

ХабаровскНИРО 75 лет

УДК 597.552.511–152.6(265.53)

В.И. Островский, А.С. Пономарев\*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),  
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а**ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ПОТОМКОВ КЕТЫ  
*ONCORHYNCHUS KETA* ОХОТСКОГО РАЙОНА  
ОТ ЧИСЛЕННОСТИ РОДИТЕЛЕЙ  
И УСЛОВИЙ ВОСПРОИЗВОДСТВА**

Исследовали зависимость численности половозрелых потомков кеты *Oncorhynchus keta* Охотского района (Охотское море) от численности родителей, нерестившихся в 1983–2014 гг. Временной интервал включал фазу роста численности потомков, стабилизации на высоком уровне и фазу ее уменьшения. В фазах увеличения и уменьшения численности потомков зависимость их численности от численности родителей выражена слабо, что связано с направленными изменениями условий воспроизводства. Уравнения, аппроксимирующие изменчивость численности потомков, в такие периоды, кроме численности родителей, должны включать трендовую составляющую. Наилучшее описание изменчивости численности потомков уравнением У. Рикера наблюдалось в фазе максимума их численности. Обсуждаются причины динамического соотношения внутривидовых и климатических факторов в определении численности тихоокеанских лососей.

**Ключевые слова:** тихоокеанские лососи, *Oncorhynchus keta*, динамика численности, «запас–пополнение», динамика климата.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-605-617.

**Ostrovsky V.I., Ponomarev A.S.** Dependence of number of chum salmon *Oncorhynchus keta* progeny in Okhotsky district on number of their parents and environments of reproduction // Izv. TINRO. — 2020. — Vol. 200, Iss. 3. — P. 605–617.

Dependence of chum salmon *Oncorhynchus keta* recruitment (number of mature adults) in Okhotsky district located on the Okhotsk Sea coast on a number of spawners is analyzed for the spawning years of 1983–2014. During this period, the progeny abundance increased, then stabilized on a high level, then decreased. Generally, the number of recruits depended poorly on the number of spawners because of clear environmental impact. Indeed, the recruitment variation could be simulated on the base of Ricker curve with addition of a variable responsible for environmental trend. Number of the year of spawning was used as such variable. So, the chum recruitment  $R$  is modeled as  $R = aP \exp(-(P/b + ((X - c)/d)^2)$  for the period of increasing and  $R = aP \exp(-(P/b - ((X - c)/c)^2)$  for the period of decreasing, where  $P$  — number of parents,  $X$  — year of spawning, and  $a, b, c, d$  — empirical coefficients. This model explains > 80 % of

\* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, заведующий сектором, e-mail: ostrovkhv@rambler.ru; Пономарев Александр Сергеевич, научный сотрудник, e-mail: ohtinro@oxt.kht.ru.

Ostrovsky Vladimir I., Ph.D., head of section, Khabarovsk branch of VNIRO (Khabarovsk NIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: Ostrovkhv@rambler.ru; Ponomarev Alexander S., researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (Khabarovsk NIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: ohtinro@oxt.kht.ru.

the recruitment deviation. The environmental impact was weak in the period of stable recruitment, so the direct dependence of progeny abundance on spawners number (Ricker curve) can be used for these years, with similar determination ( $r^2 > 0.8$ ). This approach is proposed as a possible compromise between hypotheses on climate-driven and autoregulating mechanisms of the salmon abundance variability.

**Key words:** pacific salmon, *Oncorhynchus keta*, abundance dynamics, stock–recruitment ratio, climate change.

## Введение

С середины прошлого века в материковой части Охотского моря (здесь и далее в пределах Хабаровского края) выловлено около 500 тыс. т кеты *Oncorhynchus keta*. Из четырех административных районов края, омываемых Охотским морем, основу данного объема (более 80 %) составила кета Охотского района. Большой вклад в ее исследование внес В.Л. Костарев [1964а, б, 1970а–в; и др.]. Им были описаны параметры, характеризующие биологическое состояние, динамика покатной миграции, связь урожайности поколений с погодно-климатическими факторами, приведены количественные характеристики выживаемости на разных этапах жизненного цикла и многие другие аспекты экологии, а также история промысла.

Первая попытка описать связь численности потомков ( $R$ ) кеты рассматриваемого района с численностью родителей ( $P$ ) была предпринята в 2008 г. [Островский, Пономарев, 2008]. Было установлено, что связь этих переменных удовлетворительно аппроксимируется уравнением У.Е. Рикера [1979]:  $R = a P \exp(-P/b)$ , однако дополнение сравниваемых рядов материалами последних лет плохо согласуется с данным уравнением.

Модель У. Рикера описывает зависимость численности потомков от единственной переменной — численности родителей, влияние прочих факторов, в том числе и погодно-климатических, характеризующих условия воспроизводства, принимается случайным. Увеличение численности тихоокеанских лососей, начавшееся в конце прошлого века практически по всему ареалу [Кляшторин, 2008; Шунтов, Темных, 2008], позволяет предположить, что оно связано с глобальными, направленными, т.е. неслучайными, изменениями климата. Не исключено, что упомянутое ослабление связи «запас–пополнение» кеты Охотского района зависит именно от направленного изменения условий воспроизводства, которое необходимо учитывать при описании изменчивости и, соответственно, при прогнозировании численности потомков.

При направленных изменениях климата рыбы одного поколения начальные годы жизни, когда их выживаемость наиболее сильно зависит от влияния внешних факторов [Карпенко, 1998; Островский, Подорожнюк, 2009; Островский, 2011–2014], проводят в более сходных условиях, чем рыбы, принадлежащие разным поколениям, т.е. год нереста родителей можно рассматривать как признак, интегрирующий специфику условий воспроизводства каждого поколения, которые совместно с численностью родителей влияют на численность потомков.

