

**ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ПОКАТНОЙ МОЛОДИ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ**

В.И. Островский

Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, Амурский бульвар, 13а, Хабаровск, 680028, Россия. E-mail: ostrovkhv@rambler.ru

Обобщены результаты имитационного моделирования связи численности молоди тихоокеанских лососей с численностью родителей и метеорологическими факторами. Модели разработаны для трех популяций кеты (*Oncorhynchus keta*) и двух популяций горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) рек Хабаровского края. Было установлено, что во всех пяти рассмотренных случаях наиболее сильное влияние на численность потомков оказывала численность родителей. Направление связи конкретного фактора с численностью потомков было одинаковым во всех популяциях. Численность молоди кеты сильнее зависела от изменчивости количества осадков, численность горбуши – от температуры воздуха. Анализ чувствительности моделей показал, что варьирование метеорологических условий в пределах наблюдаемых значений может приводить к 6–10 кратной изменчивости численности потомков.

FACTORS CONTROLLING THE PACIFIC SALMON JUVENILE ABUNDANCE

V.I. Ostrovsky

Khabarovsk Branch of Pacific Research Fisheries Center, 13 A Amursky Blvd, Khabarovsk, 680028, Russia, E-mail: ostrovkhv@rambler.ru

Simulation modeling results of a dependence of Pacific salmon juveniles abundance on their parents number and on some meteorological factors are presented. The models are elaborated for 3 chum populations (*Oncorhynchus keta*) and 2 pink salmon populations (*Oncorhynchus gorbusha*) from Khabarovsk territory rivers. It is revealed for all these populations that such factor as a number of parents has the most significant influence on juvenile abundance. Each particular factor has the same direction of relation to juvenile abundance in different populations. Chum juvenile abundance is more influenced by precipitation changes, as a pink salmon abundance is more dependent on air temperatures. Analysis of a model sensitivity shows that meteorological conditions variations within the observed values can lead to 6–10 fold changes in juvenile abundance.

Все живые организмы наиболее зависимы от влияния внешних факторов на самых ранних стадиях жизни, поэтому незначительные вариации смертности в это время могут привести как к депрессии, так и вспышке численности поколения. Не являются исключением и тихоокеанские лососи (Леванидов, 1954), исследованиям причин варьирования численности которых посвящено много работ. Однако, признавая множественное влияние факторов на численность молоди, практически все исследователи ограничивались парными сравнениями на основе корреляционного либо регрессионного анализа.

Оценить роль конкретного фактора на основе парных сравнений можно лишь при условии стабильности прочих факторов, что при исследовании естественных популяций маловероятно. Для этой цели более приемлемы методы имитационного моделирования,

корректное применение которых позволяет найти закономерность в разрозненных явлениях, выявить латентные факторы, ранжировать их по значимости, определить направление, форму и тесноту их связи с зависимой переменной, получить формализованное описание выявленных закономерностей и «общий язык» для сравнения различных популяций и видов.

К настоящему времени причины изменчивости численности покатной молодежи лососей с использованием методов имитационного моделирования исследованы на примере трех популяции кеты (*Oncorhynchus keta*) и двух популяции горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) (Островский, Подорожнюк, 2009; Островский 2011; 2012; 2013, 2014). Цель данной работы – сравнить результаты данных исследований для выявления общих закономерностей формирования численности поколений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы, цитированные выше, выполнены на основе архивных данных ХФТИНРО включающих результаты учета численности покатной молодежи лососей во второй половине прошлого века выборочным методом с использованием мальковых ловушек Таранца и визуальной оценки численности производителей пропущенных на нерестилища через рыбоучетные заграждения. Данные сведения собирали сотрудники Амуррыбвода и предоставляли их для разработки прогнозов численности половозрелых лососей ХФТИНРО. Кроме того, использованы общедоступные (@thermograph.ru) сведения по среднемесячным значениям минимальных, средних и максимальных температур воздуха, а также о ежемесячном количестве осадков по близлежащим к нерестовым рекам метеорологическим постам.

