

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

УДК: 551.465.16(265):597–152.6:597.553.2.

DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-16-26

**СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ СНИЖЕНИЯ
ЗАПАСОВ КЕТЫ И ИХ ПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ
МЕХАНИЗМЫ НА ХОКАЙДО, ЯПОНИЯ**

© 2021 г. Хирокадзу Урабе

*Исследовательский институт лососевого и пресноводного рыболовства,
исследовательская организация о. Хоккайдо,
3–373 Китакашиваги, Энива, Япония*

Поступила в редакцию 23.08.2021 г.

Результаты исследований показали, что коэффициент возврата кеты положительно коррелирует с температурами поверхности прибрежных вод (ТПМ) во время ската в океан. Это подразумевает, что ТПМ в данный момент нагула молоди кеты может быть основным фактором в формировании численности вида. Снижение уровня запасов может быть вызвано фазой «холодной весны» в прибрежной зоне о. Хоккайдо. Численность возврата поколения от воспроизводства 2015 г. была исключением. Выполнен анализ соотношения между возрастом созревания производителей и соотношением в возвратах кеты в возрасте 4–5 и 3–4 лет нагула. Это необходимо, чтобы определить факторы, влияющие на точность прогноза. Анализ выявил, что возраст наступления созревания кеты снизился, и это привело к недавнему снижению точности путинного прогноза. Вдобавок к этому, недавнее снижение возраста созревания предполагает сокращение выживаемости рыб с более медленным темпом роста. Эти результаты свидетельствуют о том, что снижение уровня запасов кеты на о. Хоккайдо было вызвано, в основном, холодными океаническими условиями весной на тихоокеанском побережье. Но низкий уровень выживаемости рыб 2015 года рождения, скат которых совпал с благоприятными океаническими условиями прибрежной зоны, невозможно объяснить общим механизмом выживания, приведенным выше. Предполагается, что выживаемость кеты в Охотском море и/или более отдаленных районах нагула может снизиться в будущем.

Ключевые слова: кета, океанические условия, температура поверхности моря, возраст зрелости, скорость роста.

ВВЕДЕНИЕ

Запасы кеты (*Oncorhynchus keta*) о. Хоккайдо сокращаются после пика 2004 г. В 2017 г. уровень её запасов достиг наименьшей отметки за последние 30 лет и сохранился на том же уровне до 2020 г. (рис. 1). Факторы, влияющие на запасы кеты на о. Хоккайдо, следующие: условия нагула в прибрежной зоне (Saito, Nagasawa, 2009, Nagata et al. 2016), обилие пищи (Saito et al., 2009), объём выпуска молоди (Saito et al., 2011), условия зимовки в зал. Аляска (Sato et al., 2018, Urawa, 2020), темпы роста

в прибрежных зонах (Honda et al., 2017) и Охотском море (Saito et al., 2011).

Среди них наиболее важным фактором считается температура прибрежных вод во время ската в море/океан и изменения условий раннего морского нагула, оказывающие значительное влияние на недавнее сокращение запасов лосося. Последние исследования также показали, что генетические изменения были вызваны объёмами выпуска молоди искусственного воспроизводства, что могло привести к снижению уровня промысловых возвратов (Kitada, Kishino, 2020).

В этих условиях, совершенствование программ по искусственному воспроизводству имеет большое значение для восстановления запасов кеты на о. Хоккайдо. Для этого, в первую очередь, необходимо понимание механизма формирования численности лососей. Поэтому в данном исследовании представлены факторы окружающей среды, влияющие на колебания запасов кеты о. Хоккайдо.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Численность кеты о. Хоккайдо оценена, как сумма количества рыбы выловленной прибрежным промыслом и количества рыбы, выловленной в реках за период с 1986 по 2020 гг. Число лососей, выловленных прибрежным промыслом, основано на данных, опубликованных правительством префектуры о. Хоккайдо, а количество лососей, выловленных в реках, основывалось на данных, опубликованных Ассоциацией по улучшению качества лососей о. Хоккайдо (Общественная организация).

Показатели возвратов кеты были рассчитаны для поколений 1983–2015 гг. нереста. Данные производители были выловлены в течение 1986–2020 гг. как 3–5-летки. Оценки возвратов основывались на разнице количества выпущенной и выловленной рыбы. Нормы возврата рассчитывали только для района тихоокеанского побережья, что связано со значительным влиянием данного региона на колебание запасов вида на о. Хоккайдо (рис. 2). Для объяснения взаимосвязи между численностью возвратов кеты и показателями температуры поверхности прибрежных морских вод (ТПМ), выполнен регрессионный анализ с использованием данных среднемесячной температуры поверхности моря с апреля по июнь, когда молодь кеты скатывается в океан и растёт в прибреж-

ных районах (Irie, 1990, Seki, 2005). Для подсчета среднемесячных температур поверхности воды, автор использовал ТПМ десяти зон вдоль тихоокеанского побережья (рис. 2), опубликованные Японским метеорологическим агентством (https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/db/SP/dbindex_SP.html).

