

Научная статья

УДК 597.552.511–152.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-568-579

EDN: RKLLPU

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА КИЖУЧА
ONCORHYNCHUS KISUTCH В ХАБАРОВСКОМ КРАЕ****В.И. Островский***Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Исследованы причины отклонений фактической численности половозрелых потомков кижуча Охотского района от зависимости «родители–потомки», описываемой уравнением Рикера. Показано, что отклонения хорошо статистически связаны с изменчивостью температуры воздуха и количества осадков в период нагула молоди кижуча в реках. Совместным влиянием численности родителей и погодных условий в пресноводный период жизни объяснимо более 90 % изменчивости численности поколений кижуча. Вероятно, влияние погодных факторов на численность поколений кижуча реализуется через условия питания и роста молоди. Результаты обсуждаются в сравнении с аналогичными исследованиями некоторых популяций горбуши и кеты.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, *Oncorhynchus kisutch*, Охотское море, численность поколений, метеорологические факторы

Для цитирования: Островский В.И. Закономерности воспроизводства кижуча *Oncorhynchus kisutch* в Хабаровском крае // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 3. — С. 568–579. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-568-579. EDN: RKLLPU.

Original article

**Patterns of reproduction for coho salmon *Oncorhynchus kisutch*
in the Khabarovsk Region****Vladimir I. Ostrovsky**Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

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

Abstract. Reasons for deviations in actual number of sexually mature offspring from the parent-offspring ratio described by Ricker equation are investigated for coho salmon in the Okhotsk district. The deviations are well explained by variability of air temperature and precipitation during the feeding period of juveniles in rivers. Combined influence of the number of parents and weather conditions in the freshwater period of life explains more than 90 % of variability for coho salmon year-class strength. The influence of weather factors is realized possibly through conditions of nutrition and growth of juveniles. The results are discussed in comparison with similar studies of some populations of pink and chum salmon.

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, заведующий отделом, Ostrovskiy@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413.

Keywords: pacific salmon, *Oncorhynchus kisutch*, Okhotsk Sea, year-class, weather factor

For citation: Ostrovsky V.I. Patterns of reproduction for coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Khabarovsk Region, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 3, pp. 568–579. (In Russ). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-568-579. EDN: RKLLPU.

Введение

Численность поколений лососей, как и всех животных, зависит от численности родителей и множества внешних факторов, влияющих на выживаемость потомства. В результате абстрагирования связи численности потомков с численностью родителей разработаны теоретические модели «родители–потомки» [Рикер, 1979; Biverton, 1994], внесшие заметный вклад в развитие теории динамики численности лососей.

Тихоокеанские лососи относятся к территориальным животным, во время нереста они конкурируют за участки, пригодные для постройки гнезд [Семенченко, 1988; Паренский, 1992; Чебанов, 1994; и др.]. Территориальное поведение приводит к уменьшению рождаемости животных по мере роста плотности производителей [Бигон и др., 1989], не являясь исключением и тихоокеанские лососи [Островский, Семенченко, 1985; Паренский, 1989; Подлесных, 2000; и др.]. По этой причине связь численности потомков с численностью родителей территориальных животных в графическом отображении имеет вид купола [Бигон и др., 1989]. В отношении тихоокеанских лососей для описания этой связи приемлема теоретическая модель У.Е. Рикера [Островский, 2021], но степень приближения фактической численности потомков к теоретической численности зависит от условий воспроизводства.

Адекватное описание реальной динамики численности потомков однофакторной теоретической моделью возможно лишь при относительном постоянстве условий воспроизводства, но на численность поколений лососей влияют десятки внешних факторов и сотни возможных вариантов их сочетаний [Коновалов, 1985]. Динамика численности поколений япономорской горбуши Приморского края [Островский, Лысенко, 2024], Хабаровского края [Островский, Козлова, 2023], амурской горбуши [Островский, 2023] и кеты Охотского района [Островский, 2022] хорошо объяснима изменчивостью численности родителей и в основном количеством осадков, определяющих водный режим нерестовых рек.

По данным Охотской лаборатории Хабаровского филиала ВНИРО кижуч *Oncorhynchus kisutch* живет в пресной воде дольше горбуши и кеты, возрастной состав половозрелого кижуча в Хабаровском крае примерно на 80 % состоит из рыб, проживших в реках 1, около 20 % — 2, менее 1 % — 3 года.

Цель работы — выявление причин отклонений фактической численности потомков кижуча от их модельной численности, описываемой уравнением У.Е. Рикера, что необходимо для развития методов прогнозирования динамики численности кижуча и представляет интерес в плане сравнения с аналогичными исследованиями закономерностей воспроизводства тихоокеанских лососей с коротким периодом пребывания в пресной воде.

Материалы и методы

В Хабаровском крае кижуч воспроизводится в основном в реках Охотского района. Его доля в уловах тихоокеанских лососей в этом районе относительно невелика, в текущем веке по биомассе она составила около 6 %.

