

УДК 597.553.2

В.И. Островский¹, С.Д. Пономарев^{2*}

¹ Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 680028, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а;

² Охотская лаборатория Хабаровского филиала Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 682480, пос. Охотск, ул. Луначарского, 16

ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ПОТОМКОВ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* ОТ ЧИСЛЕННОСТИ РОДИТЕЛЕЙ В РЕКАХ ОХОТСКОГО РАЙОНА

Проведен анализ связи численности потомков горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в реках Охотского района с численностью родителей. Зависимость численности потомков от численности родителей в графическом представлении описывается бимодальной кривой. Показано, что характер зависимости может определяться влиянием плотностных факторов, действующих в период нереста и нагула в море. Предложена двуцикловая математическая модель формирования пополнения, удовлетворительно описывающая данные.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, плотностно-зависимые факторы, запас—пополнение.

Ostrovsky V.I., Ponomarev S.D. Dependence of the pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* progeny abundance on parents number in the rivers of Okhotsk region // Izv.TINRO. — 2009. — Vol. 157. — P. 120–132.

Relation between the pink salmon progeny abundance and the number of their parents is analyzed for the rivers of Okhotsk region. The dependence is described by bimodal curve that could be explained by 2-cycle mathematic model of the recruitment formation. The following conclusions are made from the model: i) spawning grounds of pink salmon in the rivers of Okhotsk region are sufficient for efficient spawning of about 5 million fish, and any deflection of the parents number from this value (either up or down) causes the smolts abundance decreasing; ii) survival of pink salmon in marine period has negative dependence on the smolts number, with the worst survival for the generations produced by the “optimal” spawning stock (app. 5 mln). The bimodal stock-recruitment curve is the combination of two ones: the density-depending spawning success and the density-dependent survival of juveniles. The most abundant recruitment (about 8.1 million fish) occurs in the case of spawning of 2.4–7.1 million fish.

Key words: pacific salmon, *Oncorhynchus gorbusha*, density-dependent factors, stock-recruitment correlation.

* Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, начальник методико-прогностического отдела, e-mail: Ostrovkhv@rambler.ru; Пономарев Сергей Дмитриевич, заведующий лабораторией, e-mail: ohtinro@oxt.kht.ru.

Введение

Управление запасами живых ресурсов должно основываться на знании зависимости численности потомков (пополнение) от численности родителей (запас), даже если связь этих переменных недостаточно хорошо выражена. Степень выраженности данной связи зависит как от эмпирических соотношений “запас—пополнение”, так и от модели, используемой для их аппроксимации. Для оценки адекватности модели существуют специальные методы, описанные в справочной литературе (Афифи, 1982; Поллард, 1982; и др.), однако в практике рыбохозяйственных исследований, в частности при разработке биологических обоснований прогноза запаса, они практически не используются.

Наиболее часто зависимость пополнения тихоокеанских лососей от численности родителей описывают классическими уравнениями Бивертон-Холта (Бивертон, 1969), Кушинга (1979), Рикера (1979) и др. (Криксунов, 1995; Хилборн, 2001; Максименко, 2003; и др.), хотя обоснованность применения той или иной модели не всегда очевидна. Это ставит под сомнение объективность управленческих решений, полученных на основе выявленных связей, направленных на реализацию принципа осторожного подхода к эксплуатации ресурсов. Кроме того, существуют достаточно надежные данные по соотношению численности родителей и потомков лососей, например по нерке оз. Дальнего (Крогиус, 1969, 1987), для описания которых классические модели неприемлемы (Суханов, 1973, 2000; Криксунов, Снетков, 1985; и др.). Такие данные приводят к необходимости усложнения классических моделей или разработки оригинальных.

В первом приближении связь численности потомков горбуши Охотского района с численностью родителей удовлетворительно аппроксимируется уравнением Рикера (Островский, Пономарев, 2007). Однако характер отклонений фактических соотношений “запас—пополнение” от линии регрессии позволяет предположить, что в данном случае численность потомков может формироваться под действием более сложных механизмов, чем те, которые предполагаются в модели Рикера (1979).

Цель настоящей работы — анализ связи численности потомков горбуши Охотского района с численностью родителей.

Материалы и методы

Работа выполнена на материалах, собранных и обработанных сотрудниками Охотской лаборатории (МагаданНИРО, с 2001 г. ХФТИНРО) в 1985–2007 гг. До 2001 г. численность рыб, прошедших на нерестилища, оценивали с применением авиации, в последующие годы рассчитывали на основе анализа статистики неводных уловов. Данные по вылову горбуши предоставлены ихтиологической службой Амуррыбвода (Охотская КНС).

Численность потомков оценивали как сумму числа выловленных рыб и числа рыб, пропущенных на нерестилища. Этот же материал был использован ранее при описании зависимости “запас—пополнение” моделью Рикера (Островский, Пономарев, 2007). Единственное различие заключается в дополнении новыми данными (численность родителей в 2005 г. — 3,635 млн экз.; численность потомков, вернувшихся в 2007 г., — 6,512 млн экз.).

