УДК 597.553.2

DOI: 10.15853/2072-8212.2018.51.5-26

ОЦЕНКА ОРИЕНТИРОВ ПРОПУСКА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В БАССЕЙНАХ РЕК СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

М.Г. Фельдман, Е.А. Шевляков, Н.Б. Артюхина

Вед. н. с., к. б. н.; зав. лаб., к. б. н.; ст. н. с.; Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18 Тел., факс: (4152) 41-27-01, 42-07-74. Е-mail: feldman.m.g@kamniro.ru

ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ, МОДЕЛИ «ЗАПАС–ПОПОЛНЕНИЕ», МАКСИМАЛЬНЫЙ УСТОЙЧИВЫЙ ВЫЛОВ, ОПТИМАЛЬНЫЙ ПРОПУСК, СТРАТИФИЦИРОВАННАЯ МОДЕЛЬ

Данная статья — вторая из цикла работ, посвященных определению ориентиров по пропуску тихоокеанских лососей на нерест в реках Камчатского региона. В первой статье рассматривались реки Петропавловско-Командорской рыбохозяйственной подзоны в юго-восточной части Камчатского полуострова (Фельдман и др., 2016). В представленной работе устанавливаются ориентиры по пропуску тихоокеанских лососей в реки Карагинского и Олюторского заливов, охватывающих северо-восточную часть полуострова (Карагинская рыбохозяйственная подзона). В дальнейшем готовится аналогичная работа по рекам западного побережья Камчатки. Установление рыбохозяйственных ориентиров необходимо при управлении рыбными запасами и выработке правил регулирования промысла. В данном цикле впервые проводится определение ориентиров пропуска для большей части запасов тихоокеанских лососей Камчатского региона. В методологии установления рыбохозяйственных ориентиров используются модели типа «запас–пополнение» (кривые воспроизводства). В основе методики — получение на основании совокупных данных по запасу и пополнению общей модели для конкретного вида рыб исследуемой части Камчатского региона с последующим разбитием на частные модели для конкретных популяций.

EVALUATION OF PACIFIC SALMON SPAWNING ESCAPEMENT PARAMETERS FOR THE RIVER BASINS OF NORTH-EAST KAMCHATKA

Mark G. Feldman, Evgeny A. Shevlyakov, Nina B. Artukhina

Leading Researcher, Ph. D. (Biology); Head of lab., Ph. D. (Biology); Senior Scientist; Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18 Tel., fax: (4152) 41-27-01, 42-07-74. Email: feldman.m.g@kamniro.ru

PACIFIC SALMON, "STOCK-RECRUITMENT" MODELS, MAXIMAL SUSTAINABLE CATCH, OPTIMAL ESCAPEMENT, STRATIFIED MODEL

The article is the second part in a seria, devoted to figure out parameters of Pacific salmon escapement for spawning to the rivers of Kamchatka region. In the first article we provided analysis for the rivers within the Petropavlovsk-Commander fisheries subzone in the south-east part of Kamchatka peninsula (Feldman et al., 2016). In this article we suggest parameters for Pacific salmon spawning escapement for the rivers of Karaginsky and Olyutorsky Gulfs, embracing the north-east part of the peninsula (the Karaginskaya fishery subzone). Similar article will be provided concerning the rivers of the west coast of Kamchatka. It is important to know the escapement to manage fisheries resource and work out logistics of fishery management. In mentioned seria we for the first time evaluated landmarks for spawning escapement for most part of Pacific salmon stocks of Kamchatka region. Models of the type stock-recruitment (reproduction curves) are used in the method for setting the fisheries landmarks. The method is based on obtaining data about stock and recruitment from general model for each certain species of Pacific salmon in a certain part of Kamchatka region with later splitting them into individual models for specific populations.

В настоящее время стратегия управления запасами тихоокеанских лососей на Камчатке основывается на обеспечении пропуска некоторого необходимого числа производителей в довольно обширных промысловых районах, на уровне рыбохозяйственных зон и подзон. Тем не менее основным элементом оперативного управления промыслом тихоокеанских лососей в условиях их жизненного цикла и лимитирования воспроизводства пригодными нерестовыми площадями является информация об оптимальном уровне пропуска производителей в реки на нерест для каждого конкретного водоема. В условиях контроля промысла, в том числе и по международным стандартам, возникает необходимость в получении четких целевых, граничных и буферных (предосторожных) ориентиров пропуска в конкретные водоемы как гарантии сохранения всего видового и генетического многообразия форм и жизненных стратегий тихоокеанских лососей (Бабаян, 2000). Учитывая специфику промысла, неопределенность содержания ряда экологических параметров, традиционно рассматриваемых как показатели воспроизводства лососей, возникает необходимость получения оценок, адекватно характеризующих эффективность воспроизводства популяций при разных уровнях обилия нерестующих производителей.

Стратегия промысла лососей ставными неводами и другими орудиями лова в морском прибрежье предполагает возможность перехвата ими части транзитных скоплений, следующих к своим нерестовым водоемам. Указанное обстоятельство не позволяет однозначно относить объемы вылова лососей к тем или иным популяционным комплексам, даже находящимся в непосредственной от них близости. Что, в свою очередь, вносит неопределенности в оценку как общего подхода производителей в каждый конкретный год, так и величины самих поколений.

Ряд популяционных характеристик, традиционно применяемых для описания эффективности нереста, не несут закладываемой в них смысловой нагрузки. Так, площадь пригодных нерестилищ оценивается исходя из представлений, складывающихся на основе оценки площадей, занимаемых производителями ежегодно, без ранжирования их по качеству, а также в связи с обилием производителей. Отсутствие четких оценок площади, пригодной для нереста, не позволяет адекватно оценивать плотностные факторы регуляции численности популяций. Для ряда водоемов, как правило, наиболее значимых в промысловом отношении, существуют достоверные продолжительные временные ряды по численности отнерестившихся производителей и величине произведенного ими потомства. В связи с этим, в рамках данного исследования основная цель работы заключается в оценке эффективного размера репродуктивной части популяций тихоокеанских лососей рек северо-восточного побережья Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для составления рядов родителей и потомков использованы данные по вылову, пропуску на нерестилища (прямые авиаучеты), возрастному составу и количеству потомков от каждого года нереста (оцененных как сумма выловленных и пропущенных на нерест рыб в годы возврата).

Определение величины оптимального пропуска производителей лососевых к местам нереста проводилось с использованием моделей типа «запас-пополнение». При этом под оптимальным пропуском понимается величина, обеспечивающая максимальный устойчивый вылов (MSY) потомства. Данные по количеству пропущенных на нерест производителей, как правило, представляют собой результаты ежегодных авиаучетных наблюдений. Данные по количеству потомков рассчитывались на основе данных по общим подходам (т. е. ежегодных сумм пропуска и вылова) и возрастному составу. В случае недостатка данных по возрастному составу потомков соотношение их основных возрастов принималось как один к одному, а доли остальных возрастных групп не учитывались.

Объем пропуска производителей, обеспечивающий максимальный устойчивый вылов (MSY), оценивался с помощью моделирования в системе отношений потомков и нерестующих родителей. В качестве модели, определяющей количество потомков R от имеющегося числа родителей S, была выбрана резонансная модель (1), использованная ранее в работе (Фельдман, Шевляков, 2015):

$$R = \frac{aS^2}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + b^2 S^2}},$$
(1)

где биологический смысл параметров следующий:

а — предел численности пополнения *R* при неограниченном нерестовом запасе *S*;

b — нерестовый запас, необходимый для продуцирования максимального пополнения a в условиях максимальной выживаемости R/S;

 S_0 — уровень производителей *S*, при котором относительный показатель выживаемости поколения *R/S* (касательная к функции) принимает максимальное значение (рис. \circ 1).

Параметр a измеряется в тех же единицах, что и пополнение R, а параметры b и S_0 имеют ту же размерность, что и родительский запас S.

Данные свойства параметров модели дают возможность упрощения процедуры поиска ориентиров для отдельных водоемов путем разделения полученных параметров общей для достаточно обширного района модели на параметры частных водоемов (или кластеров водоемов по географическому принципу), согласно их среднемноголетним долям пропуска родителей и возврата потомков.



Рис. 1. Графическая интерпретация параметров модели (1) Fig. 1. The geographic interpretation of the model (1) parameters

Модель (1) аналогична уравнению ускорения резонанса в механике (Алешкевич и др., 2001), однако ее структурная форма не противоречит структуре моделей «запас–пополнение», определенной Шепардом (Shepherd, 1982).

Выигрыш в статистической значимости модели с тремя параметрами перед двухпараметрической моделью (Риккера или Бивертона-Холта) далеко не всегда очевиден, а зачастую его и вовсе нет. Однако подобный выигрыш отнюдь не единственный критерий применимости модели. Использование такой модели (1) обусловлено прежде всего необходимостью установления биологических ориентиров пропуска производителей. К ним относятся целевые ориентиры (оптимальный пропуск, обеспечивающий максимальный устойчивый вылов либо максимальное пополнение) и граничные ориентиры (минимальный пропуск, обеспечивающий существование единицы запаса в биологически безопасных границах). С помощью классических двухпараметрических моделей можно достаточно легко установить целевые ориентиры по пропуску, однако связанные с ними способы определения граничных ориентиров (такие как наименьшее наблюденное значение нерестовой биомассы В_{LOSS} или биомасса, обеспечивающая половину максимального пополнения В_{50%}) достаточно субъективны (Бабаян, 2000).

Граничный ориентир пропуска производителей можно устанавливать следующим образом. Исходя из определения граничного ориентира, согласно резонансной модели его можно определить двумя способами. Первый способ связан с депенсационными свойствами резонансной модели и наличием нижней точки равновесия с левой стороны кривой воспроизводства (рис. 1). При пропуске производителей меньше этой точки пополнение не замещает уровень производителей, и популяция будет стремиться к вымиранию. Второй способ связан с наличием уровня производителей, обеспечивающим максимальную выживаемость потомков (показатель R/S). В модели ему соответствует параметр S_0 . При уровне производителей меньше данного параметра выживаемость (коэффициент R/S) начинает резко уменьшаться и приобретает нулевое значение при отсутствии производителей. Следовательно, параметр S₀ также можно считать границей биологической безопасности единицы запаса. Второй способ определения граничного ориентира представляется более удобным и быстрым, т. к. процедура определения параметров модели автоматически даст и интервальные оценки S₀, а следовательно, и положение буферного предосторожного ориентира (Бабаян, 2000).