Принципы и техника построения имитационных моделей на основе пошагового регрессионного анализа изложены в справочной литературе (Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007; Медик, Токмачев, 2007; и др.). Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами. При оценке качества моделей рассчитывали их стандартные ошибки, оценивали адекватность, устойчивость и чувствительность, проводили анализ остатков.

Модели построены для кеты р. Хор (правый приток р. Уссури, бассейн р. Амур), горбуши и кеты р. Иска, впадающей в Сахалинский залив, горбуши и кеты р. Мы, впадающей в Амурский лиман (Островский, Подорожнюк, 2009; Островский 2011, 2012, 2013, 2014). Для упрощения сравнения результатов данных работ, обозначения факторов приведены к единой системе: S – численность покатной молодежи, P – численность родителей, R – среднемесячное количество осадков, T – среднемесячная температура воздуха, цифровые индексы при R и T – порядковый номер месяца, с 6 по 12 месяцы относятся к данным года нереста, с 1 по 5 – года покатной миграции, прописными буквами обозначены коэффициенты.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полное описание результатов построения и тестирования моделей приведено в работах цитированных выше, в данной работе ограничались их сравнением (табл. 1) и обзором возможных механизмов реализации связей.

При построении моделей факторы, включаемые в описание связей, располагаются в порядке убывания силы влияния. Для облегчения сравнения полученных результатов согласно порядку включения факторов каждому из них присвоен порядковый номер. Например, численность молодежи кеты р. Хор в первую очередь зависит от численности родителей (P, табл. 1), соответственно данному фактору присвоен № 1 (табл. 2), второй по мере убывания силы влияния фактор – количество летних осадков в июне–июле в год нереста производителей (R6–7, табл. 1, № 2, табл. 2) и т.д. Кроме того, согласно архитектуре уравнений характеризовали направление связи, т.е. с ростом градаций данного фактора значение зависимой переменной увеличивается (+) или уменьшается (–). Таким образом,

Таблица 1

Уравнения, описывающие зависимость численности молоди лососей от численности родителей и метеорологических факторов

Объект	Уравнение
Кета р. Хор	$S = a \times P + b \times R_{6-7} + c \times T_{11-12} - d \times T_{1-4} + e \times T_5 - f \times T_8$
Горбуша р. Иска	$S = P \times (1 - \exp(- (b / P)^c)) \times \exp(a - d \times T_{7-8} + e \times T_{11} + f \times R_{7-9})$
Кета р. Иска	$S = P \times \exp(a - P / b + c \times R_{7-11} + 4 - d \times T_{2-3})$
Кета р. Мы	$S = P \times (1 - \exp(- (b / P)^c)) \times \exp(a + d \times R_{10} + e \times R_5)$
Горбуша р. Мы	$S = P \times \exp(a - b / P + c \times T_1 - d \times T_8)$

Таблица 2.

Последовательность (1–6) включения факторов в модели и направление их связи (+, –) с численностью покатной молоди

Факториальная переменная	Кета р. Хор	Горбуша р. Иска	Кета р. Иска	Кета р. Мы	Горбуша р. Мы
Численность родителей*	1	1	1	1	1
Летние осадки	+ 2 R ₆₋₇	+ 4 R ₇₋₉	+ 2 R ₇₋₁₁₊₄		
Зимняя температура воздуха	+ 3 T ₁₁₋₁₂	+ 3 T ₁₁			+2 T ₁
Температура воздуха в конце зимы и начале весны	– 4 T ₁₋₄		– 3 T ₂₋₃		
Температура воздуха в конце весны	+ 5 T ₅				
Температура воздуха летом	– 6 T ₈	– 2 T ₇₋₈			– 3 T ₈
Осадки в начале зимы			+ 2 R ₇₋₁₁₊₄	+ 2 R ₁₀	
Весенние осадки			+ 2 R ₇₋₁₁₊₄	+3 R ₅	

модели приведенные в таблице 1 сравнили по набору факторов, силе их влияния (соответственно порядку включения в модель) и направлению связи (табл. 2).

