

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

УДК 597.553.2.574.34

DOI: 10.36038/0234-2774-2022-23-4-44-56

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ОСЕННЕЙ
КЕТЫ (*ONCORHYNCHUS KETA*) РЕКИ АМУР**

© 2022 г. В.И. Островский, Е.В. Подорожнюк, А.П. Шмигирилов

*Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии (ХабаровскНИРО), г. Хабаровск, 680038
E-mail: Ostrovskiy@tinro.khv.ru*

Поступила в редакцию 10.08.2022 г.

Анализировали зависимость численности потомков осенней амурской кеты от численности родителей. Показано, что отклонения фактической численности потомков от теоретических, рассчитанных по уравнению Рикера, зависят от принадлежности рыб к конкретному поколению. Предложено уравнение, описывающее зависимость численности потомков осенней кеты от численности родителей и условий воспроизводства. Обсуждается проблема изменчивости оптимального количества производителей в связи со сменой уровней воспроизводства.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, *Oncorhynchus keta*, запас-пополнение, стратегия эксплуатации, влияние климата.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на более, чем вековое изучение осенней амурской кеты надёжных оценок количества рыб вернувшихся из моря (подход), а также количества отнерестившихся рыб, пока не существует. В прошлом веке предполагалось, что промыслы изымают около 50% от численности подхода (Смирнов, 1947; Леванидов, 1964, 1969; Рослый, 2002), что позволяло по известному вылову судить о величине подхода и о количестве рыб, пропущенных на нерестилища (пропуск). На основе таких данных 1947–1957 гг., приведённых в работе В.Я. Леванидова (1969) впервые была описана связь численности потомков осенней кеты с численностью родителей и было показано, что на нерест оптимально пропускать около 4 млн рыб (Ostrovskyy, 2002).

С 2006 г. подход оценивали на основе мечения (Пасечник, Шмигирилов, 2008). Предварительные результаты анализа данных 2006–2014 гг. полученных

на основе мечения подтвердили, что оптимум пропуска действительно близок к 4 млн рыб (Островский и др., 2015). Однако, прогнозы подходов, полученные с использованием выявленных связей «родители-потомки» в фазе их увеличения, как правило, недооценивались, в фазе уменьшения подходов – переоценивались и корректировались в ходе путин.

Оба варианта описания связи «родители-потомки» основывались на однофакторных моделях, предполагающих относительную стабильность прочих факторов, влияющих на численность потомков. Однако условия размножения и выживания могут отклоняться от среднелетних значений не только случайным образом, но и направленно, что связано с длительными направленными изменениями климата. На примере кеты Охотского района была установлена закономерность отклонений фактических значений численности потомков от регрессии «родители-потомки» связанная

с принадлежностью рыб к конкретному поколению, что необходимо учитывать при анализе динамики численности потомков в условиях направленных изменений климата (Островский, Пономарев, 2020).

Исследования закономерностей воспроизводства кеты Охотского района позволили предположить, что ошибки прогноза численности потомков осенней амурской кеты также могут быть связаны с направленными изменениями условий воспроизводства. Основная цель работы – проверка данной гипотезы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Количество рыб вернувшихся из моря рассчитывали на основе мечения (Пасечник, Шмигирилов, 2008). Мы вполне осознаём вероятность большой ошибки оценки этого параметра связанной с относительно небольшими масштабами мечения, но более надежных его оценок, как и численности отнерестившихся рыб, в масштабах р. Амур не удавалось получить никому за всю историю исследований. Численность родите-

лей, рассчитанная как разность численности подхода и официального вылова, является лишь косвенной мерой численности отнерестившихся рыб. Её нельзя полностью отождествлять с количеством родителей, поскольку по причине широко развитого незаконного промысла до нерестилищ доходит лишь неизвестная часть остатка подхода после официального промысла.

Предыдущее исследование связи численности потомков осенней кеты с численностью родителей (Островский и др., 2015) основано на полных данных по трём поколениям 2006–2008 гг. и двум поколениям (2009 и 2010 гг.) которые ко времени проведения анализа вернулись из моря не полностью. В настоящее время сравниваемые ряды увеличились с 5 пар наблюдений до 10 или 11 (рис. 1), если пренебречь обычно малой долей рыб в возрасте 5+ лет (менее 1%), которые вернутся из моря в 2022 г.

В работе использованы методы нелинейного множественного регрессионного анализа, описанные в справочной литературе (Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007). Коэффициенты регрессий

