  $T$ , т.е. фактор  $O$  в скрытом виде включает фактор  $T$ , однако вполне вероятно, что влияние каждого из них при синхронизации экстремальных значений, как это наблюдалось при воспроизводстве поколения 2016 г. (рис. 2, 5), усиливает комплексное влияние условий воспроизводства на численность поколений. Такое совпадение (рис. 2, 5) в рассматриваемом периоде времени наблюдалось единственный раз (рис. 6) — при формировании поколения 2016 г.

Экстремальные условия воспроизводства поколения 2016 г. можно рассматривать как выброс. В таком случае без данных по вылову в 2018 г. и учитывая, что коэффициент  $b$  уравнения (11) практически равен 1 (см. таблицу), уловы текущего года можно считать прямо пропорциональными уловам двухлетней давности и представить в виде:

$$R = 1,356 \cdot P, (R^2_c = 0,858; F = 224; p = 3, E-17; T_{As} = 2,22; T_{Ex} = 2,32). \quad (12)$$

Это уравнение в рассматриваемом периоде можно было использовать в качестве экспресс-метода прогноза вылова на предстоящий год, но прогноз вылова на 2018 г. без учета изменчивости условий воспроизводства оказался бы равным 31,3 тыс. т, т.е. завышенным более чем в 17 раз.

Таким образом, гипотеза о причинах низкого возврата амурской горбуши в 2018 г. вследствие переполнения нерестилиц не подтверждается. Данный эффект практически полностью объясним малым количеством осадков, особенно в конце осени и в начале

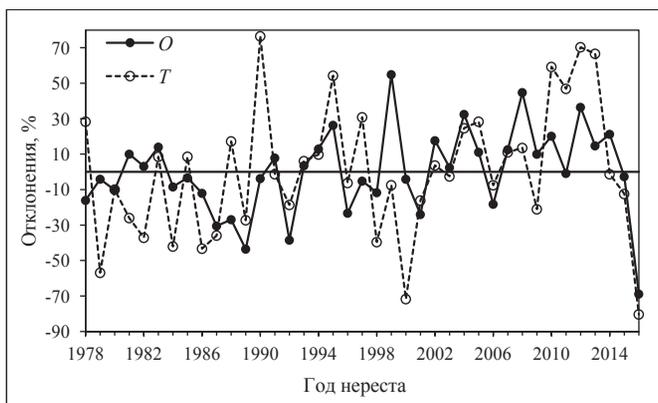


Рис. 6. Динамика отклонений количества осадков ( $O$ ) и температуры воздуха ( $T$ ) в местах размножения от среднееголетних значений

Fig. 6. Dynamics of precipitation ( $O$ ) and air temperature ( $T$ ) anomalies on the spawning grounds of pink salmon

зимы, в сочетании с экстремально низкой температурой воздуха. Проверка третьей гипотезы (дефицит производителей в 2016 г.) согласно методологическому принципу, известному как «Бритва Оккама», и полученным результатам в условиях противоречивой оценки заполнения нерестилищ [Островский, 2020] лишена смысла.

Идея проанализировать связь уловов амурской горбуши текущих лет с уловами двухлетней давности неоригинальна, такой же метод использовали и в прошлом веке [Лапин, 1971]. Полагая, что высота снежного покрова зависит от количества осадков в декабре, вывод Ю.Е. Лапина [1971] может в полной мере служить комментарием к результатам, полученным нами (см. рис. 4). «При низком снежном покрове даже многочисленное родительское стадо уже не воспроизводит многочисленного потомства, однако характерно, что даже при хороших условиях зимы малочисленное стадо не дает урожайного поколения. ...» [Лапин, 1971, с. 66]. Благоприятным для воспроизводства амурской горбуши Ю.Е. Лапин [1971] считал и подъем уровня воды перед ледоставом — его падение в этот период может привести к ухудшению водоснабжения гнезд, вплоть до их осушения, что объясняет положительную связь уловов с количеством осадков в ноябре, выявленную нами.

Полученные результаты подтверждают выводы о том, что причины изменчивости численности популяций лососей хорошо объяснимы изменчивостью численности родителей и погодных условий в период размножения [Островский, 2014, 2022; Островский, Козлова, 2023]. Росту запаса и уловов амурской горбуши после введения 200-мильной экономической зоны (см. рис. 3) способствовало постепенное увеличение количества осадков и температуры воздуха во время инкубации икры (см. рис. 6) и, соответственно, уловов через 2 года.

