

**ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ПОТОМКОВ ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSHA WALBAUM РЕКИ АМУР
ОТ ЧИСЛЕННОСТИ РОДИТЕЛЕЙ**

В.И. Островский

*Хабаровский филиал ТИНРО, Амурский бульвар, 13-А, Хабаровск, 680028, Россия,
E-mail: Ostrovkhv@rambler.ru*

Классические модели не дают удовлетворительного описания связи численности потомков с численностью родителей амурской горбуши. Использование для этой цели оригинальной двухцикловой модели приводит к наилучшему результату. Рассматривается гипотетический механизм формирования численности поколений, основанный на результатах анализа параметров модели.

**DEPENDENCE OF THE AMUR PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSHA*
WALBAUM PROGENY NUMBER ON THE NUMBER OF PARENTS**

V.I. Ostrovsky

*Khabarovsk Branch of Pacific Research Fisheries Center, 13 A, Amursky Blvd, Khabarovsk 680028, Russia,
E-mail: Ostrovkhv@rambler.ru*

Classical models describe unsatisfactorily the correlations of the Amur chum salmon progeny abundance with the abundance of parents. Original two-cycled model produces best results. Hypothetical mechanism of the progeny abundance generating based on the results of the model parameters analysis is considered.

Теоретические модели, формализующие зависимость численности потомков от численности родителей, не всегда приемлемы для многих реальных популяций. Удовлетворительное описание данной связи, скорее, исключение, чем правило, даже для тех видов, для которых эти модели разрабатывались. Обычно большой разброс эмпирических значений численности потомков от линии регрессии объясняется значительным влиянием неучтенных факторов либо большими ошибками оценок численности производителей (Walters, Ludwig, 1981; Хилборн, Уолтерс, 2001). По этой причине способы уточнения прогнозов численности поколений, как правило, основаны на увеличении точности оценки численности родителей, характеристик их биологического состояния, популяционного состава, а также на оценке влияния внешних факторов на численность поколений.

Со времени разработки классических моделей прошло достаточно много времени. Накопились факты, свидетельствующие о том, что гипотезы, положенные в их основу, часто далеки от реальности. Следовательно, отклонения значений численности потомков от теоретических кривых на графиках соответствующих зависимостей могут быть вызваны не только причинами, рассмотренными выше, но и неадекватностью моделей. Таким образом, разработка новых моделей или модификация классических, применительно к конкретным популяциям, весьма актуальны.

На основе исследования механизмов и последствий конкуренции нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Азабачье за участки, пригодные для нереста (Островский, Семенченко,

1985; Семенченко, 1988; Паренский, 1989, 1992; Подлесных, Пашенко, 1997; Подлесных, 2000; и др.), нами разработана модель, описывающая зависимость численности потомков территориальных рыб от численности родителей. Она успешно апробирована на примере популяции нерки оз. Дальнее (Островский, Семенченко, 2002) и кеты *Oncorhynchus keta* р. Амур (Островский, 2003). Классические модели для этих целей малоэффективны или неприемлемы. Основное отличие данной модели от традиционно используемых заключается в том, что максимальная численность потомков на ранних стадиях жизненного цикла предполагается при средних, а не максимальных значениях численности родителей. По этой причине при наличии факторов, лимитирующих численность потомков на более поздних этапах жизни, наиболее сильно их влияние должно проявляться в самых многочисленных поколениях, произошедших от нереста средних по численности «родительских стад».

Крайнее проявление последствий такого взаимодействия – деформация первоначальной кривой (зависимость численности потомков от численности родителей) и трансформация ее в бимодальную кривую. У.Е. Рикер (Ricker, 1962) отмечал, что если бы зависимость численности потомков от численности родителей у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в графическом представлении имела вид бимодальной кривой, тогда различия урожайности поколений четных и нечетных лет данного вида рыб были бы легко объяснимы. Однако такую форму зависимости он рассматривал лишь в качестве гипотезы – конкретные примеры тогда не были известны. Позже, по этой же причине концепцию Полика (Paulik, 1973), который разрабатывал модификации классических уравнений, приводящие к бимодальному графику зависимости численности потомков от численности родителей, он характеризует как умозрительную. Однако такой тип связи был выявлен и формализован у нерки оз. Дальнее (Островский, 1998; Островский, Семенченко, 2002).

