

«НЕБЛАГОДАРНАЯ» ГОРБУША. СЛУЧАЙНОСТЬ ИЛИ ЗАКОНОМЕРНОСТЬ?

В.И. Островский, Т.В. Козлова*

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

Аннотация. Анализируются причины «провальных» прогнозов горбуши материковой части Татарского пролива в границах Хабаровского края. Использование в прогнозах подходов тихоокеанских лососей классических моделей «запас–пополнение» при изменчивых условиях воспроизводства приводит к закономерным ошибкам прогнозов. Показана принципиальная возможность уменьшения ошибок прогнозов на основе дополнения классических моделей метеорологическими факторами, характеризующими условия воспроизводства в пресноводный период жизни. В частности, в отношении горбуши Татарского пролива выявлена связь численности её поколений с количеством зимних осадков в период инкубации икры. Дополнение уравнения Рикера данной переменной увеличивает долю дисперсии зависимой переменной более чем на 30 %.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, динамика численности, прогноз

Для цитирования: Островский В.И., Козлова Т.В. «Неблагодарная» горбуша. Случайность или закономерность? // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 152–158. DOI: 10.26428/losos_bull17-2023-152-158. EDN: VAMRKO.

Original article

«Unfaithful» Pink salmon. Random or regularity?

Vladimir I. Ostrovsky*, Tatyana V. Kozlova**

*,** Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Blvd., Khabarovsk, 680038, Russia

* Ph.D., head of department, Ostrovskiy@tinro.khv.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413

** Scientific Secretary, uch_khvtinro@mail.ru, ORCID 0000-0002-9502-2143

Abstract. The reasons of «failed» forecasts for catch of pink salmon at the mainland coast of the Tatar Strait are analyzed. The classical «stock–recruitment» models produce regular errors in the forecasts of runs of pacific salmon under changing conditions of reproduction. To reduce the prediction errors, these models should include parameters of meteorological conditions in the freshwater period of salmon life. In particular case of pink salmon in the Tatar Strait, a relationship is revealed between the year-class strength and precipitation in winter during the period of egg incubation. Including this factor to the model based on Ricker equation increases the proportion of certainty in the variance of recruitment by more than 30 %.

Keywords: pacific salmon, pink salmon, population dynamics, fishery forecast

For citation: Ostrovsky V.I., Kozlova T.V. «Unfaithful» pink salmon. Random or regularity?, in *Bull. № 17 izucheniya tikhoookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 17 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 152–158. (In Russ.). DOI: 10.26428/losos_bull17-2023-152-158. EDN: VAMRKO.

Введение

Численность популяций зависит от множества факторов, но во многих популяциях тихоокеанских лососей прослеживается связь численности потомков с численностью родителей, описываемая классическими или оригинальными однофакторными моделями «запас–пополнение» [Рикер,

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, начальник отдела, Ostrovskiy@tinro.khv.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413; Козлова Татьяна Викторовна, ученый секретарь, uch_khvtinro@mail.ru, ORCID 0000-0002-9502-2143.

© Островский В.И., Козлова Т.В., 2023

1979; Максименко, Антонов, 2003]. Такие модели обычно используются в прогнозах численности поколений, но вполне очевидно, что однофакторные модели в многофакторном пространстве причин изменчивости численности поколений корректны лишь при относительно постоянных условиях воспроизводства. Отклонения условий от среднескользящих значений приводят к разбросу фактических значений численности поколений относительно регрессии «запас–пополнение», уменьшению доли объясненной дисперсии численности потомков, к низкой оправдываемости прогноза подходов.

С одной стороны, может показаться, что проблема низкой оправдываемости прогнозов лососей, основанных на связи «запас–пополнение», в изменчивых условиях воспроизводства неразрешима, поскольку модели должны включать не только надежно оцененную численность родителей и потомков, но и прогноз изменчивости этих условий. С другой стороны, известно, что начальная численность поколений некоторых популяций кеты и горбуши в основном определяется в пресноводный период жизни [Островский, Подорожнюк, 2009; Островский, 2011, 2012, 2013, 2014], следовательно, не исключено, что модели должны включать не прогноз состояния факторов, а их реализованные значения в период, предстоящий разработке прогноза. По крайней мере проверка данной гипотезы на примере кеты Охотского района [Островский, 2022] нам кажется вполне успешной, что позволяет надеяться на возможность выявления вероятных причин «провальных» прогнозов подходов.

