

УДК 597.553.2:574

М.Г. Фельдман, Е.А. Шевляков*

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

ВЫЖИВАЕМОСТЬ КАМЧАТСКОЙ ГОРБУШИ КАК РЕЗУЛЬТАТ СОВОКУПНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ ПЛОТНОСТНОЙ РЕГУЛЯЦИИ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Сходство временных рядов популяционных показателей (численности и выживаемости) восточно- и западнокамчатской горбуши свидетельствует об однозначном влиянии на эти две популяции одних и тех же широкомасштабных факторов внешней среды. В качестве таких факторов рассматриваются тихоокеанская декадная осцилляция (PDO) и западнотихоокеанский паттерн (WP). При корреляционном анализе между абсолютными значениями индексов PDO и WP с одной стороны и популяционными показателями горбуши с другой стороны обнаруживаются значимые корреляции на различных этапах жизненного цикла горбуши. Вместе с тем сами зависимости выживаемости горбуши (отображенной в показателе R/S — количестве потомков на производителя) от указанных факторов внешней среды имеют нелинейный характер и описываются уравнением параболы. На основании таких взаимодействий строятся модели выживаемости горбуши. Основным методом моделирования — общая регрессионная модель, где отклики выживаемости представляются как поверхности 2-го порядка. Полученные модели с высокой точностью описывают флюктуации наблюдаемых значений R/S . При этом рассмотренные климатические индексы имеют квазидвухлетнюю цикличность, несколько большую собственного 2-летнего цикла горбуши, соответственно за определенное время они смещаются относительно цикла горбуши и происходит смена благоприятных режимов для смежных генераций горбуши. Такая смена происходит приблизительно раз в 8 лет.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, динамика численности, запас и пополнение, факторы среды, квазидвухлетние циклы, тихоокеанская декадная осцилляция, западнотихоокеанский паттерн.

Feldman M.G., Shevlyakov E.A. Survival of Kamchatka pink salmon as result of combined influence of density regulation and environmental factors // *Izv. TINRO.* — 2015. — Vol. 182. — P. 88–114.

Dynamics of stock abundance and survival is similar for the pink salmon populations from East Kamchatka and West Kamchatka, obviously because of the same large-scale environmental factors influence, as the Pacific Decadal Oscillation (PDO) and the Western Pacific pattern (WP) that correlate significantly with the pink salmon populations indices for various stages of the life cycle. The survival measured as the recruits number per parental stock (R/S) has a non-linear dependence on this environmental indices described by parabolic equations. These dependencies are used in reproductive models, which simulate observed fluctuations of R/S with high accuracy. Note that these environmental factors influence on the pink salmon survival

* Фельдман Марк Геннадьевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: feldman.m.g@kamniro.ru; Шевляков Евгений Александрович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: shevlyakov.e.a@kamniro.ru.

Feldman Mark G., Ph.D., leading researcher, e-mail: feldman.m.g@kamniro.ru; Shevlyakov Eugeny A., Ph.D., head of laboratory, e-mail: shevlyakov.e.a@kamniro.ru.

is opposite for its odd and even generations. For example, high PDO value in November is unfavorable for survival of the pink salmon in East Kamchatka in the first year of their life (incubation) but favorable for survival of the same population in the second year (marine feeding) — that's why strong and weak year-classes of pink salmon are alternated. Both PDO and WP indices have quasi-biennial periodicity that is a bit longer than the 2-year alternation of the pink salmon generations, hence favorable environments change their correspondence with odd or even generations from time to time, on average in approximately every 8 years. Similar regularities are supposed for other salmon species, as West Kamchatka coho salmon.

Key words: pacific salmon, pink salmon, population dynamics, stock, recruitment, environmental conditions, quasi-biennial cycle, Pacific Decadal Oscillation, West Pacific pattern.

Введение

В основу концепции рационального промысла тихоокеанских лососей заложен принцип устойчивого состояния их запасов. Реализация данного принципа опирается на информацию по оптимальному заполнению нерестилищ и интенсивности промышленного изъятия. Однако в последние годы произошло резкое снижение численности горбуши на западном и северо-восточном побережьях Камчатки. Причины этого явления до настоящего времени не описаны в научной литературе. Предполагается, что депрессия численности горбуши может быть вызвана нерациональным промыслом, а возможно и неблагоприятным воздействием комплекса природных факторов.

В связи с этим для выявления причин снижения численности горбуши необходимы всесторонний анализ влияния комплекса природных и антропогенных факторов на ее популяции в современный период.

Основная цель данной работы — оценка состояния запасов горбуши, воспроизводимой в реках северо-восточного и западного побережий Камчатки, в современный период, выяснение причин резкого снижения численности в последние годы и прогноз на будущее.

Материалы и методы

В работе отдельно рассматриваются фактор плотностной регуляции численности (Ricker, 1954; Бабаян, 2000; Хилборн, Уолтерс, 2001) и те факторы внешней среды, которые, как мы считаем, имеют достаточно тесные для моделирования и прогнозирования корреляционные связи с этапами формирования численности дочерних поколений горбуши. Конечно, стоит заметить, что и эндогенные факторы имеют немаловажное значение для жизнестойкости особей и поколений рыб в целом, однако они тесно связаны с вышеупомянутыми внешними факторами и плотностной регуляцией. Так, например, такой значительный фактор, как качество производителей, который определяет качественные показатели пополнения (Никольский, 1974), или фактор резистентности к заболеваниям (Рудакова, 2010) напрямую связаны с плотностью и экзогенными факторами. Иными словами, в работе проводится поиск корреляций между изменениями популяционных показателей камчатской горбуши и внешних факторов среды. При этом стоит учесть, что выявленные корреляционные связи между динамикой численности горбуши и внешними факторами вовсе не означают обязательные прямые причинно-следственные связи (1-й вариант взаимодействия), они могут означать опосредованные причинно-следственные связи через один или несколько неизвестных факторов (2-й вариант), либо, 3-й вариант, коррелирующие между собой популяционные показатели и внешние факторы будут являться откликом на какой-либо третий неизвестный фактор. Четвертый вариант — синтез 2-го и 3-го. И наконец, 5-й вариант — так называемая *ложная* корреляция (термин хоть и употребляемый, но неправильный — корреляция либо есть, либо ее нет, а когда есть, она может быть положительной или отрицательной, но никак не ложной) — означает ложные заключения о наличии причинно-следственной связи между коррелирующими величинами.

Такие ложные выводы возникают, как правило, при выявлении корреляции между двумя одинаково изменяющимися величинами (обе растут или убывают). Так, например, тренд вылова горбуши постоянно рос в течение продолжительного времени, с

1980-х по 2010-е гг., и при желании можно найти немало никак не связанных с выловом факторов, которые в этот период также постоянно росли или убывали (положительно и отрицательно коррелировали), и умозаключения об их влиянии на динамику вылова будут с большой долей вероятности ложными. Однако если рассматривать ряды не на уровне многолетних трендов, а на уровне колебаний за относительно небольшой промежуток времени (от 1 до 5 лет), то высокие корреляции динамики вылова с посторонними факторами будут говорить, наоборот, о большой вероятности наличия между ними прямой или опосредованной причинно-следственной связи.

Другим важным моментом проводимого анализа являлось обязательное проведение визуального анализа временных рядов и рассмотрение облака данных в корреляционном поле визуально. Это обуславливалось тем, что простое вычисление коэффициента корреляции не выявляет нелинейных зависимостей. Так, забегая вперед, отметим, что показанные в данной работе и ранее другими авторами (Маркевич, 1998; Рослый, 2002) зависимости популяционных показателей горбуши от аномалий различных факторов внешней среды имеют зачастую именно нелинейный характер и описываются уравнением параболы, а вот зависимости от абсолютных значений этих индексов приобретают как раз близкий к линейному вид (так как вершина параболы, как правило, близка к нулевому значению индекса).

Третьим важным моментом являлось рассмотрение возможных связей внешних факторов с популяционными показателями горбуши на уровне месячных значений индексов в течение ее жизненного цикла. Изначально предполагалось, что жизненный цикл горбуши имеет критические этапы становления численности, в которые корреляции должны быть наиболее заметны. Такие критические этапы становления численности обозначены многими авторами и происходят в периоды:

— нереста родительского поколения и эмбриогенеза (Маркевич, 1998; Маркевич, Виленская, 1998; Рослый, 2002);;

— ската и в ранний морской период жизни (Рикер, 1971; Карпенко, 1998; Рослый, 2002);

— нагула в море (Радченко, Рассадников, 1997; Шунтов, Темных, 2005), при этом смертность горбуши в районах нагула и на путях миграций может изменяться в 2–3 раза, вместе с тем исследователями (Шунтов, Темных, 2011) отмечается, что основная планка урожайности поколений закладывается на местах размножения — на нерестилищах и смежных участках, куда попадает ранняя молодежь.

Результаты и их обсуждение

Оценка влияния заполнения нерестилищ и промыслового изъятия на возврат потомков

Анализ зависимости пополнения R от запаса S для горбуши западной (период 1982–2012 гг., линия четных лет) и восточной Камчатки (период 1983–2013 гг., линия нечетных лет) произведем по двум моделям: классической модели Рикера (Ricker, 1954) (1) и альтернативной резонансной модели (2), структурно аналогичной уравнению ускорения резонанса из механики:

$$R = \frac{aS}{e^{bS}}, \quad (1)$$

где e — экспонента; a — начальный коэффициент выживаемости R/S (количество потомков горбуши на одного производителя) при нулевом пропуске производителей $S = 0$; b — определяет точку максимума пополнения R ;

$$R = \frac{aS^2}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + b^2 S^2}}, \quad (2)$$

где a — предел пополнения R при неограниченном нерестовом запасе S ; b — коэффициент затухания резонанса, чье воздействие тем сильнее, чем больше разница между текущим S и параметром резонанса S_0 , означающим уровень численности производителей S , при котором выживаемость R/S максимальна.

Соответственно показатели воспроизводства (количество потомков на одного родителя) R/S для моделей (1) и (2) будут равняться:

$$R/S = \frac{a}{e^{bS}}; \quad (3)$$

$$R/S = \frac{aS}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + b^2 S^2}}. \quad (4)$$

Основной причиной рассматривания резонансной модели послужило то, что модель (4) более адекватно себя ведет при малых значениях нерестового запаса S , так как согласно модели Рикера (1) коэффициент воспроизводства R/S имеет положительную величину при отсутствии родителей $S = 0$, т.е. существует сам по себе, что логически не объяснимо (рис. 1, нижний ряд). Действительно, по модели Рикера уравнение (3) в области небольших запасов можно считать производной по S от уравнения (1). Напротив, в резонансной модели уравнение (4) является первообразной уравнения (2) и структурно соответствует уравнению скорости резонанса в механике. Следовательно, по модели резонанса количество потомков есть производная от их выживаемости. Таким образом, в каузальном рассмотрении (от лат. *causal* — причинный) резонансную модель можно считать более адекватной.

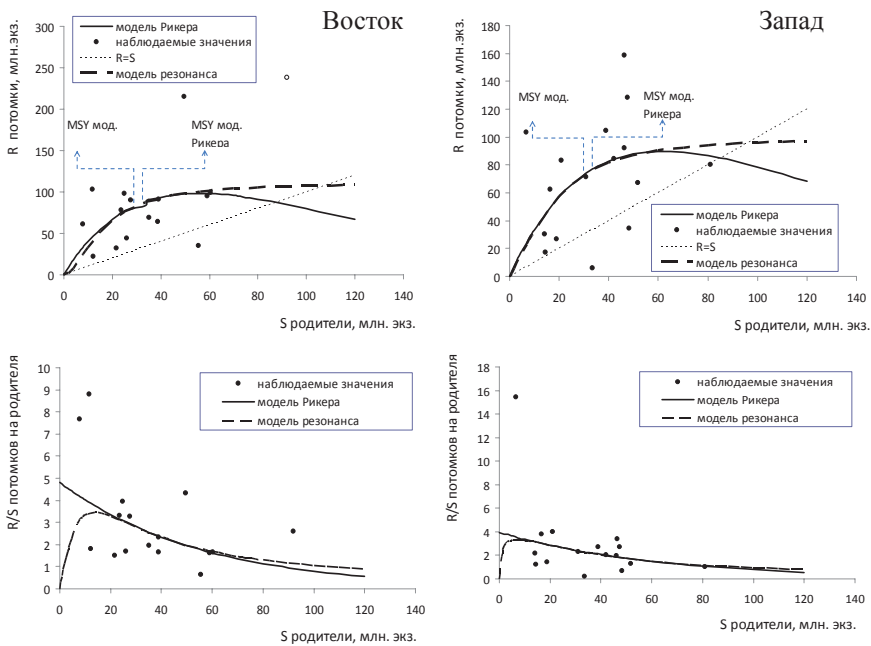


Рис. 1. Оценка R (верхний ряд) и R/S (нижний ряд) в зависимости от S для популяций горбуши востока (слева) и запада Камчатки (справа)

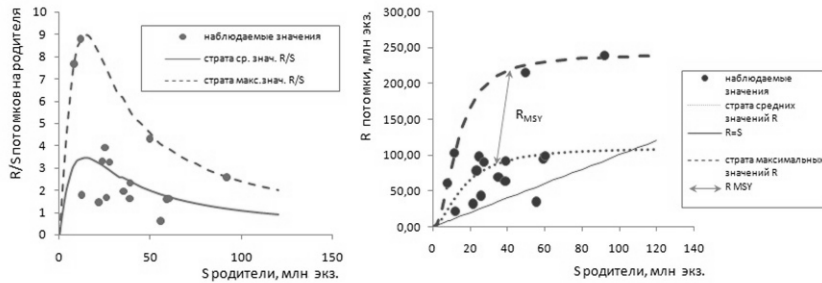
Fig. 1. Recruits number (R , top row) and survival (R/S , bottom row) in dependence on parental stock (S) for pink salmon populations from East Kamchatka (left) and West Kamchatka (right). Solid curve — Ricker model, dashed curve — resonance model

При аппроксимации данных по двум моделям было исключено наблюдение 2011 г. (рис. 1, вверху слева) для восточнокамчатской горбуши, превращающее обе модели в тривиальную прямую, пересекающую эту точку. Для западнокамчатской горбуши был использован весь ряд наблюдений.