Численность родителей. Во всех рассмотренных случаях численность родителей играла главную роль в формировании урожайности молоди лососей, поэтому во всех пяти моделях данный фактор включен первым (табл. 1, 2). Зависимость численности молоди лососей от численности родителей описывали либо уравнением Рикера (1979) либо оригинальным уравнением (Островский, Семенченко, 2002). Связь численности потомков с численностью родителей до точки максимума – положительная, после нее – отрицательная. Исключение представляет кета р. Хор, численность родителей которой во время сбора материала не достигала точки максимума численности потомков, в данном случае использовали уравнение линейной регрессии.

Зависимость численности молоди лососей от численности родителей признавалась не всеми учеными (Котенев и др., 2006). Некоторые исследователи, признавая наличие такой связи, полагали, что избыток производителей отрицательно влияет лишь на относительную численность потомков, при этом абсолютное количество молоди с ростом численности родителей не уменьшается (Леванидов, 1964 а, Никольский, 1974). В конце прошлого века были получены подтверждения выводов некоторых исследователей (Андреева, 1954, Крогиус, Крохин, 1954, Крогиус и др., 1969 и др.) считавших, что при избытке производителей на нерестилищах может уменьшаться не только относительное, но и аб-

солютное количество потомков (Островский, Семенченко, 1985; Семенченко, 1988; Паренский, 1992, Подлесных, Пашенко, 1997 и др.).

Летние осадки. Практически во всех исследованных случаях влияние метеорологических факторов на численность молоди лососей выявляется только после устранения влияния на зависимую переменную главного фактора – численности родителей. Наиболее сильно количество летних осадков влияет на численность молоди кеты рр. Хор и Иска. Согласно точке зрения большинства исследователей охотоморская кета, в отличие от кеты р. Хор, относится к летней расе (Правдин, 1940; Берг, 1948; Бирман, 1956, 1964, 2004; Иванов, 1970; Куликова, 1972). Однако, судя по параметрам нерестовой миграции, кета р. Иска должна относиться не к летней, а к осенней расе (Островский, Подорожник, 2011).

В случае справедливости последней точки зрения, можно предположить, что летние осадки сильнее влияют на численность именно осенней кеты, в то время как существенного влияния на численность летней кеты (р. Мы) не выявлено. Однако для такого обобщения необходимы исследования большего числа популяций. На примере горбуши влияние данного фактора прослеживается лишь в одной из двух рассмотренных популяций (р. Иска), но по силе влияния он занимает последнее, четвертое место (табл. 1, 2). Таким образом, если сравнивать кету и горбушу, пока можно предположить, что данный фактор сильнее влияет на численность кеты (осенней?), чем на численность горбуши.

Оценка роли количества летних или осенних осадков в формировании численности поколений лососей другими исследователями не однозначна. В одних исследованиях влияние данного фактора не выявлено (Леванидов, 1964 б), в других отмечается наличие положительного влияния (Костарев, 1964 а), но чаще всего исследователи отмечают отрицательное влияние количества осадков на урожайность поколений (Смирнов, 1947; Бирман, 1954; Гриценко, 2002; и др.).

Возможно, расхождение оценки роли данного фактора связано с пространственно-временной изменчивостью количества осадков в разных регионах, однако не исключено, что причина расхождения связана с тем, что влияние рассматриваемого фактора исследовалось без устранения влияния на зависимую переменную численности родителей.

Согласно результатам полученным нами, летние или летне–осенние осадки выпадающие во время нерестовой миграции, нереста или в начале инкубационного периода в диапазоне наблюдаемых значений, играли положительную роль в численности покотной молоди лососей. Положительное влияние данного фактора выявляется во всех пяти рассмотренных популяциях, но доля дисперсии зависимой переменной, объясняемая влиянием данного фактора, не всегда достаточна для включения его в модели. Осадки влияют на гидрологический режим нерестовых рек (Тростников, 1967), который может влиять как на успешность нереста, так и на выживаемость икры (Смирнов, 1947; Бирман, 1952; Леванидов, 1964 а; Рослый 2002).