Основные особенности резонансной модели заключаются в следующем. С одной стороны, модель имеет предел максимального пополнения при неограниченном количестве производителей и при достаточно высоких значениях параметра b (относительно параметра S_0) не имеет максимума (рис. 2, кривые при b = 1,1 и b = 0,7), и в этом она напоминает модели Бивертона–Холта (Beverton, Holt, 1957) или «хоккейной клюшки» (Barrowman, Myers, 2000; Froese, 2008), — первый тип модели. Действительно, если параметра S_0 достаточно мал относительно параметра b и им можно в таком случае пренебречь, то уравнение (1) выродится в зависимость, достаточно близкую к модели «запас–пополнение» Бивертона–Холта: 5

$$\lim_{S_0 \to 0} \frac{aS^2}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + b^2 S^2}} = \frac{aS^2}{S\sqrt{S^2 + b^2}} = \frac{aS}{\sqrt{S^2 + b^2}}.$$

С другой стороны (и это второй тип модели), при достаточно низком параметре *b* (рис. 2, кривая при b = 0,4) у модели появляется популяционный максимум (соответствующий резонансу), при этом чем меньше параметр b относительно параметра S₀, тем больше максимум, а абсцисса максимума стремится к параметру S₀. Вид такой кривой напоминает модель Криксунова–Снеткова (Криксунов, Снетков, 1985).

Показатель воспроизводства (количество потомков на одного родителя R/S) или, по-другому, индекс выживаемости, для модели (1) будет равняться:

$$R/S = \frac{aS}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + b^2 S^2}}.$$
 (2)

Данное уравнение аналогично уравнению скорости резонанса (Алешкевич и др., 2001). Уравнение (2) более адекватно себя ведет при малых значениях нерестового запаса S (рис. 3), так как, например, согласно модели Рикера коэффициент воспроизводства R/S имеет положительную величину при отсутствии родителей S = 0, т. е. существует сам по себе, что логически необъяснимо.

Оценка параметров модели (1) проводилась с помощью метода наименьших квадратов (МНК). В некоторых случаях, когда такое оценивание не приводило к адекватному результату из-за сильного разброса исходных данных (например, при



Рис. 2. Вид модели (1) при различных значениях параметра b Fig. 2. The view of the model (1) at various meanings of the parameter b

Рис. 3. Кривые R/S, соответствующие моделям пополнения при различных коэффициентах *b* на рис. 1 Fig. 3. The curves R/S, answering to the recruitment models at various coefficients *b* in Figure 1

вырождении функции в прямую), приходилось также использовать следующие приемы:

 а) удаление и/или исправление наблюдений, не позволяющих достоверно оценить параметры модели, с помощью экстраполяций. Как правило, это наблюдения, которые достаточно удаленно отстоят от основного облака данных, их еще можно определить как выбросы;

б) недостоверная оценка параметров зачастую возникает из-за высокой неопределенности какоголибо одного параметра (как правило, это параметр a или S_0). В случае неопределенности с параметром S_0 его оценке помогает проведение отдельных регрессий к максимальным и минимальным данным по количеству потомков или по индексу выживаемости (страты). Эти две отдельные регрессии, вместе с регрессией к оставшимся средним значениям объединялись в одну стратифицированную модель, при этом ставилось условие, что параметр S₀ для них одинаковый, а страты модели не должны пересекаться. Для соблюдения последнего предполагается, что параметры используемой нами модели *а* и *b* связаны между собой степенной зависимостью:

 $b = z \cdot a^x$.

Параметры стратифицированной модели оценивались с помощью минимизации общей суммы квадратов отклонений каждой из страт.

В методологии пункта б сделана попытка реализовать взгляды Р. Бивертона (Anderson, 2002) на анализ данных по родителям и потомкам, заключающийся в том, что динамика пары этих значений зависит от двух процессов. Первый процесс тесно связан с промысловым воздействием при постоянстве воздействий факторов внешней среды. Как правило, такие наблюдения хорошо описываются одной моделью типа «запас-пополнение». Второй процесс — это изменения факторов внешней среды, которые, как правило, происходят постепенно (проявляются только через несколько поколений) и (или) циклично. Такие данные нужно описывать несколькими моделями. В нашем случае они названы стратами, уровнями одной и той же закономерности.

Статистическая значимость моделей устанавливалась с помощью дисперсионного анализа. Ввиду сложности вычисления производной от разности между пополнением (по ф. 1) и пропуском производителей (т. е. выловом), определение показателя максимального устойчивого вылова (MSY) производилось путем решения задачи на оптимизацию в модуле «Поиск решения» программы Excel.

Так как данные по каждому из видов тихоокеанских лососей для отдельно взятых рек в значительной степени фрагментарны, моделирование производилось совокупно для всего Северо-Востока Камчатки. При этом нерестовые водоемы были разбиты на кластеры по географическому признаку, а названия кластеров соответствуют либо важнейшим рекам в кластере для каждого из видов, либо граничным рекам кластера (если название кластера двойное). После определения для каждого из видов лососевых общего для этих рек оптимального пропуска на нерестилища (обеспечивающего максимальный устойчивый вылов) $S_{\rm MSV}$ проводилось определение этого показателя для каждого из кластеров (используя среднемноголетний вклад каждого кластера в суммарный среднемноголетний подход).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нерка

Данные по пропуску производителей и возврату потомков нерки Северо-Восточной Камчатки разделены на кластеры по географическому принципу. Кластеры могут включать как группу близлежащих рек, так и одну какую-либо важную (в плане промысла и подходов) реку. Это отображено в названиях кластеров (рис. 1). Так, кластер «Апука-Кавача» включает в себя все промысловые реки от р. Апука до р. Кавача, а кластер «Хайлюля» — только одну одноименную реку. Количество потомков нерки рассчитывалось на основании ежегодных данных вылова и пропуска и соотношения основных возрастных групп 4+ и 5+ в возврате как 1 к 1 (остальными возрастными группами пренебрегли, т. к. их доля незначительна). Затем определяется процентный состав (рис. 4) производителей и потомков в кластерах (средние значения за 1987-2008 гг.).

После определения процентного состава определялись параметры общей для нерки Северо-Востока Камчатки модели зависимости индекса выживаемости *R/S* от запаса *S* (табл. 1).

Статистическая значимость параметров и самой модели оказалась на довольно высоком уровне (табл. 2).

Вид полученной резонансной модели напоминает вид модели «хоккейной клюшки» (Barrowman, Myers, 2000; Froese, 2008), не имеет выражен-

b

0,155

ного максимума и имеет достаточно резкий переход от зоны роста количества потомков при количестве производителей от 0 до 0,2 млн к зоне «плато» при дальнейшем росте количества производителей (рис. 5).

Используя процентный состав производителей и потомков в кластерах и параметры общей модели, можно получить параметры для частных моделей кластеров. При этом параметры b и S_0 про-

порциональны долям производителей S, а параметр a пропорционален долям потомков R. Максимальный устойчивый вылов MSY для общей модели определялся с помощью решения задачи на оптимизацию в модуле «Поиск решения» программы Excel, при этом полученная величина оптимального пропуска $S_{\rm MSY}$ равна 0,164 млн экз. (табл. 3). Значения $S_{\rm MSY}$ для кластеров определялись пропорционально долям производителей S,



Рис. 4. Доли производителей (слева) и потомков нерки (справа) основных нерестовых рек и кластеров рек Северо-Восточной Камчатки ро-Восточной Камчатки

Fig. 4. The ratio between the sockeye salmon parental stock (left) and the progeny (right) in major spawning rivers and river clusters of North-East Kamchatka

| Fable 1. Evaluated parameters of the general model for sockeye salmon of North-Eastern Kamchatka | | | | | | | | | |
|--|--------|----------------|-----------------------|-----------|---------------|----------------|--|--|--|
| Параметр | Оценка | Станд. ошибка | t-крит. / t-criterion | р-уровень | Нижний предел | Верхний предел | | | |
| Parameter | Value | Standard error | (df = 19) | p-level | Lower limit | Upper limit | | | |
| a | 0,822 | 0,141 | 5,827 | 1,3*10-5 | 0,564 | 0,916 | | | |
| S_0 | 0,078 | 0,020 | 3,943 | 0,001 | -0,068 | 0,227 | | | |

3,300

0,004

0,001

0,268

Табл. 1. Оценка параметров общей модели для нерки Северо-Востока Камчатки

0,047

Табл. 2. Дисперсионный анализ общей модели для нерки Северо-Востока Камчатки Table 2. Results of dispersion analysis of the general model for sockeye salmon of North-Eastern Kamchatka

| Table 2. Results of dispersion analysis of the general model for sockeye samon of North-Eastern Ramenatka | | | | | | | | | |
|---|-----------------------------------|--|--------------------------------|---------------------------|----------------------|--|--|--|--|
| | Сумма квадратов Sum of squares | Степени свободы dF Degrees of freedom | Средний квадрат Mean square | F-критерий F-criterion | р-уровень p-level | | | | |
| Регрессия Regression | 187,1 | 3 | 62,36 | 50,53 | 3,02*10-9 | | | | |
| Ошибки Errors | 23,45 | 19 | 1,234 | | | | | | |
| Общая General | 210,5 | 22 | | | | | | | |

а значения потомков $R_{\rm MSY}$ определялись пропорционально долям потомков R. Соответственно максимальный устойчивый вылов для отдельных кластеров определялся как разность между количеством потомков и производителей: MSY = $R_{\rm MSY} - S_{\rm MSY}$. Такой способ быстрее и дает те же результаты, как и при решении задачи на



оптимизацию для каждого из кластеров по отдельности (табл. 3).

Предосторожные оценки пропуска S^*_{MSY} и связанных величин основаны на неопределенности параметров общей модели и рассчитаны по нижнему пределу параметра *a* и верхним пределам параметров *b* и S_0 (табл. 4).