Оценка параметров производилась с помощью метода наименьших квадратов. Основную трудность при использовании резонансной модели составило определение параметра S_0 . Проблему решили следующим образом: для восточнокамчатской популяции были отобраны данные 1985, 2001, 2007 и 2009 гг., когда наблюдались максимальные отклонения пополнения от среднего уровня в сторону увеличения (и также максимальные значения R/S). Для этих наблюдений была построена отдельная

регрессия зависимости R/S от S (рис. 2, сверху слева) и с помощью метода наименьших квадратов был определен параметр $S_0 = 13,6$ млн экз. (статистики регрессии $F = 630,71$, $p = 0,029$, $R^2 = 0,997$). Затем уже для всего набора данных были определены параметры a и b . Страты для максимальных и средних значений R/S и R по резонансной модели показаны на рис. 2 (верхний ряд). Таким же образом и для рикеровской модели были определены параметры для страты максимальных значений R/S и R (рис. 2, нижний ряд).

Модель резонанса



Модель Рикера

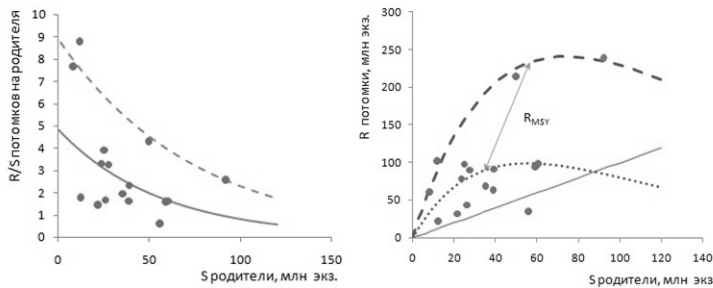


Рис. 2. Регрессии для уровня максимальных значений R/S (слева) и R (справа) горбуши восточной Камчатки в зависимости от S , по резонансной модели (верхний ряд) и по модели Рикера (нижний ряд)

Fig. 2. Regressions for the maximal values of pink salmon survival (R/S , left) and recruits number (R , right) vs. parental stock (S) for East Kamchatka. Top row — resonance model; bottom row — Ricker model

Для западнокамчатской горбуши подобных наблюдений с максимальными отклонениями было всего два, в 1992 и 2010 гг., что делает проведение отдельной регрессии к ним статистически недостоверным. Поэтому параметр S_0 приняли равным уровню в 6,69 млн экз., соответствующему самому высокому наблюдаемому значению $R/S = 15,43$ потомка на производителя (1992 г.).

Параметры оцененных моделей и определенные эмпирическим путем ориентиры управления запасом, такие как максимальный устойчивый вылов (MSY), пополнение и запас при MSY, а также интенсивность вылова U сведены в табл. 1.

Нетрудно заметить, что уровень пропуска производителей на нерест при максимальном устойчивом вылове (S_{MSY}) практически совпадает при оценке по разным моделям, разница в пределах погрешности регрессии и составляет в среднем 34,0 млн экз. для восточной популяции горбуши и 33,5 млн экз. для западной. При приблизительно равных S_{MSY} для обоих побережий подходы в среднем больше на восточном побережье, и соответственно больше средний коэффициент воспроизводства R/S , что говорит о более подходящих для выживаемости восточнокамчатской горбуши условиях в ходе ее жизненного цикла. Соответственно и темп промышленной эксплуатации горбуши U_{MSY} на востоке больше приблизительно на 5 %.

В 2009 и 2011 гг. на северо-востоке Камчатки были отмечены небывало высокие подходы горбуши, соответственно 215 и 238 млн экз. В первом случае рыбопромышленники были не готовы переработать такое количество рыбы и интенсивность промысла составила 57,22 % (на нерест было пропущено 92 млн экз., что намного превышает определенные S_{MSY} по двум рассмотренным моделям). Через два года,

Таблица 1
 Параметры используемых моделей и вычисленные ориентиры управления запасом
 Table 1
 Parameters of the used models and reference points for the stock management

Ориентиры управления	Модель Рикера $R = \frac{aS}{e^{bS}}$		Модель резонанса $R = \frac{aS^2}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + b^2 S^2}}$	
	Восток	Запад	Восток	Запад
Параметры при средних R	a = 4,806 b = 0,0180	a = 3,943 b = 0,0161	a = 110,17 b = 1013,01 S ₀ = 13,62	a = 99,58 b = 890,20 S ₀ = 6,69
при макс. R	a = 8,860 b = 0,0135	Не определено	a = 241,64 b = 724,77 S ₀ = 13,62	Не определено
Стат. значимость моделей при средних R	F = 23,64, p = 0,00005	F = 23,89, p = 0,00003	F = 22,58, p = 0,0006	F = 23,32, p = 0,00004
при макс. R	F = 126,9, p = 0,008	–	F = 630,71, p = 0,029	–
R _{max} при	S _{max} = 1/b		R _{max} → a, при S → ∞	
R/S _{max} при	S = 0		S = S ₀	
R/S _{средн} при средн. S и R	2,45	2,06	2,45	2,06
MSY, млн экз. при средн. R	54,66	42,57	53,62	43,42
R _{MSY}	88,86	77,92	87,44	77,92
S _{MSY}	34,20	34,50	33,81	32,61
MSY, млн экз. при макс. R	176,97	Не определено	178,45	Не определено
R _{MSY}	233,19		219,41	
S _{MSY}	56,22		40,96157	
Оптимальный темп эксплуатации U _{MSY} · 100 % при средн. R	61,51	54,63	61,32	55,72
при макс. R	75,90	–	81,33	–
Среднегодовалый U · 100 %	59,80	49,92	59,80	49,92
Наблюдаемый U _{max} · 100 %	76,65 (2011 г.)	78,83 (2012 г.)	76,65 (2011 г.)	78,83 (2012 г.)
Станд. отклонение U, %	13,188	15,829	13,188	15,829
Предосторожный U, %				
U _{MSY} — 1,96 · s (станд. ошибка) при средн. R	35,66	23,70	35,47	24,70
при макс. R	50,05	–	55,44	–

при подходе высокочисленного потомства, подготовленность была лучше и интенсивность промысла составила 76,65 %. Производителей было пропущено 55,65 млн экз., что почти совпадает с S_{MSY} для многочисленных подходов, определенным по модели Рикера, и на 16,0 млн экз. больше S_{MSY} по резонансной модели. Следовательно, пользуясь ориентирами S_{MSY} можно заключить, что перелова производителей восточнокамчатской популяции допущено не было. Тем не менее в 2013 г. дочерний подход горбуши составил всего 35 млн экз., а количество потомков на одного производителя R/S — всего 0,63.

На западном побережье Камчатки сложилась сходная ситуация годом позже: подход в 2012 г. составил 158,0 млн экз., интенсивность промысла — 55,57 %, на нерест было пропущено 46,4 млн экз. (в 1,4 раза больше S_{MSY} определенного для западного побережья по двум моделям), а возврат потомков в 2014 г. составил всего 5,8 млн экз. (R/S = 0,17). Считаем, что подобные флюктуации численности горбуши невозможно описать одной только теорией запаса и пополнения. Возникает вопрос — а с

чем связаны эти выбивающиеся из основного набора данные? Вариантов ответа на него несколько:

- 1) ошибки в определении количества производителей и потомков;
- 2) вмешательство сторонних факторов, не учитываемых моделью;
- 3) совместное действие вышеуказанных вариантов.

Так как ошибки в определении количества как производителей, так и потомков присутствуют всегда, то вариант 1 действителен в том случае, если ошибки достаточно велики, чтобы значительно повлиять на прогноз. В большинстве случаев эти ошибки невелики (что и дает возможность использовать моделирование). В работе Е.А. Шевлякова, А.В. Маслова (2011) показано, что ошибки оценки производителей велики при небольших подходах. В нашем случае такие небольшие подходы характерны для депрессивных линий горбуши, для продуктивных линий такие наблюдения были всего в одном случае, в 1973 г. (не входит в рассматриваемый временной ряд модели) для линии нечетных лет восточнокамчатской горбуши (производителей S учтено 2,8 млн экз., а количество потомков на одного производителя $R/S = 15,6$). В остальных случаях предполагается либо наличие каких-то сторонних факторов среды, существенно влияющих на выживаемость потомства (вариант 2), либо совместное действие сторонних факторов с одновременными ошибками в учете (вариант 3). Далее следует проанализировать влияние на воспроизводство горбуши внешних факторов среды, в первую очередь климатических, и попытаться определить, какие из них сыграли определяющую роль для колебаний численности горбуши последних лет.

Роль факторов среды в динамике численности горбуши

Сходство трендов популяционных показателей для различных популяций горбуши отмечено ранее другими исследователями: так, сходство трендов отклонений вылова у горбуши различных популяций Сахалино-Курильского региона подробно рассматривается у В.И. Радченко (2006). В случае с камчатскими популяциями мы рассмотрим временные ряды подходов горбуши продуктивных генераций на северо-востоке Камчатки (нечетные годы) и западе Камчатки (четные годы). Так, можно увидеть, что в целом динамика численности западнокамчатской горбуши повторяет таковую восточнокамчатской с задержкой на год (рис. 3, вверху слева). Более наглядно это можно представить, если немного сгладить ряды с помощью 3-летнего скользящего среднего (рис. 3, вверху справа).

Кроме самой численности, можно также рассмотреть ряды коэффициента воспроизводства R/S , отображающие общие условия выживаемости для горбуши (рис. 3, внизу слева). На первый взгляд между этими рядами мало общего, однако если представить их в логарифмическом отображении (так как некоторые измерения R/S слишком велики по отношению к средним, особенно для непродуктивных линий горбуши (разница в десятки раз), что связано с недоучетом производителей) и провести к ним тренды с помощью скользящего среднего (рис. 3, внизу справа), то становится очевидным, что и эти ряды имеют общие тенденции и во многом повторяют друг друга ($R = 0,434$, $p = 0,013$). Корреляции трендов коэффициентов R/S запада и востока Камчатки наиболее высоки во временные промежутки 1981–1992 гг. ($R = 0,645$, $p = 0,007$) и 2002–2009 гг. ($R = 0,895$, $p = 0,002$).

В периоды 1993–2001 и 2010–2014 гг. корреляции незначительны из-за запаздывания одного тренда относительно другого (при этом тенденции трендов полностью сохраняются). В 1993–2001 гг. ряд R/S западнокамчатской горбуши несколько опережает ряд восточнокамчатской (на один год). В 2010–2014 гг., наоборот, ряд R/S восточнокамчатской горбуши стал несколько опережать ряд западнокамчатской. В целом же оба ряда показывают одинаковые тенденции.

Такое сходство рядов восточно- и западнокамчатской горбуши как для численности, так и для коэффициентов воспроизводства R/S свидетельствует о том, что на динамику численности обеих популяций влияет один или несколько одних и тех же широкомасштабных факторов внешней среды (влияние восточнокамчатской горбуши на западнокамчатскую с задержкой по времени можно исключить, так как эти две по-

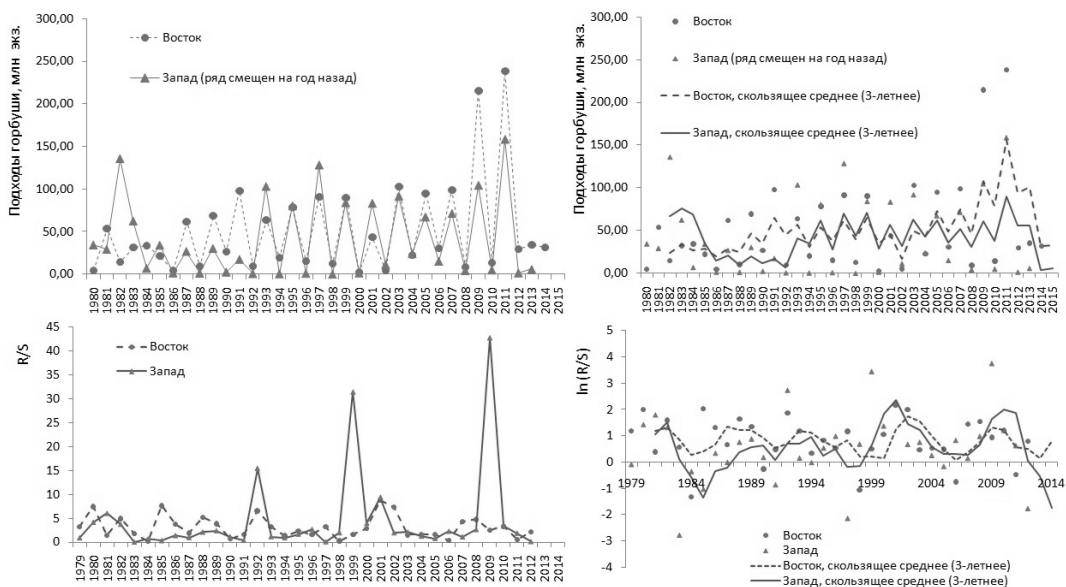


Рис. 3. Динамика численности подходов (верхний ряд: **слева** наблюдаемые, **справа** сглаженные) и изменений R/S (нижний ряд: **слева** наблюдаемый, **справа** сглаженный для $\ln(R/S)$) горбуши восточной и западной Камчатки

Fig. 3. Dynamics of pink salmon run abundance (N , top row: **left** — observed, **right** — smoothed by 3-year running average) and survival (R/S , bottom row: **left** — observed, **right** — $\ln(R/S)$) for East Kamchatka (dotted lines) and West Kamchatka (solid lines)

пуляции разобщены не только темпорально, но и пространственно и никак не могут влиять друг на друга). Рассмотрим далее, как взаимодействуют показатели численности N и коэффициентов воспроизводства R/S с климатическими индексами.

