

УДК 597.553.2+597–154.3(282.257.5)

В.И. Островский*

Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 680028, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОКАТНОЙ МОЛОДИ ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*) Р. МЫ

Построена нелинейная мультипликативная модель, описывающая зависимость численности молоди горбуши р. Мы (материковое побережье Амурского лимана) на стадии миграции в море от численности родителей и метеорологических факторов. Показано, что основное влияние на численность молоди оказывает численность родителей. Влиянием данного фактора объясняется 44,7 % дисперсии численности потомков. Из числа метеорологических факторов численность потомков положительно связана с зимней температурой воздуха (23,9 % дисперсии), отрицательно — с температурой воздуха во время нерестовой миграции и нереста (5,8 % дисперсии). Влиянием всех перечисленных факторов объясняется 73,7 % изменчивости численности покнатников. При одинаковой численности родителей вследствие влияния метеорологических факторов максимальная численность потомков может в 6,69 раза превышать минимальную численность.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, *Oncorhynchus gorbuscha*, численность родителей, численность молоди, метеорологические факторы, имитационное моделирование.

Ostrovsky V.I. Factors controlling abundance of downstream juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Mi River // Izv. TINRO. — 2014. — Vol. 177. — P. 156–166.

Nonlinear multiplicative model is developed that describes dependence of the pink salmon juveniles abundance in the Mi River (Amur Estuary) on number of their parents and some meteorological factors. The spawning stock is the most significant factor that explains 44.7 % of the abundance dispersion. Among meteorological factors, winter air temperature correlates positively (23.9 % of dispersion) and air temperature during anadromous migration and spawning of pink salmon correlates negatively (5.8 % of dispersion) with the juveniles abundance. In sum, these factors explain 73.7 % of abundance variability for the downstream migrants. In the years with equal number of spawners, the highest abundance of juveniles can be in 6.69 times higher than their lowest abundance because of the meteorological factors influence.

Key words: pacific salmons, *Oncorhynchus gorbuscha*, spawning stock, juveniles abundance, meteorological factor, modeling.

Введение

Исследованию влияния численности родителей и климатических факторов на численность поколений лососей посвящено много работ, однако практически все они выполнены с использованием двухмерного корреляционного или регрессионного анализа. При исследовании открытых систем данные методы имеют известные ограничения точности полученных результатов. Для решения таких задач более приемлемы методы

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, начальник отдела, e-mail: ostrovkhv@rambler.ru.

Ostrovsky Vladimir I., Ph.D., head of department, e-mail: ostrovkhv@rambler.ru.

многомерного регрессионного анализа, корректное применение которых позволяет выявить латентные факторы, ранжировать их по значимости, определить направление, форму и тесноту связи с зависимой переменной, получить формализованное описание выявленных закономерностей.

Цель работы — исследовать зависимость численности потомков горбуши р. Мы (Амурский лиман) от численности родителей и метеорологических факторов. Продолжая серию аналогичных исследований, выполненных нами ранее на других популяциях и видах лососей (Островский, Подорожник, 2009; Островский, 2011, 2012, 2013), надеемся выявить общие закономерности формирования численности поколений лососей.

Материалы и методы

Работа основана на архивных данных ХфТИНРО, включающих визуальную оценку количества горбуши, пропущенной через рыбоучетное заграждение в р. Мы (материковое побережье Амурского лимана), и количества покатной молоди данного вида (рис. 1), оцененного выборочным методом с использованием мальковых ловушек Таранца.

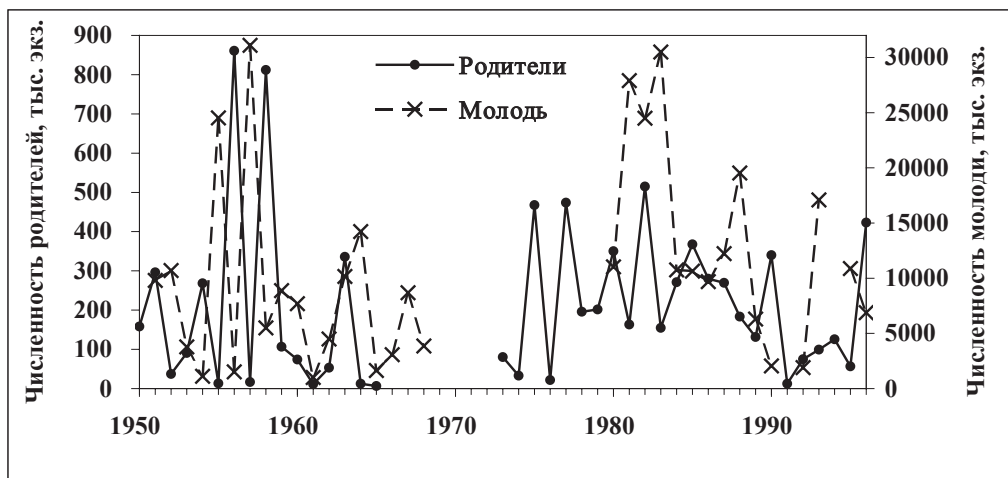


Рис. 1. Динамика численности родителей горбуши р. Мы и их потомков на стадии миграции в море

