

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 639.2:51–7

В.И. Островский*Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АНАЛИЗА КРИВЫХ ПОПОЛНЕНИЯ

Рассматриваются проблемы выбора математической модели для описания зависимости численности потомков тихоокеанских лососей от численности родителей и интерпретации результатов аппроксимации. Работа предназначена для начинающих специалистов в области прогнозирования запасов тихоокеанских лососей, не имеющих (как и автор) углубленных познаний в области математического моделирования.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, запас–пополнение, динамика численности, прогнозирование запаса, математическая модель.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-219-259.

Ostrovsky V.I. Methodological aspects of the stock-recruitment curve analysis // *Izv. TINRO*. — 2021. — Vol. 201, Iss. 1. — P. 219–259.

Choosing of mathematical model for describing of the pacific salmon progeny dependence on the parents abundance is discussed. Results of different approximations are interpreted. The analysis could be useful for forecasting of the pacific salmon stocks by specialists without deep skills in numerical modeling (like the author).

Key words: pacific salmon, stock-recruitment ratio, abundance dynamics, stock forecasting, numerical modeling.

Немного скептицизма (вместо введения)

Чаще всего исследователю открытых систем, к которым принадлежат и природные популяции, в той или иной мере известны некоторые сведения об их начальном и конечном состоянии. Процессы, лежащие в основе перехода от начального состояния природных популяций к конечному, неизвестны вследствие их сложности. Такие системы изучают по методу «черного ящика»: измеряется сигнал (начальное состояние), отклик (конечное состояние), анализируется связь между данными переменными, строятся гипотезы, на их основе — модели, описывающие предполагаемые механизмы формирования связи. Модели служат способом познания природы и, если они хорошо объясняют предшествующие состояния, на которых модель построена, то с известными допущениями могут быть использованы для прогноза поведения или состояния системы.

Прогноз на основе физических моделей (уравнений, описывающих те или иные свойства замкнутых систем на основе известных законов и установленных констант) имеет функциональный характер — конкретным значениям входных переменных соответствуют конкретные (детерминированные, $R^2 = 1$) значения отклика. Фактически

* *Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, начальник сектора, e-mail: Ostrovkhv@rambler.ru.*

Ostrovsky Vladimir I., Ph.D., head of section, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: Ostrovkhv@rambler.ru.

такой прогноз имеет характер инженерного расчета, точность которого зависит от точности измерений и степени округления значений констант.

Прогноз по методу «черного ящика», основанный на гипотезах о связях в природе, имеет статистический характер, одному и тому же состоянию сигнала на входе соответствует множество вариантов состояний на выходе. По определению такой прогноз не может быть точным, он носит вероятностный (стохастический, $R^2 < 1$) характер, т.е. определяющий вероятность нахождения прогнозируемого значения в заданном интервале, или доверительный интервал, в котором с заданной вероятностью может находиться значение отклика при известном сигнале. Экологический прогноз можно определить как предсказание наиболее вероятного состояния системы на основе современных представлений о механизмах ее функционирования, полученных из анализа предыдущих соотношений «сигнал–отклик», при условии стабильности этих соотношений и неучтенных в моделях факторов в будущем.

Второе принципиальное отличие экологических прогнозов от технических расчетов состоит в том, что последние универсальны, значения констант не зависят от места проведения расчетов, а если зависят, то известно как, что позволяет разрабатывать и утверждать их методики. Вместо констант в экологических прогнозах используются коэффициенты, которые находятся на основе статистического анализа соотношений, предшествующих прогнозу, уникальных и непостоянных для каждой единицы прогнозирования.

Как и все статистические оценки, коэффициенты уравнений характеризуются средним значением и ошибкой. Величина ошибок коэффициентов и прогноза в целом зависит от адекватности моделей, от точности измерений, от обоснованности предположений о стабильности во времени непрогнозируемых и часто неизвестных факторов, которые на данном этапе исследования невозможно учесть в моделях. С одной стороны, это еще раз подчеркивает невозможность разработки точного экологического прогноза, с другой — свидетельствует о том, что универсальной методики прогнозирования состояния открытых систем нет и быть не может.

Несмотря на очевидность принципиальных различий данных видов прогноза, они, как правило, не воспринимаются не только далекими от науки чиновниками, но иногда и самими учеными. При этом никого не удивляет невозможность точных (детерминированных) прогнозов, например, погоды или цены на нефть с периодом упреждения не менее года, которые, как и экологические прогнозы, анализируют открытые системы, но количество точно измеряемых переменных и затрачиваемые средства на разработку первых несоизмеримо больше, чем на экологические прогнозы.

Непонимание сути экологического прогнозирования порождает необоснованное требование расчета невозможной для стохастического прогнозирования детерминированной ($R^2 = 1$) оценки прогнозируемой величины. Для нивелирования противоречий нормативно-правовой базы в области рыболовства, оперирующей точечными значениями прогноза и его стохастическим характером, прогнозисты вынуждены в качестве прогнозной величины использовать среднее расчетное значение, вероятность совпадения которого с фактическим значением тем меньше, чем сильнее коэффициент детерминации модели (R^2) отличается от 1.

Предположим, что численность потомков (R) помимо прочих факторов зависит и от численности родителей (P). В таком случае связь данных переменных может быть выявлена и описана некоторым уравнением. Вследствие влияния на численность потомков множества факторов фактические значения численности потомков отклоняются от рассчитанных по данному уравнению. Однако отклонения от линии регрессии могут быть связаны и с выбором неверного уравнения (ошибка спецификации), с малой длиной анализируемого ряда (ошибка выборки) или слишком грубой оценкой численности родителей и потомков (ошибка измерения). Все рассмотренные причины относительно легко устранимы включением в модель дополнительных переменных, изменением вида функций, увеличением длины сравниваемых рядов, за исключением точности

измерений. Большие ошибки оценки численности родителей и потомков могут «свести на нет» все попытки выявления связи данных переменных. Следовательно, отсутствие статистически значимой связи численности потомков с численностью родителей не всегда свидетельствует об отсутствии зависимости данных переменных.

Суммарный вклад (R^2) всех факторов в изменчивость численности потомков равен 1, следовательно, при низкой точности измерения (что обычно в ихтиологической практике), множественном влиянии неучтенных факторов, неопределенности с выбором уравнения не стоит ожидать высоких значений R^2 , тем более если в качестве предиктора выбирается единственная переменная. На наш взгляд, удачный обзор сложностей экологического прогнозирования сделан Г.С. Розенбергом с соавторами [1994]. Приведем близкие к тексту выдержки из данной работы.

Для современного состояния экологического прогнозирования характерны четыре основных принципа [Розенберг, 1984; Брусиловский, 1987]. Первый из них — принцип множественности моделей; он был предложен В.В. Налимовым [1971] и заключается в том, что для прогнозирования конкретной экологической ситуации возможно построение нескольких одинаково достоверных математических моделей.

(О применимости термина «достоверность» в научных статьях см. статью Н.А. Зорина <http://www.biometrica.tomsk.ru/let1.htm>. Прим. авт.).

Второй, очень важный, принцип, — это принцип omnipotentности факторов, также предложенный В.В. Налимовым [1983]. Суть его сводится к тому, что существуют факторы (они-то и называются omnipotentными, т.е. всемогущими), которые вчера и сегодня не играли никакой значимой роли в динамике той или иной экосистемы, но могут оказывать на нее определяющее воздействие завтра.

Третий принцип был предложен американским исследователем Дж. Форрестером [1977, 1978] — принцип контринтуитивного поведения сложных систем. В соответствии с этим принципом сложные системы (в том числе и экологические) ведут себя совсем не так, как подсказывает нам наша интуиция, т.е. ведут себя контринтуитивно. Причинами такого поведения являются объективная сложность экосистем, субъективность наших знаний и уже названный принцип omnipotentности факторов.

Четвертый принцип — несоответствия точности и сложности, который предложил Л. Заде [1974, 1976] и который формулируется следующим образом: понятия «точности» и «сложности» при прогнозировании структуры и поведения экосистем связаны обратной зависимостью: чем глубже анализируется реальная экосистема, тем менее определены наши суждения о ее поведении. Несовместимость «простоты» модели и точности решения задачи проявляется и в высказывании академика А.А. Самарского [1979], что исследователь постоянно находится между Сциллой усложненности и Харибдой недостоверности. С одной стороны, построенная им модель должна быть простой в математическом отношении, чтобы ее можно было исследовать имеющимися средствами. С другой стороны, в результате всех упрощений она не должна утратить и рациональное зерно, существо проблемы.

Таким образом, несмотря на то что правдоподобных моделей одной и той же экосистемы можно предложить несколько (первый принцип), ни одной из них нельзя безоговорочно доверять (второй принцип), как нельзя доверять и экспертам (третий принцип). Более того, высокие требования к точности экологического прогнозирования вообще представляются недостижимыми (четвертый принцип). Если вспомнить еще об уникальности экосистем, невозможности редукции их, сложности проведения системных экспериментов, значительной погрешности и малочисленности измерений многих экологических параметров (традиционные временные ряды наблюдений в 10–20 значений), неполноте наших знаний о механизмах функционирования экосистем, то становятся понятны сомнения ряда специалистов относительно возможностей экологического прогнозирования вообще.

Точной моделью природы может быть только сама природа. В целях ее познания мы вынуждены огрублять, упрощать, предполагать, что известным образом отражается на точности прогнозов. Как справедливо отмечал Б.Н. Котенев с соавторами [2006], при ограниченных знаниях закономерностей воспроизводства лососей точное совпадение прогнозной и фактической величин запаса либо случайность, либо результат манипулирования материалами. Критерием адекватности прогнозов авторы данной работы считали правильное предсказание тенденций изменения запаса. По этим причинам коррекция прогнозов запаса лососей в ходе путины — закономерный итог принципиальной невозможности точных экологических прогнозов.

Согласно приказу Госкомрыболовства РФ № 494 от 30.12.2002, управление запасами должно основываться на знании зависимости численности потомков от численности родителей, даже если связь этих переменных недостаточно хорошо выражена, т.е. низкое значение коэффициента детерминации адекватной модели не является препятствием к ее использованию для прогноза запаса и принятия управленческих решений.

«Правильную» ли модель мы выбрали?

Предположим, что некоторый набор данных (рис. 1) мы описали уравнением линейной регрессии (1). Коэффициент детерминации (R^2) уравнения довольно высок (0,931). Означает ли это, что данное уравнение адекватно описывает изменчивость зависимой переменной?

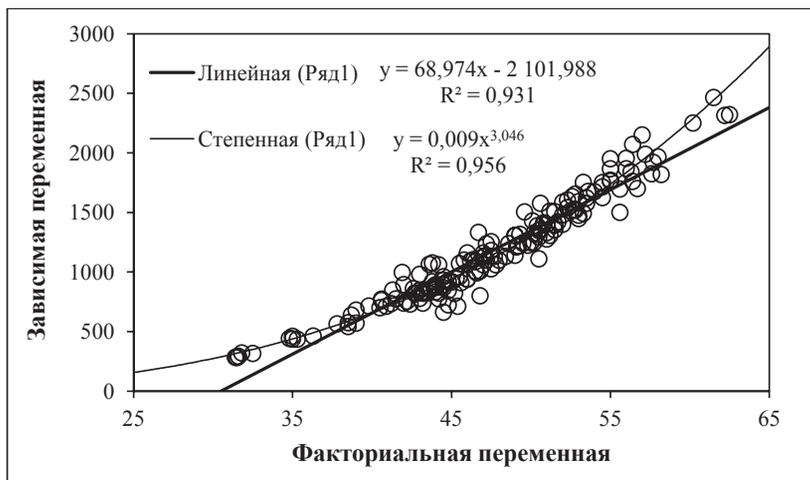


Рис. 1. Зависимость $Y(X)$, описанная уравнениями вида $Y = a \cdot X + b$ и $Y = a \cdot X^b$
 Fig. 1. Dependence $Y(X)$ described by equations $Y = aX + b$ and $Y = aX^b$

Уравнение степенного типа (2) описывает эти же данные, судя по коэффициенту детерминации, лучше, поэтому предпочтение следует отдать ему. Однако преимущество в описании одних и тех же данных различными уравнениями не всегда очевидно, если факторов, влияющих на зависимую переменную, много, тогда разброс фактических значений относительно линии регрессии может быть столь большим, что выбрать аппроксимирующую функцию становится сложно. В таком случае прибегают к анализу остатков регрессии.

Остатки (D) — разность между фактическими (Y) и расчетными значениями (Y_p) зависимой переменной. Распределение остатков адекватной модели относительно 0 соответствует закону нормального распределения (гипотезу можно проверить по критерию Шапиро-Уилка), они не имеют существенного тренда $D(X)$ (зависимости остатков от факториальной переменной), не имеют статистически значимой автокорреляции первого порядка (критерий Дарбина-Уотсона), их дисперсия должна быть постоянной во всем диапазоне значений факториальной переменной (т.е. гомоскедастичной).

