

ПРОБЛЕМЫ ВЫБОРА ОБЪЯСНЯЮЩИХ ПЕРЕМЕННЫХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

© 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 09.09.2024 г.

На примере нерки Охотского района рассматриваются проблемы выбора вида модели при исследовании причин изменчивости численности поколений, а также последствия попыток аппроксимации многофакторных процессов однофакторными моделями. Показано, что однофакторные модели в многофакторном пространстве дают искажённое представление о причинно-следственных связях. Разработана модель формирования численности поколений нерки, включающая в качестве объясняющих переменных численность родителей, изменчивость количества осадков и температуры воздуха в пресноводной фазе жизни молоди. Суммарным влиянием численности родителей и погодных факторов объяснимо более 90% дисперсии численности поколений нерки.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, нерка, *Oncorhynchus nerka*, динамика численности, условия воспроизводства, моделирование.

ВВЕДЕНИЕ

Численность поколений всех видов животных зависит от численности родителей и условий воспроизводства. Для тихоокеанских лососей характерна относительно высокая для рыб степень заботы о потомстве, что способствует формированию связи численности потомков с численностью родителей, однако забота заканчивается с гибелью рыб после нереста. В дальнейшем численность поколений полностью зависит от влияния внешних факторов, в частности от изменчивых погодных условий, что приводит к ослаблению связи численности потомков с численностью родителей.

Соотношение ролей внутренних и внешних по отношению к популяции факторов в динамике численности поколений не постоянно – при относительно стабильных условиях воспроизводства чётче проявляются связи «родители-потомки» ($R(P)$), при относительно стабильной численности роди-

телей – связи «погода-потомки» ($R(X)$). Абсолютная стабильность численности родителей и внешних условий в открытых системах невозможны, поэтому однофакторные модели $R(P)$ или $R(X)$ заведомо неприемлемы для корректного описания многофакторного процесса формирования численности поколений. Детерминация численности поколений однофакторными моделями, как правило, слишком мала для удовлетворительной точности прогнозов, тем не менее, именно такие модели обычно используются в практическом прогнозировании.

Методика множественного регрессионного анализа описана во многих руководствах, однако он не получил широкого применения в прогнозировании динамики численности лососей. Попытки его использования предпринимались с середины прошлого века, но они не многочисленны в связи со сложностями выбора исходной модели $R(P)$ и факторных переменных, характеризующих условия

воспроизводства (Рикер, 1979). По этой причине в настоящей работе попытаемся больше уделить внимания этой проблеме.

Исследования закономерностей воспроизводства горбуши и кеты (Островский, 2022, 2023; Островский, Козлова, 2023; Островский, Лысенко, 2024), а также амурской кеты (Островский, 2024 а, 2024 б, настоящий выпуск) подтверждают принципиальную возможность разработки многофакторных моделей динамики численности потомков лососей. Общая закономерность для всех исследованных популяций и видов (op. cit.) – тесная связь численности потомков с численностью родителей и погодными условиями в пресноводной фазе жизни, но срок жизни горбуши и кеты в пресной воде значительно меньше, чем у прочих видов тихоокеанских лососей. В этой связи представляет интерес аналогичное исследование закономерностей воспроизводства лососей с длительным периодом пребывания в пресной воде.

В качестве объекта исследования выбрана нерка *Oncorhynchus nerka* Охотского района, которая живёт в пресной воде дольше кеты и горбуши. Цель работы – анализ связи численности потомков нерки с численностью родителей и погодными условиями в пресноводный период жизни. Полагаю, что результат представляет интерес как для разработки

методов прогнозирования динамики численности лососей, так и в плане сравнения с аналогичными исследованиями других популяций и видов лососей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на данных 2003–2023 гг., предоставленных Охотской лабораторией Хабаровского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО». За этот период из моря полностью вернулись 15 поколений нерки 2003–2017 гг. и, частично, поколение 2018 г. В возрастном составе нерки Охотского района доля рыб старше 4+ лет составляет около 11%, увеличив на эту величину значение численности не полностью вернувшегося поколения 2018 г., приняли его равным 207 тыс. рыб. В итоге ряд численности потомков представлен 16 наблюдениями (рис. 1).

Сведения по параметрам погоды приведены на сайте «Погода и климат» (www.pogodaiklimat.ru, метеорологический пункт пос. Охотск, дата обращения 20.07.2024). В работе использованы методы пошагового нелинейного регрессионного и дисперсионного анализов (Дрейпер, Смит 2007). Значения коэффициентов уравнений подобраны итерационными методами, реализованными в пакете прикладных статистических программ SYSTAT.