Зимняя температура воздуха. О том, что в холодные зимы наблюдается промерзание нерестовых бугров известно давно (Смирнов, 1947; Леванидов, 1954; Костарев, 1964б), поэтому наличие положительной связи численности покотной молоди с зимней температурой воздуха не удивительно. Влияние данного фактора выявлено для обеих популяций горбуши, на примере кеты его действие заметно лишь в одном случае из трех (табл. 2). Однако из этого не следует, что в двух оставшихся случаях промерзание нерестовых бугров не влияет на численность молоди, поскольку она положительно коррелирует с количеством осадков в начале зимы (табл. 2) которые, по-видимому, предохраняют гнезда от промерзания, причем в обоих случаях данный фактор по силе влияния занимает второе место.

Таким образом, вероятно, промерзание нерестовых бугров влияет на численность всех рассмотренных группировок лососей, но, как и при рассмотрении предыдущего фактора, численность молоди горбуши более тесно связана с температурой воздуха, а кеты – с количеством осадков.

Температура воздуха в конце зимы и начале весны. Связь данного фактора с численностью молоди выявлена только у кеты р. Хор и р. Иска. По силе влияния данный фактор занимает 3–4 место и в обоих случаях с ростом температуры воздуха численность молоди уменьшается. В литературе пока нам не удалось найти примеров исследований с аналогичными результатами, поэтому рассуждения о возможных механизмах реализации данной связи, как и некоторых других связей рассмотренных ниже, носят гипотетический характер.

С января по апрель личинки кеты р. Хор находятся в нерестовых буграх, их рост и развитие происходят за счет ресурсов яйцеклетки. В это время их потребность в кислороде увеличивается, но его содержание в воде уменьшается за счет разложения органики (Леванидов, 1954; Смирнов, 1975). Вероятно, с ростом температуры воздуха увеличивается температура воды, что должно увеличить скорость разложения органики, уменьшить концентрацию кислорода в воде, увеличить скорость расхода питательных веществ яйцеклетки и снизить шанс дожить до перехода на внешнее питание.

Температура воздуха в конце весны. Влияние данного фактора прослеживается лишь на примере кеты р. Хор. Не исключено, что повышение температуры воздуха после выхода молоди из бугров благоприятно сказывается на условиях питания, роста, выживаемости рыб (Леванидов, 1969). Возможно также, что с ростом температуры воздуха увеличивается интенсивность таяния снега, что приводит к паводкам, уменьшению прозрачности воды, доступности молоди хищным рыбам (Леванидов, 1954). Кроме того, замечено, что при малых скоростях течения часть молоди кеты активно обходит ловушки, поэтому возможно, механизм действия данного фактора частично объясним увеличением уловистости ловушек, а не численности молоди.

Температура воздуха летом. Влияние температуры воздуха во время нерестовой миграции и нереста выявлено у обеих популяций горбуши. Река Мы впадает в мелководную часть лимана, р. Иска – в мелководный залив Счастья. В теплые годы в приустьевых частях данных рек температура воды может превышать 20 °С, что, по-видимому, отрицательно сказывается на физиологическом состоянии и эффективности нереста рыб – с ростом летней температуры воздуха численность потомков лососей на стадии миграции в море уменьшается. Влияние данного фактора проявляется и у осенней кеты р. Хор, протяженность нерестовой миграции которой составляет более 1000 км и большая часть пути проходит по хорошо прогретым водам Амура.

Осадки в начале зимы. Полагаем, что действие данного фактора принципиально не отличается от влияния зимней температуры воздуха – и высокие зимние температуры воздуха, и высокий снеговой покров предохраняют гнезда от промерзания (Костарев, 1964б). Можно лишь добавить, что обилие снега при высоких весенних температурах является залогом высокого паводка, поэтому не исключены механизмы, предполагаемые при рассмотрении влияния температуры воздуха в конце весны.