Настоящая работа основана на данных 2003–2023 гг. Учитывая, что продолжительность жизни кижуча составляет шесть лет, в ней рассмотрены 16 поколений кижуча 2003–2018 гг., полностью вернувшихся на нерест. В среднемноголетнем плане доля рыб в возрасте 4+ лет (5 лет от года нереста) близка к 0,3 %, приняв ее равной 0, в расчет включили численность практически полностью вернувшегося из моря поколения 2019 г. Поэтому ряды соотношения численности родителей и потомков состоят из 17 пар наблюдений (рис. 1).

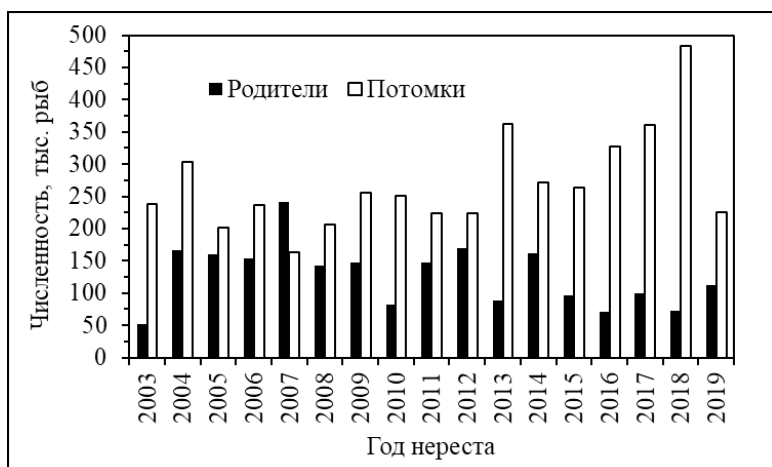


Рис. 1. Динамика численности родителей и потомков кижуча

Fig. 1. Dynamics of the parents and progeny number for coho salmon

Численность рыб, возвращающихся из моря в конкретном году (подход), и их возрастной состав оценивали сотрудники Охотской лаборатории Хабаровского филиала ВНИРО. Численность рыб, зашедших в реки, рассчитывали на основе анализа статистики неводных уловов [Таразанов и др., 2008]. Их оценка в сумме с оценкой численности выловленных рыб в морском побережье дает представление о численности подхода, а разность численности подхода и суммарного количества выловленных — о численности родителей. Сведения по вылову в весовом выражении предоставлены Амурским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству, численность выловленных рыб рассчитывали делением биомассы улова на среднюю массу тела одной рыбы, известную из биологического анализа рыб в улове. После определения возрастного состава рыб определяли абсолютную численность особей разных поколений, а суммированием численности рыб одного и того же поколения в подходах смежных лет оценивали численность потомков.

Сведения по параметрам погоды приведены на сайте «Погода и климат» (www.pogodaiklimat.ru, метеорологический пункт пос. Охотск, дата обращения 10.02.2024). В работе использованы методы пошагового нелинейного регрессионного и дисперсионного анализов [Дрейпер, Смит, 2007]. Значения коэффициентов уравнений подобраны итерационными методами с помощью пакета статистических программ SYSTAT.

Во всех уравнениях и в таблице: $a-d$ — коэффициенты; R^2_c — скорректированный коэффициент детерминации; F — критерий Фишера; p — уровень значимости; $s.e.$ — стандартная ошибка; As и Ex — асимметрия и эксцесс распределения остатков уравнений; Dg , Dc — соответственно остаточная и общая скорректированные суммы квадратов отклонений; k — число степеней свободы; M — среднее значение; $WAPE$ — взвешенная абсолютная процентная ошибка уравнения.

Стандартные ошибки коэффициентов асимметрии (As) и эксцесса (Ex) для всех уравнений равны соответственно 0,548 и 1,044. Т-критерий Стьюдента рассчитывали делением значений коэффициентов асимметрии и эксцесса на их ошибки, гипотезу о соответствии распределений остатков уравнений распределению Гаусса принимали при $T < 3$. Разведочный анализ проводили методом перебора всех вариантов связи зависимых переменных с факторными переменными на диаграммах рассеяния, построенных в среде Microsoft Excel и сглаженных полиномом третьей степени.

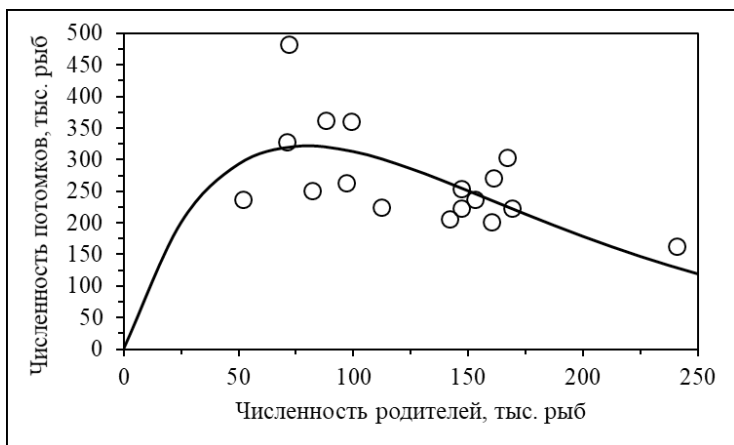
Результаты и их обсуждение

Связь численности потомков (R , тыс. экз.) кижуча с численностью родителей (P , тыс. экз.) удовлетворительно (рис. 2) аппроксимируется уравнением Рикера:

$$R = a \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{b}\right). \quad (1)$$

