

УДК 597.553.2.574.34

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПОЛНЕНИЯ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) ОСТРОВА ИТУРУП

© 2023 г. В. И. Островский¹, *, А. М. Каев²

¹Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

²Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: Ostrovskiy@tinro.khv.ru

Поступила в редакцию 17.06.2022 г.

После доработки 15.07.2022 г.

Принята к публикации 18.07.2022 г.

На основе данных о численности 53 поколений горбуши *Oncorhynchus gorbusha* о-ва Итуруп (производители на нерестилищах, покатная молодь и возврат половозрелых рыб) путём нелинейного регрессионного анализа построена модель, описывающая зависимость численности половозрелых потомков горбуши от начальной численности поколений и влияния внешних факторов. Моделью объяснимо около 80% изменчивости пополнения, причём оно в большей степени зависит от влияния внешних факторов, действующих в пресноводный период жизни. Наиболее тесно изменчивость пополнения связана с факторами, ассоциированными с гидрологическим режимом рек. Зависимость пополнения от количества скатывающейся с нерестилищ молоди, описываемая кривой куполообразной формы, свидетельствует о лимитирующем влиянии плотностных факторов на становление численности горбуши в течение морского периода жизни. При этом не выявлено статистически значимого влияния количества молоди, выпускаемой с рыбоводных заводов, на динамику численности пополнения.

Ключевые слова: горбуша, динамика численности, моделирование, вероятные факторы, остров Итуруп.

DOI: 10.31857/S0042875223030153, **EDN:** BYVWZA

Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* – высокочисленный вид, во многом определяет результаты лососёвого промысла на российском Дальнем Востоке. Велико её значение и на о-ве Итуруп, который по среднемноголетнему вылову этого вида занимает второе место в Сахалино-Курильском регионе после юго-восточного побережья о-ва Сахалин. Однако численность рыб, возвращающихся на нерест после нагула в морских водах (возврат), на Итурупе вдвое выше, чем на юго-восточном побережье Сахалина в расчёте как на единицу площади нерестилищ, так и на одного условного производителя в реках (Каев, 2022). Большая численность горбуши на Итурупе является следствием весьма благоприятных условий воспроизводства. В реках они связаны с высокой долей грунтовых вод в баланс речного годового стока, что в сочетании с мягкими снежными зимами способствует выживанию потомства в эмбриональный и личиночный периоды развития (Чупахин, 1975). А после ската из рек благоприятные условия нагула обеспечиваются как высокой продуктивностью

морских вод в районе южных Курильских о-вов (Бродский, 1955, 1959; Uda, 1963; Рассашко, Кайгородов, 1977; Налетова и др., 1997; Шунтов, 2001), так и плотными скоплениями зоопланктона непосредственно у побережья Итурупа в зоне обитания мальков (Ефанов и др., 1990; Каев, Чупахин, 2002; Чебанова и др., 2018). Наличие таких условий позволило отнести Итуруп к зоне экологического оптимума воспроизводства горбуши (Глубоковский, 1995; Gritsenko, Klovach, 1998). Тем не менее и для этого острова характерны большие межгодовые изменения численности возвратов – от 1.6 до 33.1 млн экз. в 1978–2021 гг. (Каев, 2022), которые не всегда удавалось предвидеть при разработке промысловых прогнозов. Так, в процессе реализации прогнозов в 1980–2010 гг. в восьми случаях фактические уловы в 1.5 раза отклонялись от прогнозной величины, а в трёх случаях разница превысила двукратный уровень (Каев, 2011).

Классическими однофакторными моделями не удаётся удовлетворительно аппроксимировать зависимость возврата от численности производи-

телей (родителей), так как помимо ошибок оценки численности родителей и потомков существует множество природных факторов, влияющих на становление численности лососей (Коновалов, 1985), в то время как в процессе мониторинга условий воспроизводства регистрируют лишь некоторые из них. Свою долю неопределённости вносит заводское разведение горбуши, объёмы которого весьма существенны на Итурупе — примерно 40% суммарной численности скатывающейся из рек молоди дикого и заводского происхождения, причём с амплитудой этой доли для разных поколений от 14 до 78% (Каев, 2022). Проблема в том, что существуют разные точки зрения на роль заводского разведения горбуши в формировании её промыслового запаса: от безоговорочного признания его весомого вклада (Хоревин, 1994; Романчук, 2000) до сомнений в его эффективности (Mogita et al., 2006; Каев, 2012). Данные отолитного маркирования особей заводского происхождения до сих пор не внесли ясность в этот вопрос, свидетельствуя скорее всего о более высокой выживаемости рыб дикого происхождения (Стекольщикова, 2015).

Численность популяций зависит от рождаемости, определяющей начальную численность поколений, и от смертности, во многом зависящей от климатических условий. Попытки описания динамики численности, зависящей от двух факторов, однофакторными моделями корректны лишь при допущении постоянства фактора, не включённого в модель. Так, классические модели запас—пополнение анализируют влияние на динамику единственного фактора, определяющего начальную численность поколений, что может быть справедливым лишь при постоянстве климатических условий, влияющих на смертность рыб (Максименко, Антонов, 2003). Однако во многих исследованиях убедительно показана зависимость изменчивости численности поколений лососей в связи с различными климатическими индексами (Klyashtorin, 2001; Кляшторин, Любушин, 2005; Котенев и др., 2010, 2015; Бугаев, Тепнин, 2011; Бугаев и др., 2021). Результаты таких работ, в противоположность результатам работ на основе моделей запас—пополнение, отражают вторую составляющую динамики численности — смертность.

Вероятно, в периоды относительно стабильной численности нерестовой части запаса пополнение сильнее зависит от влияния внешних факторов, в периоды относительно стабильных условий воспроизводства — от численности производителей, но вопрос о соотношении ролей этих факторов в формировании пополнения пока остаётся открытым (Максименко, Антонов, 2003). При анализе открытых систем данный вопрос может быть решён только с привлечением методов математического моделирования.

Цель работы — проанализировать причины изменчивости возврата горбуши о-ва Итуруп. Полагаем, что достижение поставленной цели позволит оценить степень влияния начальной численности поколений и климатических факторов на формирование подходов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Множественный регрессионный анализ выполнили на основе многолетних данных о численности горбуши на разных этапах жизненного цикла (заход производителей на нерестилища, покатная миграция молоди, возврат рыб соответствующих поколений) и доступных сведений, характеризующих условия воспроизводства этого вида в реках и нагула молоди в прибрежных водах о-ва Итуруп. Учитывая моноцикличность и за редкими исключениями двухлетний жизненный цикл горбуши, термин “возврат” в равной степени обозначает как численность поколения при завершении морского периода жизни, так и численность пополнения, ибо возврат полностью состоит из впервые созревающих рыб.

