

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЯПОНСКОГО МОРЯ

В.И. Островский¹, А.В. Лысенко^{2*}

¹ Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а;

² Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Проанализирована связь численности половозрелых потомков горбуши материкового побережья Японского моря (Приморский край) с численностью родителей и изменчивостью метеорологических факторов в районе размножения. Показано, что изменчивость численности потомков практически полностью объяснима факторами, действующими в пресноводный период жизни. Основное влияние на численность потомков оказывают численность родителей и суммарное количество зимних осадков.

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

Для цитирования: Островский В.И., Лысенко А.В. Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Японского моря // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2024. — № 18. — С. 202–208. DOI: 10.26428/losos_bull18-2024-202-208. EDN: GBOYPI.

Original article

Patterns of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* reproduction on the mainland coast of Japan Sea

Vladimir I. Ostrovsky*, Aleksey V. Lysenko**

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

** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* Ph.D., head of department, ostrovskiy@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413

** chief specialist, aleksey.lysenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-0572-8601

Abstract. Dependence of the mature pink salmon returns to the mainland coast of Japan Sea (within Primorye Region) on their parents abundance and meteorological factors at the spawning grounds is analyzed. Variations of the progeny number were almost completely determined by factors acted in the freshwater period of their life, mainly by the number of spawners and total precipitation in the first winter after the spawning.

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

For citation: Ostrovsky V.I., Lysenko A.V. Patterns of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* reproduction on the mainland coast of Japan Sea, *Bulletin on the study of Pacific salmon in the Far East*, Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 202–208. (In Russ.). DOI: 10.26428/losos_bull18-2024-202-208. EDN: GBOYPI.

Введение

Численность поколений лососей, как и всех живых организмов, зависит от численности родителей и множества внешних факторов. Проблема прогнозирования запасов горбуши, как и других видов тихоокеанских лососей, обычно связана с попытками описания многофакторного процесса формирования численности поколений однофакторными моделями «родители–потомки». При таком подходе изменчивость условий воспроизводства приводит к ошибкам прогнозов, что неблагоприятно сказывается на результативности лососевых путин.

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, начальник отдела, ostrovskiy@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413; Лысенко Алексей Владимирович, главный специалист, aleksey.lysenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-0572-8601.

При направленной изменчивости условий воспроизводства их влияние отчасти устранимо дополнением однофакторных моделей трендовой составляющей динамики численности потомков [Островский, 2022; Островский и др., 2022]. Однако как классическим однофакторным моделям, так и моделям, дополненным трендовой составляющей динамики численности, присущи общие недостатки. Прогнозы подходов на основе обоих вариантов моделей включают гипотезы относительно неизвестных факторов, характеризующих условия воспроизводства, поэтому всегда содержат элемент неопределенности. Такие модели не избавляют от проблемы уникального сочетания условий, резко уклоняющихся от среднескользящих значений и от генерального тренда, приводящих к необъяснимым всплескам численности или её депрессии.

Вполне очевидно, что неопределенность можно уменьшить включением в модели конкретных факторов, влияющих на численности потомков, но для этого, как минимум, факторы необходимо выявить. С начала прошлого века проблеме влияния условий воспроизводства на урожайность поколений лососей посвящено множество работ, охватывающих и пресноводный, и морской периоды жизни [Кузнецов, 1928; Смирнов, 1975; Коновалов, 1985; Карпенко, 1998; Рослый, 2002; Бирман, 2004; и др.], однако, как правило, выявленные связи не формализованы, что ограничивает возможность их использования в практическом прогнозировании.

Цель работы — анализ причин изменчивости численности половозрелой горбуши (подход), возвращающейся к материковому побережью Японского моря.

Материалы и методы

Работа выполнена на примере горбуши материковых рек Японского моря (Приморский край, далее приморская горбуша) в период 1998–2020 гг., по причине отсутствия сведений за отдельные годы наблюдалась 21 пара значений «родители–потомки». Численность родителей оценивали по результатам маршрутных съемок в контрольных реках с последующей экстраполяцией на остальные реки. Численность выловленных рыб рассчитывали делением биомассы улова, известной из официальных источников, на среднюю массу тела одной рыбы, рассчитанную по результатам биологических анализов. Подход рассчитывали суммированием численности рыб в улове и на нерестилищах. Сведения об изменчивости метеорологических факторов в районе размножения приведены на сайте «Погода и климат» (<http://www.pogodaiklimat.ru/history/31909.htm>, последняя дата обращения 01.02.2023 г., метеорологический пункт пос. Терней).