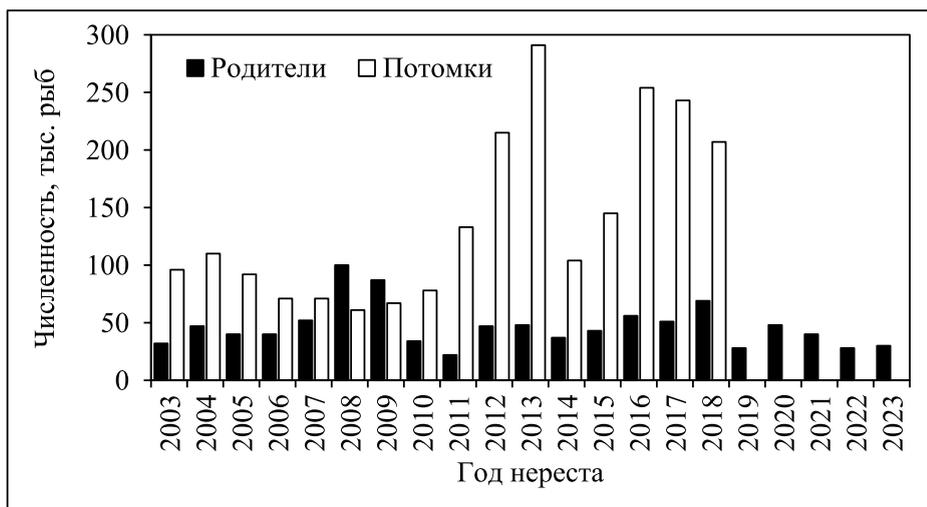


Рис. 1. Динамика численности родителей и потомков нерки Охотского района.

Стандартные ошибки коэффициентов асимметрии (A_s) и эксцесса (E_x) распределения остатков всех уравнений равны 0,562 и 1,069 соответственно. Т-критерий Стьюдента рассчитывали делением средних значений коэффициентов на их стандартные ошибки, гипотезу о соответствии распределений остатков уравнений распределению Гаусса принимали при $T < 3$. Во всех расчётах численность потомков оценена в тысячах рыб, факторные переменные нормированы (приведены в процентах от максимального значения за период исследования).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обоснование выбора исходного уравнения

«К сожалению, наше знание регуляторных механизмов популяции в естественных условиях настолько неполно, что обычно на этой основе трудно сделать верный выбор среди различных кривых, поэтому чаще всего мы останавливаемся на той простой кривой, которая кажется самой подходящей.» (Рикер, 1979, с. 299). В предшествующих наших исследованиях закономерностей воспроизводства лососей (op. cit.) зависимость $R(P)$ описывали уравнением Рикера. Сглаживание точечной диаграммы $R(P)$ для нерки полиномом второй степени свидетельствует о том, что искомая связь в графическом отображении действительно имеет форму купола, но попытка её описать уравнением Рикера:

$$R = 7,782 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{52,777}\right) \quad (1),$$

оказалась неэффективной. Скорректированный коэффициент детерминации этого уравнения (R^2_c) равен 0,116, регрессия статистически не значима ($F=1,837$, $p=0,198$). В изменчивости остатков уравнения (1) относительно факторной переменной явно выражен полиномиальный тренд – при средней численности родителей расчётная численность потомков оказывается заниженной, при

их низкой и высокой численности, как правило, завышенной (рис. 2).

Гетероскедастичность остатков может возникать из-за низкой точности оценок численности родителей и потомков, ошибок спецификации уравнения и недостаточного количества вовлечённых в описание факторных переменных. Увеличить точность измерений прошлых наблюдений невозможно, поэтому примем значения численности родителей и потомков точными и попытаемся изменить спецификацию уравнения.

Характер изменчивости остатков уравнения (1) (рис. 2) позволяет предположить, что для описания связи $R(P)$ нерки рассматриваемой группировки лучше подходит модель, график которой имеет более островершинный характер, например, гамма-функция (Максименко, Антонов, 2003). Это уравнение представили в виде:

$$R = P^{7,641} \cdot \exp\left(-\frac{P}{7,632} - 18,089\right) \quad (2).$$

Действительно, скорректированный коэффициент детерминации уравнения (2) больше, чем уравнения (1), он равен 0,317. «Пониженный темп воспроизводства при низких плотностях запаса может объясняться потребностью в групповой активности во время нерестового цикла, трудностью нахождения партнёра в рассеянных популяциях, относительно высокими потерями в результате хищничества, когда величина запаса невелика и т.д.» (Рикер, 1979, с. 313). Однако, уравнение (2) тоже статистически не значимо ($F=3,017$, $p=0,084$), к тому же расчётная численность потомков при наименьшей численности родителей (рис. 3, поколение 2011 г.) в 9,452 раза меньше фактической численности, при средней кратности отклонений для всех данных равной 1,513.

Дисперсия кратности отклонений уравнения (2) для всех данных равна 4,570, а для выборки без данных для поколения 2011 г. – 0,122 ($F=37,459$ при критическом значении для 95% уровня статистической значимости

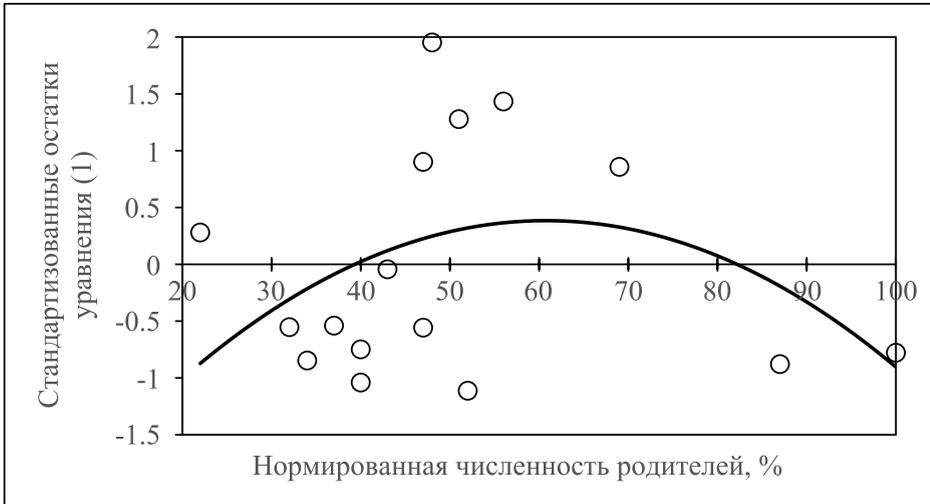


Рис. 2. Зависимость стандартизованных остатков уравнения (1) от нормированной численности родителей.