Численность скатившейся из рек молоди определяли по данным её выпусков с лососёвых рыбозаводов (ЛРЗ) и числа покатников дикого происхождения, которое рассчитывали по результатам учёта в реках Рыбцкая (СахНИРО) и Оля (Сахалинский филиал Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов — далее Сахрыбвод), адаптированным к небольшим рекам методом выборочных обловов (Воловик, 1967; Каев, 2010). Данные учёта экстраполировали на другие реки через индекс ската, характеризующий соотношение в контрольных реках численности заходов производителей и последующего ската молоди (Каев и др., 2020). Численность горбуши в возвратах поколений оценивали по величине уловов и заходах производителей в реки. Данные по биомассе вылова соответствуют официальной статистике. Расчёт числа выловленных рыб по пятидневкам осуществляли на основе их средней массы, определённой при биологических анализах горбуши из промысловых уловов. Оценку численности производителей на нерестилищах осуществляли сотрудники Сахрыбвода с помощью визуального учёта при пешем обходе рек. В малых водотоках вели тотальный подсчёт рыб, в крупных определяли плотность скопления производителей на отдельных площадках нерестилищ с дальнейшей экстраполяцией результатов на весь нерестовый фонд вида (Шевляков и др., 2013). В процессе стандартизации этих данных для оценки суммарного захода рыб на нерестилища использовали результаты обследования так называемых реперных рек, имеющих важное значение в воспроизводстве горбуши, обследование которых

проводят за некоторым исключением ежегодно. Таким образом систематизировали данные по численности рыб в поколениях 1976–2019 гг. нереста (Каев, 2022). Для поколений 1967–1975 гг. нереста выполнили стандартизированный расчёт только числа выловленных рыб, уточнения по численности производителей на нерестилищах в реперных реках не внесли из-за утери первичных результатов обследований. В процессе корректировки ранее проведённых расчётов суммарных заходов производителей в реки в 1976–2007 гг. отклонения от первоначальных величин составили от -3.6 до 0.8% , в среднем -0.7% . Столь небольшие расхождения не могли существенно исказить тенденции в изменениях численности производителей, вследствие чего в анализе использовали ранее полученные данные по суммарному заходу производителей в реки о-ва Итуруп в 1967–1975 гг. (Каев, Чупахин, 2003), что позволило удлинить ряд с 44 до 53 анализируемых поколений.

О погодно-климатических условиях в районе воспроизводства (среднемесячные значения температуры воздуха, сумма месячных осадков, максимальное количество суточных осадков в разных месяцах) судили по данным метеопункта, расположенного на о-ве Итуруп (синоптический индекс станции 32174, координаты: $45^{\circ}15'$ с.ш., $147^{\circ}53'$ в.д.; <http://www.pogodaiklimat.ru/history/32174.htm>. Version 01/02/2022). Метеопункт расположен практически в центральной части зоны воспроизводства горбуши на охотоморском побережье острова, в пределах которой естественное воспроизводство и заводское разведение вида обеспечивают формирование промыслового запаса (Каев, 2022). Из-за отсутствия сведений по метеоусловиям в отдельные годы из 53 поколений горбуши с учётом этих условий для анализа доступны данные только для 51 поколения. О температуре поверхности моря (SST) с мая по июль, то есть в период обитания молоди горбуши в морском побережье острова (Каев, Чупахин, 2002), судили по данным спутникового зондирования акватории между $44^{\circ}48'$ и $46^{\circ}42'$ с.ш. и $146^{\circ}12'$ и $148^{\circ}06'$ в.д., взятых на сайте NOAA Earth System Research Laboratory (Kalnay et al., 1996). Значения SST указанного полигона соответствовали непосредственным измерениям температуры воды в бух. Китовая, судя по имеющимся данным за 1968–1995 гг. ($r = 0.71$, $p < 0.001$).

Первичный выбор факторных переменных основан на анализе диаграмм рассеяния, сглаженных полиномом 2-й степени. Критерием для выбора служили значения скорректированных коэффициентов детерминации (R^2), этим же критерием оперировали при определении последовательности включения переменных в модель на основе анализа остатков. Усложнение модели за счёт дополнительных переменных вели при условии статистически значимого увеличения доли дисперсии зависимой переменной, объяснённой влия-

нием анализируемого фактора (Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007). Увеличение этой доли принимали статистически значимым, если нулевая гипотеза об отсутствии такого увеличения, оценённая по критерию Фишера, отвергалась с вероятностью не менее 95%. Тесная корреляционная связь между отобранными переменными не выявлена, что позволяет рассматривать их в качестве отдельных статистических признаков. Значения коэффициентов уравнений подбирали методом итераций.

При выявлении возможных факторов, влияющих на изменения численности пополнения у лососей рода *Oncorhynchus*, в качестве исходной величины обычно принимают число рыб, пропущенных в реки для нереста (Островский, Пономарев, 2009, 2020). Однако на Итурупе очень велика доля молоди заводского происхождения, что может существенно отразиться на расчётных значениях выживаемости рыб разных поколений, принимая во внимание отсутствие достоверных оценок выживаемости рыб дикого и заводского происхождения. Поэтому в качестве исходных величин использовали численности молоди, скатившейся с нерестилищ и выпущенной с ЛРЗ. Уровень точности оценок заходов производителей в реки и ската молоди с нерестилищ примерно одинаков. Учёт производителей осуществляют во многих реках, однако его проводят методом визуального подсчёта рыб при пешем обходе (наличие субъективности). Учёт покатной молоди методом выборочных обловов даёт результаты, близкие к реальным, но проводят его всего в двух реках (Каев, 2022). При экстраполяции полученных данных на другие реки через индекс, отражающий число покатников как потомков одного условного производителя, возможно появление ошибок, связанных как с неточностью визуального подсчёта производителей, так и с разной плотностью заполнения ими нерестилищ. Однако есть основания полагать, что потенциальная потеря потомства в результате разрушения уже существующих гнёзд или стресса производителей при их сверхплотных скоплениях (Коновалов, 1989; Островский, 1995) не столь значима для Итурупа в условиях высокой интенсивности промысла, когда численность производителей на нерестилищах, как правило, находится около или ниже оптимума (Каев, 2022). Для краткости изложения молодь дикого и заводского происхождения именуется как дикая и заводская.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Связь численности половозрелых потомков с изменчивостью практически всех факторных переменных либо не выявлена, либо относительно слабая. Наиболее сильно возврат зависит от численности дикой молоди. Эту зависимость аппроксимировали несколькими вариантами уравнений —