Fig. 1. Dynamics of number of spawners and downstream juveniles for pink salmon in the Mi River

Учетные работы выполнены сотрудниками Амуррыбвода для разработки биологических обоснований прогноза запаса горбуши ФГУП «ХфТИНРО». Информация о среднемесячных значениях минимальных, средних и максимальных температур воздуха, а также о ежемесячном количестве осадков по данным ближайшего от данной реки метеорологического поста г. Николаевск-на-Амуре приведена на сайте © thermograph.ru. Исток р. Мы находится на расстоянии около 50 км от данного города. Исследованиями охвачен 46-летний период, но вследствие неполноты данных мониторинга численности горбуши или погоды целям нашей работы удовлетворяют материалы 29 лет.

Принципы построения моделей на основе пошагового регрессионного анализа изложены в справочной литературе (Афифи, Эйзен, 1982; Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007; Медик, Токмачев, 2007; и др.). Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами. Устойчивость модели к варьированию входных данных проверяли на основе анализа 100 бутстреп-выборок с использованием остатков ($S_f - S_i$, где S_f — фактическая численность молоди, S_i — рассчитанная по уравнению i). Степень близости распределения остатков к нормальному проверяли по критерию Шапиро-Вилкса (W), гипотезу о наличии автокорреляции остатков первого порядка — по критерию Дарбина-Уотсона (d), значимость регрессии — по критерию Фишера (F), средние значения сравнивали с помощью критерия Стьюдента (T).

В работе приняты следующие обозначения: P_w, P_d, P_f, P_T — уровни значимости соответствующих критериев; индекс *st* — табличное значение соответствующего критерия; *s.e.*, *a.s.e.* — стандартная и асимптотическая стандартная ошибки; $D_i = S_f/S_i$ — отклонения численности потомков, рассчитанной по уравнению *i*, от их фактической численности; D_p, D_c — соответствующие индексам остаточная и общая скорректированная сумма квадратов остатков; k_p, k_c — соответствующие индексам числа степеней свободы; R_c^2 — скорректированный коэффициент детерминации; *M* — среднее арифметическое значение; A_s, E_x — коэффициенты соответственно асимметрии и эксцесса. Численность родителей и потомков измеряли в тысячах экземпляров, температуру воздуха — в градусах Цельсия.

Результаты и их обсуждение

Построение модели

В настоящее время существует достаточно оснований полагать, что зависимость численности покатной молоди лососей от численности родителей нелинейна (Крогиус и др., 1969; Иванков, Андреев, 1972; Семенченко, 1988; Паренский, 1992; Гриценко, 2002; Каев и др., 2006; Островский, Пономарев, 2009; и др.). Эмпирические данные, относящиеся к рассматриваемой популяции (рис. 2), не противоречат этой гипотезе, наилучший результат их аппроксимации достигается при использовании уравнения Рикера (1979) (табл. 1, уравнение 1).

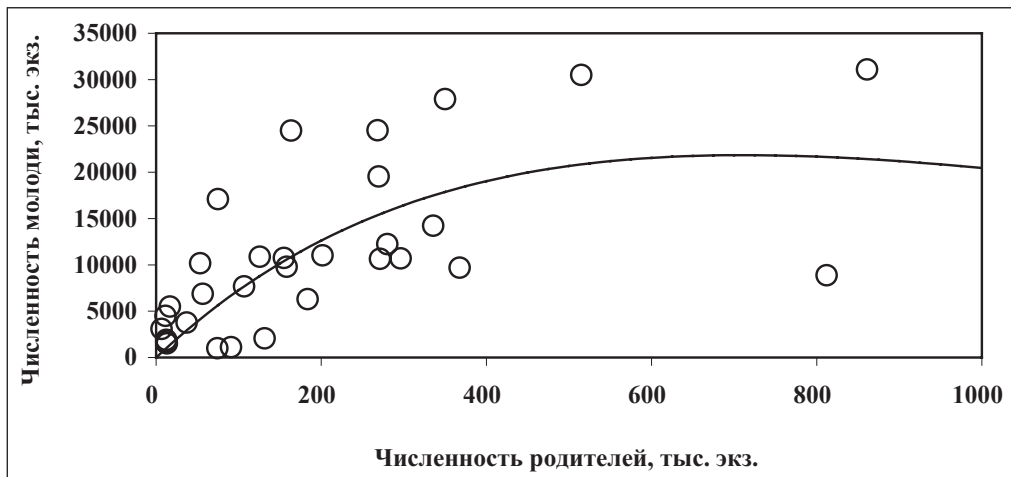


Рис. 2. Зависимость численности покатной молоди горбуши р. Мы от численности родителей (сглажена по уравнению 1)

Fig. 2. Dependence of the downstream juveniles abundance in the Mi River on their parents number (smoothed by equation 1, see Tables 1, 3)

Таблица 1

Последовательность построения модели, описывающей зависимость численности покатной молоди горбуши р. Мы от численности родителей и метеорологических факторов