Рис. 2. Зависимость численности потомков кижуча от численности родителей, smoothed уравнением (1)

Fig. 2. Dependence of the number of coho salmon progeny on the number of parents, smoothed by equation (1)

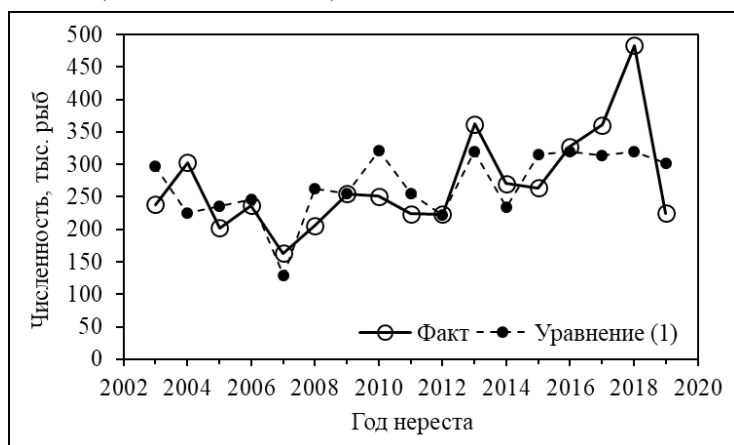


Значения коэффициентов этого и прочих уравнений, а также результаты дисперсионного анализа и анализа остатков приведены в таблице. Изменчивостью численности родителей объяснимо 35,9 % дисперсии численности потомков ($R^2_c = 0,359$), регрессия статистически значима ($F = 8,401, p = 0,011$), а распределение остатков не противоречит закону нормального распределения (значения T_{As} и $T_{Ex} < 3$).

В некоторые годы численность потомков, рассчитанная по уравнению (1), близка к фактической численности, но иногда ошибка расчета превышает 50 % (рис. 3). В целом точность модели невысока ($WAPE = 17,359\%$).

Рис. 3. Фактическая и расчетная (уравнение (1)) динамика численности поколений кижуча

Fig. 3. Actual and modeled with Equation (1) dynamics of coho salmon year-classes



В разведочном анализе было установлено, что кратность отклонений фактической численности потомков от численности, рассчитанной по уравнению (1) (рис. 2, 3), положительно коррелирует со средней температурой воздуха в феврале, мае и ноябре первого года жизни молоди в реке. Связь суммы средних температур в этих месяцах (T , °C, далее температура воздуха) с кратностью отклонений уравнения (1) ($D1$) удовлетворительно (рис. 4, см. таблицу) аппроксимируется уравнением (2):

$$D1 = a \cdot \exp(c \cdot T). \quad (2)$$

Коэффициент парной корреляции Пирсона между переменными P и T равен 0,098 при критическом значении для 95 %-ного уровня значимости, равном 0,480 ($n = 17$). Отсутствие связи этих переменных позволяет рассматривать их в качестве независимых факторов. Дополнение уравнения (1) факторной переменной T практически вдвое увеличивает объясненную долю дисперсии численности поколений. Уравнение (3), включающее обе факторные переменные, представлено в виде

$$R = a \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{b} + c \cdot T\right). \quad (3)$$

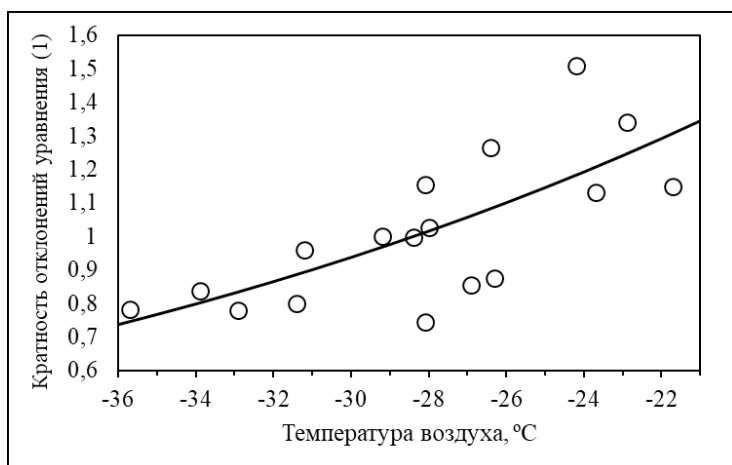


Рис. 4. Зависимость кратности отклонений уравнения (1) от средней температуры воздуха, сглаженная уравнением (2). Пояснения в тексте

Fig. 4. Deviations of the coho salmon actual recruitment from the model (Equation 1) on mean air temperature smoothed with Equation (2). See details in the Table and in the text

Скорректированный коэффициент детерминации этого уравнения равен 0,7, взвешенная абсолютная ошибка уменьшилась до 11,909 % (см. таблицу).

Связь численности потомков кижуча, рассчитанной по уравнению (3) (RT), с численностью родителей при различной температуре воздуха представлена на рис. 5.

