

**ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЧИСЛЕННОСТИ  
ПОКОЛЕНИЙ ОСЕННЕЙ 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 14.08.2024 г.

Анализировали связь численности потомков осенней амурской кеты с численностью родителей и изменчивостью погодных факторов в районе воспроизводства. Показано, что в рассматриваемом периоде (2006–2023 гг.) численность потомков кеты сильнее зависела от изменчивости погоды, чем от численности родителей. Выявить относительно слабую связь численности поколений с численностью родителей удалось только после устранения расчётным способом влияния на зависимую переменную погодных факторов. Выделено три погодных факторных переменных, статистически связанных с численностью потомков, но тесная корреляция между ними не позволяет однозначно выделить наиболее вероятную объясняющую переменную. Наиболее тесно численность потомков осенней амурской кеты, как и других популяций и видов тихоокеанских лососей в сопредельных районах воспроизводства, связана с количеством осадков, выпадающих в речной период жизни. Сходство объясняющих переменных вероятно связано с общностью условий формирования водного режима нерестовых рек, определяемого муссонным характером климата. Изменчивостью количества осадков в районах размножения амурской осенней кеты объяснимо 80% дисперсии численности потомков, следовательно, их численность формируется преимущественно на ранних стадиях жизненного цикла.

*Ключевые слова:* тихоокеанские лососи, кета осенняя, *Oncorhynchus keta*, уравнение Рикера, динамика численности, влияние климата.

**ВВЕДЕНИЕ**

Численность поколений лососей зависит от численности родителей и множества внешних факторов, определяющих условия воспроизводства, поэтому корректное описание процесса формирования численности поколений возможно только на основе многофакторных моделей. Исследования закономерностей воспроизводства амурских лососей продолжались более ста лет, но они были основаны на описании связей урожайности поколений, либо с численностью родителей или покатоной молодежи, либо с изменчивостью условий воспроизводства разведочными однофакторными уравнениями (Леванидов, 1969; Лапин, 1971; Рослый, 2002 и др.).

Фактическая численность потомков обычно отклоняется от расчётной, величина отклонений зависит не только от влияния неучтённых факторов и точности оценок входных данных, но и от выбора исходной модели для расчёта. Для всех видов территориальных животных, к которым в репродуктивный период относятся и тихоокеанские лососи, характерно снижение рождаемости по мере увеличения численности родителей. В итоге связь численности потомков с численностью родителей в графическом отображении имеет вид куполообразной кривой (Бигон и др., 1989), которая применительно к тихоокеанским лососям описывается уравнением У.Е. Рикера (1979).

Ориентировочные значения параметров уравнения Рикера, описывающего связь численности родителей амурской осенней кеты с численностью потомков (Островский, 2003), были оценены по литературным данным (Леванидов, 1969), основанным на сведениях по уловам в предположении постоянства коэффициента эксплуатации. Позже, когда численность родителей и потомков оценивали по результатам мечения (Пасечник, Шмигирилов, 2008), были получены сходные результаты (Островский и др., 2015), но со временем фактическая численность потомков стала сильно отклоняться от теоретической, рассчитанной по уравнению Рикера. Анализируя эти отклонения, было установлено, что они объяснимы межгодовой направленной изменчивостью условий воспроизводства (Островский и др., 2022). Дополнением модели Рикера межгодовой трендовой составляющей динамики численности потомков её описательные возможности существенно уточнены, но причина формирования тренда не известна. В этой работе попытаемся выявить конкретные погодные факторы, формирующие временную изменчивость численности поколений.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Численность рыб, возвращающихся из моря в конкретном году (подход), оценивали по результатам мечения (Пасечник, Шмигирилов, 2008), с параллельным мониторингом уловов на усилии и обследованием контрольных нерестилищ. Численность рыб, пропущенных на нерест, оценивали по разности подхода и вылова известного из официальной статистики, предоставляемой Амурским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству. Численность потомков рассчитывали после определения принадлежности рыб в подходах к конкретному поколению и суммирования численностей рыб одного поколения в подходах смежных лет.

Все первичные сведения по осенней кете предоставлены Лабораторией тихоокеанс-

ких лососей «ХабаровскНИРО». По причине ограниченного объёма мечения, неполного возврата меток, неучтённого вылова, ошибок определения возраста, все оценки носят рекогносцированный характер. Ошибки оценок численности родителей и потомков не известны, поэтому оценки приняли истинными.

К настоящему времени из моря полностью вернулись поколения 2006–2018 г. В возрастном составе поколений рыбы в возрасте 4+ и 5+ лет составляют около 20%, увеличив на эту величину численность не полностью вернувшегося поколения 2019 г. приняли его равным 4,121 млн рыб, на всех рисунках (за исключением рисунков 1, 4 и 5) точки, соответствующие поколению этого года, выделены. В целом, с принятыми допущениями, связь численности потомков с численностью родителей анализировали на 14 парах наблюдений (рис. 1).

В начале прошлого века осенняя кета поднималась вверх по Амуру на расстояние более 3 тыс. км от его устья (Новомодный и др., 2004). В его середине – в бассейне р. Уссури (992 км от устья Амура) воспроизводилось около 40% амурской осенней кеты (Леванидов, 1964, 1969), в начале текущего века до устья этой реки доходило лишь около 5% от подхода (Новомодный и др., 2004; Кулевская 2007). В настоящее время практически вся осенняя амурская кета, согласно физико-географическому районированию приведённому на сайте экологического центра «Экосистема»<sup>TM</sup> (<http://www.ecosystema.ru>), последняя дата обращения 15.04.2024, воспроизводится в пределах Нижнеамурской физико-географической области, наибольшая часть – в р. Амгунь (левобережный приток, впадающий в р. Амур в 146 км о его устья). Сведения по использованным в работе параметрам погоды приведены на сайте «Погода и климат» (<http://www.pogodaiklimat.ru>), метеорологический пункт г. Николаевск-на-Амуре, последняя дата обращения 03.04.2024 г.