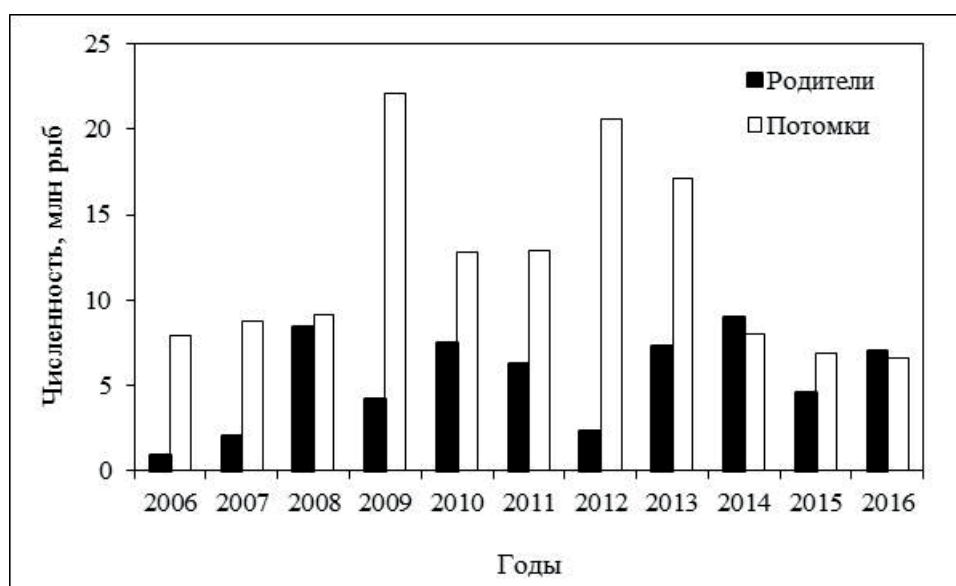


Рис. 1. Динамика численности родителей и потомков осенней кеты р. Амур.

оценивали методом итераций, реализованным в пакете прикладных программ SYSTAT (Wilkinson et all., 1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зависимость численности потомков (R, млн рыб) осенней кеты от численности рыб, пропущенных на нерест (здесь и далее, условно, численность родителей Р, млн рыб), нерестившихся в 2006–2014 гг. удовлетворительно (рис. 2, таблица) аппроксимировалась уравнением Рикера:

$$R=a \times P \times \exp(-P/b); \quad (1)$$

где а и b – коэффициенты, значения которых приведены в таблице (здесь и далее в уравнениях набраны курсивом). Дополнение сравниваемых рядов данными 2015 и 2016 гг. практически не влияет на значения коэффициентов уравнения, но уменьшает долю объясненной дисперсии зависимой переменной с 0,520 (таблица) до 0,223. При этом, вероятность равенства коэффициентов регрессии 0 (*p*, оценивалась по

F-критерию Фишера) увеличивается с 0,028 до 0,142. По этой причине на начальном этапе анализа данные последних двух пар соотношений «родители-потомки» не учитывали.

Численность потомков рыб зависит не только от численности родителей, но и от условий воспроизводства. При направленной межгодовой изменчивости условий воспроизводства они должны быть более сходными у рыб, принадлежащих к одному поколению, чем у рыб разных поколений, следовательно, остатки регрессии 1 могут зависеть от года нереста родителей разных поколений. Данный подход к описанию зависимости численности потомков от численности родителей и условий воспроизводства был успешно апробирован на примере кеты Охотского района (Островский, Пономарев, 2020).

Проверка этой гипотезы дала положительные результаты – кратность отклонений (D1) фактической численности потомков (R) от их численности, рассчитанной по уравнению 1 (*Rt1*), действительно оказалась связанной с годом

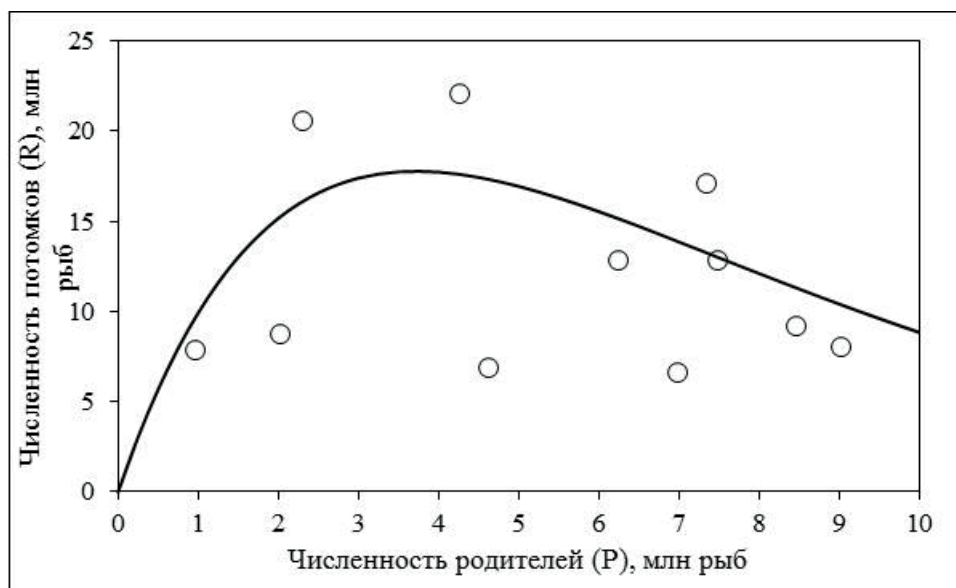


Рис. 2. Зависимость численности потомков осенней кеты р. Амур от численности родителей, сглажена уравнением 1 (см. текст).