Результаты и их обсуждение

Построение модели

Результаты описания зависимости численности потомков (R , млн экз.) от численности родителей (P , млн экз.) уравнением Рикера после его дополнения

новыми данными практически неотличимы от результатов, полученных ранее (Островский, Пономарев, 2007):

$$R = (3,822 \pm 0,858) \cdot P \cdot \exp(-P/(4,874 \pm 1,272)) \quad (R^2 = 0,682; \\ F = 30,1, P < 0,01) \quad (1)$$

(рис. 1, кривая 1). В среднем разность расчетных и фактических значений численности потомков (остаток) близка к 0 ($-0,068 \pm 0,421$), но в распределении остатков выявляется значимый эксцесс ($3,15 \pm 0,78$), что не позволяет принять гипотезу об их нормальности и соответственно об адекватности модели.



Рис. 1. Зависимость численности потомков горбуши в реках Охотского района от численности родителей. Эмпирические значения сглажены: 1 — уравнением Рикера, 2 — полиномом 5-й степени, 3 — уравнением (4)

Fig. 1. Dependence of progeny abundance on the parents abundance in rivers of the Okhotsk region. Empirical values are smoothed: 1 — by Riker equation, 2 — by polynomial of 5 power, 3 — by the equation (4)

При сглаживании зависимости полиномом 3-й степени и выше (рис. 1, кривая 2) детерминация увеличивается на 10–20 %, но алгебраические функции не дают представления о механизмах и тем более причинах формирования зависимости. Использование полиномиальных уравнений оправдано тем, что их графики наглядно демонстрируют, как в графическом отображении может выглядеть более результативная модель.

Наличие явной депрессии пополнения при среднем запасе (рис. 1, кривая 2), не описываемой классическими моделями, может быть обусловлено такими же причинами, которые описаны нами при исследовании соотношений “запас—пополнение” у нерки оз. Дальнего (Островский, 1998; Островский, Семенченко, 2002а) и горбуши р. Амур (Островский, 2005). Архитектуру двучикловой модели, разработанной для объяснения данного феномена, можно представить в виде произведения начальной численности молоди (N_0) и вероятности ее выживания, связанной с влиянием случайных (a_0) и плотностно-зависимых ($1 - \exp(-(d/N_0)^e)$) факторов:

$$R = a_0 \cdot N_0 \cdot (1 - \exp(-(d/N_0)^e)), \quad (2)$$

где R — пополнение; d — коэффициент, характеризующий объем ресурса (емкость среды); e — коэффициент, характеризующий скорость уменьшения выживаемости в связи с ростом напряженности конкуренции.

Необходимое условие для формирования двухвершинной кривой — зависимость N_0 от P в графическом представлении должна описываться кривой, имеющей максимум. В этом случае, если существуют плотностные ограничения вы-

живаемости молоди, наибольшая ее смертность должна наблюдаться при максимальной численности, т.е. при средних значениях запаса. В итоге первично куполообразная кривая “родители—потомки” должна деформироваться, и, если плотно-зависимая смертность достаточно высока, кривая может приобрести двухвершинный характер. Более подробно механизмы формирования данных связей, принцип построения и свойства модели изложены ранее (Островский, Семенченко, 2002а).

Связь численности молоди горбуши Охотского района с численностью родителей не описана, но известны эмпирические соотношения данных параметров для рыб контрольной р. Охота (рис. 2). Зависимость численности покатной молоди (N_0 , млн экз.) от численности родителей (P , млн экз.) в этой реке удовлетворительно описывается уравнением

$$N_0 = \exp(a \cdot P \cdot (1 - \exp(-(b/P)^c))) - 1 = \exp((3,137 \pm 0,438) \times P \cdot (1 - \exp(-((1,847 \pm 0,241)/P)^{(6,470 \pm 5,688)}))) - 1. \quad (3)$$

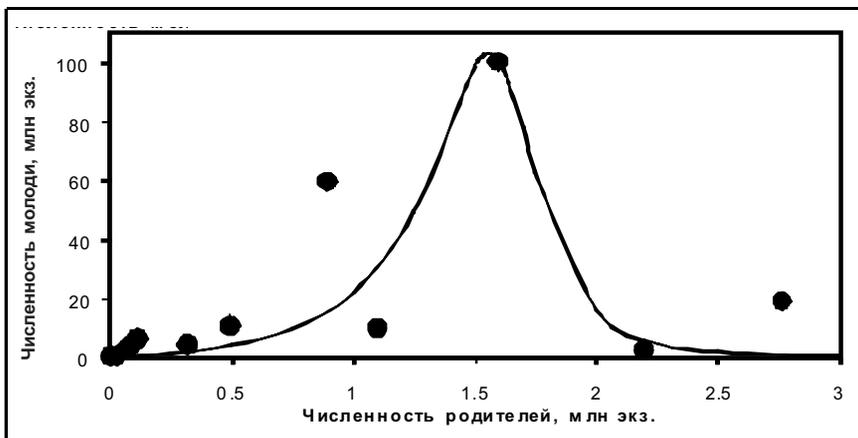


Рис. 2. Зависимость численности покатной молоди горбуши р. Охота от численности родителей. Эмпирические значения сглажены уравнением (3)

Fig. 2. Dependence of pink salmon smolts in the Okhota River on the parents abundance. Empirical values are smoothed by the equation (3)

Несмотря на большой разброс эмпирических значений численности покатников относительно линии регрессии ($R^2 = 0,73$), что является обычным следствием как низкой точности оценок переменных, так и непостоянства условий воспроизводства, несомненно, искомая зависимость должна описываться функцией, имеющей максимум. Гипотеза о равенстве коэффициентов уравнения (3) нулю отвергается с вероятностью более 99 % ($F = 12,1$).