В качестве объекта исследования выбрана горбуша материкового побережья Татарского пролива (далее приморская горбуша). Этот объект интересен тем, что в разработке объемов прогнозируемого вылова (ПВ) на 2018 г. участвовали три независимые группы специалистов. ПВ, разработанный сотрудниками ХабаровскНИРО на основе уравнения Рикера, равнялся 6087 т, специалисты ВНИРО прогнозировали вылов 8587 т, японские специалисты — 12100 т, но вылов для урожайной линии четных лет оказался значительно меньше — всего 1032 т. Интерес к прогнозу вылова приморской горбуши усиливается большой его ошибкой на предшествующий четный 2016 г. Он также был разработан сотрудниками ХабаровскНИРО с использованием уравнения Рикера и оказался заниженным, в ходе путины увеличен с 2,5 до 11,0 тыс. т, из которых, согласно официальной статистике, освоено около 10,4 тыс. т.

Цель работы — выявление возможных причин ошибок прогнозов подхода приморской горбуши. Полагаем, что достижение поставленной цели возможно на основе разработки модели динамики численности, что необходимо для уменьшения вероятности больших ошибок прогнозов в последующие годы.

Материалы и методы

Вылов лососей не всегда прямо пропорционален величине подхода. Так, отчасти слабый вылов приморской горбуши в 2018 г. обусловлен тем, что она заходила в реки узким потоком, минуя ставные невода, например, когда в р. Ботчи зашло около 1 млн рыб (биомасса 1400 т), вылов горбуши ставными неводами составил всего около 31 т [Дуленин, Козлова, 2018]. По этой причине, несмотря на то что подход горбуши из моря был меньше ожидаемого, будем анализировать не прогноз вылова, а прогноз подхода, который в 2018 г., по оценке данных специалистов, с учетом нелегального вылова составил 5384 млн рыб.

Прогноз подхода горбуши материковой части Татарского пролива ХабаровскНИРО на 2018 г. был основан на модели Рикера: $R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b)$, согласно которой возврат от нереста в 2016 г. 4700 тыс. рыб в 2018 г. в среднем мог составить около 7883 тыс. рыб. С вероятностью 95 % прогнозное значение возврата находилось в интервале 5254–10511 тыс. рыб. Подход в 2018 г. составил 5384 млн рыб, т.е. не выходил за пределы доверительного интервала прогноза, поэтому в анализе путины [Островский и др., 2018] практически не обсуждался. Настоящая работа базируется на сведениях по численности потомков приморской горбуши от нереста рыб в 2000–2020 гг.

Результаты и их обсуждение

Зависимость численности потомков горбуши (R , тыс. экз.) от численности родителей (P , тыс. экз.) также аппроксимировали уравнением Рикера (рис. 1):

$$R = 5,884 \cdot P \cdot \exp(-P/3199,629). \quad (1)$$

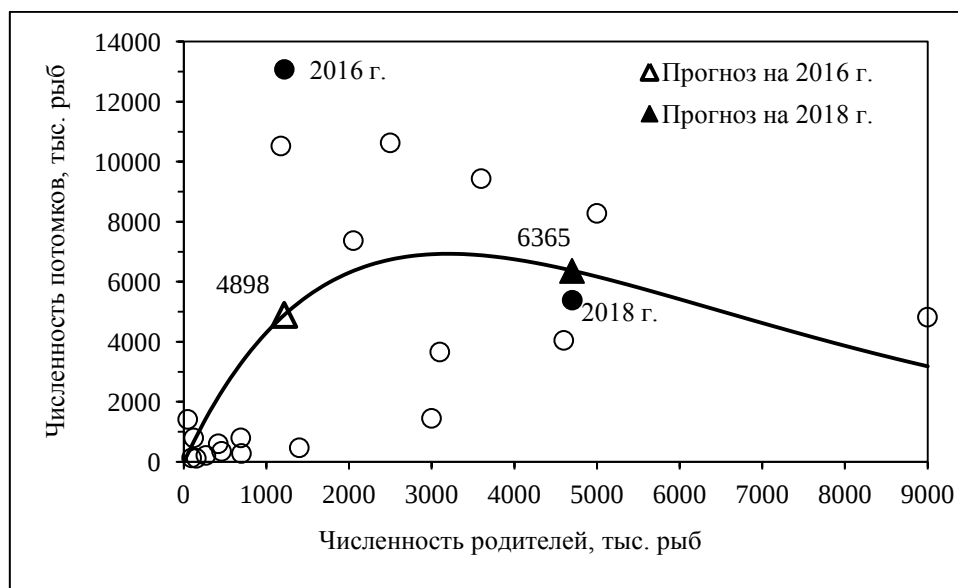


Рис. 1. Зависимость численности потомков приморской горбуши от численности родителей. Сглажена уравнением (1)