Перечень требований к свойствам остатков модели и способы расчета критериев при оценке адекватности модели приведены в справочной литературе [Афифи, Эйзен, 1982; Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 2007; Медик, Токмачев, 2007; и др.].

Отметим, что при анализе временных рядов, в которых текущее состояние прогнозируемой системы (потомки) зависит от предшествующего (родители), требование отсутствия автокорреляции остатков, по-видимому, не всегда выполнимо. Совместным влиянием всех факторов может быть объяснено не более 100 % дисперсии зависимой переменной, следовательно, значительное усиление роли одних факторов может приводить к ослаблению роли прочих факторов. Например, при низкой численности родителей, когда действие плотностных факторов ослаблено, в формировании численности дочернего поколения должна возрастать роль внешних факторов, не зависящих от плотности. Следовательно, если в качестве предиктора используется единственная переменная, требование гомоскедастичности остатков, по-видимому, также не всегда выполнимо.

Динамика численности горбуши примечательна тем, что поколения линий четных или нечетных лет (в зависимости от конкретной популяции) обычно малочисленны. Малая численность родителей, при прочих равных условиях, формирует малое потомство, следовательно, при анализе данных без подразделения на линии четных и нечетных лет в распределении остатков порядка 50 % могут составлять значения, близкие к 0, обуславливая наличие положительного эксцесса. Следовательно, не всегда выполнимо и требование соответствия распределения остатков закону нормального распределения.

Распределение остатков обоих уравнений (рис. 1) близко к закону нормального распределения (эксцесс и асимметрия не выражены, оценка данных показателей содержится в пакете анализа данных Office Excel, примеры будут рассмотрены ниже), но дисперсия остатков 1-го уравнения больше. В отличие от второго уравнения, остатки первого уравнения имеют явно выраженный тренд (рис. 2, 3) — при низких и высоких значениях факториальной переменной расчетные значения систематически занижены, при средних значениях — завышены.



Рис. 2. Связь остатков 1-го уравнения с факториальной переменной
 Fig. 2. Relationship of Equation (1) residuals with a factorial variable

Таким образом, несмотря на высокую детерминацию 1-го уравнения (см. рис. 1) его нельзя признать адекватным, выбор следует остановить на втором уравнении.

В первом приближении при оценке адекватности однофакторной модели $R(P)$ в многофакторном пространстве можно ограничиться проверкой зависимости $D(P)$ на наличие тренда, хотя проверка гипотезы о соответствии распределения остатков нормальному закону (по крайней мере на уровне оценки асимметрии и эксцесса) также желательна.

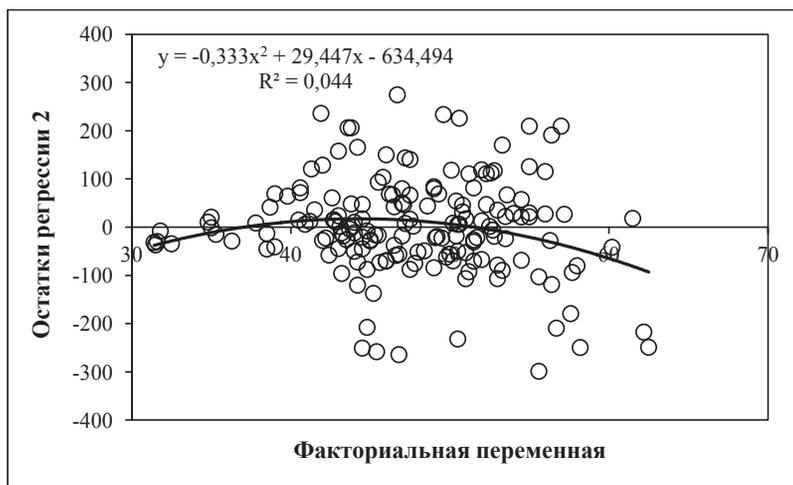


Рис. 3. Связь остатков 2-го уравнения с факториальной переменной
 Fig. 3. Relationship of Equation (2) residuals with a factorial variable

На самом деле природа переменных (рис. 1) нам известна — это зависимость массы тела одного из видов рыб от длины тела. Исходя из достаточно обоснованных теоретических положений, проверенных на практике, известно, что данная зависимость описывается степенной функцией с показателем степени, близким к 3. По этой причине в данном случае выбор может быть обоснован традиционным для такого типа связи видом уравнения.

Кроме того, если известно, что анализируются некоторые признаки биологических объектов, которые не могут принимать отрицательные значения, вполне очевидно, что уравнение линейной регрессии для описания их связи в целом неприемлемо, хотя результат расчета в ограниченном диапазоне изменчивости факториальной переменной может быть удовлетворительным. В широком смысле под адекватностью понимают способность модели отражать интересующие исследователя свойства и, если его интересует масса тела рыб, например, при длине тела 40–50 см, вполне очевидно, в данном диапазоне «рабочей нагрузки» линейная модель адекватно отражает связь переменных на феноменологическом уровне, но результаты расчета нельзя экстраполировать за пределы данного диапазона.

Подводя итог, можно заключить, что наилучшее уравнение выбирается исходя из достаточно обоснованных теоретических предпосылок, на основе визуального анализа точечных диаграмм, анализа остатков и здравого смысла. Если выбор уравнения на основе данных критериев не очевиден, при прочих равных условиях выбирается наиболее простое.

Модель Рикера

Численность популяции не может увеличиваться до бесконечности, однако примеры вымирания популяций в текущее время относительно редки. Следовательно, должны существовать плотностно-зависимые механизмы регуляции численности. Наиболее часто соотношение «запас–пополнение» тихоокеанских лососей описывают уравнением У.Е. Рикера [1979], которое предполагает наличие плотностной зависимости пополнения от запаса. Под запасом в данном случае подразумевается численность родителей (P), под пополнением — численность половозрелых потомков (R).

Предположим, что начальная численность поколения лососей (икра, личинки или мальки — N) прямо пропорциональна численности отнерестившихся родителей (запасу) $N = \alpha_0 \cdot P$, где α_0 — коэффициент, показывающий среднюю плодовитость одного условного производителя. Также предположим, что выживаемость потомков,

находящаяся в интервале значений 0–1 (S), обратно пропорциональна их численности, а значит и запасу: $S = \alpha_1 - \beta_1 \cdot P$, где α_1 — выживаемость потомков при запасе, близком к 0; β_1 — коэффициент, характеризующий скорость уменьшения выживаемости потомков по мере увеличения численности родителей. Тогда пополнение (R) при любом значении численности запаса можно рассчитать, умножив начальную численность поколения на вероятность выживания, т.е. $R = N \cdot S + \alpha_0 \cdot P (\alpha_1 - \beta_1 \cdot P) = \alpha_0 \cdot P \cdot \alpha_1 - \alpha_0 \cdot P \cdot \beta_1 \cdot P$.

Поскольку значения коэффициентов (строчные символы) — это некоторые числа, уравнение можно упростить, обозначив $\alpha_0 \cdot \alpha_1 = a$, $\alpha_0 \cdot \beta_1 = \beta$, $R = a \cdot P - \beta \cdot P^2$, т.е. при принятых допущениях пополнение описывается полиномом второй степени — дискретным аналогом модели Ферхюльста. Данная зависимость в некоторых случаях приемлема для описания фактических соотношений «запас–пополнение», ее недостаток состоит в том, что при больших значениях запаса расчетные значения пополнения отрицательны, что, соответственно природе рассматриваемых переменных, неприемлемо.

Для устранения недостатка рассмотренной модели предположим, что выживаемость потомков уменьшается с ростом запаса не в прямой пропорции, а, например, по экспоненциальному закону: $S = \alpha_1 \cdot \exp(-\beta_1 \cdot P)$, смысл коэффициентов при этом остается прежним, а уравнение, описывающее зависимость численности потомков от численности родителей примет вид $R = N \cdot S = \alpha_0 \cdot P \cdot \alpha_1 \cdot \exp(-\beta_1 \cdot P)$ или, приняв $\alpha_0 \cdot \alpha_1 = a$, уравнения Рикера: $R = a \cdot P \cdot \exp(-\beta \cdot P)$. В данном случае коэффициент a характеризует численность пополнения при запасе, стремящемся к 0, коэффициент β — скорость уменьшения выживаемости. В графическом отображении зависимость имеет вид куполообразной кривой, численность потомков всегда положительна и достигает максимума при $P = 1/\beta$.

Свойства данного уравнения и способы расчета значений коэффициентов описаны в монографии У.Е. Рикера [1979]. Обычно рекомендуемое логарифмирование исходных данных экспоненциального уравнения для дальнейшей оценки значений коэффициентов методом наименьших квадратов для линейного уравнения заведомо некорректно [Розенберг и др., 1994]. Мы будем рассматривать способы подбора коэффициентов итерационными методами, реализованными в пакетах нелинейного оценивания многих прикладных программ, в частности в пакете SYSTAT.

Главная сложность подбора коэффициентов уравнений методом итераций состоит в задании стартовых значений. Они должны быть как можно более близкими к итоговому, поэтому желательно иметь представление о том, какие значения коэффициенты уравнения могут принимать при том или ином наборе данных. Рассмотрим следующий набор (табл. 1).

Кратность воспроизводства (число потомков, приходящихся на 1 родителя, R/P , табл. 1) зависит от численности родителей (рис. 4). Опишем данную зависимость экспоненциальным уравнением в электронных таблицах Excel. Коэффициенты уравнения имеют тот же смысл, что и в уравнении Рикера. Соответственно, стартовое значение коэффициента a можно принять равным 4,0, коэффициента β — 0,294 (рис. 4). Если же для уравнения Рикера подбирать не значение коэффициента β , а обратную ему величину b ($b = 1/\beta$), тогда стартовое значение данного коэффициента составит $1/0,294 \approx 3,4$, соответственно уравнение, коэффициенты которого предстоит подобрать методом итераций, должно быть записано в виде $R = a \cdot P \cdot \exp(-P/b)$.

Последняя форма записи более удобна, поскольку значение точки максимума (численность родителей, при которой расчетная численность потомков максимальна, коэффициент b) подбирается в явном виде, его стартовое значение можно оценить визуально по точечной диаграмме $R(P)$ или по линии тренда полинома второй степени этой диаграммы, проведенной через 0. Приблизительное значение коэффициента a можно оценить и по тангенсу угла наклона, который равен соотношению R/P в начале кривой «запас–пополнение».

После задания уравнения и стартовых значений программа, используя определенный метод (в разных программах могут использоваться разные методы, в некоторых

Таблица 1

Численность родителей (P), потомков (R) и кратность воспроизводства (R/P) гипотетической популяции тихоокеанских лососей

Table 1

Number of parents (P), number of recruits (R), and the recruitment per stock ratio (R/P) for a hypothetical population of pacific salmon

Год	P , млн рыб	R , млн рыб	R/P
1	0,796	2,040	2,563
2	0,695	2,323	3,343
3	0,990	2,242	2,264
4	0,735	2,275	3,096
5	1,567	3,661	2,336
6	2,124	4,715	2,220
7	1,968	4,874	2,477
8	1,152	3,915	3,398
9	1,518	4,032	2,656
10	2,881	4,800	1,666
11	2,913	5,124	1,759
12	1,167	4,764	4,082
13	2,957	4,685	1,584
14	2,470	3,907	1,582
15	2,000	5,575	2,788

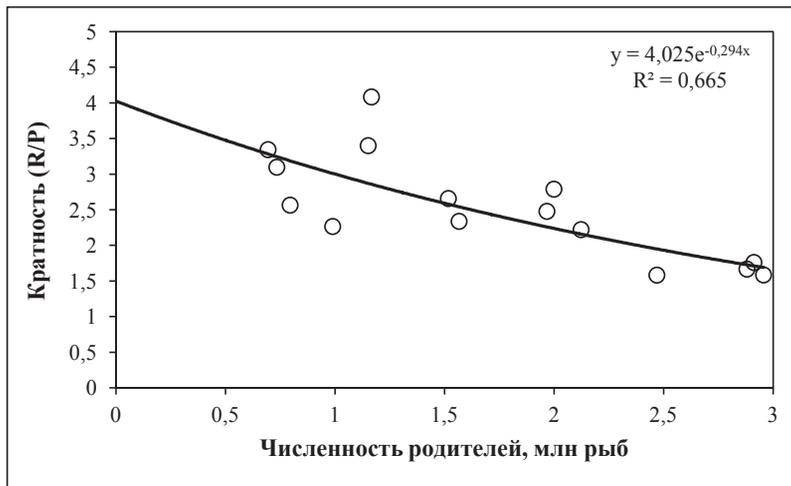


Рис. 4. Зависимость кратности воспроизводства от запаса
 Fig. 4. Dependence of recruitment per stock ratio (R/P) on spawning stock

есть возможность их выбора), подбирает значения коэффициентов. Если стартовые значения коэффициентов слишком отличаются от вероятных для анализируемого набора данных, на экран будет выведено сообщение об ошибке либо найденные значения коэффициентов будут иметь нереальные значения. При этом коэффициент детерминации, как правило, мал. Если есть сомнения по поводу величин оцененных значений коэффициентов, результаты подгонки можно проверить графически в среде Excel. Для этого значения коэффициентов нужно подставить в уравнение и рассчитать теоретические значения Y_i при заданных с небольшим шагом значениях X_i . Совместив график $Y_i(X_i)$ с точечной диаграммой фактических соотношений рассматриваемых переменных, можно визуально оценить степень соответствия линии регрессии эмпирическим данным.