Цель работы — описать зависимость численности потомков кеты Охотского района от численности родителей и года их нереста. Полагаем, что достижение данной цели позволит найти ответ на вопрос об уменьшении прогностической ценности модели У. Рикера в отношении кеты Охотского района в последние годы и усовершенствовать метод ее прогнозирования.

## Материалы и методы

В работе использованы данные по численности производителей кеты, заходивших на нерестилища в реки Охотского района с 1983 по 2019 г., и результаты ежегодных биологических анализов за этот период, полученные сотрудниками Охотской лаборатории ХабаровскНИРО (до 2000 г. сотрудниками МагаданНИРО). До 2000 г. численность рыб, пропущенных в реки, оценивали с помощью авиации, позже — на основе анализа статистики неводных уловов [Сечин, 1990], адаптированного к рекам Охотского

района [Таразанов, Денисенко, 2008]. На основе официальных сведений по вылову кеты и данных по средней массе тела оценивали количество выловленных рыб. Сумма выловленных и пропущенных на нерест рыб дает представление о численности кеты, вернувшейся из моря. Зная возрастной состав рыб, устанавливали их принадлежность к поколению конкретного года. В 2019 г. практически полностью вернулись потомки рыб, нерестившихся в 2014 г. (за исключением малочисленной возрастной группы 5+ лет). Длительность сравниваемых рядов численности родителей и потомков составляет 32 года (рис. 1). Методы анализа временных рядов и множественного нелинейного регрессионного и дисперсионного анализов, применяемых в данной работе, описаны в справочной литературе [Дуброва, 2003; Дрейпер, Смит, 2007; и др.]. Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами.

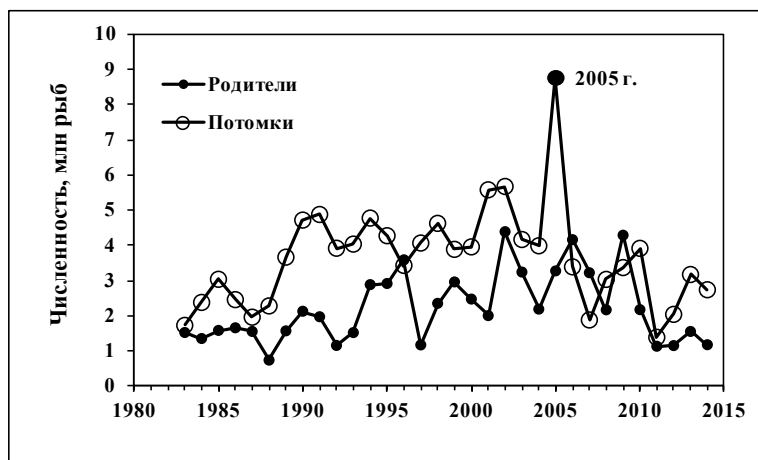


Рис. 1. Динамика численности родителей и потомков кеты Охотского района  
Fig. 1. Dynamics of chum spawners and recruits abundance in Okhotsky district

Из всего ряда наблюдений выделяется большое количество потомков от нереста в 2005 г. (рис. 1). Такое пополнение необъяснимо ни численностью родителей, что наглядно демонстрирует связь данного параметра с числом потомков, приходящихся на 1 родителя (кратность воспроизводства, рис. 2), ни, как будет показано ниже, межгодовой изменчивостью условий воспроизводства. Данные по этому поколению из анализа исключены.

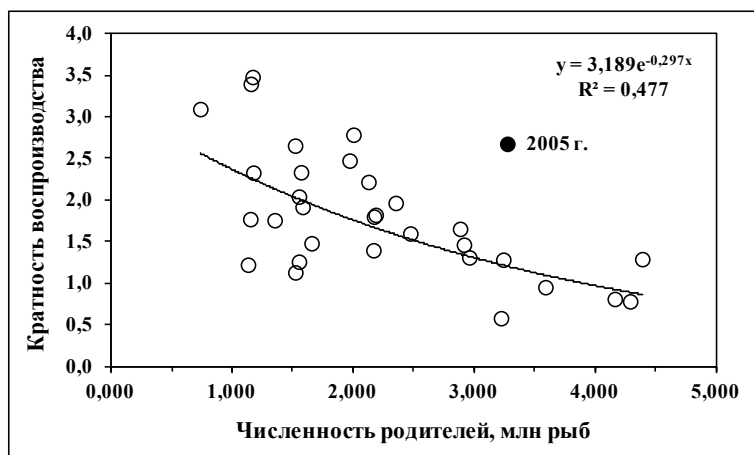


Рис. 2. Зависимость кратности воспроизводства кеты Охотского района от численности родителей

Fig. 2. Dependence of reproduction rate for chum salmon in Okhotsky district on their spawners abundance

### Результаты и их обсуждение

Обычно задачи, соответствующие поставленной цели, решаются методами анализа временных рядов, при этом сначала расчетным методом устраняется временной тренд. Внешний вид графика динамики численности потомков (см. рис. 1) позволяет предположить, что анализируемый период включает и фазу увеличения их численности, и фазу уменьшения. Однако нельзя быть полностью уверенным в том, что наблюдаемые изменения численности обусловлены сменой улучшающихся условий воспроизводства ухудшающимися, поскольку аналогично, хотя и менее рельефно, выглядит график динамики численности родителей. Вследствие взаимовлияния факторов нельзя быть уверенным и в том, что временной тренд изменчивости численности потомков действительно может быть аппроксимирован уравнением, имеющим максимум.