Корреляции с западнотихоокеанским паттерном

Для Камчатского полуострова характерны достаточно разнообразные климатические условия, климатические пояса представлены от субарктического на северной (материковой) части края до муссонного на южной оконечности полуострова. В целом для всей Камчатки характерна активная циклоническая деятельность как в летний, так и в зимний сезоны, что обуславливает такие особенности камчатского климата, как высокая влажность и облачность, обилие атмосферных осадков.

Циклоническую деятельность на Камчатке отображает индекс западнотихоокеанского паттерна (West Pacific index — индекс WP). Сравним показания этого индекса за летние месяцы (использованы временные ряды с сайта Национального климатического сервиса США <http://www.cpc.ncep.noaa.gov>) с соответствующими данными по динамике численности и коэффициента воспроизводства R/S горбуши для обоих побережий Камчатки. Для района Камчатки этот индекс имеет летом положительную корреляцию с атмосферными осадками и отрицательную корреляцию с температурой (Панин и др., 2010). Летние месяцы соответствуют раннему морскому периоду жизни горбуши, причем весь июнь происходит скат, а уже в конце июля и в августе — откочевка молоди из литоральной зоны мористее, в открытые воды Карагинского залива для северо-восточной популяции и Охотского моря для западной популяции горбуши (Карпенко, 1998). Опыт проведения траловых съемок подсказывает, что в период откочевки молоди горбуши из прибрежных вод в открытые морские её численность, как правило, сформирована и может использоваться в прогностических целях (Ерохин, 2006, 2007). Численность же скатывающейся молоди обычно хорошо соотносится с численностью родительского стада, но плохо с последующим возвратом. Таким образом, одно из определяющих значений для формирования последующей численности возвратов горбуши должен играть ранний морской период жизни. Фактических материалов о жизни горбуши в

этот период накоплено сравнительно немного, однако известно, что скат молоди горбуши в холодные морские воды влечет за собой значительный отход, вплоть до 100 % смертности (Карпенко, 1998). По всей видимости, это является следствием даже не температурного шока, хотя градиенты могут быть весьма высоки, а слабого развития соответствующей кормовой базы на период ската горбуши, не позволяющего покрыть затраты на реабилитацию после физиологических перестроек организма.

Результаты сравнительного анализа трендов обеих популяций горбуши с трендами индекса WP в месяцы, соответствующие раннему морскому периоду жизни, представлены в табл. 2. Однако следует учесть, что временные ряды логарифма коэффициента воспроизводства $\ln(R/S)$ сдвинуты на год вперед (на год ската) по отношению к индексу WP, а ряды логарифма численности подходов $\ln(N)$ — на год назад (также на год ската).

Таблица 2

Корреляции между изменениями популяционных показателей горбуши (логарифмами показателя выживаемости R/S и численности N) и индексом WP (сглаживание скользящим средним за 2 года) за период 1980–2014 гг.

Table 2

Correlation between the pink salmon populations indices and WP index for 1980–2014 (both time-series are smoothed by 2-year running average)

Показатель	$\ln(R/S)$		$\ln(N)$	
	Запад	Восток	Запад	Восток
Индекс WP				
Июнь	-0,023	0,152	0,124	-0,189
Июль	-0,279	-0,374	-0,346	-0,348
Август	-0,160	0,091	-0,321	0,105
abs (WP)				
Июнь	0,250	0,405	0,586	0,166
Июль	0,336	0,453	0,000	0,594*
Август	0,155	0,408	-0,197	0,119

* Использовалось сглаживание 3-летним скользящим средним.

Как видно из данных табл. 2, наивысшие корреляции обнаруживаются при сравнении популяционных показателей с абсолютными отклонениями индекса WP. Временные ряды с такими корреляциями показаны на рис. 4.

Достоверность показанных корреляций рядов численности горбуши с абсолютными значениями индекса WP достаточно высока как для западного, так и для восточного побережья. Однако пользуясь такими корреляциями, еще нельзя дать удовлетворительные прогнозы на ближайший период (доверительные интервалы будут чрезвычайно широки). Поэтому были рассмотрены корреляции на более коротких рядах, начиная с 2000 г. (табл. 3). В этом случае сравнивались исходные, не сглаженные ряды коэффициентов воспроизводства горбуши R/S (для западнокамчатской горбуши — $\ln(R/S)$) и индексов WP. Вместе с тем ряды численности горбуши $\ln(N)$ сглажены 2-летним скользящим средним, чтобы избежать двухлетних колебаний.

Показатели корреляции между коэффициентами R/S и индексами WP улучшились, причем для западного побережья неощутимо, а для восточного побережья весьма значительно ($R = 0,825$). Корреляции индекса WP с численностью горбуши, наоборот, снизились. Динамика биологических показателей в сравнении с индексом WP с наиболее значимыми корреляциями представлена на рис. 5.

Корреляции изменений показателя воспроизводства R/S для восточнокамчатской популяции горбуши с абсолютными отклонениями индекса WP достаточно высоки, чтобы смоделировать дальнейшую динамику популяции. Так, если R/S линейно зависит от абсолютных отклонений WP, то прогноз подхода горбуши на восточном побережье составит $R_{2015} = 28,6$ млн экз. ($R^2 = 0,947$; $p = 6,20 \cdot 10^{-8}$).

Несмотря на высокую статистическую значимость, такая модель не учитывает многих факторов (плотностной регуляции и факторов внешней среды в другие этапы жизненного цикла). Кроме того, остается нерешенной проблема отклика западнокам-

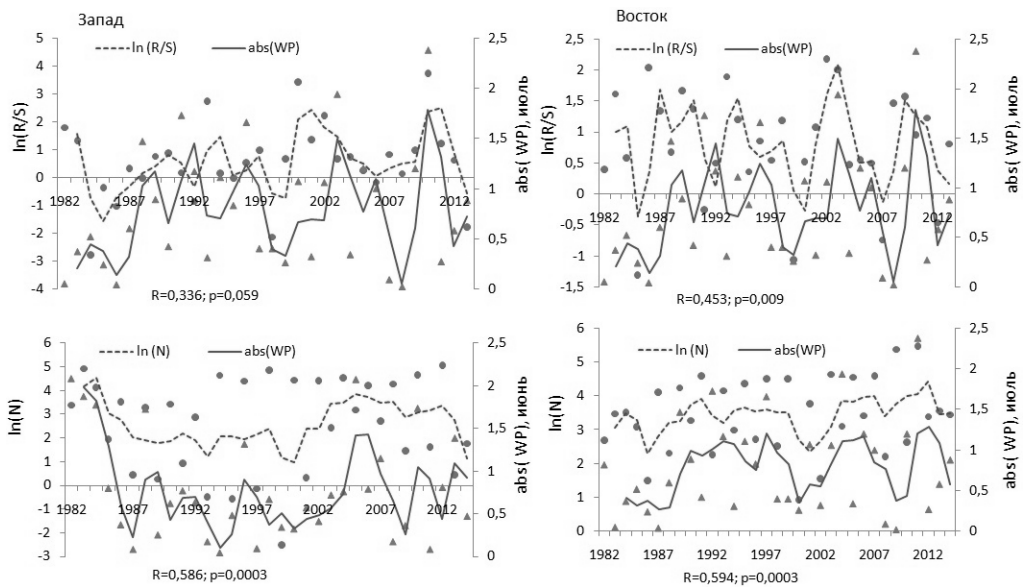


Рис. 4. Тренды абсолютных отклонений индекса WP в сравнении с трендами логарифма коэффициента воспроизводства горбуши R/S (верхний ряд) и с трендами логарифма численности горбуши N (нижний ряд), **слева** — восточная популяция камчатской горбуши, **справа** — западнокамчатская

Fig. 4. Trends of the absolute WP values compared with trends of survival $\ln(R/S)$ (top row) and run abundance $\ln(N)$ (bottom row) for pink salmon from East Kamchatka (**left**) and West Kamchatka (**right**)

Таблица 3

Коэффициенты корреляции популяционных показателей горбуши с индексом WP

Table 3

Coefficients of correlation between changes of indices for pink salmon population and WP index in 2000–2014

Показатель	$\ln(R/S)$	R/S	$\ln(N)^*$	$\ln(N)$
	Запад	Восток	Запад	Восток
Индекс WP				
Июнь	0,144	0,411	0,272	-0,012
Июль	-0,339	-0,536	-0,483	-0,336
Август	-0,251	-0,051	0,048	0,365
$\text{abs}(WP)$				
Июнь	0,080	-0,040	0,387	0,329
Июль	0,387	0,322	0,199	0,243
Август	0,317	0,825	-0,138	-0,267
Июнь-июль	—	—	0,415	0,411
Июль-август	0,465	0,695	—	—

* Ряды численности сглажены как для запада, так и для востока.

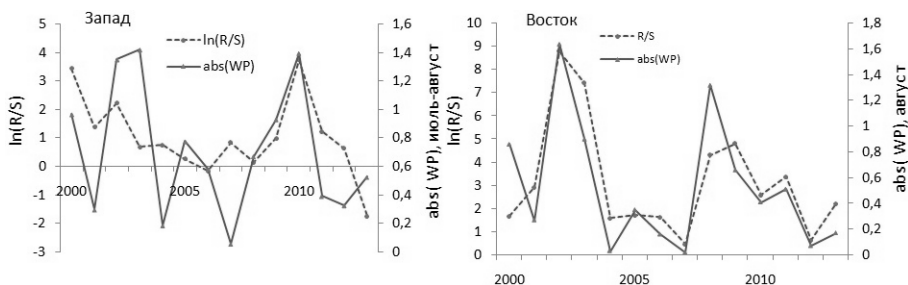


Рис. 5. Динамика изменений коэффициента воспроизводства горбуши R/S и абсолютных значений индекса WP

Fig. 5. Dynamics of WP index (solid lines) and pink salmon survival (R/S , dashed lines) for West Kamchatka (**left**) and East Kamchatka (**right**)

чатской популяции горбуши на климатические флюктуации. При поиске корреляций между популяционными показателями горбуши и факторами внешней среды необходимо рассматривать и другие периоды жизненного цикла.

Корреляции с тихоокеанской декадной осцилляцией и роль солнечной активности

Индекс тихоокеанской декадной осцилляции (PDO) отражает изменения поверхностной температуры моря по сравнению со среднемноголетней для всей северной Пацифики, т.е. региона, где проходит весь жизненный цикл тихоокеанских лососей, в том числе и горбуши. Этот индекс, так же как и некоторые другие климатические индексы (атлантическое мультидекадное колебание, индекс атмосферной циркуляции, аномалии арктической температуры и др.), имеет долговременный период колебаний, около 60–65 лет (Кляшторин, Любушин, 2005). Период таких колебаний состоит из положительной (теплой) и отрицательной (холодной) фаз, в настоящее время наблюдается начало холодной фазы PDO. С другой стороны, солнечная активность (СА) также имеет цикличность, это широко известные 11-летние циклы (Швабе-Вольфа), а также более длительные циклы, из которых наиболее мощным является 200-летний цикл Зюсса.

Эти циклы, а также ход изменения глобальной температуры поверхности моря (SST) и динамика вылова горбуши за последние 100 лет показаны на рис. 6. Временные ряды взяты: числа Вольфа из Центра данных солнечных воздействий SIDC (Бельгия) — <http://sidc.oma.be/silso/datafiles/>; индекс PDO из Объединенного института изучения атмосферы и океана (США) — <http://research.jisao.washington.edu/pdo/>; глобальная поверхностная температура моря SST из британского правительственного «Метеорологического офиса» (Великобритания) — <http://www.metoffice.gov.uk/>; уловы горбуши — данные КамчатНИРО. На рис. 6 прослеживаются следующие особенности изменения температуры и солнечной активности:

— после 1983 г. наблюдается отрицательная корреляция между изменениями PDO и 11-летними солнечными циклами, связанная, по-видимому, с тепловой инерцией (отставание около 5 лет: если ряд PDO сдвинуть на 5 лет назад, он будет положительно коррелировать с циклами Швабе-Вольфа — рис. 7);

— аномалии глобальной SST имеют достоверные корреляции с 11-летними солнечными циклами после 1956 г. (если не учитывать возрастающий тренд), подробнее в работе И.И. Мохова, Д.А. Смирнова (2008);

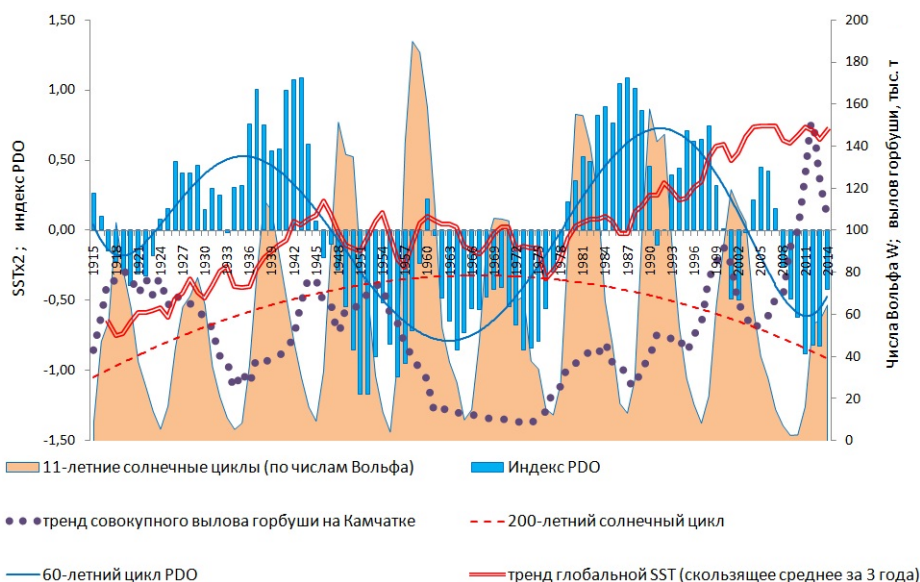


Рис. 6. Динамика вылова горбуши на фоне изменения глобальной SST, PDO и СА

Fig. 6. Dynamics of the pink salmon annual catch (dashed line), global sea surface temperatures (SST, double curve), Pacific decadal oscillation (PDO, columns), and solar activity as Wolf numbers (CA, shading)

