

**РАСШИРЕННАЯ МОДЕЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ
ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ ЛЕТНЕЙ КЕТЫ
(*ONCORHYNCHUS KETA*) РЕКИ АМУР**

© 2024 г. В.И. Островский (spin: 7007-6560)

*Хабаровский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО», Россия, Хабаровск, 680038
E-mail: Ostrovskiy@khabarovsk.vniro.ru*

Поступила в редакцию 7.08.2024 г.

Анализировали причины отклонений численности потомков летней амурской кеты от теоретической зависимости «родители-потомки» описываемой уравнением Рикера. Показано, что наиболее сильные отклонения вызывает количество осадков в год нереста и в год покатной миграции молоди. Второе место по силе влияния занимает предзимняя температура воздуха в год нереста. Обе объясняющие переменные положительно коррелируют с величиной отклонений. Предложено уравнение, описывающее связь численности потомков с численностью родителей, количеством осадков и температурой воздуха, удовлетворительно имитирующее динамику численности потомков. Результаты обсуждаются в связи с аналогичными результатами исследования других популяций и видов лососей. *Ключевые слова:* тихоокеанские лососи, кета летняя, *Oncorhynchus keta*, уравнение Рикера, динамика численности, влияние климата.

ВВЕДЕНИЕ

Изменчивость численности популяций – основная проблема экологии. В отношении эксплуатируемых популяций она связана с необходимостью прогнозирования состояния запасов для реализации стратегии рационального использования природных ресурсов. По определению, прогнозы разрабатываются для объектов, точный расчёт состояния которых невозможен, в том числе и для природных популяций.

Прогнозирование запасов тихоокеанских лососей основано на аксиоме экологии – численность популяции в основном определяется динамическим соотношением рождаемости и смертности. Потенциально, рождаемость прямо пропорциональна численности родителей, но у всех территориальных животных, к которым в период размножения относятся и тихоокеанские лососи, она убывает по мере роста плотности производителей (Островский, Семенченко, 1985; Семенченко, 1985, 1988; Паренский, 1989, 1992; Подлесных, Пащенко, 1997; Подлесных, 2000; Островский,

2003 и др.). Сочетание этих противоположно направленных процессов порождает соотношение «родители-потомки» в графическом отображении имеющее вид куполообразной кривой (Островский, 2021). Аналогичная форма связи и механизмы её формирования известна для многих видов животных и растений (Бигон и др., 1989). С другими моделями и предполагаемыми трактовками механизмов формирования кривых воспроизводства лососей можно ознакомиться в иных источниках (Рикер, 1979; Криксунов, Снетков, 1985, Максименко Антонов, 2003; и др.).

При экспоненциальной убыли рождаемости зависимость «родители-потомки» для тихоокеанских лососей может быть описана теоретическим однофакторным уравнением Рикера, которое часто используется в практическом прогнозировании. Привлекательность этой модели, как и иных однофакторных моделей обусловлена возможностью аналитического оценивания параметров управления промыслом и разработкой долгосрочных прогнозов при заданной интенсивности промысла.

Фактическое соотношение «родители-потомки» обычно сильно отклоняется от модельного. Это может быть связано как с объективной невозможностью точной оценки численности родителей и потомков, так и с изменчивостью условий воспроизводства, влияющих на выживаемость рыб. С.М. Коновалов (1985) анализируя литературные данные насчитал около тридцати погодно-климатических факторов, влияющих на численность поколений лососей. Разнонаправленность влияния, изменчивость градаций и сочетаний факторов приводят к многообразию откликов фактической численности потомков не связанной с численностью родителей.

В зависимости от большей приверженности к той или иной гипотезе о причинах изменчивости численности поколений исследователей условно можно разделить на сторонников теоретических моделей и сторонников зависимости численности поколений, преимущественно от влияния погодно-климатических факторов. Полагая, что истина находится посередине, попытаемся проанализировать причины отклонений численности потомков от модельного соотношения, описываемого уравнением Рикера, на примере летней амурской кеты *Oncorhynchus keta*. Цель работы – попытка описания изменчивости численности потомков в связи с изменчивостью численности родителей и погодно-климатических факторов. Такой анализ необходим для разработки методов прогнозирования запасов лососей с использованием многофакторных моделей и представляет определённый интерес в плане сравнения результатов с аналогичными исследованиями других популяций и видов тихоокеанских лососей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на сведениях по численности родителей и потомков летней амурской кеты, представленных Лабораторией тихоокеанских лососей Хабаровского филиала ФГБНУ «ВНИРО». Численность

рыб, возвращающихся из моря в конкретном году (подход), начиная с 2006 по 2019 гг. оценивали по результатам мечения. Рыб для мечения брали из промысловых уловов стационарных орудий лова (заездков), повторно выловленных меченых рыб – из промысловых уловов плавными сетями (Пасечник, Шмигирилов, 2008). Параллельно анализировали улов на усилии при проведении НИР и степень заполнения контрольных нерестилищ, лишь эти два метода остались доступными после введения в 2019 г. запрета на промысел летней кеты.

Численность родителей принимали равной разности подхода и вылова, сведения о котором предоставлялись Амурским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству. Вследствие широкомасштабного браконьерского вылова оценка численности родителей оказывается систематически завышенной, а численность подхода используемыми методами оценивается грубо, но не имея иных оценок, учитывая необходимость разработки методов прогнозирования подходов, условно принимаем их истинными. По результатам определения возрастного состава рыб в подходах оценивали численность рыб разных поколений, а после суммирования численностей рыб, принадлежащих к одному и тому же поколению в подходах нескольких смежных лет, рассчитывали численность потомков.

Ко времени написания данной работы из моря полностью вернулись поколения 2006–2017 гг. Учитывая, что численность летней кеты в возрасте 5+ лет практически равна 0 (последних восемь лет равна 0), возврат поколения 2018 г. приняли полностью завершённым. Доля рыб в возрасте 4+ лет в среднемноголетнем плане составляет около 10%, поэтому увеличив численность частично вернувшегося поколения 2019 г. на 10% приняли его равным 1,448 млн рыб.