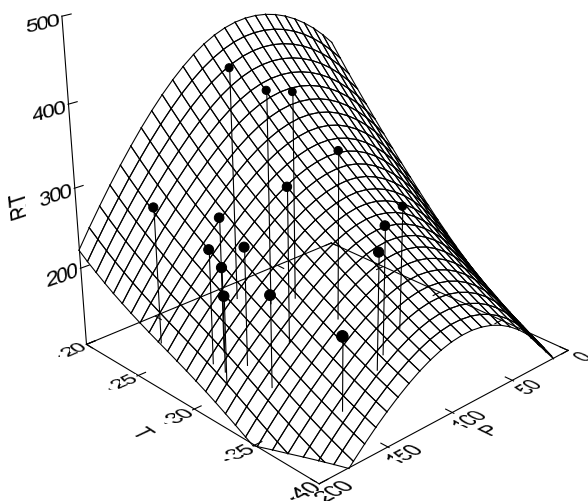


Рис. 5. Модельная (уравнение (3)) зависимость численности потомков кижуча (RT , тыс. рыб) от численности родителей (P , тыс. рыб) и температуры воздуха (T , °C), пояснение в тексте

Fig. 5. Dependence of the modeled with Equation (3) number of coho salmon progeny (RT , 10^3 ind.) on the number of parents (P , 10^3 ind.) and air temperature (T , °C). See explanation in the text

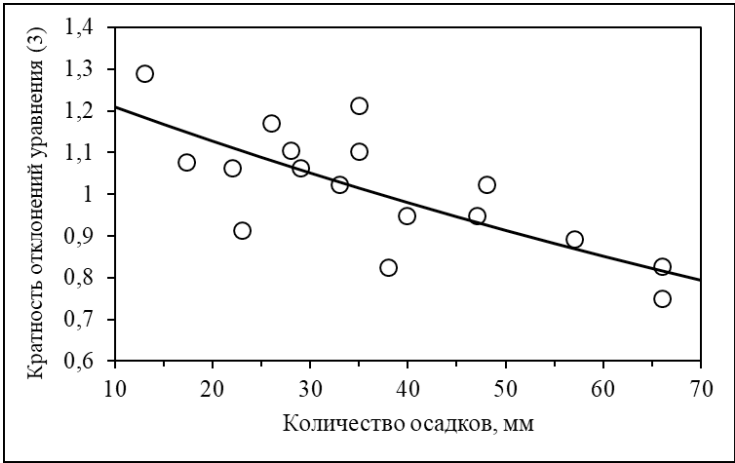
После устранения влияния на численность потомков численности родителей и температуры воздуха отчетливо выявляется отрицательная связь зависимой переменной с максимальным суточным количеством осадков в ноябре первого года жизни (возраст 0+ лет), в апреле второго года жизни (возраст 1+ лет) и в мае третьего года жизни (возраст 2+ лет) в пресной воде. Учитывая одинаковую направленность связей, факторную переменную выразили суммарным количеством суточных максимумов осадков в этих месяцах (MO , мм, далее — количество осадков). Коэффициенты парной корреляции Пирсона между влияющими переменными уравнения (3) и переменными, характеризующими количество осадков, меньше критических значений для 95 %-ного уровня статистической значимости.

Кратность отклонений фактической численности потомков кижуча от численности, рассчитанной по уравнению (3) ($D3$), удовлетворительно ($R^2_c = 0,543$, $F = 17,283$, $p < 0,001$) (см. таблицу, рис. 6) описывает уравнение (4):

$$D3 = a \cdot \exp(-d \cdot MO). \quad (4)$$

Рис. 6. Зависимость кратности отклонений уравнения (3) от количества осадков, пояснения в тексте

Fig. 6. Dependence of the deviations of Equation (3) on the amount of precipitation. See explanations in the text



Совместным влиянием трех факторных переменных, выраженных уравнением (5):

$$R = a \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{b} + c \cdot T - d \cdot MO\right), \quad (5)$$

объяснимо 92,6 % изменчивости численности потомков. Оно с высокой вероятностью статистически значимо, распределение остатков близко к закону нормального распределения (см. таблицу). Теоретическая численность потомков, рассчитанная по уравнению (5), в среднем равна $270,121 \pm 18,280$, фактическая — $270,353 \pm 18,769$, практически одинаковы и дисперсии сравниваемых рядов ($F = 1,054$), в целом уравнение (5) адекватно и хорошо имитирует фактическую динамику (рис. 7).

Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (1–5)
Coefficients value in Equations (1–5) and results of the equations analysis

Коэффициент, критерий	Уравнение (№)				
	1	2	3	4	5
<i>a</i>	10,964	3,119	34,431	1,297	57,581
<i>b</i>	79,804	—	78,857	—	81,615
<i>c</i>	—	0,040	0,040	—	0,050
<i>d</i>	—	—	—	0,007	0,008
Дисперсионный анализ уравнений					
<i>D_c</i>	95819,880	0,769	95819,880	0,338	95819,880
<i>k_c</i>	16	16	16	16	16
<i>D_r</i>	61447,61	0,374	28760,100	0,155	7061,239
<i>k_r</i>	15	15	14	15	13
<i>R²_c</i>	0,359	0,514	0,700	0,543	0,926
<i>F</i>	8,401	15,864	16,333	17,823	54,225
<i>p</i>	0,011	0,001	$2 \cdot 10^{-4}$	$7 \cdot 10^{-4}$	$1 \cdot 10^{-7}$
<i>s.e.</i>	66,250	0,163	47,035	0,105	24,258
WAPE, %	17,359	11,649	11,909	7,150	5,866
Анализ остатков уравнений					
<i>M</i>	0,984	0,000	1,324	0,000	0,232
<i>s.e.</i>	15,028	0,037	10,277	0,024	5,095
<i>As</i>	1,027	0,221	0,560	−0,248	1,188
<i>T_{As}</i>	1,875	0,404	1,022	−0,453	−2,168
<i>Ex</i>	1,446	0,087	1,515	0,284	1,272
<i>T_{Ex}</i>	1,385	0,083	1,451	0,272	1,218

Для проверки чувствительности модели рассчитали численность потомков при численности родителей, равной 81,615 тыс. рыб (точка максимума кривой Рикера).

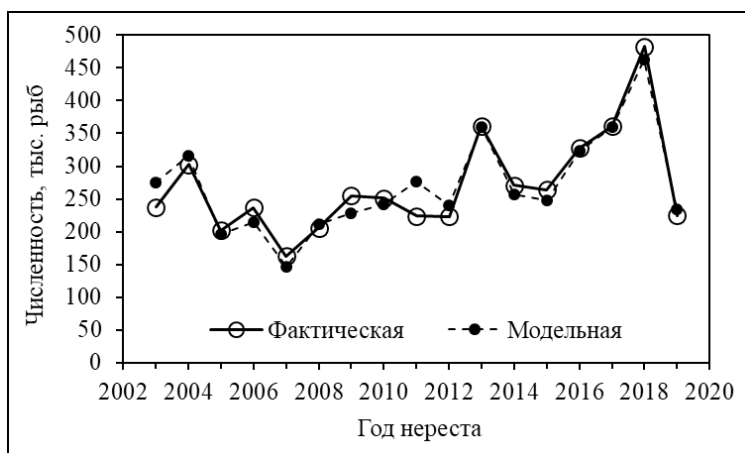


Рис. 7. Динамика фактической и модельной (уравнение (5)) численности потомков кижуча

Fig. 7. Actual and modeled with Equation (5) dynamics of the year-classes for coho salmon

Значение переменной MO приняли равным средней многолетней в период исследования — 39,122 мм. При наибольшем из наблюдавшихся значений переменной T (минус 21,7 °C) численность потомков в среднем равна 427,190 тыс. рыб, при наименьшем (минус 35,7 °C) — 81,615 рыб. Кратность отношения наибольшего значения к наименьшему значению равна 2,014.

Аналогичный расчет численности потомков при постоянной температуре воздуха (на уровне среднего значения, равного 28,09 °C), но при минимальном из наблюдавшихся значений фактора MO (13 мм): численность потомков в среднем равна 382,391 тыс. рыб, при его максимальном значении (241 мм) — 218,483 тыс. рыб. Максимальная численность потомков в этом варианте расчета больше минимальной численности в 1,751 раза, т.е. в рассматриваемом периоде изменчивость численности кижуча оказалась более чувствительной к вариациям температуры воздуха.

При самом благоприятном для воспроизводства сочетании погодных факторов (максимальное значение фактора T , минимальное значение фактора MO) и численности родителей, равной 81,615 тыс. рыб, расчетная численность потомков в среднем равна 526,476 тыс. рыб. При такой же численности родителей, но самых неблагоприятных погодных условиях модельная численность потомков в среднем в 3,5 раза меньше (151,746 тыс. рыб), т.е. теоретически, при равной численности родителей, в зависимости от сочетания градаций погодных факторов в рассматриваемом периоде численность потомков могла различаться более чем в 3 раза, что свидетельствует о рисках прогнозирования численности потомков на основе однофакторных моделей.

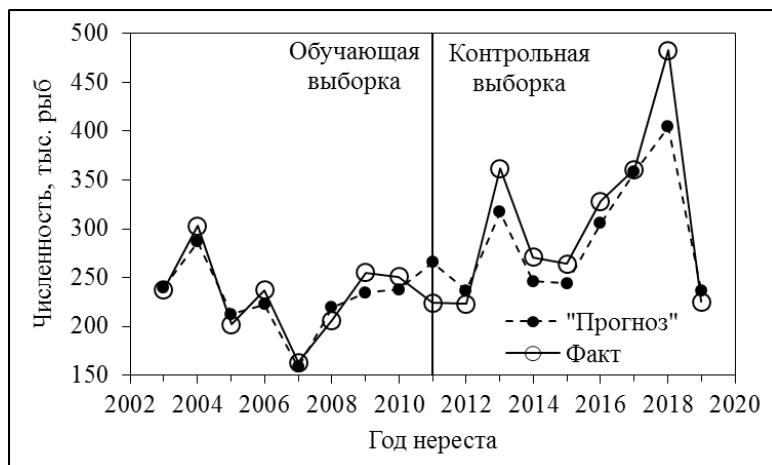
Устойчивость модели проверяли имитацией прогноза численности поколений, значения коэффициентов подбирали для данных 2003–2011 гг. (обучающая выборка). Подставляя известные значения факторных переменных, формирующих поколение 2012 г., рассчитали его численность. На следующем шаге в обучающую выборку включили данные 2012 г., вновь подбирали значения коэффициентов и спрогнозировали численность поколения 2013 г., так постепенно обучающую выборку увеличивали до 2018 г.