Table 1

Stages of the model development

№ п/п	Уравнение	Фактор и значимость его включения в модель
1	$S_1 = P \cdot \exp(a - b/P)$	P , численность родителей
2	$D_1 = a \cdot \exp(b \cdot T_1)$	T_1 , среднее значение средних температур воздуха в январе в год покатной миграции ($F = 19,34$; $P_F < 0,01$)
	$S_2 = P \cdot \exp(a - b/P + c \cdot T_1)$	
3	$D_2 = a \cdot \exp(-b \cdot T_8)$	T_8 , среднее значение максимальных температур воздуха в августе в год нереста ($F = 5,53$; $P_F < 0,05$)
	$S_3 = P \cdot \exp(a - b/P + c \cdot T_1 - d \cdot T_8)$	

Связь отклонений фактических значений численности молоди от рассчитанных по уравнению 1 (D_1) с метеорологическими факторами относительно слабая. Наиболее хорошо она объяснима температурой воздуха в январе (T_1 , период инкубации икры) или в августе (T_8 , период нерестовой миграции и нереста). Оба фактора относительно слабо и приблизительно одинаково влияют на отклонения от регрессии ($R_c^2 = 0,163$ и $0,223$ соответственно), но дополнение уравнения 1 фактором T_1 сильнее уменьшает остаточную дисперсию модели (на 23,9 %) и приводит к значимому ее улучшению (табл. 1–3) — детерминация увеличивается с 0,440 (уравнение 1) до 0,679 (уравнение 2). Изменчивость расчетного значения численности потомков в связи с одновременным влиянием данных факторов приведена на рис. 3.

Таблица 2
Значения коэффициентов и результаты дисперсионного анализа уравнений, описывающих зависимость отклонений (D_1 – D_2 , табл. 1) от метеорологических факторов

Table 2
Regression coefficients and results of variance analysis for the equations describing dependence of residuals D_1 – D_2 (see Table 1) on meteorological factors

Коэффициент	Отклонения	
	$D_1(T_1)$	$D_2(T_8)$
$a \pm \text{a.s.e.}$	$0,812 \pm 0,303$	$3,990 \pm 1,166$
$b \pm \text{a.s.e.}$	$0,130 \pm 0,058$	$0,284 \pm 0,097$
Дисперсионный анализ		
$D_c : k_c$	49,517 : 28	41,297 : 28
$D_r : k_r$	41,439 : 27	31,123 : 27
R_c^2	0,163	0,246
F	5,260	8,830
P_F	< 0,05	< 0,01
s.e.	1,262	1,094

Таблица 3
Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений 1–3 (табл. 1), описывающих зависимость численности покатной молоди горбуши р. Мы от численности родителей и метеорологических факторов

Table 3
Regression coefficients and results of variance analysis for equations 1–3 (see Table 1) describing dependence of the downstream juveniles abundance in the Mi River on their parents number and meteorological factors

Коэффици- циент	Уравнение, факторы			Бутстреп-оценки (уравнение 3) $M \pm \text{s.e.}$
	1, P	2, P, T_1	3, P, T_1, T_8	
$a \pm \text{a.s.e.}$	$4,426 \pm 0,193$	$3,797 \pm 0,233$	$4,498 \pm 0,312$	$4,540 \pm 0,026^*$
$b \pm \text{a.s.e.}$	$710,335 \pm 204,813$	$834,738 \pm 225,769$	$729,794 \pm 168,022$	$734,467 \pm 17,349^*$
$c \pm \text{a.s.e.}$		$0,120 \pm 0,029$	$0,108 \pm 0,027$	$0,106 \pm 0,002^*$
$d \pm \text{a.s.e.}$			$0,161 \pm 0,067$	$0,152 \pm 0,006^*$
Дисперсионный анализ				
$D_c : k_c$		2067520000 : 28		–
$D_r : k_r$	1158210000 : 27	664196000 : 26	543893000 : 25	–
R_c^2	0,440	0,679	0,737	$0,805 \pm 0,005^*$
F	21,20	27,47	23,34	$37,60 \pm 1,344^*$
s.e.	6674,319	5154,400	4760,484	4399,002*
Анализ остатков				
$M \pm \text{s.e.}$	$631,666 \pm 1188,325$	$683,444 \pm 895,170$	$693,229 \pm 807,891$	$0,243 \pm 833,331^{**}$
A_s	0,182	0,830	0,252	0,083**
E_x	–0,330	2,242	–0,187	–0,261**
W	0,979	0,937	0,970	0,971**
P_w	0,801	0,082	0,561	0,588**

Примечания. Все регрессии значимы ($P_F < 0,01$). Во всех случаях s.e. асимметрии равна 0,434, экссесса — 0,706.

* Среднее значение по бутстреп-выборкам.