Средний возраст созревания кеты поколений воспроизводства 1983–2015 гг. нереста г. в районе тихоокеанского побережья рассчитывали, основываясь на возрасте рыб, полученном на основе мониторинговых наблюдений в 28 реках на о. Хоккайдо. На основе этих данных оценили взаимосвязи между возрастом созревания и соотношением численности 4–5-годовиков к 3–4-леткам, что позволило определить основные факторы, влияющие на точность путинного прогноза численности лососей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что на сокращение запасов кеты о. Хоккайдо в значительной степени повлияло сокращение запасов на тихоокеанском побережье (рис. 1). Регрессионный

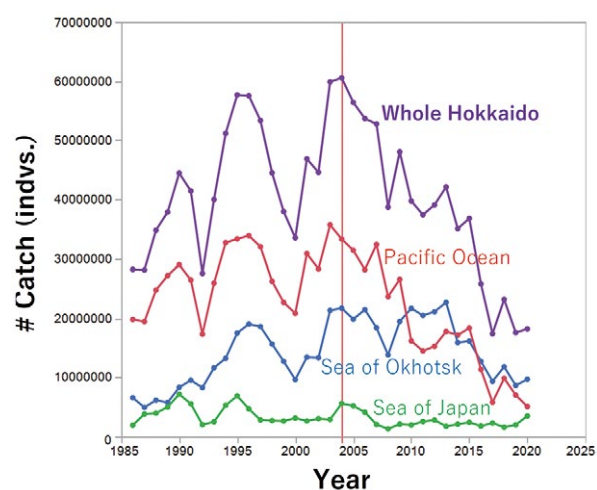


Рис. 1. Динамика уловов кеты в Тихом океане, Охотском море, Японском море и в целом на Хоккайдо. Нумерация промысловых районов приведена на рисунке 2.

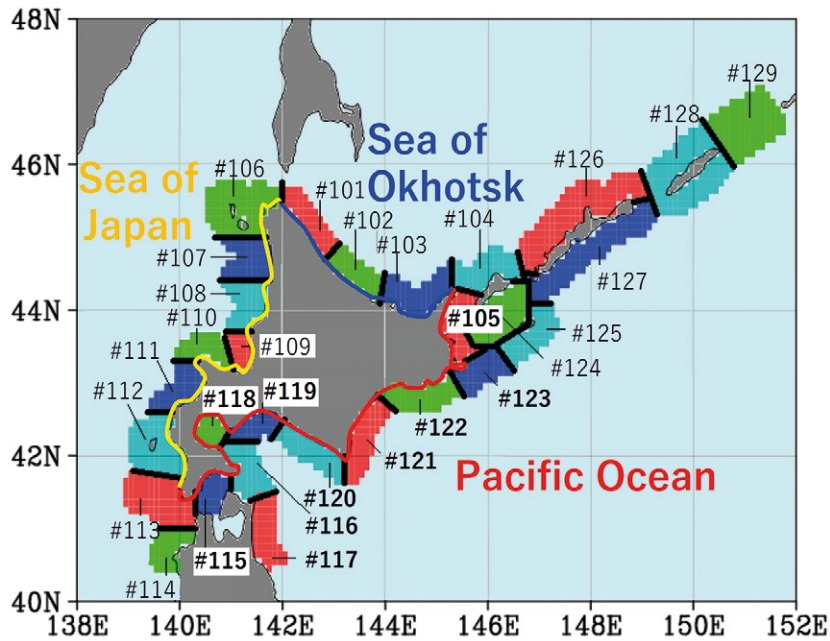


Рис. 2. Нумерация районов промысла и наблюдения за температурой поверхности моря. Модифицирована в соответствии со схемой, принятой Японским метеорологическим агентством, включает акватории за пределами японских территориальных вод.

анализ выявил, что показатель возврата кеты в районе Тихого океана имеет сильную положительную корреляцию с прибрежной ТПМ в 120-м и 121-м районах наблюдения во время выхода молоди в океан, особенно в мае (рис. 3–5, табл. 1 и 2). Это подразумевает, что ТПМ на ранней стадии жизни молоди кеты в океане будет играть важную роль в регулировании численности нерестовых поколений, и фаза «холодной весны» в Тихом океане вблизи о. Хоккайдо обусловила недавнее снижение уровня запасов.

Более низкие ТПМ могут помешать молоди лососей мигрировать в открытое море, и это приводит к снижению роста рыб из-за нехватки корма (Nagata et al., 2016). Ряд специалистов обратили внимание на то, что смертность молоди кеты в прибрежной японской зоне зависит от роста (Honda et al., 2017). Поскольку плавательная способность рыб пропорциональна длине тела (Winstone et al., 1985), в годы низких ТПМ и плохого роста способности избегать хищников и перемещаться в подходящие райо-

ны нагула могут быть снижены, что приведет к более низкой выживаемости.

В 2016 г. океанологические условия в зоне тихоокеанского побережья о. Хоккайдо изменились на среднескользящие (рис. 6). Однако уровень численности поколения от нереста в 2015 г. нерестовом году не восстановился (рис. 7), а отклонение между прогнозируемой и фактической численностью запасов увеличилось в 2019 г., когда производители поколения нереста 2015 г. вернулись в возрасте 4 лет (рис. 8). В настоящей работе не удалось определить, почему значение соотношения «ТПМ — показатель возврата» оказалось отклонившимся для поколения от нереста 2015 г. Тем не менее, имеются данные о том, что ТПМ в Охотском море имеет взаимосвязь с показателем возвратов кеты, выпущенной с лососевых рыбоводных заводов о. Хоккайдо (Saito et al., 2011). Другие исследователи указали, что недавнее изменение океанических условий Берингова моря и/или Аляскинского залива, также может повлиять на смертность японской