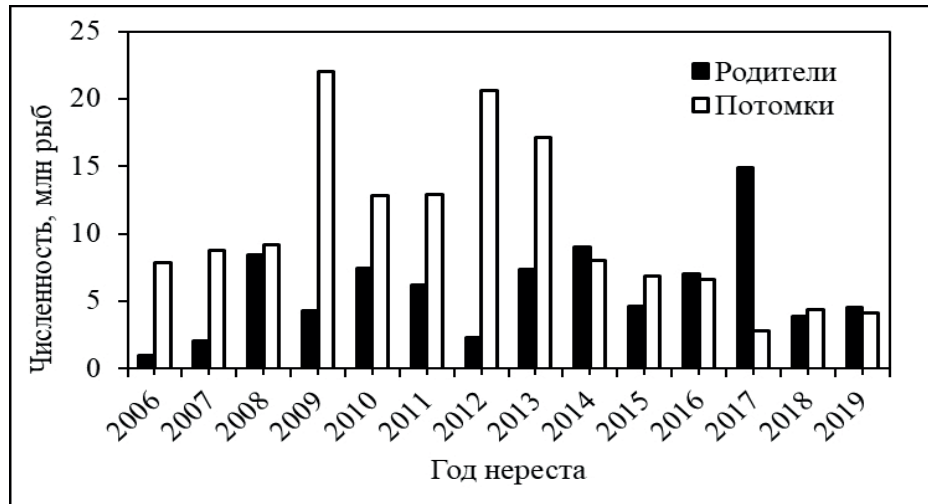


Рис. 1. Динамика численности родителей и потомков осенней амурской кеты.

Все общедоступные сведения по погодным переменным делятся на три категории – среднемесячная и среднегодовая температура воздуха ( $T$ , °C), суммарное количество осадков, выпавших в каждом месяце и их годовая сумма, ( $O$ , мм), максимальное количество осадков, выпавших за одни сутки в каждом месяце и за весь год ( $M$ , мм). Каждая строка «погодных» данных состоит из 39 наблюдений. Осенняя кета заходит в р. Амур во второй половине августа, но теоретически возможны запаздывающие последствия изменчивости погоды, поэтому в анализ включены переменные, характеризующие погоду за весь год.

Пресноводный период жизни амурской кеты включает два смежных года (год нереста и год выклева личинок и покатной миграции). В год выклева личинок потомки кеты до августа находятся либо в бассейне р. Амур, либо в Амурском лимане (Новомодный, 2003), т.е. в течение семи месяцев второго года их численность может зависеть от погоды (21 наблюдение в каждой строке метеоданных).

Таким образом, разведочный графический анализ данных, средствами Microsoft Excel включал 60 вариантов связи численности поколений с элементарными (заимствованными из интернета) «погодными» признаками.

Вследствие асинхронности захода рыб в нерестовые реки, начала нереста, сроков прохождения различных стадий жизненного цикла потомков, изменчивости сроков фенологических процессов в природе в разные годы, влияние одного и того же фактора может оказаться изменчиво во времени и не ограничиваться связью с погодой в конкретном месяце. Не исключено однонаправленное влияние одного и того же фактора и в различных далеко отстоящих во времени месяцах. По этим причинам на втором этапе разведочного анализа рассмотрели связь численности потомков с комплексными признаками, объединяющими элементарные признаки в разных месяцах с однонаправленной связью с численностью потомков.

В качестве претендентов на включение в модель отбирались такие комплексные признаки, связь которых с численностью потомков оказывалась теснее, чем с каждым отдельным элементарным признаком, включённым в комплексные (теснота связи оценивалась по коэффициентам детерминации при сглаживании диаграмм рассеяния полиномом второй степени). Этой процедурой количество признаков, как потенциальных претендентов на включение в модель, уменьшено с 60 до 16. Объединение элемен-

тарных признаков в комплексные необходимо для уменьшения количества коэффициентов модели, поскольку ряд наблюдений соотношения «родители-потомки» относительно мал.

Вследствие больших различий абсолютных значений объясняющих переменных они нормированы (выражены в долях от максимального значения в период исследования). В работе использованы методы дисперсионного и пошагового нелинейного регрессионного анализа (Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007). Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами нелинейного оценивания пакета статистических программ SYSTAT.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Попытка аппроксимировать связь численности потомков осенней амурской кеты ( $R$ , млн рыб) с нормированной численностью родителей ( $P$ ) уравнением Рикера оказалась малоэффективной:

$$R = 8,621 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{4,02}\right) \quad (1).$$

Уравнением (1) объяснимо менее 10% дисперсии зависимой переменной (скорректированный коэффициент детерминации,  $R^2$ , равен 0,092), значение  $F$ -критерия Фишера равно 1,216 при пороговом значении для 95% уровня статистической значимости равно 4,747. То есть, связь численности потомков с численностью родителей статистически не значима.

Учитывая опыт предшествующего исследования (Островский и др., 2022), предположили, что искомая связь  $R(P)$ , ранее удовлетворительно объяснимая уравнением Рикера, ослаблена сильным влиянием внешних факторов. Поскольку задача оказалась неразрешимой в прямом порядке (анализ отклонений уравнения Рикера) её попытались решить в обратном порядке. Для этого необходимо было выбрать уравнение, описывающее связь численности потомков с

изменчивостью погодных факторов, невязки которого наиболее хорошо описываются уравнением Рикера при условии соответствия распределения невязок распределению Гаусса и отсутствия связи «погодных» факторов с численностью родителей. Для решения этой задачи из числа 16 факторов-претендентов (см. раздел «МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ») выделили девять факторов с наибольшими значениями коэффициентов парной корреляции Пирсона в сравниваемых рядах  $R$  (фактор).

