

УДК 597.552.511–152.6

В.И. Островский*

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

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* Р. ИСКА

Исследованы причины феноменального увеличения уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Сахалинском заливе (Охотское море) в текущем веке. Показано, что зависимость численности покатной молоди и половозрелых потомков горбуши от численности родителей в контрольной р. Иска удовлетворительно описывается уравнением Рикера, зависимость численности пополнения от численности покатной молоди — уравнением линейной регрессии. Сравнительный анализ выявленных закономерностей воспроизводства в прошлом и текущем веке свидетельствует о том, что высокие уловы последних лет не могут быть объяснены улучшением условий воспроизводства, выживаемости молоди в пресноводном и морском периоде жизни, увеличением площади нерестилищ, численности производителей и покатной молоди. Единственно возможное объяснение роста уловов — увеличение прилова транзитных рыб.

Ключевые слова: горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha*, динамика численности, уловы, путь миграции.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-194-54-67.

Ostrovsky V.I. Regularities of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* from the Iska River // *Izv. TINRO*. — 2018. — Vol. 194. — P. 54–67.

Reasons for rapid rise of pink salmon landings in the Sakhalin Bay (Okhotsk Sea) in the early 21 century are analyzed. Dependence of its juveniles and adults numbers on the number of their parents is well described with Ricker equation, and the recruitment depends linearly on the number of juveniles in the river. Several factors of the pink salmon reproduction are compared between the early 21 century and previous period. There is found that recent increase of the catches could not be reasoned by favorable changes of environments, decreasing of juveniles mortality either in the river or in the sea, extending of spawning grounds, growth of spawning stock or number of juveniles. The only possible reason for significant rise of the landings could be an increasing by-catch of transitory stocks.

Key words: pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, abundance dynamics, catch, migration route.

Введение

Промысел горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в материковом прибрежье Сахалинского залива в прошлом веке организовывали не каждый год. Рекордный вылов отмечен в 1958 г. — 0,6 тыс. т. С начала 40-х гг. прошлого века и до 2006 г. доля улова данного вида в заливе в среднем составляла 14 % от общего вылова охотоморской горбуши

* *Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, начальник, e-mail: ostrovskiy@tinro.khv.ru.*

Ostrovsky Vladimir I., Ph.D., head of department, e-mail: ostrovskiy@tinro.khv.ru.

(здесь и далее в границах Хабаровского края). Основная часть краевого улова горбуши в Охотском море в это время приходилась на Охотский район (76 %), рекордный улов в котором составил 15,2 тыс. т (1955 г.).

В период 2007–2012 гг. доля улова горбуши в Сахалинском заливе увеличилась в среднем до 29 %, а в 2013–2017 гг. — до 83 %. Исторический максимум вылова лососей данного вида в заливе отмечен в 2015 г. — 11,39 тыс. т. В эти же периоды текущего века доля горбуши в уловах в Охотском районе уменьшилась до 52 % (2007–2012 гг.) и до 8 % (после 2013 г.). Таким образом, судя по уловам и предполагая, что прибрежный промысел изымает преимущественно аборигенных рыб, можно заключить, что центр воспроизводства охотоморской горбуши сместился на юг материковой части Охотского моря.

Изменчивость во времени численности тех или иных группировок лососей обычное явление, но необычно то, что доля нерестового фонда (площадь нерестилищ) горбуши Сахалинского залива составляет всего 4 % от нерестового фонда рек, впадающих в Охотское море в границах Хабаровского края (Золотухин и др., 2007). Она на порядок меньше, чем в реках Охотского района, но уловы горбуши в последние годы в заливе, наоборот, на порядок больше. Если промысел изымает преимущественно аборигенных рыб, тогда каждый квадратный метр нерестилищ в реках Сахалинского залива «продуцирует» в 100 раз больше половозрелых потомков, чем в реках Охотского района.

Данный вывод кажется сомнительным, поэтому для объяснения причин роста уловов горбуши в Сахалинском заливе ранее привлекали гипотезу о прилове в данном районе транзитных рыб. Предполагалось, что в четные годы в основном прилавливается доминирующая по численности амурская горбуша, в нечетные — охотоморская (Островский, 2016; Островский и др., 2017). Гипотеза построена на наличии статистически значимых связей уловов в сравниваемых районах промысла.

Цель данной работы — проверка приведенной гипотезы на основе анализа закономерностей воспроизводства. Эти закономерности изучались лишь в отношении факторов, влияющих на численность покатной молодежи горбуши р. Иска (Островский, 2011), но вопрос о зависимости численности половозрелых потомков от численности родителей и покатной молодежи остается открытым.

Материалы и методы

В работе использованы архивные данные, собранные сотрудниками Амурского отделения Главрыбвода и Хабаровского филиала ТИНРО-центра в 1970–2013 гг. на рыбоучетном заграждении на контрольной р. Иска, а также официальные сведения по вылову горбуши в Сахалинском заливе (рис. 1). Для перевода вылова из весовых единиц в численные среднюю массу тела горбуши приняли равной 1,3 кг.

В 2014 г. учетные работы были перенесены на р. Коль, впадающую, как и р. Иска, в Сахалинский залив. По этой причине зависимость численности покатной молодежи от численности родителей р. Иска можно проследить до 2012 г. (нерест в 2012 г., скат молодежи в 2013 г.), зависимость численности пополнения от численности родителей до 2011 г. (нерест в 2011 г., возврат пополнения в 2013 г.).

По оценке сотрудников ХфТИНРО, в р. Иска воспроизводится 31,5 % запаса горбуши Сахалинского залива, в р. Коль — 26,9 % (Золотухин и др., 2007). Оптимальное количество горбуши для воспроизводства в реках залива экспертно принимается равным 700 тыс. экз. Исходя из предположения о том, что в заливе вылавливается исключительно аборигенная рыба, долю горбуши р. Иска в уловах приняли равной 31,5 % от вылова в заливе.