Таким образом, располагаем 14 парами данных для анализа связи численности потомков с численностью родителей (рис. 1).

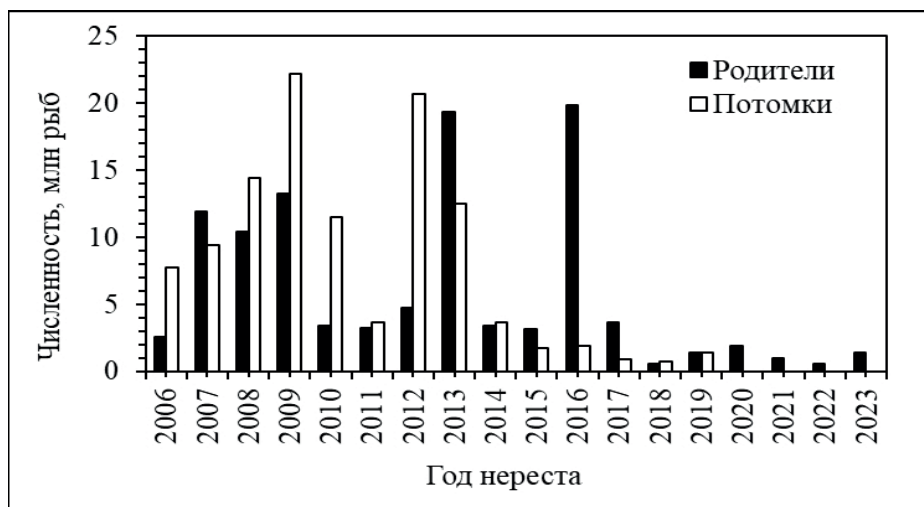


Рис. 1. Динамика численности родителей и потомков летней амурской кеты.

Летняя кета нерестится в притоках нижнего Амура, основная часть нерестилищ расположена в притоках р. Амгунь (Новомодный и др., 2004). Сведения по изменчивости погоды в районе воспроизводства почерпнуты на сайте «Погода и климат» (www.pogodaiklimat.ru) по метеорологическому пункту г. Николаевск-на-Амуре, последняя дата обращения 03.04.2024. Они включают данные: по среднемесячной и среднегодовой по температуре воздуха; по ежемесячной и ежегодной сумме осадков; по максимальному сточному количеству осадков выпавших в разных месяцах и годах. Соответственно этим данным их разделили на три группы элементарных признаков: Т – температура; О – осадки; М – максимумы осадков. Кроме того, в разведочном анализе связи элементарных признаков с остатками уравнения Рикера, выделены комплексные признаки, объединяющие значения элементарных признаков за несколько месяцев в год нереста и (или) в год миграции в море.

Разведочный анализ проводили по диаграммам рассеяния средствами Microsoft Excel сглаживая связь остатков уравнения Рикера поочередно со всеми признаками полиномом второй степени. Результат влияния погоды на численность поколений может быть обусловлен суммарным влиянием относительно слабых факторов, поэтому в качестве

потенциальных претендентов на включение в модель отбирали такие факторы, влиянием которых может быть объяснено не менее 20% дисперсии остатков.

На первом месте по числу таких признаков оказались значения сумм месячных осадков – пять элементарных признаков и девять комплексных, среднее арифметическое значение коэффициентов детерминации для этих признаков равняется 0,58. Второе место заняли признаки, связанные со среднемесячной температурой воздуха – четыре элементарных и семь комплексных признаков, среднее арифметическое значение коэффициентов детерминации для них равно 0,43. Признаки группы О тесно связаны признаками группы М (в одних и тех же месяцах) при этом связь последних с остатками уравнения Рикера оказалась слабее, поэтому при построении модели признаки группы М не рассматривали.

Оказалось, что все потенциальные признаки-претенденты на включение в модель в качестве объясняющих переменных (факторов) корреляционно не связаны с численностью родителей, что не позволяет временно уменьшить их количество. После дополнения уравнения Рикера любым из признаков, вновь проводили разведочный анализ по описанной схеме, с целью выявления следующего претендента на включение в модель.

Если учесть, что результат построения модели зависит от вариантов используемых уравнений, от последовательности включения факторных переменных, от числа используемых признаков на каждом этапе усложнения модели, становится очевидным, что единственный способ построения модели заключается в методе проб и ошибок. Привести весь алгоритм поэтапного построения модели из-за множества неудовлетворительных или тупиковых решений не представляется возможным, поэтому будем рассматривать лишь наилучший вариант.

Учитывая большие масштабы различий значений признаков, факторные переменные нормированы. Значения коэффициентов регрессий подбирались итерационными методами, реализованными в пакете прикладных программ SYSTAT. Методы множественного нелинейного регрессионного и дисперсионного анализов приведены в справочной литературе (Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зависимость численности потомков летней амурской кеты (R , млн рыб) от численности родителей (P , млн рыб) аппроксимировали уравнением Рикера:

$$R = 61,616 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{0,563}\right) \quad (1).$$

Скорректированное значение коэффициента детерминации уравнения (1) (R^2_c) равно 0,361, значение F -критерия Фишера – 6,779, гипотеза о равенстве его коэффициентов 0 отвергается с вероятностью 98% ($p = 0,02$). Отношение ошибок значений коэффициентов асимметрии (A_s) и эксцесса (E_x) в распределении остатков уравнения (1) к средним значениям этих показателей (T -критерии) меньше 3 ($T_{A_s} = 1,2$, $T_{E_x} = -0,03$), что свидетельствует об отсутствии статистически значимых отклонений остатков уравнения (1) от закона нормального распределения. То есть, в целом оно адекватно описывает связь «родители-потомки», но фактические значения сильно

отклоняются от теоретических, рассчитанных по уравнению Рикера (рис. 2).