Поскольку форма связи численности потомков с факторами-претендентами не известна, ориентируясь на внешний вид диаграмм рассеяния, её описывали в двух вариантах уравнений – степенным и экспоненциальным. Из девяти вариантов факторных переменных, невязки лишь трёх (относительно численности родителей) в графическом отображении, при сглаживании полиномом второй степени, имели куполообразный вид, потенциально приемлемый для аппроксимации уравнением Рикера. Рассмотрим каждый из них.

*Первый фактор* –  $T_1$  (нормированная сумма температур воздуха в июне и в сентябре в год нереста и в июне в год выклева личинок). При описании связи численности потомков с этим фактором экспоненциальной функцией (рис. 2):

$$R = 0,006 \cdot \exp(8,279 \cdot T_1) \quad (2).$$

Скорректированный коэффициент детерминации равен 0,773, регрессия статистически значима ( $F = 40,863$ ,  $p = 3 \cdot 10^{-5}$ ), значение коэффициента асимметрии ( $A_s$ ) распределения остатков равно  $0,204 \pm 0,594$ , показателя эксцесса ( $E_x$ ) –  $0,498 \pm 1,124$ . Отношение средних значений этих критериев к их стандартным ошибкам в обоих случаях меньше 3 ( $T_{A_s} = 0,343$ ,  $T_{E_x} = -0,443$ ), т.е. распределение остатков не сильно отклоняется от закона нормального распределения, что свидетельствует об адекватности уравнения (2).

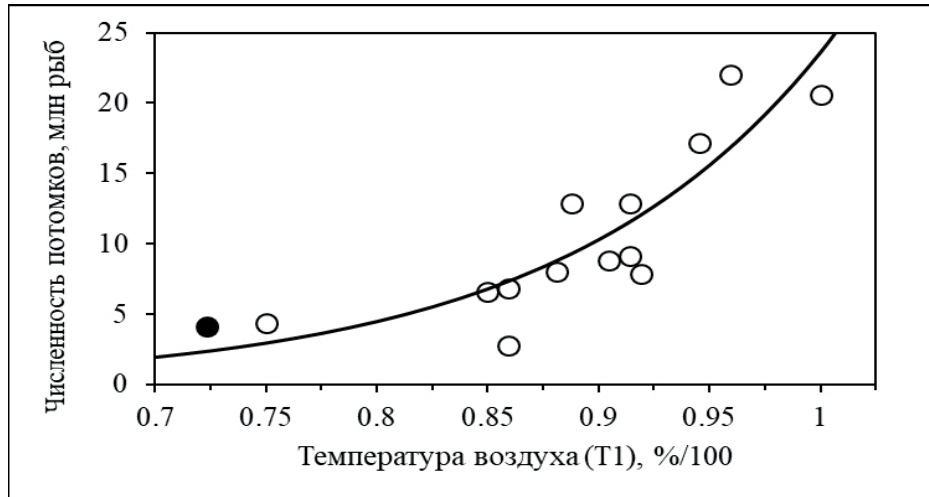


Рис. 2. Связь численности потомков осенней амурской кеты с фактором  $T_1$ , сглаженная уравнением (1), пояснения в тексте.

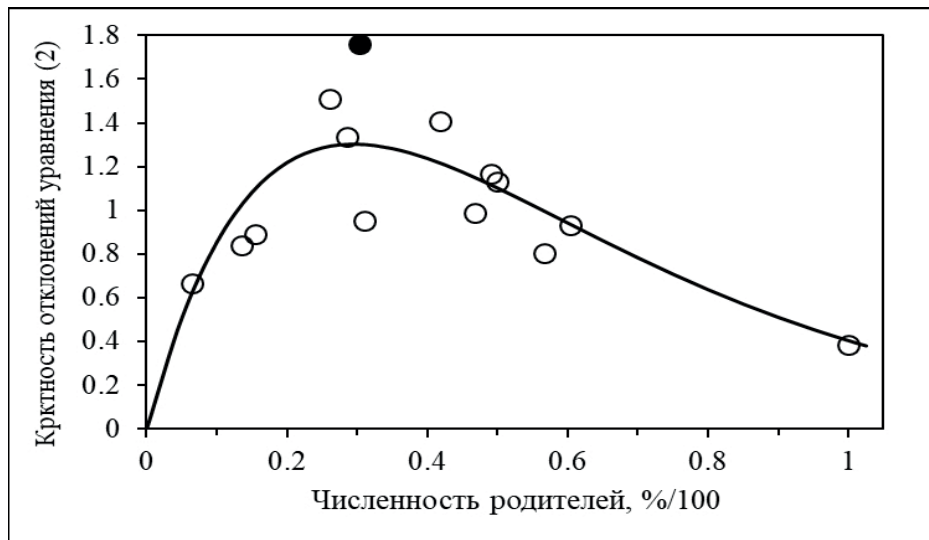


Рис. 3. Зависимость кратности отклонений уравнения (2) от численности родителей, сглаженная уравнением (3).

Кратность отклонений фактической численности потомков от численности, рассчитанной по уравнению (2) ( $D_2$ ), удовлетворительно ( $R^2_c = 0,668$ ,  $F = 24,145$ ,  $p = 4 \cdot 10^{-4}$ ,  $T_{As} = 0,922$ ,  $T_{Ex} = 0,572$ , рис. 3) аппроксимируется уравнением Рикера:

$$D_2 = 11,989 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{0,295}\right) \quad (3),$$

где  $P$  – нормированная численность родителей.