После окончания подбора коэффициентов на экран выводится таблица дисперсионного анализа, средних значений и ошибок коэффициентов, асимптотическая

корреляционная матрица коэффициентов. Таблицу дисперсионного анализа и оценок коэффициентов перенесем на лист Excel для дальнейшего использования (рис. 5).

	A	B	C	D	E
1		$R=a \cdot P \cdot \exp(-P/b)$			
2	Source	Sum-of-Squares	df	Mean-Square	
3	Regression	245.582	2	122.79	
4	Residual	5.438	13	0.418	
5	Total	251.02	15		
6	Mean corrected	19.488	14		
7	Raw R-square (1-Residual/Total) =	0.978			
8	Mean corrected R-square (1-Residual/Corrected)=	0.721			
9				Wald Confidence Interval	
10	Parameter	Estimate	A.S.E.	Lower < 95%>	Upper
11	a	4.443	0.533	3.292	5.594
12	b	2.994	0.497	1.921	4.067
13	ASYMPTOTIC CORRELATION MATRIX OF PARAMETERS				
14		a	b		
15	a	1			
16	b	-0.941	1		

Рис. 5. Фрагмент Excel с таблицей дисперсионного анализа и оценок коэффициентов
Fig. 5. Excel table with analysis of variance and estimation of the coefficients

Значения коэффициентов связаны тесной корреляционной связью ($-0,941$), поэтому можно заключить, что изменчивость пополнения с таким же результатом можно описать при меньших значениях коэффициента a , но больших значениях коэффициента b в пределах их стандартных ошибок ($A.S.E.$). Как видим, подобранные значения коэффициентов уравнения ($a = 4,443 \pm 0,533$ и $b = 2,994 \pm 0,497$) довольно близки к стартовым. Среднее значение коэффициента b (точка максимума функции) с вероятностью 95 % находится в интервале 1,921–4,067. Коэффициент детерминации, скорректированный по числу коэффициентов, равен 0,721.

Ориентируясь на границы доверительных интервалов коэффициентов, можно предположить, что регрессия значима: в данном уравнении они не включают нулевое значение (т.е. в пределах доверительного интервала не меняют знак на противоположный). Более надежно уровень статистической значимости регрессии можно оценить на основе нулевой гипотезы о равенстве коэффициентов 0. Для этого рассчитаем значение F -критерия Фишера, ссылаясь на ячейки листа Excel (рис. 5), в нашем примере $(B6-B4)/(C6-C4) \cdot C4/B4 = 33,6$, или $(D8/(C3-1))/((1-D8)/(C5-C3))$. При $C3 = 2$, как в данном случае, формулу расчета можно упростить: $D8/(1-D8) \cdot C4 = 33,6$.

Критические значения для уровней статистической значимости (α) 5 % и 1 % можно найти в первой колонке соответствующей статистической таблицы (число коэффициентов уравнения минус 1, т.е. $2-1=1$), в 13-й строке (число наблюдений минус число коэффициентов $15-2=13$), они равны 4,7 и 9,1, соответственно уровням значимости. Поскольку расчетное значение F -критерия превышает критические значения, нулевая гипотеза отвергается на уровне значимости $p < 0,01$, т.е. значения коэффициентов с вероятностью более 99 % не равны 0 (регрессия значима с вероятностью более 99 %).

Найти значение F -критерия Фишера и соответствующее ему значение F -распределения вероятности можно используя встроенные в электронные таблицы Excel функции $FРАСПРОБР$ и $FРАСП$ (для данного примера $p < 0,000063$, т.е. регрессия значима с вероятностью более $(1-p) \cdot 100 = 99,9937$ %. Стандартную ошибку уравнения ($s.e.$) можно рассчитать по формуле $КОРЕНЬ(B4/(C6-C3)) = 0,673$.

Поскольку коэффициенты уравнения найдены, рассчитаем на листе Excel теоретические значения пополнения (R_i), соответствующие заданным с небольшим шагом (P_i) значениям запаса (табл. 2). Для сокращения таблицы некоторые строки опущены, цифровой индекс при R_i обозначает коэффициент детерминации уравнения. По данным

Значения пополнения, рассчитанные по уравнению Рикера (R_t 0,721) при заданных значениях запаса (P_t), и расчет доли изъятия (k)
 Table 2
 Values of recruitment calculated for certain stock (P_t) using Ricker equation (R_t 0.721) and estimation of exploitation rate (k)

P_t , млн рыб	R_t 0,721, млн рыб	$R_t - P_t$, млн рыб	Доля изъятия пополнения, k^*	
			Оптимальная $(R_t - P_{opt})/R_t \cdot 100, \%$	Равновесная $(R_t - P_t)/R_t \cdot 100, \%$
0,000	0,000	0,000	0,0	0,0
0,100	0,430	0,330	0,0	76,7
0,200	0,831	0,631	0,0	75,9
0,500	1,880	1,380	4,2	73,4
1,700	4,281	2,581	58,0	60,3
1,800**	4,384	2,584	58,9	58,9
1,900	4,475	2,575	59,8	57,5
2,900	4,891	1,991	63,2	40,7
3,000***	4,894	1,894	63,2	38,7
3,100	4,891	1,791	63,2	36,6
4,300	4,544	0,244	60,4	5,4
4,400	4,497	0,097	60,0	2,1
4,500	4,448	-0,052	59,5	0,0

* Отрицательные значения расчетных долей изъятия заменены на 0.
 ** Точка оптимума пропуса.
 *** Точка максимума расчетной численности потомков.

табл. 2 построим график $R_t(P_t)$ (рис. 6), на него же нанесем фактические значения из табл. 1, линию замещающего уровня воспроизводства ($R_t = P_t$) и часть теоретической кривой, лежащую выше данной прямой ($R_t - P_t$, табл. 2), т.е. линию прибавочного воспроизводства. Линией прибавочного воспроизводства она называется, поскольку иллюстрирует прибавку «урожая» (численность потомков) к затратам на его достижение (численность родителей).

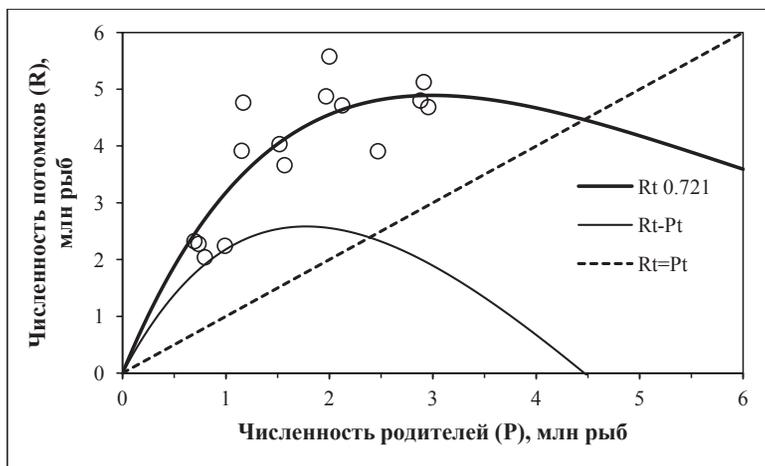


Рис. 6. Зависимость численности половозрелых потомков гипотетической популяции тихоокеанских лососей от численности родителей (пояснения в тексте)

Fig. 6. Dependence of adult progeny abundance on number of their parents for a hypothetical population of pacific salmon (see explanation in the text)

Большинство характеристик, необходимых для разработки прогноза численности потомков лососей, по данному уравнению можно получить из соотношения «запас–по-

полнение», не прибегая к сложным вычислениям, описанным в справочной литературе. Так, приняв численность родителей равной значению коэффициента b (2,994), по уравнению R_t 0,721 можно рассчитать максимальное значение численности потомков (4,894 млн рыб). Численность родителей, при которой линия замещающего уровня воспроизводства пересекает кривую R_t (точка равновесия, в которой $R_t = P_t$), можно найти по точке пересечения кривой $R_t - P_t$ с осью X ($\approx 4,5$ млн рыб, рис. 6), точнее, данная кривая пересекает ось ($R_t - P_t = 0$) при значении численности родителей, находящейся между 4,4 и 4,5 млн рыб (табл. 2, выделено), еще точнее — 4,465 млн рыб.

Наибольшую трудность представляет расчет показателя MSY (максимальный устойчивый вылов, максимальный уравновешенный улов, или максимальное прибавочное пополнение) и численности родителей, при которой данный показатель максимален (P_{MSY}). Расчет P_{MSY} необходим для определения числа производителей, достаточного для обеспечения MSY , т.е. по теории рыболовства оптимального для воспроизводства ($P_{MSY} = P_{opt}$), соответственно и для определения объема возможного вылова ($R_t - P_{opt}$) на основе концепции MSY .

Геометрический смысл численности потомков на уровне MSY (R_{MSY}) — значение численности потомков в точке касания прямой линии с тангенсом угла наклона, равным 1 к кривой пополнения (в данном случае к кривой R_t 0,721). Перпендикуляр, опущенный из точки касания на ось X (численность родителей) в точке пресечения с ней соответствует величине P_{MSY} или P_{opt} . Прямая линия, выходящая из координатного угла ($R = P$), имеет такой же наклон, поэтому для нахождения точки касания достаточно ее параллельно сместить вверх (рис. 7). Высота перпендикулярной линии в единицах численности равна пополнению на уровне MSY (R_{MSY}), ось P она пересекает в точке P_{MSY} (P_{opt}). Высота части перпендикулярной линии, заключенная между параллельными прямыми, равна величине максимального устойчивого улова (т.е. MSY). Поскольку в любой точке нижней линии $R = P$, $MSY = R_{MSY} - P_{MSY}$ или $R_{MSY} - P_{opt}$.

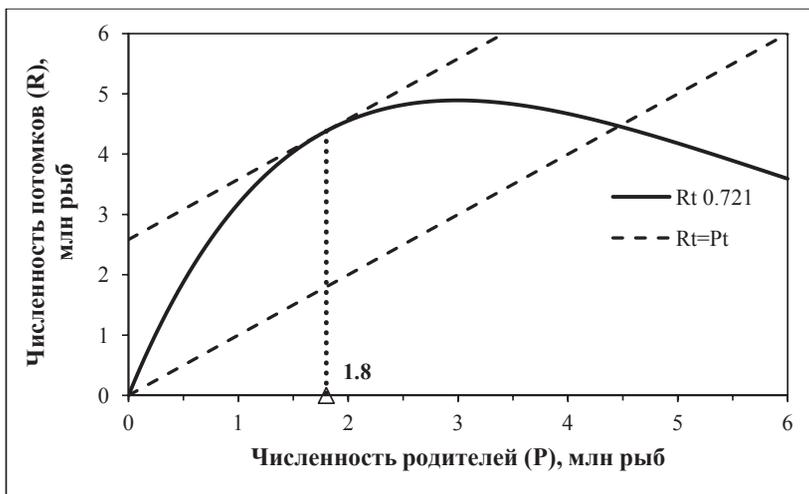


Рис. 7. Графический способ определения оптимальной численности производителей (пояснения в тексте)

Fig. 7. Graphic method to determine an optimal abundance of spawners (see explanation in the text)

В данном случае P_{MSY} или P_{opt} (1,8 млн рыб), расположена значительно левее точки максимума численности потомков ($P_{max} = 2,994$ млн рыб). Вполне очевидно, что разность значений этих точек зависит от формы кривой «запас–пополнение» — чем сильнее уплощена кривая, тем больше данная разность, у островершинных кривых значения P_{max} и P_{opt} могут быть почти одинаковыми, их разность может оказаться меньше ошибки измерения численности родителей.

Другим способом значение P_{MSY} можно найти, если принять во внимание, что прибавочное воспроизводство — это, по определению, разность между достигнутым результатом (R) и затратами на его достижение (P). На рис. 6 и 7 это часть кривой пополнения, лежащая выше пунктирной линии ($R_t = P_t$). Достаточно эту часть кривой перенести на ось X (кривая $R_t - P_t$, табл. 2, рис. 6) и найти точку ее максимума, что проще всего сделать по данным табл. 2 (максимальное значение $R_t - P_t$, или MSY , равно 2,584 млн рыб при $P_t = 1,8$ млн рыб). При необходимости нахождения более точного значения можно уменьшить задаваемый шаг значений P_t , однако, учитывая относительно невысокую точность оценки численности родителей и потомков, данная процедура не всегда имеет смысл для практического использования.