Такая процедура имитирует разработку реального прогноза численности потомков, а их известная численность позволяет судить о вероятной точности модели и ее устойчивости к вариациям входных данных. Имитация прогноза на 2012–2018 гг. уравнением (5) оказалась удовлетворительной (рис. 8): взвешенная абсолютная ошибка (WAPE) «прогноза» равна 8,7 %. Отметим, что этот показатель точности модели при аналогичной имитации прогноза на основе уравнения (3) равен 14,7 %, а на основе уравнения Рикера (1) — 22,3 %.

Дополнение уравнения (1) факторными переменными, характеризующими изменчивость погоды, увеличивает долю объясненной дисперсии численности потомков с

Рис. 8. Имитация прогноза численности поколений кижуча, пояснение в тексте

Fig. 8. Imitation for the forecast of coho salmon year-classes. See explanation in the text



35,9 до 92,6 %, что позволяет надеяться на лучшие результаты использования уравнения (5) в реальном прогнозировании.

Большая плодовитость тихоокеанских лососей, как и у других видов с экстенсивной формой воспроизводства, необходима для компенсации высокой смертности потомства на ранних стадиях жизненного цикла [Тюрин, 1972; Бигон и др., 1989; и др.]. Молодь горбуши и кеты Охотского района мигрирует в море в возрасте 0+ лет, молодь кижуча мигрирует на нагул в море в возрасте 1+...3+ лет. В материковых реках Охотского моря по численности кижуч, как правило, занимает третье место после горбуши и кеты [Марченко и др., 2013], т.е. чем дольше лососи живут в пресной воде, тем меньше их доживает до половозрелого состояния. Причем, согласно полученным результатам и литературным данным [Островский, 2022, 2023; Островский, Козлова, 2023; Островский, Лысенко, 2024], динамика численности кижуча, так же как горбуши и кеты, хорошо объяснима изменчивостью численности родителей и условий воспроизводства в пресноводной фазе жизни. В аспекте рассматриваемой проблемы это единственная общая закономерность воспроизводства кижуча из ранее изученных нами видов.

От захода на нерестилища и до миграции молоди горбуши и кеты Охотского района проходит около одного года, именно этот период оказывается критическим в формировании численности исследованных популяций (ор. cit.) этих видов. Однако основное влияние погодных факторов на численность поколений кижуча сдвинуто на более поздние сроки. Нерестилища кижуча материкового побережья Охотского моря в большей степени приурочены к выходам глубинных подмерзлотных вод [Волобуев, Рогатных, 1997]. Разрушение нерестовых бугров паводками [Чупахин, 1975; Каев, 2018] маловероятно, поскольку наибольшее количество дождей осадков в рассматриваемом районе выпадает в августе-сентябре, а кижуч нерестится в октябре-ноябре [Волобуев и др., 2016]. Надо полагать, причина малой чувствительности динамики численности кижуча к изменчивости погоды в период нереста и инкубации икры связана с менее зависимым от осадков и температуры воздуха водоснабжением нерестовых гнезд.

Отклонения численности поколений всех обследованных нами группировок горбуши и кеты (ор. cit.) от уравнения Рикера наиболее тесно связаны с изменчивостью количества осадков. Во всех случаях связь численности потомков с количеством осадков положительная. Численность поколений кижуча тоже зависит от количества осадков, но эту связь лучше характеризует не их суммарное количество в том или ином месяце, а максимальное количество, выпадающее за одни сутки. В отличие от горбуши и кеты, связь численности поколений кижуча с признаком, характеризующим количество осадков, не положительная, а отрицательная и проявляется не в год нереста или инкубации икры, а позже.

Примечательно, что отрицательная связь количества осадков, выпадающих в феврале-марте первого года жизни в реке, с уловами кижуча через три года характерна и для кижуча р. Камчатка [Зорбиди, 2002], но в нашем случае связь прослеживается с численностью поколений, а не с уловами, с количеством осадков в ноябре первого года жизни, в апреле второго и мае третьего годов жизни в реке, а не в феврале-марте первого года. Кроме того, расчетным способом мы устранили влияние на численность поколений численности родителей. Возможно, различия в отклике численности потомков на количество осадков в отдаленных районах отчасти связано с региональной спецификой формирования водного режима нерестовых рек.

Конкретные механизмы реализации выявленной связи численности потомков кижуча с изменчивостью погодных условий неизвестны. Можно предположить, что количество весенних осадков влияет на уровень паводка и условия питания рыб, их рост и выживаемость [Леванидов, 1969; Рослый, 2002]. Не исключено, что при высоком паводке заливается пойма нерестовых рек, куда часть молоди вымывается и погибает после спада уровня воды. Сложнее объяснить связь численности поколений кижуча с максимальным количеством осадков в ноябре первого года жизни молоди в реке. Не исключено, что включение этой переменной в фактор *МО* избыточно, без нее коэффициент детерминации уравнения (5) уменьшается всего на 3 %.