Дополнение уравнения (2) переменной  $P$  увеличивает объяснённую долю дисперсии численности потомков на 16,6 %:

$$R = 0,088 \cdot P \cdot \exp\left(7,883 \cdot T_1 - \frac{P}{0,320}\right) \quad (4).$$

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения (4) равен 0,939,  $F = 84,664$ ,  $p = 2 \cdot 10^{-7}$ ,  $T_{As} = -0,128$ ,  $T_{Ex} = -1,090$ . Коэффициент парной корреляции Пирсона ( $r$ ) между факторными переменными равен

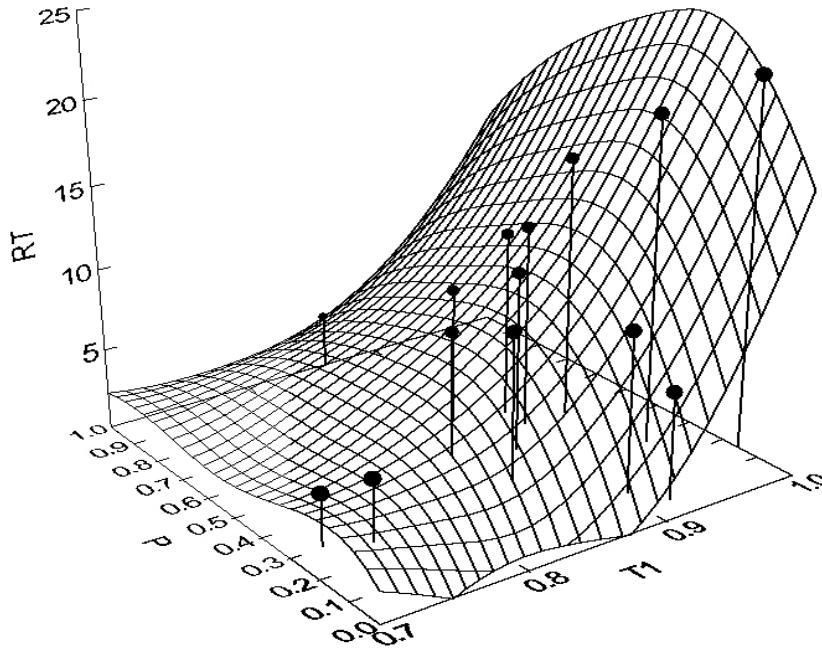


Рис. 4. Зависимость модельной численности поколений осенней амурской кеты ( $RT$ , млн рыб) от нормированной численности родителей ( $P$ ) и температуры воздуха ( $T1$ ) ( пояснения в тексте).

-0,096, при пороговом значении ( $p = 0,05$ ) для 14 пар наблюдений равном 0,530. Отсутствие статистически значимой связи факторных переменных позволяет рассматривать их в качестве независимых факторов. Связь модельной численности потомков с численностью родителей и температурой воздуха представлена на рисунке 4.

Значения фактической и рассчитанной по уравнению (4) численности поколений тесно связаны ( $r = 0,969$ ), средние значения сравниваемых рядов одинаковы (равны 10,3 млн рыб), практически одинаковы их дисперсии – 36,5 и 33,8, модельная численность потомков хорошо имитирует фактическую численность (рис. 5). Практически такой же результат получается, если вместо экспоненциальной функции относительно фактора  $T1$  использовать степенную, при этом ошибки коэффициентов итогового уравнения уменьшаются, но невязки экспоненциального уравнения  $R(T1)$  на 12,2% хуже описываются уравнением Рикера, чем уравнения (3).

Второй фактор –  $O1$  (нормированная сумма осадков за период с августа по декабрь

год нереста и с января по июль следующего года). Как и в примере с фактором  $T1$ , численность потомков увеличивается по мере увеличения фактора  $O1$  (рис. 6), зависимость удовлетворительно ( $R^2_c = 0,800, F = 48,0, p = 2 \cdot 10^{-5}, T_{As} = 1,973, T_{Ex} = 1,194$ ) описывает уравнение:

$$R = 21,306 \cdot O1^{3,345} \quad (5).$$

Кратность отклонений уравнения (5) ( $D5$ ), как и уравнения (2), зависит от численности родителей (рис. 7) и может быть описана уравнением Рикера (рис. 7):

$$D5 = 7,098 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{0,448}\right) \quad (6),$$

но гипотезу о равенстве коэффициентов уравнения (6) нулю можно отвергнуть лишь с вероятностью 92,3% ( $F = 3,748, p = 0,077$ ). Уравнением объяснимо 23,8% дисперсии отклонений, распределение остатков близко к гауссиане ( $T_{As} = 0,464, T_{Ex} = -1,082$ ).

Учитывая, что динамика численности поколений может зависеть от множества факторов с относительно небольшим вкла-

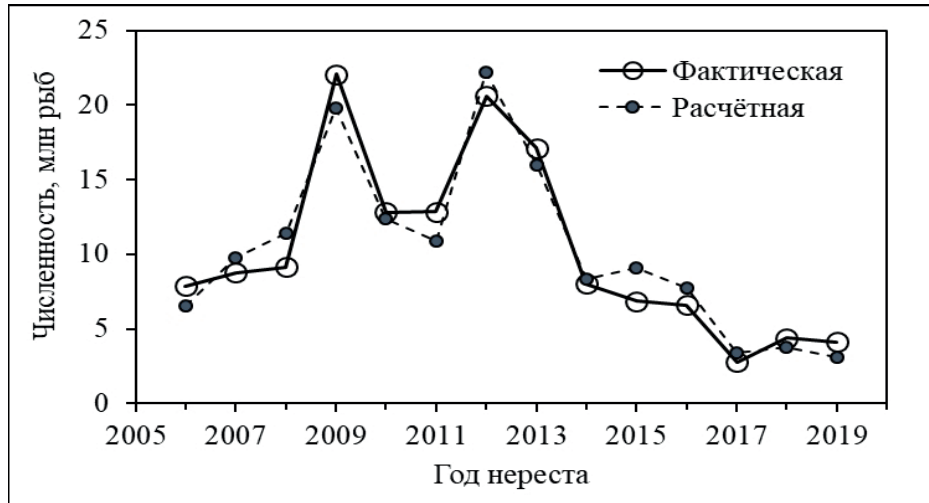


Рис. 5. Динамика фактической и модельной (уравнение (4)) численности потомков амурской осенней кеты.