Поскольку однозначно вид функции, описывающей межгодовую изменчивость численности потомков, определить нельзя, мы изменили обычный порядок анализа временных рядов: сначала описали зависимость численности потомков ( $R$ , млн рыб) от численности родителей ( $P$ , млн рыб) уравнением Рикера:  $R = a P \exp(-P/b)$  (1), где  $a$  и  $b$  — коэффициенты, приведенные табл. 1.

Таблица 1  
Значения коэффициентов ( $a-d$ ), их асимптотических стандартных ошибок (a.s.e.) и результаты дисперсионного анализа уравнений 1–3

Table 1  
Values of empirical coefficients ( $a, b, c, d$ ), their asymptotic standard errors (a.s.e.) and results of variance analysis for equations (1–3)

Коэффициент	Уравнение (№)		
	1	2	3
$a \pm \text{a.s.e.}$	$3,407 \pm 0,461$	$1,201 \pm 0,068$	$5,235 \pm 0,799$
$b \pm \text{a.s.e.}$	$3,256 \pm 0,550$	$15,316 \pm 1,178$	$2,465 \pm 0,321$
$c \pm \text{a.s.e.}$		$20,836 \pm 2,835$	$16,153 \pm 1,069$
$d \pm \text{a.s.e.}$			$19,005 \pm 2,437$
	Дисперсионный анализ		
$D_c : k_c$	37,677 : 30	2,423 : 30	37,677 : 30
$D_r : k_r$	28,369 : 29	1,562 : 28	17,488 : 27
$R_c^2$	0,247	0,355	0,536
F	9,52	7,72	10,39
$P_F$	< 0,01	< 0,01	< 0,01
s.e.	1,007	0,241	0,820

*Примечание.*  $D_r, D_c$  — остаточная и общая скорректированная сумма квадратов отклонений;  $k$  — число степеней свободы;  $R_c^2$  — скорректированный коэффициент детерминации; F — критерий Фишера;  $P_F$  — уровень значимости; s.e. — стандартная ошибка уравнения (см. текст).

Выбор данной модели основан на том, что она характерна для многих популяций тихоокеанских лососей, в том числе и кеты рассматриваемой группировки [Островский, Пономарев, 2008]. Как уже упоминалось, данные о поколении 2005 г. из анализа исключены (рис. 3). Доля дисперсии зависимой переменной, объясняемая влиянием численности родителей, невысока (24,7%), однако с вероятностью более 99% регрессия значима (табл. 1).

Отклонения численности потомков ( $R_t$ ), найденные по уравнению 1, от их фактической численности ( $R$ ) рассчитывали как  $R/R_t$ . Регрессию отклонений на год нереста (рис. 4) можно описать полиномом второй степени, но его недостаток в том, что за пределами наблюдаемого временного ряда данная функция, в отличие от самих отклонений, может принимать отрицательные значения. По этой причине временную изменчивость отклонений описали уравнением  $D = a \exp(-(X - b)/c)^2$  (2), где  $D$  — отклонения,  $X$  — порядковый номер года нереста родителей,  $a-c$  — коэффициенты (их значения приведены в табл. 1). Данная функция может принимать только поло-

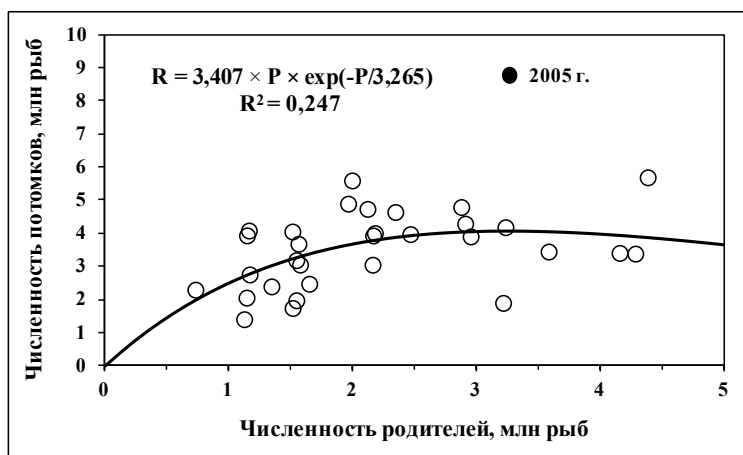


Рис. 3. Зависимость численности потомков кеты Охотского района от численности родителей, сглаженная уравнением 1 (см. табл. 1 и текст)

Fig. 3. Dependence of chum recruitment in Okhotsky district on spawners abundance, smoothed with equation (1)

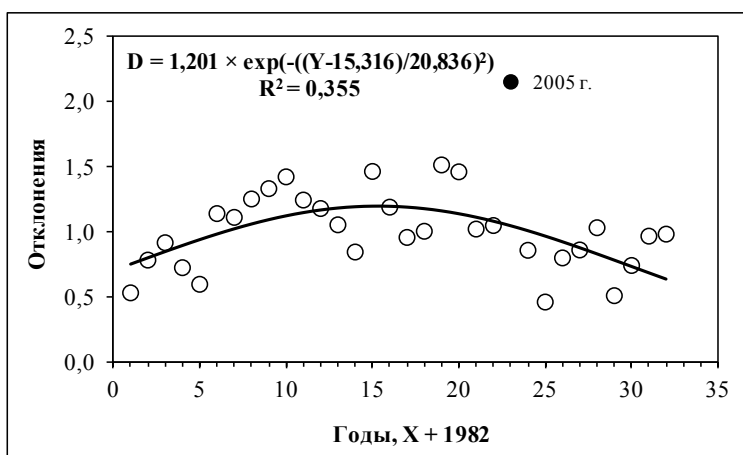


Рис. 4. Динамика отклонений численности потомков кеты, рассчитанных по уравнению 1, от фактических значений, сглаженная уравнением 2 (см. табл. 1 и текст)

Fig. 4. Deviations of chum recruitment calculated with equation (1) from its actual values. Dynamics of deviations is smoothed with equation (2)

жительные значения и в графическом отображении при положительных значениях коэффициентов имеет колоколообразный вид.