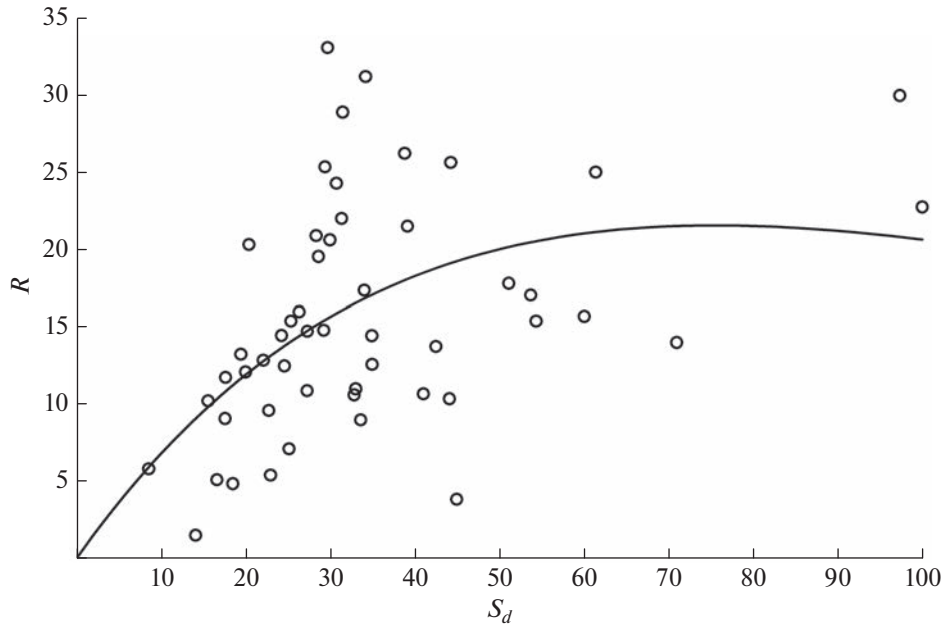


Рис. 1. Зависимость возврата горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (R , млн экз.) о-ва Итуруп от численности дикой молоди (S_d , %), сглаженная уравнением (1) (см. текст и табл. 1).

Рейша с соавторами, Людвиг—Уолтерса, Бивертон—Холта (Максименко, Антонов, 2003), степенной функцией, полиномом второй степени, но наилучшая аппроксимация (рис. 1), в том числе и в окончательном варианте модели, достигнута при использовании уравнения Рикера (1979), по этой причине оно выбрано в качестве исходного для построения модели:

$$R = aS_d \exp(-S_d/b), \quad (1)$$

где (здесь и далее) R – возврат, тыс. экз., S_d – нормированная (выраженная в процентах от наибольшего значения, как и все факторные переменные в последующих уравнениях) численность дикой молоди. Здесь и в последующих формулах: $a-h$ – коэффициенты уравнений, значения которых приведены в таблицах.

Детерминация пополнения уравнением (1) относительно невысока ($R^2 = 0.215$, но регрессия статистически значима на уровне 0.00061, $F = 13.420$, табл. 1). Распределение остатков регрессии (разность фактических и расчётных значений пополнения) не обладает значимыми эксцессом ($E_x = 0.156$, $T_{E_x} = 0.238$) и асимметрией ($A_s = 0.455$, $T_{A_s} = 1.364$), т.е. не сильно отклоняется от закона нормального распределения. Таким образом, результаты аппроксимации пополнения уравнением (1) можно признать удовлетворительными.

Отклонения (D_1) фактической численности пополнения (R) от теоретической (Rt_1 , линия регрессии, рис. 1) рассчитывали по формуле: $D_1 = R/Rt_1$. Попытки связать эти отклонения с количеством

заводской молоди как в данном случае, так и на последующих этапах построения модели оказались безуспешными. Наиболее тесно отклонения от регрессии 1 связаны с изменчивостью максимальных суточных осадков в октябре (в год нереста) и в мае (в год покатной миграции молоди). Эти зависимости, по-видимому, отражают уровни осенних и весенних паводков, сходным образом отрицательно влияющих на численность поколений. По этой причине для большей “компактности” модели значения этих признаков перед нормированием суммировали, и зависимость отклонений (D_1) от их изменчивости (рис. 2) выражали экспоненциальной функцией:

$$D_1 = a \exp(-cM), \quad (2)$$

где M – сумма максимальных значений суточного количества октябрьских осадков в год нереста и майских значений в год покатной миграции. Значения коэффициентов уравнения и результаты дисперсионного анализа приведены в таблице 1.

Зависимость возврата от двух факторов (S_d и M) описали уравнением:

$$R = aS_d \exp(-(S_d/b + cM)). \quad (3)$$

Совместным влиянием численности дикой молоди и максимального количества суточных осадков объяснимо 36.8% дисперсии численности пополнения, гипотеза о равенстве коэффициентов нулю маловероятна ($p = 1.6 \times 10^{-5}$, табл. 1). Обоснованность включения в модель переменной M

Таблица 1. Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (1–3) (см. текст)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы		
	(1), $R(S_d)$	(2), $D_1(M)$	(3), $R(S_d, M)$
$a \pm ASE$	777.149 ± 103.842	1.521 ± 0.180	1301.26 ± 235.720
$b \pm ASE$	75.510 ± 16.572		64.974 ± 11.058
$c \pm ASE$		0.009 ± 0.003	0.010 ± 0.003
Дисперсионный анализ уравнений			
$D_c : k_c$	2797670000 : 50	8.773 : 50	2797670000 : 50
$D_r : k_r$	2195120000 : 49	6.861 : 49	1768000000 : 48
R^2	0.215	0.218	0.368
F	13.420	13.660	13.975
p	0	0	0
SE	6762.5	0.378	6133.3
Анализ остатков уравнений			
$M \pm SE$	17.641 ± 927.806	0.001 ± 0.052	59.188 ± 832.624
As	0.455	0.290	-0.491
Ex	0.156	1.685	1.219
T_{A_s}	1.364	0.871	-1.473
T_{Ex}	0.238	-0.353	1.862

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: D_r, D_c – остаточная и общая скорректированная сумма квадратов отклонений; k – число степеней свободы, ASE – асимптотическая стандартная ошибка, стандартная ошибка коэффициента асимметрии (SE) равна 0.333, эксцесса – 0.655.

подтверждается высоким значением критерия Фишера ($F = 11.6, p < 0.01$).

Описанный алгоритм построения модели и анализа результатов полностью повторяется на последующих этапах усложнения. Отклонения фактической численности возврата от численности, рассчитанной по уравнению (3) (D_2), оказались наиболее тесно связанными с нормированным порядковым номером года нереста рыб (Y). В наблюдаемом диапазоне значений Y эта связь в графическом отображении имеет куполообразный вид (рис. 3). Скорее всего зависимость $D_2(Y)$ отражает влияние долгопериодных циклических изменений условий воспроизводства на возврат, но в рассматриваемом диапазоне значений факторной переменной удовлетворительное описание ($R^2 = 0.213, F = 6.573, p = 0.003$, табл. 2) достигается уравнением вида:

$$D_2 = a \exp(-((Y - d)/e)^2). \quad (4)$$

Зависимость пополнения от численности дикой молодежи (S_d), максимумов суточных осадков (M) и нормированного порядкового номера года нереста (Y) описали уравнением:

$$R = a S_d \exp\left(-\left(S_d/b + cM + ((Y - d)/e)^2\right)\right). \quad (5)$$

Значения коэффициентов и анализ уравнения (5) приведены в табл. 2.