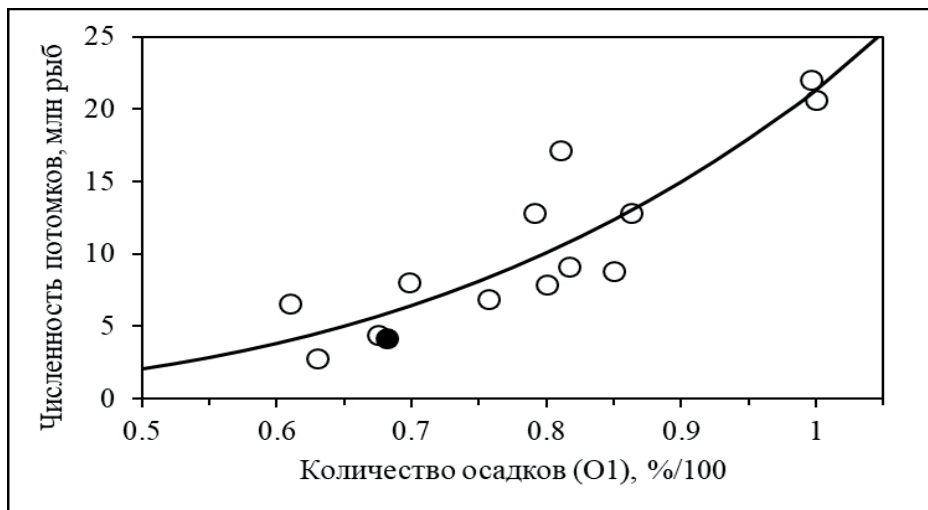


Рис. 6. Связь численности потомков осенней амурской кеты с фактором O1, сглаженная уравнением (5) (пояснения в тексте).

дом каждого из них, а также, что уравнение (6) может стать статистически значимым при большем количестве анализируемых поколений, уравнение (5) дополнили переменной P:

$$R = 179,702 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{0,377}\right) \cdot O1^{3,371} \quad (7).$$

Коэффициент корреляции между факторными переменными ( $r = -0,477$ ) уравнения (7) меньше критического для 95% доверитель-

ного уровня. Уравнение статистически значимо ( $F = 26,109, p = 7 \cdot 10^{-5}$ ) и объясняет 82,6% дисперсии численности поколений, но вполне очевидно, что основной вклад в объяснённую дисперсию вносит изменчивость количества осадков, дополнительный фактор (P) увеличивает её лишь на 2,6%.

Практически такой же результат получается при описании связи  $R(O1)$  экспоненциальным уравнением, но его невязки, при их описании изменчивостью численности

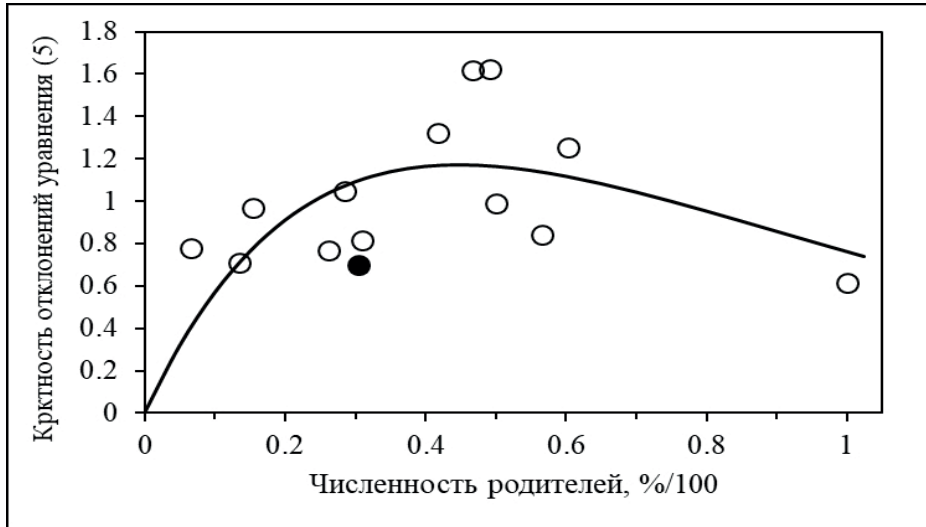


Рис. 7. Зависимость кратности отклонений уравнения (5) от численности родителей, сглаженная уравнением (6) (пояснения в тексте).

родителей, хуже аппроксимируются уравнением Рикера, а относительные ошибки коэффициентов итогового уравнения больше ошибок коэффициентов уравнения (7).

Третий фактор –  $M1$  (нормированная сумма максимальных значений осадков, выпадавших в феврале, марте и апреле в год выклева личинок). Численность поколений амурской осенней кеты закономерно увеличивается с ростом значений этого фактора (рис. 8), закономерность удовлетворительно ( $R^2_c = 0,667$ ,  $F = 24,036$ ,  $p = 4 \cdot 10^{-4}$ ,  $T_{As} = 1,668$ ,  $T_{Ex} = 0,351$ ) описывает уравнение:

$$R = 21,647 \cdot M1^{1,413} \quad (8).$$

Зависимость кратности отклонений уравнения (8) ( $D8$ ) от численности родителей (рис. 9), как и в предыдущих случаях можно описать уравнением Рикера:

$$D8 = 10,645 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{0,321}\right) \quad (9).$$

Уравнением (9) объяснимо 28,3% невязок уравнения (8), оно статистически значимо ( $F = 4,736$ ,  $p = 0,05$ ), распределение его остатков слабо отклоняется от закона нормального распределения ( $T_{As} = 1,525$ ,  $T_{Ex} = 0,727$ ).