В работе использованы методы множественного нелинейного регрессионного анализа [Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007], значения коэффициентов уравнений подбирали методом итераций. Во всех уравнениях и в таблице: $a-d$ — коэффициенты; R^2_c — скорректированный коэффициент детерминации; F — критерий Фишера; p — уровень статистической значимости; s.e. — стандартная ошибка; As и Ex — коэффициенты асимметрии и эксцесса распределения остатков уравнений; D_r , D_c — остаточная и общая скорректированная сумма квадратов отклонений; k — число степеней свободы, M — среднее значение. Стандартные ошибки коэффициентов асимметрии и эксцесса для всех уравнений равны соответственно 0,500 и 0,961. Гипотезу о нормальном распределении остатков уравнений принимали при $As/s.e.$ и $Ex/s.e.$ меньше 3 (Т-критерий). Дополнительные факторы включали в модель при условии статистически значимого ($p < 0,05$) увеличения доли объясненной дисперсии зависимой переменной [Поллард, 1982].

Результаты и их обсуждение

Зависимость численности потомков приморской горбуши R (тыс. рыб) от численности родителей (P , тыс. рыб) описали уравнением У.Е. Рикера [1979]:

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

Значения коэффициентов, дисперсионный анализ и анализ остатков всех уравнений приведены в таблице. Кратность отклонений D фактической численности потомков R_f от численности, рассчитанной по уравнению (1) R_t : $D1 = R_f/R_t$, поочередно пытались связать с каждым фактором из набора, имеющегося в нашем распоряжении. В перечень факторов входили значения среднемесячных температур воздуха, месячных сумм осадков, максимальных значений количества осадков, выпавших за одни сутки в каждом месяце в год нереста и в год миграции молоди в море.

Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (1)–(5)
Empirical coefficients and parameters of the Equations (1)–(5)

Коэффициент и критерий	№ уравнения				
	1	2	3	4	5
a	2,491	0,540	1,586	0,715	1,263
b	4670,398	0,005	3822,646	3,850	2684,822
c	–	–	0,005	–	0,006
d	–	–	–	–	3,967
Дисперсионный анализ уравнений					
D_c	53974400	4,466	53974400	4,002	53974400
k_c	20	20	20	20	20
D_r	19983900	2,500	8606341	2,454	2566007
k_r	19	19	18	19	17
R^2_c	0,630	0,440	0,841	0,387	0,952
F	32,351	14,929	47,604	11,995	112,389
p	0,00002	0,00105	0,00000	0,00260	0,00000
s.e.	1053,668	0,373	711,516	0,369	400,469
Анализ остатков уравнений					
M	–41,063	0,002	–15,559	–0,010	–43,582
s.e.	217,937	0,077	143,106	0,076	77,554
As	1,418	1,048	1,488	1,020	0,703
T_{As}	2,835	2,096	2,976	2,040	1,406
Ex	3,078	0,230	2,551	1,678	1,447
T_{Ex}	3,203	0,239	2,655	1,746	1,506

Оказалось, что наиболее тесно отклонения уравнения (1) связаны с суммарным количеством зимних осадков, выпадающих в период с декабря в год нереста по февраль включительно в год покатной миграции (OZ , мм). Аналогичный результат получен при изучении причин изменчивости подходов амурской горбуши [Островский, 2023], а также горбуши в сопредельном районе (материковое побережье Татарского пролива) [Островский, Козлова, 2023, а, б]. Связь $D1(OZ)$, как и в сопредельном районе, аппроксимировали экспоненциальной функцией:

$$D1 = a \cdot \exp(OZ \cdot b). \quad (2)$$

Вид поверхности $R(P, OZ)$, сглаженной методом наименьших квадратов (рис. 1), наглядно объясняет причину выбора для описания связи $R(P)$ уравнения У.Е. Рикера [1979]. По мере увеличения количества зимних осадков точка максимума и максимум кривой Рикера смещаются в область бóльших значений численности родителей (рис. 1). С одной стороны, этот факт объясняет причину изменчивости уровня воспроизводства и большой ошибки коэффициента b уравнения (1): $M = 4670 \pm 3047$, соответствующего точке максимума, с другой — свидетельствует о том, что значение оптимальной численности производителей непостоянно, оно зависит от уровня воспроизводства.