Точность учетных работ зависит от многих факторов, поэтому в случаях неполного учета по техническим причинам (несвоевременная установка рыбоучетного заграждения, паводки) не исключено, что результаты учета экспертно корректировались. Для верификации данных проанализировали динамику отношения численности покатной молодежи к численности родителей (удельная рождаемость, далее рождаемость, рис. 2). В итоге было установлено, что рождаемость для поколения 1977 г. составила 1400 экз.,

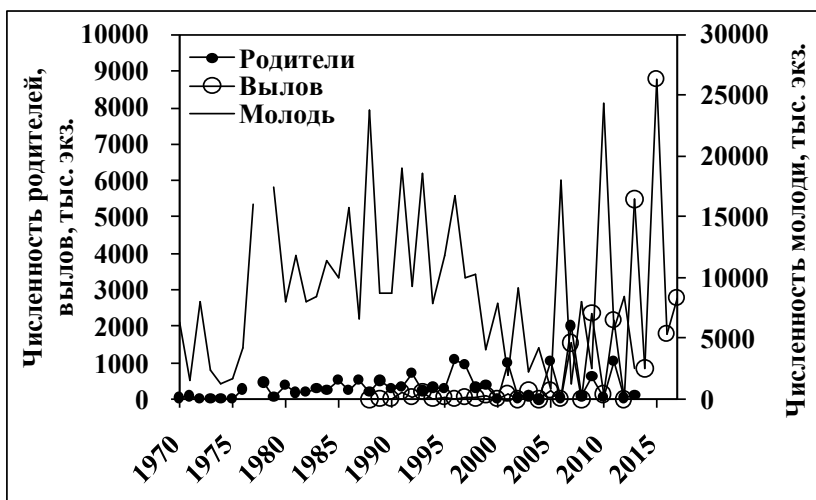


Рис. 1. Динамика численности родителей и покатной молоди горбуши р. Иска и ее вылова в Сахалинском заливе

Fig. 1. Dynamics of parental stock and juveniles number for pink salmon in the Iska River and dynamics of annual catch of pink salmon in the Sakhalin Bay

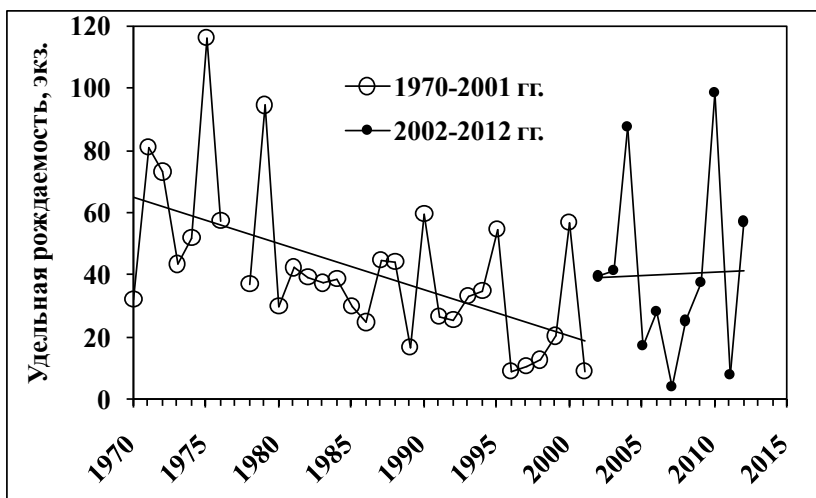


Рис. 2. Динамика рождаемости горбуши р. Иска

Fig. 2. Dynamics of pink salmon fertility in the Iska River

или около 2800 экз. в потомстве одной самки, что вдвое превышает среднюю индивидуальную абсолютную плодовитость. По этой причине материалы, относящиеся к нересту в 1977 г., из анализа исключены.

При анализе факторов, влияющих на численность покатной молоди (покатников) р. Иска, отмечено anomальное поведение модели при описании данных за 1980 г., при этом предполагалось, что численность производителей в данном году завышена, поскольку для обеспечения возврата в 1980 г. более 3 млн рыб выживаемость молоди в море должна была превысить 18 % (Островский, 2011). Оказалось, что, действительно, численность родителей была на порядок меньше (392,8 тыс. экз.), расхождения были связаны с технической ошибкой при копировании данных с бумажных носителей.

С 2009 г. для учета численности покатников начали использовать модифицированные мальковые ловушки Таранца (Золотухин, Кульбачный, 2009), уловистость которых в 2,1 раза превосходит прототип (Золотухин и др., 2007), результаты этих учетов приведены к единой шкале пропорциональным уменьшением оценок численности покатников в последние годы.

Материал анализировали методами регрессионного и дисперсионного анализов (Дрейпер, Смит, 2007; Медик, Токмачев, 2007). В уравнениях приняты следующие обозначения: P — численность родителей, тыс. экз.; S — численность покатной молодежи, тыс. экз.; R — численность половозрелых потомков; курсивом обозначены коэффициенты уравнений (a , b). Статистические критерии: P — уровень значимости; F_f и F_{st} — соответственно фактическое и критическое значения критерия Фишера; T_f и T_{st} — фактическое и критическое значения критерия Стьюдента; $s.e.$ и $a.s.e.$ — стандартная и асимптотическая стандартная ошибки; D_r , D_c — соответствующие индексам остаточная и общая скорректированная сумма квадратов остатков; k_r , k_c — соответствующие индексам числа степеней свободы; R_c^2 — скорректированный коэффициент детерминации.

Результаты и их обсуждение

Все данные разделили на два условных периода. Первый период (1970–2001 гг.) характеризуется отсутствием промысла или относительно малыми уловами в Сахалинском заливе, вылов за путину в среднем составлял 112 т. Второй (2002–2017 гг.) примечателен высокими уловами, составлявшими за путину в среднем 1326 т, с историческим максимумом в 2015 г. 11,39 тыс. т (см. рис. 1). Конечная численность популяции определяется демографическими процессами: рождаемостью, выживаемостью и миграциями. Рассмотрим их изменчивость.

Рождаемость. В первом периоде рождаемость горбуши р. Иска со временем уменьшалась (рис. 2), во втором периоде годы с высокой рождаемостью чередовались с годами с очень низкой рождаемостью, но в среднем она была близкой к уровню первого периода. В первом периоде на одного родителя в среднем приходилось $41,5 \pm 4,4$ покатника, во втором — $40,4 \pm 9,1$ экз. ($T_f = 0,108 < T_{st} = 2,021$, $P > 0,05$).

Рождаемость зависит как от погодно-климатических условий, так и от численности или на ограниченной площади нерестилищ от плотности производителей. Численность покатников горбуши (S), приходящихся на 1 родителя (P), уменьшается по мере увеличения плотности производителей (рис. 3). Материалы, характеризующие связь данных переменных в обоих периодах удовлетворительно описываются экспоненциальным уравнением $S/P = a \cdot \exp(-b \cdot P)$. Детерминация модели несколько завышена, поскольку с ростом численности родителей обе части уравнения убывают, что порождает «ложную корреляцию», но если бы рождаемость не зависела от факториальной переменной, то линия регрессии (рис. 3) проходила бы параллельно оси абсцисс, а численность покатников была бы прямо пропорциональна численности родителей.