— период роста глобальной SST первой половины 20-го века совпадает с одновременным ростом активности 11-летних солнечных циклов, ростом 200-летнего цикла Зюсса и теплой фазой PDO;

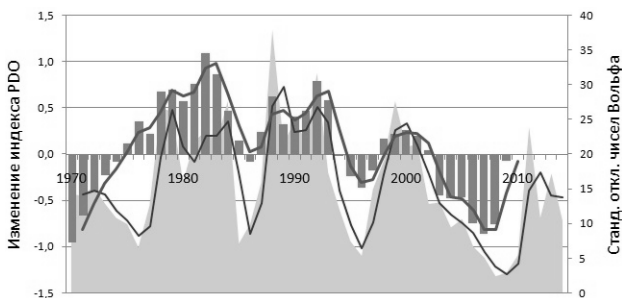
— период стагнации глобальной SST 1947–1979 гг. полностью совпадает с холодной фазой PDO, одновременно максимума достигает цикл Зюсса, а 11-летние циклы уменьшают активность с начала 1960-х гг.;

— период второго роста глобальной SST 1979–2000 гг. совпадает с теплой фазой PDO, при этом первые два 11-летних цикла с максимумами в 1979 и 1989 гг. характерны высокой интенсивностью, а последующие циклы слабее, 200-летний солнечный цикл начинает медленно идти на убыль;

— второй период стагнации глобальной SST с 2000 г. по настоящее время: интенсивность 11-летних солнечных циклов значительно уменьшается, 200-летний солнечный цикл убывает быстрее, индекс PDO входит в холодную фазу примерно с 2007 г.

Рис. 7. Солнечная активность (ряд стандартных ежемесячных отклонений чисел Вольфа, *область*) и индекс PDO, смещенный на 5 лет назад (*гистограмма*)

Fig. 7. Variability of solar activity as standard deviations of Wolf numbers from their monthly means (*shading*) and PDO index with 5 years delay (*columns*)



Что касается динамики численности камчатской горбуши, отраженной на рис. 6 в тренде вылова (на такой период есть только статистика по вылову), то можно резюмировать следующее:

— период наименьшего вылова горбуши 1959–1975 гг. совпадает со второй половиной холодной фазы PDO и слабым по количеству пятен 20-летним солнечным циклом Швабе-Вольфа;

— периоды роста уловов приходятся на время переходов PDO с холодной фазы в теплую и наоборот: 1917–1927, 1943–1955, 1975–1983 и 2007–2012 гг.;

— с 1979 г. уловы горбуши положительно коррелируют с ростом глобальной SST и одновременно с 11-летними солнечными циклами (рис. 8) и преимущественно отрицательно коррелируют с индексом PDO (рис. 9).

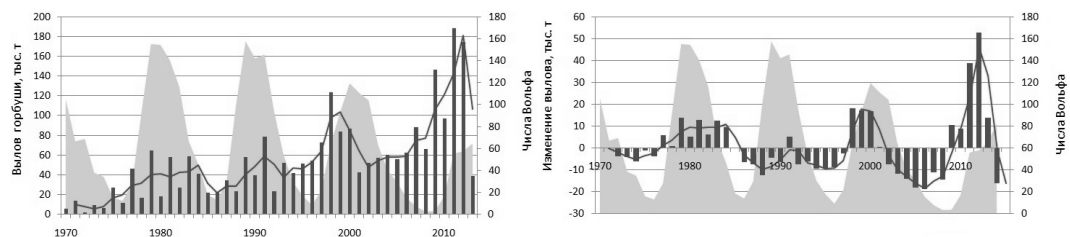


Рис. 8. Динамика вылова камчатской горбуши (*гистограмма*) на фоне 11-летних солнечных циклов (*область*). Слева — реальная динамика, справа — вылов со снятым возрастающим трендом и сглаженный экспоненциально ($\alpha = 0,35$)

Fig. 8. Dynamics of the pink salmon annual catch (*columns*) at the background of 11-year solar cycle (*shading*). Left — actual catch dynamics, right — exponentially smoothed ($\alpha = 0.35$) catch dynamics after the positive trend removing

Итак, можно заключить, что все три рассмотренных фактора — индекс PDO, 11-летние солнечные циклы и глобальная SST — оказывают непосредственное воздействие на уловы горбуши, а следовательно и на ее численность. При этом возникает следующее противоречие: в период с 1979 г. корреляция численности горбуши с региональной температурой поверхности моря отрицательная, а с глобальной температурой поверхности моря — положительная. Однако его можно снять, если предположить,

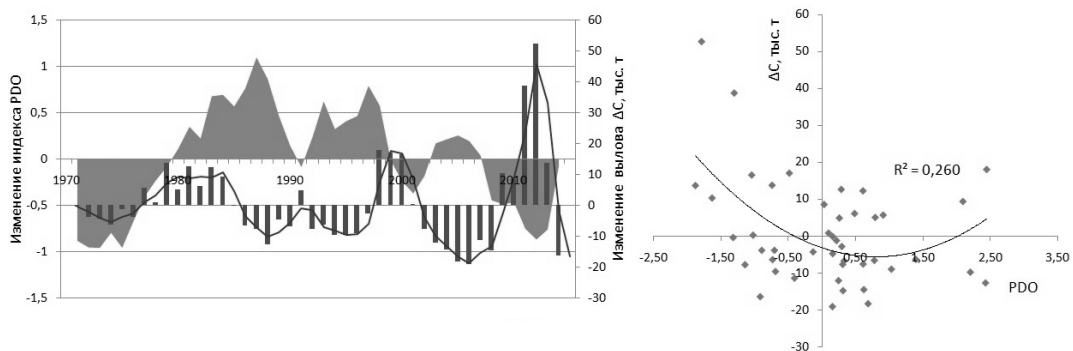


Рис. 9. Изменение вылова горбуши (*гистограмма*) и индекса PDO (*область*) в зависимости от времени (*слева*) и относительно друг друга с нелинейным трендом (*справа*)

Fig. 9. **Left** — dynamics of PDO index (*shading*) and the pink salmon annual catch at Kamchatka (*columns*), **right** — relationship between the catch and PDO and its nonlinear trend

что корреляция с глобальной температурой SST происходит через третий фактор. Действительно, глобальная SST тесно связана с глобальной температурой воздуха, а она, в свою очередь, с его влажностью, которая напрямую определяет циклоническую активность. Как показано выше, циклоническая активность (отраженная в индексе WP) тесно связана с выживаемостью молоди в ранний морской период жизни (для восточнокамчатской горбуши). Следовательно, положительная корреляция численности горбуши с глобальной SST обусловлена не прямыми, а опосредованными причинно-следственными связями.

Как было сказано выше, численность горбуши увеличивалась при переходе с теплой фазы в холодную и наоборот, при этом представляется, что условия последнего увеличения численности 2007–2012 гг. и периода 1917–1927 гг. более сходны между собой по общему уровню солнечной активности (в период 1943–1955 гг. уровень СА примерно в полтора раза выше), с той разницей, что в начале 20-го века СА росла, а в начале 21-го века убывает. Судя по всему, максимальные подходы горбуши и рекордные выловы 2009–2012 гг. связаны с оптимальными уровнем солнечной активности, глобальной температурой SST и переходом PDO с теплой фазы на холодную, которые обеспечили благоприятные условия в более локальных масштабах.

При более тщательном рассмотрении взаимосвязи изменений вылова горбуши с индексом PDO обнаруживается нелинейная связь. С 70-х по середину 80-х гг. 20-го века наблюдается положительная корреляция этих двух величин, которая совпадает с переходом с холодной фазы PDO на теплую. Далее вплоть до настоящего времени наблюдается преимущественно отрицательная корреляция: при росте индекса PDO вылов уменьшается и наоборот (рис. 9).

Для прогнозирования подходов горбуши важно также рассмотреть и корреляции коэффициента воспроизводства горбуши R/S с индексом PDO. Так, совокупное отношение потомства и родителей для всех камчатских популяций показывает значимую отрицательную корреляцию ($R = -0,335$, $p = 0,024$) со значениями PDO за декабрь-январь (среднее за два месяца) первого года жизни (период инкубации) и более значимую положительную корреляцию ($R = 0,515$; $p = 0,001$) с изменениями индекса PDO за ноябрь и декабрь второго года жизни соответствующего поколения (период нагула) (рис. 10). Иными словами, если для первой зимовки в период инкубации высокие значения индекса PDO неблагоприятны, то для второй зимовки, в период нагула горбуши в море, наоборот, благоприятными являются именно высокие отклонения PDO от среднемноголетнего.

Возможно, что этот факт объясняет чередование высокочисленных и малочисленных линий горбуши. Так, благоприятные условия для одной генерации в период инкубации одновременно являются неблагоприятными для смежной генерации, нагуливающейся в море, и наоборот. Если поколение одной генерации за свой жиз-

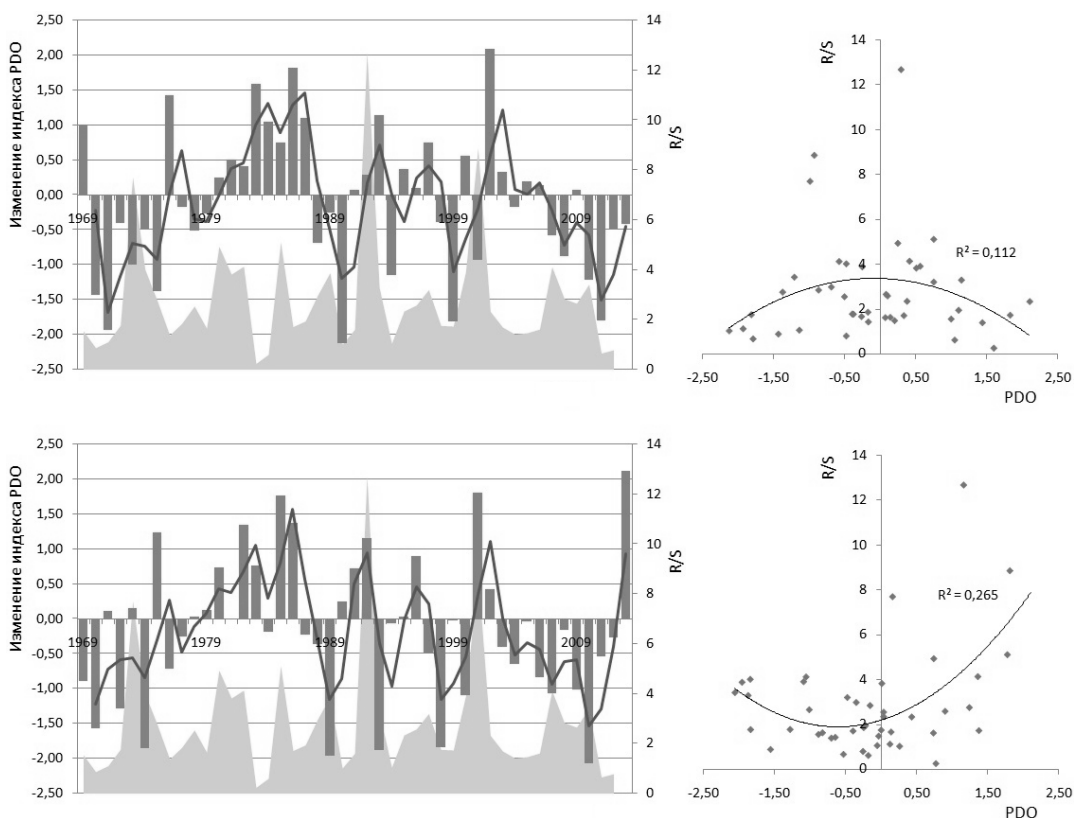


Рис. 10. Верхний ряд: **справа** — изменение индекса PDO (гистограмма) в декабре-январе (среднее за два месяца) в первую зиму жизненного цикла (инкубация икры) и R/S горбуши для всех популяций Камчатки (область), **слева** — R/S горбуши в зависимости от PDO в первую зиму. Нижний ряд: **справа** — изменение индекса PDO в ноябре-декабре (среднее за два месяца) во вторую зиму (нагул в море) и R/S , **слева** — R/S горбуши в зависимости от PDO во вторую зиму

Fig. 10. Upper row: **left** — dynamics of PDO index in the first winter of the pink salmon life, incubation (averaged for December-January, columns) and survival of all pink salmon populations in Kamchatka (R/S , shading); **right** — relationship between the R/S and PDO changes. Lower row: **left** — dynamics of PDO index in the second winter of the pink salmon life, marine feeding (averaged for November-December, columns) and survival of all pink salmon populations in Kamchatka (R/S , shading); **right** — relationship between the R/S and PDO changes

ненный цикл попадает в благоприятные условия и в первую, и во вторую зимовку, то одновременно с ним попадают в неблагоприятные условия два поколения смежной генерации.