Зависимость численности потомков горбуши от численности родителей и количества зимних осадков выразили уравнением:

$$R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b + OZ \cdot c). \quad (3)$$

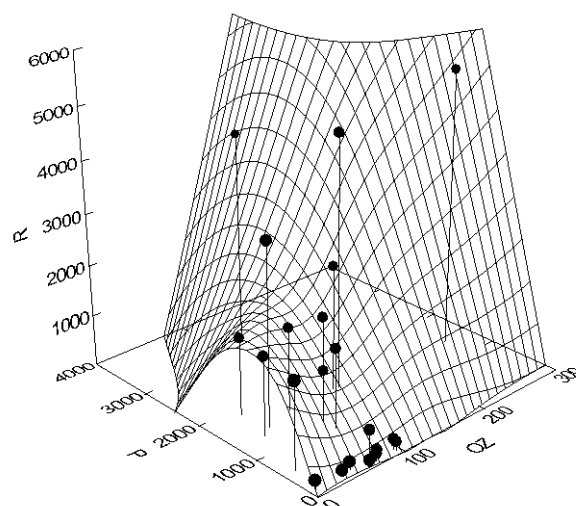


Рис. 1. Зависимость численности потомков приморской горбуши (R , тыс. рыб) от численности родителей (P , тыс. рыб) и количества зимних осадков (OZ , мм)

Fig. 1. Pink salmon recruitment on the mainland coast of Japan Sea (R , 10^3 ind.) in dependence on the spawners abundance (P , 10^3 ind.) and winter precipitation (OZ , mm)

Этим уравнением объяснимо более 80 % дисперсии численности поколений приморской горбуши ($R^2_c = 0,841$), гипотеза о равенстве коэффициентов 0 отвергается на высоком уровне ($F = 47,6$; $p = 6 \cdot 10^{-8}$), остатки уравнения умеренно отклоняются от закона нормального распределения, асимптотическая стандартная ошибка коэффициента b уменьшается до 36 % от среднего значения (3823 ± 1374). Таким образом, можно заключить, что в целом уравнение адекватно описывает причины изменчивости численности поколений.

Отклонение фактической численности потомков от численности, рассчитанной по уравнению (3), хорошо объяснимо изменчивостью средней температуры воздуха в феврале (T_2 , °C), в год выклева личинок (рис. 2). Для удобства расчетов к фактическим значениям среднемесячной температуры воздуха прибавили константу, равную 13 (смещает факторную переменную в область положительных значений, не влияя на характер зависимости, рис. 2).

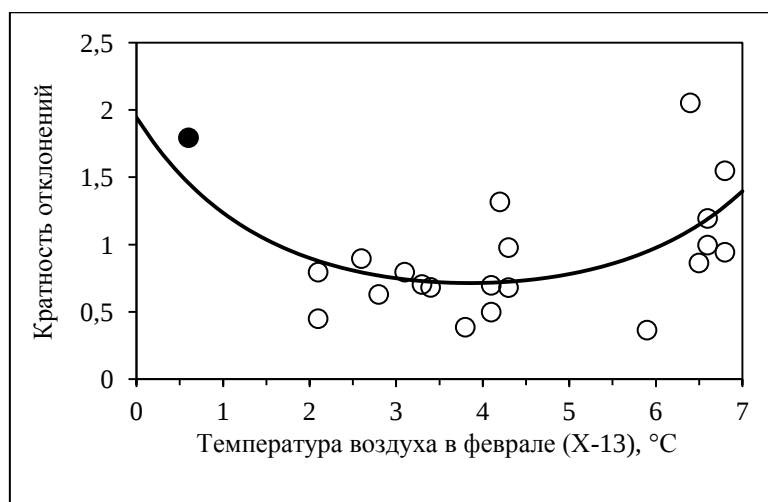


Рис. 2. Зависимость кратности отклонений уравнения (3) от температуры воздуха в феврале в год выклева личинок, сглаженная уравнением (4)

Fig. 2. Deviations of the pink salmon recruitment calculated with Equation (3) from the actual recruitment in dependence on the air temperature in February in the year of hatching smoothed with Equation (4) (see details in the Table and in the text)

Кратность отклонений фактической численности потомков от численности, рассчитанной по уравнению (3) ($D3$), сгладили уравнением:

$$D3 = a \cdot \exp(((T2 - b)/b)^2). \quad (4)$$

Данное уравнение объясняет изменчивость 38,7 % дисперсии отклонений уравнения (3), регрессия статистически значима на уровне 0,0026.

Причина увеличения численности потомков с ростом количества зимних осадков (см. рис. 1) интуитивно понятна (для прибрежных рек Приморья типичен низкий зимний уровень воды, высота снегового покрова может влиять на водоснабжение нерестовых бугров или непосредственно предохранять их от промерзания). Вид связи зависимой переменной с температурой воздуха в феврале (рис. 2) кажется трудно объяснимым, логичнее было бы предположить, что данный фактор положительно влияет на выживаемость потомков. Значения факторной переменной X , близкие к 2–4 (рис. 2), в целом нейтральны по отношению к численности потомков, рост их численности прослеживается при значениях факторной переменной более 4 (температура воздуха более $4 - 13 = -9$ °C). Таким образом, большинство наблюдений свидетельствуют о положительной связи численности поколений с зимней температурой воздуха. Данную зависимость, вероятно, следовало бы аппроксимировать возрастающей функцией и попытаться найти причину отклонений выделенной точки (рис. 2), но ряд наблюдений пока слишком мал для усложнения модели.