Весенние осадки. Весенние осадки, как и осадки в начале зимы, должны влиять на высоту весеннего паводка, поэтому механизмы влияния этих факторов частично могут быть сходными. Влияние данного фактора выявлено у двух популяций кеты из трех обследованных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе построения и тестирования моделей было установлено, что набор факторов и сила их влияния могут изменяться во времени. Их роль определяется пределами изменчивости градаций факторов в период наблюдения конкретной группировки. Так, в отдельные периоды времени, когда значения наиболее мощных факторов относительно стабильны, на первый план могут выходить второстепенные факторы. По этой причине

разделение факторов по их значимости в процессе формирования численности поколений лососей носит условный характер.

Несмотря на условность разделения факторов по их значимости можно отметить, что первостепенная зависимость численности потомков от численности родителей во второй половине прошлого века была характерна для всех рассмотренных нами группировок лососей. Из этого следует, что изучение влияния любого фактора на численность поколений не может быть корректным без устранения влияния на зависимую переменную, как минимум, данного фактора.

Вторая закономерность выявляется при сравнении факторов – независимо от роли конкретного фактора в формировании численности той или иной группировки лососей, направление его связи с зависимой переменной постоянно. Так, если количество летних осадков или зимняя температура воздуха положительно связаны с численностью молоди, то положительное направление связи характерно для всех исследованных группировок. Направление связи данных факторов с остатками моделей сохраняет знак даже тогда, когда сила их влияния недостаточна для включения в уравнения. Это позволяет предположить, что механизмы реализации связей численности молоди с конкретным метеорологическим фактором одинаковы у обоих сравниваемых видов.

Третья закономерность вытекает из сравнения видов. Численность потомков кеты сильнее зависит от изменчивости количества осадков – во всех трех группировках по силе влияния они занимали второе место после численности родителей. Этот же фактор в уравнениях описывающих изменчивость численности молоди горбуши встречается лишь один раз и занимает последнее место по силе влияния. В отличие от кеты численность молоди данного вида более тесно связана с изменчивостью температуры воздуха.

В процессе анализа чувствительности моделей было установлено, что при постоянной численности родителей наибольшее количество молоди (воспроизводство в наилучших условиях по всем метеорологическим факторам в пределах наблюдаемых значений) может превышать наименьшее количество молоди (при воспроизводстве в наихудших условиях) в разных группировках лососей от 6 до 10 раз. Из этого следует, что долгопериодные циклические изменения климата (Кляшторин, Любушин, 2005) действительно могут влиять на численность лососей, но данное влияние не обязательно объяснять условиями в океаническом периоде жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева М.А. 1954.** Рыбоводные и рыбоохранные мероприятия по сохранению и воспроизводству лососевых рыб в водоемах Камчатки // Труды совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. М.: АН СССР. Вып. 4. С. 70–77.
- Берг Л.С. 1948.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л.: АН СССР. Ч. 1. 467 с.
- Бирман И.Б. 1952.** Приспособительные особенности нерестовой миграции амурской кеты // Изв. ТИНРО. Т. 37. С. 109–127.
- Бирман И.Б. 1954.** Динамика численности и современное состояние запасов кеты и горбуши в бассейне Амура // Тр. Совещ. По вопросу Лососевого хозяйства Дальнего Востока. М.: АН СССР. С. 22–37.
- Бирман И.Б. 1956.** Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // Вопросы ихтиологии. Т. 45, №7. С. 158–173.
- Бирман И.Б. 1964.** Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты // Вопр. географ. Камчатки. Вып. 2. С. 82–87.
- Бирман И.Б. 2004.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Нац. Рыб. Ресурсы. 172 с.
- Гриценко О.Ф. 2002.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО. 248 с.