** При расчете по средним значениям коэффициентов в бутстреп-выборках.

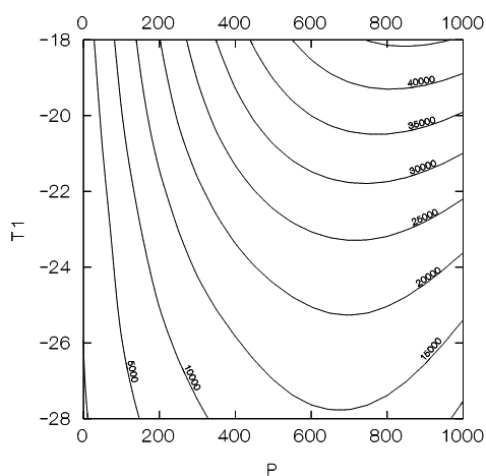


Рис. 3. Контур зависимости расчетной численности потомков (уравнение 2, табл. 1, 3) горбуши р. Мы от численности родителей и температуры воздуха в январе

Fig. 3. Contour of calculated abundance of the downstream juveniles in the Mi River (equation 2, see Tables 1, 3) on spawning stock and air temperature in January

Из числа оставшихся факторов по-прежнему наилучшим претендентом на включение в модель осталась температура воздуха в августе. Зависимость отклонений (D_2 , табл. 1) от данного фактора значима с вероятностью более 99 % (табл. 2). Его включение в модель уменьшает остаточную дисперсию на 5,8 %, детерминация увеличивается до 0,737 (табл. 3).

Отклонения значений численности потомков, рассчитанных по уравнению 3 (D_3), от фактических значений удовлетворительно ($R_c^2 = 0,173$; $F = 5,66$; $P_F < 0,01$) описываются уравнением $D_3 = 2,081 (\pm 0,373) \cdot \exp(-0,222 (\pm 0,102) \cdot T_{2-4})$, где T_{2-4} — средние значения максимальных температур воздуха в период с февраля по апрель. С ростом значений данного фактора численность молодежи уменьшается, но его вклад в изменчивость зависимой переменной оказался несущественным ($F = 1,59$; $P_F > 0,05$). Прибавка доли объясненной дисперсии с включением в модель данного фактора составляет менее 2 %, при этом средняя относительная асимптотическая ошибка коэффициентов увеличивается более чем на 13 %, что служит достаточным основанием для исключения его из модели.

При построении модели ко всем фактическим значениям T_1 прибавляли постоянную величину, равную 28 °C, к значениям T_{2-4} — 8 °C, а из фактических значений T_8 вычитали 18 °C. Такое преобразование ординаты на графиках $D_i(T)$ облегчает поиск стартовых значений коэффициентов уравнений множественной регрессии, не влияя на качество модели. Значения коэффициентов уравнений в табл. 2 и 3 подобраны при использовании преобразованных данных.

Судя по динамике фактических и расчетных (S_3) значений численности потомков (рис. 4), причина их варьирования в целом удовлетворительно объяснима изменчивостью трех факторов — численности родителей, температуры воздуха во время инкубации икры и температуры воздуха во время нерестовой миграции и нереста родителей. Коэффициент парной корреляции между S_f и S_3 составляет 0,868 ($P < 0,01$). Распределение остатков (разности S_f и S_3) модели достоверно не отличается от нормального ($P_w = 0,561 > 0,05$), автокорреляция остатков отсутствует ($d = 1,992 > d_{st(u)} = 1,650$; $P_d = 0,05$).

Согласно результатам бутстреп-анализа, относительная ошибка коэффициентов модели в среднем составляет 4,3 %, т.е. в 5,6 раза меньше средней асимптотической ошибки коэффициентов уравнения 3. Среднее значение коэффициента детерминации в 100 бутстреп-выборках и критерия Фишера оказались несколько больше, а стандартная ошибка уравнения меньше, чем данные показатели, оцененные в дисперсионном анализе уравнения 3. Среднее значение остатков модели, рассчитанных при использовании бутстреп-оценок коэффициентов, тоже близко к 0, их распределение не имеет выраженной асимметрии и эксцесса и с высокой вероятностью близко к нормальному (табл. 3).

В среднем за год из данной реки мигрировали в море 10866 ± 1596 тыс. экз. молоди. Данное значение не отличается от среднего значения, рассчитанного по уравнению 3 как

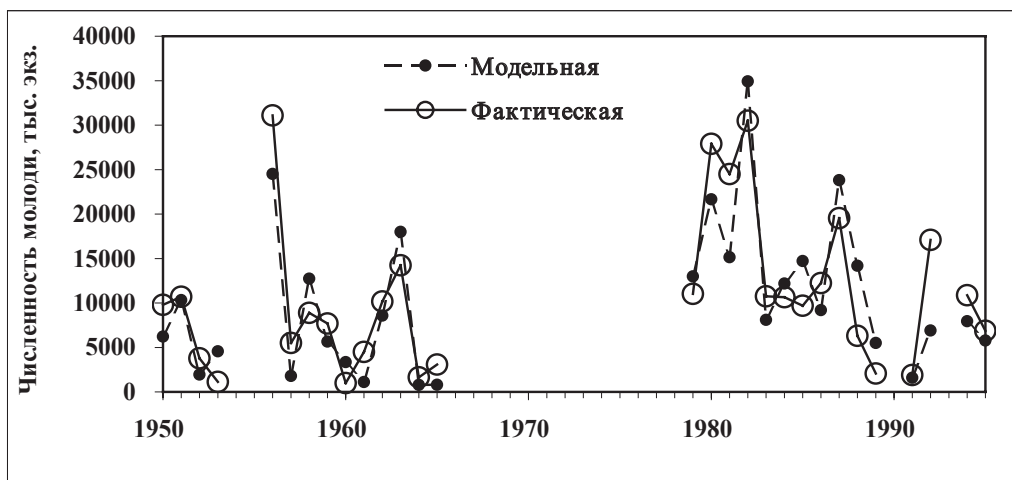


Рис. 4. Динамика фактической и модельной численности покатной молоди горбуши р. Мы
 Fig. 4. Dynamics of factual and modeled abundance of the downstream juveniles in the Mi River