В.Я. Леванидов (1964), анализируя связь плотности заполнения нерестилищ с эффективностью нереста амурских лососей, отмечал, что поколения горбуши 1938, 1948 и 1958 гг. оказались малочисленными вследствие промерзания нерестовых бугров. Он также предполагал, что промерзание, возможно, имело место и в 1928 г., однако не располагал данными прямых наблюдений. Регулярная повторяемость катастроф через каждые 10 лет привлекла наше внимание, и, поскольку одна из существенных причин промерзания нерестовых бугров связана с уровнем воды (Леванидов, 1964), мы предположили, что должна существовать соответствующая повторяемость пониженных уровней воды в Амуре.

Визуальный анализ графиков расхода воды в районе г. Комсомольска-на-Амуре (рис. 1), не позволяет подтвердить данную гипотезу. Так, даже если расход воды зимой 1958/59 г. был меньше, чем в смежные годы, он все же превышал уровень расхода многих предшествующих лет, когда промерзания бугров не отмечено. Вполне возможно, что для установления причин столь регулярной повторяемости катастроф необходимы дополнительные сведения по гидрометеорологии (уровень воды, температура воздуха, толщина снежного покрова) собранные непосредственно в бассейне р. Амгунь, где размножается до 75 % «амурской» горбуши.

Не выявив предполагаемой связи, мы обратили внимание на следующее обстоятельство: катастрофы проис-

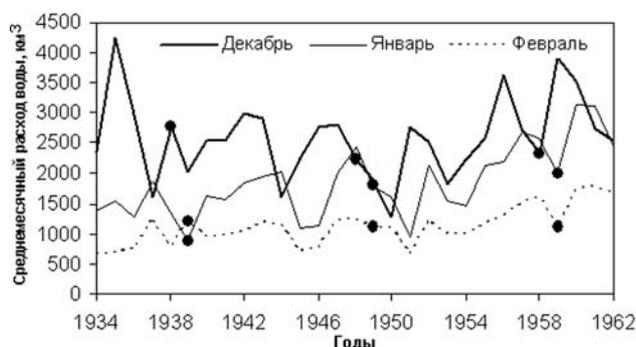


Рис. 1. Динамика среднемесячного расхода воды р. Амур. Здесь и далее черными точками отмечены годы промерзания нерестовых бугров горбуши

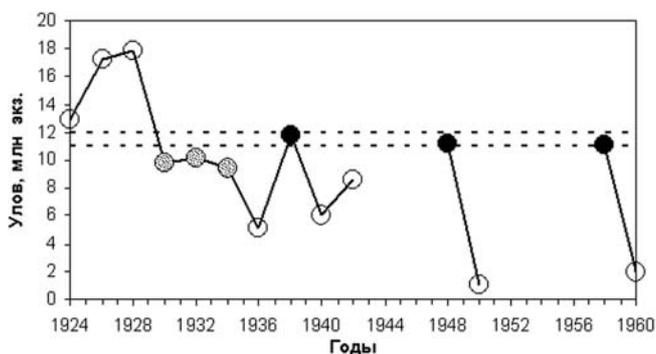


Рис. 2. Динамика уловов горбуши в р. Амур

шедшей в данном году, вернутся половозрелыми через год, несложно провести анализ соотношения численности родителей и потомков. Материалы для этого анализа приведены в цитируемой работе Владимира Яковлевича (с. 70).

Попытка аппроксимировать численность потомков численностью родителей (рис. 3) традиционно используемой для тихоокеанских лососей моделью Рикера или линейной моделью оказалась безуспешной. Лучшее описание получено во втором случае, но даже при исключении поколений, эмбриональная стадия которых проходила в суровых условиях, с использованием линейной модели удастся объяснить не более 20 % изменчивости численности потомков.

Как и в случае с неркой оз. Дальнее (Островский, 1998; Островский, Семенченко, 2002), катастрофическое снижение урожайности (отношение численности потомков к численности родителей) наблюдается только при средних значениях численности родителей (рис. 3). Связь гидрометеорологических условий с численностью родителей вряд ли возможна, следовательно, более вероятно, что пониженная численность данных поколений в основном обусловлена плотностными факторами.