Рис. 5. Общая модель зависимости пополнения от производителей нерки Северо-Востока Камчатки. S^*_{MSY} предосторожная оценка оптимального уровня S_{MSY} Fig. 5. The general model of the sockeye

salmon recruitment dependence on the sockeye salmon recruitment dependence on the parental stock in North-East Kamchatka. S^*_{MSY} – the precautionary evaluation of the optimal level of S_{MSY}

| Гаол. 3. Разложение параметров общей модели на частные параметры основных нерестовых рек и кластеров рек |
|--|
| по долям производителей и потомков. Оценка уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин |
| Table 3. Splitting the parameters of the general model into particular parameters of major spawning rivers and river |
| clusters by parental and progeny percent. The escapement evaluated at MSY and MSY-connected values |

| Модели Models | Парам Param a | етры, мл eters, mlr b | ин экз. n specs S_0 | Доли <i>S</i> , % Parts of <i>S</i> | Доли <i>R</i> , % Parts of <i>R</i> | S _{мsy} , млн mln | R _{мsy} , млн mln | MSY, млн mln | U _{MSY} , % |
|----------------------------|---------------------|-----------------------------|--------------------------|--|--|----------------------------------|----------------------------------|--------------------|----------------------|
| Общая / General | 0,740 | 0,135 | 0,080 | 100 | 100 | 0,164 | 0,660 | 0,496 | 75,11 |
| Озерная Ozernaya | 0,049 | 0,014 | 0,008 | 10,18 | 6,63 | 0,017 | 0,044 | 0,027 | 61,81 |
| Хайлюля Khailula | 0,064 | 0,010 | 0,006 | 7,32 | 8,59 | 0,012 | 0,057 | 0,045 | 78,78 |
| Русакова Rusakova | 0,136 | 0,012 | 0,007 | 8,74 | 18,35 | 0,014 | 0,121 | 0,107 | 88,14 |
| Карага Karaga | 0,047 | 0,008 | 0,005 | 5,97 | 6,38 | 0,010 | 0,042 | 0,032 | 76,72 |
| Вывенка Vyvenka | 0,048 | 0,009 | 0,005 | 6,43 | 6,52 | 0,011 | 0,043 | 0,032 | 75,47 |
| Култучная Kultuchnaya | 0,078 | 0,022 | 0,013 | 16,24 | 10,53 | 0,027 | 0,070 | 0,043 | 61,63 |
| Олютоваям– Olutovayam– | 0,049 | 0,006 | 0,004 | 4,73 | 6,56 | 0,008 | 0,043 | 0,035 | 82,03 |
| Пахача Pakhacha | 0,084 | 0,017 | 0,010 | 12,98 | 11,31 | 0,021 | 0,075 | 0,053 | 71,44 |
| Апука– Арика– | 0,107 | 0,013 | 0,007 | 9,28 | 14,43 | 0,015 | 0,095 | 0,080 | 83,99 |
| Лаг. Анана Anana Lagoon | 0,079 | 0,024 | 0,014 | 18,12 | 10,70 | 0,030 | 0,071 | 0,041 | 57,84 |

| Табл. 4. Предосторожные | е оценки уровня пропу | ска при MSY | и связанных с н | иим величин, | основанные на неопре- |
|-------------------------|-----------------------|---------------|-------------------------|--------------|---------------------------------------|
| деленности параметров | взяты нижний предел | а и верхние г | $(bed for b \in S_{a})$ | | |
| T 11 4 D | C.1 1 1 1 1 | MONT 141 | JON 1 | 1 1 1 | · · · · · · · · · · · · · · · · · · · |

| cters (the lower limit a and | the upper in | $1113 \ 0 \ and \ S_0 t$ | akenj | | | | | |
|---------------------------------------|---------------------------|------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|-------------------|-------|-----------------------|--|
| Модели | Пара Para | аметры, млн meters, mln s | экз. pecs | <i>S</i> * _{МSY} , МЛН | R* _{MSY} | MSY*, | T1* 0∕° | |
| Models | нижний lower, <i>a</i> | верхний upper, <i>b</i> | верхний upper, S ₀ | mln | mln | mln | O _{MSY} , 70 | |
| Общая / General | 0,564 | 0,268 | 0,227 | 0,274 | 0,549 | 0,275 | 50,12 | |
| Озерная–Начики Ozernaya–Nachiki | 0,037 | 0,027 | 0,023 | 0,028 | 0,036 | 0,009 | 23,46 | |
| Хайлюля / Khailulya | 0,048 | 0,020 | 0,017 | 0,020 | 0,047 | 0,027 | 57,48 | |
| Русакова–Дранка Rusakova–Dranka | 0,104 | 0,023 | 0,020 | 0,024 | 0,101 | 0,077 | 76,23 | |
| Карага–Кичига Karaga–Kichiga | 0,036 | 0,016 | 0,014 | 0,016 | 0,035 | 0,019 | 53,35 | |
| Вывенка–Авьяваям Vyvenka–Avyavayam | 0,037 | 0,017 | 0,015 | 0,018 | 0,036 | 0,018 | 50,84 | |
| Култучная / Kultuchnaya | 0,059 | 0,044 | 0,037 | 0,044 | 0,058 | 0,013 | 23,09 | |
| Олютоваям–Имка Olutovayam–Imka | 0,037 | 0,013 | 0,011 | 0,013 | 0,036 | 0,023 | 63,99 | |
| Пахача / Pakhacha | 0,064 | 0,035 | 0,029 | 0,036 | 0,062 | 0,027 | 42,77 | |
| Апука–Кавача Apuka–Kavacha | 0,081 | 0,025 | 0,021 | 0,025 | 0,079 | 0,054 | 67,90 | |
| Лаг. Анана Anana Lagoon | 0,060 | 0,049 | 0,041 | 0,050 | 0,059 | 0,009 | 15,51 | |

Table 4. Precautionary values of the escapement at MSY and the MSY-connected values based on uncertainity of parameters (the lower limit a and the upper limits b and S_0 taken)

Кета

Ход последовательности анализа для кеты Северо-Востока Камчатки аналогичен показанному выше анализу для нерки. Сначала разделяем данные по вылову и пропуску кеты на кластеры, затем определяем их среднемноголетние доли (период 1988–2010 гг.) пропуска и потомков (рис. 6). При этом учитывался только основной возраст потомков 3+ и 4+ в соотношении 1:1.



Рис. 6. Доли производителей (слева) и потомков (справа) кеты основных нерестовых рек и кластеров рек Северо-Восточной Камчатки Fig. 6. The ratio between the parents (left) and the progeny (right) of chum salmon in the major spawning rivers and

Fig. 6. The ratio between the parents (left) and the progeny (right) of chum salmon in the major spawning rivers and river clusters in North-East Kamchatka

Оценка параметров общей резонансной модели для кеты всего Северо-Востока Камчатки показала их высокую статистическую значимость (табл. 5). Дисперсионный анализ модели также показал хорошие результаты, вероятность нульгипотезы очень мала (табл. 6).

При построении модели были исключены данные 1988–1993 гг. и 2008–2009 гг. Предположительно, в ранний период до 1993 г. условия для воспроизводства были существенно хуже, чем в последующие годы. Вместе с тем, в противовес к этому низкопродуктивному периоду, имеются наблюдения со сверхвысоким уровнем воспроизводства в 2008 и 2009 гг. Описать весь набор таких достаточно противоречивых данных с помощью одной модели не представлялось возможным, и было решено не использовать их в обучении модели. На рисунке такие наблюдения выделены областями (рис. 7). Построенная модельная кривая к оставшимся данным имеет хорошо выраженный максимум при количестве производителей около 250 тыс. экз., который совпадает с оценкой S_{MSY} . Предосторожная оценка данного ориентира S^*_{MSY} составляет около 364 тыс. экз. и основана на нижнем пределе параметра *a* и верхних пределах параметров S_0 и *b* (табл. 5). Граничный ориентир S_{lim} был определен равным параметру S_0 (183 тыс. экз.). При дальнейшем увеличении количества производителей количество потомков выходит на плато, равное параметру *a* (2,39 млн экз.).

Оценки параметров для частных моделей основных кластеров и рек, а также определенные для них уровни оптимального пропуска S_{MSY} получены вышеописанным для нерки способом и показаны в табл. 7. Аналогично получены и предосторожные оценки (табл. 8).

| Табл. 5 | . Оценка | параметров | общей мо | дели для в | сеты Севе | ро-Востон | ка Камчатки | |
|----------|----------|---------------|------------|-------------|-----------|-----------|---------------|--------|
| Table 5. | Evaluate | ed parameters | of the ger | neral model | for chum | salmon of | North-Eastern | Kamcha |

| Table 5. Evaluated parameters of the general model for chum salmon of North-Eastern Kamchatka | | | | | | | | | |
|---|-----------------|---------------------------------|---------------------------------------|----------------------|------------------------------|-------------------------------|--|--|--|
| Параметр Parameter | Оценка Value | Станд. ошибка Standard error | t-критерий / t-criterion (df = 19) | р-уровень p-level | Нижний предел Lower limit | Верхний предел Upper limit | | | |
| а | 2,389 | 0,281 | 8,512 | $1,98*10^{-6}$ | 1,777 | 3,000 | | | |
| S_0 | 0,183 | 0,044 | 4,143 | 1,36*10-3 | 0,087 | 0,279 | | | |
| Ď | 0,189 | 0,046 | 4,124 | 1,41*10-3 | 0,089 | 0,289 | | | |

| Табл. б | 5. | Диспе | рсио | нный | анализ | общей | модели | для кеты | Северс | -Востока | Камчатки | |
|---------|----|-----------|------|------|--------|-------|--------|----------|---------|----------|----------|-----|
| T 1 1 / | | D' | 6.1 | 11 | • | 1 1 | C (1 | 1 | 1 1 0 1 | 1 1 | C 3 T (1 | T I |

| Table 6. Results of the dispersion analysis of the general model for chum salmon of North-Eastern Kamchatka | | | | | | | | | |
|---|-----------------------------------|--|--------------------------------|---------------------------|----------------------|--|--|--|--|
| | Сумма квадратов Sum of squares | Степени свободы dF Degrees of freedom | Средний квадрат Mean square | F-критерий F-criterion | р-уровень p-level | | | | |
| Регрессия Regression | 90,553 | 3 | 30,184 | 62,388 | 1,4*10 ⁻⁷ | | | | |
| Ошибки Errors | 5,806 | 12 | 0,484 | | | | | | |
| Общая General | 96,358 | 15 | | | | | | | |