по фактическим данным ($S_3 = 10173 \pm 1540$ тыс. экз.; $T = 0,313 < T_{st} = 2,003$; $P_T > 0,05$), так и по бутстреп-выборкам ($S_3 = 10866 \pm 1632$ тыс. экз.; $T = 0,000$). Дисперсия распределения S_p равная $7,38 \cdot 10^7$, также ($P_F > 0,05$) не отличается от дисперсий распределений S_3 в обоих вариантах расчета (по эмпирическим данным $6,88 \cdot 10^7$, $F = 1,074 < F_{st} = 1,905$, по бутстреп-выборкам — $7,72 \cdot 10^7$, $F = 1,046$). Данные результаты свидетельствуют о том, что варьирование входных данных не приводит к ухудшению качества модели.

Таким образом, анализ критериальной статистики позволяет заключить, что модель адекватно описывает изменчивость численности потомков. Иные варианты модели, аналогичные рассмотренным нами ранее (Островский, 2012), отвергнуты по причинам, рассмотренным тогда же, даже если детерминация отбракованных вариантов была большей.

Из результатов построения можно отметить сходство выявленных механизмов формирования численности рассматриваемой популяции и популяции горбуши р. Иски (Островский, 2011). Одна из причин данного подобия может быть обусловлена возможным сходством динамик численности родителей в обеих реках и тем, что в обоих случаях использованы метеорологические сведения по одному и тому же пункту, расположенному между рассматриваемыми реками.

Гипотеза о сходстве динамик численности родителей рек Мы и Иски не подтвердилась. Сравнимые ряды перекрываются в период 1979–1995 гг. В 15 из 17 лет данного периода, когда численность родителей оценивали в обеих реках, значение коэффициента парной корреляции Пирсона сравниваемых рядов (0,243) не достигает порогового значения для 95 %-ного уровня значимости. Корреляционно не связаны и ряды численности потомков данных рек.

Точность модели

В целом значения численности молоди, рассчитанные по уравнению 3, удовлетворительно согласуются с эмпирическими данными (см. рис. 3), однако относительная среднеквадратическая ошибка (RMSE) модели составляет 89,2 %, что, согласно условной шкале (Медик, Токмачев, 2007), свидетельствует о ее низкой точности.

В отношении критерия RMSE необходимо сделать следующее замечание: его значение пропорционально сумме квадратов относительных отклонений. Почти на 77 % данная сумма обусловлена сравнительно малыми отклонениями 1953, 1960 и 1989 гг. (рис. 4), составляющими по модулю в среднем около 3100 тыс. экз. (рис. 5). Вклад в RMSE наиболее сильно отклоняющихся (по модулю в среднем около 9100 тыс. экз.) расчетных значений 1981, 1988 и 1992 гг. (рис. 4, 5), напротив, оказывается невысоким — около 9 %.

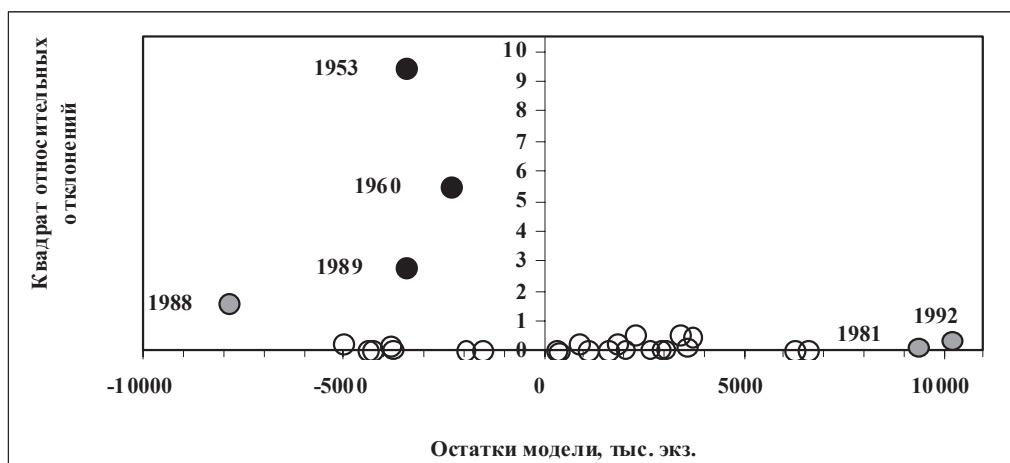


Рис. 5. Зависимость квадрата относительных отклонений модели от остатка
 Fig. 5. Dependence of the model relative quadratic deviations on its residual

Следовательно, согласно данному критерию низкая точность модели в основном обусловлена сравнительно небольшими расхождениями модельных и фактических значений численности молоди, в то время как приблизительно втрое большие расхождения слабо влияют на значение RMSE модели. Данный эффект связан с тем, что при стремлении фактического значения численности молоди к 0 отношение к нему остатка может стремиться к бесконечности даже при относительно малых значениях остатка. Соответственно такие случаи (например, 1953, 1960 и 1989 гг., рис. 4, 5) вносят непропорционально большой вклад в оценку RMSE. Таким образом, данный показатель не всегда характеризует точность модели, если ее понимать как степень близости к истинному значению.