Совместное влияние на численность потомков численности родителей и года нереста выразили уравнением  $R = a P \exp(-P/b + ((X - c)/d)^2)$  (3). Как следует из результатов дисперсионного анализа (табл. 1), включение в модель Рикера дополнительной переменной ( $X$ ) увеличило долю дисперсии зависимой переменной, объясняемую влиянием факториальных переменных, более чем в 2 раза (с 0,247 до 0,536, табл. 1). С вероятностью более 99 % регрессия статистически значима ( $F = 10,39$ ). Ее остатки ( $R - R_t$ ) не обладают выраженным эксцессом ( $0,560 \pm 0,816$ ) и асимметрией ( $0,040 \pm 0,420$ ) и практически неотличимы от 0 ( $0,014 \pm 0,137$ ).

Таким образом, полученный результат подтверждает перспективность включения в модель переменной «год нереста», однако коэффициент ее детерминации относительно мал. Одна из возможных причин этого может быть связана с видом функции, аппроксимирующей динамику отклонений (рис. 4). Мы принимали ее симметричной, однако скорость увеличения численности потомков, обусловленная влиянием внешних

факторов (рис. 4), может отличаться от скорости уменьшения, возможны различия и форм кривых, отражающих данные процессы.

Для проверки этих гипотез временной ряд разбили на 2 периода: первый — 1983–2000 гг., второй — 2001–2014 гг. Границу периодов выбрали из соображения наилучшей аппроксимации трендов каждого периода элементарными функциями, немаловажно и то, что она совпадает с границей смены методов учета численности производителей, каждый из которых обладает своей ошибкой. Последовательность построения модели для каждого периода такая же, как и для всего временного ряда. Для первого периода вид уравнений не изменился, поэтому здесь их не приводим, изменим лишь нумерацию — уравнение Рикера — 4; уравнение, описывающее динамику отклонений, — 5 и уравнение, объединяющее эти переменные, — 6 (табл. 2). Как и для всего периода наблюдений, доля дисперсии численности потомков, объясняемая влиянием численности родителей, в первом периоде (табл. 2, уравнение 4, рис. 5) мала (0,264), но роль межгодового тренда (табл. 2, уравнение 5, рис. 6) значительно увеличилась по сравнению с результатами расчетов для всего временного ряда.

Таблица 2

Значения коэффициентов ( $a-d$ ), их асимптотических стандартных ошибок (a.s.e.) и результаты дисперсионного анализа уравнений 4–6

Table 2

Values of empirical coefficients ( $a, b, c, d$ ), their asymptotic standard errors (a.s.e.), and results of variance analysis for equations (4–6)

Коэффициент	Уравнение (№)		
	4	5	6
$a \pm \text{a.s.e.}$	$3,652 \pm 0,666$	$1,213 \pm 0,064$	$6,269 \pm 0,726$
$b \pm \text{a.s.e.}$	$3,080 \pm 0,767$	$11,667 \pm 0,803$	$2,065 \pm 0,206$
$c \pm \text{a.s.e.}$		$12,228 \pm 1,754$	$12,762 \pm 0,786$
$d \pm \text{a.s.e.}$			$12,240 \pm 1,346$
	Дисперсионный анализ		
$D_c : k_c$	17,561 : 17	1,128 : 17	17,561 : 17
$D_r : k_r$	12,93 : 16	0,446 : 15	3,147 : 14
$R^2_c$	0,264	0,605	0,821
F	2,69	11,47	21,37
$P_F$	$> 0,05$	$< 0,01$	$< 0,01$
s.e.	0,233	0,178	0,492

Примечание. Обозначения см. в табл. 1.

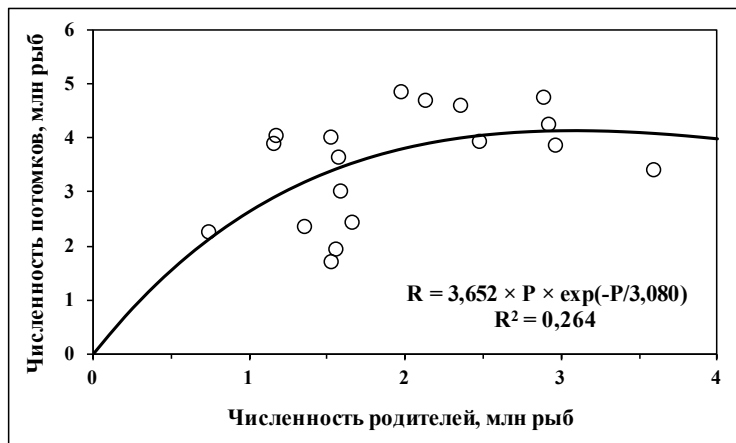


Рис. 5. Зависимость численности потомков кеты Охотского района от численности родителей в 1983–2000 гг., сглаженная уравнением 4 (см. табл. 2 и текст)