Дополнение уравнения (3) переменной Y статистически значимо ($F = 11.9, p < 0.01$) улучшает описание изменчивости пополнения, коэффициент детерминации увеличивается с 0.368 (табл. 1) до 0.498 (табл. 2). Отклонения от этого уравнения (D_3) закономерно изменяются соответственно сумме осадков (рис. 4) в октябре в год нереста (O):

$$D_3 = a \exp(-((O - f)/g)^2). \quad (6)$$

Уравнение (6) описывает 31.3% дисперсии отклонений от уравнения 5, гипотеза о равенстве коэффициентов нулю отвергается на высоком ($F = 10.9; p = 0.0001$) уровне (табл. 2).

Уравнение, включающее четыре факторные переменные, представлено в виде:

$$R = a S_d \exp\left(-\left(S_d/b + cM + ((Y - d)/e)^2 + ((O - f)/g)^2\right)\right). \quad (7)$$

Дополнение уравнения (5) фактором O статистически значимо увеличивает долю объяснённой дисперсии пополнения ($F = 37.8, p < 0.01$) на 23.2% – с 49.8 (табл. 2) до 73.0% (табл. 3).

Последним фактором в модель включена средняя температура воздуха в апреле (T) в год миграции молодежи в море (рис. 5) – по мере увеличения значений этого признака численность пополнения уменьшается. Отклонения от регрессии 7 (D_4), свя-

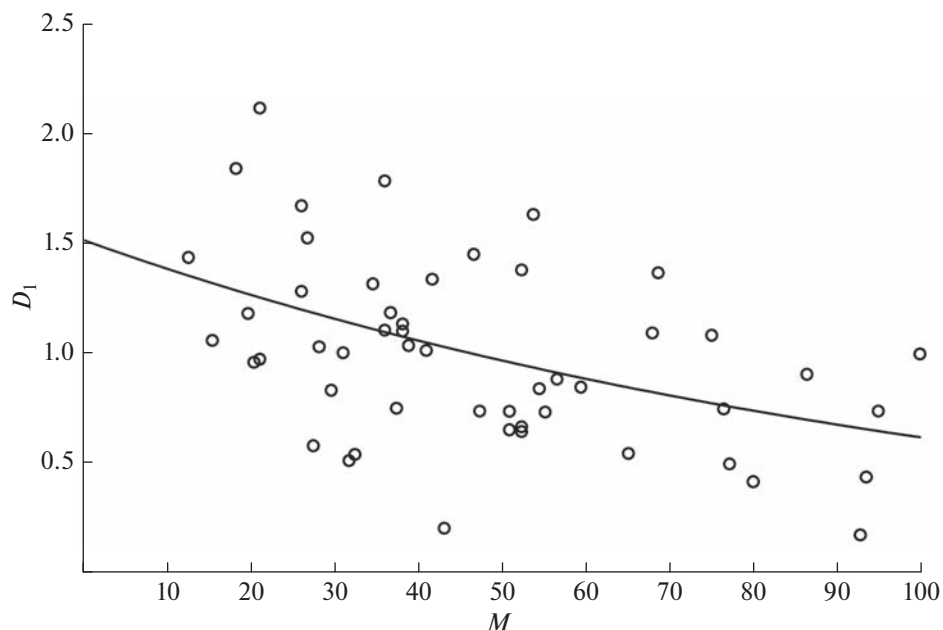


Рис. 2. Связь отклонений от регрессии (1) (D_1) с суммой максимальных значений суточных осадков (M , %) в октябре в год нереста и в мае в год покатной миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, сглаженная уравнением (2) (см. текст и табл. 1).

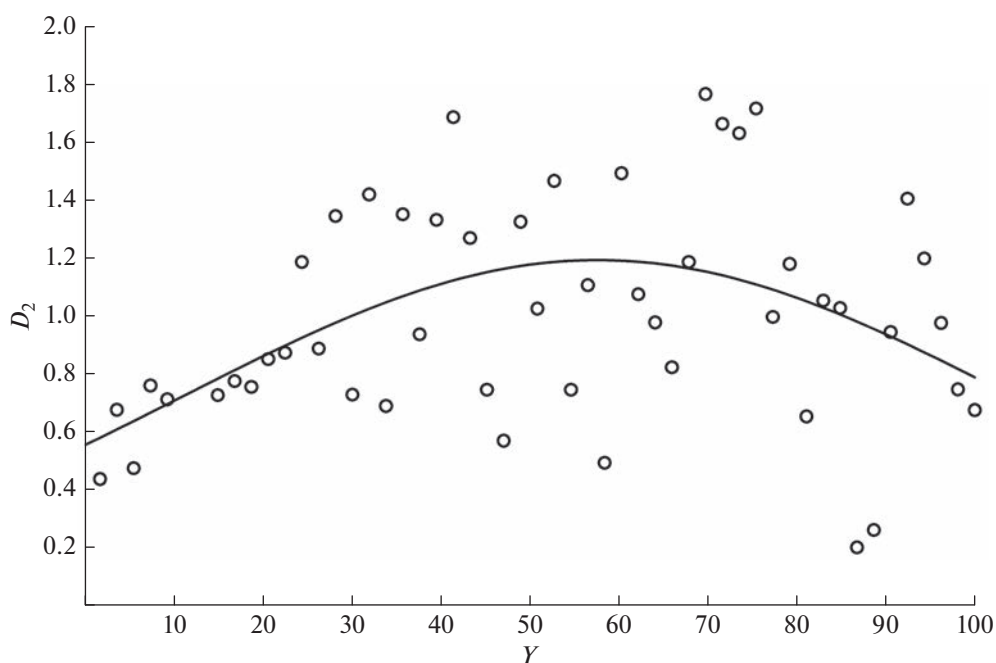


Рис. 3. Связь отклонений от регрессии (3) (D_2) с порядковым номером года нереста (Y , %) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, сглаженная уравнением (4) (см. текст и табл. 2).