На наш взгляд, более наглядно точность моделей можно характеризовать не отношением остатка к фактическому значению, а разностью теоретических и эмпирических значений переменных, но для сравнения точности различных моделей области их допустимых значений должны быть одинаковыми. Чем длиннее ряды наблюдений, тем больше вероятность того, что в следующем году численность потомков не превысит наибольшее из значений, наблюдавшихся ранее (S_{\max}). Приняв последнюю величину за 1, ординату фактического значения в году i можно определить как S_i/S_{\max} , расчетного — \hat{S}_i/S_{\max} . Если разность данных ординат по модулю трактовать как меру отклонения от прогноза (нормированную ошибку, E_{in}) в данном году, тогда меру сходства или нормированную точность (A_{in}) можно оценить как $1 - E_{in}$. Соответственно нормированную точность модели (A_n) в процентах можно рассчитать как среднее значение нормированной точности за все годы:

$$A_n = \left(1 - \frac{1}{n} \times \sum_{i=1}^n \left| \frac{S_i}{S_{\max}} - \frac{\hat{S}_i}{S_{\max}} \right| \right) \times 100.$$

Оцененная таким образом величина A_n в среднем составила $88,469 \pm 0,015$ %, нормированная ошибка $E_n = 11,531 \pm 0,015$ %. Как нам представляется, данный способ расчета позволяет более объективно сопоставлять точность различных моделей, чем RMSE, поскольку вклад каждой пары наблюдений (прогноз–факт) в нормированную ошибку модели прямо пропорционален абсолютной величине остатка (рис. 6).

Другой метод проверки точности модели основан на разделении всего ряда наблюдений на 2 периода, первый из которых служит для оценки параметров модели, прогноз на второй период — для оценки ее точности (Медик, Токмачев, 2007). В связи с большим пропуском данных в середине временного интервала наблюдений (см. рис. 4) весь материал естественным образом делится на 2 периода. В обоих периодах остатки статистически неотличимы от 0, но дисперсия их распределения во втором периоде в 3,62 раза больше (рис. 7), чем в первом, при критическом значении для 95 %-ного уровня надежности 2,66. Детерминация модели при подгонке к данным

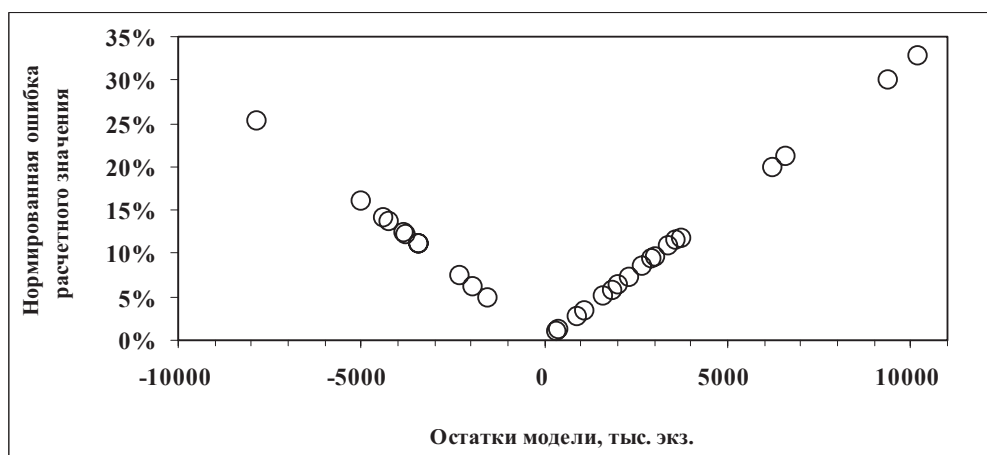


Рис. 6. Зависимость нормированной ошибки модели от величины остатка
 Fig. 6. Dependence of the model normalized error on its residual