Таблица. Значения коэффициентов и результаты анализа уравнений (см. текст)

Коэффициент	Уравнение (№), факторы			
	1, R(P)	2, D1(X)	3, R(P,X)	3а, R(P,X)
a ± a.s.e.	13,002 ± 2,791	1,112 ± 0,120	18,196 ± 3,921	18,157 ± 3,994
b ± a.s.e.	3,718 ± 0,529	-	3,299 ± 0,388	3,335 ± 0,418
c ± a.s.e.	-	6,341 ± 1,251	6,691 ± 1,525	5,764 ± 0,476
d ± a.s.e.	-	7,198 ± 2,864	6,615 ± 2,697	5,024 ± 0,838
Дисперсионный анализ уравнений				
D _c : k _c	240,024 : 8	0,536 : 8	240,024 : 8	309,953 : 10
D _r : k _r	115,295 : 7	0,341 : 6	58,784 : 5	84,661 : 7
R ²	0,520	0,364	0,755	0,727
F	7,583	1,717	5,136	6,214
p	0,028	0,257	0,055	0,022
s.e.	4,384	0,261	3,834	3,756
Анализ остатков уравнений				
M ± s.e.	-0,273 ± 1,262	0,001 ± 0,069	- 0,005 ± 0,904	0,162 ± 0,876
As ± s.e.	0,057 ± 0,707	0,086 ± 0,707	-0,025 ± 0,707	-0,118 ± 0,655
Ex ± s.e.	-0,890 ± 1,309	-2,106 ± 1,309	-0,775 ± 1,309	-0,618 ± 1,225
T _{As}	0,081	0,122	-0,036	-0,180
T _{Ex}	-0,680	-1,609	-0,592	-0,504

Примечание: здесь и далее: D_r, D_c – остаточная и общая сумма квадратов отклонений; k – число степеней свободы, a.s.e – асимптотическая стандартная ошибка; s.e. – стандартная ошибка.

нереста рыб (рис. 3). Данную зависимость описали уравнением, в графическом отображении имеющим форму колокола:

$$D1 = a \times \exp(-((X-c)/d)^2) \quad (2)$$

Для упрощения расчётов в качестве факторной переменной «год нереста» использовали его порядковый номер (X, 2005 г. – X=0). Несмотря на то, что данная зависимость слабая (рис. 3, R² = 0,364) и значима на низком уровне (таблица) её включили в описание причин изменчивости численности потомков. Связь, обобщающую влияние на зависимую переменную обоих факторов, выразили уравнением:

$$R = a \times P \times \exp(-(P/b + ((X-c)/d)^2)) \quad (3)$$

Каждый из отдельно взятых факторов относительно слабо влияет на численность потомков, но их суммарным влиянием объяснимо 75,5% дисперсии численности потомков, регрессия значима на уровне 0,055 (таблица).

Все данные (включая 2015 и 2016 гг.) относительно хорошо описываются уравнением 3 (таблица, уравнение 3а), дополнение уравнения Рикера переменной X (порядковый номер года нереста) значимо F=12,9, p<0,01) увеличивает долю дисперсии зависимой переменной, объяснённую влиянием численности родителей. То есть, сильные отклонения численности потомков этих лет от ли-

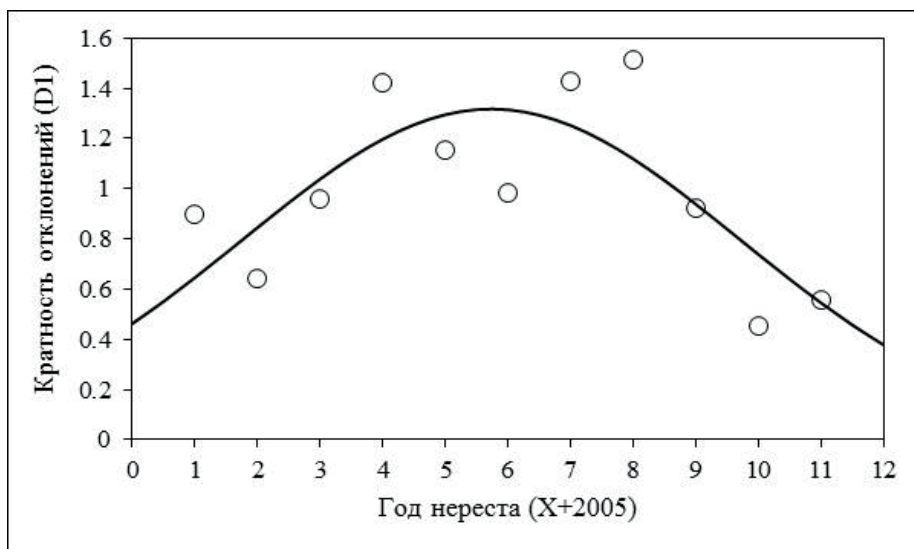


Рис. 3. Зависимость кратности отклонений фактической численности потомков от значений, рассчитанных по уравнению 3 в связи с годом нереста. Сглажена уравнением 2 (см. текст).

нии регрессии, построенной по уравнению 1 (рис. 2) объяснимы принадлежностью рыб к конкретному поколению, что мы связываем с ухудшением условий воспроизводства.

Зависимости численности потомков от обеих факторных переменных в графическом виде представлены кривыми, имеющими максимум (рис. 2, 3). Объективность данного заключения подтверждается видом поверхности, описывающей зависимость эмпирических значений численности потомков от влияния обоих факторов (рис. 4).