Факторные переменные  $P$  и  $M1$  корреляционно не связаны ( $r = -0,352$ ), уравнение объединяющее обе переменные представлено в виде:

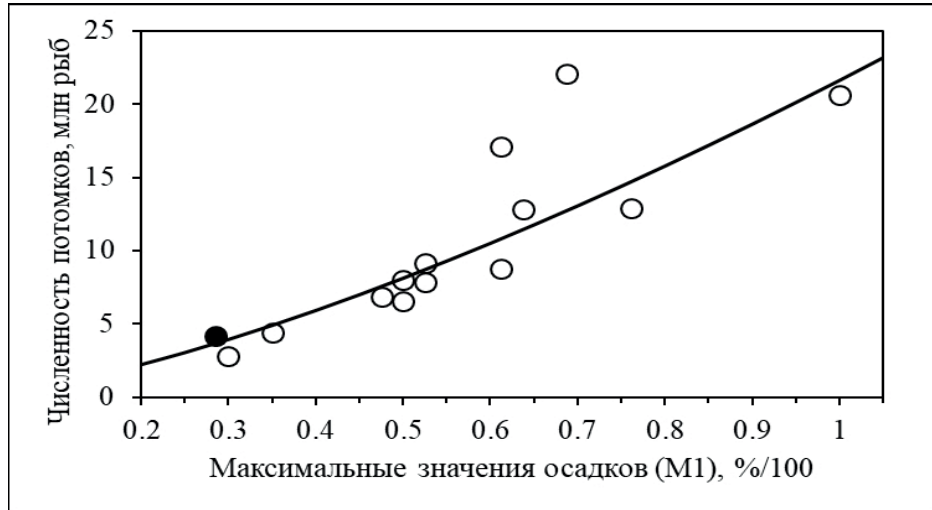
$$R = 209,994 \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{0,334}\right) \cdot M1^{1,418} \quad (10).$$

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения (10) равен 0,76, т.е. дополнение уравнения (8) объясняющей переменной  $P$  увеличивает объяснённую изменчивость численности потомков на 9,3%. Гипотеза о равенстве коэффициентов уравнения (10) нулю отвергается с вероятностью более 99,961%, распределение остатков соответствует закону нормального распределения ( $T_{As} = 0,378$ ,  $T_{Ex} = -0,232$ ). Графики зависимости численности поколений от численности родителей и последних двух факторов ( $O1$  и  $M1$ ) принципиально не отличаются от графика  $R(P, T1)$  представленного на рисунке 4.

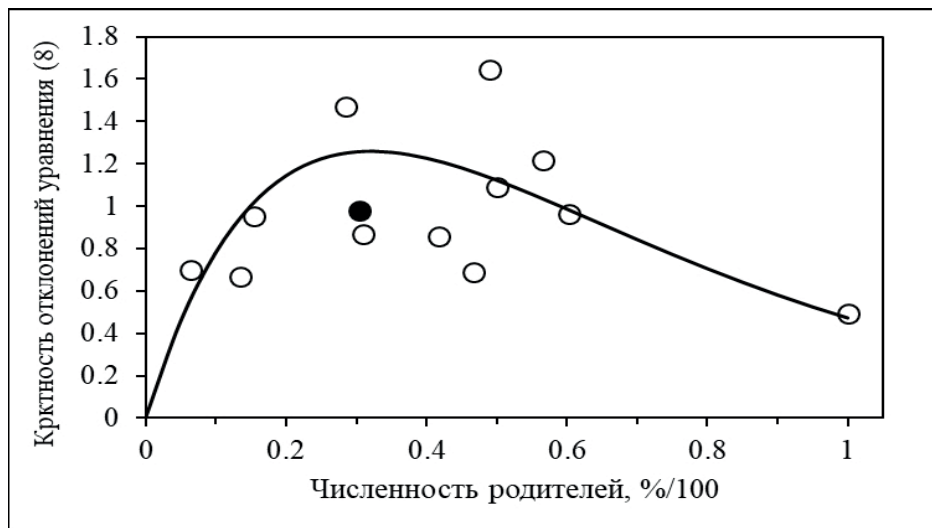
#### ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, в качестве потенциальных претендентов для объяснения причин отклонений фактической численности потомков осенней амурской кеты от значений, соответствующих уравнению Рикера, методом проб и оши-





**Рис. 8.** Связь численности потомков осенней амурской кеты с фактором  $M1$ , сглаженная уравнением (8) (пояснения в тексте).



**Рис. 9.** Связь кратности отклонений уравнения (8) с численностью родителей, сглажена уравнением (9) (пояснения в тексте).

бок выделены три «погодные» факторные переменные ( $T1$ ,  $O1$  и  $M1$ ). Объединить их в едином уравнении нельзя не только из-за несоответствия сложности модели количеству данных, но и вследствие тесной корреляционной связи этих переменных (таблица). Это же обстоятельство усложняет объяснение причин изменчивости численности потомков, поскольку каждый из факторов частично включает информацию о прочих факторах.

Используя регрессионный анализ можно выявить статистически значимые связи, их наличие допустимо (с известными ограничениями) использовать в прогнозе численности потомков, но представить потенциальные механизмы их реализации сложно. Так, например, комплексный фактор  $T1$  включает суммарное значение температуры воздуха в июне, т.е. за два месяца до захода осенней кеты в Амур, но изменчивость этой элементарной переменной статистически значимо ( $p < 0,05$ )

**Таблица.** Значения коэффициентов парной корреляции Пирсона ( $r$ )\*

Переменные	R	P	T1	O1	M1
R	1,000				
P	-0,290	1,000			
T1	0,789	-0,096	1,000		
O1	0,878	-0,477	0,766	1,000	
M1	0,808	-0,352	0,851	0,788	1,000

**Примечание:** \* – для  $n = 14$  корреляция статистически значима ( $p < 0,05$ ) при  $r > 0,530$ .

коррелирует с суммарным количеством осадков в год нереста ( $r = 0,625$ ) и с их количеством в феврале ( $r = 0,600$ ), марте ( $r = 0,609$ ) и апреле ( $r = 0,624$ ) в год выклева личинок, а температура воздуха в сентябре в год нереста, также входящая в состав комплексного фактора T1 – с количеством осадков июле ( $r = 0,628$ ) и январе ( $r = -0,774$ ,  $p < 0,01$ ) следующего года. То есть, не исключено, что тесная связь фактора T1 с численностью потомков обусловлена не влиянием температуры воздуха, а случайной или нет, её связью с количеством осадков. Учитывая вероятную несопоставимость точности оценок численности родителей и потомков с детерминацией уравнения (4) ( $R^2_c = 0,939$ ), можно предположить наличие эффекта сверхподгонки.