Р. Охота — наиболее значимая река в воспроизводстве горбуши Охотского района. Согласно многолетним данным, в ней нерестится 32,6 % всех рыб этого вида, заходящих в 17 рек района. Поскольку вклад каждой из остальных рек относительно мал, можно предположить, что форма зависимости $N_0(P)$ всех рек района не сильно отличается от формы, задаваемой уравнением (3). Соответственно уравнение (2) можно записать в виде:

$$R = a_0 \cdot N_0 \cdot (1 - \exp(-(d/N_0)^e)) = a_0 \cdot (\exp(a \cdot P \cdot (1 - \exp(-(b/P)^c))) - 1) \cdot (1 - \exp(-(d/(\exp(a \cdot P \cdot (1 - \exp(-(b/P)^c))) - 1))^e)). \quad (4)$$

Оценка параметров модели

После подбора значений коэффициентов уравнения (4) оказалось, что, несмотря на относительно тесную корреляцию расчетных и эмпирических значе-

ний пополнения ($\gamma = 0,914$), ошибки практически всех коэффициентов слишком велики. Причина этого в тесной отрицательной корреляции асимптотических значений коэффициента a_0 со значениями коэффициентов a и d и положительной корреляции со значениями коэффициента e .

Логично предположить, что, если численность родителей в p . Охота составляет 32,6 % от численности родителей во всех реках района, а максимальное количество покатников данной реки составляет около 100 млн экз., в наиболее “урожайные на молодь” годы из рек района может скатиться порядка 300 млн экз. молоди (N_{\max}). Тестирование модели с различными фиксированными значениями коэффициента $0 < a_0 \leq 1$ показало, что приемлемые значения данного коэффициента находятся в интервале 0,7–0,8. При таких значениях a_0 расчетные значения N_{\max} во всех реках района составляют соответственно 428–269 млн экз. При меньших значениях a_0 значения N_{\max} оказываются слишком большими, при больших — слишком малыми по сравнению с нашим представлением о возможном максимальном количестве покатной молоди в реках района. Например, при $a_0 = 0,6$ расчетное значение $N_{\max} = 1,356$ млрд экз., при 0,9 — 186 млн экз.

По этой причине коэффициенты уравнения (4) подбирали при фиксированном значении $a_0 = 0,75$. Необходимо отметить, что значение данного коэффициента практически не влияет на качество описания и оценку точки максимума численности молоди. Следовательно, для решения многих вопросов, в том числе и расчета численности потомков, его значение при оценке параметров модели можно было принять равным 1.

Детерминация модели (4) при $a_0 = 0,75$ (см. рис. 1, кривая 3, таблицу) практически равна детерминации полинома 5-й степени. Ее остатки в среднем несколько больше ($0,129 \pm 0,302$), чем остатки модели (1), но дисперсия среднего значения остатков и ее ошибка в 2 раза меньше соответствующих значений, найденных при использовании уравнения (1) (рис. 3), асимметрия распределения остатков ($0,13 \pm 0,56$) и эксцесс ($0,69 \pm 0,79$) не значимы.



Рис. 3. Зависимость остатков регрессий (1) и (4) от численности родителей. Зависимости сглажены полиномами 5-й степени

Fig. 3. Dependence of regression remainder (1) and (4) on the parents dependence. Dependences are smoothed by polynomials of 5 power

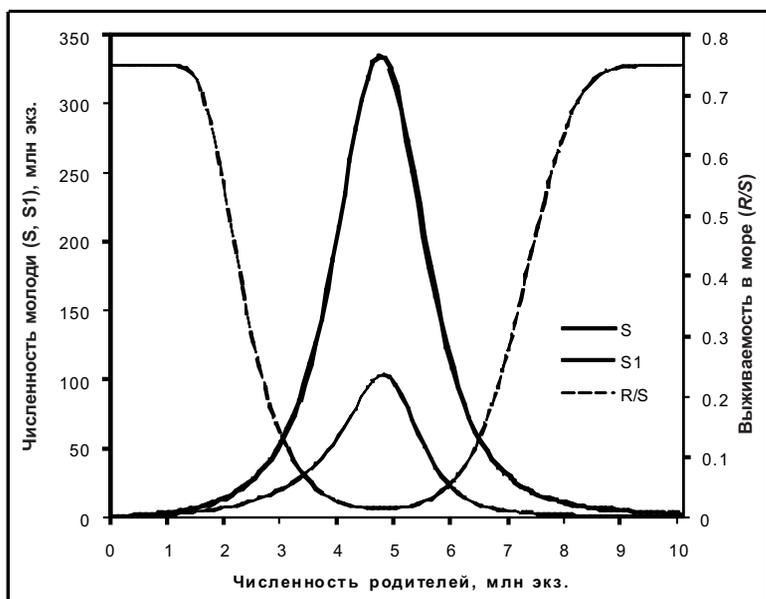
“Слабое звено” данной модели — большая ошибка коэффициента c (см. таблицу). Поскольку отношение уменьшения суммы квадратов остатка, вызванного включением в модель данного параметра, к дисперсии остатка полной модели ($F = 5,96$) превышает критическое значение для 95 %-ного уровня значимости, можно заключить, что вероятность равенства коэффициента с 0 относительно мала (Поллард, 1982).