Вследствие вышесказанного необходимо более подробно рассмотреть корреляции коэффициента воспроизводства горбуши и индекса PDO отдельно для продуктивных генераций линии четных лет западной Камчатки и линии нечетных лет восточной Камчатки. Так же как и для общего для обоих побережий показателя R/S , для отдельных западной и восточной популяций обнаруживаются отрицательные корреляции с абсолютными значениями PDO в ноябре-декабре в первую зиму жизненного цикла и положительные корреляции во вторую зиму (табл. 4).

Корреляции для восточнокамчатской горбуши в первую зиму незначительные, во вторую зиму уже достаточно сильные (по шкале Чеддока), продолжают с ноября по февраль, в среднем коэффициент корреляции составляет $R = 0,86$, а коэффициент множественной корреляция R/S со средними значениями PDO за период ноябрь-февраль — уже $R = 0,92$ (значимость $p = 6,36 \cdot 10^{-6}$). Для западнокамчатской горбуши отмечены корреляции более слабого уровня как в первую, так и во вторую зимовку, однако наблюдаются положительные корреляции в период ската

Таблица 4

Корреляции коэффициента воспроизводства горбуши западной и восточной популяций со среднемесячными индексами PDO (абсолютными значениями) в течение жизненного цикла (выделены корреляции, использованные в моделях)

Table 4

Coefficients of correlation between the pink salmon survival (R/S) for West and East Kamchatka and monthly PDO indices (absolute values) during the pink salmon life cycle. The coefficients of strong correlations used for modeling are bolded

№ месяца	Месяц	Запад	Восток	№ месяца	Месяц	Запад	Восток
1	Август	-0,243	-0,158	13	Август	0,494	-0,266
2	Сентябрь	-0,308	-0,134	14	Сентябрь	0,235	-0,377
3	Октябрь	0,192	-0,184	15	Октябрь	0,446	0,431
4	Ноябрь	-0,374	-0,443	16	Ноябрь	0,452	0,837
5	Декабрь	-0,308	-0,336	17	Декабрь	0,366	0,880
6	Январь	-0,200	-0,241	18	Январь	0,235	0,866
7	Февраль	-0,077	0,405	19	Февраль	0,164	0,866
8	Март	0,190	0,367	20	Март	0,126	0,488
9	Апрель	0,190	0,307	21	Апрель	-0,045	0,513
10	Май	0,562	-0,134	22	Май	-0,114	-0,071
11	Июнь	0,492	-0,063	23	Июнь	-0,319	-0,263
12	Июль	0,373	0,063	—	—	—	—

— наивысшая в июле ($R = 0,59$), при этом период положительных корреляций продолжается с начала лета до середины зимы (вторая высокая корреляция в декабре второго года жизни, $R = 0,53$).

Данные корреляции можно использовать для построения моделей зависимости коэффициента воспроизводства горбуши от климатических колебаний северной Пацифики, отображенных в индексе PDO. Также в модели можно включить и плотностной фактор: зависимости R/S от уровня заполнения нерестилищ, для этого в качестве предиктора используем значения функции (4) для каждого наблюдения. Вообще, если в модель не включать плотностной фактор, то обязательно вместо него нужно включать свободный член, который будет символизировать среднемноголетний коэффициент R/S . При включении плотностного фактора в модель свободный член становится ненужным, и это обязательно следует обозначить в постановке задачи регрессии. Как уже было сказано выше, все зависимости R/S от внешних факторов являются нелинейными, параболического типа (корреляционный анализ с абсолютными значениями индексов использовался только для выявления значимых для выживаемости временных интервалов). Вместе с тем и зависимость выживаемости R/S от уровня заполнения нерестилищ S (плотностного фактора) по модели (4) также является сугубо нелинейной. Соответственно и методы многофакторного линейного моделирования не дадут удовлетворительных результатов. Однако методология общей регрессионной модели (ОРМ) предполагает и нелинейные воздействия факторов (например, полиномиальная регрессия и регрессия поверхности отклика). В нашем случае использовалась модель регрессии поверхности отклика, которая, в отличие от полиномиальной, учитывает межфакторные взаимодействия (в виде произведений факторов).

Модель для восточнокамчатской горбуши

Итак, для модели восточного побережья использовали 4 фактора, их обозначили *1-зима*, *2-зима*, *mod(R/S)*, *скат* (табл. 5). Моделирование проводилось в системе Statistica, в модуле *Общая Регрессионная Модель — Регрессия отклика в виде поверхности*. В этом случае, согласно уравнению поверхности второго порядка, к исходным факторам добавляются их квадраты и произведения. Для уменьшения количества факторов был применен метод обратной пошаговой регрессии с исключением незначимых эффектов при $\alpha = 0,05$. Результаты моделирования для восточнокамчатской горбуши показали очень высокую значимость модели (табл. 6).

Таблица 5

Данные для многофакторной модели R/S восточнокамчатской горбуши

Table 5

Data for multifactor model of East Kamchatka pink salmon survival

Год	R/S наблюдаемый (зависимая переменная)	1-зима (индекс PDO за ноябрь первого года жизни)	2-зима (индекс PDO за ноябрь второго года жизни)	mod(R/S) (предсказанный R/S по модели (4))	скат (индекс WP за август, ранний морской период жизни)
1981	1,49	0,80	0,43	3,20	0,41
1983	1,79	1,02	0,94	3,45	0,24
1985	7,68	-0,75	1,79	3,12	-0,65
1987	1,97	1,47	-0,61	2,52	0,78
1989	3,93	-0,50	-1,78	3,03	0,59
1991	1,64	0,42	0,43	2,36	1,19
1993	3,32	1,24	-0,95	3,10	2,59
1995	2,34	-0,28	0,14	2,36	-1,18
1997	3,27	1,12	-0,49	2,89	-0,02
1999	1,68	-2,05	0,22	2,98	-0,86
2001	8,80	-1,26	1,86	3,43	-1,64
2003	1,61	0,52	0,11	1,71	-0,03
2005	1,64	-1,50	-0,01	1,68	-0,16
2007	4,32	-1,08	-1,27	1,97	-1,32
2009	2,59	-0,40	-0,95	1,15	0,41
2011	0,63	-2,33	-0,41	1,80	-0,07
2013	-	-0,11	2,12	3,25	-0,77

Таблица 6

Сводка по регрессионной модели для восточнокамчатской популяции

Table 6

Analysis of variance and estimation of parameters for the regression model of East Kamchatka pink salmon survival

Множ. коррел. R	Множ. R ²	Норм. R ²	Сумма кв. регресс. SS	Степ. своб. df	Средн. кв. регресс. MS	Сумма кв. остатк. SS	Степ. своб. df	Средн. кв. остатк. MS	Крит. Фишера F	Вероят- ность p
0,997	0,994	0,986	223,6	9	24,84	1,421	7	0,203	122,4	7,33·10 ⁻⁷
Эффект	Коммент.	Пара- метр	Станд. ошибка		Крит. Стьюдента t		Вероятн. p		-95,00 %	+95,00 %
1-зима	Исключен									
1-зима ²	«									
2-зима		-2,57	0,717			-3,58	0,009		-4,26	-0,87
2-зима ²		1,25	0,146			8,55	0,000		0,90	1,59
mod(R/S)		0,68	0,077			8,87	0,000		0,50	0,87
mod(R/S) ²	«									
скат(WP)		-0,49	0,162			-3,03	0,019		-0,88	-0,11
скат(WP) ²		0,74	0,181			4,07	0,005		0,31	1,17
1-зима * 2-зима		-1,57	0,267			-5,88	0,001		-2,20	-0,94
1-зима * mod(R/S)	«									
2-зима * mod(R/S)		0,84	0,242			3,45	0,011		0,26	1,41
1-зима * скат(WP)		-1,06	0,313			-3,38	0,012		-1,80	-0,32
2-зима * скат(WP)		0,87	0,242			3,58	0,009		0,29	1,44
mod(R/S) * скат(WP)	«									

Несмотря на то что фактор PDO во время первой зимы (1-зима) исключен, в модели он используется как часть мультипликативных эффектов: 1-зима * 2-зима и 1-зима * скат(WP). Анализ остатков модели и соотношение наблюдаемых и предсказанных значений R/S свидетельствуют о ее адекватности (рис. 11).

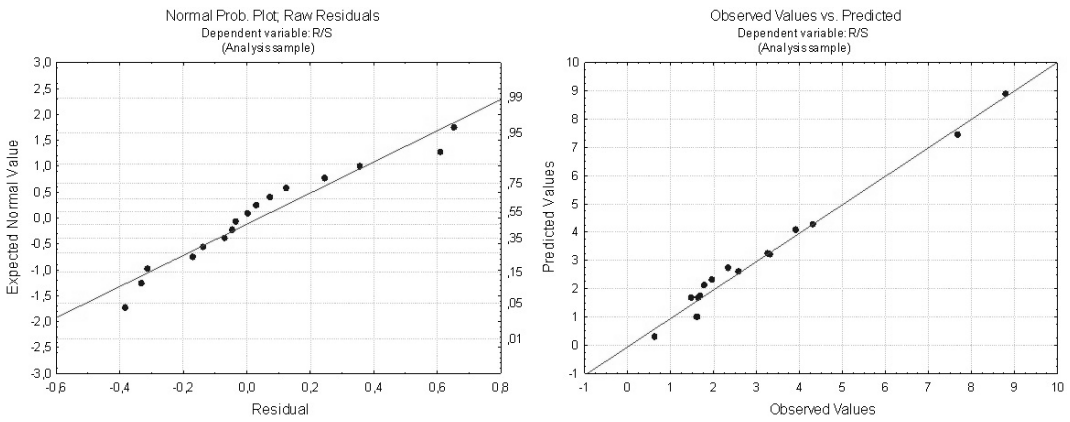


Рис. 11. Нормальный вероятностный график остатков модели для восточнокамчатской горбуши (слева) и наблюдаемые и предсказанные значения R/S (справа)

Fig. 11. Normal probability plot for residuals of the model of East Kamchatka pink salmon survival (left) and observed values of its survival vs. modeled values (right)

Попарное влияние факторов на выживаемость отображено в виде поверхностных контуров для средних значений отклика R/S (рис. 12). Разным цветом на контурах выделены значения функции желательности (desirability) для выживаемости горбуши: минимальные значения желательности $D(R/S)$ обозначены оттенками зеленого цвета, средние значения $D(R/S)$ — оттенками желтого, а максимальные значения $D(R/S)$ — оттенками красного. Отклик R/S от факторов PDO в первую и вторую зимовку (1-зима и 2-зима) представляет собой поверхность в виде седла (гиперболический параболоид) с двумя максимумами и двумя минимумами. Такого же типа поверхности совокупного действия факторов PDO второй зимы 2-зима и плотностной регуляции $mod(R/S)$, индекса WP в ранний морской период жизни и PDO в первую зиму. Совместное действие факторов индекса WP с индексом PDO второй зимы 2-зима и плотностного фактора $mod(R/S)$ представляет собой поверхность с одним минимумом. Таким образом, можно заключить, что поверхностные контуры имеют нетривиальные, четко обусловленные зависимости выживаемости R/S от рассматриваемых факторов (исключая совместное действие факторов 1-зима и $mod(R/S)$, где прослеживается только очень слабая линейная связь).

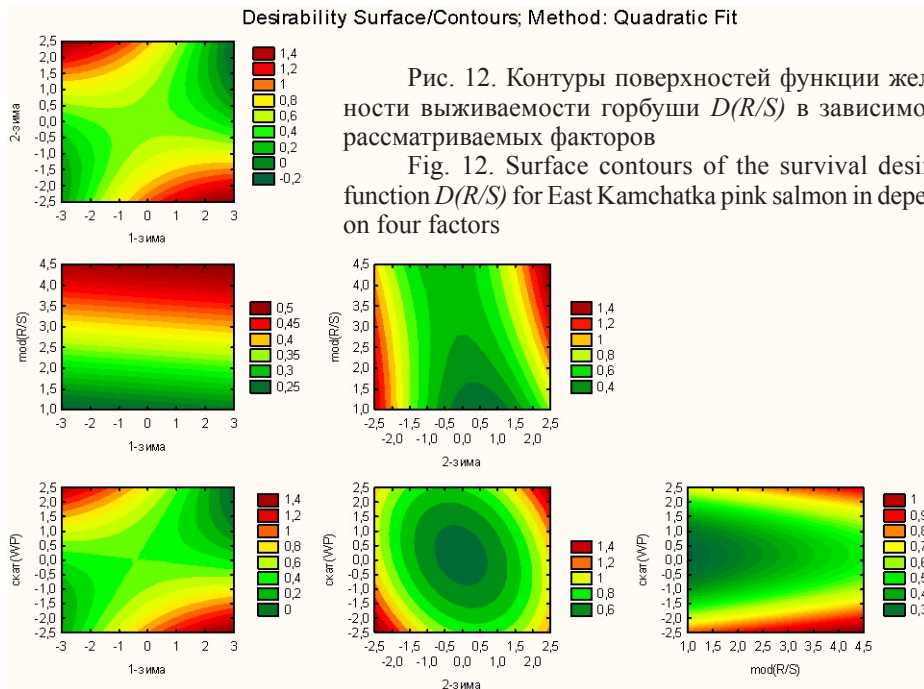


Рис. 12. Контурные поверхности функции желательности выживаемости горбуши $D(R/S)$ в зависимости от рассматриваемых факторов

Fig. 12. Surface contours of the survival desirability function $D(R/S)$ for East Kamchatka pink salmon in dependence on four factors

Итак, сделав заключения об адекватности модели и ее высокой статистической значимости, можно дать прогноз величины R/S восточнокамчатской горбуши 2013 года нереста и подхода в 2015 г. В нересте 2013 г. участвовало 9 млн производителей горбуши, следовательно, значение R/S по модели (4) (с параметрами, определенными для средней страты — см. табл. 1) составит 3,25 потомка на производителя (фактор $mod(R/S)$). Подставляя значение этого и остальных факторов (табл. 5, последняя строка) в уравнение поверхности второго порядка (коэффициенты согласно табл. 6) или введя их в статистический модуль, получим прогнозное значение R/S и его доверительный интервал при заданном уровне доверия $\alpha = 0,05$.