Fig. 1. Dependence of pink salmon recruitment on the mainland coast of the Tatar Strait on the spawners abundance approximated by equation (1)

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения (1) (R^2_c) равен 0,374, F-критерий Фишера — 11,351, регрессия значима на уровне $p = 0,0032$. Согласно данному уравнению, возврат от нереста в 2016 г. 4700 тыс. рыб в среднем мог составить 6365 ± 3540 тыс. рыб. В отличие от оригинала прогноза, в данном варианте расчета не исключены «аномальные» соотношения «родители–потомки», поскольку цель работы состоит в анализе причин отклонений фактической численности потомков от их численности, рассчитанной по уравнению Рикера. Как видим, результат расчета численности поколения 2018 г. по полному набору данных не сильно отличается от приведенного в прогнозе и от фактического подхода (рис. 1).

Необходимо отметить, что попытки аппроксимировать рассматриваемую связь уравнениями Людвиг-Уолтерса, Рейша с соавторами [Максименко, Антонов, 2003] и другими функциями, имеющими максимум, оказались менее удачными — пределы 95 %-ных доверительных интервалов асимптотических стандартных ошибок коэффициентов включали значение 0. Численность потомков, рассчитанная по уравнению (1), в отдельные годы практически полностью совпадает с фактической численностью (рис. 2), но во многие годы оказывается сильно завышенной или заниженной, что не удивительно, поскольку изменчивостью численности родителей (уравнение (1)) объяснимо менее 40 % дисперсии численности потомков.

Возможные причины меньшего улова поколения 2016 г. (подход в 2018 г.) обсуждались [Дуленин, Козлова, 2018; Колпаков, Коцюк, 2018], но, учитывая, что фактический подход в 2018 г. не выходил за границы 95 %-ного доверительного интервала прогноза, больший интерес представляют причины отклонений прогноза иных лет.

Вполне очевидно, что большой разброс фактических значений численности потомков (RF) относительно численности, рассчитанной по уравнению (1) (RT), и, соответственно, их отклонения от «прогноза» подходов (рис. 1, 2) отчасти обусловлены недостаточной надежностью оценок численно-

сти родителей и потомков [Дуленин, Козлова, 2018]. Однако не исключено, что отклонения частично связаны и с изменчивостью погодно-климатических факторов, не учитываемых моделью Рикера. На связь между численностью приморской горбуши и гидрометеорологическими условиями в пресноводный период жизни указывала в своих работах Н.Ф. Пушкарева [Пушкарева, 1981; Гаврилов, Пушкарева, 1996].