Действительно, в области средних значений факториальной переменной расположены еще 3 точки (рис. 2, 3, выделены серым цветом). Упоминаний о промерзании нерестовых бугров в эти годы нет. Однако возврат потомков от нереста такого количества рыб сопоставим с годами наблюдения катастроф. В обеих группах наблюдений возврат заметно меньше, чем можно было ожидать, исходя из представления о типичной для лососей куполообразной кривой воспроизводства. То есть, вероятно, промерзание нерестовых бугров отрицательно влияет на урожайность поколений, но роль этого фактора преувеличена, поскольку частично выживаемость потомков уменьшена под действием фактора, общего для обеих групп наблюдений. Возможно, этим фактором является сходная численность родителей данных поколений.

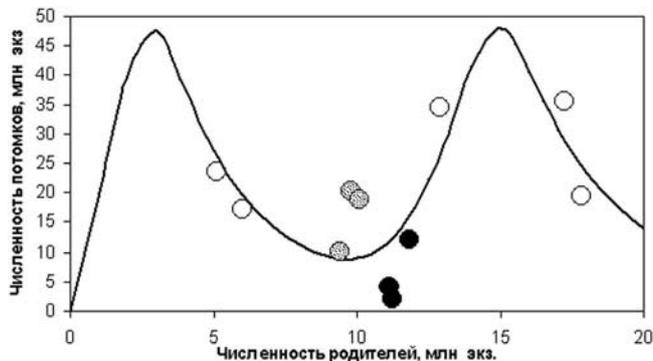


Рис. 3. Эмпирические значения и модельная зависимость численности потомков горбуши р. Амур от численности родителей

ходили не только через равные промежутки времени. Они при варьировании годового улова горбуши от 1 до 18 млн экз. всегда наблюдались только тогда, когда величина улова составляла 11–12 млн экз. (рис. 2). Предполагая, по примеру В.Я. Леванидова (1964), что вылов горбуши составляет 50 % от численности нерестовой части популяции, а также, что потомки горбуши, нерестив-

То есть ситуация, возможно, аналогична той, которую мы отмечали для оз. Дальнее – «катастрофы» (промерзания нерестовых бугров, эпизоотии, нехватка корма и проч.), привлекаемые исследователями для объяснения причин низкой урожайности поколений данных лет, никогда не происходили при избытке или дефиците производителей. Низкая

урожайность данных поколений оказалась хорошо объяснимой плотностной регуляцией численности (Островский, Семенченко, 2002). Следовательно, не исключено, что аналогичные причины могут лежать в основе определения урожайности поколений горбуши. В таком случае, не исключено, что зависимость численности потомков амурской горбуши (R) от численности родителей (P) можно описать моделью, разработанной нами для нерки оз. Дальнее:

$$R = a \times P \times (1 - \exp(-(b/P)^c)) \times (1 - \exp(-d/(P \times (1 - \exp(-(b/P)^c))))^e),$$

где $a - e$ – коэффициенты. Принцип построения данной модели и смысл коэффициентов подробно описан ранее (Островский, Семенченко, 2002). Методы подбора коэффициентов уравнения, нелинейного дисперсионного и регрессионного анализов приведены в справочной литературе (Афифи, Эйзен, 1982; Поллард, 1982), поэтому мы не будем останавливаться на этих вопросах. Значения коэффициентов рассчитывали с использованием пакета прикладных программ SYSTAT (Wilkinson et al., 1992).

По причине отсутствия данных для малых значений численности родителей ошибка коэффициента a оказалась слишком большой. Значение данного коэффициента соответствует максимальной численности половозрелых потомков, приходящихся на 1 родителя, при отсутствии конкуренции производителей за нерестовую территорию и конкуренции потомков за некоторый ресурс (возможно, пища в районах повышенной плотности потомков, например, в период выклева личинок или в эстуарной зоне), т. е. при плотности производителей, стремящейся к нулю.