В отличие от горбуши и кеты (ор. cit.), динамика численности поколений кижуча более чувствительна к изменчивости температуры воздуха, чем к признакам, характеризующим количество осадков, несмотря на то, что статистически значимая связь остатков уравнения (1) с температурой воздуха прослеживается лишь на первом году жизни молоди кижуча в реке, а с количеством осадков — от первого до третьего года. Оба фактора действуют в основном после периода инкубации икры, поэтому, вероятно, связь численности поколений кижуча с температурой воздуха реализуется опосредованно через температуру воды, которая влияет на развитие кормовой базы кижуча, темп его роста и, соответственно, на выживаемость.

Заключение

Численность половозрелых потомков кижуча удовлетворительно аппроксимируется уравнением Рикера. Отклонения фактических значений численности потомков от значений, рассчитанных по этому уравнению, зависят от изменчивости погодных факторов в пресноводном периоде жизни. Суммарным влиянием численности родителей, температуры воздуха и количества осадков объяснимо 92,6 % дисперсии численности потомков кижуча. Этот результат свидетельствует о том, что численность поколений кижуча, как и прочих исследованных нами видов лососей, практически полностью формируется в пресноводный период.

В отличие от исследованных популяций горбуши и кеты, связь численности поколений кижуча с погодными условиями во время нереста или инкубации икры не выявлена, что может быть объяснено меньшей изменчивостью водного режима нерестилищ во время нереста и инкубации икры. Изменчивость численности потомков кижуча, в противоположность горбуше и кете, в большей мере зависела от температуры воздуха и, следовательно, воды, чем от количества осадков. Связь численности потомков кижуча с температурой воздуха положительная, с количеством осадков — отрицательная. Влияние изменчивости погоды проявляется в период нагула молоди в реке, вероятно, связь реализуется через изменчивость выживаемости кижуча в реке в зависимости от условий питания и роста.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаю глубокую признательность О.Б. Ткачевой, выполняющей основную рутинную работу методико-прогностического отдела. Это позволяет выделять больше времени для изучения закономерностей воспроизводства тихоокеанских лососей.

Благодарен также бывшим сотрудникам ХабаровскНИРО Е.В. Денисенко, С.Д. Пономареву, А.С. Пономареву, В.И. Таразанову, без их участия в сборе данных выполнить настоящую работу было бы невозможно.

The author is deeply grateful to O.B. Tkacheva, who performed the main routine work of the Methodic-Forecast department and saved his time for unraveling the patterns of pacific salmon reproduction, and also grateful to the former colleagues in KhabarovskNIRO E.V. Denisenko, S.D. Ponomarev, A.S. Ponomarev, and V.I. Tarazanov — the study could not be completed without their participation in the data collection.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsors.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Работа проведена без непосредственного контакта с рыбами в качестве объекта исследования. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

The work was made without direct contact with fish as an object of study. The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

Бигон М., Харпер Дж., Таунсед К. Экология. Особи, популяции и сообщества : учеб. — М. : Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с. (Пер. с англ.)

Волобуев В.В., Овчинников М.В., Волобуев М.В. Особенности воспроизводства тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 3. — С. 296–316.

Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, вып. 5. — С. 612–618.

Дрейпер Н.Р., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ : моногр. : пер. с англ. — Изд. 3-е. — М. : Издат. дом «Вильямс», 2007. — 912 с.

Зорбиди Ж.Х. К вопросу о влиянии некоторых климатических факторов на величину возвратов кижуча *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (*Salmonidae*) р. Камчатка // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 203–208.

Каев А.М. Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 3–14. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-3-14.

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

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура : Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — 243 с.

Марченко С.Л., Волобуев В.В., Макаров Д.В. Биологическая структура кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 29. — С. 70–83.

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. 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. «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.

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.

Островский В.И., Семенченко Н.Н. Роль социального стресса в регуляции численности популяции нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) // Исследование и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана : тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток : ТИНРО, 1985. — С. 48–49.

Паренский В.А. Зависимость эффективности нереста нерки *Oncorhynchus nerka* от особенностей поведения производителей на нерестилищах // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 6. — С. 985–993.

Паренский В.А. Этология нереста нерки : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1992. — 113 с.

Подлесных А.В. Эндокринные аспекты плотностной регуляции численности нерки *Oncorhynchus nerka* в период нереста // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 1. — С. 50–55.

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

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

Семенченко Н.Н. Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, № 1. — С. 44–52.

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

Тюрин П.В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. — 1972. — Т. 71. — С. 71–127.

Чебанов Н.А. Поведенческие механизмы плотностной регуляции у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в нерестовый период. 1. Анализ результатов полевых экспериментов с производителями нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, № 3. — С. 374–380.

Чупахин В.М. Естественное воспроизводство южнокурильской горбуши // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 67–77.

Beverton R.J.H. Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations : Marine Fisheries Section. American Fisheries Society. Special Publication 1. — Beaufort, 1994. — 154 p.