Однозначный ответ, соответствующий поставленной цели, на основе статистических критериев пока невозможен, можно лишь заключить, что в рассматриваемом периоде численность потомков сильнее зависела от влияния погодных факторов, чем от численности родителей. Полагаем что из их числа основную роль в формировании урожайности поколений играло количество осадков (фактор O1), хотя бы потому, что в маловодные периоды площадь нерестилищ амурских лососей уменьшается по крайней мере вдвое (Рослый, 2002), а водный режим рек Амуро-Сахалинской физико-географической страны с муссонным климатом на 80% зависит от дождевых осадков (<http://www.ecosystema.ru>).

Расширение уравнения (5), включением переменной P, практически не увеличивает объяснённую изменчивость численности потомков, однако отметим, что из всех выбранных факторов, O1 наиболее тесно ( $r = -0,477$ , таблица) коррелирует с численностью родителей. Связь для относительно малого ряда данных статистически не значима, но, если она не случайна (ошибка второго рода), тогда можно предположить, что оценка численности родителей зависит от уровня воды в реках, определяемого количеством осадков, при большом их количестве численность родителей систематически занижается. Возможно, информация по количеству осадков в неявном виде содержит информацию по оценённой численности родителей. В этом случае (по причине «комплексного характера» фактора O1), становится понятной причина наиболее тесной связи этого фактора с численностью потомков ( $r = 0,878$ , таблица) и наименее тесная связь невязок с численностью родителей (уравнение (6)).

Теоретически, вторая причина слабой связи численности потомков с численностью родителей может быть обусловлена тем, что результат влияния факторов зависит от пределов их изменчивости – роль одного из множества факторов увеличивается при стабилизации прочих факторов, на этом основана логика экспериментальной биологии. Можно предположить, что вследствие незаконного вылова фактическая численность родителей значительно меньше разности подхода и вылова, поэтому её изменчивость недоста-

точна для того, чтобы существенно влиять на численность потомков.

Связь численности потомков осенней кеты с фактором  $O1$  (как и с прочими факторами) положительная. Отрицательная связь численности потомков с количеством осадков по причине разрушения нерестовых бугров во время паводков (Чупахин, 1975; Каев, 2018) видимо не реализуется. Вероятно, уровень паводков в большей степени зависит от максимального количества суточных осадков ( $M1$ ), но осенняя кета нерестится позже сезона тайфунов. Кроме того, известно, что весенние паводки ухудшают условия питания и роста молоди (Леванидов, 1969; Рослый, 2002), что может уменьшить их выживаемость, однако весенние паводки в районе исследования выражены слабо по причине малого количества зимних осадков (Рослый, 2002).

В то же время известно, что весенние паводки препятствуют отшнуровыванию мелководных участков нерестовых рек, в которых после зимнего маловодья погибает часть молоди (Рухлов, 1973), уменьшение прозрачности воды во время весенних паводков, вероятно, предохраняет молодь лососей от хищных рыб, миноги (Леванидов, 1969; Рослый, Новомодный, 1996) и морских птиц в Амурском лимане, а подъём уровня воды перед ледоставом благоприятен для воспроизводства лососей, поскольку препятствует осушению гнезд (Лапин, 1971). Возможно, положительная связь численности потомков с фактором  $M1$  обусловлена его статистически значимой ( $p < 0,001$ ) положительной связью с фактором  $O1$  (таблица).

Таким образом, большое количество осадков в целом благоприятно сказывается на воспроизводстве амурской осенней кеты (рис. 6). Влияние этого фактора характерно не только для рассматриваемого периода, о влиянии количества осадков на численность осенней амурской кеты известно с середины прошлого века (Леванидов, Леванидова, 1959). Первостепенная роль этого фактора выявлена и в воспроизводстве амурской горбуши, иссле-

дования которой охватывают сорокалетний ряд наблюдений (Островский, 2023). Отметим также, что отчётливо выраженный муссонный климат, характерный для всей Амуро-Сахалинской физико-географической страны, примечателен большим количеством летних осадков, малоснежными зимами с низкой температурой воздуха. В этой же стране (область Приморье) тесная связь урожайности поколений с количеством осадков выявлена для горбуши, размножающейся в реках материковой части Татарского пролива (Островский, Козлова, 2023), горбуши (Островский, Лысенко, 2024) и осенней кеты (Горяинов, 2000) материкового побережья Японского моря.

Аналогичный результат получен при изучении причин изменчивости урожайности кеты в Охотском муниципальном районе (Островский, 2022), динамика численности её поколений хорошо объяснима численностью родителей и количеством осадков. Этот район принадлежит Охотской области сопредельной Северо-Притихоокеанской физико-географической страны, с менее выраженным, но, тем не менее, муссонным климатом (<http://www.ecosystema.ru>). Полагаем, что именно сходство условий формирования водного режима нерестовых рек, порождает сходство причин изменчивости численности тихоокеанских лососей.

