

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЗАПАСОВ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ПРИ НАПРАВЛЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ УСЛОВИЙ ВОСПРОИЗВОДСТВА

В.И. Островский*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО)
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Численность потомков лососей зависит как от численности родителей, так и от условий воспроизводства. При случайных отклонениях условий воспроизводства от среднесуточных значений обычно используются классические модели «запас–пополнение». На основе имитационного моделирования показано, что при направленных изменениях климата использование таких моделей приводит к значительным ошибкам прогноза пополнения. Для таких случаев обосновывается необходимость использования моделей, учитывающих трендовую составляющую изменчивости условий воспроизводства.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, запас–пополнение, изменчивость климата, имитационное моделирование, прогноз пополнения

Для цитирования: Островский В.И. Прогнозирование запасов тихоокеанских лососей при направленной изменчивости условий воспроизводства // Бюл. № 16 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2022. — С. 88–95. DOI: 10.26428/losos_bull16-2022-88-95.

Forecasting pacific salmon stocks with directional variability of reproduction conditions

Vladimir I. Ostrovsky

Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia
Ph.D., head of department, Ostrovskiy@tinro.khv.ru

Abstract. The number of salmon offspring depends both on the number of parents and on the conditions of reproduction. In case of random deviations of reproduction conditions from the average long-term values, classical «stock–recruitment» models are usually used. Based on simulation modeling, it is shown that with directed climate changes, the use of such models leads to significant errors in the forecast of the recruitment. For such cases, the necessity of using models that take into account the trend component of the variability of reproduction conditions is justified.

Keywords: Pacific salmon, stock–recruitment, climate variability, simulation modeling, offspring forecast

For citation: Ostrovsky V.I. Forecasting pacific salmon stocks with directional variability of reproduction conditions, in *Byull. N 16 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 16 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2022, pp. 88–95. (In Russ.). DOI: 10.26428/losos_bull16-2022-88-95.

Введение

Численность популяций животных зависит не только от численности родителей, но и от множества внешних факторов, влияющих на эффективность воспроизводства. Это аксиома экологии, подтверждающаяся однонаправленными изменениями численности популяций в обширных регионах [Бирман, 2004; Кляшторин, Любушин, 2005; Шунтов, Темных, 2008; и др.]. Классические однофакторные модели типа «родители–потомки» не противоречат данной аксиоме только в условиях относительного постоянства внешних факторов, т.е. однофакторная модель в многофакторном пространстве может быть адекватной только тогда, когда отклонения прочих факторов от средних значений случайны и соответствуют закону нормального распределения.

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, начальник отдела, Ostrovskiy@tinro.khv.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413.

Цель данной работы — анализ соотношения «родители–потомки» в условиях неслучайной, т.е. направленной долговременной изменчивости внешних факторов.

Материалы и методы

Поскольку трактовка данного соотношения на примере реальных популяций не всегда однозначна, прибегнем к имитационному моделированию на основе двухфакторной модели, в которой зависимость численности потомков от численности родителей задана уравнением Рикера [1979]

$$R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b), \quad (1)$$

где R — численность потомков, млн рыб; P — численность родителей, млн рыб (случайный ряд чисел в интервале 1–30); a и b — коэффициенты с произвольно выбранными значениями ($a = 5$ рыб, соответствует численности потомков при численности родителей, стремящейся к 0; $b = 10$ млн рыб, точке максимума численности потомков) (рис. 1).



Рис. 1. Зависимость численности потомков модельной популяции от численности родителей, задана уравнением (1)

Fig. 1. Dependence of the number of offspring of the model population on parent abundance (given by equation (1), see text)

Отклонения «фактических» значений численности потомков от значений, рассчитанных по уравнению Рикера (рис. 1), под влиянием направленных изменений условий воспроизводства задали уравнением

$$D = c \cdot \exp(((Y - d)/e))^2, \quad (2)$$

где Y — год нереста (характеризует общность условий воспроизводства данного поколения, отличных от условий других лет); c , d , e — произвольно заданные коэффициенты (здесь $c = 0,3$; $d = 11,0$; $e = 15,0$) (рис. 2).