References

Begon, M., Harper, J.L., and Townsend, C.R., *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Oxford: Blackwell, 1986, vol. 1.

Volobuev, V.V., Ovchinnikov, M.V., and Volobuev, M.V., Reproductive features of Pacific salmon genus *Oncorhynchus* of the continental coast of the Okhotsk Sea, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 3, pp. 296–316.

Volobuev, V.V. and Rogatnykh, A.Yu., Conditions for the reproduction of salmon of the genus *Oncorhynchus* on the mainland coast of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 1997, vol. 37, no. 5, pp. 612–618.

Draper, N. and Smith, H., *Applied regression analysis*, New York: John Wiley & Sons, 1998.

Zorbidi, Zh.Kh., On the influence of some climatic factors on the amount of returns of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* Walbaum (*Salmonidae*) Kamchatka River, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2002, vol. 6, pp. 203–208.

Kaev, A.M., Decreasing of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) abundance in Sakhalin-Kuril region as consequence of extreme environmental factors impact, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 3–14. doi 10.26428/1606-9919-2018-192-3-14

Kononov, S.M., Factors limiting the Pacific salmon abundance and biomass, in *Biologicheskoe issledovaniya lososevykh* (Biological Studies of Salmonids), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1985, pp. 5–25.

Levanidov, V.Ya., The reproduction of Amur salmon and the forage supply of their juveniles in the tributaries of the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 67.

Marchenko, S.L., Volobuev, V.V., and Makarov, D.V., Biological structure of coho *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) of the continental sea-shore of the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2013, vol. 29, pp. 70–83.

Ostrovsky, V.I., Methodological aspects of the stock-recruitment curve analysis, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 1, pp. 219–259. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-219-259

Ostrovsky, V.I., Reasons for variance of year-class strength for the Amurpink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 264–280. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-264-280. EDN: XXMBCA.

Ostrovsky, V.I., Factors controlling the year-classes strength for chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Okhotsk district, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 810–827. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827. EDN: HXVMLB.

Ostrovsky, V.I. and Kozlova, T.V., «Unfaithful» Pink salmon. Random or regularity, in *Byulleten' no. 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 17 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 152–158. doi 10.26428/losos_bull17-2023-152-158. EDN: VAMRKO.

Ostrovsky, V.I. and Lysenko A.V., Patterns of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* reproduction on the mainland coast of Japan Sea, in *Byulleten' izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin on the study of Pacific salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 202–208. doi 10.26428/losos_bull18-2024-202-208. EDN: GBOYPI.

Ostrovsky, V.I. and Semenchenko, N.N., The role of social stress in the regulation of sockeye salmon population (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), in *Vses. Soveshch. "Issledovanie i ratsional'noe ispol'zovanie bioresursov dal'nevostochnykh i severnykh morei SSSR i perspektivy sozdaniya tekhnicheskikh sredstv dlya osvoeniya neispol'zuemykh bioresursov otkrytogo okeana"*, *Tezisy dokl.* (Proc. All.–Sov. Meet. "Research and Rational Management of Bioresources of the Far Eastern and Northern Seas of the USSR and Prospects of Creation of Technical Means for Development of Unused Bioresources of the Open Ocean), Vladivostok: TINRO, 1985, pp. 48–49.

Parensky, V.A., Spawning efficiency of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, as dependent on the behaviour pattern of spawners on spawning grounds, *Vopr. Ikhtiol.*, 1989, vol. 29, no. 6, pp. 985–993.

Parensky, V.A., *Etologiya neresta nerki* (Ethology of Sockeye Salmon Spawning), Vladivostok: Dal'nauka, 1992.

Podlesnykh, A.V., Some aspects of energy metabolism in the spawning red salmon *Oncorhynchus nerka*, *J. Ichthyol.*, 2000, vol. 40, no. 2, pp. 131–133.

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

Roslyi, Yu.S., *Dinamika populyatsii i vosпроизводство tikhookeanskikh lososei v basseine Amura* (Dynamics of Populations and Reproduction of Pacific Salmon in the Amur River Basin), Khabarovsk: Khabarovskoye Knizhnoye Izd., 2002.

Semenchenko, N.N., Mechanisms of abundance self-regulation in the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 1, pp. 44–52.

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

Tyurin, P.V., "Normal" curves of the experience and rate of natural mortality of fish as a basis for fisheries regulation, *Izv. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1972, vol. 71, pp. 71–127.

Chebanov, N.A., Behavioral mechanisms of density regulation in Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* during the spawning period. 1. Analysis of the results of field experiments with producers of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, *J. Ichthyol.*, 1994, vol. 34, no. 3, pp. 374–380.

Chupakhin, V.M., Natural reproduction of the South Kuril pink salmon, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 67–77.

Beverton, R.J.H., Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations, *Marine Fisheries Section. American Fisheries Society. Special Publication 1*, Beaufort, 1994.

Поступила в редакцию 26.07.2024 г.

После доработки 14.08.2024 г.

Принята к публикации 13.09.2024 г.

*The article was submitted 26.07.2024; approved after reviewing 14.08.2024;
accepted for publication 13.09.2024*