На рис. 13 показаны прогнозное значение R/S и профили отклика функции желательности $D(R/S)$ на заданные значения факторов. Как видно (рис. 13, нижний ряд графиков), все факторы попадают в свои оптимальные значения или близкие к ним, и прогноз величины количества потомков на производителя 2013 года нереста составляет $R/S_{2013} = 7,80 \pm 1,14$ потомка на производителя, а прогноз величины подхода на восточнокамчатском побережье в 2015 г. составляет $R_{2015} = 70,20 \pm 10,25$ млн экз.

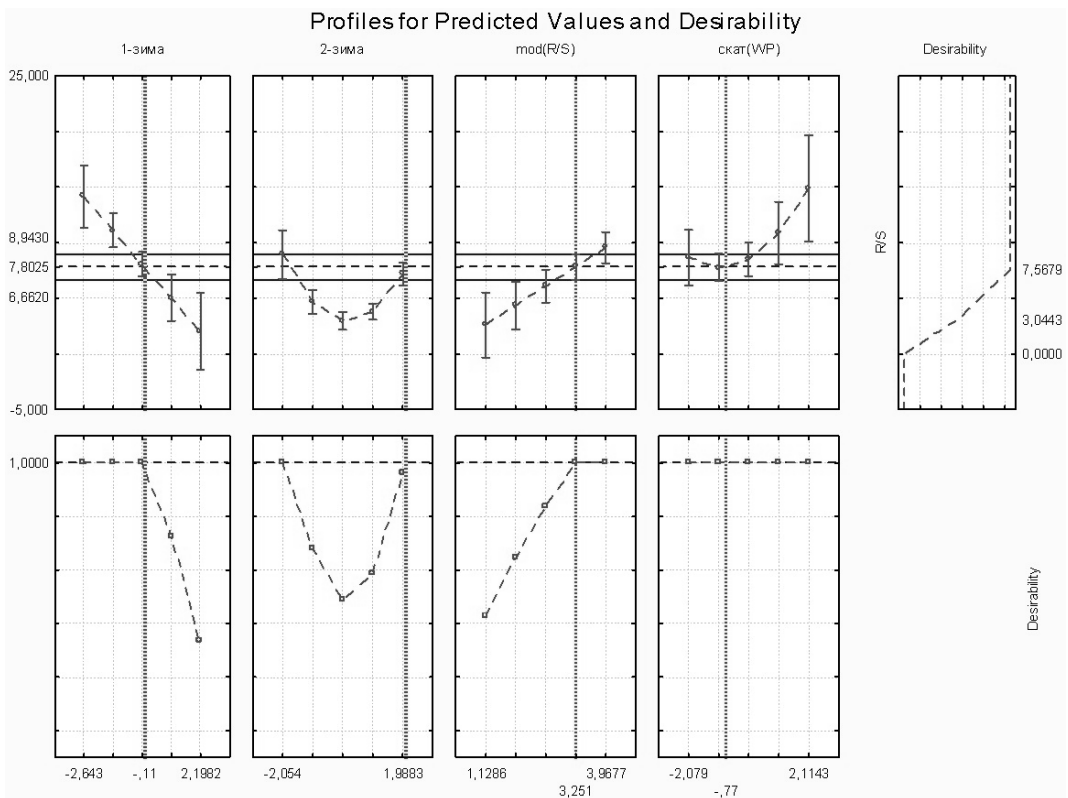


Рис. 13. Профили желательности $D(R/S)$ при заданных значениях факторов: все факторы попадают в оптимальные значения $D(R/S) = 1$ (нижний ряд). Пунктирная линия — прогноз R/S для восточнокамчатской горбуши, сплошные — 95 %-ный доверительный интервал (верхний ряд)

Fig. 13. Upper row: forecast of East Kamchatka pink salmon survival (*dashed line* — modeled R/S ; *solid lines* — 95 % confidence interval). Bottom row: profiles of survival desirability $D(R/S)$ for East Kamchatka pink salmon simulated for favorable values of environmental factors ($D(R/S) = 1$)

В заключение выведем график временного ряда R/S и предсказанных значений с доверительными интервалами (рис. 14). Модельный ряд с очень высокой точностью описывает фактические значения R/S .

Модель для западнокамчатской горбуши

Построенная аналогичным образом (вместо данных индекса WP во время ската и раннего морского периода жизни использованы данные индекса PDO) модель для

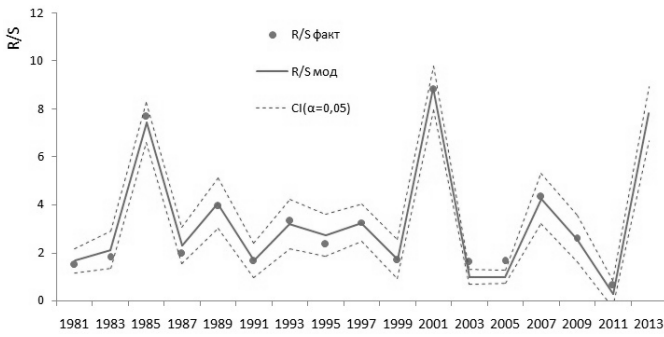


Рис. 14. Наблюдаемый и модельный ряды количества потомков на родителя R/S для восточнокамчатской популяции горбуши линии нечетных лет с доверительным интервалом $CI (\alpha = 0,05)$ для прогнозных значений

Fig. 14. Observed and modeled values of East Kamchatka pink salmon survival in odd years, with confidence interval ($\alpha = 0.05$) for predicted values

западнокамчатской горбуши не дала таких же высоких результатов. Несмотря на высокий множественный коэффициент детерминации $R^2 = 0,989$, уровень статистической значимости модели оказался на несколько порядков ниже, чем у модели для восточнокамчатской горбуши: $F = 31,69$ при $p = 0,002$. Для выяснения причин этого был проведен более глубокий анализ отклонений модели. При спектральном анализе отклонений выяснилось, что ошибки данной модели имеют цикл, равный 2,333 года (рис. 15, слева). Приблизительно такую же (квазидвухлетнюю) цикличность имеют и многие климатические индексы, в том числе PDO и WP. Однако факторы PDO уже включены в модель. Выше уже было показано, что индекс WP имеет слабую корреляцию (на уровне трендов) с показателем R/S горбуши западной Камчатки. Период колебаний индекса WP (ряд предварительно отфильтрован и стандартизован по методу, описанному ранее (Иванов-Холодный, Чертопруд, 2008)) составляет 28,615 месяца = 2,38 года (рис. 15, справа). Однако при сравнении отклонений модели с помесечными данными индекса WP за время всего жизненного цикла горбуши обнаружилась высокая корреляция ($R = 0,783$, $p = 0,003$) с абсолютными июльскими значениями WP, соответствующими периоду нереста родителей (рис. 16). Следовательно, можно предположить, что колебания отклонений модели обуславливаются колебаниями индекса WP.

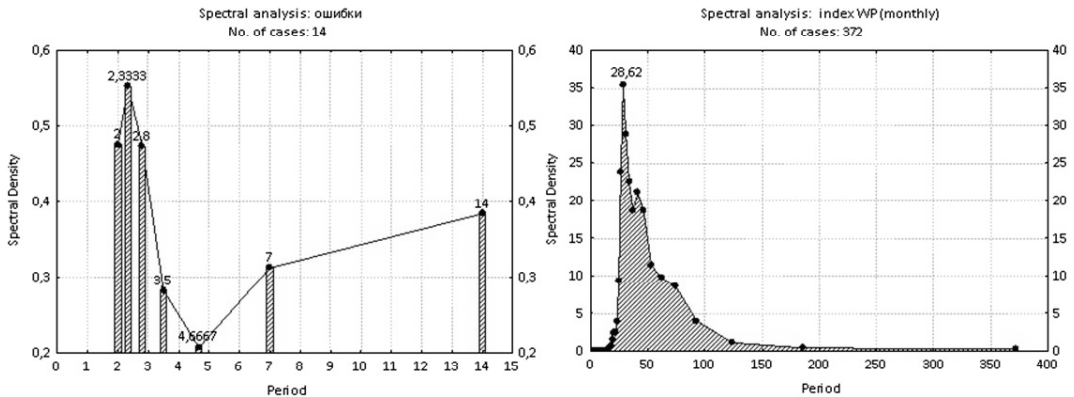


Рис. 15. Спектральный анализ ошибок модели для западнокамчатской горбуши (слева, наблюдения раз в два года) и индекса WP (справа, помесечные данные)

Fig. 15. Spectral analysis for errors of the models for West Kamchatka pink salmon (left) and WP index (right)

Влияние температурных отклонений в период нереста на выживаемость потомства у горбуши западной Камчатки были ранее исследованы Н.Б. Маркевичем (1998), который установил отрицательную корреляционную связь между показателем воспроизводства горбуши и абсолютными значениями отклонений дифференцированного ряда суммы накопленных градусо-дней за нерестовый период с августа по сентябрь. В нашем случае установлена положительная связь с абсолютными значениями индекса циклонической активности в июле. Так как индекс WP отрицательно коррелирует с температурой летом, то наши результаты и результаты Н.Б. Маркевича (1998) свидетельствуют об одном и том же воздействии. Следовательно, можно улучшить саму

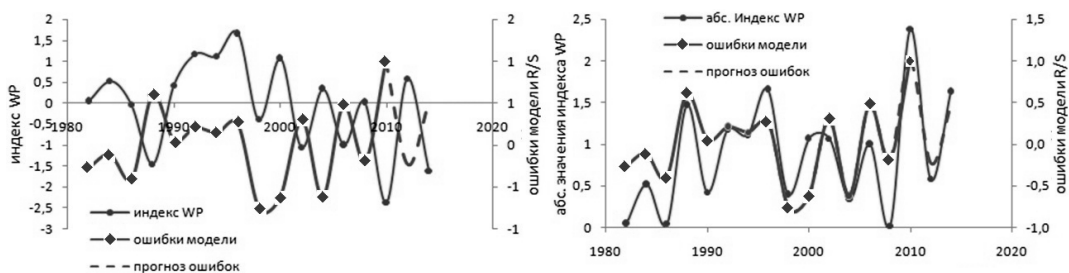


Рис. 16. Колебания ошибок модели R/S и индекса WP (слева) и абсолютных значений отклонений WP (справа)

Fig. 16. Fluctuations of errors of the model for pink salmon survival (R/S) vs. fluctuations of WP index (left) and the absolute values of WP (right)

модель R/S для горбуши западной популяции путем включения июльского индекса WP в набор предикторов либо дать прогноз для ошибок модели и корректировать результаты модели. Стоит заметить, что включение данного индекса в модель было бы более правильным, так как, во-первых, период нереста — самый ранний по времени критический период для выживаемости дочернего поколения и может вызвать последствия с каскадным эффектом; во-вторых, данный фактор может сочетаться с другими, последующими, факторами в мультипликативной форме и тем самым многократно усилиться, а значит, перейти из разряда факторов, описывающих остаточную дисперсию, в разряд ведущих, определяющих факторов.

В модели фактор обозначили как *нерест WP* (табл. 7). В целях лучшего обучения модели последнее наблюдение $R/S_{2012} = 0,17$ потомка на производителя (год родителей 2012, год возврата потомков 2014) было исключено из пула исходных данных, чтобы использовать его в конце анализа как проверку способности модели к прогнозированию. Из-за увеличения количества факторов модель труднее идентифицируется, что связано с большим количеством статистически значимых решений — подмножеств. Пошаговые методы исключения незначимых факторов не дали удовлетворительных результатов (одновременного высокого качества подгонки, нормального распределения ошибок и адекватного прогноза для проверочного наблюдения 2012 г.), поэтому был использован метод поиска наилучшего подмножества (*best subset regression*) с последовательным перебором количества факторов и их эффектов начиная от 4 и выше.

Наилучшим подмножеством, удовлетворяющим всем вышеобозначенным критериям, была признана модель с 10 эффектами (табл. 8). Из них факторы *нерест WP* , *скат* и *2-зима* присутствуют в модели отдельно, все остальные эффекты — мультипликативные сочетания факторов. Тестовый прогноз R/S для 2012 г. показал результат в $0,59 \pm 0,50$ потомка на производителя (фактический $R/S_{2012} = 0,17$).

Анализируя профили поверхности отклика функции желательности для R/S (рис. 17), а также значимость факторов улучшенной модели для западнокамчатской горбуши (табл. 8), можно сделать вывод, что при включении в модель фактора *нерест WP* факторы *1-зима* и *2-зима* несколько теряют свою значимость и не играют такой роли, как для восточнокамчатской горбуши, где они имеют противоположный эффект для смежных генераций горбуши четных и нечетных лет. Вместо них такую роль для западнокамчатской горбуши играют факторы *нерест WP* и *скат*. Иными словами, если для чередования депрессивной и генеративной линий восточнокамчатской горбуши более важна климатическая обстановка в зимний период (высокие температурные отклонения зимой неблагоприятны для инкубации икры и одновременно благоприятны для нагула в море в этот же период для смежной линии), то для западнокамчатской горбуши более важна климатическая обстановка в летний период (высокие температурные отклонения летом неблагоприятны для нереста одной из линий и одновременно благоприятны для скатившейся молодежи горбуши смежной линии в ранний морской период жизни).