Результаты имитации «фактической» (R_f) численности потомков получены умножением значений численности потомков, рассчитанной по уравнению (1), на величину отклонений ($R_f = R \cdot D$):

$$\begin{aligned} R_f &= 5 \cdot P \cdot \exp(-P/10) \cdot 0,3 \cdot \exp(((Y - 11)/15)^2) = \\ &= 1,5 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{10} + \left(\frac{Y-11}{15}\right)^2\right). \end{aligned} \quad (3)$$

Зависимость численности потомков от численности родителей анализировали методами множественного нелинейного регрессионного и дисперсионного анализов, описанными в справочной литературе [Дрейпер, Смит, 2007]. Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами.

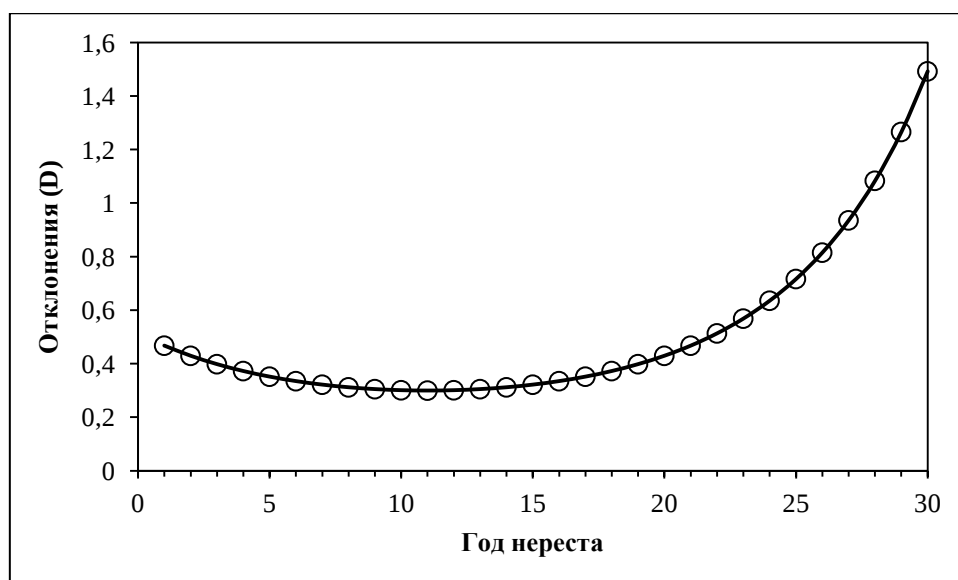


Рис. 2. Отклонения численности потомков модельной популяции от значений, рассчитанных по уравнению (1), в связи с годом нереста (заданы уравнением (2))

Fig. 2. Deviations of the number of offspring of the model population from the values calculated by equation (1) due to the year of spawning (given by equation (2), see text)

Результаты и их обсуждение

Результаты расчетов по уравнению (3) отображены на точечной диаграмме (рис. 3). Данная диаграмма демонстрирует внешнее проявление двухфакторной зависимости численности потомков от численности родителей и временной изменчивости условий воспроизводства в однофакторном пространстве «родители–потомки».

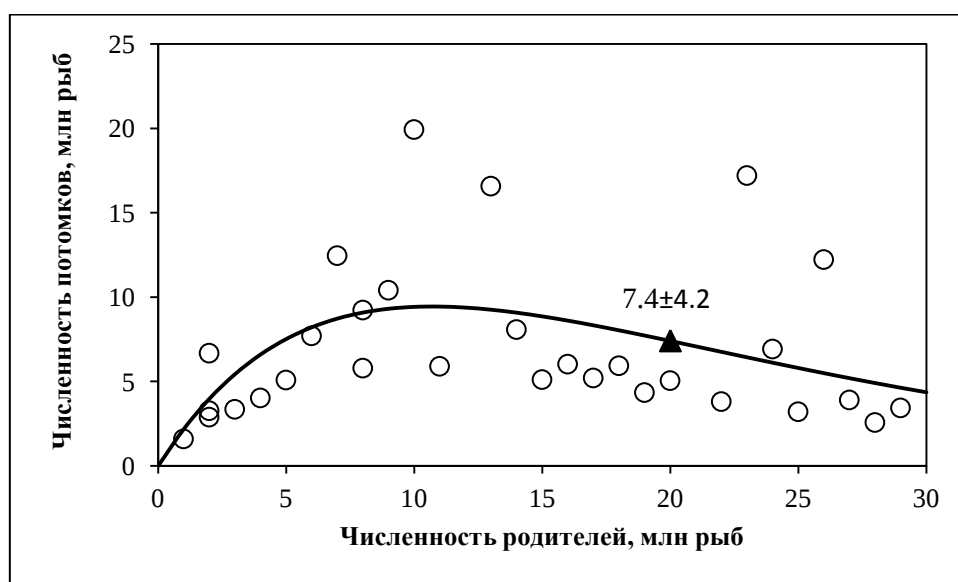


Рис. 3. Зависимость модельной численности потомков от численности родителей, сглажена уравнением Рикера (см. таблицу, уравнение (4))