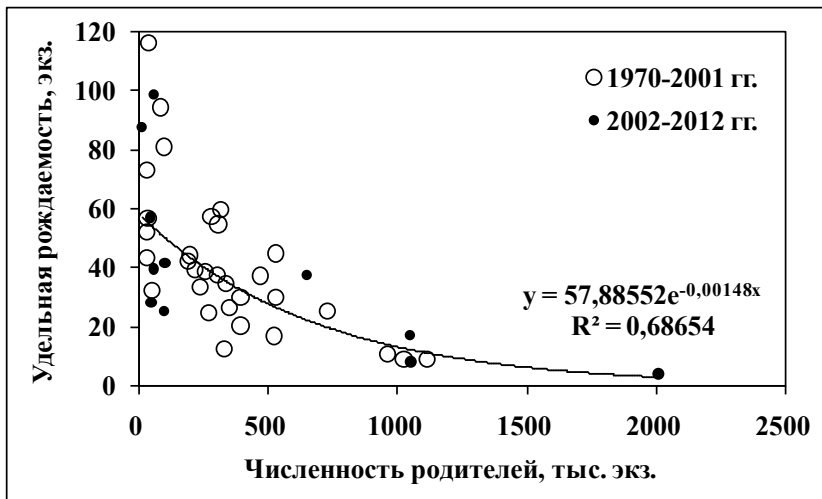


Рис. 3. Зависимость удельной рождаемости горбуши р. Иска от численности родителей
Fig. 3. Fertility per stock ratio for pink salmon in the Iska River in dependence on the parents number

Уменьшение рождаемости по мере роста плотности производителей является общебиологическим свойством всех территориальных животных. Данное явление связано с конкурентными отношениями за обладание пригодной для воспроизводства территорией (Бигон и др., 1989). При низкой численности родителей, когда напряженность конкурентных отношений низка, рождаемость зависит в первую очередь от внешних факторов. С ростом плотности производителей ее влияние на рождаемость усиливается, влияние внешних факторов отступает на второй план. Именно с этим можно связать уменьшение разброса фактических значений рождаемости относительно линии регрессии по мере увеличения численности родителей (рис. 3).

Вполне очевидно, что произведение количества родителей на количество потомков, приходящихся на одного родителя, равно количеству потомков, т.е. $P \cdot S/P = S = P \cdot a \cdot \exp(-b \cdot P)$. Несложно заметить, что данное уравнение по архитектуре идентично уравнению У.Е. Рикера (1979), но трактовка механизмов формирования зависимости отличается от оригинальной.

В нашей трактовке характер кривой воспроизводства зависит от двух противоположно направленных трендов — с ростом численности родителей увеличивается популяционная плодовитость и уменьшается рождаемость. Совместное влияние данных факторов приводит к тому, что зависимость численности покатников от численности родителей в графическом отображении может иметь форму купола — при низкой численности родителей численность потомков мала из-за малой популяционной плодовитости, при высокой — из-за низкой рождаемости.

Численность родителей, при которой скорость роста численности популяции уравновешивает скорость убыли, а численность потомков достигает максимума, называется точкой максимума. Принимая популяционную плодовитость прямо пропорциональной численности родителей, можно заключить, что положение точки максимума кривой воспроизводства определяется скоростью убыли рождаемости, зависящей от плотности производителей, т.е. фактически от площади нерестилищ. Чем она больше, тем правее точка максимума, поскольку возможность рассредоточения производителей на большей площади приводит к замедлению нарастания напряженности конкуренции и скорости убыли рождаемости.

Судя по значениям коэффициентов уравнения, описывающего зависимость рождаемости от численности производителей (рис. 3), значение коэффициента a уравнения Рикера должно быть близким к 58 (число покатников, приходящихся на одного родителя при их плотности, стремящейся к 0), а коэффициента b — близким к 0,00148. Последний коэффициент имеет размерность $1/P$, но запись уравнения в виде: $S = a \cdot P \cdot \exp(-P/b)$ удобнее, поскольку в таком виде записи значение коэффициента b соответствует точке максимума функции ($b = 1/0,00148 \approx 676$). Используя данные значения (58 и 676) в качестве стартовых, итерационными методами, реализованными в пакете прикладных программ SYSTAT, подобрали значения коэффициентов уравнения Рикера для каждого периода и за все время наблюдений (табл. 1).

Вполне очевидно (рис. 4), что для описания зависимости численности покатников от численности родителей уравнение, предполагающее наличие максимума, более приемлемо по сравнению с уравнением линейной регрессии, следовательно, убыль рождаемости по мере роста численности родителей (см. рис. 3) нельзя считать обусловленной преимущественно «ложной корреляцией» рассматриваемых переменных. Коэффициент детерминации данной зависимости составляет около 0,687 (рис. 3), а зависимости численности покатной молодежи от численности родителей (по объединенным данным, табл. 1) — 0,625. Следовательно, на долю «ложной корреляции» приходится менее 10 % дисперсии численности покатников.

Как и следовало ожидать исходя из разброса значений рождаемости в первом и втором периоде (рис. 3), зависимости численности покатников от численности родителей в обоих периодах практически не различаются (рис. 4, табл. 1) — при равной численности родителей численность покатников почти одинакова. Следовательно, явный тренд уменьшения рождаемости в первом периоде (см. рис. 2) связан преимуще-

Таблица 1

Значения коэффициентов и результаты дисперсионного анализа зависимости численности поклатной молоди горбуши р. Иска (S , тыс. экз.) от численности родителей (P , тыс. экз.) в первом, втором периодах и за все время наблюдений

Table 1

Results of dispersion analysis of relationship between the number of pink salmon juveniles in the Iska River (S , 10^3 ind.) and number of their parents (P , 10^3 ind.) and values of the coefficients for two periods separately and for the whole time of observations

| Коэффициент | $S = a \cdot P \cdot \exp(-P/b)$ | | |
|-----------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------------|
| | Первый период (1970–2001 гг.) | Второй период (2002–2012 гг.) | Объединенные данные (1970–2012 гг.) |
| $a \pm \text{a.s.e.}$ | $65,828 \pm 8,683$ | $72,389 \pm 18,925$ | $62,300 \pm 6,935$ |
| $b \pm \text{a.s.e.}$ | $585,440 \pm 86,453$ | $667,643 \pm 122,256$ | $659,015 \pm 76,802$ |
| Дисперсионный анализ | | | |
| $D_c : k_c$ | 963830000 : 30 | 562988000 : 10 | 1580860000 : 41 |
| $D_f : k_f$ | 424933000 : 29 | 130293000 : 9 | 592108000 : 40 |
| R_c^2 | 0,559 | 0,769 | 0,625 |
| F_f | 36,780 | 29,890 | 66,800 |
| P | < 0,01 | < 0,01 | < 0,01 |
| s.e. | 3895,662 | 4035,669 | 3896,438 |