Рис. 7. Модель зависимости пополнения кеты от производителей для Северо-Востока Камчатки Fig. 7. The model of the stock-recruitment correlation for chum salmon for North-East Kamchatka

| Табл. 7. Разложение параметров общей модели на частные параметры основных нерестовых рек и кластеров рек |
|--|
| по долям производителей и потомков. Оценка удовня пропуска при MSY и связанных с ним величин |
| Table 7. Splitting the parameters of the general model into particular parameters of major spawning rivers and river |
| clusters by parental and progeny percent. The escapement evaluated at MSY and the MSY-connected values |

| | 1 0 7 1 | | 1 | | | | | | |
|-------------------------------------|--|-------|-------|----------------------|----------------------|--------------------------|---------------------------|-------------|----------------------|
| Moдели | Параметры, млн экз. Parameters, mln specs | | | Доли <i>S</i> , % | Доли <i>R</i> , % | $S_{_{ m MSY}}$, млн | R _{MSY} , млн | MSY, млн | U _{MSY} , % |
| WIOdels | а | b | S_0 | Parts S | Parts R | mln | mln | mln | |
| Общая / General | 2,389 | 0,189 | 0,183 | 100 | 100 | 0,250 | 2,685 | 2,434 | 90,67 |
| Столб.–Озерная Stolb.–Ozernaya | 0,117 | 0,028 | 0,027 | 14,74 | 4,90 | 0,037 | 0,132 | 0,095 | 71,96 |
| Начики–Ука Nachiki–Uka | 0,116 | 0,007 | 0,006 | 3,55 | 4,84 | 0,006 | 0,130 | 0,123 | 95,02 |
| Хайлюля / Khailulya | 0,224 | 0,013 | 0,013 | 7,10 | 9,40 | 0,018 | 0,252 | 0,235 | 92,96 |
| Русакова / Rusakova | 0,288 | 0,006 | 0,005 | 2,91 | 12,06 | 0,007 | 0,324 | 0,316 | 97,75 |
| Ивашка / Ivashka | 0,213 | 0,007 | 0,007 | 3,67 | 8,93 | 0,009 | 0,240 | 0,231 | 96,16 |
| Дранка / Dranka | 0,159 | 0,014 | 0,013 | 7,18 | 6,67 | 0,018 | 0,179 | 0,161 | 89,96 |
| Карага–Тымлат Karaga–Tymlat | 0,180 | 0,019 | 0,019 | 10,22 | 7,55 | 0,026 | 0,203 | 0,177 | 87,37 |
| Кичига–Белая Kichiga–Belaya | 0,139 | 0,026 | 0,025 | 13,60 | 5,83 | 0,034 | 0,157 | 0,123 | 78,25 |
| Вироваям–Анапка Virovayam–Anapka | 0,177 | 0,008 | 0,008 | 4,27 | 7,41 | 0,011 | 0,199 | 0,188 | 94,63 |
| Маркел.–Вывенка Markel.–Vyvenka | 0,250 | 0,038 | 0,036 | 19,88 | 10,48 | 0,050 | 0,281 | 0,231 | 82,30 |
| Импука–Пахача Impuka–Pakhacha | 0,237 | 0,012 | 0,012 | 6,36 | 9,90 | 0,016 | 0,266 | 0,250 | 94,01 |
| Апука–Анана Apuka–Anana | 0,287 | 0,012 | 0,012 | 6,52 | 12,03 | 0,016 | 0,323 | 0,307 | 94,94 |

Табл. 8. Предосторожные оценки уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин, основанные на неопределенности параметров модели (использованы нижний предел *a* и верхние пределы *b* и S_0) Table 8. Precautionary values of the escapement at MSY and the MSY-connected values based on the uncertainity of the model parameters (the lower limit *a* and the upper limits *b* and S_0 used)

| 1 | | 11 | | , | | | |
|-------------------------------------|--------------|------------------------------|--------------|------------------------------------|------------------------------------|--------------|----------------------|
| Модели Models | Пара Para | аметры, млн meters, mln s | экз. pecs | <i>S</i> * _{МSY} , МЛН | <i>R</i> * _{мsy} , млн | MSY*, млн | U* _{MSV2} % |
| WIOUCIS | а | b S_0 | | mln | mln | mln | MIS I |
| Общая / General | 1,777 | 0,289 | 0,279 | 0,364 | 1,982 | 1,618 | 81,64 |
| Столб.–Озерная Stolb.–Ozernaya | 0,087 | 0,043 | 0,041 | 0,054 | 0,097 | 0,044 | 44,81 |
| Начики–Ука Nachiki–Uka | 0,086 | 0,010 | 0,010 | 0,013 | 0,096 | 0,083 | 86,52 |
| Хайлюля / Khailulya | 0,167 | 0,021 | 0,020 | 0,026 | 0,186 | 0,160 | 86,13 |
| Русакова / Rusakova | 0,214 | 0,008 | 0,008 | 0,011 | 0,239 | 0,228 | 95,57 |
| Ивашка / Ivashka | 0,159 | 0,011 | 0,010 | 0,013 | 0,177 | 0,164 | 92,45 |
| Дранка / Dranka | 0,118 | 0,021 | 0,020 | 0,026 | 0,132 | 0,106 | 80,23 |
| Карага–Тымлат Karaga–Tumlat | 0,134 | 0,030 | 0,028 | 0,037 | 0,150 | 0,112 | 75,14 |
| Кичига–Белая Kichiga–Belaya | 0,104 | 0,039 | 0,038 | 0,049 | 0,116 | 0,066 | 57,19 |
| Вироваям–Анапка Virovayam–Anapka | 0,132 | 0,012 | 0,012 | 0,016 | 0,147 | 0,131 | 89,43 |
| Маркел.–Вывенка Markel.–Vyvenka | 0,186 | 0,058 | 0,055 | 0,072 | 0,208 | 0,135 | 65,16 |
| Импука–Пахача Impuka–Pakhacha | 0,176 | 0,018 | 0,018 | 0,023 | 0,196 | 0,173 | 88,22 |
| Апука–Анана Apuka–Anana | 0,214 | 0,019 | 0,018 | 0,024 | 0,238 | 0,215 | 90,04 |

Кижуч

В отношении кижуча анализ был несколько осложнен тем, что данные по пропуску производителей и вылову имели сильно различающийся процентный состав (рис. 8А, Б). При этом замечено, что имеется высокозначимая тенденция к уменьшению количества учтенных производителей с юга на север (рис. 8В). Связано это с тем, что кижуч самый поздненерестующий вид из всех тихоокеанских лососей, и авиаучеты производителей этого



Рис. 8. Определение процентного состава родителей и потомков по кластерам (пояснения в тексте): А) наблюда-емый процентный состав пропуска (1989–2010 гг.); Б) наблюдаемый процентный состав вылова (1992–2014 гг.); В) уменьшение учета производителей с юга на север; Г) экстраполированный спектр пропуска при снятии тренда «юг-север»; Д) окончательный вариант экстраполяции спектра пропуска; Е) процентный состав потом-ков по кластерам с учетом экстраполяции пропуска и вылова Fig. 8. Evaluation of the percent ratio of parents and progeny by clusters (explanations in the text): А) observed percent ratio of the escapement (1989–2010); Б) observed percent ratio of the catch (1992–2014); B) the south-north reduction of the parental stock; Г) the extrapalated spectrum of the escapement in case if the "south–north" trend were removed; Д) final version of the escapement spectrum extrapolation; E) percent composition of recruitment by clusters in view of extrapolation of the catch and the escapement

extrapolation of the catch and the escapement

вида проводятся по остаточному принципу. Высокая доля учтенных производителей самого южного кластера «Столбовая-Начики» объясняется тем, что в этом кластере, как ближайшему к аэродрому, учеты проводятся ежегодно, а чем дальше находятся обследуемые реки от базы, тем фрагментарнее идут исследования, либо за неимением средств не проводятся вовсе. Чтобы представить себе, на наш взгляд, более реальное состояние заполнение нерестилищ, степенной тренд, показывающий уменьшение авиаучетных работ с юга на север был удален, и полученный спектр долей пропуска по кластерам показан на рис. 8Г. Окончательный спектр долей производителей учитывает поправки тех лет, когда проводились достаточные наблюдения по всем кластерам (1998 и 2005 гг.), и показан на рис. 8Д. С помощью экстраполированных значений долей производителей были внесены также поправки и в число учтенных производителей, а следовательно, и в связанные ряды общего подхода и потомков. Пользуясь данными по вылову и экстраполированному количеству производителей, был рассчитан и ряд численности потомков кижуча (от производителей 1989-2010 гг. нереста), и определены среднемноголетние доли потомков для каждого из кластеров (рис. 8Е). При этом допущено, что потомство кижуча состоит из возрастных групп 2+ и 3+ в соотношении 45:55. Полученные таким образом спектры долей производителей и потомков кижуча (рис. 8Д, Е) имеют между собой гораздо большее сходство, чем исходные спектры, а следовательно, представляются на наш взгляд более адекватными.

Для аппроксимации данных была использована стратифицированная резонансная модель, разбитая на три уровня в соответствии с временными кластерами: максимальных, средних и минимальных значений.

Исходя из предположения, что параметры a и b связаны между собой нелинейной степенной зависимостью: $b = z \times a^x$, была осуществлена их замена, и окончательный вид модели имеет вид:

$$\begin{split} R/S &= p_1 \frac{a_{\min}S}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + (z \cdot a_{\min}^x)^2 S^2}} + \\ &+ p_2 \frac{a_{\max}S}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + (z \cdot a_{\max}^x)^2 S^2}} + \\ &+ p_3 \frac{a_{\max}S}{\sqrt{(S_0^2 - S^2)^2 + b_{\max}^2 S^2}}, \end{split}$$

где *р* — бинарные переменные; *z*, *x* — параметры.

Анализ проводился в два этапа. На первом этапе решалась задача стратификации данных. Выполнялось это с помощью процедуры «Поиск решения» в электронной таблице, с помощью которой оценивались параметры модели и бинарные переменные. Необходимым условием при этом ставилось наличие только одной бинарной переменной, равной 1 для каждого отдельно взятого наблюдения. Главной задачей было определить значение бинарных переменных для каждого наблюдения, и соответственно определить уровень воспроизводства (страту модели). Результаты стратификации данных показаны в табл. 9.

На втором этапе проводился регрессионный анализ с уже установленными уровнями воспроизводства для получения оценок параметров модели и ее статистической значимости (табл. 10 и 11).

Полученные стратифицированные модели зависимости индекса выживаемости поколения и соответственно зависимости количества потомства от пропуска родителей показаны на рис. 9.

С ростом уровня воспроизводства растет и уровень ожидаемого пополнения (параметр *a*),

| Табл. 9. Оценка бинарных переменных и уровня | вос- |
|--|-------|
| производства кижуча Северо-Востока Камчатки | |
| Table 9. Evaluated binary variables and production | level |
| for coho salmon of North-Eastern Kamchatka | |

| Год Year | Бпе | инарнь ременн Binary variable | ie ыe s | Уровень воспроизводства Production level |
|-------------|-----|--|---------------|---|
| 1989 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 1990 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 1991 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 1992 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 1993 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 1994 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 1995 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 1996 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 1997 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 1998 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 1999 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 2000 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2001 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 2002 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 2003 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 2004 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2005 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2006 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2007 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2008 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2009 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2010 | 0 | 0 | 1 | низкий / low |

одновременно, но нелинейно с ним возрастает и параметр b, а функции вышестоящих страт становятся все более пологими. Несмотря на то, что параметр S₀ и равный ему граничный ориентир для каждой из страт постоянный, величина оптимального пропуска $S_{\rm MSY}$ изменяется с ростом уровня воспроизводства (рис. 10).

В связи с тем, что стратифицированную модель в целом можно рассматривать как обобщенную модель, учитывающую внешние факторы среды и их цикличность, то экстремальные страты модели будут соответствовать доверительному интервалу для средней страты. Тогда граничные и целевые ориентиры пропуска производителей горбуши можно определить для каждой из страт таким образом, что целевой ориентир одной страты является одновременно граничным ориентиром для вышестоящей на один уровень страты и предосторожным для нижестоящей (табл. 12). Для максимальной страты предосторожный целевой ориентир больше целевого на 25%.