Точка максимума численности покатной молодежи р. Охота (рис. 2) равна 1,56 млн экз. Учитывая, что в данной реке нерестятся 32,6 % всех рыб в реках района, наибольшее количество молодежи, мигрирующей из всех рек района, должно наблюдаться при нересте в данном районе $1,56/0,326 = 4,79$ млн экз. рыб. Согласно результатам анализа модели, наибольшее количество покатной молодежи из всех рек района должно наблюдаться при нересте в них 4,72 млн экз. рыб (рис. 4, кривая S), т.е. значения точек максимума численности покатников в районе, оцененные независимыми способами, практически совпадают.

Таким же образом можно изменить масштаб оси X не только для точки максимума функции, представленной на рис. 2, но и для остальных точек (см. рис. 4, кривая S1). Это позволяет продемонстрировать сходство линий S и S1, а также на основе анализа кривой S1 оценить значение коэффициента b и использовать его в качестве константы ($b = 5,666$) при подгонке уравнения (4). В результате такой проверки оказалось, что ни детерминация модели, ни значения коэффициентов практически не изменились, но ошибки коэффициентов значительно уменьшились. В пределах 95 %-ных доверительных интервалов значения всех коэффициентов (в том числе и c) имели положительные значения, т.е. модельную оценку данного коэффициента (см. таблицу) действительно можно признать удовлетворительной. Вероятно, большое значение его стандартной ошибки связано с отсутствием наблюдений при значениях запаса более 7 млн экз. (см. рис. 1).

Рис. 4. Зависимость модельной вероятности выживания (R/S) молодежи, численности покатников из рек Охотского района (S) и численности покатников из р. Охота ($S1$) от численности производителей в реках района

Fig. 4. Dependence of model probability of juveniles survival (R/S), number of smolts from rivers of the Okhotsk region (S) and the Okhota River fry abundance ($S1$) on the spawners abundance



Значения коэффициентов и результаты дисперсионного анализа уравнения (4)
Coefficients and results of dispersion analysis of the equation (4)

Параметр	Значения \pm s.e.
a_0	0,75
$a \pm$ s.e.	$1,347 \pm 0,166$
$b \pm$ s.e.	$5,809 \pm 0,687$
$c \pm$ s.e.	$4,345 \pm 4,396$
$d \pm$ s.e.	$16,380 \pm 3,841$
$e \pm$ s.e.	$1,332 \pm 0,291$
Дисперсионный анализ	
$D_r : k_r$	22,163 : 11
$D_c : k_c$	133,816 : 15
R_2	0,834
F	13,854
P	< 0,01

Примечание. D_r , D_c — остаточная и общая сумма квадратов отклонений; k — число степеней свободы; R_2 — сила влияния; F — критерий Фишера; P — уровень значимости.

Таким образом, результаты аппроксимации материала уравнением (4) можно признать удовлетворительными. Оно имеет явные преимущества перед уравнением (1) (доля объясненной дисперсии больше на 15 %, распределение остат-

ков близко к нормальному), а также перед полиномиальными функциями, поскольку включает теоретические предпосылки, оправдавшиеся при исследовании других популяций.

Согласно полученным результатам, при максимальной численности молоди до половозрелого состояния доживает лишь 1,3 % ее начального количества (см. рис. 4), поэтому первично колоколообразная кривая “родители — молодь” трансформируется в бимодальную кривую “родители—пополнение” (см. рис. 1). Ресурсов, необходимых для выживания практически всей молоди (95 % и более, без учета смертности, связанной с факторами, не зависящими от плотности), достаточно лишь для такого ее количества, которое может быть получено от нереста менее 1,6 млн либо более 8,3 млн экз. рыб. Наибольшее количество потомков доживает до половозрелого состояния от нереста 2,4 и 7,1 млн экз. родителей, численность покатной молоди при таких значениях запаса близка к 24,4 млн экз., а пополнение — к 8,1 млн экз. (рис. 1).

Проблему существования популяций, кривые воспроизводства которых имеют двухвершинный характер, мы обсуждали ранее (Островский, Семенченко, 2002а), поэтому напомним лишь точку зрения У.Е. Рикера (1979): умозрительные концепции могут показаться очень интересными, однако требуется постоянная бдительность, чтобы отличить фактические результаты от надуманных.

Помимо статистических параметров, свидетельствующих об удовлетворительном описании материала уравнением (4), оправданность предпосылок, реализованных в модели, подтверждается тем, что зависимость численности молоди от численности родителей наиболее значимой r . Охота действительно описывается кривой, имеющей максимум. Данное явление не уникально. Аналогичная связь рассматриваемых переменных выявлена либо предполагалась для объяснения причин изменчивости возраста смолтификации, темпов роста, численности молоди нерки озер Азабачьего, Курильского, Дальнего, концентрации циклопов оз. Курильского, динамики численности горбуши р. Амур (Островский, 1997, 2005; Островский, Семенченко, 2002а, б). Такая связь в той или иной мере характерна и для некоторых популяций горбуши и кеты (Hunter, 1959; Wickett, 1959; Гриценко, 2002; Kaev et al., 2007).