Доля дисперсии зависимой переменной (R^2), объясненная влиянием двух переменных (уравнение 3) при анализе всех данных составляет 0,727 (таблица, уравнение 3а). Средние значения фактической (M_f) и расчетной (M_r) численности потомков по уравнению 3а практически одинаковы ($M_f=12,073\pm1,679$; $M_r=11,911\pm1,561$; $T=0,185<1,812$). Практически не различаются и дисперсии данных характеристик ($\sigma_f^2=30,995$; $\sigma_r^2=26,804$; $F=1,156<2,978$). Остатки регрессии ($0,162\pm0,876$) в среднем близки к 0, их распределения не обладают

статистически значимым ($T<3$) эксцессом ($Ex=-0,618\pm1,225$) и асимметрией ($As=-0,118\pm0,655$) (таблица). Таким образом, результаты построения модели можно признать удовлетворительными.

И так, при исключении данных за 2015 и 2016 гг. численность потомков более тесно связана с численностью родителей (уравнение 1, таблица), регрессия остатков данного уравнения на год нереста статистически не значима (уравнение 2, $p>0,05$). Если этими же уравнениями описывать все данные, результат оказывается противоположным – рассматриваемая зависимость от численности родителей статистически не значима, но остатки удовлетворительно описываются принадлежностью рыб к конкретному поколению (уравнение 2, $a=1,318\pm0,135$, $c=5,732\pm0,501$, $d=5,607\pm0,992$; $R^2=0,569$, $p=0,03$). То есть, связь численности потомков с одной из двух переменных маскирует влияние второй переменной, усиление влияния на численность потомков условий воспроизводства приводит к ослаблению влияния на зависимую переменную численности родителей.

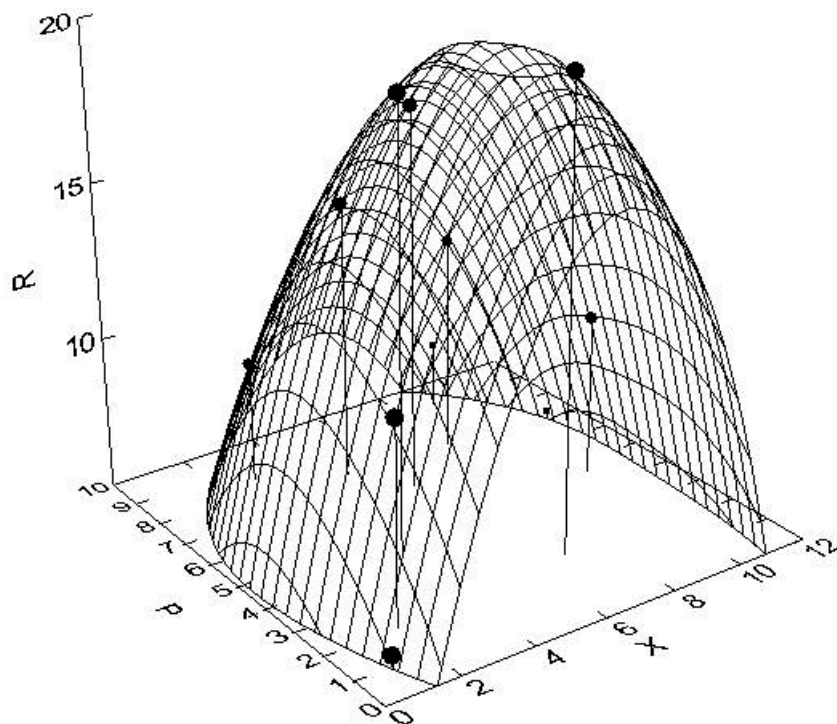


Рис. 4. Зависимость численности потомков осенней кеты р. Амур (R , млн рыб) от численности родителей (P , млн рыб) и порядкового номера года нереста (X) сглаженная методом наименьших квадратов.

Отметим закономерную изменчивость остатков регрессии 3а ($D2$) во времени (X , порядковый номер года нереста) – они циклически изменяются по синусоиде ($R^2=0,882$; $p=0,001$):

$$D2=0,390-3,842 \times \sin(1,624 \times X+4,393) \quad (4)$$

– каждые два года увеличения остатков во времени сменяются двумя годами их уменьшения (рис. 5). Длительность цикла равная четырем годам соответствует продолжительности жизни кеты от оплодотворения икры до созревания доминирующей по численности возрастной группы рыб (3+ лет).

То есть, не исключено, что кроме изменчивости условий воспроизводства рыб во времени, описываемой уравнением 2 (рис. 3), присутствует и циклическая составляющая изменчивости остатков. Её включение в модель уве-

личивает долю объяснённой дисперсии численности потомков до 0,959 ($p=0,01$), однако обращая внимание на эту закономерность пока не стоит придавать ей большое значение. Сомнения по поводу правомерности её включения в модель связаны с тем, что ошибки оценок численности родителей и потомков вряд ли составляют менее 10%, следовательно, влиянием факторных переменных может быть объяснено не более 90% зависимой переменной.

Вполне вероятно, хорошее описание динамики численности потомков с учётом циклической составляющей изменчивости остатков регрессии 3а (рис. 5) связано с так называемым эффектом «сверхподгонки» по причине малого числа наблюдений, так ли это, покажут дальнейшие исследования, поэтому в качестве предварительного результата остановимся на обсуждении уравнения 3а.