Разложение общих параметров модели на частные случаи для каждой из целевых рек и кластеров рек провели для каждой из страт в отдельности (табл. 13, 14 и 15). В целом можно заключить, что для кижуча Северо-Востока Камчатки оптимальным режимом эксплуатации является изъятие 74-77% от вернувшихся потомков независимо от уровня воспроизводства.

Чавыча

Данные по заполнению нерестилищ чавычи и ее промышленному вылову ввиду малочисленности этого вида объединены в более крупные кластеры. Кластер «Озерная» — самый южный, включает в себя данные по рекам Столбовая, Лебединая, Озерная. Кластер «Карагинский» вклю-

| Табл. | 10. | Оценка параметро | ов общей модел | и для кижуча | Северо-Во | стока Камчатки | |
|-------|-----|---------------------|-------------------|----------------|-------------|-----------------|-----|
| Table | 10. | Evaluated parameter | rs of the general | model for cohe | o salmon of | North-Eastern K | amo |

| able 10. Evaluated parameters of the general model for coho salmon of North-Eastern Kamchatka | | | | | | | | | |
|---|--------|----------------|--------------------------|---------------|---------------|----------------|--|--|--|
| Параметр | Оценка | Станд. ошибка | t-критерий / t-criterion | р-уровень | Нижний предел | Верхний предел | | | |
| Parameter | Value | Standard error | (df = 16) | p-level | Lower limit | Upper limit | | | |
| a_{\min} | 67,38 | 10,90 | 6,182 | 1,3*10-5 | 44,28 | 90,49 | | | |
| $a_{\rm med}$ | 160,81 | 21,85 | 7,361 | $1,6*10^{-6}$ | 114,5 | 207,1 | | | |
| $a_{\rm max}$ | 610,89 | 78,02 | 7,830 | 7,3*10-7 | 445,5 | 776,3 | | | |
| S_0 | 31,93 | 2,734 | 11,678 | 3,0*10-9 | 26,13 | 37,72 | | | |
| Z | 0,662 | 0,345 | 1,917 | 0,073 | -0,070 | 1,393 | | | |
| x | 0,770 | 0,087 | 8,849 | $1,5*10^{-7}$ | 0,586 | 0,955 | | | |

| Табл. | 11.7 | Циспере | сионный | анализ | общей | модели | ДЛЯ | кижуч | а Северо | э-Восток | а Камчатки | |
|-------|------|---------|---------|--------|-------|--------|-------|-------|----------|----------|------------|---|
| TC 11 | 11 7 | 1 1 1 | • | 1 . | C /1 | i | 1 1 0 | ň | 1 1 | C N T (1 | T / 17 | 1 |

| Table II. The d | International analysis of the general model for cono salmon of North-Eastern Kamenatka | | | | | | | | | | |
|-------------------------|--|--|--------------------------------|---------------------------|------------------------|--|--|--|--|--|--|
| | Сумма квадратов Sum of squares | Степени свободы df Degrees of freedom | Средний квадрат Mean square | F-критерий F-criterion | р-уровень p-level | | | | | | |
| Регрессия Regression | 227,7 | 6 | 37,94 | 227,8 | 1,42*10 ⁻¹⁴ | | | | | | |
| Ошибки Errors | 2,665 | 16 | 0,167 | | | | | | | | |
| Общая / Total | 230,3 | 22 | | | | | | | | | |



Рис. 9. Параметры модели «запас-пополнение» (справа) оценены в системе зависимости R/S от S (слева), тыс. экз. Fig. 9. The parameters of the "stock-recruitment" model (right) evaluated in the correlation system R/S from S (left), thous. specs

чает в себя данные по рекам одноименного залива от р. Уки на юге до р. Анапки на севере. Кластер «Корф» объединяет данные рек залива Корфа от Вывенки до Имки. И крупнейший по воспроизводству кластер «Олюторский» — объединенные данные рек Пахача и Апука. После разбивки на



Рис. 10. Положение граничного и целевых ориентиров для каждой из страт модели

Fig. 10. The position of the edge and target parameters for each of the model strata

| Табл. | 12. | Гранични | ые и целевы | е ориентир | ы для к | саждой в | модельной | страты |
|-------|-----|----------|-------------|-------------|---------|----------|-----------|--------|
| Table | 12. | Boundary | and targete | d landmarks | for eac | h model | stratum | 1 |

| Уровень молели / Level of the model | Граничный (boudary), | Целевой (targeted) | | |
|--|-------------------------|--------------------|-------------------------|--|
| | S_{lim} | $S_{_{ m MSY}}$ | $S^*_{_{\mathrm{MSY}}}$ | |
| Для депрессивных поколений (страта минимумов), тыс. экз. Depressive generations (stratum of lows), thous. specs | 31,928 | 33,712 | 40,773 | |
| Для продуктивных поколений (средняя страта), тыс. экз. Productive generations (mediate stratum), thous. specs | 33,712 | 40,773 | 137,214 | |
| Для сверхпродуктивных поколений (страта максимумов), тыс. экз. Overproductive generations (stratum of highs), thous. specs | 40,773 | 137,214 | 171,518 | |

Табл. 13. Разложение параметров страты минимумов на частные параметры основных нерестовых рек и кластеров рек по долям производителей и потомков. Оценка уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин Table 13. Splitting the parameters of the stratum of lows into particular parameters of major spawning rivers and river clusters by parental and progeny percent. The escapement evaluated at MSY and MSY-connected values

| | 0 7 1 | | | 1 | | | | | |
|----------------------------------|------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|------------------------|-------------------------|
| Модели Models | Парам Paramet | етры, ты ters, thou b | ыс. экз. is. specs S_0 | Доли <i>S</i> , % Parts <i>S</i> | Доли <i>R</i> , % Parts <i>R</i> | S _{мsy} , тыс. thous. | R _{MSY} , тыс. thous. | MSY, тыс. thous. | U _{MSY} , % |
| Общая / General | 67,382 | 16,934 | 31,928 | 100,00 | 100,00 | 33,712 | 131,404 | 97,692 | 74 |
| Столбовая / Stolbovaya | 9,187 | 2,442 | 4,604 | 14,42 | 13,63 | 4,862 | 17,916 | 13,054 | 73 |
| Хайлюля / Khailulya | 3,970 | 1,014 | 1,912 | 5,99 | 5,89 | 2,019 | 7,742 | 5,723 | 74 |
| Русакова / Rusakova | 5,131 | 0,947 | 1,785 | 5,59 | 7,62 | 1,885 | 10,007 | 8,122 | 81 |
| Ивашка Ivashka | 4,987 | 0,720 | 1,357 | 4,25 | 7,40 | 1,432 | 9,726 | 8,293 | 85 |
| Дранка Dranka | 2,525 | 0,678 | 1,278 | 4,00 | 3,75 | 1,349 | 4,923 | 3,574 | 73 |
| Б. Кинмаваям В. Kinmavayam | 5,667 | 1,465 | 2,762 | 8,65 | 8,41 | 2,916 | 11,051 | 8,135 | 74 |
| Вытвирваям Vitrivayam | 8,529 | 2,219 | 4,184 | 13,10 | 12,66 | 4,418 | 16,633 | 12,216 | 73 |
| Анапка–Вывенка Anapka–Vyvenka | 9,753 | 2,516 | 4,743 | 14,86 | 14,47 | 5,008 | 19,020 | 14,012 | 74 |
| Авьяваям / Аvyavayam | 7,542 | 2,037 | 3,841 | 12,03 | 11,19 | 4,056 | 14,708 | 10,652 | 72 |
| Апука–Анана Арика–Апапа | 10,090 | 2,897 | 5,462 | 17,11 | 14,97 | 5,767 | 19,677 | 13,910 | 71 |

кластеры были рассчитаны их среднемноголетние доли (за 1987–2008 гг.) в общей сумме пропуска и потомства чавычи (рис. 11). При этом допущено, что потомство чавычи состоит из возрастных групп 4+ и 5+ в соотношении 1:1.

Далее определили параметры модели (при этом не учитывались два наблюдения с очень высоким уровнем *R/S*— рис. 12) и статистическую значимость

модели и ее параметров. Результаты оценки параметров и дисперсионного анализа регрессии и отклонений говорят о достаточно высокой статистической значимости модели и ее параметров (табл. 16 и 17).

Кривая пополнения общей модели имеет слабо выраженный максимум (27 тыс. потомков) при пропуске в 16 тыс. производителей (рис. 12), при дальнейшем увеличении пропуска кривая выходит

Табл. 14. Разложение параметров средней страты минимумов на частные параметры основных нерестовых рек и кластеров рек по долям производителей и потомков. Оценка уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин Table 14. Splitting the parameters of the middle stratum into particular parameters of major spawning rivers and river clusters by stock and recruitment percent. The escapement evaluated at MSY and MSY-connected values

| Austers by stock and represent procent. The escapement evaluated at this I and this I connected values | | | | | | | | | |
|--|--|--------|--------|-------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------|--------------------|
| Модели Models | Параметры, тыс. экз. Parameters, thous. specs | | | Доли <i>S</i> , % Parts <i>S</i> | Доли <i>R</i> , % Parts <i>R</i> | S _{мsy} , тыс. | R _{MSY} , тыс. | MSY, тыс. | U _{MSY} , |
| | а | Ь | S_0 | | | thous. | thous. | thous. | , • |
| Общая / General | 160,813 | 33,090 | 31,928 | 100,00 | 100,00 | 40,773 | 178,872 | 138,098 | 77 |
| Столбовая / Stolbovaya | 21,926 | 4,772 | 4,604 | 14,42 | 13,63 | 5,880 | 24,388 | 18,508 | 76 |
| Хайлюля / Khailulya | 9,475 | 1,981 | 1,912 | 5,99 | 5,89 | 2,441 | 10,539 | 8,097 | 77 |
| Русакова / Rusakova | 12,247 | 1,850 | 1,785 | 5,59 | 7,62 | 2,279 | 13,622 | 11,343 | 83 |
| Ивашка Ivashka | 11,902 | 1,406 | 1,357 | 4,25 | 7,40 | 1,732 | 13,239 | 11,507 | 87 |
| Дранка Dranka | 6,025 | 1,324 | 1,278 | 4,00 | 3,75 | 1,632 | 6,702 | 5,070 | 76 |
| Б. Кинмаваям– В. Kinvayam– | 13,524 | 2,862 | 2,762 | 8,65 | 8,41 | 3,527 | 15,043 | 11,516 | 77 |
| Вытвирваям– Vytrivayam– | 20,356 | 4,336 | 4,184 | 13,10 | 12,66 | 5,343 | 22,642 | 17,299 | 76 |
| Анапка–Вывенка Anapka–Vyvenka | 23,277 | 4,916 | 4,743 | 14,86 | 14,47 | 6,057 | 25,891 | 19,833 | 77 |
| Авьяваям / Аvyavayam | 18,000 | 3,981 | 3,841 | 12,03 | 11,19 | 4,906 | 20,021 | 15,115 | 75 |
| Апука–Анана Apuka–Anana | 24,081 | 5,661 | 5,462 | 17,11 | 14,97 | 6,975 | 26,786 | 19,810 | 74 |