Рассмотренные способы нахождения точки MSY (численности родителей, при которой прибавочное пополнение максимально) приемлемы для любого вида кривых воспроизводства. При $P > P_{opt}$ потенциальная прибавка «урожая» меньше, чем число рыб, затраченных на ее достижение. Например, при численности родителей на уровне P_{opt} (1,8 млн рыб) $R_t = 4,384$ млн рыб (табл. 2, рис. 8), при численности родителей на уровне P_{max} (2,994 млн рыб) $R_t = 4,894$ млн рыб. Потенциальная прибавка «урожая» (отрезок А на рис. 8), обусловленная пропуском на нерест дополнительных 1,194 млн рыб ($2,994 - 1,800 = 1,194$ млн рыб, отрезок В), составит лишь 0,510 млн рыб ($4,894 - 4,384 = 0,510$ млн рыб).

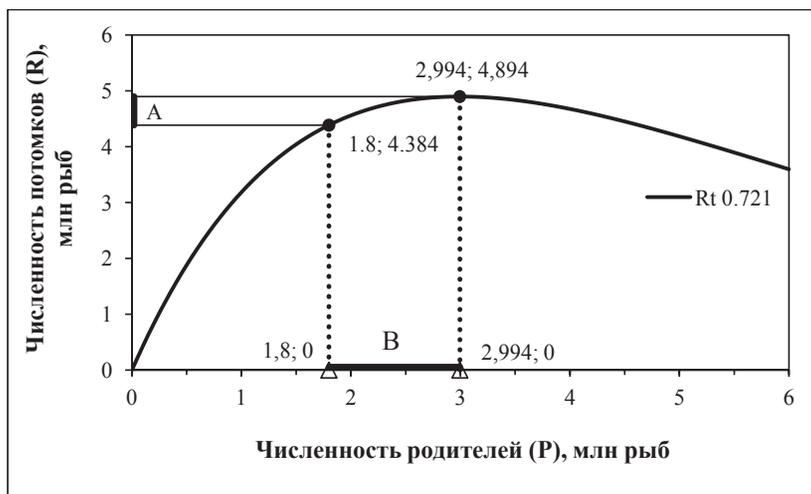


Рис. 8. Соотношение «дополнительных трат» и прибавки «урожая» при $P > P_{opt}$ (пояснения в тексте)

Fig. 8. Ratio of «additional expenditures» and «yield» increments for $P > P_{opt}$ (see explanation in the text)

С точки зрения формальной теории рыболовства пропуск на нерест рыб сверх оптимума нерационален, поскольку реальные «дополнительные затраты» (В) превышают потенциально возможную «дополнительную прибыль» (А) (рис. 8) и разность данных показателей тем больше, чем более пологой кривой описывается соотношение «запас–пополнение».

Каждому значению численности родителей (P_t) соответствует среднее расчетное значение численности потомков (R_t). Следовательно, оптимальную долю изъятия, соответственно и ориентиры управления промыслом, можно рассматривать как функцию численности потомков и как функцию численности родителей. Соответственно, по данным табл. 2 можно построить 2 типа графиков — $k_{opt}(R_t)$ и $k_{opt}(P_t)$, мы будем использовать второй тип (рис. 9, сплошная линия, данные приведены в табл. 2).

С позиции описанной стратегии фиксированного (оптимального для воспроизводства) остатка при прогнозе $R_t < P_{opt}$ целесообразен запрет промысла. Для данного урав-

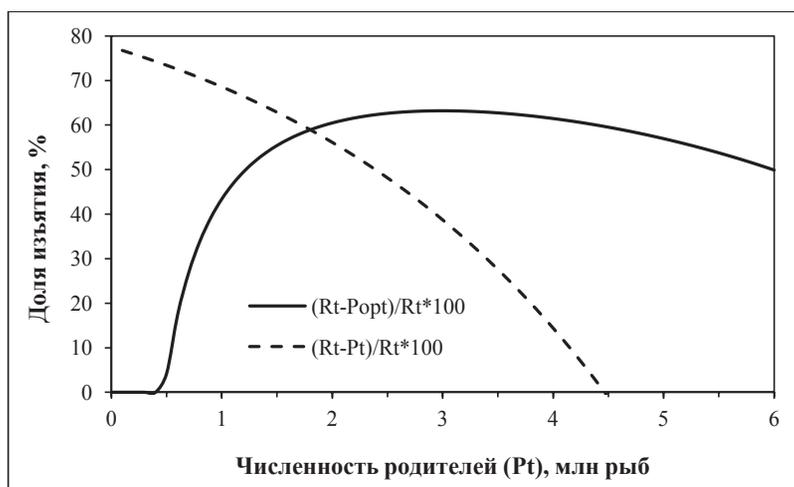


Рис. 9. Зависимость оптимальной (сплошная линия) и равновесной (пунктирная линия) доли изъятия прогнозируемой величины подхода от численности родителей

Fig. 9. Optimal (solid line) and equilibrium (dotted line) exploitation rate, as a portion of predicted recovery, in dependence on number of spawners

нения при численности родителей 0,50 млн рыб возврат в среднем должен составлять около 1,88 млн рыб (табл. 2), т.е. на 0,08 млн рыб больше оптимума, следовательно, при пропуске на нерест 0,50 млн рыб, в соответствии со стратегией фиксированного остатка, из числа потомков оптимально изъять $(R_t - P_{opt})/R_t \cdot 100$, т.е. $(1,88 - 1,80)/1,88 \cdot 100 = 4,2\%$ прогнозируемой величины запаса, при меньшей численности родителей целесообразен запрет промысла. В данном случае целевой ориентир по численности родителей равен P_{MSY} .

Согласно уравнению, выбранному для описания зависимости «запас–пополнение», расширенное воспроизводство ($R > P$) возможно при любых значениях $R_t < P_{opt}$ (см. рис. 6, 7), т.е. граничного ориентира запаса, ниже которого восстановление популяции невозможно, данная модель не предусматривает (при условии $P > 1$ и наличия рыб обоих полов). Согласно уравнению Рикера разовое или непродолжительное (в течение нескольких лет) изъятие части возврата при $R_t < P_{opt}$ теоретически не должно привести к уничтожению популяции, но увеличит время, необходимое для восстановления ее численности. В качестве формального граничного ориентира можно использовать значение исторического минимума численности родителей [Бабаян, 2000].

Однако целесообразность запрета при численности родителей меньше граничного ориентира не всегда согласуется с возможностью его осуществления. В таких случаях необходимо компромиссное решение, основанное на оценке рисков в связи с недостаточным пропуском производителей (компромиссная стратегия).

В качестве ориентира компромиссной стратегии при прогнозном значении численности потомков меньше оптимума ($R_t < P_{opt}$) можно рекомендовать изымать лишь «проценты» $(R_t - P_t)/R_t \cdot 100$ «по вкладам» (см. табл. 2). При этом остаток теоретически всегда будет равен начальному «вкладу» (P_t) (рис. 9, пунктирная линия), т.е. численность популяции должна сохранять стартовый уровень ($R_t = P_t$). При большем изъятии численность популяции должна уменьшаться, при меньшем — увеличиваться. Линию, соответствующую данной промысловой нагрузке, можно назвать равновесной или, при низком запасе, предельно допустимой.

Фигура, образованная пересечением рассматриваемых кривых (рис. 9), прилегающая к оси Y , накрывает область допустимых значений коэффициента эксплуатации прогнозируемой численности возврата (подхода) при $R_t < P_{opt}$ в соответствии с выбранной моделью и подобранными коэффициентами. Данные способы расчета ориентиров управления пригодны для любой формы зависимости численности потомков от численности родителей.

Отметим, что прогнозирование пополнения в области наблюдаемых значений численности родителей (см. рис. 6) вполне приемлемо, однако расчетные значения численности потомков и, соответственно, управленческих решений при малых значениях запаса зависят от вида используемого уравнения. В данном случае мы полагаемся лишь на то, что данная модель имеет теоретическое обоснование и традиционно используется для описания зависимости «запас–пополнение» для многих популяций лососей.

Новые данные

Предположим, что более длительные наблюдения позволили оценить соотношения численности родителей и потомков для большего диапазона изменчивости запаса. Дополним табл. 1 «новыми» данными (табл. 3, строки выделены, рис. 10, 11, точки выделены).

Таблица 3
Численность родителей (P), потомков (R) и расчетные значения численности потомков (R_t) гипотетической популяции тихоокеанских лососей и остатки уравнения (1)

Table 3

Number of parents (P), number of recruits (R), and predicted recruitment (R_t) for a hypothetical population of pacific salmon and residuals of Equation (1)

Год	P , млн рыб	R , млн рыб	R_t	Остатки ($R - R_t$)
1	0,796	2,040	2,517	-0,478
2	0,695	2,323	2,293	0,031
3	0,990	2,242	2,890	-0,648
4	0,735	2,275	2,385	-0,109
5	1,567	3,661	3,601	0,061
6	2,124	4,715	3,874	0,841
7	1,968	4,874	3,829	1,045
8	1,152	3,915	3,144	0,771
9	1,518	4,032	3,560	0,473
10	2,881	4,800	3,839	0,961
11	2,913	5,124	3,831	1,294
12	1,167	4,764	3,165	1,598
13	2,957	4,685	3,818	0,866
14	2,470	3,907	3,903	0,004
15	2,000	5,575	3,840	1,735
16	0,513	0,311	1,825	-1,514
17	0,331	0,699	1,270	-0,571
18	0,451	0,332	1,646	-1,314
19	0,701	1,222	2,306	-1,084
20	0,713	0,98	2,334	-1,354
21	0,522	0,833	1,850	-1,017
22	0,211	0,105	0,851	-0,746
23	0,709	1,403	2,325	-0,922
24	0,455	0,498	1,658	-1,160
25	4,998	1,712	2,769	-1,057
26	4,700	1,322	2,946	-1,624
27	3,502	2,900	3,608	-0,708
28	4,012	2,200	3,345	-1,145

Зависимость $R(P)$ с учетом «новых» данных также опишем традиционно используемым уравнением Рикера, стартовые значения коэффициентов те же, что и подобранные к неполному ряду данных из табл. 1. В этом случае уравнение имеет вид

$$R_t = 4,400 \cdot P \cdot \exp(-P/2,412). \quad (1)$$

Коэффициент детерминации уравнения равен 0,649, $F = 48,1$, $p < 0,01$, s.e. (стандартная ошибка уравнения) — 1,075 млн рыб.

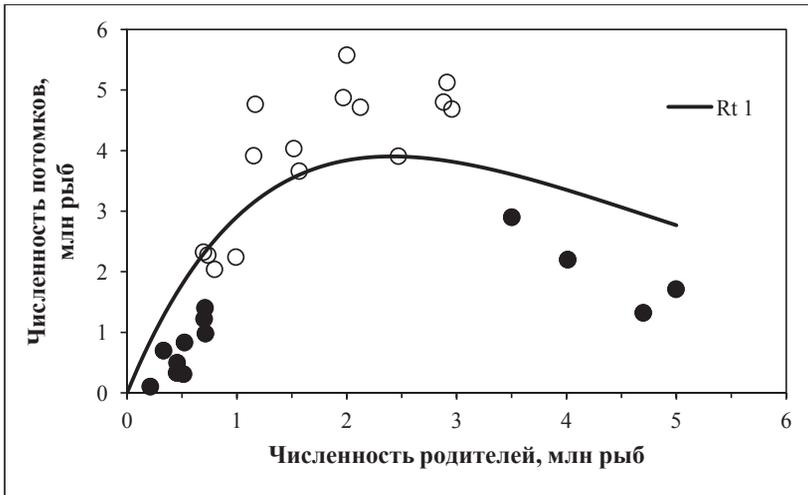


Рис. 10. Зависимость численности половозрелых потомков гипотетической популяции тихоокеанских лососей от численности родителей, дополненная новыми данными (черные точки), сглаженная уравнением (1)

Fig. 10. Dependence of adult progeny abundance on number of their parents for a hypothetical population of pacific salmon, with new data addition (black dots), smoothed using Equation (1)

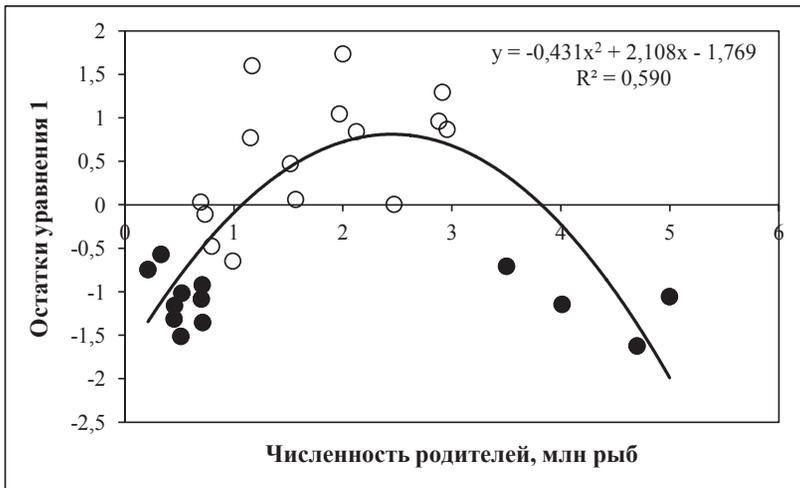


Рис. 11. Зависимость остатков уравнения (1) от численности родителей для дополненного ряда данных (черные точки)

Fig. 11. Residuals of Equation (1) in dependence on number of spawners, for the extended data series (new data are highlighted)

Рассчитаем теоретические значения численности потомков, остатки регрессии (табл. 3) и построим график зависимости численности потомков от численности родителей (рис. 10).