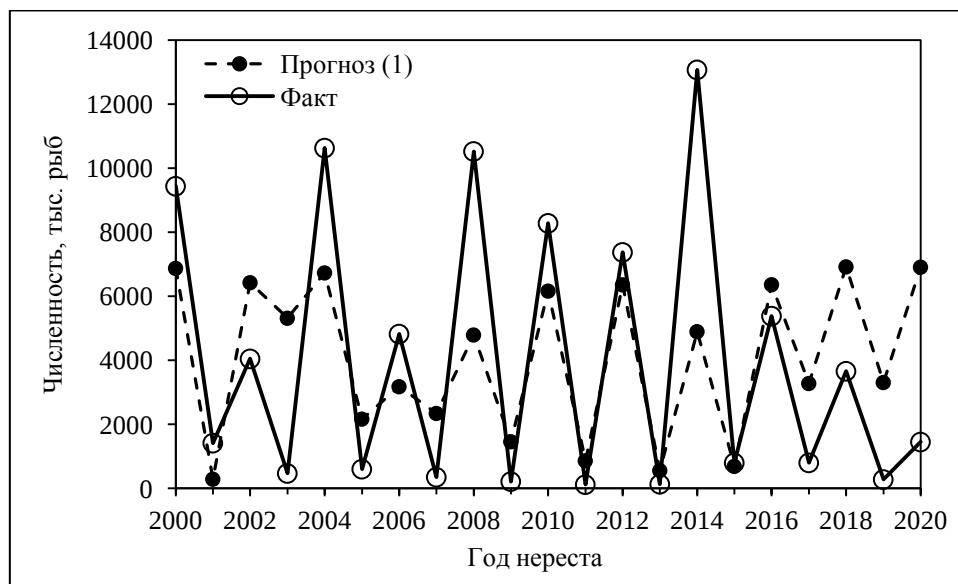


Рис. 2. Динамика фактической численности потомков и численности, рассчитанной по уравнению (1)
Fig. 2. Actual and modeled with equation (1) dynamics of pink salmon recruitment

Для проверки данной гипотезы рассчитали кратность отклонений ($D = RF/RT$) и проанализировали её изменчивость в связи с изменчивостью среднемесячных температур воздуха, среднемесячного количества осадков и максимального суточного количества осадков в разных месяцах в год нереста и в год покатной миграции по метеорологическому пункту Советская Гавань. Эти данные приведены на сайте «Погода и климат» [<http://www.pogodaiklimat.ru/history/31770.htm>].

Анализ кратности отклонений фактической численности потомков от их численности, рассчитанной по уравнению (1), подтвердил предположение Н.В. Колпакова и Д.В. Коцюка [2018], основанное на работе Е.И. Барабанщикова с соавторами [2016], о сильной зависимости численности потомков приморской горбуши от количества осадков. Однако кратность отклонения регрессии 1 оказалась связана с количеством осадков не в период прохождения тайфунов (август-сентябрь), а в зимний период (рис. 3). Данную зависимость описали уравнением

$$D1 = 0,531 \cdot \exp(0,006 \cdot O), \quad (2)$$

где O — сумма количества осадков выпадающих в декабре, январе и в феврале в период инкубации икры. Гипотеза о равенстве коэффициентов уравнения 0 отвергается с вероятностью более 97,9 %, $R^2_c = 0,251$.

Совместное влияние численности родителей и количества зимних осадков удовлетворительно ($R^2_c = 0,703$; $F = 21,103$; $p = 0,00002$) аппроксимируется уравнением

$$R = 3,025 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{3299,996} + O \cdot 0,006\right). \quad (3)$$

Таким образом, численность потомков горбуши зависит не только от численности родителей, но и от количества зимних осадков (рис. 4). Дополнение уравнения (1) последней переменной (O) увеличивает значение R^2_c с 0,374 до 0,703, т.е. доля дисперсии зависимой переменной, объяснённая совместным влиянием двух факторов, увеличивается на 32,9 %. Полагаем, что увеличение численности потомков в связи с ростом количества зимних осадков обусловлено толщиной снежного покрова, предохраняющего нерестовые гнёзда от промерзания.

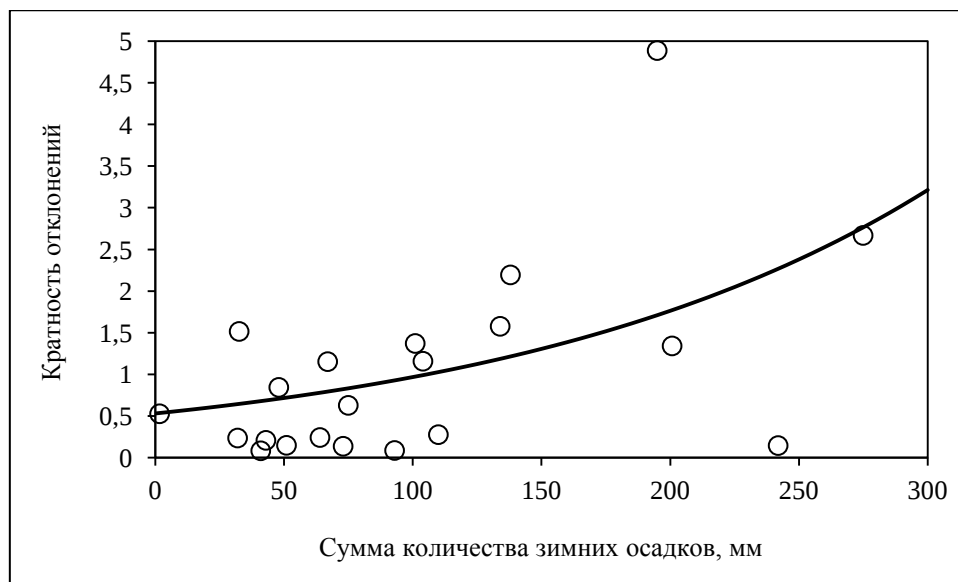


Рис. 3. Зависимость кратности отклонений уравнения (1) от суммарного количества зимних осадков
Fig. 3. Dependence of relative errors of the model with equation (1) on the total amount of winter precipitation