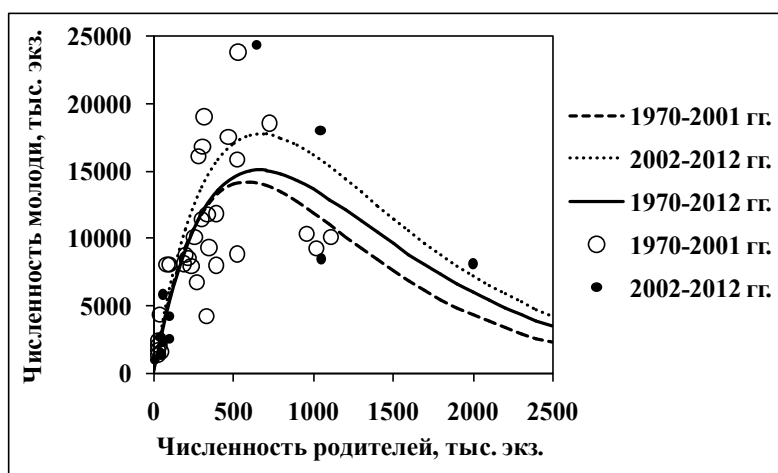


Рис. 4. Зависимости численности поклатной молоди горбуши р. Иска от численности родителей (сглажены по уравнениям из табл. 1)

Fig. 4. Number of pink salmon juveniles in the Iska River in dependence on the number of their parents (approximated by equations from Table 1)

ственно не с ухудшением погодно-климатических факторов от начала к концу данного периода, а с ростом численности родителей (см. рис. 1).

Точки максимума функций в обоих периодах имеют близкие значения, что, соответственно нашей трактовке уравнения Рикера, свидетельствует об относительной стабильности нерестового фонда в обоих периодах. И это не удивительно, поскольку средняя численность родителей во втором периоде ($470,7 \pm 196,4$ тыс. экз.) хотя и была несколько больше, чем в первом периоде ($344,5 \pm 51,8$ тыс. экз.), но различия статистически незначимы ($T_f = 0,622 < T_{st} = 2,021$, $P > 0,05$). Удивительно другое — увеличение вылова горбуши во втором периоде не обеспечено соответствующим увеличением количества поклатной молоди — в первом периоде оно составляло в среднем $9,7 \pm 1,0$ млн экз., во втором — $7,2 \pm 2,3$ млн экз. ($T_f = 1,752 < T_{st} = 2,223$, $P > 0,05$), если только во втором периоде не увеличилась выживаемость молоди в море.

Выживаемость. Если выживаемость молоди в море не зависит от ее численности, кривая «запас—пополнение» ($R(P)$) должна быть подобна кривой «запас—численность

покатников» ($S(P)$), в частности, точка максимума обеих кривых воспроизводства должна иметь близкие значения. Действительно, зависимость пополнения от численности родителей в обоих периодах удовлетворительно описывается уравнением Рикера (табл. 2), но кривая $R(P)$ (рис. 5) подобна кривой $S(P)$ (см. рис. 4) только в первом периоде, о чем свидетельствуют близкие значения коэффициентов b (см. табл. 1, 2) сравниваемых кривых. Во втором периоде точка максимума кривой $R(P)$ (коэффициент b , табл. 2) примерно вдвое больше точек максимума кривых $S(P)$ и $R(P)$ для первого периода.

Таблица 2

Значения коэффициентов и результаты дисперсионного анализа зависимости численности пополнения (R , тыс. экз.) горбуши р. Иска от численности родителей (P , тыс. экз.) в первом, втором периодах и за все время наблюдений

Table 2

Results of dispersion analysis of relationship between the number of recruits for pink salmon from the Iska River (R , 10^3 ind.) and number of their parents (P , 10^3 ind.) and values of the coefficients for two periods separately and for the whole time of observations

| Коэффициент | $R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b)$ | | |
|----------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------------|
| | Первый период (1970–2001 гг.) | Второй период (2002–2011 гг.) | Объединенные данные (1970–2011 гг.) |
| $a \pm a.s.e.$ | $2,975 \pm 0,678$ | $5,466 \pm 1,164$ | $1,764 \pm 0,441$ |
| $b \pm a.s.e.$ | $468,707 \pm 106,799$ | $1017,257 \pm 188,882$ | $2017,487 \pm 1005,413$ |
| Дисперсионный анализ | | | |
| $D_c : k_c$ | 2523205 : 29 | 7961452 : 9 | 12548700 : 39 |
| $D_r : k_r$ | 1691419 : 28 | 987926 : 8 | 8156508 : 38 |
| R_c^2 | 0,330 | 0,876 | 0,350 |
| F_f | 13,770 | 56,470 | 20,460 |
| P | < 0,01 | < 0,01 | < 0,01 |
| s.e. | 250,290 | 375,676 | 469,517 |

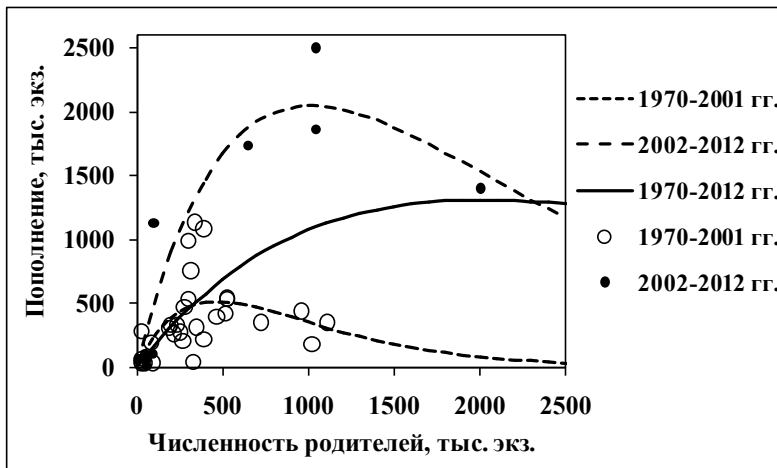


Рис. 5. Зависимости численности половозрелых потомков горбуши р. Иска от численности родителей (сглажены по уравнениям из табл. 2)

Fig. 5. Number of pink salmon adults from the Iska River in dependence on the number of their parents (approximated by equations from Table 2)

Итоговая кривая «запас—пополнение» для данных за весь период значима с вероятностью более 99 %, но в отличие от обобщенной кривой для покатной молодежи (рис. 4) фактически не описывает изменчивость рядов данных ни первого, ни второго периода (рис. 5). Точка максимума кривой для объединенных данных (табл. 2, коэффициент b) в среднем примерно вдвое больше, чем во втором периоде, и вчетверо больше, чем в первом периоде. В пределах 95 %-ного доверительного интервала значение точки максимума обобщающей кривой варьирует в пределах от -18 до $+4053$ тыс. экз., что не позволяет признать результаты аппроксимации удовлетворительными.