Результаты подгонки модели к полному ряду можно было бы признать удовлетворительными, если бы в зависимости остатков (табл. 3) от факториальной переменной (P) не был столь явно выражен параболический тренд (рис. 11). Расчетные значения численности потомков оказываются сильно завышенными при малых и больших значениях запаса и заниженными при средних его значениях, следовательно, модель Рикера для рассматриваемой популяции хотя и значима на относительно высоком уровне, но неприемлема для прогноза.

Отметим, что стремление пропускать на нерестилище оптимальное количество рыб теоретически (при прочих равных условиях) должно приводить к стабилизации

пополнения, что препятствует возможности анализа соотношения «запас–пополнение» во всем диапазоне «рабочей нагрузки» и, следовательно, разработке объективной стратегии управления промыслом.

К такому же эффекту (отсутствие наблюдений «пополнения» в области малых значений «запаса») может привести анализ соотношения «запас–пополнение» горбуши при разделении на линии четных и нечетных лет.

Депенсационный эффект

Меньшая, чем можно было ожидать, численность потомков при $P < 1$ млн рыб (рис. 10, 11) может быть связана с так называемым депенсационным эффектом. Чаще всего это явление объясняют повышенной смертностью потомков при низком уровне запаса. В некоторых случаях в зоне депенсации пополнение оказывается меньше численности родителей, т.е. имеет место «критическая депенсация» [Максименко, Антонов, 2003].

Расширенное воспроизводство в зоне критической депенсации невозможно, поэтому в популяциях, для которых характерно данное явление, существуют условия для объективного выделения граничного ориентира [Бабаян, 2000] по численности родителей — при их численности меньше граничного ориентира популяция деградирует. Для описания зависимости «запас–пополнение» при наличии депенсационного эффекта можно использовать уравнение, предложенное Рейшем с соавторами в 1985 г. [Максименко, Антонов, 2003]:

$$R = a \cdot P^\gamma \cdot \exp(-P/b). \quad (2)$$

При значении коэффициента γ , равном 1, данное уравнение идентично уравнению Рикера. С его увеличением уменьшаются расчетные значения численности потомков при низких и высоких значениях запаса — кривая воспроизводства становится более островершинной, в случае наличия критической депенсации значение данного коэффициента значительно больше 1.

Для набора данных, приведенных в табл. 3, значения коэффициентов уравнения (2) составили: $a = 9,877 \pm 1,434$; $\gamma = 2,665 \pm 0,272$; $b = 0,792 \pm 0,089$ (рис. 12). Скорректированный коэффициент детерминации равен 0,899; $F = 111,3$; $p < 0,0001$.

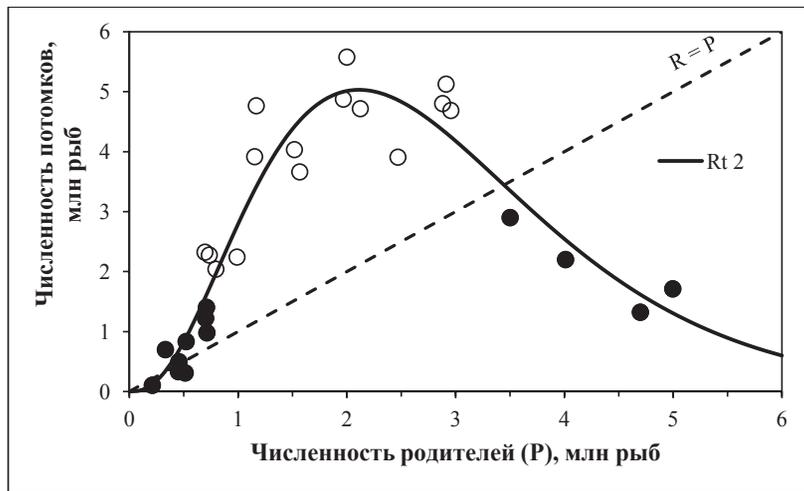


Рис. 12. Зависимость численности половозрелых потомков гипотетической популяции тихоокеанских лососей (табл. 3) от численности родителей, сглаженная уравнением (2)

Fig. 12. Dependence of adult progeny abundance on number of their parents for a hypothetical population of pacific salmon (Table 3), smoothed using Equation (2)

Аналогично тому, как выше рассчитывали остатки уравнения (1), рассчитаем остатки уравнения (2) и проведем их анализ (табл. 4) с использованием пакета анализа данных Excel (описательная статистика). Кроме выводимых стандартных данных,

необходимо рассчитать ошибки показателей эксцесса и асимметрии (для вычисления значений T -критериев). Значения ошибок можно рассчитать по упрощенным формулам $S_{Ex} = \sqrt{\frac{24}{n+5}}$; $S_{As} = \sqrt{\frac{6}{n+3}}$, где n — число наблюдений (функция «счет»). Значения T -критериев находятся по отношению значений критериев асимметрии и эксцесса к их ошибкам. Нулевая гипотеза (показатели асимметрии и эксцесса равны 0) для обоих показателей отвергается при значениях T -критерия больше 3. При расчетных значениях данного критерия, близких к 3, лучше использовать более точные формулы или более чувствительные критерии [Лакин, 1990].

Таблица 4

Анализ остатков уравнений (1) и (2)

Table 4

Analysis of residuals for equations (1) and (2)

Показатель	Уравнение	
	1	2
Среднее	-0,206	-0,011
Стандартная ошибка	0,191	0,105
Стандартное отклонение	1,013	0,555
Дисперсия выборки	1,026	0,308
Эксцесс (Ex)	-1,095	-0,230
Асимметричность (As)	0,441	0,484
Счет (n)	28	28
S_{Ex}	0,853	0,853
S_{As}	0,440	0,440
T_{Ex}	-1,285	-0,270
T_{As}	1,002	1,101

Полученные результаты свидетельствуют о том, что распределение остатков обоих уравнений не сильно отличается от распределения по нормальному закону (T_{Ex} и $T_{As} < 3$). Поскольку наименьшей дисперсией остатков обладает уравнение (2), остановим выбор на этом уравнении, но сначала построим график зависимости остатков уравнения (2) от факториальной переменной (P) (рис. 13).

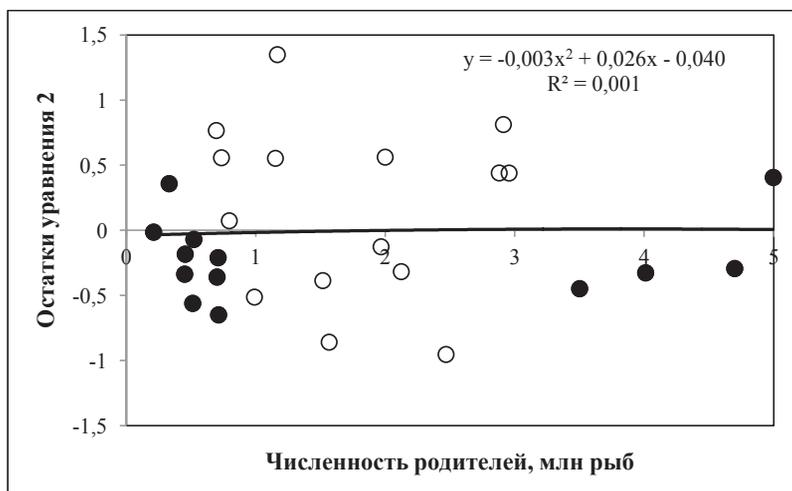


Рис. 13. Зависимость остатков уравнения (2) от численности родителей

Fig. 13. Residuals of Equation (2) in dependence on number of spawners

Тренд изменчивости остатков уравнения (2) по отношению к численности родителей (рис. 13), в отличие от остатков уравнения 1, не выражен, коэффициент детер-

минации с 0,59 (см. рис. 11) уменьшился практически до 0. Следовательно, уравнение (2) следует предпочесть уравнению (1). Предположим, что его будем использовать для прогноза пополнения, составим таблицу, аналогичную табл. 2 (табл. 5, приведена фрагментарно).

Таблица 5
Значения пополнения, рассчитанные по уравнению (2) при заданных значениях запаса (P_t), и расчет доли изъятия

Table 5
Recruitment values calculated using Equation (2) for certain stock (P_t) and estimation of exploitation rate

P_t , млн рыб	R_t , млн рыб	$R_t - P_t$, млн рыб	Доля изъятия пополнения, k^*	
			Оптимальная: $(R_t - P_{opt})/R_t \cdot 100, \%$	Равновесная: $(R_t - P_t)/R_t \cdot 100, \%$
0,3	0,273	0,000	0,0	0,0
0,4	0,519	0,119	0,0	22,9
0,5	0,828	0,328	0,0	39,6
0,6	1,187	0,587	0,0	49,4
0,7	1,577	0,877	0,0	55,6
0,8	1,985	1,185	9,3	59,7
0,9	2,394	1,494	24,8	62,4
1,7	4,749	3,049	62,1	64,2
1,8	4,874	3,074	63,1	63,1
1,9	4,962	3,062	63,7	61,7
2	5,014	3,014	64,1	60,1
2,1	5,033	2,933	64,2	58,3
2,2	5,021	2,821	64,2	56,2
3,3	3,689	0,389	51,2	10,5
3,4	3,521	0,121	48,9	3,4
3,5	3,352	0,000	46,3	0,0
4,4	1,980	0,000	9,1	0,0
4,5	1,853	0,000	2,9	0,0
4,6	1,732	0,000	0,0	0,0

* Отрицательные значения расчетных долей изъятия заменены на 0.

Согласно полученным результатам, максимальное пополнение более вероятно ожидать не при нересте 3,0 млн рыб (см. табл. 2) и не при нересте 2,4 млн рыб (коэффициент b уравнения (1)), а при нересте около 2,1 млн рыб (табл. 5, $R_t - P_t = 5,033$ млн рыб). Для нереста оптимально пропускать (P_{opt} или P_{MSY}) 1,8 млн рыб, поскольку прирост «урожая» (табл. 5, $R_t - P_t$) при таком пропуске максимален ($MSY = 3,074$ млн рыб). Прибавочное воспроизводство возможно в интервале численности родителей 0,4–3,4 млн рыб, только в данном интервале значений «пополнение» больше «запаса» ($R_t - P_t > 0$).

Для реализации оптимальной для тихоокеанских лососей стратегии фиксированного остатка при численности родителей менее 0,8 млн рыб рационален запрет промысла потомков, поскольку их прогнозируемая численность недостаточна для реализации концепции MSY . По этой же причине (табл. 5, $R_t - P_t < P_{MSY}$; $R_t - P_t < 0$) рационален запрет промысла потомков, если численность их родителей больше 4,5 млн рыб.

При неизбежности реализации компромиссной стратегии (открытие промысла при прогнозируемой численности потомков меньше численности оптимального остатка), как и прежде (см. раздел «Модель Рикера»), целесообразно ориентироваться на значения равновесной доли изъятия как на предельно допустимую степень эксплуатации. При такой доле изъятия прогнозируемая численность потомков равна численности родителей.

Согласно уравнению (2), реализация компромиссной стратегии возможна при численности родителей в диапазоне 0,4–3,4 млн рыб (табл. 5, рис. 14), вне данного диапазона «запаса» «пополнение» прогнозируется меньше численности родителей (табл. 5), но при численности родителей в диапазоне 1,8–4,5 млн рыб численность потомков больше, чем необходимо для оптимального заполнения нерестилищ ($R_t 2 > P_{MSY}$), т.е. соблюдаются условия для реализации оптимальной стратегии.