Fig. 3. Dependence of the model number of offspring on the number of parents, smoothed by the Riker equation (see table, model 4)

Предположим, что данная диаграмма отображает соотношение «родители–потомки» реальной популяции и рассчитаем численность потомков от нереста, например, 20 млн рыб. Для этого зависимость «фактической» численности потомков от численности родителей (рис. 3) опишем уравнением

Рикера. Результаты аппроксимации и прогноза численности потомков от нереста 20 млн рыб приведены в таблице (уравнение (4)), на рис. 3, 5 прогнозная численность потомков (R) обозначена треугольниками и квадратами.

Варианты прогноза вылова (C) гипотетической популяции лососей по уравнению Рикера при нересте 20 млн рыб
Variants of the forecast of catch (C) of a hypothetical salmon population according to the Riker equation at pawning of 20 million fish

Модель	Период, годы	Коэффициент		R^2	p	P_{MSY} , млн рыб	R , млн рыб	S.e.	C , млн рыб
		a	b						
1	1–30	5,000	10,000	1,000	0	6,5	13,5	0	7,0
4	1–30	2,399	10,702	0,237	0,006	4,1	7,4	4,2	3,2
5	1–20	1,642	10,450	0,807	0	2,0	4,8	0,7	2,8
6	26–30	4,012	12,739	0,874	0,020	7,0	16,7	2,6	14,4

Примечание. Пояснения см. в тексте.

Параметры уравнения (1) (см. таблицу), как составной части уравнения (3), являются эталонными, сравнивая с ними, можно оценить результаты описания материала в условиях отсутствия и наличия направленной межгодовой изменчивости условий воспроизводства. По причине неучтенного влияния климата однофакторным уравнением $R(P)$ удастся объяснить лишь 23,7 % ($R^2 = 0,237$) изменчивости численности потомков. По этой же причине в 2 раза занижена начальная скорость роста численности популяции (5,000/2,399), положение точки максимума практически не изменилось (10,000/10,702), но почти вдвое уменьшилось значение максимума численности потомков (уравнение (1) — 18,4 млн рыб, уравнение (4) — 9,4 млн рыб).

По этой же причине оптимум пропуска (P_{MSY}), равный точке максимума прибавочного воспроизводства [Рикер, 1979], при анализе «фактических» данных занижен в 1,6 раза, почти вдвое занижено и среднее расчетное значение численности потомков при нересте 20 млн рыб (см. таблицу, R), более, чем вдвое занижено среднее значение прогноза вылова (C), рассчитанное как $R - P_{MSY}$. При исследовании реальных популяций большой разброс фактических значений относительно линии регрессии, подобный приведенному на рис. 3, скорее правило, чем исключение.

Судя по стандартной ошибке (S.e.) уравнения (4) (см. таблицу), можно заключить, что с вероятностью 95 % численность потомков может находиться в интервале 3,2–11,6 млн рыб, следовательно, принимая оптимум пропуска равным 4,1 млн рыб, можно обосновать как запрет промысла, поскольку разность минимального значения прогноза для 95 % уровня значимости (3,2 млн рыб) и оптимума пропуска (4,1 млн рыб) отрицательна, так и вылов 7,5 млн рыб: $11,6 \text{ млн рыб} - 4,1 \text{ млн рыб} = 7,5 \text{ млн рыб}$. Вполне очевидно, что такой «расплывчатый» прогноз вряд ли можно признать удовлетворительным.

Этот прогноз (уравнение (4)) «схватывает» провалы и всплески численности потомков в связи с изменчивостью численности родителей, но единственным фактором невозможно объяснить причины завышения прогноза до 20-го года и занижения позже этого года (рис. 4), которые, как нам точно известно, обусловлены неучтенной в модели изменчивостью условий воспроизводства (см. рис. 2).