Восстановление запаса происходило с разной скоростью: в конце прошлого века в среднем значения рассмотренных параметров погоды были ниже среднееголетних (рис. 6). Быстрому восстановлению уловов в случаях, когда один из двух или (редко) оба фактора имели значения больше среднееголетних, препятствовала низкая численность родителей. Быстрый отклик уловов на благоприятные условия воспроизводства в череде неблагоприятных лет, сопровождающихся малым запасом, уловами и, соответственно, малой численностью родителей, невозможен (см. рис. 4).

Появление высокоурожайных поколений с 2010 г. (см. рис. 3) происходило на фоне накопления достаточного количества производителей при значениях, важных для воспроизводства погодных факторов, почти всегда и чаще всего одновременно превышающих среднееголетние значения (см. рис. 6). Исключение представляет погодная аномалия, при которой воспроизводилось поколение 2016 г.: на фоне сформированного

высокого уровня воспроизводства наименьшее количество осадков совпало с наименьшей температурой воздуха в осенне-зимний период. Примечательно, что причины формирования выбросов в динамике численности горбуши, воспроизводящейся в реках материковой части Татарского пролива [Островский, Козлова, 2023], и охотоморской кеты [Островский, 2022] также в основном связаны с количеством осадков, выпадающих в районах размножения во время инкубации икры.

Наше исследование не может претендовать на полное объяснение динамики численности поколений амурской горбуши, так как не затрагивает вопроса о причинах формирования различия урожайности поколений, воспроизводящихся в четные и нечетные годы. Уловы текущих лет рассматриваются как следствие уловов предшествующих лет, но вопрос, почему два года назад уловы были большими или малыми, сродни известному вопросу о «курице и яйце». Феномен численного доминирования горбуши линии четных или нечетных лет обсуждался неоднократно [Никольский, 1952, 1954; Семко, 1954; Ricker, 1962; Лапин, 1971; Бирман, 2004; и др.], однако полагаем, что удовлетворительного объяснения этому феномену пока нет.

Ю.Е. Лапин [1971], анализируя динамику уловов амурской горбуши, выявил закономерность — численность ее потомков прямо пропорциональна численности родителей, если выживаемость потомков постоянна. Он считал, что так называемый феномен доминирования есть не что иное как проявление этой главной закономерности в «чистом виде» [Лапин, 1971]. Результаты нашего исследования полностью подтверждают вывод относительно прямой связи уловов в году  $X$  с уловами в год  $X-2$ , нарушаемой изменчивостью условий воспроизводства.

Идентичность выводов, основанных на анализе уловов одной и той же группировки горбуши, полученных разными исследователями в разные годы, свидетельствует об устойчивости выявленных связей. Однако с выводом Ю.Е. Лапина о прямой связи численности потомков горбуши с численностью родителей, противопоставляемым теории У.Е. Рикера [1979], согласиться нельзя. Этот вывод основан на необоснованном отождествлении уловов в году  $X-2$  с численностью родителей, а уловов в году  $X$  — с численностью потомков.

Тем не менее полагаем, что прямой связью уловов в году  $X$  и  $X-2$  действительно можно объяснить феномен доминирования, если в доминантные четные годы на нерест пропускается непропорционально большее, но не избыточное количество рыб, чем в малочисленные годы. Объективная причина подобной непропорциональности может быть связана с циклическими изменениями промысловой обстановки в четные и нечетные годы. Так, например, В.Л. Костарев [1964] считал, что улов охотоморских лососей зависит от количества осадков, выпадающих во время путины, причем большее их количество выпадало именно в нечетные годы, когда в Охотском море воспроизводится горбуша доминантной линии, что увеличивало количество рыб, пропущенных на нерестилища.

Исследованиями солнечной активности, отражающейся на динамике климата, подтверждается наличие циклов с периодом 2 года, обзор по этой теме приведен в монографии И.Б. Бирмана [2004]. К вопросу о причинах двухлетнего цикла численного доминирования горбуши он приводит результаты работы Ю.Е. Лапина, в частности график динамики толщины снегового покрова и уловов горбуши через 2 года [Лапин, 1971, рис. 24, с. 66], демонстрирующий правильное синфазное чередование обеих переменных с периодом 2 года. Не отрицая возможности влияния циклически изменяющихся условий в море, он полагал, что феномен доминирования объясним циклическими изменениями толщины снежного покрова.