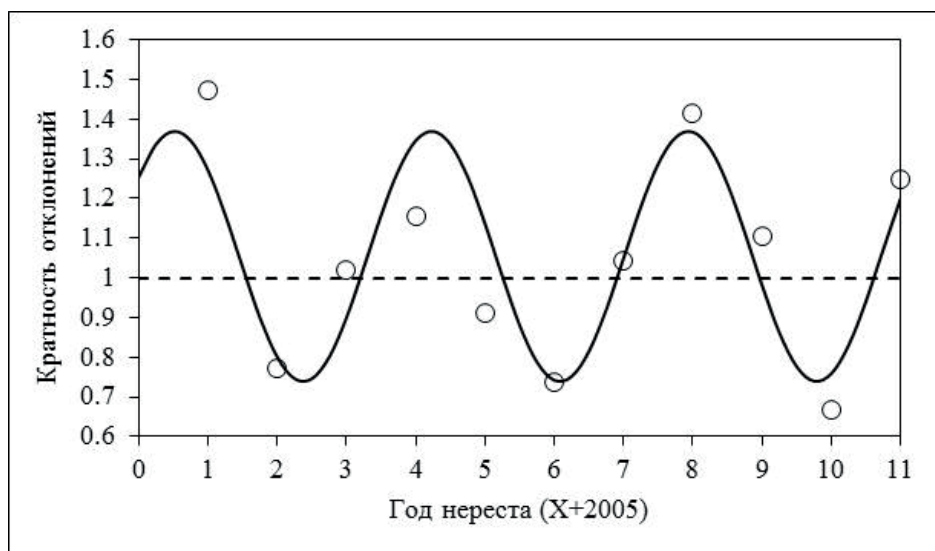


Рис. 5. Динамика остатков регрессии 3а, сглажена уравнением 4.

ОБСУЖДЕНИЕ

Численность потомков рыб зависит как от численности родителей, так и от условий воспроизводства, следовательно, классические однофакторные модели «родители-потомки» в многофакторном пространстве корректны лишь при условии относительного постоянства прочих факторов. Направленные изменения климата, влияющие на изменчивость условий воспроизводства, приводят к направленной временной изменчивости численности потомков, которую невозможно корректно интерпретировать в рамках парадигмы классических однофакторных моделей.

Для уменьшения влияния направленных изменений условий воспроизводства на численность потомков при аппроксимации их динамики однофакторными моделями обычно прибегают к разделению данных по так называемым уровням воспроизводства. Такая процедура корректна лишь при ступенчатом характере смены условий воспроизводства, когда на «каждой ступени», достаточной по длительности для анализа зависимости численности потомков от численности родителей, они относительно постоянны.

При направленной изменчивости климата разделение данных по уровням воспроизводства уменьшает изменчивость этих условий за счет дробления непрерывного процесса на короткие временные отрезки. Их границы и количество устанавливаются субъективно, что ограничивает точность оценки параметров уравнений, соответственно прогноза и мер регулирования промысла.

Наличие модели включающей оба фактора (численность родителей и условия воспроизводства), позволяет минимизировать данный недостаток построением кривых воспроизводства для каждого отдельного поколения. Каждая кривая (рис. 6) имитирует зависимость «родители-потомки» при изменчивой численности родителей в стабильных условиях воспроизводства, характерных для данного поколения.

Согласно результатам предыдущих исследований соотношения «родители-потомки» осенней амурской кеты (Островский и др., 2015; Ostrovskyy, 2002) численность потомков максимальна при нересте около 4 млн рыб, что довольно близко к оценке этого параметра в данном исследовании, как без учёта

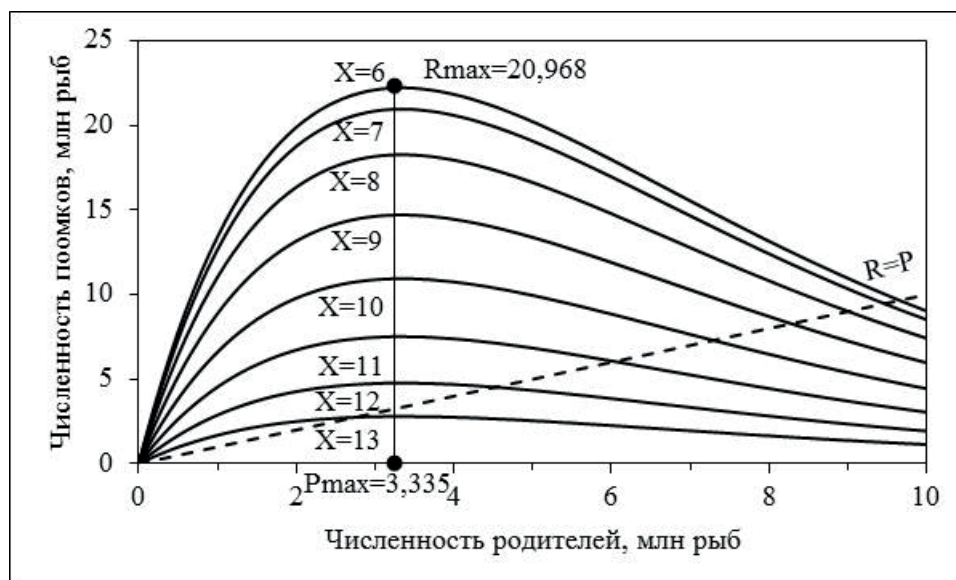


Рис. 6. Модельные кривые пополнения поколений осенней кеты 2011–2018 гг. (X6-X13).