Учитывая сходство зависимостей численности покатников от численности родителей в первом и втором периодах (рис. 4, табл. 1), а также практически одинаковое среднее количество покатников в эти периоды, можно заключить, что различия пополнения по периодам не связаны с пресноводным этапом жизни. Увеличение пополнения во втором периоде нельзя полностью объяснить и большей выживаемостью рыб в море, поскольку в этом случае кривая «запас—пополнение» была бы подобна аналогичной кривой для первого периода (рис. 5), но проходила бы выше. Смещение точки максимума численности пополнения во втором периоде позволяет предположить, что пополнение этих лет воспроизводилось на большей площади, чем в первом периоде.

С одной стороны, с увеличением численности родителей возможно расселение части рыб на участки, ранее не пригодные для нереста (Леванидов, 1964). Горбуша менее требовательна к условиям нерестилищ (Смирнов, 1975) и менее привязана к родным рекам (Глубоковский, Животовский, 1986). Данное явление (расселение) привлекалось нами для объяснения причин изменчивости точек максимума кривых воспроизводства нерки оз. Азабачьего (Островский, 1995). Примечательно, что данный эффект проявлялся только у нерки осенней расы, воспроизводящейся на литорали озера, и отсутствовал у нерки летней расы, размножающейся, как и горбуша, в более жестко ограниченных по площади ручьях.

Однако в нашем случае предположение о расселении несостоятельно, поскольку, во-первых, неизменным условием увеличения площади нерестилищ за счет расселения является избыток производителей, но, как показано выше, их численность в обоих периодах была практически одинаковой, в то время как для увеличения во втором периоде точки максимума кривой $R(P)$ вдвое (табл. 2, рис. 5) необходимо как минимум двукратное увеличение численности производителей. Во-вторых, расселение отразилось бы не только на характере кривой $R(P)$, но и на характере кривой $S(P)$, но последняя подобна аналогичной кривой для первого периода (см. рис. 4).

Таким образом, судя по изменчивости коэффициента b уравнений табл. 1, 2, и молодь, и пополнение в первом периоде воспроизводились на одинаковой площади нерестилищ. На этой же площади воспроизводилась молодь во втором периоде, но тогда пополнение воспроизводилось на гораздо большей площади. Данное явление можно объяснить лишь тем, что часть пополнения в уловах представлена транзитными рыбами и, возможно, иммигрантами на нерестилищах.

Миграционные процессы. Наиболее ярко присутствие мигрантов горбуши в Сахалинском заливе подтверждается при анализе зависимости пополнения от численности покатной молоди. Горбуша заходит в залив раньше кеты, сроки хода рыб этих видов почти не перекрываются, поэтому по четным годам, когда охотоморская горбуша малочисленна, либо ее специализированный промысел не организовывали, либо интенсивность его была незначительной в обоих периодах. Вылов в эти годы мал, поэтому пополнение в основном представлено рыбами, зашедшими в реку. Если доля иммигрантов в реках обычно мала, тогда пополнение, оцененное преимущественно по численности рыб в реках, представлено аборигенными рыбами. По этой причине зависимость численности пополнения от численности покатной молоди поколений четных лет в заливе анализировали без подразделения на периоды.

Судя по значению углового коэффициента уравнения (рис. 6), скорость роста пополнения в поколениях четных лет в среднем была близка к 2,8 %. В нечетные (урожайные) годы первого периода, когда, как и в четные годы, интенсивность промысла была низкой, скорость роста пополнения была такой же, как и в четные годы (рис. 7).

В период интенсификации промысла (нечетные годы второго периода) скорость роста пополнения увеличилась на 1 % (рис. 7), но этого явно недостаточно, чтобы обусловить более чем на порядок возросшие уловы горбуши в заливе. Если принять, что уловистость усовершенствованных ловушек Таранца в 2,1 раза превосходит уловистость прототипа (Золотухин и др., 2007) и численность покатной молоди фактически была вдвое больше принятой нами оценки, то значения всех угловых коэффициентов в 2,1 раза меньше приведенных на рис. 6 и 7, соответственно изменению масштаба осей абсцисс.

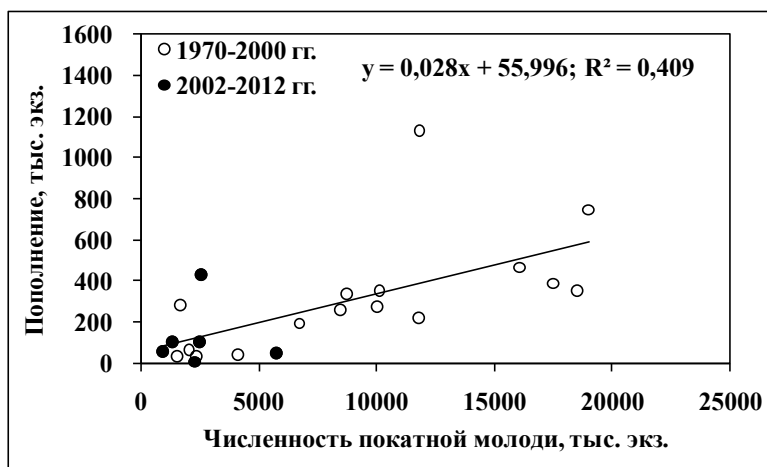


Рис. 6. Зависимость пополнения горбуши четных лет от численности покатной молоди (р. Иска)

Fig. 6. Pink salmon recruitment in even years in dependence on the juveniles number in the Iska River