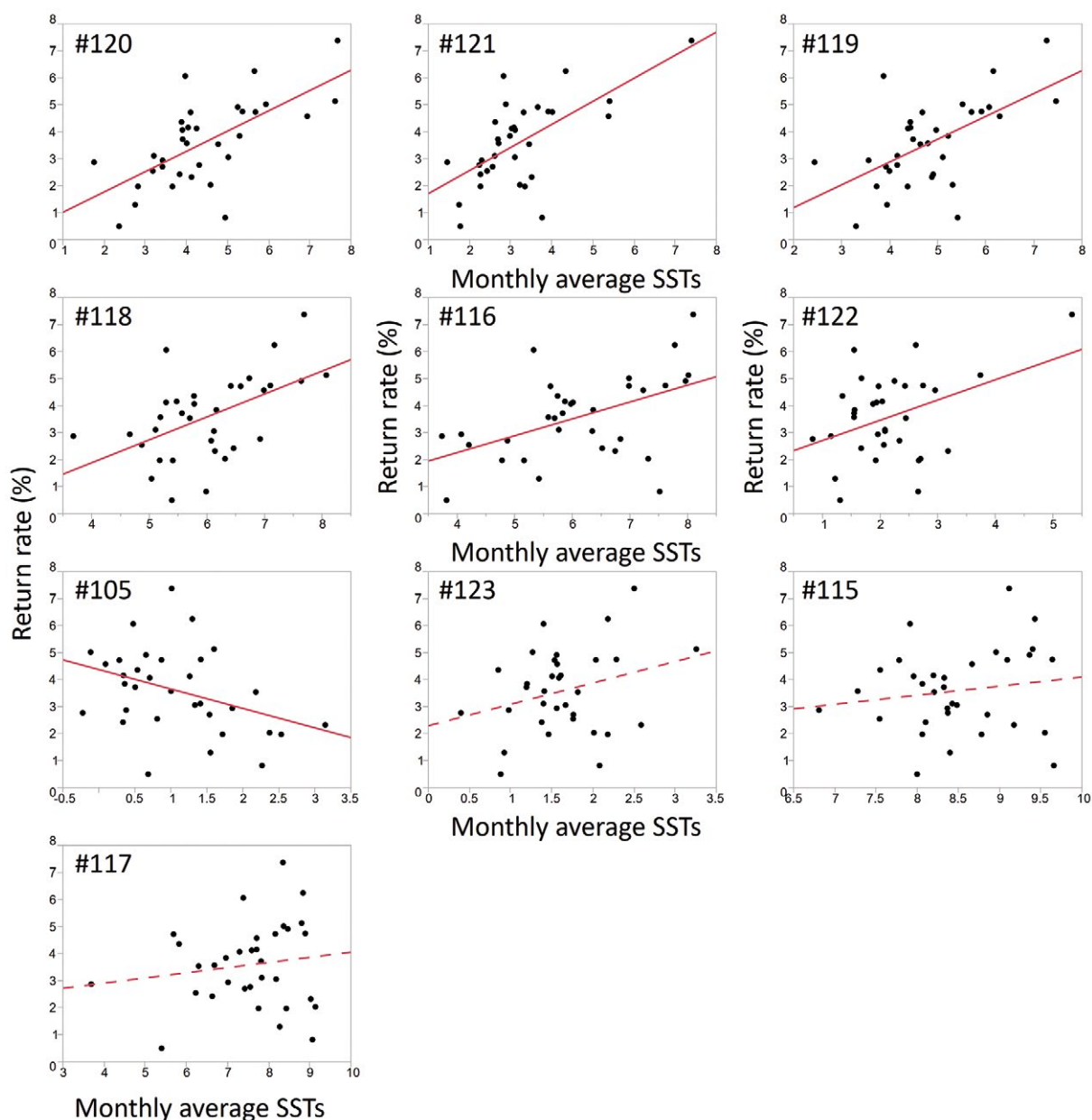


Рис. 3. Соотношение между среднемесячной температурой поверхности моря в апреле и показателем возврата кеты к тихоокеанскому побережью о. Хоккайдо. Графики расположены по значениям коэффициентов слева направо. Сплошные и пунктирные линии показывают статистически значимые и незначимые регрессионные связи. Результаты регрессивного анализа приведены в таблице 1.

кеты (Sato et al., 2018; Urawa, 2020). Это говорит о том, что несоответствие величины возвратов производителей 2015 г. рождения с общим механизмом регулирования запасов может быть вызвано изменением экологических условий на акватории Охотского моря и/или открытого океана.