Для устранения недостатка исходной информации при подгонке модели значение коэффициента a приняли равным 20. При этом мы исходили из литературных данных (Леванидов, 1969) о том, что максимальное значение коэффициента возврата амурской горбуши в отдельные годы может составлять более 1 %. При средней плодовитости около 1500 тыс. икринок на одну самку должно приходиться около 15 половозрелых потомков. Запас, продуцирующий столь урожайные поколения, не равен 0, поэтому при условиях, близких к таковым, число потомков может быть несколько большим. Отметим также, что варьирование значения данного коэффициента в относительно широких пределах слабо влияет на значения остальных коэффициентов и на детерминацию модели.

В рассмотренном варианте расчета при включении в описание всех данных доля дисперсии численности потомков, объясняемая влиянием численности родителей, составила 53,1 % (см. таблицу). При исключении данных за 1938, 1948 и 1958 гг. детерминация увеличивается до 75,9 %. Во втором случае регрессия значима с вероятностью более 95 % (проверяли по методу Фишера, см. таблицу). Таким образом, представленный материал не противоречит гипотезе о том, что в графическом представлении зависимость численности потомков амурской горбуши от численности родителей может иметь вид двухвершинной кривой (рис. 3). На данном графике и далее линии регрессии построены с использова-

Т а б л и ц а

Значения коэффициентов (M), их стандартных ошибок (\pm) и результаты дисперсионного анализа, зависимости численности потомков горбуши p . Амур от численности родителей

Коэффициент	Все данные		Без данных за 1938, 1948, 1958 гг.	
	M	\pm	M	\pm
a	20	-	20	-
b	11,480	0,849	9,977	0,745
c	6,006	1,308	4,441	0,659
d	3,461	0,707	3,061	0,350
e	3,119	1,290	2,681	0,503
Дисперсионный анализ				
$D_z: k_z$	544,12:7		125,39:4	
$D_y: k_y$	1161,24:10		521,18:7	
F	2,65		4,21	
P	>0,05		<0,05	
$R^2, \%$	53,1		75,9	

П р и м е ч а н и е. D_z, D_y остаточная и общая сумма квадратов отклонений; k – число степеней свободы; F – критерий Фишера; P – уровень значимости; R^2 – сила влияния.

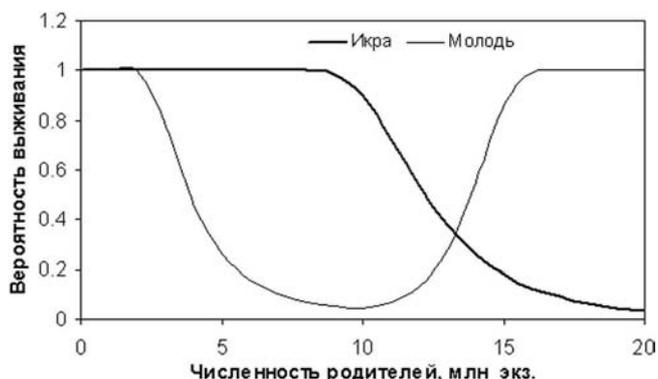


Рис. 4. Модельная зависимость выживаемости икры и молоди горбуши р. Амур от численности родителей

представить следующим образом. В пределах численности родителей от 0 до 10 млн экз. (коэффициент b , см. таблицу.) рождаемость постоянна, компенсаторная смертность равна 0 (рис. 4). При таких условиях выживаемость икры зависит только от специфики условий в местах нереста, которую в среднесезонном аспекте можно принять постоянной. Численность личинок и потомков более поздних стадий (если не превышена емкость среды) должна увеличиваться пропорционально численности родителей (рис. 5).

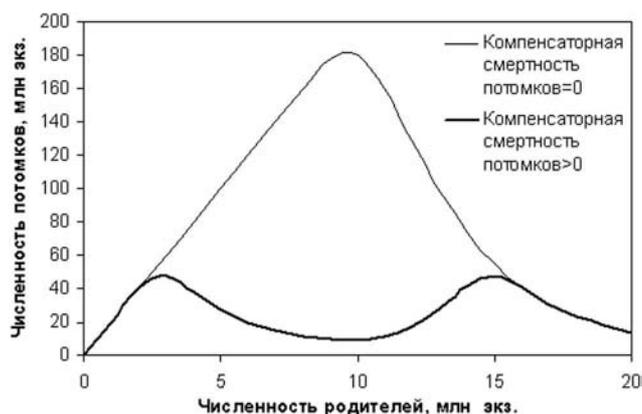


Рис. 5. Модельная зависимость начальной численности поколения и численности половозрелых потомков от численности родителей горбуши р. Амур

мось выживаемости икры от внешних и плотностных факторов не изучена, куполообразная кривая (рис. 5) характеризует лишь относительную численность потомков в отсутствие их конкуренции.