Табл. 15. Разложение параметров максимальной страты на частные параметры основных нерестовых рек и кластеров рек по долям производителей и потомков. Оценка уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин Table 15. Splitting the parameters of the stratum of highs into particular parameters of major spawning rivers and river clusters by stock and recruitment percent. The escapement evaluated at MSY and MSY-connected values

| Модели | Параметры, тыс. экз. Parameters, thous. specs | | | Доли <i>S</i> , % Parts S | Доли <i>R</i> , % | S _{мsy} , тыс. | R _{MSY} , тыс. | MSY, тыс. | U _{MSY} |
|----------------------------------|--|--------|--------|------------------------------|-------------------|----------------------------|----------------------------|--------------|------------------|
| widdeis | а | b | S_0 | Faits 5 | Falts A | thous. | thous. | thous. | [%] 0 |
| Общая / General | 610,893 | 92,489 | 31,928 | 100,00 | 100,00 | 137,214 | 525,970 | 388,756 | 74 |
| Столбовая / Stolbovaya | 83,292 | 13,338 | 4,604 | 14,42 | 13,63 | 19,789 | 71,713 | 51,925 | 72 |
| Хайлюля / Khailulya | 35,993 | 5,538 | 1,912 | 5,99 | 5,89 | 8,216 | 30,989 | 22,773 | 73 |
| Русакова / Rusakova | 46,522 | 5,170 | 1,785 | 5,59 | 7,62 | 7,670 | 40,055 | 32,385 | 81 |
| Ивашка Ivashka | 45,215 | 3,930 | 1,357 | 4,25 | 7,40 | 5,830 | 38,929 | 33,099 | 85 |
| Дранка Dranka | 22,889 | 3,702 | 1,278 | 4,00 | 3,75 | 5,492 | 19,707 | 14,215 | 72 |
| Б. Кинмаваям– В. Kinvayam– | 51,375 | 8,000 | 2,762 | 8,65 | 8,41 | 11,869 | 44,233 | 32,364 | 73 |
| Вытвирваям Vytrivayam | 77,328 | 12,120 | 4,184 | 13,10 | 12,66 | 17,980 | 66,578 | 48,598 | 73 |
| Анапка–Вывенка Anapka–Vyvenka | 88,423 | 13,741 | 4,743 | 14,86 | 14,47 | 20,385 | 76,131 | 55,746 | 73 |
| Авьяваям Avyavayam | 68,377 | 11,128 | 3,841 | 12,03 | 11,19 | 16,509 | 58,871 | 42,362 | 72 |
| Апука–Анана Apuka–Anana | 91,480 | 15,822 | 5,462 | 17,11 | 14,97 | 23,473 | 78,763 | 55,289 | 70 |



Рис. 11. Доли производителей (слева) и потомков (справа) чавычи основных нерестовых кластеров рек Северо-Восточной Камчатки Fig. 11. The parts of parents (left) and progeny (right) of chinook salmon in the major spawning river clusters of North-East Kamchatka

| Табл. | 16. | Оценка па | араметров | общей | модели | и для ч | авыч | и Севе | po-Boci | гока Ка | амчатки | |
|-------|-----|-----------|------------|--------|---------|---------|--------|---------|---------|---------|-----------|-----------|
| Table | 16. | Evaluated | parameters | of the | general | model | for ch | inook s | salmon | of Nort | h-Eastern | Kamchatka |

| | 1 | <u> </u> | ÷ | | | |
|-----------|--------|---------------------------------|--------------------------|------------|---------------|----------------|
| Параметр | Оценка | Станд. ошибка Standard error | t-критерий / t-criterion | р-уровень | Нижний предел | Верхний предел |
| rarameter | value | Standard error | (u1 - 19) | p-level | Lover mint | Opper mini |
| а | 25,124 | 3,491 | 7,198 | 1,491*10-6 | 17,760 | 32,489 |
| S_0 | 9,914 | 2,836 | 3,496 | 0,003 | 3,931 | 15,897 |
| b | 11,068 | 3,356 | 3,298 | 0,004 | 3,988 | 18,149 |

Табл. 17. Дисперсионный анализ общей модели для чавычи Северо-Востока Камчатки Table 17. Results of the dispersion analysis of the general model for chinook salmon of North-Fastern Kamchatka

| able 17. Results of the dispersion analysis of the general model for enholds samon of North-Eastern Ramenatka | | | | | | | | | | |
|---|-----------------------------------|--|--------------------------------|---------------------------|-------------------------|--|--|--|--|--|
| | Сумма квадратов Sum of squares | Степени свободы dF Degrees of freedom | Средний квадрат Mean square | F-критерий F-criterion | p-уровень p-level | | | | | |
| Регрессия / Regression | 13 699,96 | 3 | 4566,654 | 90,430 | 1,186*10 ⁻¹⁰ | | | | | |
| Ошибки / Errors | 858,49 | 17 | 50,499 | | | | | | | |
| Обшая / General | 14 558.45 | 20 | | | | | | | | |



Рис. 12. Общая модель зависимости пополнения от производителей чавычи Северо-Востока Камчатки Fig. 12. The general model of the correlation between the chinook salmon recruitment and spawners in North-East Kamchatka на плато, определяемое параметром а (25,124 тыс. потомков).

Далее по вышеописанной методике находим параметры частных моделей кластеров, используя параметры общей модели и среднемноголетние доли производителей и потомков каждого из кластеров (табл. 18). Также находим и объем пропуска, необходимый для максимального устойчивого вылова $S_{\rm MSV}$ для общей модели и моделей для частных кластеров, а также их предосторожные оценки, основанные на неопределенности параметров модели (табл. 19). Последние говорят о том, что вылов чавычи на Северо-Востоке Камчатки проводить не рекомендуется, за исключением водоемов из кластера рек «Озерная».

Горбуша

Северо-Восток Камчатки является важнейшим районом нереста и промысла горбуши. Именно в этом районе Камчатки имеются самые благоприятные условия для воспроизводства этого вида. Поэтому анализу взаимоотношений между родителями и потомками горбуши было уделено достаточно пристальное внимание. Ход анализа для горбуши в общих чертах совпадает с таковым для других видов лососей. Сначала проводится разбиение данных на кластеры и определение долей каждого кластера в среднемноголетнем (период 1990-2015 гг. нереста) количестве родителей и потомков (рис. 13).

Из-за достаточно широкого разброса данных параметры резонансной модели зависимости пополнения от запаса определяются на очень невысоком уровне статистической значимости. Поэтому для более достоверного определения параметров было решено стратифицировать модель по отдельным уровням воспроизводства, аналогично анализу для кижуча. Наилучшим образом стратификация данных получается при четырех заданных стратах: сверхнизким, низким, средним и высоким уровнями воспроизводства (табл. 20). Три наблюдения со сверхнизкой выживаемостью потомства были исключены из дальнейшего рассмотрения.

Понятно, что каждая страта модели, имеющая свой предельный уровень пополнения (параметр а), при неограниченном количестве производите-

Табл. 18. Разложение параметров общей модели на частные параметры основных нерестовых рек и кластеров рек по долям производителей и потомков. Оценка уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин Table 18. Splitting the parameters of the general model into particular parameters of major spawning rivers and river clusters by parental and progeny percent. The escapement evaluated at MSY and MSY-connected values

| provide a provid | P 8 | -) p == = = = = = = | | -P | | | | | |
|--|----------------------|---------------------|------------------------------|----------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|------------------------|----------------------|
| Модели Models | Парам Parame a | ters, thous | с. экз. s. specs S_0 | Доли S, % Parts S | Доли <i>R</i> , % Parts <i>R</i> | S _{мsy} , тыс. thous. | R _{MSY} , тыс. thous. | MSY, тыс. thous. | U _{MSY} , % |
| Общая General | 25,124 | 11,068 | 9,914 | 100 | 100 | 11,88 | 25,64 | 13,76 | 53,66 |
| Озерная Ozernaya | 4,289 | 1,181 | 1,058 | 10,67 | 17,07 | 1,268 | 4,377 | 3,109 | 71,03 |
| Карагинский Karaginsky | 1,987 | 1,239 | 1,109 | 11,19 | 7,91 | 1,330 | 2,028 | 0,699 | 34,45 |
| Корфа Korfa | 6,404 | 3,308 | 2,963 | 29,88 | 25,49 | 3,551 | 6,536 | 2,985 | 45,67 |
| Олюторский Olyutorsky | 12,444 | 5,341 | 4,784 | 48,25 | 49,53 | 5,733 | 12,699 | 6,967 | 54,86 |

Табл. 19. Предосторожные оценки уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин, основанные на неопределенности параметров (взяты нижний предел *a* и верхние пределы *b* и S_0) Table 19. Precautionary values of the escapement at MSY and the MSY-connected values based on the uncertainity of parameters (the lower limit *a* and the upper limits *b* and S_0 taken)

| Модели | Пара Param | метры, тыс eters, thous. | . экз. specs | S _{мsy} , тыс. | <i>R</i> _{МSY} , тыс. | MSY, тыс. | U _{MSV2} % |
|---------------------------|---------------|--------------------------|-----------------|----------------------------|-----------------------------------|--------------|---------------------|
| widdels | а | b | S_0 | thous. | thous. | thous. | WI3 1 |
| Общая General | 17,760 | 18,149 | 15,897 | 15,783 | 15,444 | _ | _ |
| Озерная Ozernaya | 3,032 | 1,937 | 1,697 | 1,685 | 2,637 | 0,952 | 36,10 |
| Карагинский Karaginsky | 1,405 | 2,031 | 1,779 | 1,766 | 1,222 | _ | _ |
| Kopфa Korfa | 4,527 | 5,424 | 4,750 | 4,717 | 3,936 | _ | _ |
| Олюторский Olyutorsky | 8,796 | 8,757 | 7,670 | 7,616 | 7,649 | 0,033 | 0,44 |



Рис. 13. Доли производителей (слева) и потомков (справа) горбуши основных нерестовых кластеров рек Северо-Восточной Камчатки