Второй аргумент, подтверждающий реальность выявленных механизмов формирования пополнения, — структура уравнения, использованного для описания зависимости численности молоди от численности родителей контрольной r . Охота, оказалась приемлемой и для описания аналогичной зависимости для всех рек района, чем и обусловлено сходство кривых S и S_1 (см. рис. 4). Факт пониженного пополнения при низком запасе (вогнутая часть восходящей ветви левого купола, см. рис. 1) установлен для многих видов животных. Наиболее часто данное явление (“эффект Олли”) обсуждается в связи с проблемой минимального размера запаса, меньше которого начинается его деградация (Бигон, 1989; Максименко, 2003; и др.). Явление относительно плохо изучено, но многие исследователи полагают, что его причина заключается в повышенной смертности при низкой плотности популяции (депенсаторная смертность).

Полученные результаты позволяют предположить, что в данном случае более вероятна не повышенная смертность при низкой плотности популяции, а пониженная рождаемость при низком запасе, поскольку эффект выявляется практически сразу после выклева, на стадии миграции молоди в море (см. рис. 2). С другой стороны, теоретически данный эффект может наблюдаться и в случае систематического завышения численности производителей при малочисленных подходах к рекам, например, по причине неучтенного вылова рыб на нерестилищах до нереста либо в случае систематического занижения численности покатной молоди при ее малом количестве.

Третий, самый весомый, аргумент — практически полное совпадение оценок точек максимума численности молоди, мигрирующей в море из рек Охотско-

го района, полученных двумя независимыми способами. Первая оценка (4,72 млн экз.) основана на анализе свойств модели, вторая (4,79 млн экз.) — на основе экстраполяции эмпирических данных по контрольной р. Охота на все реки района (см. рис. 4). Данный факт свидетельствует о том, что наблюдаемая депрессия пополнения горбуши рек Охотского района при нересте 4,72 млн рыб (см. рис. 1) действительно может быть обусловлена максимальной плотностно-зависимой смертностью молоди после миграции в море, поскольку ее начальная численность при таком запасе максимальна. Мы не будем обсуждать причины этого явления, лишь отметим, что влияние плотностных факторов на выживаемость лососей, по крайней мере в раннем морском периоде жизни, отмечено многими исследователями (Карпенко, 1998; Гриценко, 2002; и др.).

Полученные результаты подтверждают точку зрения, что "...модели действительно могут пролить свет на реальный мир, столь несовершенными имитациями которого они являются..." (Бигон, 1989, с. 310), поэтому рассмотрим некоторые следствия выявленных связей.

Детерминация модели составляет 83,4 % (см. таблицу), соответственно на долю дисперсии численности поколений, связанную с влиянием неучтенных факторов (ошибки измерений, неадекватность модели, влияние изменчивости климата и др.), приходится не более 16,6 % вариации численности. Данный результат не противоречит выводам многих исследователей (Кляшторин, Сидоренков, 1996; Radchenco et al., 2007; и др.) о сильном влиянии глобальных изменений климата на численность лососей. Столь незначительная роль влияния внешних факторов на численность лососей в нашем случае вполне объяснима тем, что исследование проводилось в период времени, не сопоставимый по длительности с длительностью цикла глобальных перестроек климата. Более того, с помощью анализа временной изменчивости мальтузианского параметра специально был выбран период с относительно стабильными условиями воспроизводства (Островский, Пономарев, 2007).

С.М. Коновалов (1985), анализируя число и значимость изученных факторов в формировании численности лососей, пришел к выводу о ведущей роли в данном процессе как популяционных, так и климатических факторов, действующих в пресноводный период жизни. Данный вывод полностью соответствует основным принципам экологии, согласно которым численность популяции определяется рождаемостью и смертностью, зависящими от популяционных и внешних факторов, причем наибольшее влияние на смертность оказывают факторы, действующие на ранних этапах жизненного цикла. Количество рыб, выживших в море, может варьировать в пределах лишь того количества молоди, которое сформировано в пресноводный период жизни. Оно определяется численностью производителей, площадью нерестилищ, влиянием внешних факторов (как глобального, так и локального характера) на эффективность нереста, выживаемость икры, личинок и покатной молоди.

Согласно нашим расчетам, в реках Охотского района максимальное количество мальков горбуши, приходящихся на одного родителя, в рассматриваемом периоде составляло не более 75 экз. Следовательно, потомство одной самки на стадии миграции в море в самые благоприятные годы в среднем не превышало 150 экз., или около 10 % от абсолютной плодовитости, т.е. в море урожайность поколений могла варьировать в пределах не более 10 % остатка от потенциального количества потомков.

Если учесть, что значительная доля вариации выживаемости в море связана с влиянием плотностных факторов (см. рис. 4), а плотность рыб в море формируется в пресноводный период, становится очевидным, что на смертность, связанную с влиянием внешних (климатических) факторов, в море приходилось значительно менее 10 % вариации пополнения. Таким образом, соглашаясь с мнением многих ученых (Кляшторин, Сидоренков, 1996; Radchenco et al., 2007; и др.)

относительно связи численности лососей с глобальными изменениями климата, полагаем, что причины данной связи следует искать в первую очередь в изменчивости рождаемости и смертности на самых ранних этапах жизненного цикла.

Нерестовой площади в Охотском районе достаточно для нереста около 5 млн экз. рыб (рис. 4), при этом численность молоди, вероятно, может быть близка к 300 млн экз. (по крайней мере скат 100 млн экз. мальков наблюдался из р. Охота (см. рис. 2), а численность производителей во всех реках района приблизительно в 3 раза больше, чем в данной реке). Однако наибольшее пополнение (8,1 млн экз.) наблюдается при скате всего около 24,4 млн экз. молоди из всех рек района (рис. 5).