Влиянием численности родителей объяснимо лишь 36,1% дисперсии численности потомков, поэтому не удивительно, что уравнение (1) плохо имитирует реальную динамику (рис. 3), стандартная ошибка уравнения ($s.e.$) равна 6,377 млн рыб, взвешенная абсолютная процентная ошибка модельной численности потомков ($WAPE$) равна 58,3%. Из этого следует, что точность прогноза численности потомков амурской летней кеты на основе уравнения Рикера недостаточна для использования в практическом прогнозировании.

Отношение фактической численности потомков к численности, рассчитанной по уравнению (1) (кратность отклонений уравнения (1), $D1$) закономерно увеличивается по мере увеличения суммарного количества осадков (O , мм), выпавших в год нереста и в первой половине следующего года (рис. 4). Зависимость $D1(O)$ аппроксимировали тремя вариантами уравнений – полиномиальным второй степени, экспоненциальным и степенным. Наилучший результат ($R^2_c = 0,718$, $F = 30,553$, $p < 0,000$, $T_{A_s} = 2,020$, $T_{E_x} = 0,796$), в том числе и в окончательном варианте модели, получен при использовании степенной функции:

$$D1 = 1,924 \cdot O^{4,862} \quad (2).$$

Коэффициент парной корреляции Пирсона (r) между факторными переменными P и O равен 0,194 при критическом значении для 95% уровня статистической значимости ($n = 14$) равном 0,530, т.е. обе переменные можно рассматривать в качестве независимых факторов.

Совместное влияние на численность потомков численности родителей и количества осадков (рис. 5) хорошо ($R^2_c = 0,792$, $F = 20,942$, $p < 0,000$, $T_{A_s} = 2,320$, $T_{E_x} = 1,287$) описывается уравнением:

$$R = 127,235 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{0,554}\right) \cdot O^{5,049} \quad (3).$$



Рис. 2. Зависимость численности потомков летней амурской кеты от численности родителей, сглаженная уравнением (1).

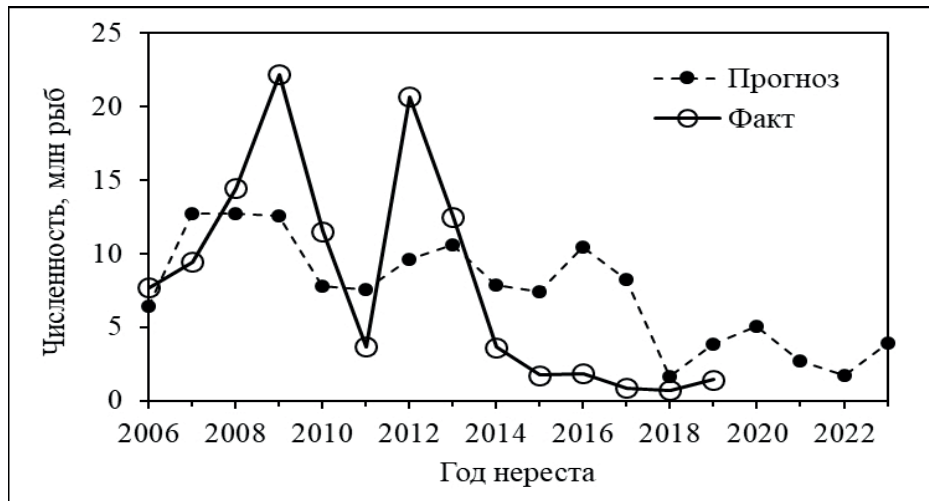


Рис. 3. Фактическая и модельная (уравнение (1)) динамика численности летней амурской кеты.

Дополнение уравнения (1) факторной переменной O более чем вдвое увеличивает объяснённую долю дисперсии зависимой переменной, увеличение статистически значимо ($F = 22,780$ при критическом значении для 99% уровня равном 9,650), что подтверждает обоснованность включения в модель фактора O . Значение WAPE модели уменьшается до 30,4%, s.e. – до 3,816 млн рыб.

Кратность отклонений уравнения (3) ($D3$) увеличивается с ростом температуры воздуха (T) в октябре в год нереста (рис. 6).

Зависимость $D3(T)$ относительно слабая ($R^2_c = 0,290$), но удовлетворительно ($F = 4,901$, $p = 0,047$, $T_{As} = 0,855$, $T_{Ex} = 0,109$) описывается уравнением:

$$D3 = 0,658 \cdot \exp(0,677 \cdot T) \quad (4).$$

Значения коэффициентов парной корреляции Пирсона между температурой воздуха и предшествующими переменными включёнными в модель меньше критических для 95% уровня статистической значимости – в 14 парах сравнений T и P – $r = -0,407$, T и O – $r =$

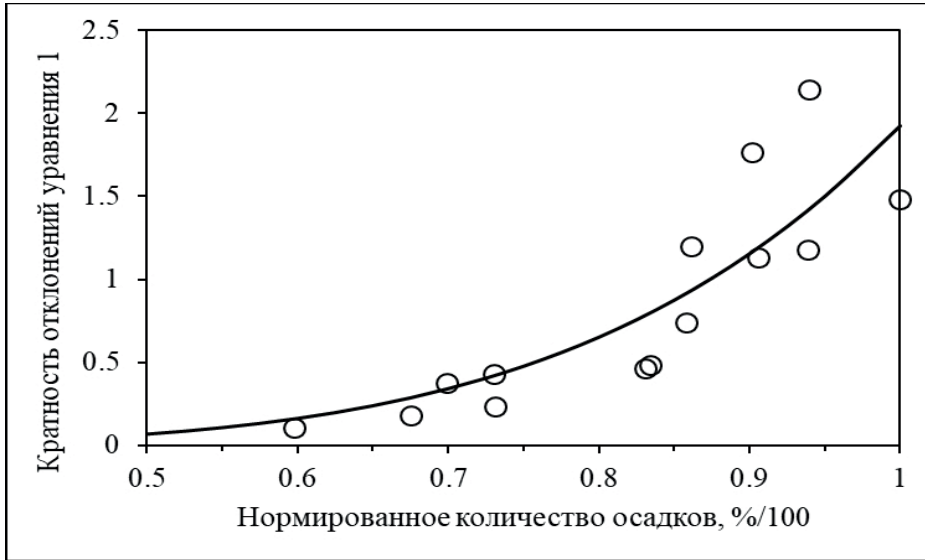


Рис. 4. Зависимость кратности отклонений уравнения (1) от количества осадков, сглаженная уравнением (2), (см. текст).