влияния изменчивости внешних факторов (таблица, уравнение 1, коэффициент b), так и с учётом их изменчивости (таблица, уравнение 3а, коэффициент b , рис. 6). По крайней мере пределы 95% доверительных интервалов значений коэффициента b включают значение 4 млн рыб, некоторое смещение средних оценок данных коэффициентов в область меньших значений может быть связано с проявлением эмерджентных свойств многофакторной модели.

Проблема оценки точки максимума кривой пополнения тесно связана с проблемой оценки оптимальной численности производителей. Согласно устаревшей концепции прошлого века, для нереста оптимально оставлять такое количество рыб, которое достаточно для заполнения всех нерестилищ. Не без оснований предполагалось, что при таком их количестве численность потомков максимальна, «норма пропуска» определялась делением суммарной площади нерестилищ на площадь одного нерестового гнезда (в нашем случае $\approx 8 \text{ млн м}^2 / \approx 2 \text{ м}^2 \approx 4 \text{ млн рыб}$) и принималась постоянной. Соответствен-

но, постоянной принималась и «норма плотности» рыб на нерестилищах, как критерий оперативного регулирования промысла.

Согласно современной концепции максимального уравновешенного вылова (MSY), оптимальной считается численность родителей, обеспечивающая не максимум численности потомков, а максимум прибавочного воспроизводства (Рикер, 1979; Бабаян, 2000). Наглядно принципиальная разница данных показателей, обоснование концепции MSY и упрощённый способ оценки численности родителей, необходимой для обеспечения максимального уравновешенного вылова (P_{MSY}) продемонстрированы нами ранее (Островский, 2021). Оптимальную численность родителей проще всего оценить после переноса частей кривых пополнения, расположенных выше линии равновесного воспроизводства ($R=P$, рис. 6) на ось X (рис. 7), оптимум соответствуют положения точек максимума кривых прибавочного воспроизводства, которые в нашем примере варьируют в пределах 1,2–2,9 млн рыб (рис. 7).

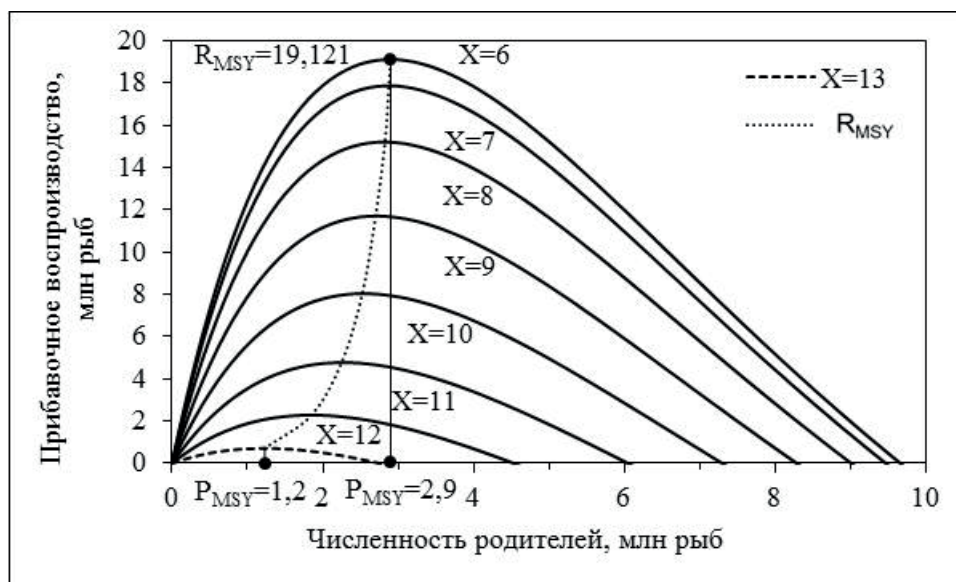


Рис. 7. Модельные кривые прибавочного воспроизводства поколений осенней кеты ($X=6$ – 2018 гг.).

Полученные результаты (рис. 6, 7) наглядно свидетельствуют о том, что оптимум пропуска, определяемый на основе концепции MSY, во-первых – меньше «нормы пропуска», во-вторых – он не постоянен, положение точки максимума прибавочного воспроизводства зависит от уровня воспроизводства. Количество половозрелой кеты в каждом конкретном году зависит от численности и возрастного состава рыб четырех смежных поколений. Расчёт численности потомков каждого поколения по уравнению За не сложен, на его основе, с учётом предполагаемого возрастного состава рыб в поколениях, можно рассчитать численность подхода предстоящей путины. Но оценить оптимальную величину пропуска и, соответственно количество рыб, рекомендованных к вылову сложнее, поскольку каждое из четырех поколений воспроизводилось в специфических условиях, предполагающих наличие четырех значений оптимума пропуска.