Fig. 5. Dependence of chum recruitment in Okhotsky district in 1983–2000 on spawners abundance, smoothed with equation (4)



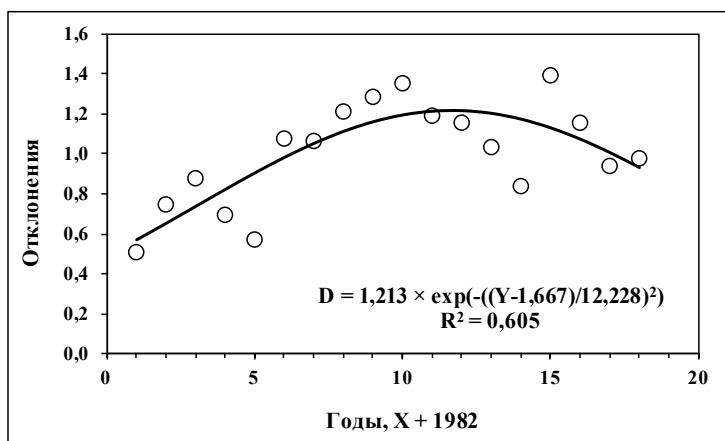


Рис. 6. Динамика отклонений численности потомков кеты, рассчитанных по уравнению 4, от фактических значений в 1983–2000 гг., сглаженная уравнением 5 (см. табл. 2 и текст)

Fig. 6. Deviations of chum recruitment calculated with equation (4) from its actual values. Dynamics of deviations is smoothed with equation (5)

Соответственно, увеличился и коэффициент детерминации двухфакторного уравнения 6 (на 28,5 % по сравнению с аналогичным уравнением 3), остатки уравнения 6, как и уравнения 3, в среднем практически равны 0 ( $-0,022 \pm 0,121$ ), не обладают асимметрией ( $-0,588 \pm 0,577$ ) и эксцессом ( $0,656 \pm 1,095$ ).

В отличие от результатов анализа всего ряда данных регрессия R на P в первом периоде (уравнение 4) статистически не значима. Однако значения коэффициентов идентичных уравнений 1 и 4 практически одинаковы, а исключение из уравнения 6 данного фактора (уравнение принимает вид  $R = a \exp(-((X - b)/c)^2)$ ) уменьшает долю объясненной дисперсии на 15 %.

Во втором периоде зависимость численности потомков от численности родителей также аппроксимировали уравнением Рикера (1) (в табл. 3 обозначено 7). Как и в первом периоде, численность родителей слабо влияет на численность потомков (табл. 3,  $R^2_c = 0,264$ , рис. 7).

Таблица 3

Значения коэффициентов ( $a-c$ ), их асимптотических стандартных ошибок (a.s.e.) и результаты дисперсионного анализа уравнений 7–9

Table 3

Values of empirical coefficients ( $a, b, c$ ), their asymptotic standard errors (a.s.e.), and results of variance analysis for equations (7–9)

Коэффициент	Уравнение (№)		
	7	8	9
$a \pm \text{a.s.e.}$	$2,986 \pm 0,753$	$0,755 \pm 0,036$	$2,128 \pm 0,344$
$b \pm \text{a.s.e.}$	$3,638 \pm 1,094$		$3,960 \pm 0,834$
$c \pm \text{a.s.e.}$		$8,674 \pm 0,503$	$8,342 \pm 0,650$
	Дисперсионный анализ		
$D_c : k_c$	19,948 : 12	1,182 : 12	19,948 : 15
$D_r : k_r$	14,682 : 11	0,324 : 11	3,923 : 10
$R^2_c$	0,264	0,726	0,803
F	3,95	29,13	20,42
$P_F$	$> 0,05$	$< 0,01$	$< 0,01$
s.e.	1,212	0,180	0,660

Примечание. Обозначения см. в табл. 1.

В отличие от первого периода отклонения фактической численности потомков от рассчитанной по уравнению 7 лучше описываются уравнением, имеющим в гра-

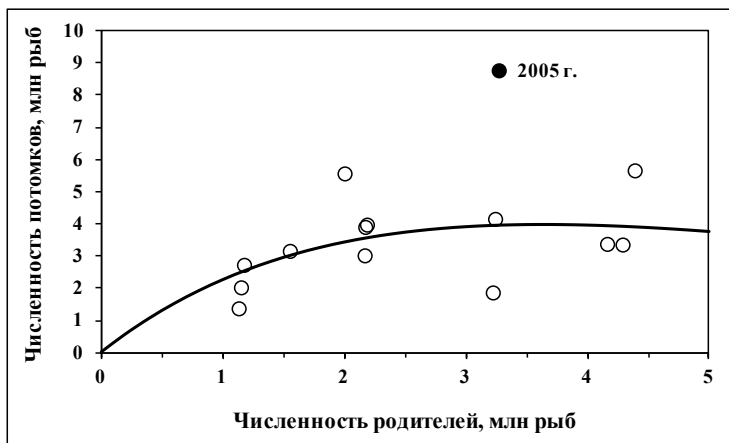


Рис. 7. Зависимость численности потомков кеты Охотского района от численности родителей в 2001–2014 гг., сглаженная уравнением 7 (см. табл. 3 и текст)

Fig. 7. Dependence of chum recruitment in Okhotsky district in 2001–2014 on spawners abundance, smoothed with equation (7)

фическом виде форму не выпуклой, а вогнутой кривой (рис. 8). Данную зависимость описали уравнением  $D = a \exp(((X - b)/c)^2)$ . При ее подгонке оказалось, что значения коэффициентов  $b$  и  $c$  практически равны, поэтому уравнение упростили, представив в виде  $D = a \exp(((X - c)/c)^2)$  (8).