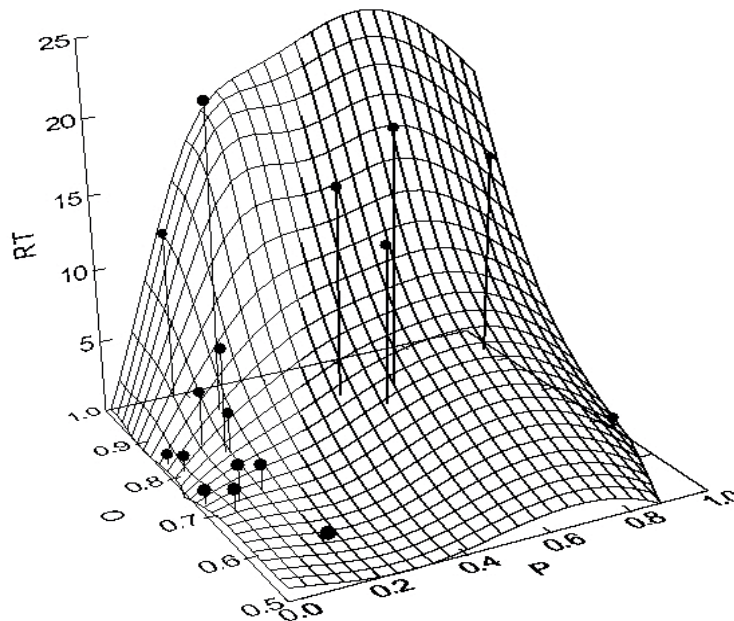


Рис. 5. Зависимость модельной (уравнение (3)) численности потомков (RT, млн рыб) от нормированной численности родителей (P) и нормированного количества осадков (O), сглаженная методом наименьших квадратов.

0,174. Дополнение уравнения 3 переменной T статистически значимо ($F = 16,960, p < 0,01$) увеличивает объяснённую долю изменчивости численности поколений на 13,1%. Итоговая модель представлена в виде:

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

значения коэффициентов, результаты дисперсионного анализа и анализа остатков представлены в таблице.

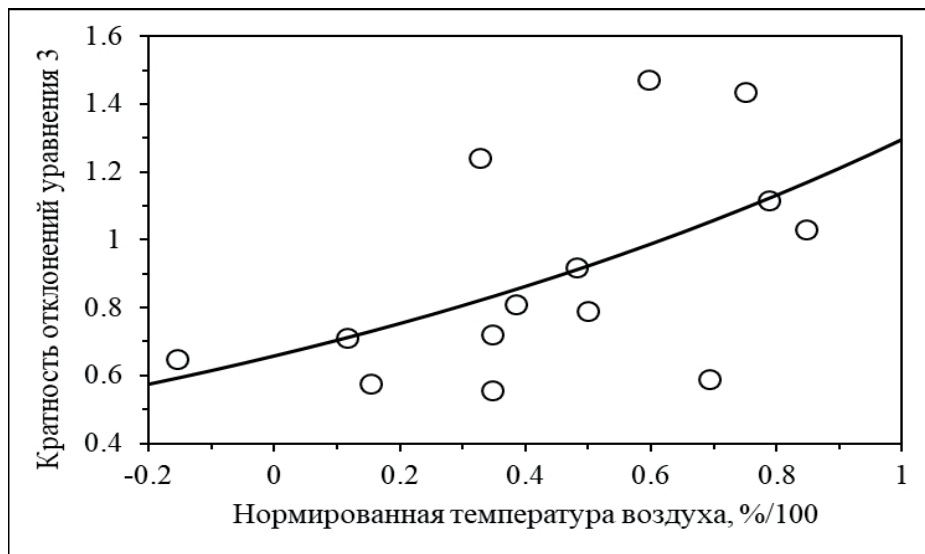


Рис. 6. Зависимость кратности отклонений уравнения (3) от температуры воздуха, сглаженная уравнением (4).

Таблица. Значения коэффициентов, результаты дисперсионного анализа и анализа остатков уравнения (5)

Коэффициент	Среднее значение (M)	Стандартная ошибка (s.e.)	T = M/s.e.	95% доверительный интервал	
				Мин.	Макс.
a	46,876	15,751	2,976	11,780	81,972
b	0,669	0,115	5,809	0,413	0,926
c	1,822	0,459	3,966	0,798	2,854
d	6,059	1,381	4,387	2,982	9,137
Дисперсионный анализ					
Сумма квадратов отклонений : число степеней свободы					
Регрессия		Остаточная	Общая	Скорректированная	
1551,162:4		54,016:10	16605,178:14	699,919:13	
Критерии					
R^2_c		F	p	S.e. модели, млн	
0,923		39,957	$7 \cdot 10^{-6}$	2,450	
Анализ остатков					
M ± s.e., млн	Асимметрия (As ± s.e.)	Экссесс (Ex ± s.e.)	$T_{As} = As/s.e.$	$TE_x = Ex/s.e.$	WAPE, %
0,162 ± 0,543	0,492 ± 0,594	0,706 ± 1,124	0,629	0,829	17,0

Такой же результат получается при построении модели с использованием абсолютных значений факторных переменных. Значение коэффициента a в таком варианте, выражается числом менее 0,000 (точнее – $7,2 \cdot 10^{-19}$). Для удобства расчётов, в особенности при задании стартовых значений коэффициентов при подгонке модели, её представили в виде:

$$R = P \cdot \exp\left(-41,774 - \frac{P}{13,285} + 0,350 \cdot T\right) \cdot 0^{6,059} \quad (6),$$

где факторные переменные P , T и C заданы в млн рыб, °C и мм, соответственно. Динамика численности поколений, задаваемая уравнениями (5) и (6) (рис. 7), в отличие от уравнения (1) (рис. 3) удовлетворительно имитирует фактическую динамику.