Учитывая, что численность потомков горбуши сильно зависит от численности родителей и погодных условий в пресноводном периоде жизни, рассмотрим 3 гипотезы относительно причин формирования эффекта доминирования. Первая основана на представлении о прямой связи численности потомков с численностью родителей [Лапин, 1971], вторая — на положительной связи численности рыб, пропущенных

на нерестилища с циклически изменяющимся количеством осадков во время путины [Костарев, 1964], третья — на основе положительной связи выживаемости потомства с циклически изменяющейся толщиной снегового покрова [Бирман, 2004].

Первая гипотеза несостоятельна, поскольку предполагает неограниченный рост численности горбуши при благоприятных условиях, под которыми в первую очередь подразумевается достаточная для успешного воспроизводства численность родителей, высота снежного покрова и благоприятная температура воздуха зимой, поскольку хорошо известно, что рост численности лососей ограничивается, как минимум, площадью нерестилищ, это признается всеми исследователями. Отметим, что когда подобный анализ выполнялся на основе соотношения численности родителей и потомков, а не уловов, наиболее приемлемыми в качестве исходных уравнений оказывались именно теоретические модели [Островский, 2014].

В частности, анализируя причины изменчивости численности горбуши, воспроизводимой в реках материковой части Татарского пролива, в качестве исходного уравнения успешно использовали модель Рикера [Островский, Козлова, 2023]. При этом полученные выводы относительно факторов, отклоняющих значения фактических подходов от модели Рикера, также оказались объяснимыми изменчивостью количества осадков в период инкубации икры. Идентичность наших выводов, сделанных при анализе разных группировок горбуши, свидетельствует о том, что причина расхождения в выборе исходных уравнений при анализе уловов и соотношения «запас–пополнение» объяснима именно природой первичных данных.

Вывод В.Л. Костарева [1964] относительно отрицательного влияния количества летних осадков во время путины на вылов охотоморских лососей подтверждается и в настоящее время [Островский, 2023]. Вероятно, аналогичная связь характерна и для амурских лососей. С другой стороны, согласно полученным нами результатам улов в году  $X$  зависит в основном от количества осенне-зимних осадков в год  $X-2$ , а не от их количества во время путины, что свидетельствует в пользу гипотезы И.Б. Бирмана [2004]. Чтобы отдать предпочтение второй или третьей гипотезе о причинах формирования эффекта доминирования, провели анализ изменчивости погодных условий.

Как в прошлом, так и в текущем веке амурская горбуша численно доминирует в четные годы (см. рис. 3), поэтому надеялись выявить подобное (устойчивое) чередование лет с обильным и малым количеством осадков, температурой воздуха или рекордным количеством осадков, выпадающих за одни сутки в разных месяцах. Устойчивого чередования количества осадков, такого как описано Ю.Е. Лапиным [1971] или В.Л. Костаревым [1964, табл. 3, с. 80], не выявлено ни для одного месяца, ни по одному из признаков, характеризующих погоду. Вероятно, подобное чередование является скорее исключением, чем правилом, хотя, возможно, оно наблюдалось в относительно коротких промежутках времени прошлого века.

Известно, что появившееся однажды урожайное или неурожайное поколение может проявляться в череде многих последующих поколений, так, например, неурожайное поколение 2016 г. амурской горбуши не восстановилось до сих пор. Это позволяет предположить, что для объяснения феномена доминирования не обязательно соблюдение строгого совпадения циклов объясняющей и результативной переменных. По причине инерционности достаточно того, чтобы влияющие на численность горбуши параметры среды четных лет в среднем отличались от этих же параметров среды нечетных лет. Полагаем, что устойчивое чередование урожайности горбуши четных и нечетных лет может формироваться за счет кумулятивного эффекта даже относительно небольших, не обязательно регулярных, но часто повторяющихся различий параметров среды.

Исходя из этого предположения, согласно гипотезе И.Б. Бирмана [2004] в среднем количество зимних осадков в четные годы должно быть больше, чем в нечетные годы. Однако с 1978 по 2017 г. (40 лет), несмотря на наличие хорошо выраженного эффекта доминирования (рис. 3), по неурожайным нечетным годам в среднем выпадало  $42,9 \pm 3,8$  мм, по урожайным четным — столько же или даже меньше ( $40,6 \pm 4,2$  мм).