- Котенев Б.Н., Гриценко О.Ф., Кловач Н.В. 2006.** Об организации промысла тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 2006. 29 с.
- Дрейпер Н.Р., Смит Г. 2007.** Прикладной регрессионный анализ. М.: Издат. дом «Вильямс». 912 с.
- Иванков В.Н. 1970.** Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты. // Гидробиол. журн. Т. 6, вып. 2. С. 106–112.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: ВНИРО. 235 с.
- Костарев В.Л. 1964 а.** Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. С. 77–83.
- Костарев В.Л. 1964 б.** О связи урожайности молоди кеты с высотой снежного покрова и температурой воздуха в зимний период // Рыбное хоз-во. №9. С. 28–30.
- Крогиус Ф.В., Крохин, Е.М. 1954.** Пути восстановления и увеличения стад камчатских лососей // Тр. совещ. по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. М.: АН СССР. Вып. 4. С. 10–21.
- Крогиус Ф. В., Е.М. Крохин, В.В. Меншуткин. 1969.** Сообщество пелагических рыб озера Дальнего. Л.: Наука. 86 с.
- Куликова Н.И. 1972.** Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиол. Т.12, вып. 2. С. 211–225.
- Леванидов В.Я. 1954.** Пути усиления воспроизводства кеты Амура // Тр. совещ. по вопр. лососевого хоз-ва Дальнего Востока. М.: АН СССР. Вып. 4. С. 120–128.
- Леванидов В. Я. 1964 а.** О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 65–73.
- Леванидов В.Я. 1964 б.** Закономерности динамики численности лососей в бассейне Амура и пути воспроизводства запасов. Сб. Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. С. 49–68.
- Леванидов В.Я. 1969.** Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура: Изв. ТИНРО. Т. 67. 242 с.
- Медик В.А., Токмачев В.С. 2007.** Математическая статистика в медицине. М.: Финансы и статистика. 800 с.
- Никольский Г.В. 1974.** Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром – сть. 447 с.
- Островский В. И., Семенченко Н.Н. 1985.** Роль социального стресса в регуляции численности популяции нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) // Исследование и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов в открытом океане. Владивосток: ТИНРО. С. 48–49.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н. 2002.** Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее (Камчатка) от численности родителей // Биол. моря. Т. 28, № 6. С. 411–417.
- Островский В.И., Подорожнюк Е.В. 2009.** Факторы, определяющие численность покатной молоди осенней кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Хор // Изв. ТИНРО. Т. 159. С. 176–189.
- Островский В.И., Подорожнюк Е.В. 2011.** Пространственно-временная изменчивость динамики нерестового хода кеты (*Oncorhynchus keta*) в реках Хабаровского края // Изв. ТИНРО. Т. 165. С. 44–55.
- Островский В.И. 2011.** Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) р. Искра // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 88–102.

- Островский В.И. 2012.** Факторы, определяющие численность покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Иска // Изв. ТИНРО. Т. 168. С. 121–136.
- Островский В.И. 2013.** Факторы, определяющие численность покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Мы // Изв. ТИНРО. Т. 172. С. 94–105.
- Островский В.И. 2014.** Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) р. Мы // Изв. ТИНРО (в печати).
- Паренский В.А. 1992.** Этология нереста нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Владивосток: Дальнаука. 113 с.
- Подлесных А.В., Пащенко С.В. 1997.** Эффективность воспроизводства эпигенетических групп нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от плотности нерестовых скоплений // Биол. моря. Т. 23, №6. С. 370–375.
- Поллард Дж. 1982.** Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 344 с.
- Правдин И.Ф. 1940.** Обзор исследований дальневосточных лососей // Изв. ТИНРО. Т. 18. С. 1–107.
- Рикер У.Е. 1979.** Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть. 424 с.
- Рослый Ю.С. 2002.** Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск. 210 с.
- Семенченко Н.Н. 1988.** Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. Т.28, вып. 1. С. 44–52.
- Смирнов А.Г. 1947.** Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. ТИНРО. Т. 25. С. 33–53.
- Смирнов А.И. 1975.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во Московского университета. 335 с.
- Тростников М.В. 1967.** Влажные и засушливые летние сезоны в Приамурье и солнечная активность // Вопросы географии Дальнего Востока. Климат и воды. Хабаровск. С. 3–22.