занные с изменчивостью этого фактора, выразили уравнением:

$$D_4 = a \exp(-hT). \quad (8)$$

Влиянием средней температуры воздуха объяснимо всего 11.8% дисперсии отклонений от ре-

грессии (7) (табл. 3), но гипотеза о равенстве коэффициентов нулю отвергается с вероятностью 98.6% ($F = 6.6$). Решение использовать эту переменную связано с надеждой выявить связь отклонений пополнения с влиянием количества заводской молоди, для чего пытались исключить влияние всех воз-

Таблица 2. Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (4–6) (см. текст)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы		
	(4), $D_2(Y)$	(5), $R(S_d, M, Y)$	(6), $D_3(O)$
$a \pm ASE$	1.195 ± 0.076	1607.620 ± 281.549	1.119 ± 0.051
$b \pm ASE$		58.305 ± 8.928	
$c \pm ASE$		0.010 ± 0.003	
$d \pm ASE$	50.707 ± 4.440	61.650 ± 6.122	
$e \pm ASE$	65.827 ± 10.719	71.467 ± 13.381	
$f \pm ASE$			42.615 ± 3.359
$g \pm ASE$			46.191 ± 7.496
Дисперсионный анализ уравнений			
$D_c : k_c$	$7.209 : 50$	$2797670000 : 50$	$5.046 : 50$
$D_r : k_r$	$5.656 : 48$	$1405390000 : 46$	$3.466 : 48$
R^2	0.215	0.498	0.313
F	6.573	11.408	10.934
p	0.003	0.000	0.000
SE	0.347	5588.5	0.272
Анализ остатков уравнений			
$M \pm SE$	0 ± 0.047	65.265 ± 742.326	0.010 ± 0.037
As	-0.225	-0.491	0.092
Ex	-0.101	1.291	-0.541
T_{A_s}	-0.676	-1.473	0.276
T_{Ex}	-0.154	1.862	-0.826

можных маскирующих факторов из числа имеющихся в нашем распоряжении. Однако, как и на предыдущих этапах построения модели, такая связь не выявлена.

Несмотря на относительно слабую связь пополнения с факторной переменной T , дополнение уравнения (7) влиянием этого фактора статистически значимо ($F = 11.37, p < 0.01$) увеличивает долю объяснённой дисперсии пополнения на 5.6% (табл. 3). Итоговая модель представлена в виде:

$$R = aS_d \exp\left(-\left(S_d/b + cM + ((Y-d)/e)^2 + ((O-f)/g)^2 + hT\right)\right). \quad (9)$$

Суммарным влиянием всех факторных переменных объяснимо 78.6% дисперсии возврата. Распределение остатков модели практически не отличается от гауссовского ($T_{A_s} = 1.003, T_{Ex} = -0.89$, табл. 3).

Временная изменчивость пополнения, рассчитанная по уравнению (9), хорошо согласуется с фактическими данными (рис. 6), коэффициент парной корреляции Пирсона между сравниваемыми рядами составляет 0.887. В целом результаты по-

строения модели можно признать удовлетворительными.

Судя по изучению двух популяций горбуши и трёх популяций кеты *O. keta*, воспроизводящихся в реках Хор (бассейн р. Амур), Мы и Иска (впадают с материкового побережья соответственно в Амурский лиман и в Сахалинский залив), основную роль в динамике численности покатной молоди играет её начальная численность, определяемая числом производителей на нерестилищах (Островский, 2014). Внешние факторы в определении численности покатной молоди второстепенны, причём видовая реакция на эти факторы несколько различна – численность поколений кеты сильнее зависит от количества осадков, горбуши – от температуры воздуха. Полученные результаты по горбуше о-ва Итуруп подтверждают первостепенную роль количества молоди, скатывавшейся с нерестилищ (S_d), в формировании численности поколений. Исключение этой переменной из уравнения (9) приводит к значительному уменьшению величины скорректированного коэффициента детерминации модели и к слишком большим ошибкам коэффициентов. В отличие от горбуши указанного выше материкового побережья возврат рыб этого вида на о. Итуруп сильнее

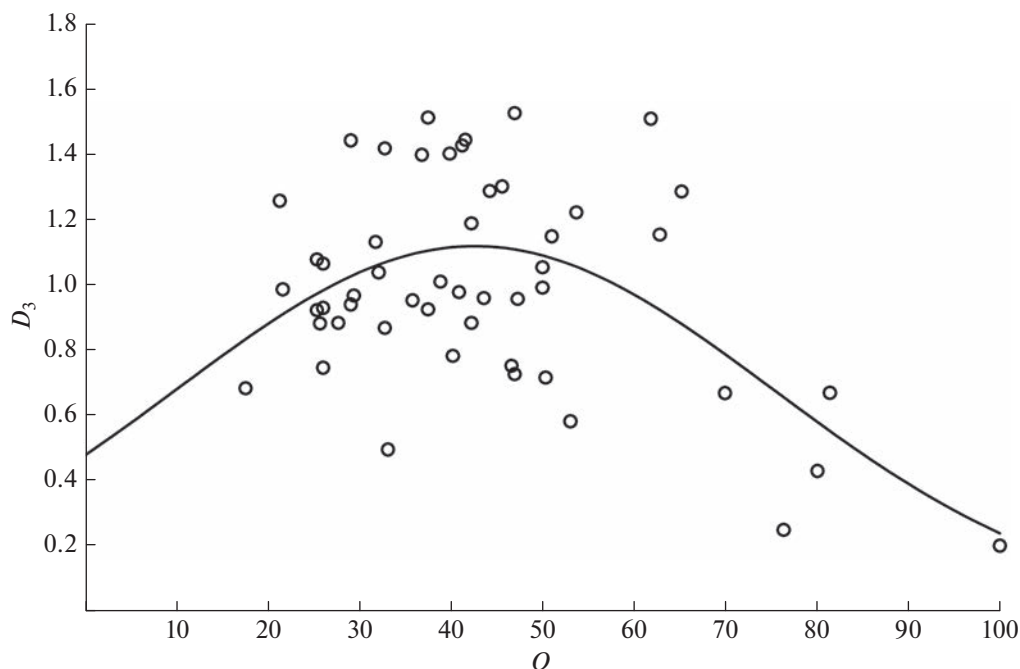


Рис. 4. Связь отклонений от регрессии (5) (D_3) с суммой осадков в октябре (O , %) в год нереста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, сглаженная уравнением (6) (см. текст и табл. 2).

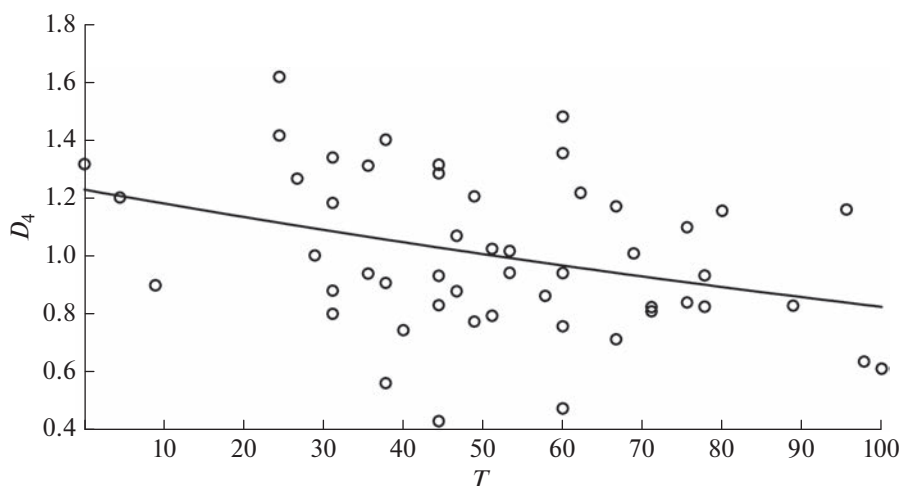


Рис. 5. Зависимость отклонений от регрессии (7) (D_4) от средней температуры воздуха в апреле (T , %) в год покатной миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, сглаженная уравнением (8) (см. текст и табл. 3).