Совместное влияние численности родителей, количества зимних осадков и температуры воздуха в феврале на численность поколений приморской горбуши описали уравнением:

$$R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b + c \cdot OZ + ((T2 - d)/d)^2). \quad (5)$$

Уравнение (5) хорошо описывает динамику численности потомков (рис. 3).

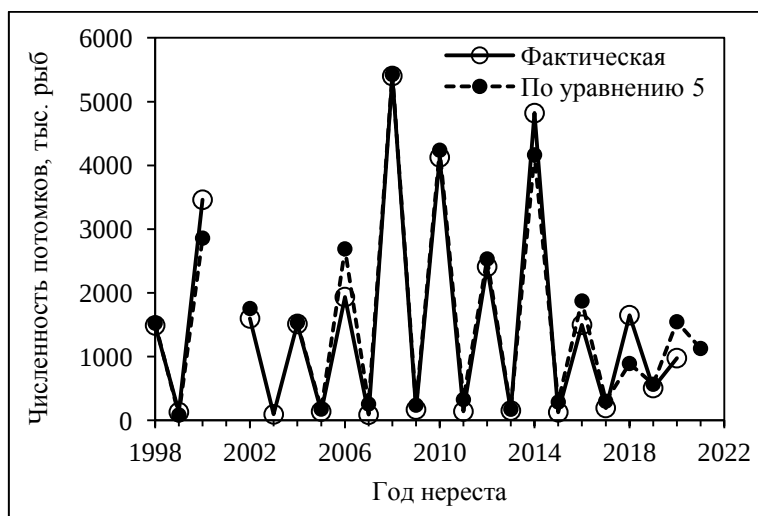


Рис. 3. Динамика фактической и расчетной численности потомков горбуши
Fig. 3. Actual and modeled with Equation (5) dynamics of the pink salmon progeny abundance

Остатки уравнения (5) в среднем равны 0 ($M = -43,6 \pm 77,6$), их распределение не имеет явно выраженной асимметрии и эксцесса, коэффициент детерминации равен 0,952, $F = 112,4$; $p = 2,1 \cdot 10^{-11}$ (см. таблицу). Средние значения и дисперсии расчетной и фактической численности потомков практически одинаковы ($MR_t = 1593 \pm 340$ рыб, $MR_f = 1550 \pm 358$ рыб, $F = 1,1$).

Заключение

Разработанная модель хорошо объясняет динамику численности потомков, что позволяет надеяться на удовлетворительные результаты её использования для прогнозирования подходов. Полученные результаты свидетельствуют о том, что изменчивость численности поколений приморской горбуши, как и горбуши Татарского пролива, амурской горбуши, охотоморской кеты,

хорошо объяснима изменчивостью численности родителей и метеорологических условий в местах размножения.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаем глубокую признательность всем сотрудникам Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО), принимавшим участие в оценке численности рыб, пропущенных в реки Приморского края.

The authors are deeply grateful to TINRO researchers counted the salmon runs and assessed their escapement to the rivers on the mainland coast of Japan Sea.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена по собственной инициативе.

The study was done on personal initiative of the authors, without funding.

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

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

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

V.I. Ostrovsky proposed a concept of the study, made statistical processing of the data, and wrote draft text of the manuscript; A.V. Lysenko participated in the data collection and primary processed the data; both authors jointly wrote, illustrated and edited the final paper.

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. : пер. с англ. — Изд. 3-е. — М. : Издат. дом «Вильямс», 2007. — 912 с.

Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей : моногр. — М. : ВНИРО, 1998. — 165 с.

Коновалов С.М. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биологические исследования лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 5–25.

Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей : Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.

Островский В.И. Причины изменчивости урожайности поколений амурской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 264–280. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-264-280. EDN: XXMBCA.

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., Козлова Т.В. Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Татарского пролива // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел : материалы Всесрос. науч.-практ. конф. — Мурманск, 2023а. — С. 307–314.

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

Островский В.И., Подорожнюк Е.В., Шмигирилов А.П. Закономерности воспроизводства осенней кеты (*Oncorhynchus keta*) реки Амур // *Вопр. рыб-ва.* — 2022. — Т. 23, № 4. — С. 44–56. DOI: 10.36038/0234-2774-2022-23-4-44-56.

Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 344 с.

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

Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура : моногр. — Хабаровск : Хабаровск. кн. изд-во, 2002. — 210 с.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 335 с.

Поступила в редакцию 19.12.2023 г.

После доработки 27.12.2023 г.

Принята к публикации 29.03.2024 г.

*The article was submitted 19.12.2023; approved after reviewing 27.12.2023;
accepted for publication 29.03.2024*