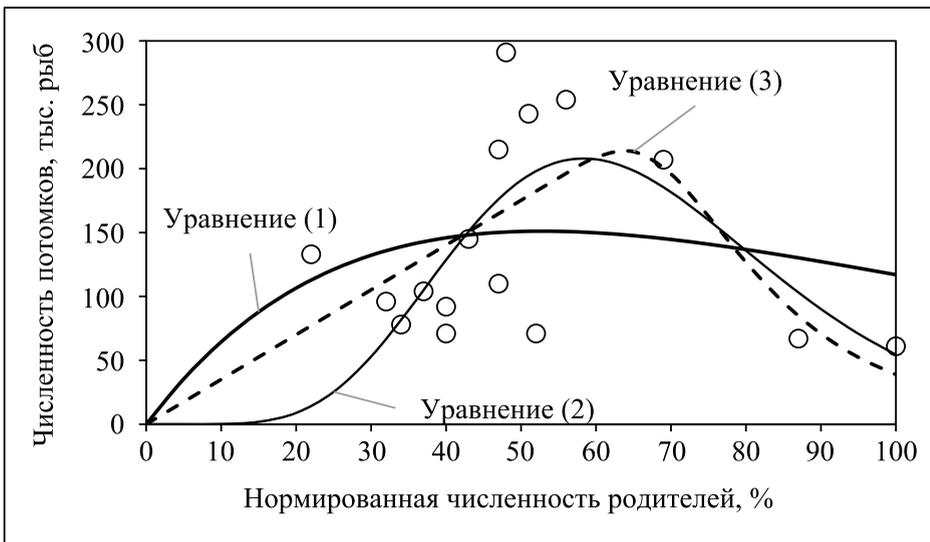


Рис. 3. Зависимость численности поколений нерки Охотского района от численности родителей, сглаженная уравнениями (1), (2) и (3). Пояснение в тексте.

равном 2,463). То есть, данные для поколения 2011 г. при описании связи $R(P)$ уравнением (2) следует отнести к выбросу, что противоречит принятому условию абсолютной точности оценок численности родителей и потомков.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что зависимость $R(P)$ рассматриваемой группировки нерки действительно лучше аппроксимируется функцией, в графическом отображении имеющей более островершинный характер, но восходящая часть кривой

должна иметь меньший прогиб, по сравнению с гамма-функцией. Такому условию соответствует уравнение (3):

$$R = 3,505 \cdot P \cdot \left(1 - \exp \left(- \left(\frac{74,643}{P} \right)^{7,321} \right) \right) \quad (3),$$

разработанное при исследовании закономерностей воспроизводства нерки оз. Дальнее (Островский, Семенченко, 2002), которое предполагает прямую пропорциональность $R(P)$ в восходящей ветви кривой пополнения.

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения (3) равен 0,384 ($F=4,052$, $p=0,043$), а отношение дисперсий кратности отклонений в выборке без данных для поколения 2011 г. (0,159) к дисперсии в полной выборке (0,122) меньше критического значения для 95% уровня статистической значимости. Недостаток уравнения (3) заключается в большой стандартной ошибке последнего коэффициента ($7,321 \pm 4,423$, $T=1,655$), с вероятностью 95% оно находится в интервале от минус 2,234 до 16,876.

Распределение остатков всех трёх уравнений соответствует гауссиане, но каждое из них имеет общий недостаток – малая доля объяснённой дисперсии численности поколений. При слабой зависимости $R(P)$, в формировании численности потомков должна возрастать роль факторов среды. По этой причине, поиск факторов-претендентов на роль объясняющих переменных для описания связи $R(X)$, используем переменные характеризующие параметры среды в каждом конкретном месяце.

Закономерности воспроизводства нерки изучены плохо, что затрудняет априорный выбор не только исходного уравнения, но и погодных факторных переменных, к тому же роль одного и того же фактора в формировании численности поколений может изменяться во времени и по-разному проявляться в разных частях ареала. В условиях множества неопределённостей единственный способ решения проблемы – перебор всех возможных вариантов погодных переменных из имеющегося набора с целью поиска фактора, наилучшим образом объясняющего динамику численности поколений.

Учитывая возможные «отложенные» последствия влияния погоды в месяцах предшествующих заходу рыб в нерестовые реки, количество месяцев их пребывания от захода в нерестовую реку до миграции молоди в открытое море, а также наличие трёх категорий доступных метеорологических данных, вариантов уравнений $R(X)$ оказывается слишком много (более 100) для детального анализа.

По этой причине на первом этапе выявления факторов-претендентов на описание связи $R(X)$ ограничились разведочным анализом средствами Microsoft Excel.