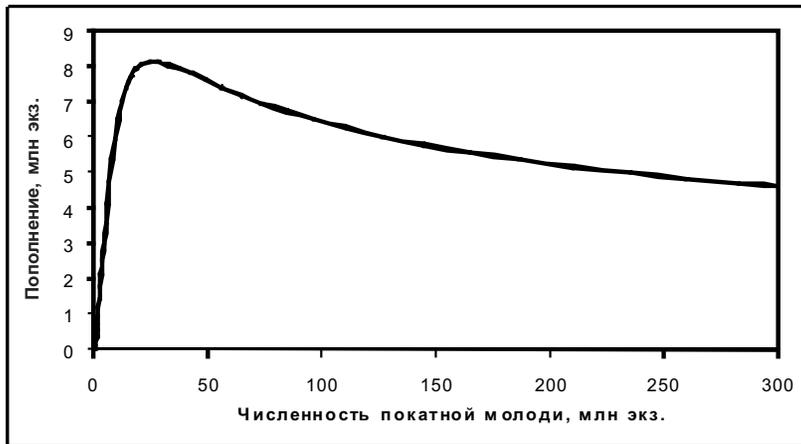


Рис. 5. Модельная зависимость пополнения от численности покатной молоди
Fig. 5. Model dependence of recruitment on the smolts abundance

Таким образом, хотя продуктивность нереста горбуши Охотского района лимитируется нерестовым фондом, при использовании более 50 % нерестовых площадей численность мальков уже оказывается избыточной. Выживаемость молоди после миграции в море (при максимальной численности) уменьшается до 1,3 % от начальной численности (см. рис. 4). Воспроизводство горбуши в рассматриваемом районе наиболее наглядно подтверждает мнение многих прогнозистов-практиков о том, что неполное заполнение нерестилищ лучше переполнения.

Из этого следует, что заводское разведение горбуши в данном регионе вряд ли оправданно, поскольку пополнение лимитируется в первую очередь не нерестовым фондом (он в избытке), а условиями нагула. Дополнительный выпуск молоди лишь усилит влияние лимитирующих факторов. При искусственном повышении плотности молоди “заводская” молодь может не выдержать конкуренции с “дикой”, а меры, направленные на повышение ее жизнестойкости, могут привести к снижению эффективности воспроизводства природных популяций.

К абсолютной оценке точки максимума пополнения (см. рис. 5) следует относиться критически. Ее значение близко к истинному значению лишь в той мере, в которой верны выборочная оценка численности покатной молоди в р. Охота и метод ее экстраполяции на все реки района. Бесспорно лишь то, что ее значение соответствует такому количеству молоди, которое может быть получено от нереста приблизительно 2,4 либо 7,1 млн экз. рыб. По этой же причине нельзя считать абсолютными оценки коэффициента a_0 и соответственно значений вероятности выживания молоди в море (см. рис. 4), которые обратно пропорциональны численности молоди.

Природа фактора, лимитирующего численность молоди в данном районе, пока неизвестна. Не исключено, что причина повышенной смертности может

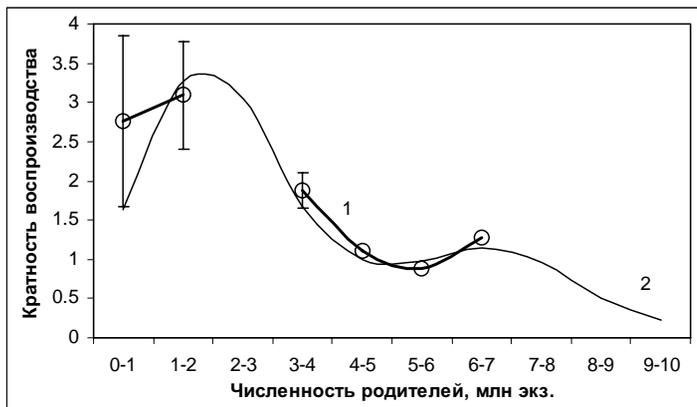
быть обусловлена влиянием хищных рыб, которые переключаются на питание молодью горбуши при ее повышенном обилии. В таком случае для увеличения запасов более эффективной и менее затратной мерой может оказаться не искусственное воспроизводство, а специализированный промысел хищных рыб в приустьевых зонах нерестовых рек. С другой стороны, влияние плотности рыб на степень удовлетворения в пищевой потребности, темп роста, выживаемость многогранно, оно может проявляться даже при избытке пищи (Мина, 1976). Наглядно об этом свидетельствуют опыты по выращиванию рыб с одинаковой плотностью посадки в аквариумах с прозрачными и зеркальными стенками (Stewart, 1974, цит. по: Мина, 1976).

В практике прогнозирования запаса часто используется такой показатель, как средняя кратность воспроизводства ($k = R/P$, число половозрелых потомков, приходящихся на 1 родителя). Пополнение прогнозируется из соотношения $R = P \cdot k$. Среднее значение кратности воспроизводства горбуши рек Охотского района, согласно используемым нами материалам, равняется $2,37 \pm 0,46$. Распределение данной величины асимметрично ($1,87 \pm 0,56$) и имеет положительный эксцесс ($3,80 \pm 0,78$). По этой причине среднее арифметическое значение данного показателя не является его исчерпывающей характеристикой.