Не выявлено правильных чередований или существенных различий четных и нечетных лет по температуре воздуха и по факторам, включенным в приведенные выше уравнения. Из этого следует, что рассмотренные факторы, действительно влияя на уровень воспроизводства, не могут быть причиной эффекта доминирования.

Самая большая разность значений параметров четных и нечетных лет выявлена по количеству осадков в июле. За 20 четных лет (1978–2016 гг.) по четным годам в этом месяце их выпадало в среднем  $73,8 \pm 11,5$  мм ( $T_{As} = -0,189$ ;  $T_{Ex} = -1,625$ ), по нечетным (1979–2017 гг.) —  $48,1 \pm 7,6$  мм ( $T_{As} = 1,405$ ;  $T_{Ex} = -0,355$ ). Лишь в 5 из 20 пар сравнений в нечетные годы осадков выпадало больше, чем в четные годы.

Горбуша нерестится на относительно мелководных нерестилищах, где она легкодоступна для хищников. Можно предположить, что в процессе эволюции выработался механизм уменьшения подверженности истреблению хищниками за счет приуроченности нереста ко времени наибольшего количества осадков и, соответственно, уровня воды. В таком случае заход на нерест горбуши четных лет должен быть приурочен к июлю. Действительно, она в основном заходит на нерест в июле, значение средней многолетней кумуляты сезонного вылова, равное 50 %, приходится на 10 июля.

Возможно, относительно малое количество осадков в июле нечетных лет приводит к смещению сроков нерестовой миграции горбуши этих лет на август. В августе осадков выпадало больше, чем в июле (в среднем около  $85,2 \pm 13,0$  мм в четные и около  $88,7 \pm 10,4$  мм в нечетные годы). В этом же месяце нечетных лет значение средней многолетней кумуляты сезонного вылова, равное 50 %, приходилось на 8 августа, т.е. не исключено, что феномен доминирования лучше всего объясним гипотезой В.Л. Костарева [1964].

Многие исследователи считали, что сроки нерестового хода горбуши зависят от ее численности — при малой численности поколений улучшается обеспеченность рыб пищей [Никольский, 1952, 1954], ускоряется их созревание, поэтому малочисленные стада горбуши идут на нерест раньше [Енютина, 1972; Смирнов, 1975; и др.]. Однако в настоящее время на нерест раньше идут не малочисленные, а многочисленные поколения амурской горбуши. Следовательно, причина расхождения по времени созревания многочисленных и малочисленных поколений вряд ли связана с обеспеченностью пищей рыб в море.

Массовая миграция мальков горбуши в море часто наблюдается в период весеннего половодья и не всегда определяется степенью их готовности к смене среды обитания [Чупахин, 1975]. Расхождение амурской горбуши линий четных и нечетных лет по срокам нереста приводит к различиям условий развития икры. Молодь малочисленных поколений нечетных лет вследствие позднего нереста родителей и меньшей продолжительности развития икры в теплое время года [Соин, 1954] ко времени весенних паводков хуже подготовлена к миграции в море по сравнению с молодью многочисленных поколений четных лет, что объясняет низкую скорость восстановления численности горбуши линии нечетных лет (рис. 3).

Уравнение (11) хорошо имитирует динамику уловов, при этом в явном виде оно не учитывает такие факторы, как количество летних осадков, сроки миграций или количество градусо-дней до выклева личинок, которые согласно рассмотренным гипотезам могут приводить к формированию эффекта доминирования. Полагаем, что причина отсутствия этих факторов в уравнении (11) связана с тем, что они в скрытом виде учтены в факторе «улов в году X-2», значения которого ассоциированы с принадлежностью рыб к линии четных или нечетных лет. Для проверки адекватности рассмотренных гипотез, объясняющих эффект доминирования, необходим анализ других популяций, что выходит за рамки поставленной цели.

### **Заключение**

Урожайность поколений амурской горбуши в основном формируется в пресноводном периоде жизни. Ее уловы в данном году прямо пропорциональны уловам

двухлетней давности, отклонения от пропорциональности связаны с изменчивостью, в основном осенне-зимних осадков. Обе факторные переменные (улов в году  $X-2$  и количество осенне-зимних осадков) положительно связаны с численностью потомков и, соответственно, с уловами в году  $X$ . Совместным влиянием уловов текущих лет и количеством осенне-зимних осадков во время инкубации икры объяснимо около 90 % дисперсии уловов последующих лет. При одинаковых уловах в текущем году улов через 2 года, в зависимости от количества осадков (в пределах наблюдаемых значений), может изменяться в 17 раз.