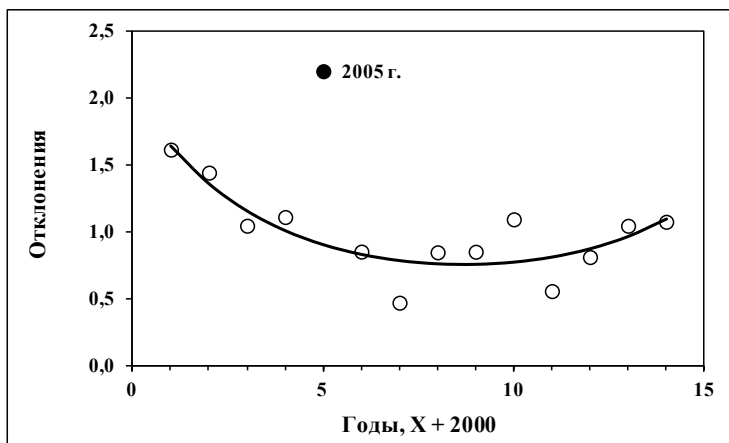


Рис. 8. Динамика отклонений численности потомков кеты Охотского района от фактической численности в 2001–2014 гг., сглаженная уравнением 8 (см. табл. 3 и текст)

Fig. 8. Dynamics of deviations of chum recruitment in 2001–2014 calculated with equation (7) from its actual values. Dynamics of deviations is smoothed with equation (8)

Уравнение, включающее обе переменные, привели к виду  $R = a P \exp(-(P/b - ((X - c)/c)^2)$  (9). Данным уравнением объяснимо 80,3 % дисперсии численности потомков, гипотеза о равенстве его коэффициентов 0 отвергается с вероятностью более 99 % (табл. 3), остатки в среднем равны 0 ( $-0,008 \pm 0,159$ ), не имеют выраженного эксцесса ( $1,574 \pm 1,155$ ) и асимметрии ( $-0,264 \pm 0,612$ ).

Как и в первом периоде, изменчивость численности потомков в большей мере зависела от трендовой составляющей, чем от численности родителей. Однако игнорировать данный фактор (P) нельзя: его исключение из обобщающего уравнения уменьшает значение коэффициента детерминации более чем на 10 %.

Таким образом, раздельное описание периодов увеличения и уменьшения численности потомков двухфакторными моделями оказалось более успешным: коэффициент



детерминации с 0,536 для всех данных увеличился до 0,821 для данных первого и до 0,803 — второго периода. Следовательно, восходящая ветвь межгодового тренда отклонений (см. рис. 4) действительно асимметрична по отношению к нисходящей ветви.

Используемый нами метод не позволяет выявить роль конкретных внешних (погодно-климатических) факторов, однако дает возможность сравнить их результирующее влияние на численность потомков с влиянием внутривидовых факторов. Полученные результаты свидетельствуют о том, что в долгосрочной перспективе квазициклические изменения внешних условий воспроизводства сильнее влияли на численность половозрелых потомков кеты Охотского района, чем численность родителей.

Идеализируя классические модели «запас–пополнение», следует допускать, что при постоянной численности родителей численность потомков также постоянна. В реальных популяциях однозначное соотношение «родители–потомки» модельной популяции нарушается случайными ошибками измерений и отклонениями условий воспроизводства от идеальных. Данные причины порождают так называемый «белый шум» — нормально распределенные отклонения фактических значений численности потомков от рассчитанных по модели. В некоторых случаях зависимость численности потомков от численности родителей довольно тесная, что вдохновляет сторонников теории саморегуляции численности.

Однако отклонения градаций факторов среды, влияющих на численность потомков, от среднесезонных значений могут носить не только случайный, но и закономерный характер, что выявляется при долговременных исследованиях климата и отражается в однонаправленном изменении численности многих популяций лососей [Бирман, 2004; Кляшторин, Любушин, 2005; и др.]. Это подтверждает точку зрения сторонников климатической предопределенности динамики численности, иногда подкрепляемую «острыми экспериментами», которые ставит сама природа.

Численность популяций живых организмов зависит от множества факторов, и роль каждого из них непостоянна. Если бы при описании изменчивости численности потомков удалось учесть абсолютно все факторы и измерения не имели бы ошибок, тогда значение коэффициента детерминации модели равнялось бы 1 (модель в таком случае по сложности не уступала бы самой природе). Из этого следует, что факторы находятся в динамическом равновесии, усиление влияния одних факторов может происходить только при условии ослабления влияния прочих.

В лабораторных опытах роль интересующего фактора выявляется за счет стандартизации условий содержания подопытных животных или растений, при этом изменяются лишь градации фактора, подлежащего оценке. Логика методов экспериментальной биологии подсказывает, что зависимость «запас–пополнение» может проявляться лишь тогда, когда внешние (климатические) условия, положительно коррелирующие с успешностью воспроизводства, относительно стабильны. Если изменения климата носят квазициклический характер, тогда их можно условно принять стабильными только в окрестностях максимума или минимума цикла. Через некоторое время, соизмеримое с продолжительностью жизни рыб, численность популяции также должна достичь минимума или максимума.

Таким образом, теоретически связь численности родителей и потомков должна быть более тесной в периоды минимума или максимума численности популяции. Однако если теорию дополнить представлениями о том, что соотношение «запас–пополнение» формируется под влиянием плотностных факторов во время нереста [Островский, Семенченко, 2002], а плотность производителей в период минимума низка, можно предположить, что наличие тесной связи численности потомков с численностью родителей при малой численности популяции маловероятно.