Для улучшения качества описания переменной, зависящей от двух факторов, однофакторной моделью приходится разбивать данные по так называемым уровням воспроизводства, которые объединяют временные отрезки с относительно постоянными условиями размножения и выживания рыб. В нашем случае (рис. 5) можно выделить два уровня — нижний, объединяющий данные с 1 по 20-й год (см. рис. 2) и верхний, данные с 25-го по 30-й год (кружки). Данные каждого из этих уровней хорошо описываются уравнением Рикера, коэффициент детерминации для нижнего уровня воспроизводства равен 0,807 (см. таблицу, уравнение (5)), для верхнего — 0,874 (см. таблицу,

уравнение (6)). Гипотеза о равенстве коэффициентов уравнения (5) нулю отвергается с вероятностью 98,0 % ($p = 0,0200$), уравнения (6) — с вероятностью более 99,9 % ($p < 0,0001$).

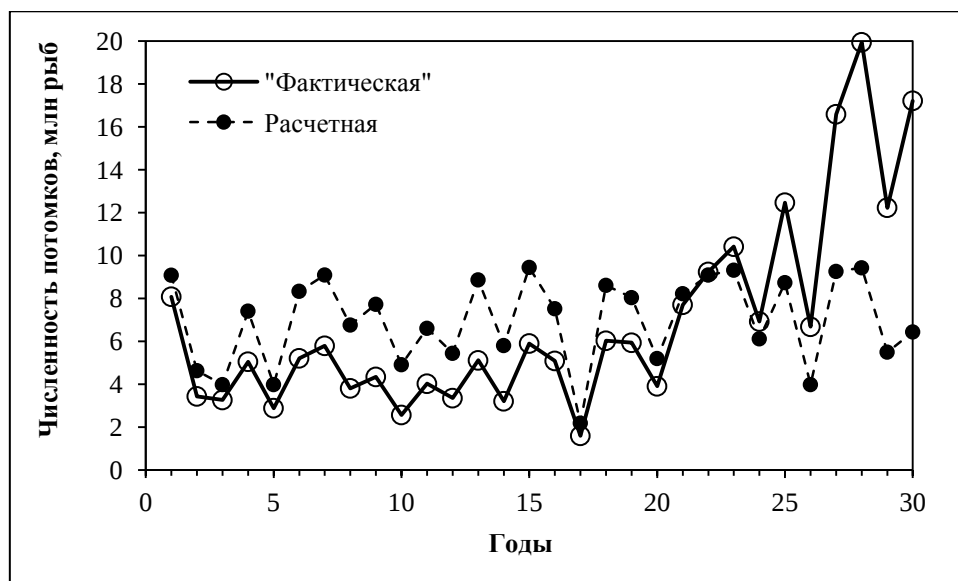


Рис. 4. Динамика «фактической» и рассчитанной по уравнению (4) численности потомков
Fig. 4. Dynamics of the «actual» and calculated by equation (4) number of offspring