Заметное влияние конкуренции потомков проявляется при таком их количестве, которое происходит от нереста около 3,5 млн родителей (коэффициент d , см. таблицу), оно становится практически незаметным, когда на нерест заходит более 15 млн рыб (рис. 4), поскольку в этих случаях численность потомков минимальна еще на стадии личинки (рис. 5). Минимальная выживаемость потомков (рис. 4) наблюдается при их максимальной численности (рис. 5). В итоге первично-куполообразная кривая воспроизводства деформируется и становится двухвершинной (рис. 3, 5), аналогичной той кривой, которую У.Е. Рикер (Ricker, 1962) привлекал в качестве гипотезы для объяснения возможных причин различия урожайности горбуши четных и нечетных лет.

нием значений коэффициентов, подобранных для всего материала, без исключения лет с экстремальными условиями инкубации икры. Доверительные границы (95 %) значений коэффициентов для обоих вариантов расчета практически полностью перекрываются, поэтому графики уравнений принципиально не различаются.

Согласно полученным результатам гипотетический механизм формирования выявленной зависимости можно

С дальнейшим ростом численности родителей (рис. 4) напряженность конкуренции за нерестовую площадь увеличивается, рождаемость уменьшается. Скорость снижения рождаемости больше скорости увеличения количества нормально развивающихся икринок, поэтому численность личинок уменьшается. Зависимость численности личинок от численности родителей в графическом представлении приобретает вид купола. Поскольку значение коэффициента a задано практически произвольно, а зависи-

Заключение

Представленный механизм формирования бимодальной кривой воспроизводства в настоящее время можно рассматривать лишь в качестве рабочей гипотезы, хотя результат ее применения пока дает наилучшее описание реального соотношения численности родителей и потомков горбуши Амура. Для того чтобы развить ее в полноценную теорию необходимы специализированные исследования.

Литература

- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Леванидов В.Я. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 55. С. 65–73.
- Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. 1969. Т. 67. 243 с.
- 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, 1985. С. 48–49.
- Островский В.И. Зависимость размерного состава годовиков и пополнения нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее от численности родителей // Биология моря. 1998. Т. 24, № 4. С. 228–235.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н. Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее (Камчатка) от численности родителей // Биология моря. 2002. Т. 28, № 6. С. 411–417.
- Островский В.И. Зависимость численности потомков кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Амур от численности родителей // Методические и прикладные аспекты рыбохозяйственных исследований на Дальнем Востоке: сб. науч. тр. Хабаровск: Кн. изд-во, 2003. С. 79–86.
- 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.
- Подлесных А.В., Пащенко С.В. Эффективность воспроизводства эпигенетических групп нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от плотности нерестовых скоплений // Биология моря. 1997. Т. 23, № 6. С. 370–375.
- Подлесных А.В. Эндокринные аспекты плотностной регуляции численности нерки *Oncorhynchus nerka* в период нереста // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 1. С. 50–55.
- Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
- Семенченко Н.Н. Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 1. С. 44–52.
- Хилборн Р., Уолтерс К. Количественные методы оценки рыбных запасов. Выбор, динамика и неопределенность. Избранные главы. СПб.: Политехника, 2001. 228 с.
- Paulik G.J. Studies of possible form of the stock-recruitment curve // Rapports et proces - verbaux des reunions. 1973. V. 164. P. 302–315.
- Ricker W.E. Regulation of the abundance of pink salmon populations // Symposium of Pink Salmon, 1960: H. R. MacMillan Lectures in Fisheries. Univ. British Columbia. 1962. P. 155–201.
- Walters C.J., Ludwig D. Effect of measurement errors on the assessment of stock-recruitment relationships // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. P. 704–710.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeyel G.K. Systat for Windows: Statistics. Version 5. Evanston: Systat, Inc., 1992. 750 p.