Таблица 7

Данные для многофакторной модели R/S западнокамчатской горбуши

Table 7

Data for multifactor model of West Kamchatka pink salmon survival

Год	R/S наблюдаемый (зависимая переменная)	нерест WP (индекс WP за июль в год нереста родителей)	1-зима (индекс PDO за ноябрь первого года жизни)	2-зима (индекс PDO за ноябрь второго года жизни)	скаг (индекс PDO ср. за май, июнь и август, ранний морской период жизни)	mod R/S (соотв. R/S по модели (4))
1982	3,77	0,05	-0,25	1,02	2,00	2,81
1984	0,71	0,52	0,71	-0,75	0,33	1,76
1986	1,42	-0,04	1,77	1,47	1,80	2,72
1988	2,15	-1,47	-0,02	-0,50	0,31	2,89
1990	1,20	0,42	-1,69	0,42	-0,54	2,87
1992	15,23	1,17	0,93	1,24	2,39	3,05
1994	0,99	1,11	-1,96	-0,28	0,98	1,17
1996	2,70	1,66	0,09	1,12	2,46	1,78
1998	2,00	-0,40	-0,52	-2,05	-0,98	1,92
2000	3,97	1,07	-0,53	-1,26	-0,51	2,65
2002	1,99	-1,06	1,51	0,52	0,82	1,81
2004	1,30	0,34	-0,63	-1,50	1,09	1,68
2006	2,31	-1,00	-0,22	-1,08	0,16	2,28
2008	2,68	0,02	-1,25	-0,40	-0,37	2,02
2010	3,41	-2,38	-0,82	-2,33	-0,93	1,81
2012	0,17	0,58	-0,59	-0,11	-0,58	2,19
2014	-	-1,63	-0,41	-	-	-

Таблица 8

Анализ дисперсий и оценка параметров для модели западнокамчатской горбуши

Table 8

Analysis of variance and estimation of parameters for the regression model of West Kamchatka pink salmon survival

Множ. коррел. R	Множ. R ²	Норм. R ²	Сумма кв.др. регресс. SS	Степ. своб. df	Средн. кв.др. регресс. MS	Сумма кв.др. остатк. SS	Степ. своб. df	Средн. кв.др. остатк. MS	Крит. Фишера F	Веро- ятность p
0,998	0,996	0,988	304,5	10	30,45	1,232	5	0,246	123,6	2,39*10 ⁻⁵
Эффект	Коммент.	Пара- метр	Станд. ошибка		Крит. Стьюдента t		Вероятн. p		-95,00 %	+95,00 %
Нерест WP		-3,975	0,7865		-5,05		0,0039		-6,00	-1,953
Нерест WP ²	Исключен									
1-зима	«									
1-зима ²	«									
2-зима	«									
2-зима ²		-1,699	0,1647		-10,32		0,0001		-2,12	-1,276
Скаг		-9,043	0,8188		-11,04		0,0001		-11,15	-6,938
Скаг ²	«									
mod(R/S)	«									
mod(R/S) ²	«									
Нерест WP*1 зима		-2,568	0,2613		-9,83		0,0002		-3,24	-1,896
Нерест WP*2 зима	«									
1-зима*2-зима	«									
Нерест WP*скаг		2,304	0,1937		11,89		0,0001		1,81	2,802
1-зима*скаг		2,142	0,2045		10,47		0,0001		1,62	2,667
2-зима*скаг	«									
Нерест WP*mod(R/S)		1,753	0,3357		5,22		0,0034		0,89	2,616
1-зима*mod(R/S)		-0,651	0,0841		-7,74		0,0006		-0,87	-0,435
2-зима*mod(R/S)		-2,002	0,1334		-15,00		0,0000		-2,34	-1,659
скаг*mod(R/S)		5,284	0,3230		16,36		0,0000		4,45	6,114

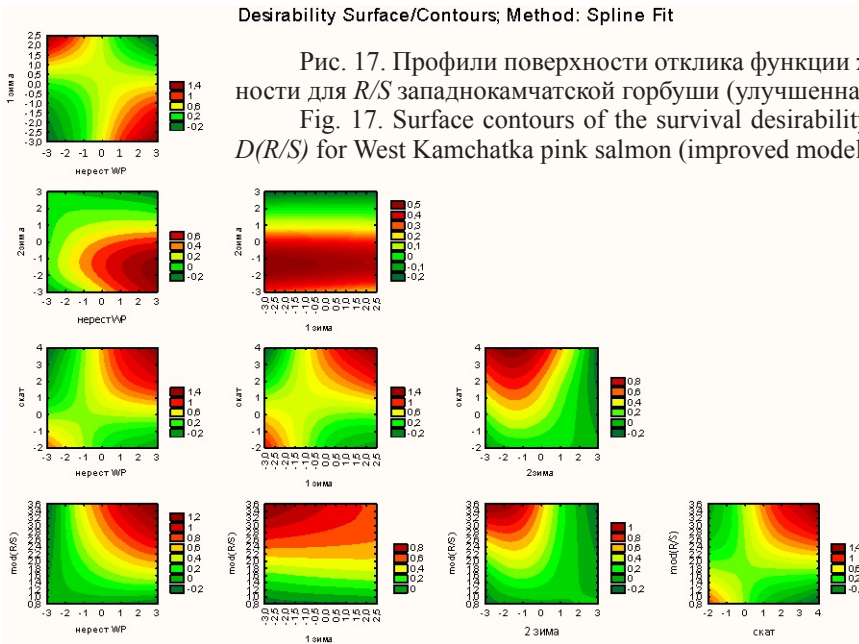


Рис. 17. Профили поверхности отклика функции желательности для R/S западнокамчатской горбуши (улучшенная модель)
 Fig. 17. Surface contours of the survival desirability function $D(R/S)$ for West Kamchatka pink salmon (improved model)

Распределение остатков на нормальном вероятностном графике и сравнение предсказанных величин R/S с наблюдаемыми показано на рис. 18. В целом оба графика свидетельствуют об адекватности модели (хотя и наблюдается незначительный эксцесс распределения остатков). Можно констатировать, что модель правильно обучена и дала адекватный прогноз. К сожалению, дать прогнозы на последующие 2015 и 2016 гг. пока невозможно по двум причинам: во-первых, для этих лет есть только данные по уровню заполнения нерестилищ, еще нет полных данных по значениям индекса PDO; во-вторых, уровень заполнения нерестилищ в родительские 2013 и 2014 гг. чрезвычайно мал — учтено соответственно 0,21 и 1,0 млн экз. и, как показано в работе Е.А. Шевлякова, А.В. Маслова (2011), ошибка подсчета производителей возрастает при малых подходах, следовательно, будут велики ошибки и в определении фактора $mod(R/S)$.

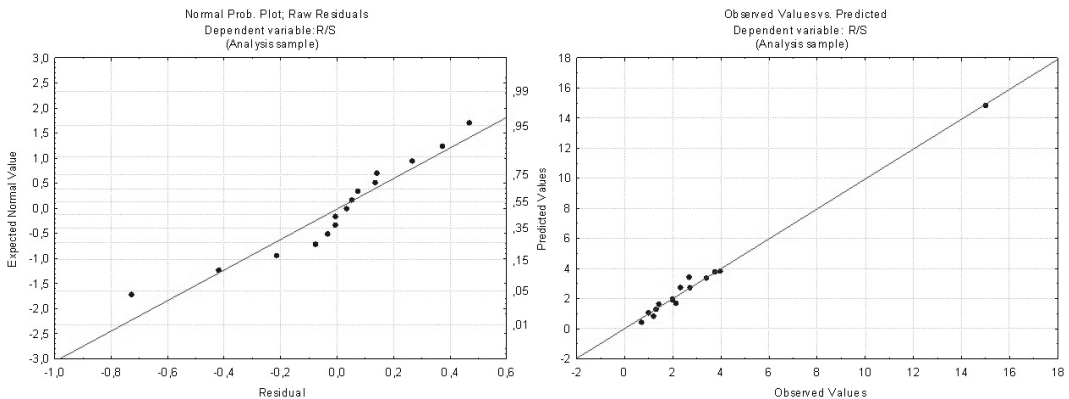


Рис. 18. Нормальный вероятностный график остатков модели для западнокамчатской горбуши (слева) и наблюдаемые и предсказанные значения R/S (справа)
 Fig. 18. Normal probability plot for residuals of the model for West Kamchatka pink salmon survival (left) and observed values of the survival (R/S) vs. modeled values (right)

График временного ряда наблюдаемых и предсказанных значений R/S с доверительными интервалами представлен на рис. 19. Модельный ряд с очень высокой точностью описывает фактические значения R/S .

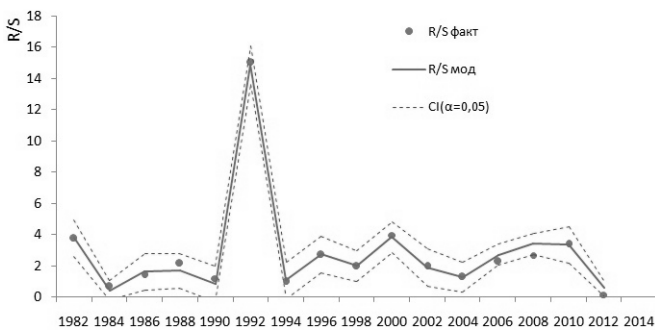


Рис. 19. Наблюдаемый и модельный ряды количества потомков на родителя R/S для западнокамчатской популяции горбуши линии четных лет с доверительным интервалом CI ($\alpha = 0,05$) для прогнозных значений

Fig. 19. Observed and modeled values of West Kamchatka pink salmon survival in even years, with confidence interval ($\alpha = 0.05$) for predicted values

Заключение

Многофакторные модели выживаемости горбуши, включающие в себя показания климатических индексов на критических этапах жизненного цикла горбуши, а также плотностной фактор — зависимости коэффициента выживаемости R/S от уровня заполнения нерестилищ, используемого как показатель выживаемости при средне-многолетних значениях условий внешней среды, показали очень высокие результаты адекватности и надежности прогнозирования. Заблаговременность прогноза составляет около полугода (февраль — время последнего значимого для прогнозирования показания индекса PDO, июль — время подхода на нерест).

Общей для двух многофакторных моделей является принципиальная зависимость выживаемости потомства горбуши не только от самих факторов, но и от межфакторных взаимодействий. При этом набор и значимость этих факторов несколько различаются для популяций горбуши запада и востока Камчатки.

Другой и наиболее важный, на наш взгляд, результат работы — способность многофакторной модели дать объяснение механизму преобладания одной линии горбуши над смежной генерацией (генеративным и депрессивным линиям), а также механизму смены доминант у смежных линий. Так, отрицательная корреляция выживаемости горбуши с абсолютными отклонениями индекса PDO в ноябре (начале зимнего сезона) в период эмбрионального развития и положительная корреляция выживаемости с ними в этот же месяц на втором году жизни (в период морского нагула) означают, что если для одной линии горбуши эти факторы будут благоприятными, то для другой смежной линии они становятся *автоматически* неблагоприятными. При этом чем более благоприятны условия для выживаемости для одной линии, тем более они неблагоприятны для смежной линии и наоборот, т.е. объясняется феномен, отмеченный Г.В. Никольским (1974): разница между численностью мощного и слабого поколений у горбуши тем сильнее, чем больше общая суммарная численность поколений двух смежных лет, при снижении же общей численности стада сглаживается и разница в мощности поколений четного и нечетного годов.

Данный механизм представлен на рис. 20. Так, если одна линия получает преимущество в выживаемости (годы 1–3 на схеме, верхняя линия) и, следовательно, наращивает свою численность, то вторая линия автоматически имеет низкую выживаемость и теряет свою численность (годы 2–3, нижняя линия). Как показывает фактологический материал, потерять преимущество доминантная линия может всего за один жизненный цикл (цикл 2012–2014 гг. для доминантной линии четных лет на западной Камчатке).

Напротив, если численность какой-либо линии упала до депрессивного уровня, то выйти на доминантный уровень за один жизненный цикл поколению уже маловероятно. Это соображение могут проиллюстрировать декомпенсационные свойства (низкая выживаемость пополнения при небольших плотностях нерестового запаса (Allee, 1938)) резонансной модели зависимости пополнения от запаса (2). В области малочисленных подходов эта модель имеет вторую точку равновесия, где пополнение равно запасу (рис. 21).

С учетом ошибок в определении малочисленных подходов всю зону S в области точки равновесия можно условно считать зоной, где численность пополнения будет

Рис. 20. Механизм преобладания численности одной генерации горбуши над другой

Fig. 20. Schematic mechanism of pink salmon year-classes alternation

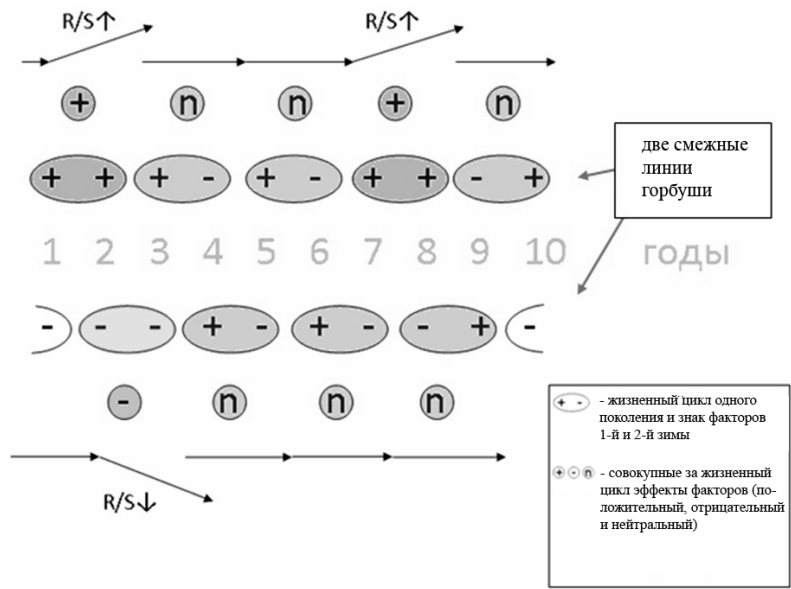
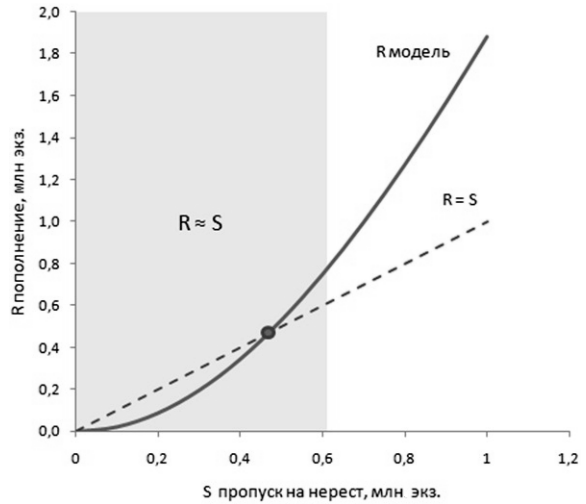


Рис. 21. Декомпенсационное свойство резонансной модели (4). В области равновесной точки (маркер) малочисленные подходы учитываются с большими ошибками. Всю затененную область можно условно считать областью, где R приблизительно равен S

Fig. 21. De-compensative ability of the resonance model (4). Low runs can be estimated with poor accuracy near the equilibrium point (marked). There is conventionally assumed that recruits number (R) is approximately equal to parental stock (S) in the shadowed area



равна численности родителей $R \approx S$. Так как коэффициент выживаемости в этой зоне будет условно равен 1 ($R/S \approx 1$), то для того, чтобы популяция набрала численность промыслового значения, необходимо 2–3 поколения подряд с достаточно благоприятными (выше средних) жизненными условиями.