Интервал значений кратности от 2 до 3 (включающий среднее многолетнее значение кратности по району) представлен 25 % случаев. Следовательно, с вероятностью 75 % значение кратности воспроизводства в следующих поколениях не будет находиться в интервале 2–3. Гораздо чаще оно будет меньше 2 (56,3 % случаев). Таким образом, использование данного способа чаще всего оборачивается завышением прогноза, но это не означает, что показатель непригоден для расчета численности потомков. Прогноз (по крайней мере на уровне экспертной оценки) может быть основан на выборе значения кратности, соответствующего запасу (рис. 6).

Рис. 6. Зависимость кратности воспроизводства от численности родителей горбуши Охотского района: 1 — эмпирические значения (\pm s.e.), 2 — модельные

Fig. 6. Dependence of reproduction multiplicity on the pink salmon parents abundance in the Okhotsk Region: 1 — empirical values (\pm s.e.), 2 — model values



В настоящее время отсутствуют надежные данные, подтверждающие правомочность перенесения результатов учетов покатников на отдельных базовых реках на обширные промысловые районы (Шунтов, 2005). Учитывая объем работ, необходимый для получения таких данных, и их стоимость, в ближайшее время, вероятно, они не появятся. Полученные нами результаты косвенно подтверждают правомочность такой экстраполяции, однако это не свидетельствует о сходстве динамики численности молоди во всех 17 реках района. Успешность экстраполяции в нашем случае, вероятно, обусловлена несопоставимостью масштабов воспроизводства горбуши р. Охота с воспроизводством в каждой из остальных отдельно взятых рек.

Другой аспект, который необходимо учитывать при экстраполяции, — нелинейная связь численности покатной молоди с численностью родителей. Так, например, эмпирические значения кратности (точки на рис. 7) не удастся удов-

летворительно описать простыми алгебраическими функциями, из чего можно сделать ошибочный вывод об отсутствии связи данной переменной с численностью молоди. В действительности фактические значения располагаются относительно близко к модельной линии регрессии, которая имеет вид вытянутой петли.

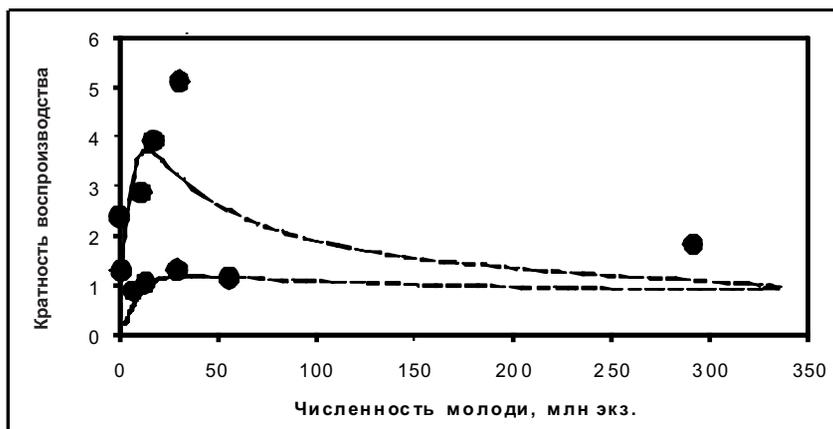


Рис. 7. Зависимость эмпирических (*точки*) и модельных (*пунктирная линия*) значений кратности воспроизводства от численности покатной молоди

Fig. 7. Dependence of empirical (*points*) and model (*dotted graph*) values of multiplicity on the abundance of smolts

Причины формирования относительно необычной формы связи рассматриваемых переменных очевидны: согласно полученным результатам одинаковая численность покатной молоди может наблюдаться при двух различных значениях численности родителей (см. рис. 4) и соответственно кратности (см. рис. 7), поскольку последняя рассчитывается как R/P . Относительно сложными для интерпретации могут оказаться и другие точечные диаграммы, например зависимость пополнения горбуши во всех реках района от количества покатников в контрольной р. Охота. Таким образом, кажущийся хаос на точечных диаграммах не всегда свидетельствует об отсутствии статистической связи между переменными, связь может оказаться более сложной, чем предполагает исследователь.

При решении вопроса об оптимальном количестве производителей лососей часто используют такие ориентиры, как нерестовый фонд, видовая норма гнездовой территории, численность покатной молоди. При этом предполагается, что равномерное распределение рыб по всей нерестовой площади гарантирует максимальную эффективность нереста и численность мальков. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что данные ориентиры нельзя рассматривать как универсальные. Так, в интервале значений запаса 4,5–6,0 млн экз., при которых численность молоди максимальна (см. рис. 4), кратность воспроизводства составляет меньше 1 (см. рис. 6), т.е. если в качестве критерия оптимума “пропуска” использовать значение, соответствующее максимальному количеству покатной молоди, число половозрелых потомков в среднемноголетнем плане будет меньше численности родителей и стабилизировать запас в этой области его значений не удастся.

Цель управления запасами состоит не в достижении равномерного распределения рыб по нерестилищам и не в получении максимального количества молоди, а в максимальном, устойчивом вылове потомков. Следовательно, определение величины оптимального количества производителей, как и решение других задач управления, возможно только на основе анализа интегральной зависимости “запас—пополнение” (Иванков, Андреев, 1972).