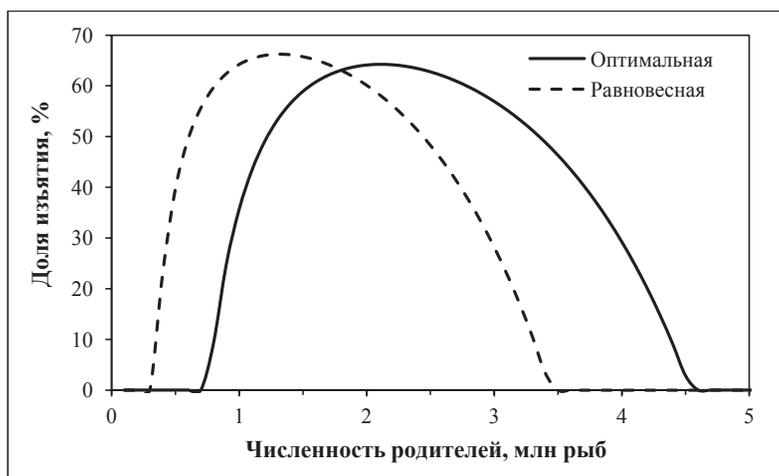


Рис. 14. Зависимость оптимальной и равновесной доли изъятия прогнозируемой величины подхода от численности родителей (по уравнению (2))

Fig. 14. Optimal and equilibrium exploitation rate, as a portion of predicted recovery, in dependence on number of spawners, case of Equation (2)

Следовательно, использование компромиссной стратегии оправдано лишь в интервале численности родителей 0,4–1,8 млн рыб (рис. 14), при этом доля изъятия (%) не должна превышать предельно допустимое значение, равное $(R_t 2 - P_t) / R_t 2 \cdot 100$, ограниченное пунктирной линией на рис. 14.

Главный результат использования более адекватной модели состоит в изменении ориентиров промысла с использованием как оптимальной, так и компромиссной стратегии (см. рис. 9 и 14) — более «щадящий» режим предполагается и при дефиците и при избытке производителей. Рассмотренные примеры наглядно демонстрируют риски выбора аппроксимирующей функции при отсутствии наблюдений во всем диапазоне изменчивости запаса, причем наибольший риск связан с принятием ошибочных управленческих решений на основе неадекватной модели.

Необходимо отметить, что рассмотренные результаты нельзя абсолютизировать, поскольку доверительные интервалы, в которых находятся средние значения коэффициентов уравнений, довольно большие. Это касается и оценки величины оптимального пропуска, т.е. целевого ориентира [Бабаян, 2000]. Поскольку интервальное оценивание антагонистично по отношению к требованиям по разработке мер регулирования промысла, вынужденно ориентируемся на средние значения оценок. Учитывая «размытые» границы ориентиров промысла, при их оценке для лососей более логично было бы использовать не количественные, а качественные индикаторы [Буяновский, 2012].

Отметим также, что в «чистом виде» данные рекомендации применимы только к горбуше, у видов с более сложной возрастной структурой половозрелая часть популяций представлена рыбами разных поколений, низкая численность потомков одного из них может оказаться не критичной для популяции в целом, поэтому они более устойчивы к вариациям численности родителей. Для корректного использования аналогичных рекомендаций в отношении видов со сложной возрастной структурой необходимо ориентироваться на суммарную прогнозную численность потомков, возвращающихся на нерест в каждом конкретном году.

Депенсационный характер связи «запас–пополнение» — довольно распространенное явление [Хилборн, Уолтерс, 2001], хотя его причины плохо изучены. Обычно их объясняют на основе гипотез о взаимодействии в системе отношений «хищник–жертва» либо о степени эффективности использования ресурсов поколениями разной мощности [Бигон и др., 1989], т.е. априори предполагается, что в основе явления лежит повышенная смертность малочисленных поколений, преимущественно на ранних этапах жизненного цикла [Максименко, Антонов, 2003].

С одной стороны, для прогноза предпочтительнее использовать модель Рикера, имеющую теоретическое обоснование (уравнение (1)), с другой — более адекватное для данного случая уравнение (2), к тому же более соответствующее бережному отношению к ресурсам. Для разрешения данного противоречия рассмотрим, достаточно ли хорошо обоснованы механизмы реализации модели Рикера, в частности обязательно ли плотностно-зависимая выживаемость поколения должна описываться экспоненциальным уравнением.

Механизмы формирования «куполообразных кривых» «запас–пополнение»

Механизм формирования соотношения «запас–пополнение» У.Е. Рикер [1979] объяснял сочетанием прямой зависимости начальной численности потомков от численности родителей и экспоненциальной убыли выживаемости потомков в связи с ростом их плотности. Он полагал, что влияние плотности родительского стада на пополнение обычно проявляется через плотность икры или личинок, которые оно производит, в то время как на выживание последних влияет зависящая от плотности конкуренция за пищу или пространство, компенсаторное хищничество и т.д. [Рикер, 1979].

Однако зависимость начальной численности потомков тихоокеанских лососей от численности родителей во многих случаях [Wickett, 1958; Hunter, 1959; Гриценко, 2002; Каев et al., 2007; Островский, Пономарев, 2009а; Островский, 2011–2014а, 2018; и др.] наиболее адекватно описывается уравнениями, в графическом отображении имеющими вид купола, а не прямой линии. Подобный пример приведен на рис. 15. Поскольку сеголетки горбуши скатываются в море практически сразу после выхода из нерестовых бугров, часто с остатками желточного мешка, вполне очевидно, что факторы, определяющие форму кривой, могут действовать еще до выклева личинок, т.е. до начала теоретически возможной конкуренции за пищу, пространство или элиминации хищниками.

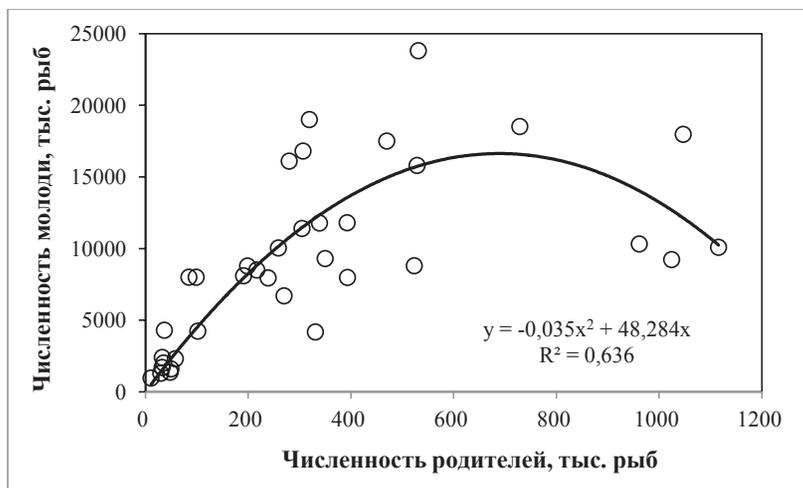


Рис. 15. Зависимость численности покатной молоди горбуши р. Иска от численности родителей, нерестившихся в 1970–2006 гг.

Fig. 15. Dependence of downstream migration of pink salmon juveniles in the Iska River on number of their parents spawned in 1970–2006

Немногочисленные примеры зависимости выживаемости икры лососей (рождаемости) от плотности производителей [Островский, 1998; Островский, Семенченко, 2002а] свидетельствуют о том, что по мере увеличения численности родителей рождаемость уменьшается в некоторых случаях по кривой, близкой к экспоненциальной. Именно в таких случаях зависимость начальной численности поколений от численности родителей (рис. 15) может быть описана уравнением Рикера. Следовательно, одной из возможных причин низких возвратов потомков от нереста избыточного количества производителей может быть низкая рождаемость (выживаемость икры), а не высокая смертность потомков на более поздних стадиях жизненного цикла.

Для того чтобы ответить на вопрос о том, всегда ли рождаемость убывает по закону, близкому к экспоненциальному, необходимо знать причины ее убыли. Ранняя история исследования данного вопроса хорошо изложена в работе В.Я. Леванидова [1964]. Позже автор сделал вывод, что представления о резком уменьшении абсолютного количества мальков вследствие увеличения числа нерестующих рыб не подтверждаются фактическими материалами и должны быть признаны ошибочными [Леванидов, 1969].

Основным фактором, снижающим выживаемость икры при переполнении нерестилищ, В.Я. Леванидов [1964], как и многие другие исследователи, считал перекапывание нерестовых бугров, действием этого фактора можно было объяснить уменьшение относительного, но не абсолютного количества молоди. Действительно, если выкопанная икра погибает, а нерестовая площадь вновь «засеивается», тогда максимальное количество отложенной икры на данной площади можно считать постоянным, не зависящим от количества «перекапываний». Этой же точки зрения придерживался и Г.В. Никольский [1974], хотя он и предполагал, что теоретически отрицательное влияние избытка производителей на нерестилищах, как и у наземных позвоночных, может осуществляться на основе нейрогуморальных механизмов, но отмечал, что этот аспект плотностной регуляции еще не изучен.

Как показали исследования конца прошлого века, это предположение оказалось верным — эффективность размножения тихоокеанских лососей, как и всех территориальных животных, действительно убывает с ростом плотности производителей под действием стрессовых гормонов. Они вырабатываются в результате плотностного стресса, крайней формой которого является отказ от нереста [Островский, Семенченко, 1985; Семенченко, 1985, 1988; Паренский, 1989, 1992; Подлесных, Пашенко, 1997; Подлесных, 2000; и др.].

Попытаемся представить, как выживаемость икры может быть связана с плотностью производителей. Предположим, что площадь нерестилища постоянна, что всем производителям данного вида рыб для нормального нереста необходима одинаковая площадь, а конкуренция возникает только при ее дефиците. В таком случае в некотором диапазоне низких значений численности производителей, пока не заняты все пригодные для нереста участки, конкуренция ослаблена, выживаемость икры, при прочих равных условиях, должна быть относительно постоянной и максимальной. С дальнейшим ростом численности производителей выживаемость икры должна уменьшаться, а при их избытке стремиться к 0.

Перечисленными свойствами обладает уравнение $Y = 1 - \exp(-b/X)$, которое часто используется в физической химии и количественной биологии [Ивлев, 1955; Кругиус и др., 1969; Скалецкая, 1988]. Применительно к рассматриваемому нами случаю величина Y обозначает степень удовлетворения потребностей в ресурсе, т.е. отношение реально используемой площади гнезда к максимально необходимой, которую рыбы занимают при отсутствии конкуренции; коэффициент b — мера ресурса, в нашем случае он характеризует максимальную численность производителей, которые могут отнереститься на данном нерестилище при отсутствии конкуренции; X — факториальная переменная (численность родителей, популяционная плодовитость, мера запаса, $X > 0$).

По мере увеличения запаса степень удовлетворения потребностей в ресурсе (Y) уменьшается, однако скорость снижения этого показателя может отличаться от скорости снижения выживаемости икры, поскольку на отрицательное влияние стрессовых

гормонов накладывает результат вытеснения части конкурентов на малопригодные для нереста участки. Многие реакции живых систем различного уровня организации невозможно интерпретировать без привлечения понятия о пороговом эффекте [Решетников и др., 1990]. Наличие такого эффекта можно учесть, дополнив исходное уравнение коэффициентом c , формализовав гипотезу о зависимости выживаемости икры от плотности рыб на нерестилище в виде $S_0 = 1 - \exp(-(b/P)^c)$, где S_0 — плотностно-зависимая выживаемость икры (вероятность выживания икры, рождаемость).

Умножив вероятность выживания икры (S_0) на популяционную плодовитость, можно рассчитать начальную численность поколения (N_0). При относительно постоянном соотношении полов и индивидуальной абсолютной плодовитости самок популяционная плодовитость прямо пропорциональна численности родителей, в таком случае начальную численность поколения можно описать уравнением

$$N_0 = a \cdot P (1 - \exp(-(b/P)^c)), \quad (3)$$

где a — коэффициент, характеризующий среднюю численность мальков, приходящихся на одного родителя при численности родителей, стремящейся к минимальной (2 экз. при соотношении полов 1 : 1).

Свойства данной модели рассмотрим на примере абстрактной популяции, в которой объем ресурса (b) примем равным 1, т.е. выживаемость икры (рождаемость) опишем уравнением $S_0 = 1 - \exp(-(1/P)^c)$. При $c < 1$ увеличение плотности производителей (или популяционной плодовитости) не компенсируется снижением рождаемости (рис. 16), начальная численность поколения ($S_0 \cdot P$) монотонно увеличивается.