Данное предположение подтверждается регрессией кратности воспроизводства на численность родителей (см. рис. 2). При низкой численности родителей, когда роль плотностных факторов мала, число потомков, приходящихся на 1 родителя, варьирует относительно линии регрессии значительно сильнее, чем при высокой. При таких

условиях прогнозы численности потомков, основанные на зависимости «запас–пополнение», вряд ли будут более надежными, чем прогнозы по среднемноголетним значениям для малочисленных лет, если в них не учтена изменчивость урожайности поколений в связи с градациями конкретных климатических факторов, из которых складывается климатический цикл.

Выявление роли внешних факторов однофакторными моделями более вероятно в период начала появляющегося положительного временного тренда динамики численности. В это время численность популяции еще относительно низка, плотностные механизмы слабо влияют на соотношение «запас–пополнение», а влияние внешних факторов приобретает направленный характер, способствующий росту численности популяции.

При одинаковой численности родителей в разные годы направленно изменяющихся условий воспроизводства численность потомков будет разной, что обуславливает большой «разброс по вертикали» на точечных диаграммах «запас–пополнение» (см. рис. 5), снижая долю дисперсии численности потомков, объясняемую влиянием численности родителей.

С ростом численности популяции увеличивается и плотность производителей на нерестилищах. Роль плотностных факторов, влияющих на эффективность нереста, постепенно усиливается, роль внешних — ослабевает. Разброс эмпирических значений кратности воспроизводства относительно линии регрессии (см. рис. 2) постепенно уменьшается. Следовательно, при прогнозе численности потомков в период явно выраженного положительного тренда динамики наиболее перспективно использование моделей, учитывающих обе факториальные переменные.

С дальнейшим ростом численности популяции и ее выходом на верхний «горизонтальный» участок цикла плотность производителей становится ведущим фактором динамики. Так, зависимость численности потомков от численности родителей поколений 1988–1995 гг. (см. рис. 1) хорошо описывается уравнением Рикера  $R = 4,718 P \exp(-P/2,679)$ , ( $R^2_c = 0,832$ ;  $F = 29,62$ ;  $P_F < 0,01$ ).

С началом ухудшения условий воспроизводства зависимость «запас–пополнение» постепенно ослабевает: дополнение рассматриваемых рядов численности родителей и потомков данными 1996–2000 гг. уменьшает значение скорректированного коэффициента детерминации до 0,670:  $R = 5,463 P \exp(-P/2,192)$  ( $F = 22,34$ ;  $P_F < 0,01$ ). С началом проявления отрицательного тренда динамики численности потомков однофакторная модель перестает быть статистически значимой для приемлемого в прогнозах уровня.

В нижней части отрицательного тренда, когда плотность производителей уменьшается, вновь должна увеличиться вероятность выявления связи численности потомков с влиянием конкретных внешних факторов. В целом для участков цикла численности с явно выраженным положительным или отрицательным трендом лучшее описание изменчивости численности потомков достигается учетом как численности родителей, так и условий воспроизводства.

### Заключение

Обобщая полученные результаты, можно заключить, что зависимость «запас–пополнение» формируется под влиянием плотностных факторов, поэтому их выявление однофакторными моделями наиболее вероятно в условиях высокой численности популяции. Первое описание связи данных переменных уравнением Рикера [Островский, Пономарев, 2008] было получено именно в период относительно устойчиво высокой численности. При ухудшении условий воспроизводства численность популяции начала уменьшаться, роль плотностных факторов постепенно стала отходить на второй план, начала увеличиваться роль внешних факторов, в динамике численности потомков стала отчетливо проявляться отрицательная трендовая составляющая, со временем практически полностью маскирующая связь «родители–потомки». Прогнозируя численность

потомков кеты в периоды с явно выраженным трендом динамики их численности, кроме численности родителей, необходимо учитывать и трендовую составляющую.

Полагаем, что предлагаемое представление о динамическом соотношении роли внешних и внутривидовых факторов в определении численности потомков можно рассматривать как один из вариантов компромисса между сторонниками климатической и авторегуляторной гипотез формирования численности тихоокеанских лососей.

### **Благодарности**

Вполне очевидно, что выполнить данную работу было бы невозможно без участия многих исследователей ХабаровскНИРО, МагаданНИРО, Охотскрыбвода, которые в течение многих лет участвовали в сборе и первичной обработке данных, характеризующих численность и биологическое состояние группировки кеты, заходящей в реки Охотского района. Всем участникам данных исследований приносим глубокую признательность.

### **Финансирование работы**

Исследование не имело спонсорской поддержки.

### **Соблюдение этических стандартов**

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования рыб, отловленных для биологического анализа, были соблюдены. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### **Информация о вкладе авторов**

Концепция исследования, статистическая обработка данных, написание предварительного текста работы – В.И. Островский; участие в сборе и первичной обработке материала, участие в доработке и редактировании окончательного варианта работы – А.С. Пономарев.