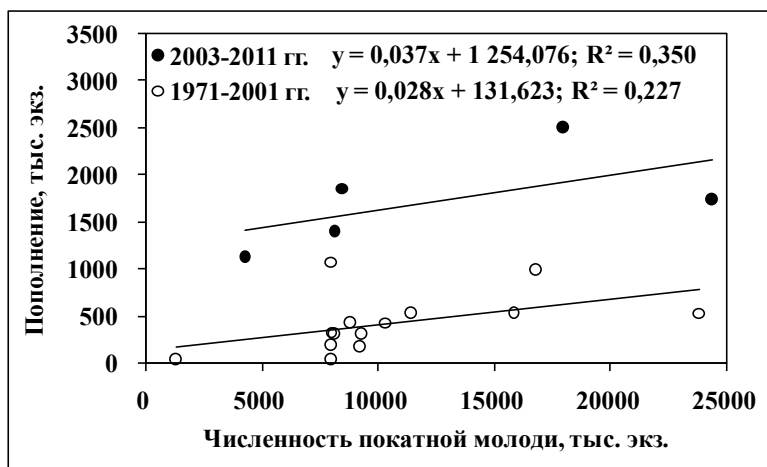


Рис. 7. Зависимость пополнения горбуши нечетных лет от численности покатной молоди в первом и втором периодах (р. Иска)

Fig. 7. Pink salmon recruitment in odd years in dependence on the juveniles number in the Iska River for two periods

Ответ на вопрос о причинах высоких уловов по нечетным годам второго периода становится очевидным при сравнении свободных членов уравнений, значения которых, в отличие от угловых коэффициентов, не зависят от масштабов осей абсцисс. При численности покатной молоди, равной 0, пополнение в условиях отсутствия мигрантов должно равняться 0.

По четным годам, когда промысла практически не было, при нулевой численности покатников пополнение р. Иска в среднем составляло около 56 тыс. экз. (рис. 6). Пополнение представлено как выловленными рыбами, так и рыбами, прошедшими на нерестилища, поэтому их относительно небольшое количество при $S = 0$ может быть обусловлено несколькими причинами. Оно может быть связано с приловом транзитных рыб, наличием иммигрантов на нерестилищах или погрешностями аппроксимации, поскольку отсутствие покатников из р. Иска не обязательно должно сочетаться с их абсолютным отсутствием в других реках залива, что и обеспечивает небольшое пополнение.

В нечетные (урожайные) годы первого периода, когда промысел отсутствовал или был умеренным, пополнение р. Иска при $S = 0$ увеличилось до 132 тыс. экз. В

нечетные годы второго периода пополнение при отсутствии покатников увеличилось до 1254 тыс. экз. (см. рис. 7), или до 4 млн экз. по заливу в целом.

Вполне очевидно, что столь значительное пополнение при отсутствии покатной молодежи можно объяснить лишь присутствием в его составе транзитных рыб. Это явление хорошо объясняет причину заниженных прогнозов запаса последних лет, которые основывались на количестве покатной молодежи. Их приходилось ежегодно корректировать в сторону увеличения, а в последние годы — перейти к экспертным обоснованиям рекомендаций по объемам вылова на основе промысловой статистики, поскольку учетное количество покатников было недостаточным для того, чтобы обеспечить наблюдаемые уловы.

Если допустить, что вся горбуша в заливе воспроизводилась в его реках, тогда выживаемость в море поколений нечетных лет второго периода (рис. 7) должна была в среднем превысить 17 %, что практически невероятно. Именно нереальным соотношением численности покатной молодежи и наблюдаемого пополнения, которое считалось полностью аборигенным, объясняется причина переноса пункта мониторинга с р. Иска на р. Коль. Но, как следует из полученных результатов, данное решение было преждевременным: рассматриваемое соотношение искажалось присутствием в составе «пополнения» большого количества мигрантов. Учитывая, что новый пункт мониторинга оказался практически недоступным к началу ската молодежи, целесообразно возобновить исследования на р. Иска.

Не исключено, что транзитные рыбы в Сахалинском заливе присутствуют всегда. Поскольку линии регрессий (см. рис. 6, 7) почти параллельны, можно заключить, что в нечетные годы второго периода численность транзитных рыб в заливе в составе пополнения была относительно постоянной и составляла порядка 4 млн экз. Однако вполне очевидно, что данное количество не может быть постоянным, поскольку оно зависит от запаса охотоморской горбуши, от изменчивости трасс ее миграции, от интенсивности и способов ведения лова. В частности, увеличение доли транзитных рыб в уловах последних лет можно связать с организацией лова ставными неводами, способными, в отличие от предыдущих лет, когда промысел вели закидными неводами, облавливать мигрирующие косяки на большем удалении от берега.

Воспроизводство горбуши р. Иска. Таким образом, о закономерностях воспроизводства аборигенной горбуши р. Иска можно судить лишь по данным для первого периода, когда промысел был относительно слабо развит или вовсе отсутствовал, и поэтому доля транзитных рыб в составе пополнения была наименьшей. Зависимость пополнения от численности родителей относительно слаба ($R_c^2 = 0,33$), что отчасти связано с некоторым присутствием в составе пополнения транзитных рыб, с ошибками измерения, с изменчивостью выживаемости потомков, а также с тем, что некоторая непостоянная доля рыб из числа пропущенных на нерестилища контрольной реки после проведения учетных работ вылавливается местным населением.

Судя по параметрам уравнения (табл. 2), численность потомков горбуши р. Иска максимальна при нересте около 469 тыс. экз. и в среднем составляет около 513 тыс. экз. (в пределах стандартной ошибки уравнения — от 137 до 889 тыс. экз.). Прирост «урожая» горбуши р. Иска (разность численности потомков и численности их родителей) максимален при нересте 218 тыс. экз. При такой численности родителей (оптимум пропуска) пополнение составляет в среднем около 407 тыс. экз. Следовательно, при оптимальном пропуске на нерест в р. Иска вылов рыб данной реки в среднем может составить $407 - 218 = 189$ тыс. экз., или, при средней массе тела одной горбуши 1,3 кг, — 246 т.

Воспроизводство горбуши Сахалинского залива. В практическом плане интерес представляет не столько горбуша р. Иска, сколько горбуша всего залива. Зная долю контрольной р. Иска в воспроизводстве горбуши залива, численность производителей этой реки экстраполировали на все реки залива. Учитывая вылов в заливе, получили ряды для анализа зависимости пополнения от численности горбуши Сахалинского залива.