Диаграммы рассеяния $R(X)$ сгладили экспоненциальной функцией и отобрали признаки с коэффициентами детерминации $>0,2$, таких признаков оказалось 11. На втором этапе провели полное описание связи $R(X)$ для отобранных случаев уравнениями общего вида:

$$R = a \cdot \exp(b \cdot X) \quad (4).$$

Изменчивость скорректированных коэффициентов детерминации этих уравнений в различных вариантах факторной переменной X , приведены на рисунке 4. Буквенное обозначение названия факторной переменной соответствует категории фактора: T – среднемесячная температура воздуха; O – суммарное количество месячных осадков; M – максимальное количество осадков, выпадающих за одни сутки в конкретном месяце. Первая цифра в названии фактора соответствует порядковому номеру месяца, вторая – порядковому номеру года, начиная с года нереста, например, переменная $T2.2$ соответствует среднемесячной температуре воздуха в феврале года, следующего после года нереста (возраст рыб 0+ лет).

Полученный результат (рис. 4) свидетельствует о том, что связь численности потомков с некоторыми погодными переменными ($R(X)$) теснее, чем с численностью родителей (уравнения (1)–(3)).

На третьем этапе все 11 отобранных погодных переменных поочередно включали в каждое из уравнений (1)–(3). Изменчивость скорректированных коэффициентов детерминации при включении в уравнение конкретной погодной переменной (рис. 4) наглядно свидетельствует о том, что для описания связи $R(P, X)$ наиболее приемлемо уравнение (3). При включении в это уравнение любого из 11 отобранных погодных признаков скор-

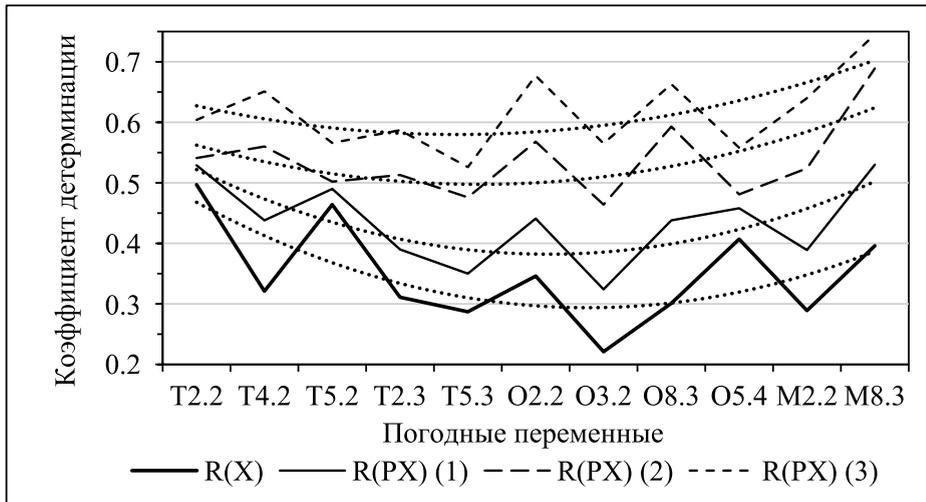


Рис. 4. Изменчивость скорректированных коэффициентов детерминации уравнений $R(X)$ и $R(P, X)$ в зависимости от варианта исходного уравнения (1–3) и погодного фактора. Пояснение в тексте.

ректированные коэффициенты детерминации больше, чем в уравнениях (1) или (2) и, тем более в уравнении (4), которые не включают переменную P .

В однофакторных уравнениях $R(X)$ динамика численности потомков лучше объяснима факторами категории T . Сочетание в одном уравнении модели Рикера (1) и погодных факторов, демонстрирует увеличение относительной роли факторов, связанных с количеством осадков, особенно в категории M (рис. 4), эта тенденция усиливается при дополнении погодными переменными уравнений (2) или (3). Наилучшее описание связи численности потомков нерки с численностью родителей и погодными факторами достигается дополнением уравнения (3) погодной переменной $M 8.3$.

Выбор погодных факторных переменных

Из полученных результатов следует вывод – от вида исходного уравнения зависит не только коэффициент детерминации обобщённых уравнений, но и результат ранжирования факторов по степени влияния на зависимую переменную. Исходное разведочное однофакторное уравнение ($R(X)$), использованное для выявления вероятных факторов влияющих на численность поколений, основано на предположении отсутствия связи

$R(P)$. Следовательно, если исходное уравнение включает переменную P , набор факторов-претендентов на включение в модель может оказаться иным. По этой причине, выбрав в качестве основы модели уравнение (3) необходимо пересмотреть перечень потенциальных объясняющих погодных переменных. В качестве меры отклонений используем отношение фактической численности потомков к численности, рассчитанной по уравнению (3) ($D3$).

Учитывая большое количество потенциальных факторов-претендентов на включение в модель, вновь провели разведочный анализ. Как и в предыдущем его варианте отобрали такие факторы, коэффициент детерминации с которыми в парах сравнений $D3(X1)$ средствами графического анализа Microsoft Excel, при сглаживании экспоненциальной функцией, больше 0,2. Таких факторов оказалось 13. В обновлённый набор факторов ($X1$) вошли лишь 2 фактора ($M2.2$ и $M8.3$ (рис. 5) из набора X (рис. 4). Поочерёдно дополняя уравнение (3) каждым из 13 факторов-претендентов (рис. 5) подтвердили, что удовлетворительное описание связи $R(P, X1)$ достижимо лишь в одном варианте – при дополнении уравнения (3) переменной $M8.3$. Для остальных вариантов уравнений характерны большие стандартные ошибки коэффициентов.



Рис. 5. Изменчивость скорректированных коэффициентов детерминации уравнения (3) в связи с включением дополнительных факторов. Пояснение в тексте.