Fig. 13. The parts of parents (left) and progeny (right) of pink salmon in the major spawning clusters of North-East Kamchatka

| Табл. 20. | Оценка би | инарных пер | еменных и у | ровней во | спроизводс | тва горбуши | и Северо- | Востока | Камчатки |
|-----------|------------|----------------|--------------|--------------|---------------|--------------|-----------|-----------|----------|
| Table 20. | The binary | y variables an | d production | fevels evalu | lated for pir | ık salmon of | North-Ea | stern Kan | nchatka |

| Год нереста Vear of snawning | | Бинарные п Binary v | еременные ariables | 1 | Уровень воспроизводства Production level |
|---------------------------------|----|------------------------|-----------------------|----|---|
| rear or spawning | P1 | P2 | P3 | P4 | |
| 1990 | 1 | 0 | 0 | 0 | сверхнизкий ultra low |
| 1991 | 0 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 1992 | 0 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 1993 | 0 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 1994 | 0 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 1995 | 0 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 1996 | 0 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 1997 | 0 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 1008 | 1 | 0 | 0 | 0 | сверхнизкий |
| 1998 | 1 | 0 | 0 | 0 | ultra low |
| 1999 | 0 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 2000 | 0 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 2001 | 0 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 2002 | 0 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 2003 | 0 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2004 | 0 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 2005 | 0 | 0 | 1 | 0 | средний / mediate |
| 2006 | 1 | 0 | 0 | 0 | сверхнизкий |
| 2006 | 1 | 0 | 0 | 0 | ultra low |
| 2007 | 0 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 2008 | 0 | 0 | 0 | 1 | высокий / high |
| 2009 | Õ | Õ | Ŏ | 1 | высокий / high |
| 2010 | Õ | Ŏ | Ĩ | Ō | средний / mediate |
| 2011 | 0 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 2012 | 0 | 1 | 0 | 0 | низкий / low |
| 2013 | Ó | 0 | Ō | 1 | высокий / high |
| 2014 | Ó | 0 | 1 | Ō | средний / mediate |
| 2015 | Ő | 0 | 0 | ĺ | высокий / high |

лей *S* будет иметь и свой специфичный уровень S_{MSY} . На рис. 14 показан окончательный вид стратифицированной модели с отмеченными уровнями S_{MSY} для каждой из страт. В качестве предосторожного уровня можно принять уровень пропуска для максимальной страты (макс. $S_{MSY} = 38,5$ млн экз.), однако в то же время этот уровень будет предельным для пропуска и будет оправдан только во время больших подходов с высоким индексом выживаемости *R/S*, характерным для поколений, жизненный цикл которых прошел при особо благоприятных условиях внешней среды.

Статистика параметров общей модели и дисперсионный анализ стратифицированной модели показывают достаточно высокий уровень статистической значимости (табл. 21 и 22).

Аналогично анализу для кижуча, граничные и целевые ориентиры пропуска производителей горбуши можно определить для каждой из страт таким образом, что целевой ориентир одной страты является одновременно граничным ориентиром для вышестоящей на один уровень страты и предосторожным для нижестоящей (табл. 23). Для максимальной страты предосторожный целевой ориентир больше целевого на 25%.

Параметры частных кластеров и уровни оптимального пропуска получены из соответствующих



| Табл. 21. Оц | енка пара | аметров | общей ст | ратифицир | ованной м | иодели | для горб | буши | Северо | -Bocto | ока Ка | мчатки |
|---------------|-----------|------------|-------------|---------------|-------------|-----------|-----------|--------|---------|---------|--------|--------|
| Table 21. The | paramete | ers of the | e general s | stratified mo | del evaluat | ted for p | pink saln | non of | North-I | Eastern | n Kam | chatka |
| 1 | | 1 | | 1 | | | | 1 | | 1 | | |

| Параметр Parameter | Оценка Value | Станд. ошибка Standard error | t-критерий / t-criterion (df = 19) | p-уровень p-level | Нижний предел Lower limit | Верхний предел Upper limit |
|-----------------------|-----------------|---------------------------------|---------------------------------------|-----------------------|------------------------------|-------------------------------|
| a_{\min} | 29,982 | 6,115 | 4,903 | 1,6*10-4 | 17,02 | 42,95 |
| $a_{\rm med}$ | 85,524 | 5,168 | 16,550 | $1,7*10^{-11}$ | 74,57 | 96,48 |
| a _{max} | 191,278 | 6,312 | 30,303 | 1,6*10 ⁻¹⁵ | 177,90 | 204,66 |
| S_0 | 9,066 | 1,340 | 6,765 | 4,5*10-6 | 6,23 | 11,91 |
| Ζ | 2,056 | 2,037 | 1,009 | 0,328 | -2,26 | 6,37 |
| x | 0,446 | 0,197 | 2,260 | 0,038 | 0,03 | 0,86 |

Табл. 22. Дисперсионный анализ общей модели для горбуши Северо-Востока Камчатки Table 22. Results of the dispersion analysis of the general model for pink salmon of North-Eastern Kamchatka

| | Сумма квадратов Sum of squares | Степени свободы dF Degrees of freedom | Средний квадрат Mean square | F-критерий F-criterion | р-уровень p-level | | | | | |
|-------------------------|-----------------------------------|--|--------------------------------|---------------------------|-----------------------|--|--|--|--|--|
| Регрессия Regression | 164 975 | 6 | 27496 | 331,1 | 7,8*10 ⁻¹⁶ | | | | | |
| Остатки Residuals | 1329 | 16 | 83 | | | | | | | |
| Общая / General | 166 303 | 22 | | | | | | | | |

показателей для каждой из страт общей модели для всего Северо-Востока (табл. 24, 25, 26).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате работы были получены оценки оптимального пропуска (в аспекте максимального устойчивого вылова) на нерестилища для различных видов тихоокеанских лососей Северо-Востока Камчатки. Также определены и сопутствующие оценки: максимальный устойчивый вылов, подход при максимальном устойчивом вылове, интенсивность промысла для поддержания максимального устойчивого вылова. Показаны также и предосторожные оценки *S*_{MSY} и MSY, обусловленные неопределенностью параметров модели.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алешкевич В.А., Деденко Л.Г., Караваев В.А. 2001. Колебания и волны. Лекции. (Университетский курс общей физики). М.: Физический факультет МГУ. 144 с.

Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): Анализ и рекомендации по применению: монография. М.: ВНИРО. 192 с.

Криксунов Е.А., Снетков М.А. 1985. Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб / В кн. Теория формирования численности стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 46–55. Фельдман М.Г., Шевляков Е.А. 2015. Выживаемость камчатской горбуши как результат совокупного

Табл. 23. Граничные и целевые ориентиры для каждой модельной страты Table 23. The boundary and targeted landmarks for each model stratum

| Уровень модели | Граничный | Целевой (| targeted) |
|---|---------------------------|-----------------|-------------|
| Level of the model | (boundary), $S_{\rm lim}$ | $S_{_{ m MSY}}$ | S^*_{MSY} |
| Для депрессивных поколений (страта минимумов), млн экз. For depressive generations (stratum of lows), mln specs | 9,07 | 11,06 | 18,33 |
| Для продуктивных поколений (средняя страта), млн экз. For productive generations (mediate stratum), mln specs | 11,06 | 18,33 | 34,66 |
| Для сверхпродуктивных поколений (страта максимумов), млн экз. For overproductive generations (stratum of highs), mln specs | 18,33 | 34,66 | 43,33 |

Табл. 24. Разложение параметров страты минимумов на частные параметры основных нерестовых рек и кластеров рек по долям производителей и потомков. Оценка уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин Table 24. Splitting the parameters of the stratum of lows into particular parameters of major spawning rivers and river clusters by stock and recruitment percent. The escapement evaluated at MSY and MSY-connected values

| | - | | - | | | | | | |
|--|--|------|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------------|---------------------------|-------------|----------------------|----|
| Модели Models | Параметры, млн экз. Parameters, mln specs | | Доли <i>S</i> , % Parts <i>S</i> | Доли <i>R</i> , % Parts <i>R</i> | $S_{\rm MSY},$ млн | R _{MSY} , МЛН | MSY, млн | U _{MSY} , % | |
| widdels | а | b | S_0 | 1 1113 5 | I ditto A | mln | mln | mln | |
| Общая / General | 29,98 | 9,36 | 9,07 | 100 | 100 | 11,06 | 33,04 | 21,98 | 67 |
| Столбовая–Ука Stolbovaya–Uka | 1,56 | 0,46 | 0,45 | 4,95 | 5,21 | 0,55 | 1,72 | 1,17 | 68 |
| Хайлюля / Khailulya | 2,25 | 0,58 | 0,56 | 6,19 | 7,49 | 0,68 | 2,47 | 1,79 | 72 |
| Русакова–Ивашка Rusakova–Ivashka | 4,76 | 0,67 | 0,65 | 7,20 | 15,86 | 0,80 | 5,24 | 4,44 | 85 |
| Дранка–Б. Кинмаваям Dranka–B. Kinmavayam | 2,25 | 0,76 | 0,73 | 8,07 | 7,52 | 0,89 | 2,48 | 1,59 | 64 |
| Макаровка–Карага Makarovka–Karaga | 2,57 | 0,69 | 0,67 | 7,34 | 8,57 | 0,81 | 2,83 | 2,02 | 71 |
| Оссора–Тымлат Ossora–Tymlat | 3,20 | 0,80 | 0,78 | 8,56 | 10,68 | 0,95 | 3,53 | 2,58 | 73 |
| Пакловаям–Валоваям Paklovayam–Valovayam | 4,33 | 1,48 | 1,43 | 15,78 | 14,44 | 1,74 | 4,77 | 3,03 | 63 |
| Анапка–Хай–Анапка Anapka–Khai–Anapka | 2,06 | 0,89 | 0,86 | 9,48 | 6,87 | 1,05 | 2,27 | 1,22 | 54 |
| Миккиваям–Лигинмываям Mikkivayam–Liginmyvayam | 1,07 | 0,54 | 0,53 | 5,82 | 3,57 | 0,64 | 1,18 | 0,54 | 45 |
| Вывенка / Vyvenka | 2,25 | 1,04 | 1,01 | 11,09 | 7,52 | 1,23 | 2,48 | 1,26 | 51 |
| Авьяваям–Имка Avyavayam–Imka | 1,67 | 0,83 | 0,81 | 8,90 | 5,59 | 0,98 | 1,85 | 0,86 | 47 |
| Пахача–Апука Pakhacha–Apuka | 1,62 | 0,45 | 0,43 | 4,79 | 5,40 | 0,53 | 1,78 | 1,25 | 70 |
| Анана / Anana | 0,38 | 0,17 | 0,17 | 1,83 | 1,28 | 0,20 | 0,42 | 0,22 | 52 |

| Табл. 25 | . Разл | поже | ение п | арам | летр | ов сред | цней ст | грат | гы м | ини | му | мов на | и частны | ые пара | мет | ры с | сновн | ных | нер | естов | ЫΧ | рек |
|----------|--------|-------|--------|------|------|---------|---------|------|------|-------|----|------------|----------|---------|-----|------|-------|-----|------|-------|-----|-----|
| и класте | еров ј | рек 1 | по до. | ЛЯМ | проі | изводи | гелей і | ЛΠ | отом | мков. | 0 | ценка | уровня | пропус | ска | при | MSY | ис | вяза | нных | C I | НИМ |
| величин | I | • | .1 | | | C (1 | | | | | | <i>,</i> . | 1 | | c | | | | | | 1 | |