Судя по литературным данным, сильная изменчивость запаса тихоокеанских лососей в связи с изменчивостью условий воспроизводства характерна не только для амурской горбуши. Следовательно, теоретическая концепция  $MSY$ , рассматривающая промысел в качестве единственной причины изменчивости запаса, слишком далека от реальности, чтобы ее можно было использовать в качестве руководства к регулированию вылова тихоокеанских лососей.

Кагастрофическое падение уловов и численности амурской горбуши поколения 2016 г. в основном обусловлено экстремально малым количеством осенне-зимних осадков в период инкубации икры в сочетании с экстремально низкой температурой воздуха в предзимний период. Синхронизация минимумов этих переменных за 40-летний период наблюдалась единственный раз — в 2016 г.

Выявленные факторы изменчивости уловов горбуши нельзя рассматривать в качестве причин формирования характерного для динамики ее численности и уловов эффекта доминирования. Гипотетически этот эффект связан с приуроченностью захода горбуши в нерестовые реки ко времени максимального количества летних осадков. Не исключено, что данное свойство является эволюционно-выработанным приспособлением к нересту на относительно маловодных нерестилищах, в условиях легкой доступности хищникам.

Сроки нереста влияют, с одной стороны, на количество рыб, достигших нерестилищ и участвующих в нересте, с другой — на качество и, соответственно, выживаемость потомства. Относительно малое количество июльских осадков в нечетные годы приводит к смещению сроков массовой нерестовой миграции горбуши на август, но меньшая продолжительность инкубации ее икры в теплое время года препятствует быстрому восстановлению численности даже при благоприятных условиях воспроизводства в осенне-зимний период.

Исследование не претендует на исчерпывающее объяснение причин изменчивости уловов амурской горбуши, но позволяет найти рациональное объяснение причинам изменчивости уровней воспроизводства и выбросов, приводящих к большим ошибкам прогнозов.

### **Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)**

Выражаю глубокую признательность О.Б. Ткачевой, выполняющей основную рутинную работу отдела. Это позволяет выделять больше времени для разгадывания загадок природы.

The author is deeply grateful to O.B. Tkacheva, who performed the main routine work of the department that saved time for unraveling the mysteries of nature.

### **Финансирование работы (FUNDING)**

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsors.

### **Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)**

Работа проведена без непосредственного контакта с рыбами в качестве объекта исследования. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

The work was made without direct contact with fish as an object of study. The author declares that he has no conflict of interest.

### Список литературы

- Абрамов В.В.** Состояние запасов и пути увеличения численности амурской горбуши // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. — М. : АН СССР, 1954. — С. 48–69.
- Бивертон Р., Холт С.** Динамика численности промысловых рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1969. — 248 с.
- Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — Изд. 2-е, доп. — М. : Нацрыбресурсы, 2004. — 171 с.
- Дрейпер Н.Р., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ : моногр. — Изд. 3-е. — М. : Издательский дом «Вильямс», 2007. — 912 с.
- Енютина Р.И.** Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 77. — С. 3–126.
- 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.
- Колпаков Н.В., Коцюк Д.В.** Неоправдавшиеся прогнозы подходов горбуши к Амуру и в Приморье в 2018 г.: вероятные причины // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 94–105.
- Костарев В.Л.** Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 77–83.
- Кузнецов И.И.** Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.
- Курмазов А.А., Марковцев В.Г.** Лососи в рыболовных отношениях России и Японии // Рыб. хоз-во. — 2001. — № 1. — С. 25–26.
- Лапин Ю.Е.** Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла : моногр. — М. : Наука, 1971. — 176 с.
- Леванидов В.Я.** Пути усиления воспроизводства кеты Амура // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. — М. : АН СССР, 1954. — С. 120–128.
- Максименко В.П., Антонов Н.П.** Количественные методы оценки рыбных запасов : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 256 с.
- Никольский Г.В.** Материалы по биологическим основаниям лососевого хозяйства бассейна Амура // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. — М. : АН СССР, 1954. — С. 160–168.
- Никольский Г.В.** О типе динамики стада и характере нереста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в Амуре // ДАН СССР. — 1952. — Вып. 86, № 4. — С. 873–875.
- Островский В.И.** Итоги лососевой путины в Хабаровском крае в 2022 г. // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 79–86. DOI: 10.26428/losos\_bull17-2023-79-86.
- Островский В.И.** Особенности амурской лососевой путины в 2020 году // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 78–83.
- Островский В.И.** Факторы, влияющие на численность покатной молодежи тихоокеанских лососей // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2014. — Вып. 6. — С. 501–508.
- 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.
- Островский В.И., Козлова Т.В.** «Неблагодарная» горбуша. Случайность или закономерность? // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 152–158. DOI: 10.26428/losos\_bull17-2023-152-158.
- Островский В.И., Коцюк Д.В., Колпаков Н.В.** Итоги лососевой путины в Хабаровском крае в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 88–93.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее (Камчатка) от численности родителей // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 6. — С. 411–417.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Роль социального стресса в регуляции численности популяции нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) // Исследование и рациональное использование

биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана : тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток : ТИНРО, 1985. — С. 48–49.

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

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

**Розенберг Г.С.** Модели в фитоценологии : моногр. — М. : Наука, 1984. — 240 с.

**Семенченко Н.Н.** Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, № 1. — С. 44–52.

**Семко Р.С.** Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 3–109.

**Семко Р.С.** Современное состояние запасов тихоокеанских лососей, степень их использования и пути воспроизводства // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 7–16.

**Смирнов А.Г.** Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. ТИНРО. — 1947. — Т. 25. — С. 33–52.

**Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 336 с.

**Соин С.Г.** Закономерности развития летней кеты, горбуши и симы // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. — М. : АН СССР, 1954. — С. 144–155.

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

**Шунтов В.П.** Концептуальные заметки об управлении биологическими ресурсами, рациональном и устойчивом рыболовстве // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 1. — С. 5–19.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Дальневосточная лососевая путина–2018: абсолютный исторический рекорд, обеспеченный камчатской горбушей // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 3–13.

**Ricker W.E.** Regulation of the abundance of pink salmon populations // H.R. MacMillan lectures in fisheries : symposium on pink salmon / ed. N.J. Wilimovsky. — Vancouver, Canada : Institute of Fisheries, University of British Columbia, 1962. — P. 155–201.

## References

**Abramov, V.V.,** The state of stocks and ways to increase the population of Amur pink salmon, in *Tr. soveshch. po voprosam lososovogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Proceedings of meetings on salmon Farms in the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 48–69.

**Beaverton, R. and Holt, S.,** *Dinamika chislennosti promyslovykh ryb* (Dynamics of the number of commercial fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1969.

**Birman, I.B.,** *Morskoi period zhizni i voprosy dinamiki stada tikhookeanskikh lososei* (The Marine Life History and the Issues of Dynamics of the Pacific Salmon Stock), Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2004, 2<sup>nd</sup> ed.

**Draper, N. and Smith, H.,** *Prikladnoy regressionnyy analiz* (Applied Regression Analysis), Moscow: Izdatel'skiy dom «Vil'yams», 2007, 3rd ed.

**Yeniutina, R.I.,** The Amur Humpback Salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 77, pp. 3–126.

**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

**Kolpakov, N.V. and Kotsyuk, D.V.,** Unrealistic forecasts of pink salmon approaches to the Amur and Primorye in 2018: probable reasons, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 94–105.

**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.

**Kusnetzov, I.I.,** Some observations on the spawning of the Amur and Kamchatka salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 2, no. 3.

**Kurmazov, A.A. and Markovtsev, V.G.,** Salmon in fishing relations between Russia and Japan, *Rybn. Khoz.*, 2001, no. 1, pp. 25–26.

**Lapin, Yu.Ye.**, *Zakonmernosti dinamiki populyatsiy ryb v svyazi s dlitel'nost'yu ikh zhiznennogo tsikla* (Patterns of the dynamics of fish populations in connection with the duration of their life cycle), Moscow: Nauka, 1971.

**Levanidov, V.Ya.**, Ways to strengthen the reproduction of Amur chum salmon, in *Tr. soveshch. po voprosam lososovogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Proceedings of meetings on salmon Farms in the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 120–128.

**Maksimenko, V.P. and Antonov, N.P.**, *Quantitative Methods of Fish Reserves Evaluation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2003.