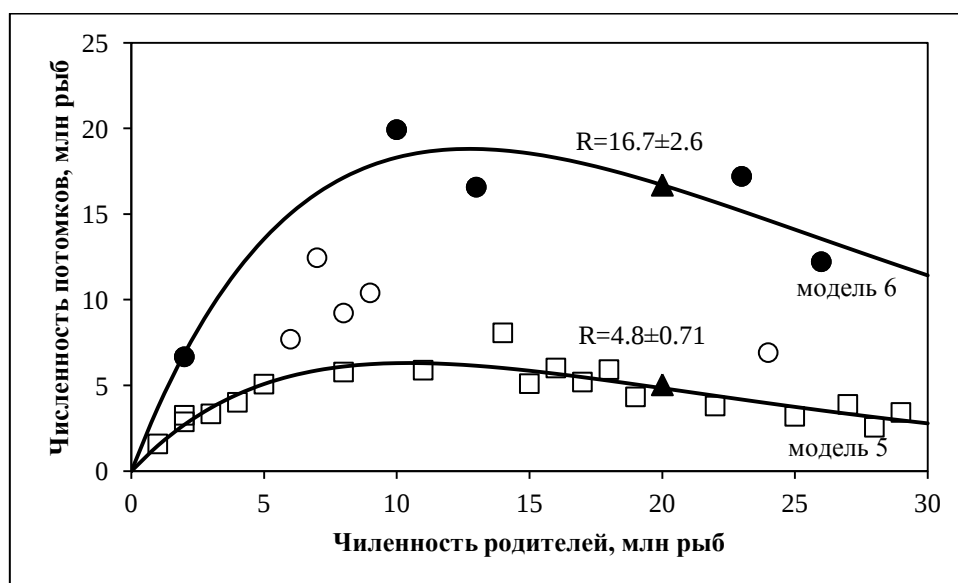


Рис. 5. Зависимость численности потомков гипотетической популяции лососей от численности родителей при различных уровнях воспроизводства (пояснения см. в тексте)

Fig. 5. The dependence of the number of offspring of a hypothetical salmon population on the number of parents at different levels of reproduction (see text)

Однако по мере дополнения рядов данных любого из уровней воспроизводства данными 21–25-го годов (неокрашенные кружки на рис. 5) постепенно уменьшается доля объясненной дисперсии численности потомков, изменяется гипотетический прогноз вылова при нересте 20 млн рыб. Объективно выделить границы уровней воспроизводства при плавной смене условий размножения и выживания невозможно, что вносит неопределенность в оценку параметров уравнения и, соответственно, в прогноз.

Полученные результаты наглядно показывают, что при наличии направленной временной изменчивости численности потомков, не объясняемой влиянием численности родителей, её необходимо учитывать при разработке прогноза. Решать данную задачу можно в порядке, обратном генерации модельного ряда «фактических» данных (рис. 3–5) методами множественного нелинейного регресси-

онного анализа, т.е. необходимо описать зависимость «родители–потомки», описать отклонения фактических значений от линии регрессии соответственно временному тренду, объединить оба уравнения, описать изменчивость численности потомков влиянием двух факторов. Вполне очевидно, что при решении данной задачи на примере наших «фактических» данных коэффициент детерминации равнялся бы 1, поскольку каждое значение R_t задано уравнением (3).

Не стоит надеяться на столь же хороший результат при исследовании реальных популяций, хотя бы потому, что условия воспроизводства не могут изменяться «по гладким кривым», но правомерность использования в качестве дополнительной факториальной переменной признака «год нереста» родителей подтверждается исследованием закономерностей воспроизводства кеты Охотского района [Островский, Пономарев, 2020]. Внедрение этого метода в разработку прогнозов наиболее важных в промысловом отношении единиц запаса лососей Хабаровского края привело к значительному улучшению качества описания данных, что хотя не избавляет от «сюрпризов природы», но позволяет надеяться на лучшую оправдываемость прогнозов.

Предположим, что рассматриваемый материал имитирует динамику запаса популяции горбуши, в таком случае согласно уравнению (3), прогноз на 31-й год (от нереста в 29-м году 20 млн рыб) должен составить:

$$R = 1,5 \cdot 20 \text{ млн рыб} \cdot \exp \left(-\frac{20 \text{ млн рыб}}{10 \text{ млн рыб}} + \left(\frac{29-11}{15} \right)^2 \right) \approx 17,3 \text{ млн рыб}.$$

Как видим, из всех вариантов описания (см. таблицу) генерированных данных наиболее близок к эталону последний (уравнение (6), $R = 16,7$ млн рыб), т.е. при наличии временного тренда изменчивости численности потомков для прогноза наибольшую «ценность» представляют данные последних лет, но результат мог быть другим, если бы длина ряда для описания верхнего уровня воспроизводства была бы иной. Например, если бы оказалось, что при 5 парах наблюдений последних лет регрессия незначима на принятом уровне по причине малого числа наблюдений, а увеличение их числа сопряжено с уменьшением коэффициента детерминации, изменением параметров уравнения и прогноза запаса.

Следует обратить внимание и на изменчивость величины оптимального пропуска рыб на нерестилища (см. таблицу). Согласно устаревшей концепции начала прошлого века, до сих пор поддерживаемой некоторыми исследователями, оптимальной считалась численность производителей, достаточная для заполнения всей нерестовой площади (норма пропуска). Данный показатель находили делением нерестового фонда на площадь одного нерестового гнезда, т.е. оптимум принимался постоянным, не зависящим от уровня воспроизводства. Соответственно, постоянной принималась и «норма плотности» рыб на нерестилищах как ориентир оперативного регулирования «нормы пропуска». Запрет промысла считался рациональным при прогнозе численности потомков меньше «нормы пропуска», в нашем примере около 10,7 млн рыб (коэффициент b уравнения (4)). Оперативное регулирование промысла обычно осуществлялось на основе контроля плотности рыб на нерестилищах в целях достижения «нормы плотности» и, соответственно, «нормы пропуска».