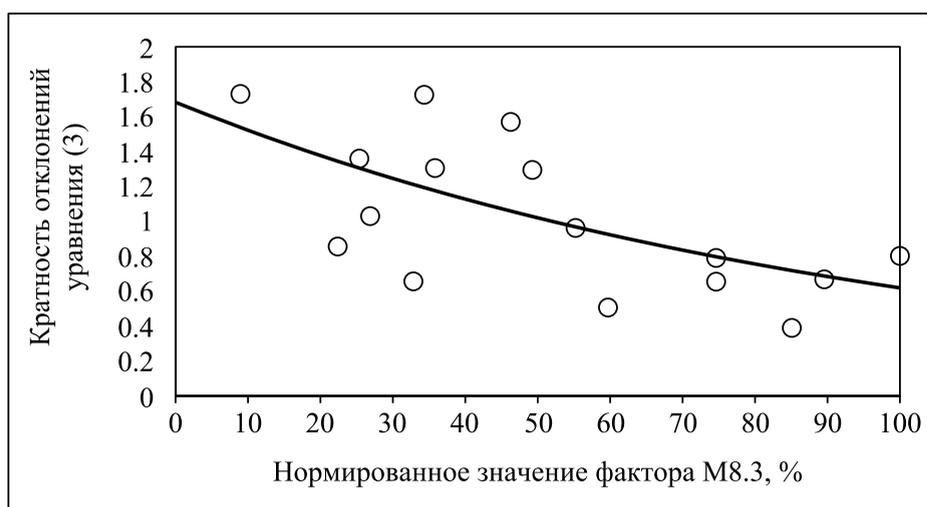


Рис. 6. Зависимость кратности отклонений уравнения (3) от максимального количества суточных осадков, выпадающих в августе в год миграции в море годовиков нерки, сглаженная уравнением (5).

Зависимость кратности отклонений фактической численности потомков от теоретической численности, рассчитанной по уравнению (3) (D3), удовлетворительно (рис. 6) аппроксимируется экспоненциальной функцией:

$$D3 = 1,682 \cdot \exp(-0,01 \cdot M8.3) \quad (5).$$

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения (5) равен 0,415, уравнение

статистически значимо с вероятностью 99,3% ($F=9,932$), распределение его остатков не противоречит закону нормального распределения ($T_{Ex}=-0,620$, $T_{As}=0,008$).

Совместное влияние численности родителей и нормированного количества осадков в августе в год покатной миграции годовиков нерки (M8.3) удовлетворительно ($R^2=0,745$, $F=11,686$, $p=7 \cdot 10^{-4}$, $T_{Ex}=-0,319$, $T_{As}=-0,730$) описывает уравнение:

$$R = 6,233 \cdot P \cdot \left(1 - \exp \left(- \left(\frac{71,819}{P} \right)^{5,517} \right) \right) \cdot \exp(-0,012 \cdot M8.3) \quad (6),$$

которое почти вдвое увеличивает дисперсию численности поколений, объяснённую уравнением (3). Учитывая вероятно низкую точность оценки численности родителей и потомков, не исключено, что этот вариант модели следует рассматривать как окончательный, однако, основываясь на принятом допущении абсолютной точности оценок, попытаемся усложнить модель введением дополнительных факторов.

Как показано выше, каждый шаг усложнения модели, предполагает пересмотр перечня факторов-претендентов на включение в модель. При большом выборе потенциальных объясняющих переменных, его рационально проводить на основе разведочного анализа, который провели по схеме, описанной выше. В результате выявлено 12 погодных переменных (X2) (рис. 7), градациями которых объяснимо более 20% дисперсии кратности отклонений уравнения (6) (D6). В их число вошли лишь четыре переменные, из набора переменных X1 (рис. 5) (T5.4, O3.3, O7.2 и M3.3) и ни одной переменной из набора X (рис. 4).

Этот результат свидетельствует о том, что описание многофакторного процесса однофакторными моделями может привести к ошибкам ранжирования факторов по силе влияния и интерпретации причинно-следственных связей. Так, без учёта численности родителей изменчивость численности потомков нерки хорошо описывается уравнением, в котором в качестве факторной переменной используется сумма среднемесячных температур воздуха в феврале на первом и втором году жизни молоди (Островский, 2024 в). Относительно короткий ряд наблюдений при огромном выборе сочетаний характеристик погоды в разных месяцах может приводить к выявлению трудно интерпретируемых или случайных статистически значимых зависи-

мостей. Такие зависимости относятся к эмпирическим. С известными ограничениями их можно использовать в практическом прогнозировании, но выводы о роли единственного фактора в многофакторном процессе формирования численности не будут корректны. Это заключение справедливо как для однофакторных моделей R(X), так и для моделей R(P).

Поочерёдно включая в уравнение (6) каждую из 12 переменных (рис. 7) установлено, что удовлетворительное описание зависимости численности потомков от численности родителей и погодных факторов возможно в трёх вариантах – при дополнении уравнения (6) переменной T4.4 ($R^2_c=0,850$), переменной O3.3 ($R^2_c=0,869$) и переменной M3.3 ($R^2_c=0,897$). Все три факторные переменные корреляционно не связаны ни с численностью родителей, ни с переменной M8.3, включённых в уравнение (6) – во всех парах сравниваемых рядов этих переменных наибольшее значение коэффициента корреляции Пирсона (r) равняется 0,180 (переменные M8.3 и O3.3) при критическом значении для 95% уровня статистической значимости 0,500.