Не исключено, что часть остаточной дисперсии численности потомков обусловлена влиянием множества иных факторов, например — летне-осенних паводков, вызванных прохождением тайфунов, весенних паводков, связанных с быстрым таянием снега вследствие высоких температур воздуха, температуры воздуха в зимний период и многих других. Не стоит также игнорировать то, что параметры изменчивости условий среды в долинах конкретных нерестовых рек могут несколько отличаться от параметров, зарегистрированных на отдельно взятой метеорологической станции, что месячная сумма количества осадков может накапливаться с разной динамикой. Даже одинаковая среднемесячная температура воздуха в разные годы может по-разному влиять на выживаемость потомства в зависимости от дисперсии значений температуры. Направленные изменения климата могут приводить к смещению фенологических процессов, что может затруднить и оценку роли факторов. Каждая из этих причин может сказаться на попытках выявления связей, но любые попытки бессмысленны без наличия надежных оценок численности родителей и потомков.

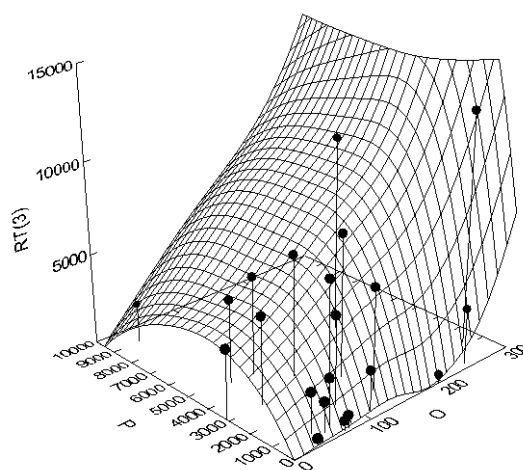


Рис. 4. Зависимость модельной численности потомков приморской горбуши, рассчитанной по уравнению (3) ($RT(3)$, тыс. рыб) от численности родителей (P , тыс. рыб) и количества зимних осадков (O , мм)

Fig. 4. Dependence of the pink salmon recruitment on the mainland coast of the Tatar Strait (RT , 10^3 ind.) modeled with equation (3) on the spawners abundance (P , 10^3 ind.) and winter precipitation (O , mm)

Для более тщательного анализа причин изменчивости численности поколений горбуши желательно располагать рядами надежных данных большей продолжительности с надежными оцен-

ками численности родителей и потомков. На данном этапе можно лишь констатировать, что как «аномально» высокая численность поколения 2014 г., так и пониженные возвраты поколений последних лет (рис. 5) удовлетворительно объяснимы, наряду с изменчивостью численности родителей, изменчивостью количества зимних осадков. Наглядно это заключение подтверждается сопоставлением рис. 2 и 5.