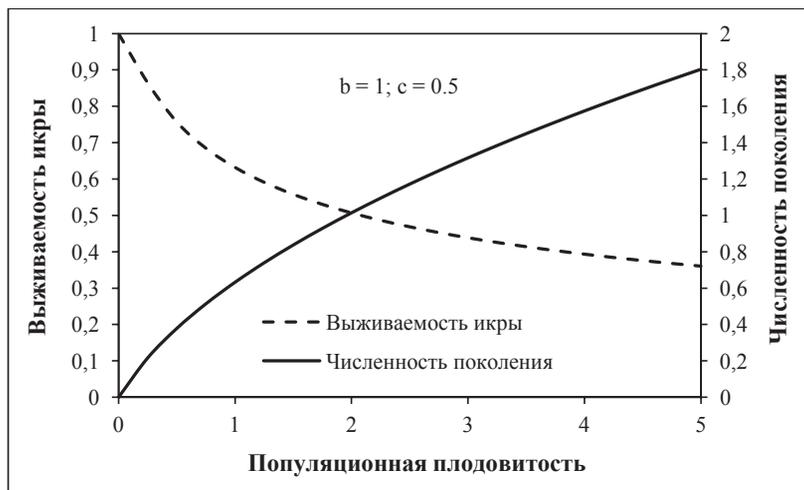


Рис. 16. Зависимость рождаемости и начальной численности поколения модельной популяции тихоокеанских лососей от популяционной плодовитости при $b = 1$, $c = 0,5$

Fig. 16. Reproduction rate and initial year-class strength for modeled population of pacific salmon in dependence on population fecundity, if $b = 1$ and $c = 0.5$

При $c = 1$ (рис. 17) выживаемость икры строго контролируется площадью нерестилища — увеличение численности конкурентов полностью компенсируется снижением выживаемости икры, начальная численность поколения стремится к b , т.е. к 1. В данном случае поведение модели аналогично поведению модели Бивертон-Холта [Beverton, 1994].

При $c > 1$ и низкой плотности популяции конкуренция отсутствует: вероятность выживания, определяемая численностью родителей, равна 1.

С ростом запаса конкуренция обостряется, и выживаемость икры резко уменьшается. При сверхвысокой численности родителей рождаемость столь низка, что ее влияние превосходит влияние любого увеличения численности родителей, абсолютная численность поколения снижается (рис. 18). В этом случае поведение модели аналогично поведению модели У.Е. Рикера [1979].

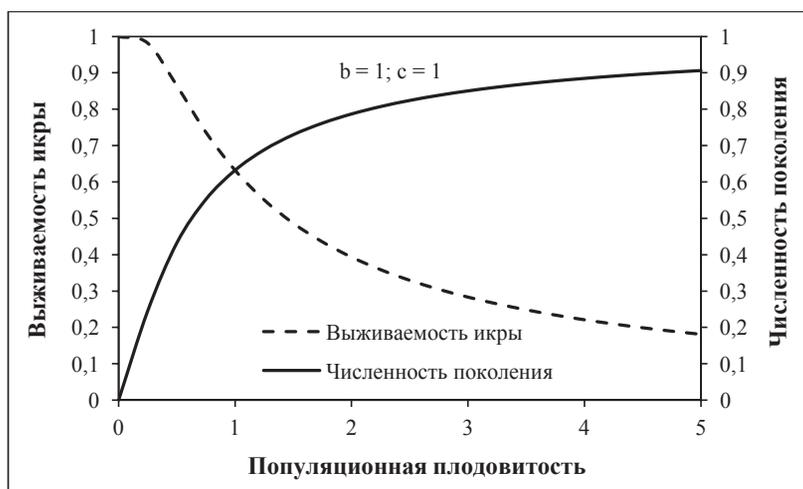


Рис. 17. Зависимость рождаемости и начальной численности поколения модельной популяции тихоокеанских лососей от популяционной плодовитости при $b = 1$, $c = 1$

Fig. 17. Reproduction rate and initial year-class strength for modeled population of pacific salmon in dependence on population fecundity, if $b = 1$ and $c = 1$

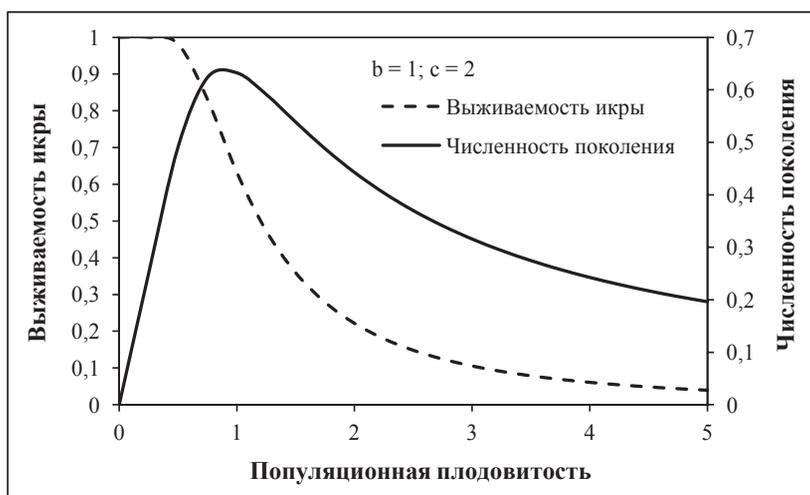


Рис. 18. Зависимость рождаемости и начальной численности поколения модельной популяции тихоокеанских лососей от популяционной плодовитости при $b = 1$, $c = 2$

Fig. 18. Reproduction rate and initial year-class strength for modeled population of pacific salmon in dependence on population fecundity, if $b = 1$ and $c = 2$

Таким образом, предлагаемое уравнение достаточно универсально для описания разнообразных последствий конкуренции — неполной компенсации (см. рис. 16), полной (рис. 17) и сверхкомпенсации (рис. 18). Протяженность участка кривой, на котором плотностно-зависимая выживаемость икры равна 1 (рис. 16–18), по-видимому, зависит от специфики нерестилищ. Нерестовая площадь неравноценна по качеству, что порождает асимметричную конкуренцию [Бигон и др., 1989] — наиболее напряженная борьба должна наблюдаться за обладание лучшими участками, поэтому снижение рождаемости может происходить задолго до того, как рыбы равномерно распределятся по всему нерестилищу. К тому же стрессу подвергаются и рыбы, имеющие гнездовую территорию хорошего качества, которую пытаются занять рыбы, не удовлетворенные качеством свободных участков.

Соотношение площадей лучших, второстепенных и малопригодных участков уникально для каждого нерестилища и, вероятно, непостоянно во времени, что должно

порождать межгодовую изменчивость плотностно-зависимой выживаемости икры даже на одном и том же нерестилище. Таким образом, в предлагаемой модели плотностно-зависимая скорость уменьшения рождаемости зависит от степени удовлетворения рыб в ресурсе, которая определяется потребностью рыб в свободной нерестовой площади и ее наличием, а также от меры чувствительности особей к раздражителю (плотность) и от соотношения площадей нерестилищ, различающихся по их качеству в отношении воспроизводства.

Если смертность потомков слабо зависит от их плотности, тогда зависимость «запас–пополнение» будет представлять «уменьшенную по высоте копию» зависимости начальной численности поколения от численности родителей. Соответственно, уравнение (3) применительно к соотношению «запас–пополнение» представим в виде

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

Применительно к материалам, представленным в табл. 3, значения коэффициентов составляют: $a = 2,564$; $b = 2,817$; $c = 3,691$. Регрессия значима с вероятностью более 99 % ($F = 75,6$), влиянием плотности рыб объяснимо 85,8 % дисперсии численности потомков, что почти на 21 % больше, чем уравнением Рикера (1).

Согласно уравнению (4), при низкой численности родителей конкуренция за участки для постройки гнезд отсутствует, численность потомков прямо пропорциональна численности родителей (рис. 19). Однако и без анализа остатков вполне очевидно, что при численности родителей меньше 1 млн рыб фактическая численность потомков меньше расчетной, поэтому при выборе аппроксимирующей функции для данного материала предпочтение следует отдать уравнению (2).

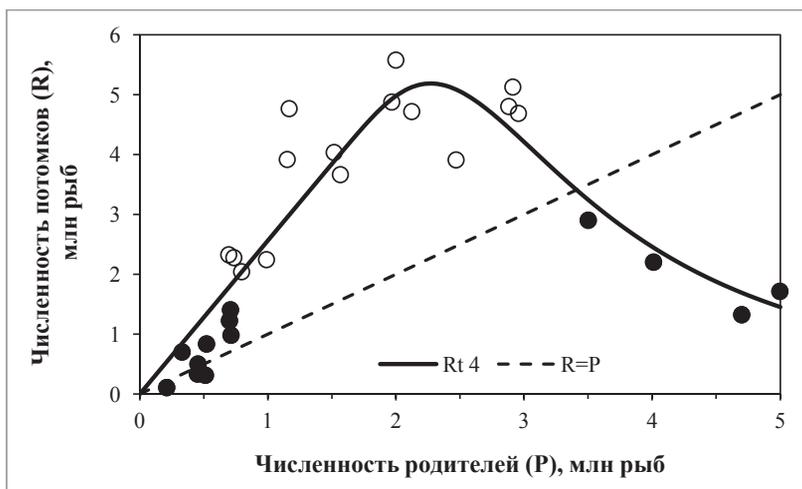


Рис. 19. Зависимость численности половозрелых потомков гипотетической популяции тихоокеанских лососей от численности родителей (см. табл. 3), сглаженная уравнением (4)

Fig. 19. Dependence of adult progeny abundance for a hypothetical population of pacific salmon on number of their parents (see Table 3), smoothed using Equation (4)

Регрессионный анализ не дает ответа на вопрос о причинах меньших возвратов при низком «запасе» по сравнению с ожидаемыми. Можно лишь предположить, что такой эффект может наблюдаться при завышении оценок численности родителей, особенно когда их численность низка. Например, часть рыб, пропущенных на нерестилища, может изыматься после их учета (нелегальный вылов, хищники), рыбы могут неравномерно распределиться по нерестилищам или не могут полностью реализовать репродуктивный потенциал (травмы, снижение вероятности нахождения полового партнера).

Таким образом, один и тот же набор данных можно описать разными вариантами моделей, приводящих к несколько различным результатам. Основное требование к выбору модели — адекватность описания данных. Выбор окончательного варианта

модели из нескольких, несущественно различающихся по качеству описания материала, зависит от конкретных целей. Так, если для прогноза численности потомков в области средних значений запаса приемлемо любое из рассмотренных уравнений, то при низких значениях запаса лучше воспользоваться уравнением (2), поскольку оно приводит к более реалистичной оценке соотношения «запас–пополнение» и, соответственно, к более щадящему режиму промысла потомков при малой численности родителей.

Компенсаторная смертность

Предположим, что в отношении гипотезы о росте компенсаторной смертности потомков с ростом их численности Рикер был прав: наибольшая депрессия пополнения из-за повышенной смертности потомков наблюдается при наибольшей их начальной численности. Однако в некоторых случаях численность потомков максимальна не при наибольшей, а при средней численности родителей (рис. 15). В таких случаях именно при средней, а не максимальной численности родителей выживаемость молоди должна быть наименьшей. Первично одновершинная кривая «запас — численность молоди» ко времени формирования пополнения может стать уплощенной, плосковершинной или даже двухвершинной, в зависимости от силы влияния компенсаторной смертности.

Схема трансформации куполообразной кривой «запас–молодь» гипотетической популяции лососей в двухвершинную кривую «запас–пополнение» продемонстрирована на рис. 20 и 21. Причина низкой численности молоди при низкой численности родителей тривиальна, при высокой она низка по причине низкой рождаемости (рис. 20).

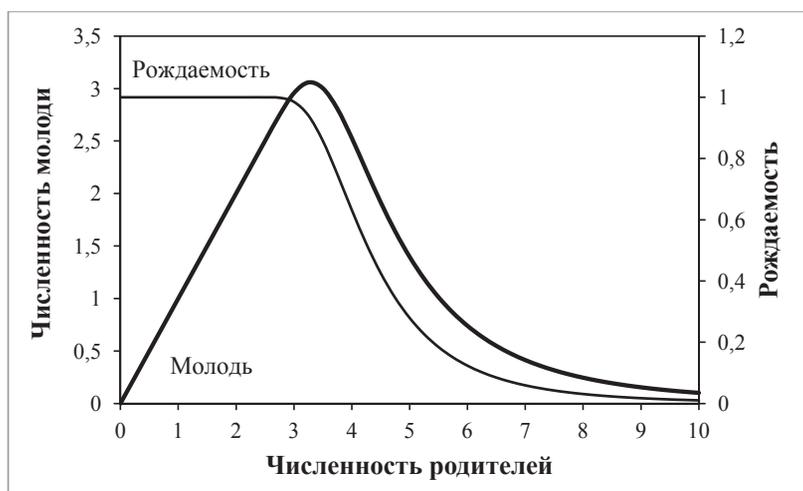


Рис. 20. Зависимость выживаемости икры (рождаемость) и численности молоди от численности родителей гипотетической популяции лососей

Fig. 20. Dependence of eggs survival and juveniles abundance on number of spawners for a hypothetical population of pacific salmon

При низкой численности молоди, наблюдаемой как при дефиците, так и при избытке производителей (рис. 20), ее плотностно-зависимая выживаемость максимальна (рис. 21), при средних значениях — минимальна. В итоге кривая «запас–пополнение» наиболее сильно деформируется при среднем запаса, приобретая двухвершинный вид.

В отличие от одноциклового модели Рикера «запас — выживаемость молоди — пополнение», модель, предполагающая формирование двухвершинной кривой, включает 2 цикла: «запас — рождаемость — численность молоди» и «численность молоди — выживаемость — пополнение».