Выводы

Пополнение горбуши формируется преимущественно в пресноводный период жизни под действием плотностно-зависимых факторов, определяющих эффективность нереста и выживаемости молоди, а также вследствие влияния факторов природно-климатического характера.

Площадь нерестилищ горбуши в реках Охотского района достаточна для нереста около 5 млн экз. рыб, однако при нересте более 2 млн экз. численность молоди избыточна, ее выживаемость в море резко уменьшается.

Зависимость численности молоди от численности родителей в графическом представлении описывается кривой колоколообразной формы, точка максимума и наибольшая смертность молоди наблюдаются при нересте около 5 млн экз. рыб.

В итоге влияния плотностно-зависимой смертности кривая воспроизводства горбуши приобретает двухвершинный характер. Наибольшее количество рекрутов (около 8,1 млн экз.) обеспечивается пропуском на нерестилища около 2,4 или 7,1 млн экз.

Список литературы

- Афифи А.** Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ : монография / А. Афифи, С. Эйзен. — М. : Мир, 1982. — 488 с. (Пер. с англ.).
- Бивертон Р.** Динамика численности промысловых рыб : монография / Р. Бивертон, С. Холт. — М. : Пищ. пром-сть, 1969. — 248 с. (Пер. с англ.).
- Бигон М.** Экология. Особи, популяции и сообщества : монография / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсед. — М. : Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с. (Пер. с англ.).
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : монография. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Иванков В.Н., Андреев В.Л.** Экология и моделирование популяций горбуши Южных Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. — 1972. — Т. 60. — С. 3–26.
- Карпенко В.И.** Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей : монография. — М. : ВНИРО, 1998. — 165 с.
- Кляшторин Л.Б., Сидоренков Н.С.** Долгопериодные климатические изменения и флуктуации численности пелагических рыб Пацифики // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 33–54.
- Коновалов С.М.** Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биологические исследования лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 5–25.
- Криксунов Е.А.** Теория пополнения и интерпретация динамики популяций рыб // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, № 3. — С. 302–321.
- Криксунов Е.А., Снетков М.А.** Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. — М. : Наука, 1985. — С. 46–55.
- Крогиус Ф.В.** Сообщество пелагических рыб озера Дальнего : монография / Ф.В. Крогиус, Е.М. Крохин, В.В. Меншуткин. — Л. : Наука, 1969. — 86 с.
- Крогиус Ф.В.** Тихоокеанский лосось — нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка) : монография / Ф.В. Крогиус, Е.М. Крохин, В.В. Меншуткин. — Л. : Наука, 1987. — 198 с.
- Кушинг Д.Х.** Морская экология и рыболовство : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 288 с.
- Максименко В.П.** Количественные методы оценки рыбных запасов : монография / В.П. Максименко, Н.П. Антонов. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 256 с.
- Мина М.В.** Рост животных : монография / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Островский В.И.** Зависимость размерного состава годовиков и пополнения нерки *Oncorhynchus pегка* озера Дальнее от численности родителей // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 4. — С. 228–235.

Островский В.И. Зависимость численности потомков горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Walbaum p. Амур от численности родителей // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 610–615.

Островский В.И. Численность и возраст смолтификации потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачье (Камчатка) в связи с численностью родителей // Биол. моря. — 1997. — Т. 23, № 2. — С. 101–106.

Островский В.И., Пономарев С.Д. Закономерности воспроизводства горбуши Охотского района // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 111–115.

Островский В.И., Семенченко Н.Н. Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее (Камчатка) от численности родителей // Биол. моря. — 2002а. — Т. 28, № 6. — С. 411–417.

Островский В.И., Семенченко Н.Н. Межгодовая изменчивость длины тела покатной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Курильское (Камчатка) в связи с влиянием внешних факторов // Биол. моря. — 2002б. — Т. 28, № 1. — С. 40–46.

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

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 424 с. (Пер. с англ.).

Суханов В.В. Исследование модели популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в условиях изменчивой кормовой базы // Вопр. ихтиол. — 1973. — Т. 13, вып. 4(81). — С. 626–632.

Суханов В.В. Моделирование когортной динамики уловов в популяциях тихоокеанских лососей // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 3. — С. 353–361.

Хилборн Р. Количественные методы оценки рыбных запасов. Выбор, динамика и неопределенность. Избранные главы : монография / Р. Хилборн, К. Уолтерс. — СПб. : Политехника, 2001. — 228 с. (Пер. с англ.).

Шунтов В.П. Концепция дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей на период 2006–2010 гг. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 62 с.

Hunter J.G. Survival and production of pink and chum salmon in a coastal stream // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1959. — Vol. 16, № 6. — P. 835–886.

Кавв А.М., Antonov A.A., Chupakhin V.M., Rudnev V.A. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of southern Sakhalin and Iturup islands // N. Pac. Anadr. Fish Comm. — 2007. — Bull. 4. — P. 7–21.

Radchenko V.I., Temnykh O.S., Lapko V.V. Trends in abundance and biological characteristics of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) in the North Pacific Ocean // NPAFC. — 2007. — Bull. 4. — P. 35–43.

Wickett W.P. Review of certain environmental factors affecting the production of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1959. — Vol. 15. — P. 1103–1126.

Поступила в редакцию 29.01.09 г.