Теоретическое решение данного вопроса представляется довольно слож-

ным и вряд ли имеющим практическое значение в условиях относительно невысокой точности учёта численности подходов амурских лососей, их прогнозов и технической невозможности пропуска на нерестилища заданного количества рыб, тем более равномерного их распределения по всем нерестилищам. На данном этапе наших возможностей учёта численности рыб и знаний о закономерностях их воспроизводства, вероятно, более оправдано ориентироваться на эмпирические правила.

Соответственно различиям рассмотренных концепций различаются и критерии регулирования промысла. Так, на основе строгого следования концепции, обосновывающей постоянную «норму пропуска» не зависящую от уровня воспроизводства, при прогнозе подхода менее 4 млн рыб с целью восстановления запасов целесообразен запрет промысла. Такой подход в периоды естественного снижения запасов лососей мог бы привести к многолетнему простою рыбодобывающих предприятий, что провоцирует рыбаков, лишённых источника

дохода, переключиться на незаконный вылов и уменьшает ожидаемый эффект данной меры регулирования промысла.

Отметим, что в 2000–2005 гг. вылов осенней кеты по официальным данным в среднем не превышал 1 тыс. т (при средней массе тела около 3,5 кг – менее 0,3 млн рыб). Вряд ли подход в эти годы существенно превышал 1 млн рыб и, тем более, 4 млн рыб, но промысел не закрывали, что не препятствовало увеличению подходов во второй пятилетке в среднем до 6 млн рыб, а во втором десятилетии в среднем до 12 млн рыб, которое можно связать, в основном, с улучшением условий воспроизводства. Следовательно, эмпирически установленный оптимум пропуска может быть меньше 4 млн рыб.

Абсолютизируя концепцию максимального уравновешенного вылова, основанную в нашем примере на модели Рикера, можно заключить, что расширенное воспроизводство ($R > P$) и восстановление запаса возможно даже при наличии единственной пары производителей, т.е. теоретически, промысел можно вести вплоть до практически полного истребления популяции. Граничного ориентира (Бабаян, 2000) по численности производителей модель Рикера не предусматривает. Однако, вполне возможно, что оставшиеся после вылова единичные рыбы различных субпопуляций физически не смогут образовать нерестовые пары, т.е., отсутствие граничного ориентира не соответствует принципу предосторожности (Бабаян, 2000).

К тому же следует учитывать, что в настоящее время амурских лососей ловят десятки рыбопользователей различных форм собственности, малые объёмы прогнозируемого вылова приведут к «измельчанию» квот, поэтому проблема порога рентабельности промысла стоит более остро, чем в прошлом веке. Она

как в недалёком прошлом (Капанова и др., 2004) может привести к стремлению сокрытия части улова. При чрезмерном уменьшении численности подходов может оказаться нерентабельным даже незаконный вылов.

С одной стороны, при установлении оптимума, основанного на концепции MSY, можно ориентироваться на средневзвешенное значение оптимумов пропуска рыб четырёх смежных поколений, формирующих подход в конкретном году или на оптимум для доминирующего по численности поколения. Однако, учитывая тенденцию к уменьшению численности подходов и широко развитый теневой промысел осенней кеты, полагаем оправданной мерой ориентироваться на максимальное значение оптимума пропуска для поколений, формирующих запас предстоящего года.

Так, например, пополнение 2022 г. будет представлено потомками рыб, нерестившихся в 2016–2019 гг. ($X=11-14$, рис. 7), самый высокий уровень воспроизводства характерен для поколения 2016 г. ($X=11$), оптимум пропуска для данного уровня составляет около 2,3 млн рыб. Следовательно, ориентируясь на предлагаемое правило, в условиях отмечаемого снижения уровня воспроизводства к промыслу в 2022 г. можно рекомендовать количество рыб, равное разности прогнозируемого пополнения и 2,3 млн рыб необходимых для воспроизводства.

Если рекомендованный к вылову объём, окажется слишком малым для наделения рентабельными квотами всех предприятий, вероятно более рационально ограничение мест промысла, предполагающее его остановку, например, выше нижнего крупного нерестового притока р. Амур (р. Амгунь). Это уменьшит вероятность занижения отчётности по уловам и обеспечит рав-

номерную нагрузку на все нерестовые группировки, кроме того, возможны ограничения по срокам и орудиям лова.

В качестве граничного ориентира, предполагающего полный запрет промысла осенней кеты, можно использовать критерий, принятый во ВНИРО для сильно флюктуирующих запасов рыб (Бабаян, 2000). Этот критерий предполагает введение запрета промысла при прогнозируемой численности подхода меньше исторического минимума. Он основывается на опыте, который демонстрирует потенциальную возможность восстановления запаса при наблюдавшейся ранее минимальной численности производителей.

Минимальный подход половозрелых рыб из моря, оценённый по результатам мечения, составил около 1,5 млн рыб (2006 г.). Учитывая вероятность большой ошибки оценки численности подхода на основе данного метода, ошибок прогноза, а также развитый незаконный вылов осенней кеты, полагаем уместным в качестве граничного ориентира (порога целесообразности запрета промысла) принять прогнозируемую численность подхода равную 2 млн рыб.