Как следует из результатов имитационного моделирования, при анализе соотношения «родители–потомки» без учета трендовой составляющей изменчивости условий воспроизводства (см. рис. 3, 4) прогнозируемая численность потомков была бы всегда меньше 10,7 млн рыб. Соответственно, средняя плотность рыб на нерестилищах, по меньшей мере в период низкого уровня воспроизводства, всегда была бы ниже «нормы». При строгом соблюдении мер регулирования промысла при ориентировке на прогноз промысел был бы запрещен в течение всех 30 лет. При раздельном анализе материала по уровням воспроизводства промысел можно было бы вести на протяжении всего 4–5 последних лет (рис. 5).

Стратегия данной концепции ориентирована на полное заполнение нерестилищ, гарантирующее максимальный возврат потомков, в то время как согласно теории рыболовства оптимальной счи-

тается численность родителей, обеспечивающая не максимум численности потомков, а максимум прибавки «урожая» (P_{MSY}), наглядно принципиальная разница данных показателей продемонстрирована нами ранее [Островский, 2021].

Величина P_{MSY} зависит от формы кривой «родители–потомки», поэтому, в отличие от нормы пропуска, не может быть постоянной во времени. Чем ниже уровень воспроизводства, тем более пологой кривой описывается соотношение «родители-потомки» (рис. 5), тем меньше величина оптимального пропуска (см. таблицу). Оптимум пропуска, оцененный на основе концепции MSY (максимального устойчивого вылова) значительно меньше 10 млн рыб (см. таблицу), что дает возможность сохранения промысла даже в условиях относительно низкого уровня воспроизводства. Согласно предосторожному подходу запрет необходимо вводить при прогнозе численности потомков ниже граничного ориентира, в качестве которого принимается значение исторического минимума запаса [Бабаян, 2000], поскольку неизвестно, способен ли он восстановиться при меньшей численности родителей.

Заключение

Результаты имитационного моделирования наглядно демонстрируют, что игнорирование трендовой составляющей динамики численности потомков в условиях направленной изменчивости условий воспроизводства приводит к ошибочным представлениям о закономерностях воспроизводства, что отражается на качестве прогнозов и мерах регулирования промысла. Ограничения промысла, ориентированные на «норму пропуска» с целью полного заполнения нерестилищ и получения максимального возврата потомков, безотносительно к уровню воспроизводства, не соответствуют теории рыболовства.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаю глубокую благодарность Виталию Викторовичу Суханову, лекции которого по информатике были не только полезны, но и увлекательны, а также Ольге Борисовне Ткачевой, взявшей на себя «львиную долю» рутинной работы методико-прогностического отдела, высвободив мне время для творческих поисков.

I express my deep gratitude to Vitaly Viktorovich Sukhanov, whose lectures on computer science were not only useful, but also fascinating, as well as to Olga Borisovna Tkacheva, who took on the «lion's share» of the routine work of the Prognostic Department, freeing me up time for creative searches.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках программы научно-исследовательских работ ХабаровскНИРО.
The work was carried out within the framework of the KhabarovskNIRO research program.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Работа проведена без непосредственного контакта с рыбами в качестве объекта исследования.
The work was carried out without direct contact with fish as an object of study.

Список литературы

- Бабаян В.К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Анализ и рекомендации по применению : моногр. — М. : ВНИРО, 2000. — 192 с.
- Бирман И.Б. 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. : пер. с англ. — М. : Издат. дом «Вильямс», 2007. — 912 с.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.
- Островский В.И.** Методические аспекты анализа кривых пополнения // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 1. — С. 219–259. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-219-259.
- Островский В.И., Пономарев А.С.** Зависимость численности потомков кеты *Oncorhynchus keta* Охотского района от численности родителей и условий воспроизводства // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 3. — С. 605–617. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-605-617.
- Рикер У.Е.** Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : моногр. : пер. с англ. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 408 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.