В первом периоде зависимость пополнения от численности родителей в реках Сахалинского залива удовлетворительно ($R_c^2 = 0,33$; $F_f = 13,77 > F_{st} = 7,6$; $P < 0,01$; s.e. $\pm 794,572$)

описывается уравнением $R = (2,975 \pm 0,678) \cdot P \cdot \exp(-P/(1487,960 \pm 399,043))$. Согласно данному уравнению численность потомков горбуши залива максимальна (1628 тыс. экз.) при нересте 1488 тыс. рыб. В реки залива оптимален пропуск 693 тыс. экз. рыб. Отметим, что данное значение практически не отличается от экспертной оценки точки оптимума (700 тыс. экз.), которая обычно использовалась при расчете возможного вылова горбуши Сахалинского залива.

При оптимальном количестве производителей в реках залива численность потомков в среднем равняется 1294 тыс. экз. (в пределах стандартной ошибки уравнения 499–2089 тыс. экз.). Из данного количества рыб 693 тыс. экз. оптимально оставлять для воспроизводства, соответственно к вылову можно рекомендовать в среднем 601 тыс. экз. аборигенной горбуши (при благоприятных условиях около 1396 тыс. экз., т.е. 1815 т).

Вылов горбуши в заливе может быть и большим, чем рассчитано на основе материалов за первый период, но максимизация улова группировок смешанного происхождения опасна тем, что увеличивается вероятность тотального облова малочисленных группировок, в том числе за пределами Сахалинского залива. Их исчезновение увеличит нагрузку на основные группировки, что может привести к деградации последних (Коновалов, 1980). Не исключено, что увеличение вылова горбуши в Сахалинском заливе явилось непосредственной причиной депрессивного состояния запаса горбуши Охотского района (Островский и др., 2017). Следовательно, стремление к максимальному вылову горбуши в Сахалинском заливе нельзя считать рациональным.

В идеале стратегия промысла анадромных видов рыб с явно выраженным «домашним инстинктом» должна разрабатываться отдельно для каждой группировки, а места и способы лова должны исключать или минимизировать прилов транзитных рыб. В настоящее время достижение такой стратегии возможно только на основе приближения мест промысла к местам воспроизводства, с разрешением вылова рыб в устьевой части нерестовых рек (не только в Сахалинском заливе). При этом минимизация прилова транзитной рыбы может быть достигнута введением запрета промысла ставными неводами в морском прибрежье, возможно, за исключением глубоко вдающихся в материк относительно изолированных бухт, заливов, лиманов, в которые заход транзитных лососей маловероятен, при условии наличия в них нерестовых рек.

В случае принятия такой стратегии необходимо долговременное закрепление за пользователями не участков морского прибрежья, как это практикуется в настоящее время, а рек. Это позволит оптимизировать нагрузку на группировки лососей, воспроизводящихся в каждой реке, будет способствовать накоплению ценной информации для изучения закономерностей воспроизводства, прогнозирования запасов и регулирования промысла.

Если же исходить из недостаточного развития рыбных промыслов в северных районах материковой части Охотского моря и сохранения прибрежного промысла в Сахалинском заливе, то подходы в данный район можно рассчитать по зависимости численности пополнения от численности покатной молодежи p . Иска во втором периоде (рис. 7). С этой же целью можно использовать уравнение, описывающее зависимость пополнения от численности родителей в p . Иска во втором периоде (табл. 2, рис. 5). Оба способа предполагают экстраполяцию расчетного значения пополнения на все реки залива, а также сохранение интенсивности промысла на существующем уровне.

Однако оба способа не позволяют использовать богатый арсенал методов оценки параметров запаса в масштабах всего залива, разработанных Рикером (1979). Для устранения этого недостатка данные по численности горбуши в p . Иска во втором периоде предварительно экстраполировали на все реки залива, аналогично тому, как это сделано для первого периода. Зависимость пополнения горбуши Сахалинского залива (независимо от его фактического происхождения) от численности горбуши в реках залива во втором периоде хорошо ($R^2_c = 0,876$; $F_{\text{r}} = 54,47 > F_{\text{st}} = 11,3$; $P < 0,01$; $s.e. \pm 1192,621$) аппроксимируется уравнением $R = (5,466 \pm 1,164) \cdot P \cdot \exp(-P/(3229,389 \pm 599,625))$ (рис. 8).



Рис. 8. Зависимость пополнения горбуши в Сахалинском заливе от численности родителей во втором периоде. Подписи к выделенным точкам относятся к году нереста, данные точки в описании зависимости не включены

Fig. 8. Pink salmon recruitment in the Sakhalin Bay in dependence on the parents number for the latter period. The marked years of spawning are not accounted for the dependence estimation

Исследования на р. Иска закончились в 2013 г., поэтому последняя пара данных сравниваемых рядов «родители–потомки» относится к нересту в 2011 г. и возврату в 2013 г. Если предположить, что доли рек Иска и Коль в воспроизводстве горбуши залива определены верно, то не имеет принципиального значения, по данным какой из них оценена численность рыб, пропущенных в реки залива. Основываясь на данном предположении, можно восстановить соотношение «запас—пополнение» от нереста в 2012–2015 гг. и апробировать последнее уравнение в качестве «прогноза» пополнения. Результат имитации прогноза пополнения (рис. 8) свидетельствует о том, что, если бы на 2014–2017 гг. он разрабатывался на основе последнего уравнения, результат был бы относительно точен в трех из четырех случаев.

Наиболее сильно от имитации прогноза (линия регрессии, рис. 8) отклоняется значение фактического подхода от нереста в 2013 г. Потомки рыб, нерестившихся в 2013 г., возвратились из моря в 2015 г., когда в заливе было выловлено 11,39 тыс. т горбуши (при массе тела 1,3 кг около 8762 тыс. экз.). В реки залива в 2015 г. (судя по р. Коль) было пропущено около 6911 тыс. рыб, соответственно запас (R) в заливе составлял около 15673 тыс. экз. Он начал формироваться в 2013 г., когда численность горбуши в реках залива (P), судя по контрольной р. Иска, была близка к 425 тыс. экз. Следовательно, кратность воспроизводства (R/P) в среднем была близка к 37.

Теоретически кратность воспроизводства должна быть меньше значения коэффициента a уравнения Рикера (поскольку $P > 0$), но она в 6,8 раза больше последнего. Чтобы все пополнение залива было представлено исключительно аборигенными рыбами, половозрелое потомство одной самки должно было составить более 70 рыб, что нам представляется абсолютно невозможным. Это подтверждает вывод о наличии в уловах и, возможно, в реках рыб из иных районов воспроизводства, а также о непостоянстве численности таких рыб в составе «пополнения» горбуши Сахалинского залива.

Выводы

Удельная рождаемость горбуши контрольной р. Иска в периоды низких и высоких уловов была практически одинаковой, следовательно, возросшие уловы последних лет нельзя объяснить улучшением условий воспроизводства на нерестилищах.