зависит не от температуры воздуха, а от количества осадков, что вполне согласуется с особенностью местного климата. Он типично морской — сырой, без резких морозов зимой и сильной жары летом, для него характерно большое количество атмосферных осадков (Рыбы ..., 2012). Поэтому вполне вероятно, что значения температуры воздуха при присущих им небольших колебаниях не выходят за пределы оптимума для воспроизводства горбуши, в то время как сравнительно частое

прохождение тайфунов определяет высокую изменчивость количества дождевых осадков.

Отметим принципиальную разницу в характере связи возврата с максимальными суточными значениями осадков (M) и суммой месячных осадков (O). Первый признак характеризует уровень паводка. Независимо от того, происходит он в октябре (в год нереста) или в мае (в год покатной миграции молоди), чем больше суточное количество осадков, тем сильнее паводок и тем меньше

Таблица 3. Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (7–9) (см. текст)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы		
	(7), $R(M, Y, O)$	(8), $D_4(T)$	(9), $R(M, Y, O, T)$
$a \pm ASE$	2154.096 \pm 288.403	1.229 \pm 0.102	2713.42 \pm 360.244
$b \pm ASE$	56.640 \pm 5.827		54.989 \pm 5.041
$c \pm ASE$	0.012 \pm 0.002		0.011 \pm 0.002
$d \pm ASE$	61.497 \pm 3.454		64.670 \pm 3.508
$e \pm ASE$	62.457 \pm 7.012		62.337 \pm 6.358
$f \pm ASE$	42.741 \pm 2.806		41.224 \pm 3.493
$g \pm ASE$	44.210 \pm 5.705		49.332 \pm 7.370
$h \pm ASE$		0.004 \pm 0.002	0.005 \pm 0.001
Дисперсионный анализ уравнений			
$D_c : k_c$	2797670000 : 50	3.602 : 50	2797670000 : 50
$D_r : k_r$	756240000 : 44	3.177 : 49	598096000 : 43
R^2	0.730	0.118	0.786
F	19.827	6.556	22.562
p	0	0.014	0
SE	4193.7	0.257	3773.6
Анализ остатков уравнений			
$M \pm SE$	7.514 \pm 544.576	0 \pm 0.035	60.721 \pm 484.225
As	0.313	-0.020	0.334
Ex	-0.572	-0.299	-0.582
T_{A_s}	0.940	-0.061	1.003
T_{Ex}	-0.873	-0.457	-0.890

возврат (рис. 2). Повышенные осадки могут приводить к подвижкам грунта вплоть до вымывания из него икринок (осень), а также не полностью “созревших” для миграции мальков (весна), снижая их выживаемость в море. Так, при раскопке площадок на нерестилищах горбуши в р. Кура (южная часть о-ва Сахалин) в ноябре 2009 г. после прохождения мощного паводка не обнаружено живых зародышей, в итоге весной следующего года был крайне слабый скат молоди из этой реки (Каев, 2018), а при обловах молоди в р. Курилка (о. Итуруп) установлено, что во время высокого паводка более половины покнатников при скатывании имели остатки желточного мешка, составлявшего в среднем 35% массы тела (Чупахин, 1975).

Отрицательное влияние второго признака (O) на пополнение проявляется только при дефиците и избытке месячной суммы ноябрьских осадков (рис. 4). В этом случае куполообразная форма кривой связана с двумя процессами, протекающими при нарастании количества осадков. Прежде всего, это накопление влаги в почве, способствующее увеличению выживаемости эмбрионов в нерестовых гнёздах за счёт хорошей фильтрации воды (Чупахин, 1986), однако большие осад-

ки вызывают паводки, приводящие к гибели эмбрионов из-за размыва грунта на нерестилищах (Каев, 2018). В нашем распоряжении не было сведений по уровенному режиму рек или расходам воды, так как при их наличии, вероятно, можно было бы более точно описать изменчивость возврата, чем по косвенным признакам (осадки).

Единственный выявленный фактор, связанный с температурой воздуха в апреле в год покатной миграции (T), по-видимому, проявляется в изменчивости скорости таяния снега и, соответственно, уровня весеннего паводка. Располагая сведениями о температуре поверхности моря с мая по июль, мы предполагали, что с понижением температуры воды возвраты могут уменьшаться вследствие снижения выживаемости молоди на ранних стадиях жизненного цикла (Карпенко, 1998). Однако ни на одном этапе построения модели связь остатков регрессий с данным фактором не выявлена. Действительно, корреляция между выживаемостью поколений (коэффициент возврата – данные по: Каев, 2022) и SST в июне ($r = -0.20$, $p > 0.05$), в течение которого из рек скатывается основная часть молоди, и в июле ($r = 0.14$; $p > 0.05$), когда мальки нагуливаются в заливах острова, практи-