Анализ показал, что возраст созревания постоянно снижался после 2008 нерестового года (рис. 9). Возраст созревания тесно связан с изменчивостью соотношения рыб в возрасте 4 (5) и 3 (4) лет (рис. 10). Ряд специалистов продемонстрировали связь более высоких темпов роста лососей со снижени-

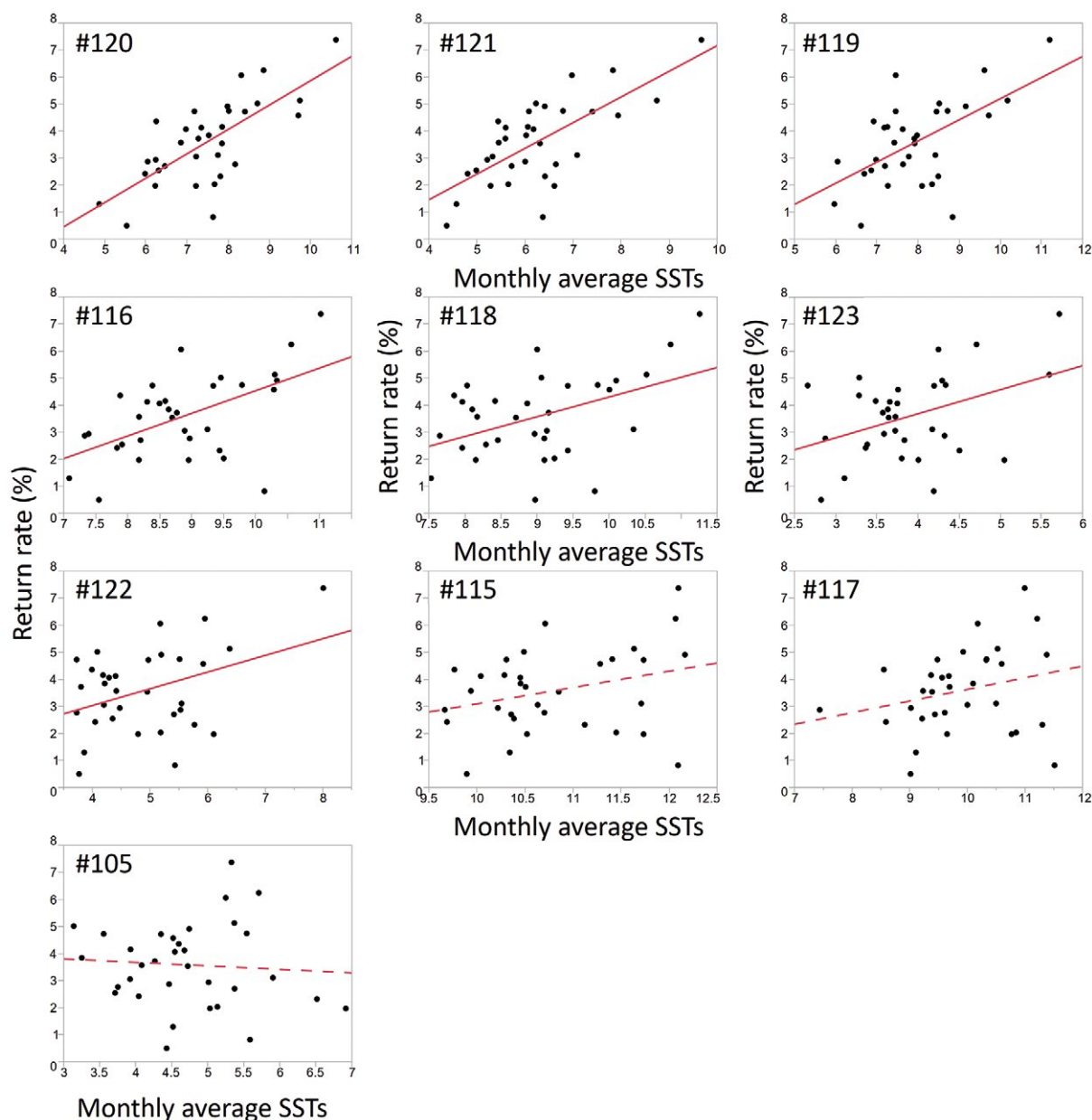


Рис. 4. Соотношение между среднемесячной температурой поверхности моря в мае и показателем возвратов кеты к тихоокеанскому побережью о. Хоккайдо. Графики расположены по значениям коэффициентов слева направо. Сплошные и пунктирные линии показывают статистически значимые и незначимые регрессионные связи. Результаты регрессивного анализа приведены в таблице 1.

ем возраста их созревания, в то время как более низкие темпы роста приводят к увеличению возраста созревания (Morita et al., 2005). В данной работе была обнаружена положительная и относительно низкая корреляция между ТПМ в мае и возрастом зрелости (рис. 11). Это позволяет предположить,

что в тихоокеанском прибрежном районе о. Хоккайдо высокая температура прибрежных вод весной позволяет выжить даже медленно растущим особям; другими словами, только быстрорастущие особи могут выжить в годы низкой температуры прибрежных вод.