Вполне очевидно, что выявленные закономерности нельзя абсолютизировать хотя бы потому, что на фоне основной тенденции их временной изменчивости (рис. 3) могут иметь место второстепенные, не учитываемые в модели (рис. 5), а также случайные «провалы» на фоне хороших, или «всплески» на фоне плохих условий воспроизводства. При большей длительности наблюдений может оказаться, что межгодовой тренд изменчивости условий воспроизводства лучше аппроксимировать уравнением, имеющим в графическом представлении форму не колокола (рис. 3), а, например, синусоиды.

Как уравнение 1, так и уравнение 3 имеют общий недостаток – оба варианта расчётов основаны на предположениях о характере изменчивости условий воспроизводства в будущем. Прогнозы на основе уравнения 1 могут быть надёжными только при относительном постоянстве условий воспроизводства, прогнозы на основе уравнения 3 – при сохранении траектории трендовой составляющей динамики описываемой конкретным уравнением. Устранение данного недостатка обоих вариантов моделей возможно только после выявления конкретных факторов, закономерно влияющих на условия воспроизводства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на условность результатов, полученных на основе грубых оценок исходных данных, можно заключить, что игнорирование трендовой составляющей динамики численности потомков при направленной изменчивости условий размножения и выживания рыб приводит к ошибкам прогноза. При ухудшающихся условиях воспроизводства прогнозы, основанные на однофакторных аналитических моделях, систематически завышаются, при улучшающихся условиях – занижаются.

При направленно изменяющихся условиях воспроизводства дополнение однофакторных аналитических моделей трендовой составляющей динамики численности потомков, существенно увеличивает объяснённую долю дисперсии зависимой переменной, что позволяет надеяться на лучшую оправдываемость прогнозов.

Признавая необходимость разработки прогнозов запаса лососей на основе концепции MSY, следует признать и непостоянство величины оптимального пропуска производителей, основанной на данной концепции. В качестве

предварительной величины граничного ориентира, предполагающего введение запрета промысла осенней амурской кеты, предлагаем выбрать прогнозное значение подхода равное 2 млн рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабаян В.К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): монография. М.: ВНИРО, 2000. 192 с.

Дрейнер Н.Р., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ: монография. М.: Издат. дом «Вильямс», 2007. 912 с. (Пер. с англ.).

Капанова Н.Ф., Горелова Ю.В., Якименко Л.И. Оценка среднего улова кеты в Амуре за один сплав в 1999–2003 гг. // Четвертые Гродековские чтения: Материалы регион. науч.-практ. конф. «Приамурье в историко-культурном и естественно-научном контексте России». Хабаровск: Хабаровский краевой краеведческий музей им. Н.И. Гродекова, 2004. Ч. II. С. 293–295.

Леванидов В.Я. О связи между плотностью заполнения нерестилищ и эффективностью нереста амурских лососей // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 55. С. 65–73.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. 1969. Т. 67. 243 с.

Островский В.И. Методические аспекты анализа кривых пополнения // Изв. ТИНРО. 2021. Т. 201. Вып. 1. С. 1–41.

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

Островский В.И., Пономарев А.С. Зависимость численности потомков кеты *Oncorhynchus keta* Охотского района от численности родителей и условий воспроизводства // Известия ТИНРО. 2020. Т. 200. Вып. 3. С. 605–617.

Пасечник О.И., Шмигирилов А.П. Оценка численности амурской кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792) по результатам мечения. Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 294–302.

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

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических популяций рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1979. 408 с.

Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск, 2002. 210 с.

Смирнов А.Г. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний // Изв. ТИНРО. 1947. Т. 25. С. 33–53.

Пасечник О.И., Шмигирилов А.П. Оценка численности амурской кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792) по результатам мечения. Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 294–302.

Ostrovskyy V.I. Relationship of the chum salmon progeny (*Oncorhynchus keta*) from the Amur River on the parents abundance // Abstracts of the First International Symposium on Fish Biodiversity of the Amur River and adjacent rivers fresh waters. 29 October-1 November 2002. Khabarovsk. 2002. P. 32–34.

Wilkinson L. Systat for Windows: Statistics. Version 5. / Wilkinson L., Hill M-A., Welna J.P., Birkenbeyel G.K. Evanston: Systat, Inc., 1992. 750 p.

**REGULARITIES OF REPRODUCTION FOR FALL CHUM
SALMON (*ONCORHYNCHYS KETA*) FROM THE AMUR RIVER**

V.I. Ostrovsky, E.V. Podorozhnyuk, A.P. Shmigirilov

*Khabarovsk branch of the Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography, Khabarovsk, 680038*

The dependence of the number of progeny of the Amur fall chum salmon *Oncorhynchys keta* on the number of parents was analyzed. It is shown that the deviations of the actual number of offspring from the theoretical ones, calculated by the Ricker equation, depend on the belonging of the fish to a particular generation. An equation is proposed that describes the dependence of the number of progeny of the autumn chum salmon on the number of parents and reproduction conditions. The problem of the variability of the optimal number of parents due to the change in reproduction levels is discussed.

Key words: Pacific salmons, chum salmon, *Oncorhynchys keta*, stock-recruitment relation, strategy of stock's exploration, climate influence.