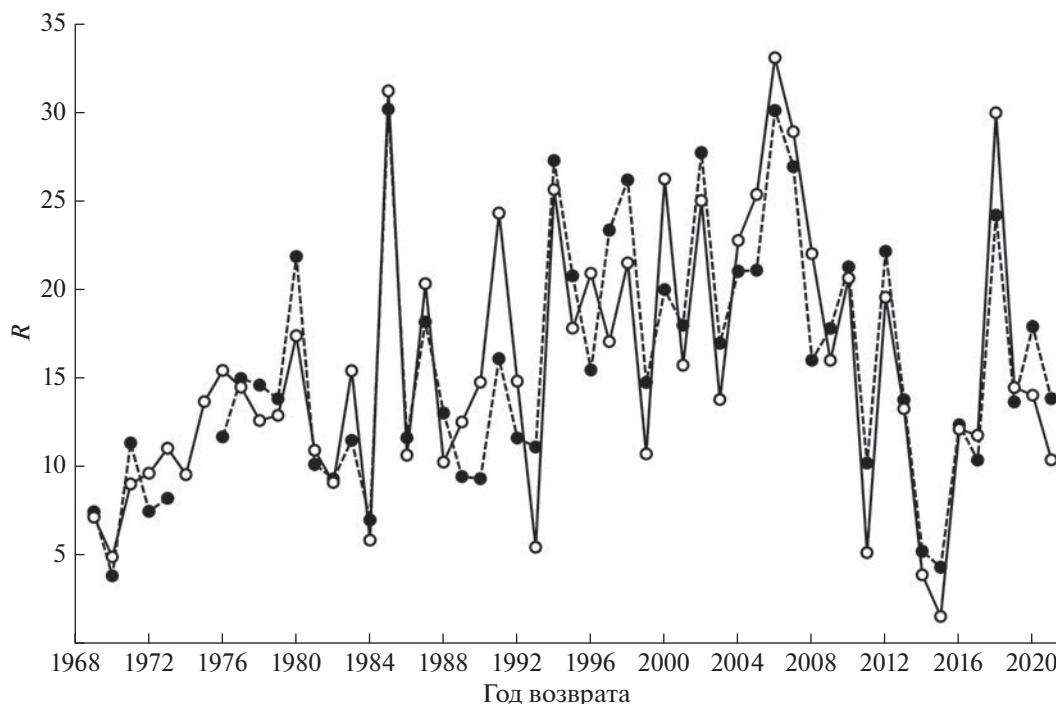


Рис. 6. Динамика фактических (—○—) и рассчитанных по уравнению (9) (см. текст и табл. 3) прогнозных (---●---) возвратов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (R , млн экз.) в 1969–2021 гг. на о-ве Итуруп.

чески отсутствует. Видимо, изменчивость температуры воды в прикурильском районе не выходит за пределы оптимума для молоди.

Характеристика общности условий воспроизводства рыб одного поколения, скорее всего, полностью не исчерпывается действием рассмотренных факторов. Вероятно, есть и иные составляющие динамики пополнения, не включённые в модель, которые медленно изменяются от года к году, что описывается переменной Y (год нереста) (рис. 3). Не исключено, что действие этих факторов проявляется в морской период жизни.

Из результатов анализа следует, что пополнение существенно определяется численностью дикой молоди, влиянием данного фактора объяснимо ~20% изменчивости пополнения (табл. 1). Суммарным влиянием всех факторов объяснимо ~80% дисперсии зависимой переменной (табл. 3), следовательно, в целом пополнение горбуши о-ва Итуруп в большей степени зависит от влияния внешних факторов, чем от начальной численности поколений. По этой причине увеличение “урожая” горбуши за счёт искусственного увеличения начальной численности поколений может нести связанные с этим риски.

Логика искусственного увеличения пополнения горбуши за счёт заводского разведения основана на парадигме прошлого века о прямой связи пополнения с начальной численностью поколений (Леванидов, 1964, 1969; Никольский, 1974).

Это положение принимали как аксиому, а примеры слабого положительного эффекта рыбоводства или его отсутствие (Каев, Игнатъев, 2015; Радченко, 2021) в рамках существующей парадигмы могли быть отнесены только к несовершенству или нарушениям технологии рыборазведения. В то же время следует иметь в виду, что численность живых организмов определяется балансом рождаемости и смертности, которые в свою очередь могут зависеть от плотностных факторов. Поэтому увеличение рождаемости за счёт рыбоводства может быть оправдано лишь при отсутствии факторов, лимитирующих численность поколений на более поздних стадиях онтогенеза.

В нашем случае, как и во многих других (Островский, 2018), зависимость пополнения от численности дикой молоди описывается кривой куполообразной формы. Из этого следует, что пополнение лимитируется плотностными факторами, снижающими выживаемость горбуши после её миграции в море. Причём, судя по характеристикам роста рыб, действие этих факторов проявляется в основном при нагуле молоди в прибрежных морских водах (Каев, 2021). Следовательно, искусственное увеличение её численности за счёт деятельности ЛРЗ может быть не только рискованным по причине слабой зависимости пополнения от численности такой молоди, но и может привести к обратному эффекту — снижению пополнения, если суммарная численность заводской и дикой молоди начинает

превышать критический уровень, определяемый “ёмкостью среды”, что, похоже, и произошло на о-ве Итуруп в последние годы (Каев и др., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Существенное значение в формировании пополнения горбуши о-ва Итуруп в рассмотренный период принадлежало начальной численности поколений, однако в решающей степени оно зависело от воздействия внешних факторов. Зависимость численности пополнения от численности покатной молоди в графическом отображении имеет куполообразную форму, что свидетельствует о наличии плотностных факторов, действующих после миграции молоди в море и ограничивающих рост пополнения. То есть численность пополнения может быть малой как по причине дефицита молоди, так и по причине её избытка.

Отклонения в регрессионной зависимости численности пополнения от численности дикой молоди были наиболее тесно связаны с количеством максимальных суточных осадков в октябре (в год нереста) и в мае (в год покатной миграции) — с увеличением значений этих признаков пополнение уменьшалось. Регрессионный анализ не даёт ответа о природе причинно-следственных связей, можно лишь предположить, что данный фактор отражает уровень паводков, отрицательно влияющих на выживаемость рыб.

Отклонения от регрессии, включающей обе факторные переменные (численность молоди и максимумы суточных осадков), частично объяснимы влиянием переменной “год нереста”. Характер этой зависимости позволяет предположить наличие циклической составляющей в динамике численности, которую невозможно объяснить влиянием первых двух факторов. Природа этого фактора не известна, он лишь подчёркивает большее сходство пока не известных условий, влияющих на воспроизводство смежных поколений, по сравнению с условиями воспроизводства поколений, далеко отстоящих друг от друга по временной шкале. Не исключено, что этот фактор влияет на пополнение в морской период жизни горбуши.

Отклонения от регрессии, включающей три перенумерованные переменные, статистически значимо ($p = 0.003$) связаны с изменчивостью суммарного количества осадков в октябре в год нереста. Судя по характеру зависимости можно предположить, что она характеризует общий уровень накопления влаги в предзимний период: по мере её накопления пополнение увеличивается, но при избытке — уменьшается.

Последний фактор — средняя температура воздуха в апреле в год миграции молоди в море, с ростом значений этого фактора пополнение уменьшается. Можно предположить, что данный фак-

тор ассоциирован со скоростью таяния снега и, соответственно, с уровнем весеннего паводка.