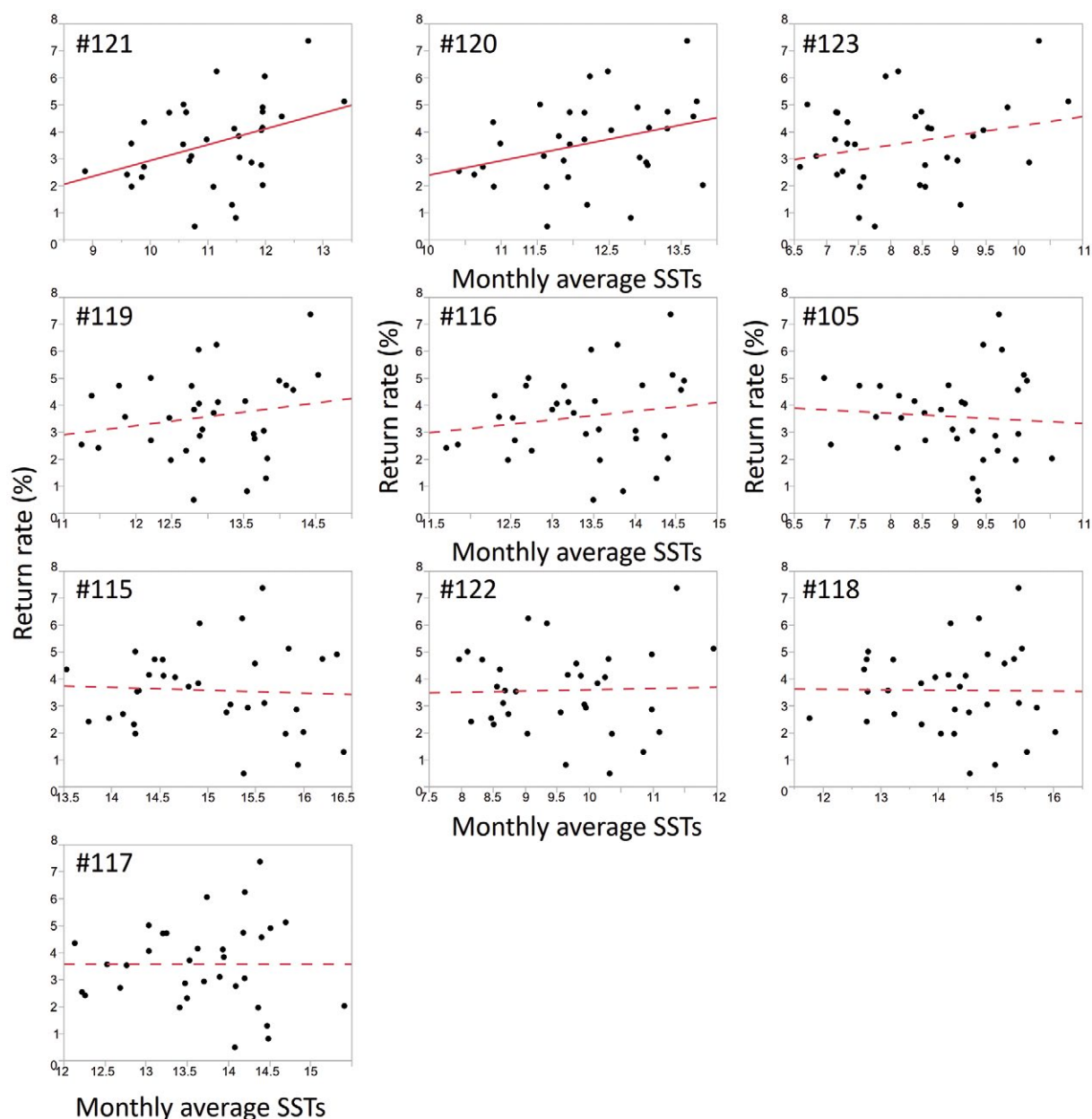


Рис. 5. Соотношение между среднемесячной температурой поверхности моря в июне и показателем возврата кеты к тихоокеанскому побережью о. Хоккайдо. Графики расположены по значениям коэффициентов слева направо. Сплошные и пунктирные линии показывают статистически значимые и незначимые регрессионные связи. Результаты регрессивного анализа приведены в таблице 1.

Этот вывод подтверждается положительной корреляцией между возрастом созревания и коэффициентом возврата (рис. 12).

Результаты, полученные в настоящем исследовании, свидетельствуют о существовании потенциального механизма флуктуации запасов, при котором

низкая температура прибрежных вод ускоряет процесс снижения темпа роста, что приводит к омоложению возрастного состава и формированию более низкой численности производителей. Однако, поколение от нереста в 2015 г. показало исключительно низкие значения возраста созревания, несмотря на то, что

Таблица 1. Результаты регрессионного анализа, отражающего зависимость численности возвратов кеты тихоокеанского побережья о. Хоккайдо от среднемесячных показателей температуры поверхности прибрежных вод с апреля по июнь.

Area code	Area name	Month	R^2	P	Month	R^2	P	Month	R^2	P
115	Tsugaru Strait	April	0.0237	0.3925	May	0.0896	0.0907	June	0.0030	0.7638
116	Eastern Tsugaru Strait	April	0.2454	0.0034	May	0.2932	0.0011	June	0.0280	0.3516
117	Pacific coast of Aomori	April	0.0227	0.4025	May	0.0650	0.1523	June	<0.0001	0.9987
118	Uchiura Bay	April	0.2754	0.0017	May	0.1969	0.0097	June	0.0001	0.9503
119	Iburi	April	0.3464	0.0003	May	0.3384	0.0004	June	0.0354	0.2941
120	Hidaka	April	0.4372	<0.0001	May	0.5190	<0.0001	June	0.1082	0.0616
121	Tokachi	April	0.4121	<0.0001	May	0.4954	<0.0001	June	0.1480	0.0271
122	Kushiro	April	0.1683	0.0177	May	0.1464	0.0279	June	0.0010	0.8621
123	Pacific coast of Nemuro	April	0.0840	0.1018	May	0.1619	0.0202	June	0.0624	0.1609
105	Nemuro Strait	April	0.1418	0.0308	May	0.0053	0.6877	June	0.0054	0.6844

Таблица 2. Ранжирование коэффициентов регрессии (R^2), отражающих зависимость численности возвратов кеты тихоокеанского побережья о. Хоккайдо от среднемесячных показателей температуры поверхности прибрежных вод с апреля по июнь. Серые окрашенные клетки не являются статистически значимыми ($p > 0,05$).