Как для приморской, так и для амурской горбуши, в отношении изменчивости погоды, влияющей на численность поколений, характерна второстепенная роль факторов категории  $T1$ , их влияние, по-видимому, наиболее сильно проявляется в случаях совпадения по времени неблагоприятных значений с факторами категории  $O1$  во время инкубации икры. Осенняя кета, в отличие от горбуши, нерестится преимущественно в местах выхода грунтовых вод, температура которых, в отличие от вод подруслового потока омывающих гнёзда горбуши или летней кеты, меньше зависит от температуры воздуха (Смирнов, 1947; Бирман, 1954, 2004). Но молодь кеты дольше живёт и питается в пресной воде и на прибрежных мелководьях лимана, а их прог-

рев зависит от температуры воздуха (Шершенев, 1974). Положительно влияя на развитие кормовой базы и темп роста молоди, температура воды должна положительно влиять на её выживаемость и численность поколений (Леванидов, 1969), но полагаем, что из числа погодных факторов основное влияние на численность потомков амурской осенней кеты, как и других популяций и видов тихоокеанских лососей в сопредельных районах с муссонным климатом, оказывало количество осадков, маскирующее влияние прочих менее значимых факторов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на некоторые неопределённости, связанные с корреляцией объясняющих переменных, результаты работы позволяют заключить, что пресноводный период в жизни осенней амурской кеты играет главную роль в формировании численности поколений. Это заключение полностью соответствует общепризнанному факту – наибольшая естественная смертность всех растений и животных с экстенсивной стратегией размножения характерна для первого года жизни, с возрастом она уменьшается (Тюрин, 1972).

Изменчивость погоды сильнее влияла на численность потомков осенней кеты, чем численность родителей. Связь  $R(P)$ , описываемая уравнением Рикера в рассматриваемом периоде выражена настолько слабо, что выявить её наличие удаётся только после устранения влияния на численность потомков факторов, характеризующих условия воспроизводства, зависящие от изменчивости погоды.

Вероятно, численность поколений осенней амурской кеты в рассматриваемом периоде в основном зависела от количества осадков влияющих на водность нерестовых рек, что характерно и для других популяций и видов тихоокеанских лососей, размножающихся в районах с муссонным климатом.

Полученные результаты подтверждают априорное суждение о том, что многофакторный процесс формирования численности

поколений тихоокеанских лососей может быть адекватно аппроксимирован однофакторными моделями лишь в исключительных случаях. Они также свидетельствуют о принципиальной невозможности разработки корректных долгосрочных прогнозов их численности и вылова на основе теоретических однофакторных моделей типа «родители-потомки».

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

Бирман И.Б. Динамика численности и современное состояние запасов кеты и горбуши в бассейне Амура // Тр. совещания по вопросам лососевого хозяйства Дальнего Востока. М.: АН СССР. 1954. С. 22–37.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей: моногр. М.: Нац. рыб. ресурсы, 2004. 172 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.

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

Кулевская Т.Л. Распределение осенней кеты по руслу Нижнего Амура в период нерестового хода в 2006 г. // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-центр. 2007. С. 214–218.

Лапин Ю.Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М.: Наука, 1971. 176 с.

Леванидов В.Я. Закономерности динамики численности лососей в бассейне Амура // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М.: Наука. 1964. С. 49–68.

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.

Новомодный Г.В. О направлениях миграций лососей рода *Oncorhynchus* в Амурском лимане // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. 2003. С. 484–499.

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 численности потомков кеты (*Oncorhynchus keta*) реки Амур от численности родителей // Методические и прикладные аспекты рыбохозяйственных исследований на Дальнем Востоке. Хабаровск: Хабаровское книжное изд-во. 2003. С. 79–86.

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., Козлова Т.В. «Неблагодарная» горбуша. Случайность или закономерность? // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО. 2023. С. 152–158. DOI: 10.26428/losos\_bull17-2023-152-158.

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., Подорожнюк Е.В., Шмигирилов А.П. Зависимость численности потомков осенней кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Амур от численности родителей // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 41–50.

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

Пасечник О.И., Шмигирилов А.П. Оценка численности амурской кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) по результатам мечения // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2008. Вып. 4. С. 294–303.

«Погода и климат». Справочно-информационный портал // Поддержка проекта К. Казаков. Хостинг – Инфобокс. 2004–2024. URL: <http://www.ecosystema.ru/> (дата обращения 03.04.2024).

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

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

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

Рослый Ю.С., Новомодный Г.В. Элиминация молоди лососей рода *Oncorhynchus* из реки Амур тихоокеанской миногой *Lampetra japonica* и другими хищными рыбами в раннеморской период жизни // Вопр. Ихтиологии. 1996. Т. 36. №1. С. 50–54.

Рухлов Ф.Н. О речном периоде жизни нерестовой осенней кеты и горбуши Сахалина // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 91. С. 25–30.

Смирнов А.Г. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. ТИНРО. 1947. Т. 25. С. 33–51.

Тюрин П.В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб

как основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. 1972. Т. 71. С. 71–127.

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

Шершнев А.П. Температурный режим прибрежной зоны моря и его влияние на биологию осенней кеты // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 93. С. 19–24.

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

Выражаю глубокую признательность бывшим сотрудникам Лаборатории тихоокеанских лососей ХабаровскНИРО С.Ф. Золотухину, Н.Ф. Капановой, 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.

DYNAMICS OF ABUNDANCE

**THE REASONS FOR THE VARIABILITY  
IN THE NUMBER OF GENERATIONS  
OF THE AMUR RIVER FALL 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 relationship of the number of descendants of fall Amur chum salmon with the number of parents and the variability of weather factors in the reproduction area. Chum salmon offspring abundance was shown to be more strongly dependent on weather variability than on parental abundance during the period under consideration. It was possible to identify a relatively weak relationship between the number of generations and the number of parents only after eliminating the calculated influence of weather factors on the dependent variable. Three weather factor variables have been identified that are statistically related to the number of descendants, but the close correlation between them does not allow us to unambiguously identify the most likely explanatory variable. The number of descendants of the autumn Amur chum salmon, as well as other populations and species of Pacific salmon in adjacent reproduction areas, is most closely related to the amount of precipitation falling during the river period of life. The similarity of explanatory variables is probably related to the common conditions of formation of the water regime of spawning rivers, determined by the monsoon character of climate. The variability of precipitation in the breeding areas of the Amur autumn chum salmon explains 80% of the variance in the number of descendants, therefore, their number is formed mainly at the early stages of the life cycle.

*Key words:* Pacific salmon, fall chum salmon, *Oncorhynchus keta*, Ricker equation, population dynamics, climate influence.