То есть уравнение (6) можно дополнить любым из этих трёх факторов, однако, максимальное количество суточных осадков в марте разных лет (M3.3) статистически значимо ($r=0,741, p<0,01$) коррелирует с их суммарным количеством в этом же месяце (O3.3). Поэтому из данной пары выбираем фактор M3.3, так как при одинаковом направлении связи скорректированный коэффициент детерминации уравнения R(P,M8.3,M3.3) больше, чем уравнения R(P, M8.3, O3.3) (рис. 7). По этой же причине фактор M3.3 выигрывает в сравнении с фактором T4.4 (рис. 7).

Возможно, зависимость кратности отклонений уравнения (6) (D6) от переменной M3.3 лучше описывается полиномом третьей степени (рис. 8), однако ряд данных относительно короткий, поэтому чтобы не перегружать модель коэффициентами связь D6(M3.3) опишем упрощённым уравнением, тем более,



Рис. 7. Изменчивость скорректированных коэффициентов детерминации уравнения (6) в связи с включением дополнительных факторов. Пояснение в тексте.

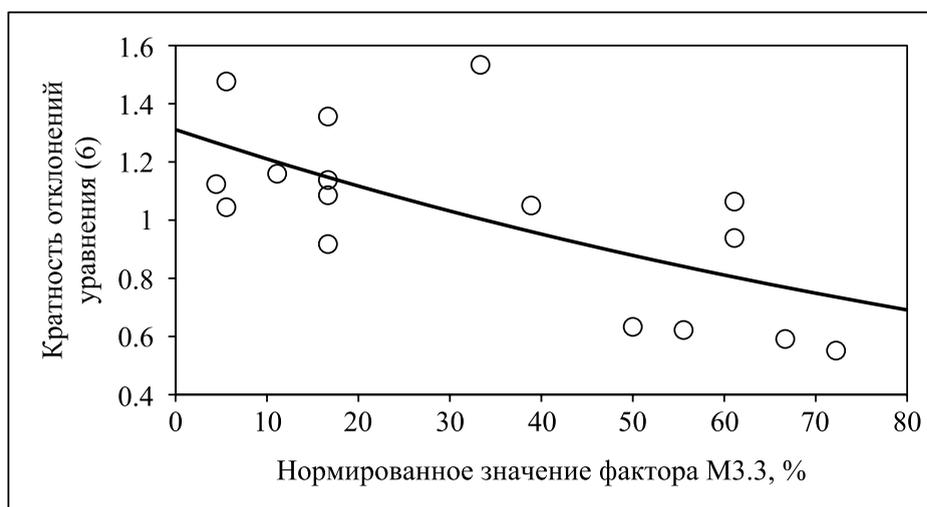


Рис. 8. Зависимость кратности отклонений уравнения (6) от максимального количества суточных осадков в марте в год миграции в море годовиков нерки, сглаженная уравнением (7).

что этот фактор имеет меньшее значение, по сравнению с факторами уравнения (6):

$$D6 = 1,311 \cdot \exp(-0,008 \cdot M33) \quad (7).$$

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения (7) равен 0,441, гипотеза о равенстве коэффициентов 0 отвергается на уровне 99,5% ($F=11,045$), распределение остатков подчиняется закону нормального распределения ($T_{Ex}=0,275$, $T_{As}=1,646$).

В таком варианте описания кратности отклонений уравнения (6) дополнение его переменной M3.3 увеличивает объяснённую долю дисперсии численности поколений нерки на 15,2%:

$$R = 7,465 \cdot P \cdot \left(1 - \exp\left(-\left(\frac{77,892}{P}\right)^{7,644}\right)\right) \cdot \exp(-0,01 \cdot M83 - 0,009 \cdot M33) \quad (8).$$

Скорректированный коэффициент детерминации этой модели равен 0,897, она статистически значима ($F=23,949$, $p=2 \cdot 10^{-5}$), распределение остатков не противоречит закону нормального распределения ($T_{Ex}=-0,964$, $T_{As}=0,831$).

Кратность отклонений уравнения (8) (D8) тесно связана ($R^2_c=0,701$, $F=32,823$, $p=5 \cdot 10^{-5}$, $T_{Ex}=0,230$, $T_{As}=0,724$, рис. 9) с нормированной суммой среднемесячных температур воздуха в период с января по август третьего и четвертого года пресноводного периода (Т):

$$D8=0,779 \times \exp(0,006 \times T) \quad (9)$$

Таким образом, при условии абсолютной точности оценок численности родителей и потомков, модель (10) имеет вид:

$$R = 5,606 \cdot P \cdot \left(1 - \exp\left(-\left(\frac{79,185}{P}\right)^{8,122}\right)\right) \cdot \exp(-0,01 \cdot M8.3 - 0,008 \cdot M3.3 + 0,005 \cdot T) \quad (9)$$

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения (10) равен 0,95, гипотеза о равенстве коэффициентов нулю отвергается с вероятностью $3 \cdot 10^{-6}$ ($F=38,000$), распределение остатков соответствует распределению Гаусса ($T_{Ex}=-0,155$, $T_{As}=-0,025$). Судя по значениям коэффициентов при погодных переменных модели (10), влияние на численность поколений температуры воздуха было наименьшим.

Таким образом, фактор из наиболее перспективной для объяснения причин изменчивости численности потомков категории (Т) в наборе R(X) (рис. 4), оказался наименее важным. Дополнение уравнения 8 этой переменной увеличивает объяснённую долю зависимой переменной лишь на 5,3%.