R^2 rank	April	May	June
1	#120	#120	#121
2	#121	#121	#120
3	#119	#119	#123
4	#118	#116	#119
5	#116	#118	#116
6	#122	#123	#105
7	#105	#122	#115
8	#123	#115	#122
9	#115	#117	#118
10	#117	#105	#117

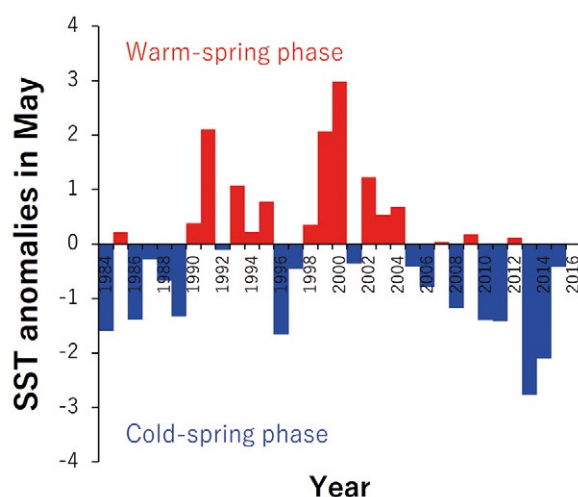


Рис. 6. Временные ряды показателей аномалий температуры морской поверхности в мае в зоне наблюдения (N = 120).

ТПМ весной 2016 г. близка средней для рассматриваемых лет (рис. 6–7). Это несоответствие с общим механизмом выживания, приведённым выше, предполагает, что специфический уровень смертности в зависимости от темпа роста мо-

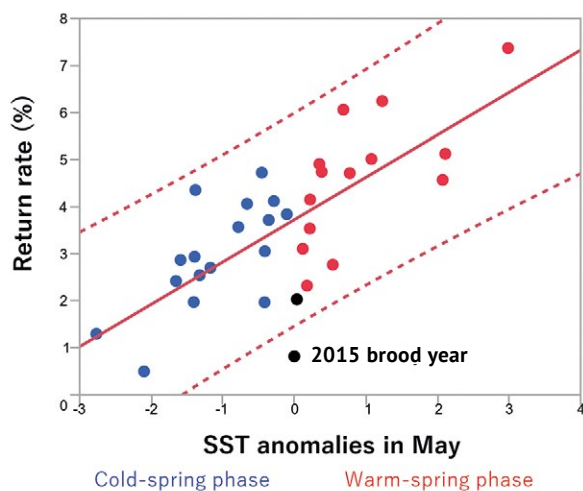


Рис. 7. Связь между показателями аномалий температуры морской поверхности в мае в зоне наблюдения ($N = 120$) и кратностью возвратов кеты тихоокеанского побережья о. Хоккайдо. Чёрные точки указывают на то, что аномалия ТПМ меньше $\pm 0,1$. Пунктирные линии обозначают 95% доверительный интервал регрессионной зависимости.

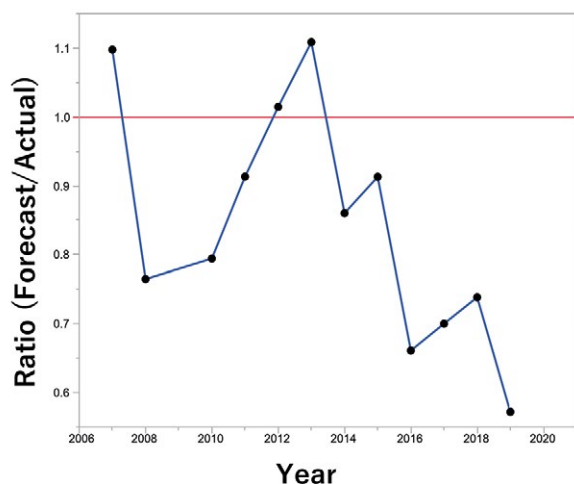


Рис. 8. Динамика соотношения численности прогнозируемого и фактического вылова кеты.

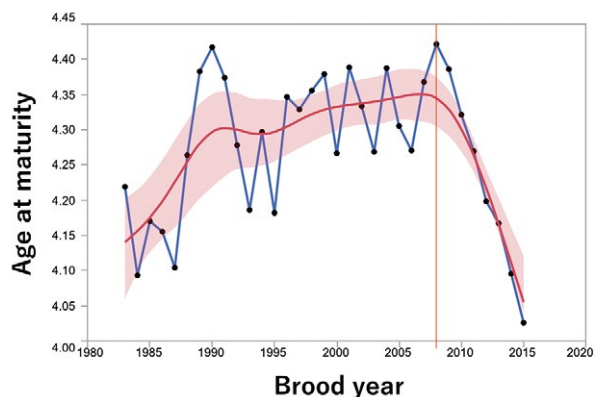


Рис. 9. Изменчивость среднего возраста созревания кеты о. Хоккайдо. Красная цветная область указывает 95% доверительный интервал нелинейной регрессионной зависимости.