Три из пяти включённых в модель факторов косвенно свидетельствуют о существенном влиянии гидрологического режима рек на пополнение, четыре из пяти — о том, что основная причина изменчивости пополнения связана с факторами, действующими в пресноводный период жизни, что ориентирует на перспективные направления исследований динамики численности горбуши о-ва Итуруп.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.М. Чупахину, заложившему основы изучения воспроизводства горбуши на о-ве Итуруп в ранге ежегодного мониторинга.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование не имело спонсорской поддержки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бродский К.А.* 1955. Планктон в северо-западной части Куро-Сию и прикурильских вод Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 18. С. 124–133.
- Бродский К.А.* 1959. Зоопланктон морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 6. С. 6–46.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б.* 2011. Оценка влияния некоторых климатических факторов на численность азиатских стад горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 67–87.
- Бугаев А.В., Фельдман М.Г., Тепнин О.Б., Коваль М.В.* 2021. Аномалии температуры поверхности воды в западной части северной Пацифики — потенциальный климатический предиктор прогнозирования численности тихоокеанских лососей Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 46–62. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-46-62>
- Воловик С.П.* 1967. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Глубоковский М.К.* 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Дрейнер Н.Р., Смит Г.* 2007. Прикладной регрессионный анализ. М.: Вильямс, 912 с.
- Ефанов В.Н., Закирова З.М., Каев А.М. и др.* 1990. Термический режим вод и состав зоопланктона в охотоморском побережье острова Итуруп в период нагула молоди лососей // Биология морского планктона. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 53–61.
- Каев А.М.* 2010. Методические аспекты количественного учета покатной молоди лососей в реках Сахалино-Курильского региона // Изв. ТИНРО. Т. 162. С. 194–206.
- Каев А.М.* 2011. Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Там же. Т. 167. С. 32–53.
- Каев А.М.* 2018. Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе

- как следствие действия экстремальных факторов среды // Там же. Т. 192. С. 3–14.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-3-14>
- Каев А.М. 2021. Особенности роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в поколениях с разным уровнем выживаемости в морском периоде жизни // Там же. Т. 201. № 1. С. 62–75.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-62-75>
- Каев А.М. 2022. Особенности промысла и показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Там же. Т. 202. № 1. С. 71–91.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-71-91>
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И. 2015. Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 95–104.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2002. Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Тр. СахНИРО. Т. 4. С. 116–132.
- Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 801–811.
- Каев А.М., Дзен Г.Н., Сухонос П.С., Бобров И.С. 2020. Оценка численности покатной молоди горбуши в реках островов Сахалин и Итуруп в 2019 г. // Изв. ТИНРО. Т. 200. № 1. С. 82–100.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-82-100>
- Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А. 2021. К вопросу об эффективности крупномасштабного заводского разведения кеты (*Oncorhynchus keta*, Walbaum, 1792) на острове Итуруп (Курильские острова) // Биология моря. Т. 47. № 6. С. 411–420.
<https://doi.org/10.31857/S0134347521060073>
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО, 235 с.
- Коновалов С.М. 1985. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биологические исследования лососевых. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 5–25.
- Коновалов С.М. 1989. Зависимость “родители–потомки” в динамике животных (субпопуляционный уровень) // Журн. общ. биологии. Т. 50. № 5. С. 632–645.
- Котенев Б.Н., Богданов М.А., Кровнин А.С., Мурый Г.П. 2010. Изменения климата и динамика вылова дальневосточных лососей // Вопр. промысл. океанологии. Вып. 7. № 1. С. 60–92.
- Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др. 2015. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 143–161.
- Леванидов В.Я. 1964. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 55. С. 65–73.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Там же. Т. 67. 243 с.
- Максименко В.П., Антонов Н.П. 2003. Количественные методы оценки рыбных запасов. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 256 с.
- Налетова И.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. 1997. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 98–103.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Островский В.И. 1995. Запас, пополнение и динамика численности субизолятов нерки оз. Азабачье // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 5. С. 613–620.
- Островский В.И. 2014. Факторы, влияющие на численность покатной молоди тихоокеанских лососей // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 501–508.
- Островский В.И. 2018. Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* р. Иска // Изв. ТИНРО. Т. 194. С. 54–67.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-54-67>
- Островский В.И., Пономарев С.Д. 2009. Зависимость численности потомков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* от численности родителей в реках Охотского района // Там же. Т. 157. С. 120–132.
- Островский В.И., Пономарев А.С. 2020. Зависимость численности потомков кеты *Oncorhynchus keta* Охотского района от численности родителей и условий воспроизводства // Там же. Т. 200. № 3. С. 605–617.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-605-617>
- Поллард Дж. 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 344 с.
- Радченко В.И. 2021. Состояние запасов и промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* (Salmonidae, Salmoniformes) в районах их массового искусственного воспроизводства // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 140–181.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-140-181>
- Рассаико И.Ф., Кайгородов Н.Е. 1977. Качественный и количественный состав планктонных пигментов в районе Курильских островов и северо-западной части Тихого океана // Фауна прибрежных зон Курильских островов. М.: Наука. С. 5–14.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 424 с.
- Романчук Е.Д. 2000. Взаимодействие смешанных популяций горбуши искусственного и естественного воспроизводства в Сахалино-Курильском бассейне // Сб. науч. докл. конф. “Вопросы взаимодействия естественных и искусственных популяций лососей”. Хабаровск: Изд-во Хабар. отд. ТИНРО-центра. С. 96–102.
- Рыбы Курильских островов. 2012. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.
- Стеколыщикова М.Ю. 2015. Некоторые результаты мониторинга заводских стад горбуши в зал. Анива (о. Сахалин) // Изв. ТИНРО. Т. 183. С. 51–60.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-183-51-60>
- Хоревин Л.Д. 1994. Значение разведения лососей для поддержания их запасов в Сахалинской области // Матер. V Всерос. совещ. “Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 204–206.

- Чебанова В.В., Френкель С.Э., Зеленихина Г.С. 2018. Связь питания молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши *O. gorbuscha* с обилием зоопланктона в прибрежье залива Простор (о. Итуруп) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 608–616.
<https://doi.org/10.1134/S0042875218050053>
- Чупахин В.М. 1975. Естественное воспроизводство южно-курильской горбуши // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 67–77.
- Чупахин В.М. 1986. Условия формирования численности поколений горбуши острова Итуруп (Курильские острова) // Тез. докл. III Всесоюз. науч. конф. по проблемам промыслового прогнозирования (долгосрочные аспекты). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 165–166.
- Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А. и др. 2013. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Бюл. № 8 Изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 36–57.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 580 с.
- Gritsenko O.F., Klovach N.V. 1998. Regions of optimal reproduction of pink salmon // NPAFC Bull. № 1. P. 405–411.
- Kaev A.M. 2012. Wild and hatchery reproduction of pink and chum salmon and their catches in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // Environ. Biol. Fish. V. 94. № 1. P. 207–218.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9900-5>
- Kalnay E., Kanamitsu M., Kistler R. et al. 1996. The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project // Bull. Amer. Meteor. Soc. V. 77. № 3. P. 437–472.
[https://doi.org/10.1175/1520-0477\(1996\)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2)
- Klyashtorin L.B. 2001. Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting // FAO Fish. Tech. Pap. № 410. Rome: FAO, 86 p.
- Morita K., Morita Sh., Fukuwaka M. 2006. Population dynamics of Japanese pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): Are recent increases explained by hatchery programs or climatic variations? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 63. № 1. P. 55–62.
<https://doi.org/10.1139/f05-207>
- Uda M. 1963. Oceanography of the Subarctic Pacific Ocean // J. Fish. Res. Board Can. V. 20. № 1. P. 119–179.
<https://doi.org/10.1139/f63-011>