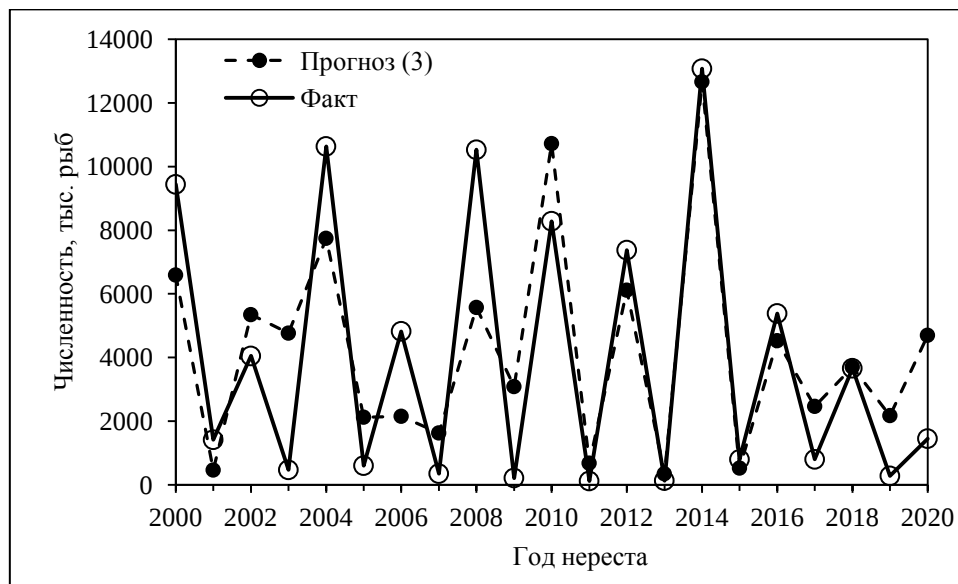


Рис. 5. Динамика фактической численности потомков и численности, рассчитанной по уравнению (3)
Fig. 5. Actual and modeled with equation (3) dynamics of pink salmon recruitment

Заключение

Результаты проведенного анализа, с одной стороны, подтверждают аксиому экологии о том, что высокая плодовитость растений и животных является компенсаторным свойством высокой смертности на начальных этапах жизненного цикла, с другой — они демонстрируют принципиальную возможность выявления причин изменчивости численности поколений, необъяснимых на основе однофакторных моделей «запас–пополнение». В частности, как на примере кеты Охотского района [Островский, 2022], так и на примере приморской горбуши в данном исследовании показано, что численность поколений (по меньшей мере этих видов лососей в рассмотренных районах), в основном формируется в пресноводный период жизни. Не думаем, что рассмотренные популяции являются исключениями из остальных видов и популяций лососей.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаем глубокую признательность всем сотрудникам ХабаровскНИРО, принявшим участие в оценке численности рыб, пропущенных в реки Хабаровского края.

The authors are deeply grateful to the employees of KhabarovskNIRO who took part in the counts of salmon passed into the rivers of Khabarovsk region.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках программы научно-исследовательских работ Хабаровского филиала ВНИРО.

The study was conducted in the framework of research program of the Khabarovsk branch of VNIRO.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Работа проведена без непосредственного контакта с рыбами в качестве объекта исследования. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The work was performed without direct contact with fish as an object of study. The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования, статистическая обработка данных, написание предварительного текста работы — В.И. Островский; участие в сборе и первичной обработке материала, в доработке и редактировании окончательного варианта работы — Т.В. Козлова.

V.I. Ostrovsky proposed concept of the study, made statistical processing of the data and wrote preliminary text of the manuscript; T.V. Kozlova participated in collection and primary processing of the data; both authors jointly wrote, illustrated and edited the final paper.

Список литературы

- Барабанщиков Е.И., Крупяно Н.И., Лысенко А.В.** Результаты лососевой путины в Приморском крае в 2016 г. // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — С. 45–54.
- Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф.** Динамика численности приморской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 178–193.
- Дуленин А.А., Козлова Т.В.** Состояние ресурсов горбуши материковой части Татарского пролива в пределах Хабаровского края // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 106–113.
- Колпаков Н.В., Коцюк Д.В.** Неоправдавшиеся прогнозы подходов горбуши к Амуру и в Приморье в 2018 г.: вероятные причины // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 94–105.
- Максименко В.П., Антонов Н.П.** Количественные методы оценки рыбных запасов: моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 256 с.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Иска // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 88–102.
- 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.** Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Мы // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 156–166. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-177-156-166.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность поколений кеты *Oncorhynchus keta* в Охотском районе // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 810–827. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827. EDN: HXVMLB.
- Островский В.И., Коцюк Д.В., Колпаков Н.В.** Итоги лососевой путины в Хабаровском крае в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 88–93.
- Островский В.И., Подорожнюк Е.В.** Факторы, определяющие численность покатной молоди осенней кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Хор // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 176–189.
- Пушкарева Н.Ф.** Воспроизводство и промысел приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. — 1981. — Т. 105. — С. 66–78.
- Рикер У.Е.** Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : моногр. : пер. с англ. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 408 с.

Поступила в редакцию 25.01.2023 г.

После доработки 3.02.2023 г.

Принята к публикации 3.04.2023 г.

The article was submitted 25.01.2023; approved after reviewing 3.02.2023;

accepted for publication 3.04.2023