Еще одним важным моментом для понимания механизма преобладания одной генерации горбуши над другой является квазидвухлетняя цикличность факторов PDO и WP. Предположение о влиянии квазидвухлетних солнечных циклов как климатообразующего фактора на данный механизм выдвинул И.Б. Бирман (1985). Действительно, в работе Г.С. Иванова-Холодного и В.Е. Чертопруда (2008) были показаны высокозначимые корреляции между квазидвухлетними колебаниями солнечной постоянной и некоторыми климатическими земными показателями. Можно предположить, что и квазидвухлетняя циклика PDO и WP вызывается именно солнечными квазидвухлетними циклами (вероятно, не напрямую, а через третьи факторы).

На рис. 22 (вверху слева) показан спектральный анализ ряда значений индекса PDO за ноябрь в период 1981–2014 гг. Результат анализа показывает значимые циклы в 2,26 года (квазидвухлетние) и 5,33 года. Таким образом, упрощенно схему воздействия квазидвухлетних циклов (в том случае, если их продолжительность не меняется, хотя на самом деле она варьирует в пределах 2,1–2,4 года) можно представить так: одна из

темпорально смежных линий горбуши последовательно, в течение одного-двух поколений, попадает в более благоприятные условия, чем другая, что дает ей возможность увеличить свою численность, при этом вторая линия попадает в неблагоприятные условия и свою численность теряет.

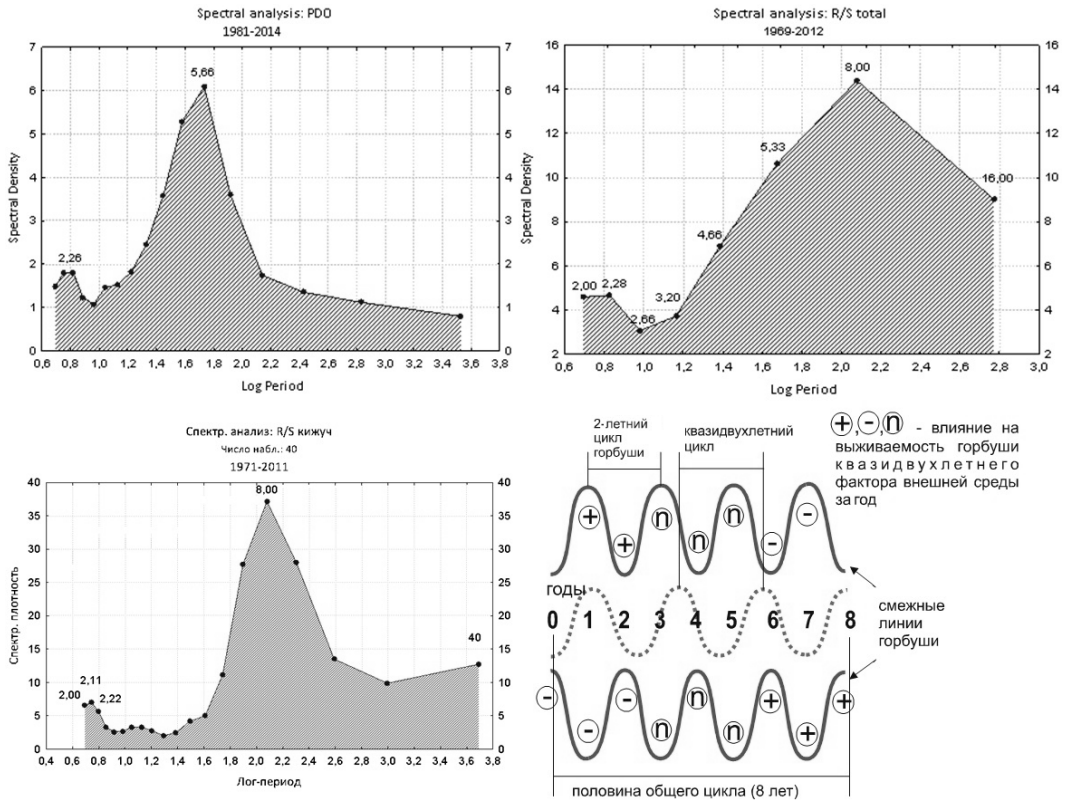


Рис. 22. Спектральный анализ ряда значений индекса PDO в ноябре за период 1981–2014 гг. (**вверху слева**) и общего для всей Камчатки *R/S* горбуши (**вверху справа**). Внизу: **слева** — спектральный анализ коэффициента *R/S* кижуча западной Камчатки, **справа** — схема взаимодействия квазидвухлетнего цикла PDO и двухлетних циклов горбуши смежных поколений и смежных поколений кижуча западной Камчатки — режим благоприятствования сменяется каждые 8 лет

Fig. 22. Spectral analysis of PDO time series in November of 1981–2014 (**upper left**); total survival of pink salmon in Kamchatka (**upper right**); spectral analysis of coho salmon survival for West Kamchatka (*R/S*, **bottom left**); and scheme of interaction between quasi-biennial cycle of PDO (dotted line) and 2-year alternation of pink salmon generations that causes change in every 8 years of favorable conditions for the pink salmon reproduction (**bottom right**)

Второе и третье поколения обеих линий попадают примерно в равные условия, а на четвертом поколении (через 8 лет) квазидвухлетний цикл климатического фактора смещается приблизительно на 1 год относительно двухлетнего цикла горбуши, и все повторяется, но преимущество в выживаемости уже получает угнетаемая ранее генерация. Это не означает, что она обязательно станет доминантной по численности, для этого ей необходима такая численность нерестового запаса, которая обеспечит высокочисленное пополнение. Как пример: 1992 г. на западной Камчатке, когда от 6,8 млн производителей вернулось 100 млн экз. потомков. Следовательно, можно предположить, что в динамике численности горбуши одной линии должны существовать циклы, равные примерно 16 годам (8 лет благоприятного режима для четной генерации + 8 лет благоприятного режима для нечетной генерации) (рис. 22, внизу справа). Но для достоверного обнаружения такого цикла наши временные ряды недостаточно длинные. Однако если использовать общий для всей Камчатки ряд *R/S* для двух линий, то циклы должны быть вдвое короче — 8 лет (при этом и наблюдений в два раза

больше). Проверка этого предположения с помощью спектрального анализа (для ряда общего показателя R/S горбуши всей Камчатки, 1969–2012 гг.) полностью его подтверждает (рис. 22, вверху справа), наивысшая спектральная плотность наблюдается при периоде в 8 лет.

Спектральный анализ фактора циклонической активности WP уже проведен выше (см. рис. 15, справа). Период квазидвухлетних колебаний WP индекса практически такой же, как у индекса PDO, следовательно, схема взаимодействия этого показателя с выживаемостью горбуши на западе Камчатки будет аналогичной. Надо отметить, что такие 8-летние циклы смены режима благоприятствования могут быть и у других лососей для смежных поколений, при условии аналогичного отклика на квазидвухлетнюю цикличность климатических факторов. Так, о наличии 8-летних циклов в уловах беломорской и баренцовоморской семги, а также в уловах кижуча западной Камчатки сказано у И.Б. Бирмана (1969, 1985), который связывал их с солнечными 11-летними циклами. Спектральный анализ ряда коэффициентов выживаемости потомков R/S кижуча западной Камчатки (1971–2011 гг.) также показал максимальную спектральную плотность на периоде в 8 лет (рис. 22, внизу слева), а второй пик плотности — период 2,11 года, соответствующий квазидвухлетнему циклу.

Итак, сделав важные выводы о том, что выживаемость горбуши коррелирует с колебаниями климатических факторов, таких как температура и циклоническая активность, можно сделать еще один важный вывод: изменения показателей выживаемости горбуши являются суммарным результатом плотностной регуляции и изменений окружающей среды. Соответственно и динамика популяционных показателей горбуши сама по себе является хорошим индикатором условий окружающей среды, ее можно использовать в прогнозировании других видов тихоокеанских лососей, жизненный цикл которых длиннее. Ранее (Фельдман, 2013; Фельдман и др., 2014) уже была показана возможность прогнозирования показателя R/S и подходов кеты и кижуча методом распределенных лагов, где в качестве предиктора использовался показатель R/S горбуши, модели показали высокую сходимость фактических и прогнозных значений. Прогнозирование же динамики популяционных показателей самой горбуши оставалось тогда проблемой, попытка решения которой сделана в данной работе.

Список литературы

- Бабаян В.К.** Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Анализ и рекомендации по применению : моногр. — М. : ВНИРО, 2000. — 192 с.
- Бирман И.Б.** Лососевые и солнечная активность // Тр. ПИНРО. — 1969. — Т. 67. — С. 171–189.
- Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 208 с.
- Ерохин В.Г.** Методико-биологические основы морского мониторинга тихоокеанских лососей в научной практике КамчатНИРО // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2007. — Вып. 9. — С. 50–78.
- Ерохин В.Г.** Оценка нерестовых возвратов горбуши и нерки западной Камчатки по материалам траловых учетов их молоди в Охотском море // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 248–252.
- Иванов-Холодный Г.С., Чертопруд В.Е.** Квазидвухлетние вариации полного потока излучения Солнца: их проявления в вариациях стратосферного ветра и скорости вращения Земли // Солнечно-земная физика : сб. науч. тр. Ин-та солнечно-земной физики СО РАН. — 2008. — Вып. 12, т. 2. — С. 291–292.
- 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. — 258 с.
- Маркевич Н.Б.** Адаптированность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) к термическим условиям нереста и ее воспроизводство (на примере р. Утка) // Исслед. биол. и динамики числ. пром. рыб камчатского шельфа. — 1998. — Вып. 4. — С. 77–84.

Маркевич Н.Б., Виленская Н.И. Влияние сроков нереста и термического режима на выживаемость и рост молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на ключевых и русловых нерестилищах Западной Камчатки // Исслед. биол. и динамики числ. пром. рыб камчатского шельфа. — 1998. — Вып. 1, ч. 1. — С. 85–104.

Мохов И.И., Смирнов Д.А. Диагностика причинно-следственной связи солнечной активности и изменения глобальной приповерхностной температуры Земли // Изв. РАН. Физика атмосферы и океана. — 2008. — Т. 44, № 3. — С. 283–293.

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

Панин Г.Н., Выручалкина Т.Ю., Соломонова И.В. Особенности климатических изменений в средних и высоких широтах Северного полушария // Эл. науч. журн. «Георесурсы, геоэнергетика, геополитика». — 2010. — Вып. 2(2). — С. 1–13.

Радченко В.И. Совпадение трендов динамики численности горбуши поколений четных и нечетных лет в Сахалино-Курильском регионе // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 145. — С. 39–55.

Радченко В.И., Рассадников О.А. Тенденции многолетней динамики запасов азиатских лососей и определяющие ее факторы // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 72–94.

Рикер В. Сопоставление двух кривых воспроизводства // Рыб. хоз-во. — 1971. — № 3. — С. 16–21; № 4. — С. 10–13.

Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура : моногр. — Хабаровск, 2002. — 210 с.

Рудакова С.Л. Влияние вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани на популяцию нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmoniformes, Salmonidae) озера Начикинского // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 3. — С. 411–416.

Фельдман М.Г. Прогнозирование динамики численности кеты (Северо-Восток Камчатки) с помощью моделей с запаздыванием // Мат-лы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — С. 369–378.

Фельдман М.Г., Шевляков Е.А., Зорбиди Ж.Х. Прогнозирование подходов лососевых (на примере кижуча Западной Камчатки) с использованием моделей экстраполяции временных рядов и моделей «запас-пополнение» // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — Вып. 34. — С. 88–106.

Хилборн Р., Уолтерс К. Количественные методы оценки рыбных запасов. Выбор, динамика, неопределенность : моногр. — СПб. : Политехника, 2001. — 228 с.

Шевляков Е.А., Маслов А.В. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 114–139.

Шунтов В.П., Темных О.С. Основные результаты изучения морского периода жизни тихоокеанских лососей в ТИНРО-центре // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 141. — С. 30–55.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Allee W.C. The Social Life of Animals : monogr. — N.Y. : W. W. Norton, 1938. — 293 p.

Ricker W. Stock and recruitment // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1954. — Vol. 11, № 5. — P. 559–623.

Поступила в редакцию 19.05.15 г.