| Table 25. Splitting the parameter clusters by stock and recruitme | ers of the middle stratu ent percent. The escapen | m into partic nent evaluate | ular parame d at MSY ar | ters of mail nd MSY-co | or spawni nnected va | ng rivers alues | and river |
|---|--|--------------------------------|----------------------------|---------------------------|-------------------------|--------------------|-----------|
| | Параметры млнэкз | | | C | D | Mev | |

| Mодели Models | Парам Parame | етры, м. eters, mli | пн экз. n specs | Доли <i>S</i> , % Parts <i>S</i> | Доли <i>R</i> , % Parts <i>R</i> | S _{MSY} , MЛH | R _{MSY} , MЛH | MSY, млн | U _{MSY} , % | |
|--|-----------------|------------------------|--------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------|---------------------------|-------------|----------------------|--|
| | a | b | S_0 | | | min | min | min | | |
| Общая / General | 85,52 | 14,93 | 9,07 | 100 | 100 | 18,33 | 76,99 | 58,66 | 76 | |
| Столбовая–Ука Stolbovaya–Uka | 4,45 | 0,74 | 0,45 | 4,95 | 5,21 | 0,91 | 4,01 | 3,10 | 77 | |
| Хайлюля / Khailulya | 6,40 | 0,92 | 0,56 | 6,19 | 7,49 | 1,13 | 5,77 | 4,63 | 80 | |
| Русакова–Ивашка Rusakova–Ivashka | 13,57 | 1,07 | 0,65 | 7,20 | 15,86 | 1,32 | 12,21 | 10,89 | 89 | |
| Дранка–Б. Кинмаваям Dranka–B. Kinmavayam | 6,43 | 1,20 | 0,73 | 8,07 | 7,52 | 1,48 | 5,79 | 4,31 | 74 | |
| Макаровка–Карага Makarovka–Karaga | 7,33 | 1,10 | 0,67 | 7,34 | 8,57 | 1,35 | 6,60 | 5,25 | 80 | |
| Оссора-Тымлат Ossora-Tymlat | 9,14 | 1,28 | 0,78 | 8,56 | 10,68 | 1,57 | 8,23 | 6,66 | 81 | |
| Пакловаям–Валоваям Paklovayam–Valovayam | 12,35 | 2,36 | 1,43 | 15,78 | 14,44 | 2,89 | 11,12 | 8,23 | 74 | |
| Анапка–Хай–Анапка Anapka–Khai–Anapka | 5,88 | 1,41 | 0,86 | 9,48 | 6,87 | 1,74 | 5,29 | 3,56 | 67 | |
| Миккиваям–Лигинмываям Mikkivayam–Liginmyvayam | 3,06 | 0,87 | 0,53 | 5,82 | 3,57 | 1,07 | 2,75 | 1,68 | 61 | |
| Вывенка / Vyvenka | 6,43 | 1,66 | 1,01 | 11,09 | 7,52 | 2,03 | 5,79 | 3,76 | 65 | |
| Авьяваям–Имка Avyavayam–Imka | 4,78 | 1,33 | 0,81 | 8,90 | 5,59 | 1,63 | 4,30 | 2,67 | 62 | |
| Пахача–Апука Pakhacha–Apuka | 4,62 | 0,72 | 0,43 | 4,79 | 5,40 | 0,88 | 4,16 | 3,28 | 79 | |
| Анана / Anana | 1,09 | 0,27 | 0,17 | 1,83 | 1,28 | 0,34 | 0,98 | 0,65 | 66 | |

| Табл. 26. Разложение параметров максимальной страты на частные параметры основных нерестовых рек и кла- |
|--|
| стеров рек по долям производителей и потомков. Оценка уровня пропуска при MSY и связанных с ним величин |
| Table 26. Splitting the parameters of the stratum of highs into particular parameters of major spawning rivers and river |
| clusters by stock and recruitment percent. The escapement evaluated at MSY and MSY-connected values |

| 2 | 1 | | 1 | | | | | | | |
|--|-----------------|------------------------|--------------------|-------------------------------------|--------------|----------------------|----------------------------------|-------------|----------------------|--|
| Модели Models | Парам Parame | етры, мл eters, mlı | тн экз. 1 specs | Доли <i>S</i> , % Parts <i>S</i> | Доли $R, \%$ | $S_{_{ m MSY}},$ млн | <i>R</i> _{МSY} , МЛН | MSY, млн | U _{MSY} , % | |
| widdels | а | b | S_0 | | T at ts K | mln | mln | mln | inio i | |
| Общая / General | 191,28 | 21,37 | 9,07 | 100 | 100 | 34,66 | 171,22 | 136,56 | 80 | |
| Столбовая–Ука Stolbovaya–Uka | 9,96 | 1,06 | 0,45 | 4,95 | 5,21 | 1,72 | 8,92 | 7,20 | 81 | |
| Хайлюля / Khailulya | 14,32 | 1,32 | 0,56 | 6,19 | 7,49 | 2,15 | 12,82 | 10,68 | 83 | |
| Русакова–Ивашка Rusakova–Ivashka | 30,34 | 1,54 | 0,65 | 7,20 | 15,86 | 2,49 | 27,16 | 24,67 | 91 | |
| Дранка–Б. Кинмаваям Dranka–B. Kinmavayam | 14,37 | 1,72 | 0,73 | 8,07 | 7,52 | 2,80 | 12,87 | 10,07 | 78 | |
| Макаровка–Карага Makarovka–Karaga | 16,40 | 1,57 | 0,67 | 7,34 | 8,57 | 2,55 | 14,68 | 12,13 | 83 | |
| Occopa-Тымлат Ossora-Tymlat | 20,44 | 1,83 | 0,78 | 8,56 | 10,68 | 2,97 | 18,29 | 15,33 | 84 | |
| Пакловаям–Валоваям Paklovayam–Valovayam | 27,63 | 3,37 | 1,43 | 15,78 | 14,44 | 5,47 | 24,73 | 19,26 | 78 | |
| Анапка–Хай–Анапка Anapka–Khai–Anapka | 13,15 | 2,03 | 0,86 | 9,48 | 6,87 | 3,28 | 11,77 | 8,49 | 72 | |
| Миккиваям–Лигинмываям Mikkivayam–Liginmyvayam | 6,83 | 1,24 | 0,53 | 5,82 | 3,57 | 2,02 | 6,12 | 4,10 | 67 | |
| Вывенка / Vyvenka | 14,39 | 2,37 | 1,01 | 11,09 | 7,52 | 3,84 | 12,88 | 9,03 | 70 | |
| Авьяваям–Имка Avyavayam–Imka | 10,68 | 1,90 | 0,81 | 8,90 | 5,59 | 3,08 | 9,56 | 6,48 | 68 | |
| Пахача–Апука Pakhacha–Apuka | 10,32 | 1,02 | 0,43 | 4,79 | 5,40 | 1,66 | 9,24 | 7,58 | 82 | |
| Анана / Anana | 2,44 | 0,39 | 0,17 | 1,83 | 1,28 | 0,64 | 2,19 | 1,55 | 71 | |

воздействия плотностной регуляции и внешних факторов среды // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 88–114. Фельдман М.Г., Шевляков Е.А., Артюхина Н.Б. 2016. Оценка ориентиров пропуска прозводителей тихоокеанских лососей Oncorhynchus в бассейнах рек Восточной и Юго-Восточной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. № 41. С. 51–80.

Anderson E.D. (Ed.). 2002. The Raymond J.H. Beverton lectures at Woods Hole, Massachusetts. Three Lectures on Fisheries Science Given May 2–3, 1994. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-54, 161 p.

Barrowman N.J., Myers R.A. 2000. Still more spawner-recruiment curves: the hockey stick and its generalizations // Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 57. P. 665–676. *Beverton R.J.H., Holt S.J.* 1957. On the dynamics of exploited fish populations // Fish. Invest. Ser. 2. U.K. Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, London,Vol. 19. 533 p.

Froese R. 2008. The continuous smooth hockey stick: a newly proposed spawner-recruitment model // Journal of Applied Ichthyology. Vol. 24, Issue 6. P. 703–704. *Shepherd J.G.* 1982. A family of general production curves for exploited populations // Math. Biosci. Vol. 59. P. 77–93.

REFERENCES

Aleshkevich V.A., Dedenko L.G., Karavayev V.A. *Kolebaniya i volny. Lektsii.* (*Universitetskiy kurs obshchey fiziki*) [Oscillations and waves. Lectures (University course in general physics]. Moscow: MSU, 2001, 144 p.

Babayan V.K. *Predostorozhnyy podkhod k otsenke obshchego dopustimogo ulova (ODU): Analiz i re- komendatsii po primeneniyu* [Precautionary approach: to assessment of total allowable catch (TAC): analysis and practical recommendations]. Moscow: VNIRO, 2000, 192 p.

Kriksunov E.A., Snetkov M.A. Extended model of the formation of the replenishment of spawning fish herds. *Teoriya formirovaniya chislennosti stad promyslovykh ryb* [Theory of the formation of the number of commercial fish herds]. Moscow: Nauka, 1985, pp. 46–55. (In Russian)

Feldman M.G., Shevlyakov E.A. Survival of Kamchatka pink salmon as result of combined influence of density regulation and environmental factors. *Izvestiya* *TINRO*, 2015, vol. 182, pp. 88–114. (In Russian with English abstract)

Feldman M.G., Shevlyakov E.A., Artukhina N.B. An assessment of the pacific salmon *Oncorhynchus* adult escapement parameners for the river basins on East and South-East Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2016, vol. 41, pp. 51–80. (In Russian with English abstract)

Anderson E.D. (Ed.) The Raymond J.H. Beverton lectures at Woods Hole, Massachusetts. Three Lectures on Fisheries Science Given May 2–3, 1994. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-54, 2002, 161 p.

Barrowman N.J., Myers R.A. Still more spawner-recruiment curves: the hockey stick and its generalizations . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2000, vol. 57, pp. 665–676.

Beverton R.J.H., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. 2. U.K. Ministry of Agriculture*, Food and Fisheries, London, 1957, vol. 19, 533 p.

Froese R. The continuous smooth hockey stick: a newly proposed spawner-recruitment model. *Journal of Applied Ichthyology*, 2008, vol. 24, issue 6, pp. 703–704.

Shepherd J.G. A family of general production curves for exploited populations. *Math. Biosci.*, 1982, vol. 59, pp. 77–93.

Поступила в редакцию: 22.08.2018 Принята после рецензии: 08.11.2018