Существенных различий в численности родителей р. Иска в периоды низких и высоких уловов не выявлено. Равная удельная рождаемость в сравниваемых периодах в сочетании с практически одинаковым количеством родителей приводит к одина-

ковой средней численности покатной молодежи, что подтверждается фактическими данными.

Подобие кривых воспроизводства на стадии покатной миграции в обоих периодах свидетельствует о постоянстве площади нерестилищ. Эти кривые также подобны кривой «запас—пополнение» для первого периода, что подтверждает вывод о постоянстве нерестового фонда, о механизмах формирования связей в модели Рикера и предположение об отсутствии или слабой плотностно-зависимой смертности молодежи горбуши р. Иска.

Смещение точки максимума кривой R(P) во втором периоде свидетельствует о том, что площадь, на которой воспроизводилось пополнение, больше той площади, на которой воспроизводилась молодежь, что возможно, если часть пополнения генеративно не связана с реками залива.

Наличие и ориентировочное количество мигрантов в составе пополнения нечетных лет во втором периоде выявляется при анализе зависимости численности пополнения от численности покатной молодежи.

Для дальнейшего использования выявленных связей в целях прогноза запаса при любой стратегии эксплуатации необходимо восстановить пункт учета численности покатной молодежи и половозрелых рыб в контрольной р. Иска.

Выражаю глубокую признательность всем сотрудникам Амурского филиала Главрыбвода, принимавшим участие в сборе материала, использованного в данной работе. Особенно благодарен бывшему сотруднику ХфТИНРО-центра В.А. Балушкину, добросовестно выполнявшему программу мониторинга состояния запасов горбуши, ежегодно проводившему по 5 мес. в экспедиционных работах в труднодоступных районах Сахалинского залива.

Список литературы

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества : учеб. — М. : Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с. (Пер. с англ.)
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А.** Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 39–44.
- Дрейпер Н.Р., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ : моногр. — М. : Издат. дом «Вильямс», 2007. — 912 с. (Пер. с англ.)
- Золотухин С.Ф., Виноградов В.В., Балушкин В.А. и др.** Инвентаризация лососевых рек, состояние запасов, уловы, биология и распределение тихоокеанских лососей на материковом побережье Охотского моря и Татарского пролива в пределах Хабаровского края в 2002–2005 гг. : отчет о НИР / ХфТИНРО. № 1610. — Хабаровск, 2007. — 304 с.
- Золотухин С.Ф., Кульбачный С.Е.** Новая ловушка для учета молодежи лососей в реках // Рыб. хоз-во. — 2009. — № 4. — С. 113–114.
- Коновалов С.М.** Популяционная биология тихоокеанских лососей : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 238 с.
- Леванидов В.Я.** О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. — 1964. — Т. 55. — С. 65–73.
- Медик В.А., Токмачев М.С.** Математическая статистика в медицине : учеб. пособие. — М. : Финансы и статистика, 2007. — 800 с.
- Островский В.И.** Запас, пополнение и динамика численности субизольтов нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Азабачье // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, № 5. — С. 613–620.
- Островский В.И.** Траектории миграций амурской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к районам размножения // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 186. — С. 121–134.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молодежи горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Иска // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 88–102.
- Островский В.И., Коцок Д.В., Миронова Т.Н. и др.** Итоги лососевой путины в Хабаровском крае в 2017 г. // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — С. 46–54.
- Рикер У.Е.** Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 408 с. (Пер. с англ.)
- Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.

References

- Begon, M., Harper, J.L., and Townsend, C.R.**, *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Oxford: Blackwell, 1986, vol. 1.
- Glubokovskii, M.K. and Zhivotovskii, L.A.**, Population structure of pink salmon: System of fluctuating stocks, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 2, pp. 92–97.
- Draper, N.R. and Smith, H.**, *Applied Regression Analysis*, New York: Wiley, 1981, 2nd ed.
- Zolotukhin, S.F., Vinogradov, V.V., Balushkin, V.A., Kaplanova, N.F., Shishaev, A.V., Yakimenko, L.I., Mironova, T.N., Kanzeparova, A.N., Kozlova, T.V., Bogdanov, E.S., Khodzher, L.Ch., and Kul'bachnyi, S.E.**, *Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Inventarizatsiya lososevykh rek, sostoyanie zapasov, ulovy, biologiya i raspredelenie tikhookeanskikh lososei na materikovom poberezhye Okhotskogo morya i Tatarskogo proliva v predelakh Khabarovskogo kraya v 2002–2005 gg."* (Res. Rep. "Inventory of salmon rivers, status of the stock, catches, biology, and distribution of Pacific salmon on the mainland coast of the Sea of Okhotsk and the Tatar Strait within Khabarovsk Krai in 2002–2005"), Available from KhFTINRO, 2007, Khabarovsk, no. 1610.
- Zolotukhin, S.F. and Kulbachnyi, S.Ye.**, New trap for accounting juvenile salmon in the rivers, *Rybn. Khoz.*, 2009, no. 4, pp. 113–114.
- Kononov, S.M.**, *Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososei* (Populational Biology of Pacific Salmon), Leningrad: Nauka, 1980.
- Levanidov, V.Ya.**, On the relationship between the density of filling of spawning grounds and the spawning success in Amur salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1964, vol. 55, pp. 65–73.
- Medik V.A., Tokmachev M.S.** *Matematicheskaya statistika v meditsine* (Mathematical Statistics in Medicine), Moscow: Finansy i Statistika, 2007.
- Ostrovsky, V.I.**, Stock, recruitment, and abundance dynamics of sybisolates of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Lake Azabache, *Vopr. Ichthyol.*, 1995, vol. 35, no. 5, pp. 613–620.
- Ostrovsky, V.I.**, Pathways of the Amur pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* to the areas of reproduction, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 186, pp. 121–134.
- Ostrovsky, V.I.**, Factors controlling the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* juveniles abundance in the Iska River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 88–102.
- Ostrovsky, V.I., Kotsyuk, D.V., Mironova, T.N., Podorozhnyuk, E.V., Ponomarev, A.S., and Shmigirilov, A.P.**, Results of the salmon fishing season in Khabarovsk Krai in 2017, in *Byulleten' no. 12 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bulletin No. 12 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2017, pp. 46–54.
- Ricker, W.E.**, *Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations*, Ottawa: Dep. Environ. Fish. Mar. Serv., 1975.
- Smirnov, A.I.**, *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.

Поступила в редакцию 4.05.18 г.

Принята в печать 13.07.18 г.