Модель хорошо имитирует фактическую численность потомков (рис. 10), средние значения модельной (10) и фактической численностей потомков одинаковы (139,2 и 139,9 тыс. рыб, соответственно). Практически одинаковы и дисперсии сравниваемых рядов (5775 и 5864 соответственно).

Модель может быть точной лишь в той мере, в которой точны оценки входных данных. Дисперсия остатков модели составляет всего 5% и вполне вероятно, что она значительно меньше ошибок оценок численности родителей и потомков, что может указывать на явление сверхподгонки. Правдоподобных моделей одной и той же экосистемы можно предложить несколько, но ни одной из них нельзя безоговорочно доверять (Розенберг и др., 1994). Не исключено, что продолжение исследований приведёт не только к изменениям значений коэффициентов модели, но и к пересмотру набора объясняющих переменных, тем не менее, рассмотрим результаты работы, полученные на основе предположения об абсолютной точности оценок численности родителей и потомков.

В отличие от прежних наших исследований (op. cit.), в данной работе не выявлено факторов, влияющих на численность поколений в год нереста, в период инкубации икры и первого года жизни молоди в пресной воде. Это может быть связано с различиями нерестовой и нагульной частей ареала сравниваемых видов, в отличие от горбуши и кеты до миграции в море нерка обитает преимущественно в озёрах с более стабильным уровнем воды и её температурой в нерестовых буграх. Однако в год покатной миграции основной части молоди (в возрасте 1+ лет) большое количество осадков, особенно выпадающих за одни сутки, отрицательно сказывается на численности этого поколения в половозрелом состоянии. Каким образом реализуется эта связь не известно, но известно, что количество осадков в пресноводный период жизни кижуча отрицательно влияет на его уловы (Зорбиди, 2002).

Если суммарное количество осадков, выпадающих за месяц, ассоциируется с общим водным режимом рек, то максимальное количество осадков, выпадающих за одни сутки – с уровнем паводка. Возможно, паводки влияют опосредованно, через ухудшение условий питания, роста и выживания годо-

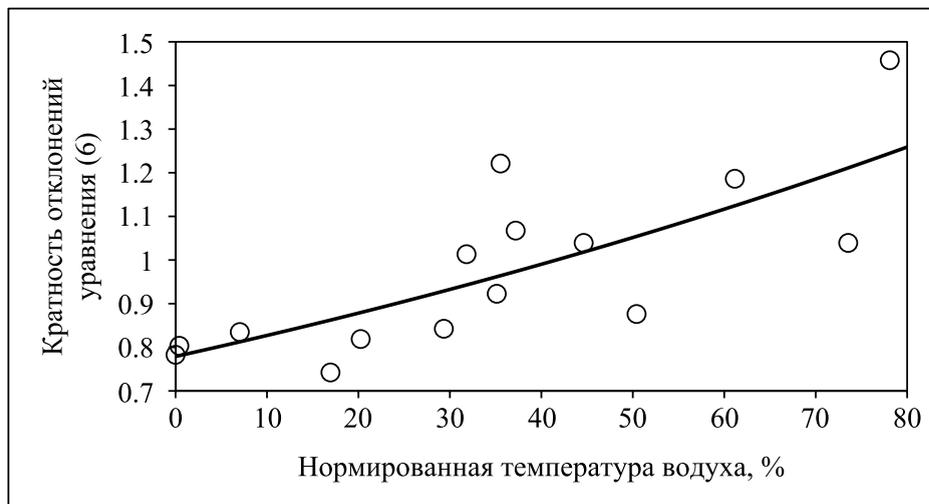


Рис. 9. Зависимость кратности отклонений уравнения (8) от нормированной суммы средних температур воздуха в период с января по август в годы покатной миграции годовиков и двухгодовиков нерки. Сглажена уравнением (9).

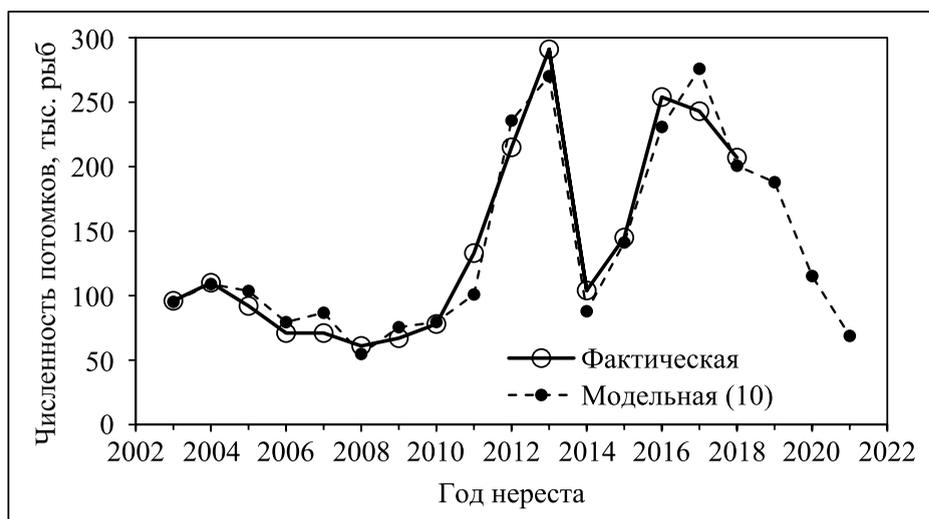


Рис. 10. Динамика фактической и модельной (10) численности поколений половозрелой нерки Охотского района.