Главная предпосылка корректных прогнозов – способность используемых в прогнозировании моделей объяснять состояния моделируемого объекта, предшествующие прогнозу. Коэффициент парной корреляции Пирсона между фактической и модельной (уравнения (5) и (6)) численностью потомков равен 0,961. Среднее значение фактической численности потомков ($8,041 \pm 1,960$) прак-

тически равно среднему значению модельной численности ($7,879 \pm 1,936$), эти выборки не различаются и дисперсиями – 53,840 фактической выборки и 52,459 – модельной. Для обоих рядов (модель-факт) характерно слабое отклонение распределений численности потомков от закона нормального распределения – в реальной выборке $T_{As} = 1,364$, $T_{Ex} = -0,444$, в модельной – $T_{As} = 0,909$, $T_{Ex} = -1,088$, значение WARE уменьшилось до 17,0 %.

Таким образом, расширенная модель адекватна поставленной цели, если под адекватностью понимать её способность имитировать реальную динамику численности потомков.

Для демонстрации чувствительности модели воспользуемся уравнением (6), коэффициенты которого подобраны к абсолютным значениям (рис. 1 и 8) объясняющих переменных.

Рассмотрим зависимость $R(P)$ в различных вариантах количества выпадавших осадков, при постоянной температуре воздуха, равной среднему многолетнему значению в 2006–2019 гг. ($2,293^\circ\text{C}$) (рис. 9). В период исследования количество осадков варьировало в пределах 680–1137 мм, Численность потомков максимальна при пропуске на нерест 13,285 млн рыб (коэффициент b урав-

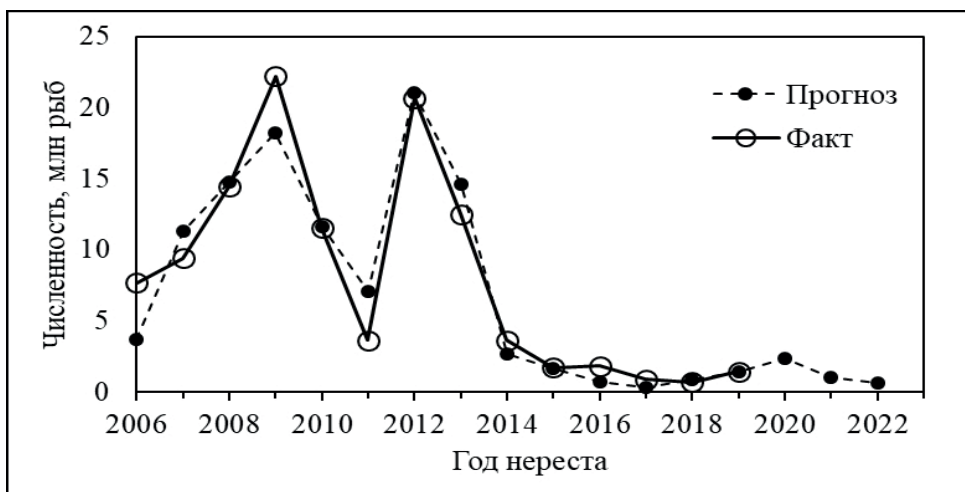


Рис. 7. Модельная (уравнения (5), (6)) и фактическая динамика численности поколений амурской летней кеты.

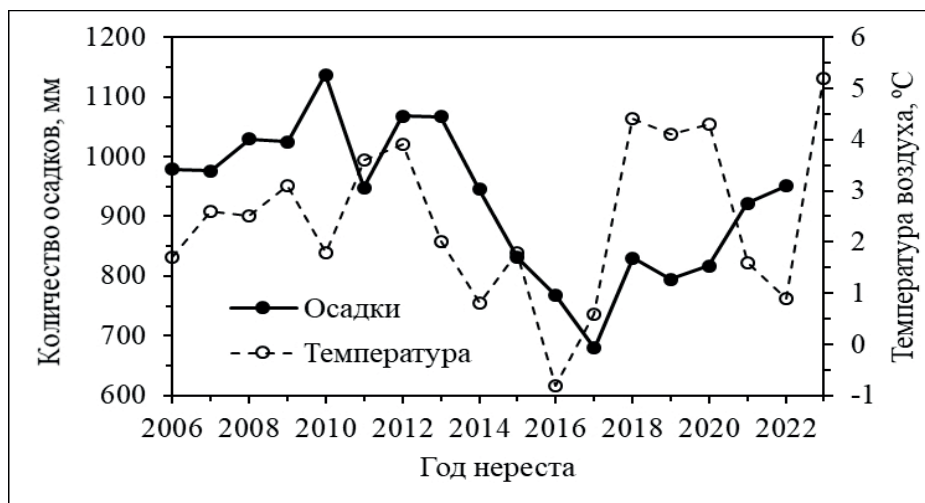


Рис. 8. Динамика факторных переменных О и Т (пояснение в тексте).



Рис. 9. Модельная зависимость численности потомков летней кеты от численности родителей при различных значениях количества осадков (О, мм) и постоянной температуре воздуха (пояснение в тексте).

нения (6)). Численность потомков в точке максимума при наибольшем количестве осадков (1137 мм) равна 25,717 млн рыб, при минимальном их количестве (680 мм) – 1,142 млн, т.е. в 22,5 раза меньше. Это соотношение постоянно, т.е., при одной и той же численности родителей отличной от 0, в пределах наблюдаемой вариации количества осадков численность потомков может различаться более, чем в 20 раз.

Приняв количество осадков постоянным (934,214 мм, среднее значение в 2006–2019 гг.)