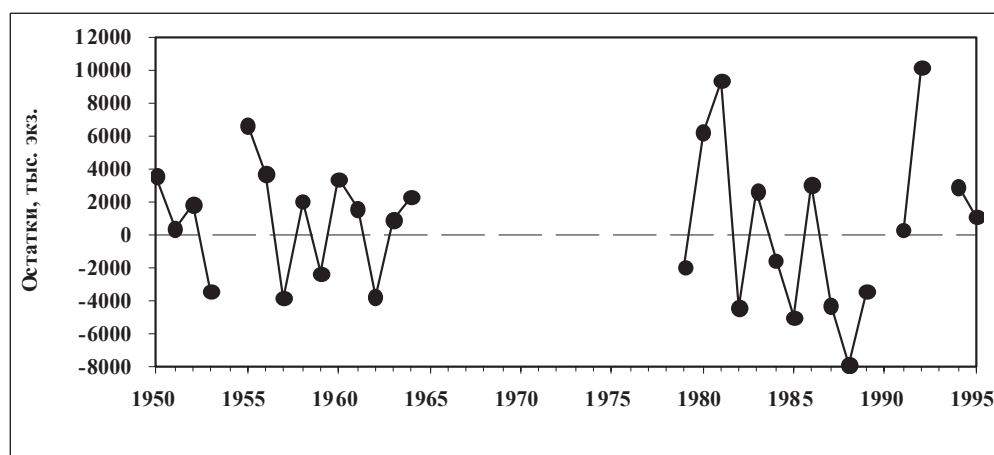


Рис. 7. Динамика остатков модели
 Fig. 7. Dynamics of the model residuals

первого периода увеличивается с 0,737 (табл. 3) до 0,880, к данным второго периода — уменьшается до 0,669.

Эти результаты позволяют предположить, что причины варьирования численности потомков на стадии миграции в море в первом и втором периодах могли несколько различаться. Для проверки данной гипотезы были построены модели для каждого периода в отдельности. Кратко остановимся на результатах.

В обоих периодах (как и для всего материала) зависимость численности молоди от внешних факторов выявлялась только после устранения влияния на данную переменную численности родителей. В первом периоде, в отличие от модели, построенной с использованием всех данных (уравнение 3, табл. 1), включение в уравнение температуры воздуха в августе (T_8), несмотря на наличие связи остатков с данным фактором, не привело к значимому улучшению качества модели. В итоге численность потомков в первом периоде (S_a) хорошо описывается численностью родителей и единственным метеорологическим фактором:

$$S_a = P \cdot \exp((10,394 \pm 1,038) - P/(1106,368 \pm 266,517) + T_1 \cdot (0,266 \pm 0,039)),$$

где T_1 — среднее значение минимальных температур воздуха в январе в год покатной миграции. R^2_c уравнения составил 0,903, s.e. — 2765,5 тыс. экз., E_n уравнения — $6,462 \pm 1,064$ %, a.s.e. в среднем равна 17,1 %. Гипотеза о равенстве коэффициентов нулю отвергается с вероятностью более 99 % ($F = 51,0 > F_{st} = 6,2$; $P_f < 0,01$).

Уравнение, описывающее причины изменчивости численности молоди во втором периоде (S_6), оказалось аналогичным уравнению 3, табл. 1, в отличие от которого включение в описание ранневесенней температуры воздуха привело к значимому (с вероятностью более 99 %) улучшению качества модели:

$$S_6 = P \cdot \exp((10,365 \pm 2,288) - P/(409,202 \pm 129,384) + T_1 \cdot (0,142 \pm 0,055) - T_8 \cdot (0,167 \pm 0,065) - T_3 \cdot (0,101 \pm 0,043)),$$

где T_1 и T_8 — факторы, описанные в табл. 1, а T_3 — среднемесячное значение средних температур воздуха в марте в год покатной миграции. Для данной модели $R^2_c = 0,799$; s.e. = 4894,123; $E_n = 9,469 \pm 2,154$ %, асимптотическая относительная ошибка коэффициентов в среднем равна 34,4 %, модель значима с вероятностью более 99 % ($F = 9,94 > F_{st} = 5,6$). Распределения расчетной численности в обоих периодах практически не отличаются от распределений фактической численности ни по средним значениям, ни по дисперсиям.

Полученные результаты подтверждают предположение, что набор факторов, влияющих на численность потомков горбуши данной реки, и сила их влияния непостоянны во времени. Следовательно, метод оценки точности модели, основанный на разделении материала на ретроспективную и прогнозную части, в данном случае неприемлем. Из этого также следует, что перспективность использования модели для прогноза численности молоди с большим лагом невысока, но основная цель ее построения — поиск факторов, влиянием которых можно объяснить изменчивость численности потомков в исследуемый период, и в этом отношении, как нам представляется, результаты вполне удовлетворительны.

Чувствительность модели

Значения численности потомков, рассчитанные по уравнению 3 с использованием коэффициентов, оцененных как по фактическому набору данных, так и по результатам бутстреп-анализа (табл. 3), практически одинаковы. Чувствительность модели проиллюстрируем на примере коэффициентов, оцененных по фактическим данным.

Согласно полученным результатам, при средних значениях всех факториальных переменных расчетная численность потомков в среднем должна составить около 12,6 млн экз. При таких же условиях, но минимальном значении средней январской температуры воздуха в год покатной миграции ($-27,9$ °C) средняя численность потомков должна составить около 7,8 млн экз., при максимальном значении данного фактора ($T_1 = -18,5$ °C) и прочих равных условиях их численность в среднем должна быть около 21,4 млн экз. Следовательно, варьирование данного фактора в наблюдаемом диапазоне значений при прочих равных условиях может обеспечить почти трехкратное (2,76) изменение численности потомков.