валых покатников (Леванидов, 1969; Рослый, 2002), возможно напрямую – например, путём выноса части молоди в пойменную часть долин водоёмов или её механического повреждения во время миграции в море. Возможно, аналогичным образом августовские паводки уменьшают выживаемость молоди, не скатившейся в море на первом году жизни. Сроки окончания покатной миграции охотоморской нерки не известны (Марченко, 2022), из камчатских рек

она скатывается до конца августа (Карпенко, 1998), в морском побережье задерживается на несколько месяцев (Варнавский, 1990). Не исключено, что повышенное количество взвешенных частиц в морском побережье во время обычных августовских штормов или изменчивость солёности воды, тоже уменьшает выживаемость годовалой молоди.

Связь численности потомков с температурой воздуха в первом полугодии, в отличие

от связи с количеством осадков, положительная. Вероятно, в тёплые годы сильнее прогревается вода, ускоряется развитие кормовой базы, увеличивается темп роста рыб и их выживаемость. Если в первую очередь в море мигрирует крупноразмерная молодь, тогда, возможно, при высокой температуре, в противоположность низкой температуре, молодь крупнее и скатывается в море до наступления августовских тайфунов и паводков, уменьшающих выживаемость рыб.

Складывается впечатление, что условия жизни молоди в пресноводный или в ранний морской период в целом агрессивны по отношению к молоди тихоокеанских лососей, возможно по этой причине виды с коротким периодом пребывания в пресной воде, как правило, более многочисленны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты настоящей работы подтверждают выводы наших аналогичных исследований – динамика численности поколений нерки Охотского района, также как горбуши и кеты материкового побережья Охотского и Японского морей, (Островский, 2022 и др.) хорошо объяснима численностью родителей и изменчивостью факторов, действующих в пресноводный период жизни. Вероятно, выживаемость годовиков нерки уменьшается при обильных осадках, но увеличивается с ростом температуры воды в первой половине второго и третьего года пресноводного периода жизни. Результаты настоящей работы, как и литературные данные, свидетельствуют о перспективности использования множественного регрессионного анализа в разработке методов прогнозирования запасов тихоокеанских лососей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Варнавский В.С. Смолтификация лососевых. Владивосток: ДВО РАН, 1990. 180 с.

Дрейтер Н.Р., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ: моногр.: пер. с англ. 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 // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2002. Вып. 6. С. 203–208.

Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей: монография. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 165 с.

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

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

Марченко С.Л. Нерка *Oncorhynchus nerka* (Salmoniformes, Salmonidae) материкового побережья Охотского моря // Вопр. рыболовства. 2022. Т. 23. № 2. С. 102–121.

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.

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. Расширенная модель формирования численности поколений летней кеты (*Oncorhynchus keta*) реки Амур // Вопр. рыболовства. 2024а. Т. 25. № 4. С. 25–40.

Островский В.И. Причины изменчивости численности поколений осенней кеты (*Oncorhynchus keta*) реки Амур // Вопр. рыболовства. 2024б. Т. 25. № 4. С. 41–54.

Островский В.И. Проблемы и перспективы прогнозирования запасов тихоокеанских лососей в Хабаровском крае // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО. 2024 в. № 18. С. 171–184. DOI: 10.26428/losos_bull18-2024-171-184. EDN: FYBDYA

Островский В.И., Козлова Т.В. Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Татарского пролива // Лососевые рыбы: биология, воспроизводство, промысел: материалы всероссийской научно-практической конференции (г. Мурманск, 23-24 марта 2023 г.). 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., Семенченко Н.Н. Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее (Камчатка) от численности родителей // Биол. моря. 2002. Т. 28. № 6. С. 411–417.

«Погода и климат». Справочно-информационный портал // Поддержка проекта К. Казаков. Хостинг – Инфобокс. 2004-2024. URL: <http://www.ecosystema.ru/> (дата обращения 20.07.2024).

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

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

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

Благодарность

Выражаю глубокую признательность О.Б. Ткачевой, выполняющей основную рутинную работу отдела. Это позволяет выделять больше времени для поиска закономерностей воспроизводства лососей. Благодарен также сотруднику Охотской лаборатории ХабаровскНИРО В.В. Китову и бывшим сотрудникам этой лаборатории – Е.В. Денисенко, С.Д. Пономарёву, А.С. Пономарёву, В.И. Таразанову, без их участия в сборе данных выполнить работу было бы невозможно.

**PROBLEMS OF SELECTION OF EXPLANATORY
VARIABLES FOR THE DYNAMICS OF GENERATION
NUMBERS OF PACIFIC SALMON**

© 2024 г. V.I. Ostrovsky

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

The problems of choosing a model type when studying the causes of generation size variability, as well as the consequences of attempts to approximate multifactor processes with single-factor models, are considered using the example of sockeye salmon from the Okhotsk region. It is shown that single-factor models in a multifactor space give a distorted idea of cause-and-effect relationships. A model of generation size formation for sockeye salmon has been developed, including the number of parents, variability in precipitation, and air temperature in the freshwater phase of juvenile life as explanatory variables. The combined effect of parental size and weather factors explains more than 90% of the variance in generation size for sockeye salmon.

Key words: Pacific salmon, sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, population dynamics, reproduction conditions, modeling.