можно проследить изменчивость связи $R(P)$ вызываемую влиянием температуры воздуха (рис. 10). При численности родителей в точке максимума равной 13,285 млн рыб и наибольшей наблюдавшейся температуре воздуха (4,4°C) численность потомков равна 16,353 млн рыб, при таких же условиях, но минимальной температуре воздуха (-0,8°C) – 2,650 млн рыб. Отношение максимальной численности потомков к минимальной близко к 6,2 и не зависит от численности родителей. То есть, при постоянном количестве осадков,



Рис. 10. Модельная зависимость численности потомков летней кеты от численности родителей при разных значениях температуры воздуха (T , °C) и постоянном количестве осадков (пояснение в тексте).

независимо от численности родителей, из-за изменчивости предзимней температуры воздуха (в пределах наблюдавшихся значений) численность потомков может изменяться более, чем в шесть раз.

Уникальные сочетания значений всех объясняющих переменных в каждом конкретном году порождает многообразие откликов, удовлетворительно отражаемое моделью (рис. 7). Рассмотрим теоретически возможный вариант самого оптимистического и самого пессимистического отклика при численности родителей в точке максимума. В первом случае при наибольших из наблюдавшихся значений температуры воздуха и количества осадков численность потомков равнялась бы 53,687 млн рыб, при наименьших значениях этих переменных – 0,387 млн рыб, т.е. почти в 140 раз меньше. Экстремальные сочетания значений факторов, вероятно редки, но приближение к ним одного из двух или обоих факторов могут привести к «провальным» прогнозам, разрабатываемым с использованием однофакторных моделей «родители-потомки».

Анализ чувствительности модели (как и её структура) позволяет заключить, что ошибки оценки численности родителей

влияют лишь на прогнозируемые значения численности потомков, но не на оценку степени влияния рассмотренных погодных факторов. Из него также следует, что приближение к адекватному описанию динамики численности потомков однофакторным уравнением Рикера возможно только при нереальном (для естественных популяций) допущении одновременной стабильности обеих переменных характеризующих погоду и надежных оценок численности родителей и потомков. Даже при таких допущениях не исключены аномалии прочих внешних факторов, которые не играли существенной роли в наблюдаемом периоде, но она может проявиться в будущем.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вследствие хоминга у тихоокеанских лососей популяция летней амурской кеты представлена популяциями второго порядка (Леванидов, 1969) (субпопуляциями), относительно самостоятельно воспроизводящимися группировками рыб в различных притоках Амура с уникальными погодными условиями. Следовательно, исследование влияния погодных факторов на численность поколений методически корректно лишь на уровне субпопуляций.

Выполнению подобной работы препятствует практическая невозможность распознавания рыб конкретных группировок в смешанных уловах, соответственно, установлению соотношений «родители-потомки» на уровне субпопуляций, а также отсутствие метеорологических наблюдений в конкретных местах нереста. Численность подхода, рассчитанная по результатам мечения или уловов на усилие, по многим причинам оценивается очень грубо, а разность подхода и вылова может быть значительно больше реального количества отнерестившихся рыб. Вследствие этого, точка максимума кривой $R(P)$ вероятно находится гораздо левее, чем показано на рисунках 6 и 7.

Для проверки прогностических свойств модели методом разделения исходного массива данных на обучающую и тестируемую выборки, данных для имитации прогноза недостаточно. Если на каждый коэффициент модели необходимо, как минимум, три строки наблюдений, тогда обучающая выборка должна быть представлена 12-тью строками, оставшихся 2-х из 14-ти имеющихся строк явно недостаточно для статистической проверки прогностических свойств модели. Кроме того, при коротком ряде наблюдений и большом наборе потенциальных факторных переменных повышается вероятность ошибок первого рода вследствие чего возникает предпосылка построения множества моделей (Розенберг и др., 1994).

Действительно, реальную динамику численности потомков летней кеты (R , млн рыб) удовлетворительно описывает, например, суммарная температура воздуха в июне в год нереста и в этом же месяце следующего года (T_{66} , °C). Зависимость $R(T_{66})$ удовлетворительно ($R^2_c \approx 0,8$) аппроксимируется несколькими видами уравнений, но распределение остатков этих уравнений ближе к распределению Гаусса при использовании экспоненциальной функции:

$$R = 0,493 \cdot \exp(0,339 \cdot T_{66}) \quad (7).$$

Скорректированный коэффициент детерминации этого уравнения равен 0,799, оно статистически значимо ($F = 47,7, p = 2 \cdot 10^{-5}$), $T_{As} = 0,249, T_{Ex} = 1,294$. Следовательно, уравнение (7) в зоне интерполяции более перспективно для практического прогнозирования, чем уравнения (1). Учитывая вероятно большие ошибки оценки численности потомков, можно прийти к ложному подтверждению точки зрения ортодоксальных (если такие имеются) сторонников «погодной» регуляции численности поколений, а учитывая «глобальное потепление» и направление связи уравнения (7) предполагать предстоящий рост численности популяции.

Коэффициент парной корреляции Пирсона между переменными T_{66} и R равен 0,376 ($p > 0,05$), но кратность отклонений уравнения (7) статистически не связана с численностью родителей и подобрать значения коэффициентов к различным вариантам уравнений, включающих обе факторные переменные (T_{66} и R), в отличие от O и P , не удаётся, хотя мы уверены в том, что численность потомков должна зависеть от численности родителей.

Регрессионный анализ не дает ответа о причинах формирования статистических связей, он определяет лишь вероятность принятия нулевой гипотезы об их отсутствии. Трактовка причин и следствий при невозможности экспериментальной проверки зависит не столько от реальных связей в природе, сколько от изобретательности исследователя, но запрета для практического использования статистических связей нет, есть лишь ограничения – значения объясняющей переменной прогнозируемого объекта не должны выходить за границы зоны интерполяции. Тем не менее, вопрос о причине существования связи численности потомков с температурой воздуха в июне смежных лет (T_{66}) интересен в плане объяснения последовательности построения моделей.

До начала построения модели проведён корреляционный анализ факторов-претендентов на включение в модель. Оказалось,

что фактор O , гармонично вписывающийся в уравнение (5), положительно и статистически значимо ($p < 0,01$) коррелирует с фактором T_{66} ($r = 0,776$). Решение загадки столь тесной связи переменных, характеризующих погоду, выходит за рамки нашей компетенции (считаем, что «есть примета такая»). В нашем случае важно лишь то, что в модель можно включить лишь один из двух факторов.