**Nikolsky, G.V.**, Materials on the biological basis of the Amur salmon farm, in *Tr. soveshch. po voprosam lososovogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Proceedings of meetings on salmon Farms in the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 160–168.

**Nikolsky, G.V.**, On the type of herd dynamics and the nature of spawning pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) in the Amur, *Doklady Akad. nauk SSSR*, 1952, vol. 86, no. 4, pp. 873–875.

**Ostrovsky, V.I.**, Results of the salmon fishing season in Khabarovsk Region in 2022, in *Byulleten' no. 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 17 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 79–86. doi 10.26428/losos\_bull17-2023-79-86

**Ostrovsky, V.I.**, Features of the Amur salmon season in 2020, in *Byulleten' no. 15 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 15 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 78–83.

**Ostrovsky, V.I.**, Factors influencing the abundance of juvenile Pacific salmon, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Readings Commemorating Vladimir Yakovlevich Levanidov), Vladivostok: Dal'nauka, 2014, vol. 6, pp. 501–508.

**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. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827. EDN: HXVMLB.

**Ostrovsky, V.I. and Kozlova, T.V.**, «Unfaithful» Pink salmon. Random or regularity, in *Byulleten' no. 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 17 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 152–158. doi 10.26428/losos\_bull17-2023-152-158

**Ostrovsky, V.I., Kotsyuk, D.V., and Kolpakov, N.V.**, The results of the salmon fishing season in the Khabarovsk Territory in 2018, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bulletin No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 88–93.

**Ostrovskii, V.I. and Semenchenko, N.N.**, Dependence of number of progeny of red salmon *Oncorhynchus nerka* from Dal'nee Lake (Kamchatka) on number of parents, *Biol. Morya (Vladivostok)*, 2002, vol. 28, no. 6, pp. 371–378.

**Ostrovsky, V.I. and Semenchenko, N.N.**, The role of social stress in the regulation of sockeye salmon population (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), in *Vses. Soveshch. "Issledovanie i ratsional'noe ispol'zovanie bioresursov dal'nevostochnykh i severnykh morei SSSR i perspektivy sozdaniya tekhnicheskikh sredstv dlya osvoeniya neispol'zuemykh bioresursov otkrytogo okeana"*, *Tezisy dokl.* (Proc. All.-Sov. Meet. "Research and Rational Management of Bioresources of the Far Eastern and Northern Seas of the USSR and Prospects of Creation of Technical Means for Development of Unused Bioresources of the Open Ocean), Vladivostok: TINRO, 1985, pp. 48–49.

**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.

**Rosenberg, G.S.**, *Modeli v fitotsenologii* (Models in phytocenology), Moscow: Nauka, 1984.

**Semenchenko, N.N.**, Mechanisms of abundance self-regulation in the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 1, pp. 44–52.

**Semko, R.S.**, Stocks of West Kamchatka salmon and their commercial use, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 3–109.

**Semko, R.S.**, The current state of the stocks of Pacific salmon, the degree of their use and ways of reproduction, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 7–16.

**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. 33–52.

**Smirnov, A.I.**, *Biologiya, razmnozheniye i razvitiye tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.

**Soin, S.G.**, Patterns of development of summer chum salmon, pink salmon and sim, in *Tr. soveshch. po voprosam lososovogo khozyaystva Dal'nego Vostoka* (Proceedings of meetings on salmon Farms in the Far East), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954, pp. 48–69.

**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.

**Shuntov, V.P.**, Conceptual notes on the management of biological resources, rational and sustainable fisheries, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 1, pp. 5–19.

**Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Dal'nevostochnaya lososevaya putina–2018: absolyutnyy istoricheskiy rekord, obespechenny kamchatskoy gorbushhey*, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin no. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 3–13.

**Ricker, W.E.**, Regulation of the abundance of pink salmon populations, in *H.R. MacMillan lectures in fisheries*, symposium on pink salmon, Wilimovsky, N.J., ed., Vancouver, Canada: Institute of Fisheries, University of British Columbia, 1962, pp. 155–201.

<http://www.pogodaiklimat.ru/history/31369.htm>. Cited July 12, 2022.

*Поступила в редакцию 10.05.2023 г.*

*После доработки 22.05.2023 г.*

*Принята к публикации 30.05.2023 г.*

*The article was submitted 10.05.2023; approved after reviewing 22.05.2023;  
accepted for publication 30.05.2023*