Изменчивость максимальной температуры воздуха в августе в год нереста ($T_8 = 18,9$ – $24,4$ °C) при прочих равных условиях приводит к варьированию численности потомков в пределах 8,2–19,9 млн экз. В данном случае отношение наибольшей численности потомков к наименьшей составляет 2,42. В целом отношение численности потомков при наилучших условиях воспроизводства (максимальное значение T_1 и минимальное значение T_8) к численности потомков при наихудших условиях (минимальное значение T_1 и максимальное значение T_8) при $P > 0$ постоянно и составляет 6,69 (рис. 8).

Таким образом, согласно полученным результатам, варьирование выявленных метеорологических факторов при постоянной численности родителей может обеспечить более чем 6-кратную изменчивость численности потомков. Однако факториальные переменные корреляционно не связаны, поэтому условия воспроизводства, близкие к экстремально хорошим или плохим, складываются редко.

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что численность потомков горбуши р. Мы зависит в первую очередь от численности родителей. Такой же результат

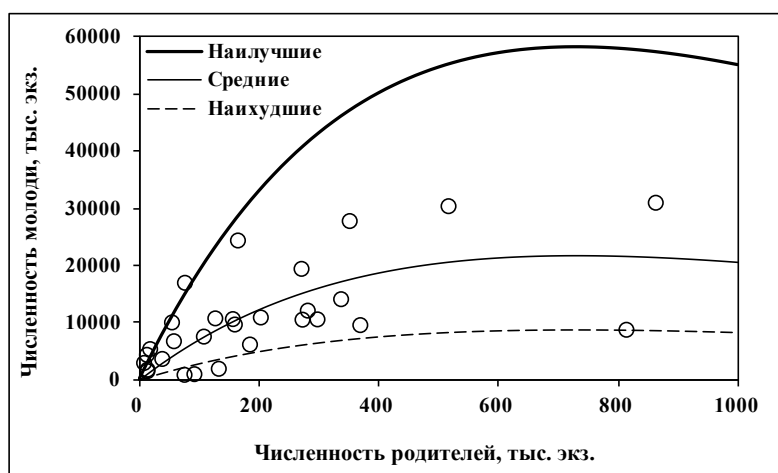


Рис. 8. Зависимость численности покатной молоди горбуши р. Мы от численности родителей при наилучших, средних и наихудших условиях воспроизводства (пояснения в тексте)

Fig. 8. Dependence of the downstream juveniles abundance in the Mi River on their parents number for the most favourable, normal, and least favourable environmental conditions (see explanations in the text)

получен нами при аналогичных исследованиях других популяций и видов лососей (Островский, Подорожнюк, 2009; Островский, 2011, 2012, 2013). Примечательно то, что если одни и те же метеорологические факторы влияют на численность потомков, то направление влияния одинаково для всех исследованных видов и популяций, что предполагает сходство механизмов реализации данных связей. Поскольку эти вопросы обсуждались ранее (Островский, Подорожнюк, 2009; Островский, 2011, 2012, 2013), в данной работе нет необходимости к ним возвращаться.

Во всех исследованных случаях (3 популяции кеты и 2 популяции горбуши) зимняя температура воздуха во время инкубации икры на численность покатной молоди влияла положительно, температура воздуха во время нерестовой миграции производителей и нереста, как и температура воздуха в конце зимы или в начале весны, — отрицательно.

Из тех немногочисленных примеров однотипных исследований, которыми мы располагаем, пока можно заключить, что количество осадков во время нерестовой миграции или инкубации икры сильнее влияет на численность покатной молоди кеты, чем на численность молоди горбуши. У всех обследованных популяций кеты по силе влияния данный фактор занимал второе место после численности родителей, у горбуши если его влияние и выявлялось, оно занимало последнее место, но у обоих видов, во всех случаях, его влияние положительно. В отличие от кеты численность молоди горбуши более тесно была связана с изменчивостью температуры воздуха.

Список литературы

- Афифи А., Эйзен С.** Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ : монография. — М. : Мир, 1982. — 488 с. (Пер. с англ.)
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : монография. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Дрейпер Н.Р., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ : монография. — М. : Издат. дом «Вильямс», 2007. — 912 с. (Пер. с англ.)
- Иванков В.Н., Андреев В.Л.** Экология и моделирование популяций горбуши Южных Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. — 1972. — Т. 60. — С. 3–26.
- Каев А.М., Антонов А.А., Ромасенко Л.В. и др.** Особенности динамики стада горбуши в южных районах ее воспроизводства в Сахалинской области // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИПРО-центр, 2006. — С. 196–207.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего : монография. — Л. : Наука, 1969. — 86 с.

Медик В.А., Токмачев В.С. Математическая статистика в медицине : монография. — М. : Финансы и статистика, 2007. — 800 с.

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

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*) реки 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 С.Д. Зависимость численности потомков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* от численности родителей в реках Охотского района // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 157. — С. 120–132.

Паренский В.А. Этология нереста нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) : монография. — Владивосток : Дальнаука, 1992. — 113 с.

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

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 424 с. (Пер. с англ.)

Семенченко Н.Н. Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, вып. 1. — С. 44–52.

Поступила в редакцию 10.02.14 г.