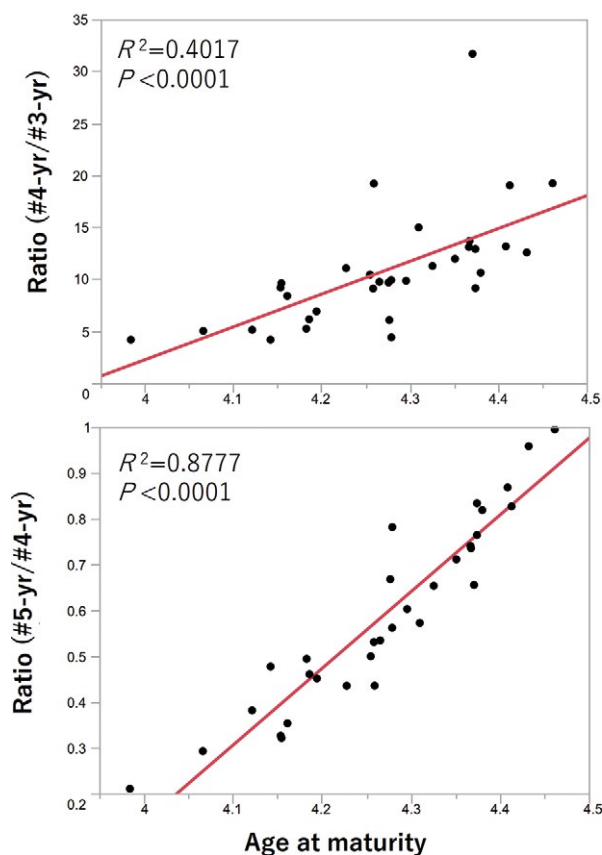


Рис. 10. Связь между средним возрастом созревания кеты и соотношением количества 4-летних особей к количеству 3-летних рыб (верхняя панель) и соотношением количества 5-летних особей к количеству 4-летних рыб (нижняя панель) в возвратах производителей о. Хоккайдо.

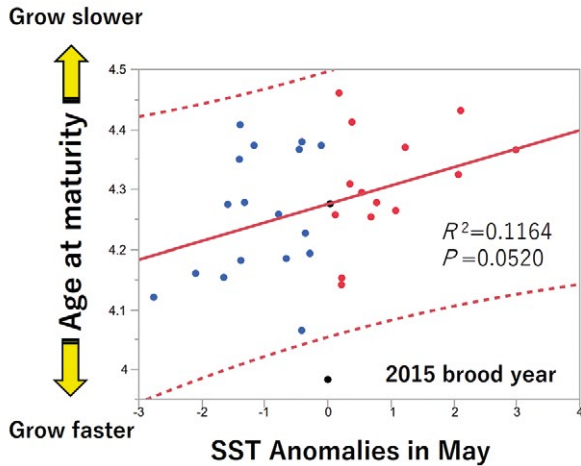


Рис. 11. Связь между аномалиями температуры морской поверхности в мае в зоне наблюдения ($N = 120$) и средним возрастом созревания кеты на тихоокеанском побережье Хоккайдо. Пунктирные линии обозначают 95% доверительный интервал регрессионной связи.

жет возрастать в других зонах морского нагула, включая Охотское море и/или более отдаленные районы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На о. Хоккайдо снижение уровня запасов кеты могло быть вызвано, главным образом, холодными условиями весной в прибрежной зоне Тихого океана. Продолжающееся снижение возраста созревания свидетельствует о том, что выживаемость рыб с более медленными темпами роста может снижаться из-за недавнего снижения ТПМ в прибрежных районах. Однако, уровень численности поколения от нереста в 2015 г., который соответствовал благоприятным океаническим условиям в прибрежной зоне, не соответствовал соотношению «прибрежная ТПМ — коэффициент возврата», что позволяет предположить, что уровень выживаемости в морских районах в последнее время был более низким.

Недавние генетические исследования показали, что программа по вос-

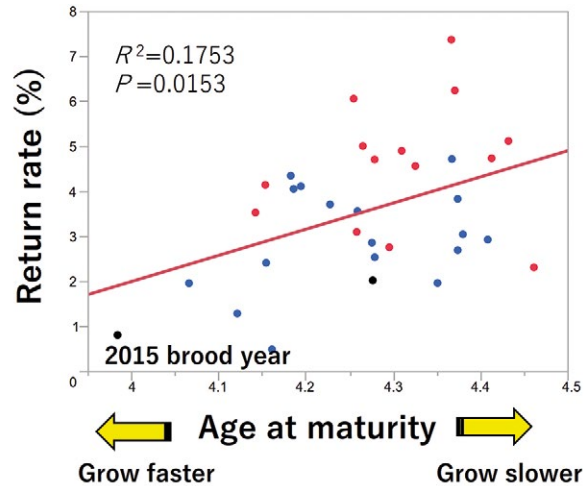


Рис. 12. Связь между средним возрастом созревания и кратностью возвратов кеты тихоокеанского побережья о. Хоккайдо.

производству может вызывать генетические модификации лососей (LeLuyer et al., 2017, Leitwein et al., 2021). Кроме того, имеются данные о негативном влиянии искусственного воспроизводства на биологическое состояние японской кеты (Lescak et al., 2019). При этом результаты генетической дифференциации показали снижение нагульной способности японской кеты (Kitada, Kishino, 2020). Помимо оценки воздействия океанологических условий нагула на выживаемость кеты, необходимо форсировать изучение генетических модификаций внутривидовой структуры, вызванных интенсивной программой её искусственного воспроизводства.