Точно также мы не можем утверждать, что факторы, включённые в уравнение (5) непосредственно влияют на численность потомков, они могут быть корреляционно связанными с иными факторами, отсутствующими в нашем распоряжении. Так вполне вероятно, что предзимняя температура воздуха (T) положительно коррелирует с температурой воды, влияющей на скорость развития эмбрионов, а количество осадков (O) влияет на уровень режим рек, водоснабжение гнёзд, на высоту снежного покрова, предохраняющего гнёзда или грунтовые воды от промерзания, а во время миграции молоди с нерестилищ, например, на прозрачность воды и доступность молоди хищным рыбам.

При необходимости абсолютного выполнения всех условий методической корректности исследования, в отсутствии надёжных оценок численности родителей и потомков, а также объяснений механизмов формирования выявленных связей, научно обоснованное прогнозирование численности потомков кажется невозможным, ни с использованием однофакторных ни с использованием многофакторных моделей, однако так ли бесполезна выполненная работа?

Нерестилища всех субпопуляций амурской летней кеты находятся на удалении не более 300 км от устья Амура, ещё ближе от выбранного метеорологического пункта и принадлежат одной и той же Нижнеамурской области Амуро-Сахалинской физико-географической страны, которая характеризуется общностью погодно-климатической обстановки. Сведения по физико-географическому

районированию приведены на сайте экологического центра «Экосистема»TM (<http://www.ecosystema.ru>), последняя дата обращения 15.04.2024. Следовательно, без привязки к локальным группировкам можно принять, что модель описывает влияние глобальной изменчивости погоды во всей физико-географической стране или, по крайней мере, единой её области, но она может быть уточнена при появлении возможности проведения исследований на уровне субпопуляций. Значения коэффициентов подбираются к существующим оценкам численности родителей и потомков. Учитывая низкую точность этих оценок, значения коэффициентов, вероятно, оказываются смещёнными, а коэффициент детерминации – завышенным (сверхподгонка), что также может быть уточнено при возможности более надёжных оценок численности родителей и потомков. Но правильно ли выбраны объясняющие переменные?

О том, что выбор погодных переменных не лишен оснований, свидетельствуют результаты анализа причин межгодовой изменчивости уловов амурской горбуши, размножающейся в этой же физико-географической области. Было установлено, что из числа погодных факторов её уловы наиболее тесно связаны с количеством осенне-зимних осадков, в меньшей степени с предзимней температурой воздуха (Островский, 2023). Нерестилища обоих видов лососей расположены на одних и тех же участках рек, их нерестовые гнёзда омываются подрусловыми водами, возможно по этой причине обнаруживается определённое сходство объясняющих переменных в моделях, построенных для обоих видов.

Вряд ли сходство объясняющих переменных в динамике численности амурской горбуши и летней кеты случайность, поскольку первостепенная роль количества осадков, вызывающих закономерные однонаправленные отклонения фактической численности потомков от численности, рассчитанной по

уравнению Рикера, известны и для горбуши сопредельной Приморской области этой же (Амуро-Сахалинской) физико-географической страны. Такие отклонения обнаруживаются как в северной (Островский, Козлова, 2023), так и в южной части Приморской области (Островский, Лысенко, 2023). В первом случае использовали метеоданные по г. Советская Гавань, удалённому от Николаевска-на-Амуре (по прямой линии) на 467 км, во втором – по метеорологическому пункту пос. Тереней, расположенному в 515 км от г. Советская Гавань и в 948 км от г. Николаевск-на-Амуре. Очевидно, что сходство влияния количества осадков на численность потомков горбуши и летней кеты обусловлено сходством источников питания рек и нерестовых бугров этих видов.

Во всех четырёх рассмотренных примерах второе место после количества осадков занимает температура воздуха, что также вряд ли можно считать случайностью. Некоторые различия наблюдаются лишь по временным периодам, объединяющим значения факторных переменных, что может быть связано с различиями погодных условий и особенностями формирования водного режима больших и малых, равнинных и горных рек в географически отдалённых районах (Горяинов, 2000).

Отметим также, что межгодовой синусоидальный тренд отклонений фактической численности потомков кеты Охотского района от численности, рассчитанной по уравнению Рикера (Островский, Пономарёв, 2020), полностью устраним дополнением модели переменными, характеризующими количество осадков в разных месяцах (Островский, 2022). В этом случае метеоданные брались по пос. Охотск (Охотская область Северо-Тихоокеанской физико-географической страны). В отличие от четырёх предшествующих примеров, выявлена как положительная, так и отрицательная связь отклонений с количеством осадков в разных месяцах пресноводного периода жизни. Удовлетворительное описание динамики численности потомков позволило

найти рациональное объяснение «аномально» высоким (кета Охотского района, поколение 2005 г.) и «аномально» низким (материковая япономорская и амурская горбуша 2018 г.) подходам лососей, а возможно и предвидеть «аномалии». Кроме того, известно, что количество осадков и уровень воды имеют большое значение в динамике численности поколений осенней кеты в реках материкового побережья Японского моря (Горяинов, 2000) и верхних притоков Амура (Леванидов, Леванидова, 1959).