### **Список литературы**

- Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — Изд. 2-е, доп. — М. : Нацрыбресурсы, 2004. — 171 с.
- Дрейпер Н.Р., Смит Г.** Прикладной регрессионный анализ : моногр. — Изд. 3-е. — М. : Издательский дом «Вильямс», 2007. — 912 с.
- Дуброва Т.А.** Статистические методы прогнозирования : учеб. пособие для вузов. — М. : Юнити-Дана, 2003. — 206 с.
- Карпенко В.И.** Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей : моногр. — М. : ВНИРО, 1998. — 165 с.
- Кляшторин Л.Б.** Изменения климата и долгопериодная динамика запасов тихоокеанских лососей // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 375–377.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.
- Костарев В.Л.** Влияние некоторых климатических факторов на эффективность естественного воспроизводства охотской кеты // Изв. ТИНРО. — 1970а. — Т. 71. — С. 109–121.
- Костарев В.Л.** Колебания выживаемости охотской кеты // Изв. ТИНРО. — 1970б. — Т. 71. — С. 123–131.
- Костарев В.Л.** Промысел охотской кеты // Изв. ТИНРО. — 1970в. — Т. 71. — С. 133–143.
- Костарев В.Л.** Некоторые закономерности колебаний численности охотских лососей // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964а. — С. 77–83.
- Костарев В.Л.** О связи урожайности молоди кеты с высотой снежного покрова и температурой воздуха в зимний период // Рыб. хоз-во. — 1964б. — № 9. — С. 28–30.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Исса // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 88–102.

**Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Мы // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 156–166.

**Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Иска // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 168. — С. 121–136.

**Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Мы // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 94–105

**Островский В.И., Подорожник Е.В.** Факторы, определяющие численность покатной молоди осенней кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Хор // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 176–189.

**Островский В.И., Пономарев С.Д.** Закономерности воспроизводства и стратегия эксплуатации кеты Охотского района // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 396–401.

**Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее (Камчатка) от численности родителей // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 6. — С. 411–417.

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

**Сечин Ю.Т.** Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоемах. — М. : ВНИИПРХ, 1990. — 50 с.

**Таразанов В.И., Денисенко Е.В.** Особенности нерестового хода лососей в реках Охотского района (Хабаровский край): динамика, сроки, численность // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 414–418.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

## References

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

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

**Dubrova, T.A.,** *Statisticheskiye metody prognozirovaniya* (Statistical forecasting methods), Moscow: Unity-Dana, 2003.

**Karpenko, V.I.,** *Ranniy morskoy period zhizni tikhookeanskikh lososey* (Early marine life of Pacific salmon), Moscow: VNIRO, 1998.

**Klyashtorin, L.B.,** Climate change and long-term dynamics of Pacific salmon stocks, in *Mater. nauchn. konf., posvyashch. 70-letiyu S.M. Konovalova "Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov"* (Proc. Sci. Conf. 70<sup>th</sup> anniversary of S.M. Konovalova "Current state of aquatic biological resources"), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2008, pp. 375–377.

**Klyashtorin, L.B. and Lyubushin, A.A.,** *Tsiklicheskiye izmeneniya klimata i ryboproduktivnosti* (Cyclic Changes in Climate and Fish Capacity), Moscow: VNIRO, 2005.

**Kostarev, V.L.,** Influence of some climate factors on effectiveness of natural reproduction of Okhotsk keta, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970a, vol. 71, pp. 109–121.

**Kostarev, V.L.,** Variation of survival of Okhotsk keta, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970b, vol. 71, pp. 123–131.

**Kostarev, V.L.,** On fishery of Okhotsk keta, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970c, vol. 71, pp. 133–143.

**Kostarev, V.L.,** Some patterns of fluctuations in the numbers of Okhotsk salmon, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964a, pp. 77–83.

**Kostarev, V.L.,** On the relationship between the yield of juvenile chum salmon with snow depth and air temperature in winter, *Rybn. Khoz.*, 1964b, no. 9, pp. 28–30.

**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.,** Factors controlling abundance of downstream juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Mi River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 156–166.

**Ostrovsky, V.I.**, Factors controlling the chum salmon *Oncorhynchus keta* juveniles abundance in the Iska River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 168, pp. 121–136.

**Ostrovsky, V.I.**, Factors controlling the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) juveniles abundance in the Mi River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 94–105.

**Ostrovsky, V.I. and Podorozhnyuk, E.V.**, Factors controlling the fall chum salmon (*Oncorhynchus keta*) juveniles abundance in the Khor River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 159, pp. 176–189.

**Ostrovsky, V.I. and Ponomarev, S.D.**, Patterns of reproduction and exploitation strategy of chum salmon of the Okhotsk region, in *Mater. nauchn. konf., posvyashch. 70-letiyu S.M. Konovalova "Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov"* (Proc. Sci. Conf. 70<sup>th</sup> anniversary of S.M. Konovalova "Current state of aquatic biological resources"), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2008, pp. 396–401.

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

**Ricker, W.E.**, *Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations*, Ottawa: Dep. Environ. Fish. Mar. Serv., 1975.

**Sechin, Yu.T.**, *Metodicheskiye ukazaniya po otsenke chislennosti ryb v presnovodnykh vodoyemakh* (Guidelines for assessing the number of fish in freshwater bodies), Moscow: Vses. Nauchno-Issled. Inst. Presnovodn. Rybn. Khoz., 1990.

**Tarazanov, V.I. and Denisenko, E.V.**, Features of the spawning run of salmon in the rivers of the Okhotsk region (Khabarovsk Territory): dynamics, timing, abundance, in *Mater. nauchn. konf., posvyashch. 70-letiyu S.M. Konovalova "Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov"* (Proc. Sci. Conf. 70<sup>th</sup> anniversary of S.M. Konovalova "Current state of aquatic biological resources"), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2008, pp. 414–418.

**Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-tsentr, 2008, vol. 1.

*Поступила в редакцию 2.06.2020 г.*

*После доработки 13.07.2020 г.*

*Принята к публикации 20.08.2020 г.*