Благодарность

Большую помощь в подготовке данной статьи оказали М. Хатаяма (Makoto Hatayama), А. Содзи (Akiko Shoji) (Японское метеорологическое агентство) и д-р А. Синада (Akisyoshi Shinada) (любезно предоставил полезную информацию о температурных данных прибрежных вод).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

- Honda K., Suzuki K., Watanabe K., Saito T. Growth rate characteristics of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* originating from the Pacific coast of Japan and reaching Konbumori, eastern Hokkaido. Fisheries Science. 2017. V. 83 P. 987–996.
- Irie T. Ecological studies on the migration of juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*, during early ocean life. Bull. Seikai National Fisheries Research Institute. 1990. V. 68. P. 1–142 (in Japanese with English summary).
- Kitada S., Kishino H. Enhanced genetic differentiation of Japanese chum salmon identified from a meta-analysis of allele frequencies. bioRxiv. 2020 <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/828780v4>.
- Leitwein M., Laporte M., Le Luyer J., et al. Epigenomic modifications induced by hatchery rearing persist in germ line cells of adult salmon after their oceanic migration. Evolutionary Applications. 2021. DOI:10.1111/EVA.13235.
- Lescak E., Shedd K., Dann T. Relative productivity of hatchery pink salmon in a natural stream. North Pacific Research Board Final Report. 2019 https://www.fishgame.state.ak.us/static/fishing/PDFs/hatcheries/research/2016_nprb_final_report.pdf
- Le Luyer J., Laporte M., Beacham T.D., et al. Parallel epigenetic modifications induced by hatchery rearing in a Pacific salmon. Proc. Nat. Acad. Scien. USA. 2017. V. 114 N 49. P. 12964–12969.
- Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Matsuda H., et al. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. Canadian J. Fisheries Aquatic Science. 2005. 62 P. 2752–2759.
- Nagata M., Miyakoshi Y., Fujiwara M., et al. Adapting Hokkaido hatchery strategies to regional ocean conditions can improve chum salmon survival and reduce variability // North Pacific Anadromous Fish Commission Bull. 2016. 6. P. 73–85.
- Saito T., Nagasawa K. Regional synchrony in return rates of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Japan in relation to coastal temperature and size at release. Fisheries Research. 2009. V. 95. P. 14–27.
- Saito T., Shimizu I., Seki J., Nagasawa K. Relationship between zooplankton abundance and the early marine life history of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* in eastern Hokkaido, Japan // Fisheries Science. 2009. V. 75. P. 303–316.
- Saito T., Kaga T., Hasegawa E. Effects of juvenile size at release and early marine growth on adult return rates for Hokkaido chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in relation to sea surface temperature // Fisheries Oceanography. 2011. V. 20. P. 278–293.
- Sato S., Sato T., Honda K., Suzuki K., Urava S. Status of Japanese chum salmon and their habitat in the high-seas ocean. Aquabiology. 2018. V. 40. N. 4. P. 351–357 (In Japanese with English abstract).
- Seki J. Study of characteristic of feeding habitat of juvenile chum salmon and their food environment in the Pacific coastal waters, central part of Hokkaido. Bulletin of National Salmon Resources Center. 2005. V. 7. P. 1–104 (in Japanese with English abstract).
- Urawa S. International collaborative research in the Gulf of Alaska during winter: Do salmon die in winter? Salmon Information. 2020. V. 14. P. 40–44 (in Japanese).
- Winstone A.J., Gee A.S., Varallo P.V. The assessment of flow characteristics at certain weirs in relation to the upstream movement of migratory salmonids. J. Fish Biology. 1985. V. 27. P. 75–83.

**RECENT TREND IN CHUM SALMON STOCK DECLINE AND
ITS POTENTIAL MECHANISMS IN HOKKAIDO, JAPAN**

© 2021 y. Hirokazu Urabe

*Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research
Organization, 3–373 Kitakashiwagi, Eniwa, Hokkaido, Japan*

The analyses revealed that the return rate of chum salmon is positively correlated with coastal sea surface temperatures (SSTs) at ocean entry timing. This suggests that the SST during the ocean entry timing of chum salmon juveniles would be a major driver in controlling the brood-year abundance, and that the decline of the stock level would be caused by the «cold-spring» phase around the Pacific coastal area in Hokkaido, but 2015 brood year was exceptional. I analyzed the relationships between age at maturity of brood years and the ratio of 4 (5)-year-old fish to 3 (4)-year-old fish abundance, i. e., sibling relationships, to identify the factors affecting precision of the forecast. The analyses revealed that the age at maturity had decreased, and it resulted in the recent decline in precision of pre-season forecast. Additionally, recent decline of the age at maturity suggests that survival rate of fish with slower growth rate might be decreasing. These results suggest that the decline of chum salmon stock levels in Hokkaido would have been mainly caused by cold ocean conditions at the Pacific coast during spring. But, the low survival rate of the 2015 brood year, which matched favorable ocean conditions in the coastal area, was not explained by the general survival mechanism above, suggesting that survival rate in the Okhotsk Sea and/or farther area might be decreasing, recently.

Keywords: chum salmon, ocean condition, sea surface temperature, age at maturity, growth rate.