Не гарантируя точности расчётов, ввиду возможной несопоставимости оценок численности родителей и потомков летней кеты по причине смены методики учёта численности подхода после 2019 г., учитывая выявленные закономерности и изменчивость факторных переменных можно предположить, что низкая численность поколений, начиная с 2015 г. (рис. 1) связана с малым количеством осадков, при которых воспроизводилась летняя кета, поколений 2015–2020 гг. (≤ 800 мм) (рис. 8). При таком их количестве, если судить по результатам анализа чувствительности модели, численность потомков мала при любой численности родителей (рис. 9). Поколения 2014–2017 гг. воспроизводились при относительно низких ($-0,8$ – $1,8^\circ\text{C}$) предзимних температурах воздуха (рис. 8), также не способствующих хорошему урожаю (рис. 10).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В силу многих неопределённостей, несмотря на хорошее описание динамики численности потомков летней кеты, работа не претендует на исчерпывающее объяснение всех причин изменчивости урожайности поколений, её можно рассматривать как методический подход к разработке прогнозов и ориентир для определения приоритетных направлений исследований закономерностей воспроизводства тихоокеанских лососей. Результаты работы хорошо согласуются с результатами исследований других популяций и видов

тихоокеанских лососей и подтверждают аксиому экологии – высокая плодовитость живых организмов является компенсацией наибольшей смертности на ранних стадиях жизненного цикла и аксиому статистики – многофакторный процесс можно адекватно аппроксимировать однофакторными моделями только в исключительных случаях, редко реализуемых в открытых системах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М. Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. М.: Мир, 1989. Т. 1. 477 с.

Горяинов А.А. Некоторые характеристики естественного воспроизводства приморской осенней кеты в реках бассейна Японского моря // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 218–233.

Дрейпер Н.Р., Смит г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Издат. дом «Вильямс», 2007. 912 с. (Пер. с англ.).

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

Крикунцов Е.А., Снетков М.А. Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 46–55.

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

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Река Иман, её гидрологический и гидробиологический режим и нерестовое значение для амурской осенней кеты: Отчёт о НИР / Амурское отделение ТИНРО. № 6858. Хабаровск, 1959. 65 с.

Максименко В.П., Антонов Н.П. Количественные методы оценки рыбных запасов. КамчатНИРО: Петропавловск-Камчатский, 2003. 256 с.

Новомодный Г.В. Золотухин С.Ф., Шаров П.О. Рыбы Амура: богатство и кризис Владивосток: Изд-во «Апельсин», 2004. 64 с.

Островский В.И. Зависимость выживаемости икры нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) от плотности производителей на нерестилищах // Методические и прикладные аспекты рыбохозяйственных исследований на Дальнем Востоке. Хабаровск: Хабаровское книжное изд-во, 2003. С. 98–106.

Островский В.И. Методические аспекты анализа кривых пополнения // Изв. ТИНРО. 2021. Т. 201. № 1. С. 219–259.

Островский В.И. Факторы, определяющие численность поколений кеты *Oncorhynchus keta* в Охотском районе // Изв. ТИНРО. 2022. Т. 202. № 4. С. 810–827. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-810-827.

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.

Островский В.И., Козлова Т.В. Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реках материкового побережья Татарского пролива // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: мат-лы Всеросс. науч.-практ. конф. Мурманск. 2023. С. 307–314.

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., Пономарев А.С. Зависимость численности потомков кеты *Oncorhynchus keta* Охотского района от численности родителей и условий воспроизводства // Изв. ТИНРО. 2020. Т. 200. № 3. С. 605–617.

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 в открытом океане. Владивосток: ТИПРО-центр. 1985. С. 48–49.

Паренский В.А. Зависимость эффективности нереста *Oncorhynchus nerka* от особенностей поведения производителей на нерестилищах // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29. Вып. 6. С. 985–993.

Паренский В.А. Этология нереста нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Владивосток: Дальнаука. 1992. 113 с.

Пасечник О.И., Шмигирилов А.П. Оценка численности амурской кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792) по результатам мечения. Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 294–302.

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

«Погода и климат». Справочно-информационный портал // Поддержка проекта К. Казаков. Хостинг – Инфобокс. 2004–2024. www.pogodaiklimat.ru (дата обращения 0.3.04.2024).

Подлесных А.В., Пащенко С.В. Эффективность воспроизводства эпигенетических групп нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от плотности нерестовых скоплений // Биол. моря. 1997. Т. 23. № 6. С. 370–375.

Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с. (Пер. с англ.).

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 424 с.

Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М. Экологическое прогнозирование. (Функциональные предикторы временных рядов). Тольятти: РАН, 1994. 182 с.

Семенченко Н.Н. Особенности физиологии этологическая структура популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период нереста // Биологические исследования лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1985. С. 80–90.

Семенченко Н.Н. Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus*

nerka // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 1. С. 44–52.

Экологический центр «Экосистема»™ // А.С. Боголюбов /2001–2020. URL: <http://www.ecosystema.ru/> (дата обращения 15.04.2024).

Благодарность

Выражаю глубокую признательность бывшим сотрудникам Лаборатории тихоокеанских лососей ХабаровскНИРО С.Ф. Золотухину, Н.Ф. Каплановой, Т.Л. Кулевской, П.Б. Михееву, О.И. Пасечнику, Л.Ч. Ходжер, А.П. Шмигирилову и ныне работающим сотрудникам – О.В. Вершининой, В.Ю. Колобову, Е.В. Подорожнюк, В.Ю. Сакира-Яхонтову, В.В. Харитонову, Д.С. Ходжер, участвовавшим в оценке численности и биологического состояния амурских лососей.

**AN EXTENDED MODEL FOR THE FORMATION
OF THE NUMBER OF GENERATIONS FOR THE AMUR RIVER
SUMMER CHUM SALMON (*ONCORHYNCHUS KETA*)**

© 2024 y. V.I. Ostrovsky

*Khabarovsk branch of the State Science Center of the «VNIRO»,
Russia, Khabarovsk, 680038*

We analyzed the reasons for deviations in the number of summer Amur chum salmon offspring from the theoretical «parent-offspring» relationship described by the Ricker equation. It is shown that the strongest deviations are caused by precipitation in the year of spawning and in the year of downstream migration of juvenile fish. The second most influential factor is the pre-winter air temperature in the year of spawning. These both factors are positively correlated with the magnitude of deviations. It is proposed an equation describing the relationship between the number of offspring and the number of parents, precipitation and air temperature, which satisfactorily simulates the dynamics of the number of offspring. The results are discussed in connection with similar results from studies of other salmon populations and species.

Keywords: Pacific salmon, summer chum salmon, *Oncorhynchus keta*, Ricker equation, population dynamics, climate impact.