Принципиальное отличие данной модели от модели Рикера состоит в том, что линия равновесного воспроизводства может пересекать кривую «запас–пополнение» в нескольких точках. Циклические изменения численности популяций с таким типом

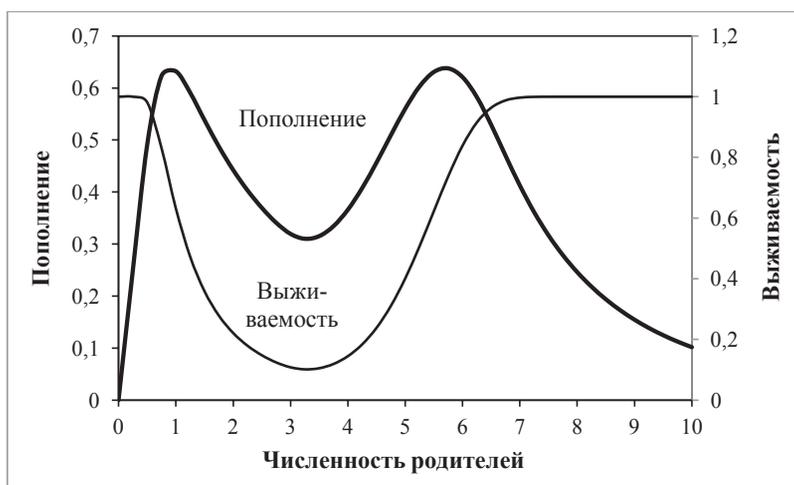


Рис. 21. Зависимость выживаемости молоди и численности пополнения от численности родителей

Fig. 21. Dependence of juveniles survival and recruits abundance on number of spawners

кривых пополнения и резкая смена уровня воспроизводства могут происходить даже в абсолютно неизменной среде [Шапиро, Бронеvский, 1988; Бигон и др., 1989; Островский, Пономарев, 2009б].

Немного истории

Проблема динамики численности популяций с несколькими точками равновесия широко обсуждалась во второй половине прошлого века [Neave, 1953; Ricker, 1962; Засосов, 1969; Paulik, 1973; Бигон и др., 1989; и др.].

Рикер [Ricker, 1962] отмечал, что если бы зависимость численности потомков от численности родителей для горбуши в графическом представлении имела вид бимодальной кривой, то различия урожайности поколений четных и нечетных лет данного вида рыб были бы легко объяснимы. Позже, рассматривая концепцию Полика [Paulik, 1973], объясняющую гипотетические механизмы формирования таких кривых воспроизводства, У.Е. Рикер [1979] писал, что умозрительные концепции ... могут показаться очень интересными, однако требуется постоянная бдительность, чтобы отличить фактические результаты от надуманных, поскольку конкретные примеры подобных соотношений не были известны. Примеры для других видов животных уже известны, но точно не известны механизмы формирования подобных кривых [Бигон и др., 1989].

В настоящее время известны факты, подтверждающие снижение репродуктивного успеха лососей в результате влияния конкурентных отношений за обладание нерестовой территорией, выявлены этологические, нейрогуморальные и физиологические механизмы данного явления [Островский, Семенченко, 1985; Семенченко, 1988; Паренский, 1989, 1992; Подлесных, Пашенко, 1997; Подлесных, 2000; и др.]. В итоге кривая воспроизводства для стадии покатной миграции может иметь куполообразную форму, что подтверждается как по косвенным признакам, таким как рост молоди, возраст смолтификации, численность кормовых организмов (жертва) в зависимости от численности молоди лососей (хищник) [Островский, 1997, 1998; Островский, Семенченко, 2001, 2002а; и др.], так и прямыми результатами учета численности покатной молоди [Wickett, 1958; Hunter, 1959; Гриценко, 2002; Каев et al., 2007; Островский, Пономарев, 2009а; Островский, 2011–2014а, 2018; и др.].

Возможность депрессии кривой пополнения при среднем запасе также иногда выявляется по косвенным признакам, например по форме кривой $R(P)$, сглаженной полиномом более 2-го порядка [Островский, 2005, 2014б]. При малом числе наблю-

дений пониженная численность потомков в области средних значений запаса может быть связана с влиянием случайных факторов или ошибками измерений. Для таких случаев желательно провести дополнительные исследования, например проанализировать зависимость численности покатной молоди от численности родителей. Если зона депрессии кривой пополнения совпадает или близко расположена к зоне максимальной численности молоди, как, например, для нерки оз. Дальнего [Островский, Семенченко, 2002б] или для горбуши Охотского района [Островский, Пономарев, 2009а], вполне возможно, что она обусловлена именно плотностно-зависимой смертностью молоди.

О неслучайном характере депрессии кривой пополнения при среднем запаса может свидетельствовать и изменчивость размерного состава рыб. Если смертность молоди связана с конкуренцией за пищу, то наименьшие размеры тела должна иметь одновозрастная молодь, происходящая от нереста среднего количества родителей как, например, у нерки оз. Дальнего [Островский, 1998].

Двухцикловая модель «запас–пополнение»

Траектория снижения выживаемости молоди как реакция на ее численность неизвестна. Вслед за Рикером можно предположить, что она убывает в соответствии с экспоненциальным законом, но лучше с этой целью использовать уравнение, аналогичное описанию плотностно-зависимой смертности икры (S_0), поскольку им можно описать различные варианты кривых убыли: $S_1 = 1 - \exp(-(d/N_0)^e)$, где S_1 — плотностно-зависимая выживаемость молоди; N_0 — ее начальная численность ($N_0 > 0$); d, e — коэффициенты. Коэффициент d характеризует меру ресурса, отражающую количество молоди, которое он способен обеспечить, не снижая плотностно-зависимую выживаемость, коэффициент e характеризует скорость уменьшения плотностно-зависимой выживаемости молоди по мере увеличения ее численности.

Соответственно, количество рыб, доживших до половозрелого состояния (R), должно описываться двухцикловым уравнением, включающим произведение популяционной плодовитости на вероятность выживания икры (S_0) и на вероятность выживания потомков в связи с их численностью (S_1):

$$R = E \cdot S_0 \cdot S_1 = N_0 \cdot S_1 = N_0 (1 - \exp(-(d/N_0)^e)) = a \cdot P (1 - \exp(-(b/P)^c)) \times (1 - \exp(-(d/(P (1 - \exp(-(b/P)^c))))^e)).$$

Для нерки оз. Дальнего, которая проводит в пресной воде несколько лет, двухвершинный характер кривой «запас — численность потомков» выявляется уже на стадии миграции в море [Островский, Семенченко, 2002б], для горбуши Охотского района — на стадии возврата рыб из моря [Островский, Пономарев, 2009а]. Эта же зависимость, по крайней мере на феноменологическом уровне, приемлема для описания зависимости «запас–пополнение» амурской горбуши [Островский, 2005, 2014б].

Рассмотрим пример использования данной модели для описания зависимости «запас–пополнение» горбуши Охотского района. Принципиальная схема формирования пополнения горбуши в Охотском районе по данному уравнению продемонстрирована на рис. 20 и 21. Предварительно было установлено, что зависимость численности покатной молоди от численности родителей наиболее хорошо описывается уравнением

$$N_0 = \exp(a \cdot P (1 - \exp(-(b/P)^c))) - 1,$$

поэтому исходное двухцикловое уравнение записали в виде

$$R = (\exp(a \cdot P (1 - \exp(-(b/P)^c))) - 1) (1 - \exp(-(d/(\exp(a \cdot P (1 - \exp(-(b/P)^c))) - 1))^e)). \quad (5)$$

Скорректированный коэффициент детерминации уравнения (5), для 26 пар данных по количеству родителей и потомков, при значениях коэффициентов $a = 1,173$; $b = 6,085$; $c = 7,186$; $d = 12,139$; $e = 1,339$ составил 0,829 (рис. 22), что приблизительно на 20 % больше, чем в описании этих же данных уравнением Рикера. Регрессия значима с вероятностью более 99 % ($F = 25,4$), остатки распределены относительно 0 в соответствии с законом нормального распределения.

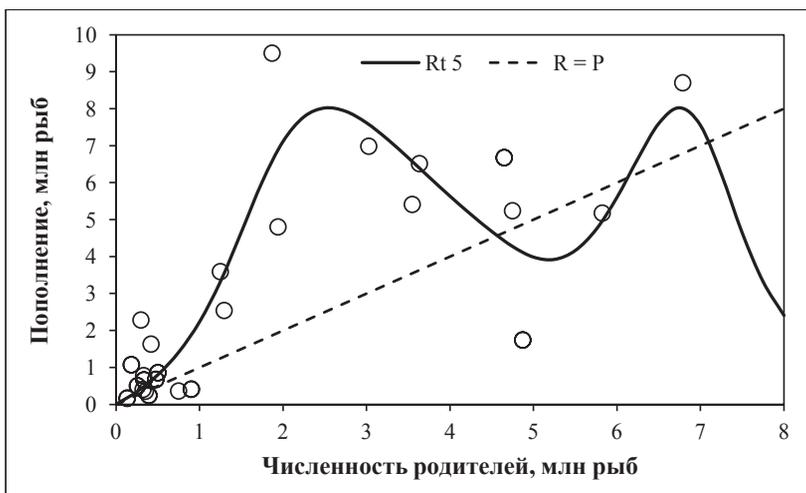


Рис. 22. Зависимость численности половозрелых потомков горбуши Охотского района от численности родителей, сглажена уравнением (5)

Fig. 22. Dependence of adult progeny of pink salmon in the Okhotsk district on number of their parents, smoothed using Equation (5)

Этапы построения данной модели, сравнение с классическим уравнением Рикера, закономерности динамики модельной популяции и особенности стратегии управления запасом рассмотрены ранее [Островский, Пономарев, 2009а, б], поэтому здесь остановимся лишь на анализе рассматриваемой зависимости средствами Excel.

Рассчитаем теоретические значения численности потомков и ориентиры управления промыслом соответственно заданным значениям численности родителей (P_t , табл. 6, приведена фрагментарно). Необходимо отметить, что за исключением подбора значений коэффициентов все расчеты выполнены в электронных таблицах Excel. В данном пакете, при правильной записи уравнений, содержащих возведение числа в дробную степень с последующим присвоением отрицательного значения $-(P/b)^c$, выводится сообщение об ошибке. Реализованный в нем вычислительный алгоритм воспринимает выражение как запрещенное возведение в дробную степень отрицательного числа, т.е. в данном случае вычисления выполняются в порядке записи, а не в соответствии с правилами вычисления. Для устранения этого недостатка при расчетах в электронных таблицах Excel выражение необходимо дополнить скобками, указывающими порядок вычисления: $-((P/b)^c)$.

Соответственно полученным результатам численность пополнения может быть максимальной при двух значениях численности родителей — около 2,50 млн и 6,75 млн рыб (в табл. 6 значения выделены). Также при двух значениях численности родителей прирост пополнения ($R_t - P_t$) максимален, но при $P = 2,25$ млн рыб он больше, поэтому оптимальным (P_{opt}) считаем пропуск на нерест данное количество рыб (точнее — 2,365 млн рыб). Обратим внимание на то что значения точек оптимума численности родителей и максимума численности потомков при левой моде довольно близки, а при еще более островершинной правой моде практически не различаются (табл. 6).

Соответственно стратегии оптимального остатка при численности родителей менее 1,25 млн рыб целесообразен запрет промысла потомков (табл. 6, рис. 23), поскольку их расчетная численность меньше оптимума. При численности родителей 4,75–6,00 млн рыб численность потомков меньше численности родителей (см. рис. 22), но больше оптимального их количества (табл. 6), поэтому некоторую часть ($R_t - P_{opt}$) можно изъять, что отражается на характере соответствующей кривой (рис. 23, сплошная линия).

Таблица 6
Значения пополнения, рассчитанные по уравнению (5) при заданных значениях запаса (P_t), и расчет доли изъятия*

Table 6
Recruitment values calculated using Equation (5) for certain stock (P_t) and estimation of exploitation rate

P_t , млн рыб	R_t , млн рыб	$R_t - P_t$, млн рыб	Доля изъятия пополнения	
			Оптимальная ($R_t - P_{opt}$)/ $R_t \cdot 100$, %	Равновесная ($R_t - P_t$)/ $R_t \cdot 100$, %
0,001	0,001	0,000	0,0	14,8
0,250	0,341	0,091	0,0	26,6
0,500	0,798	0,298	0,0	37,3
0,750	1,410	0,660	0,0	46,8
1,000	2,232	1,232	0,0	55,2
1,250	3,321	2,071	28,8	62,4
1,500	4,658	3,158	49,2	67,8
1,750	6,020	4,270	60,7	70,9
2,000	7,114	5,114	66,8	71,9
2,250	7,780	5,530	69,6	71,1
2,500	8,021	5,521	70,5	68,8
2,750	7,930	5,180	70,2	65,3
.
4,500	4,680	0,180	49,5	3,8
4,750	4,271	0,000	44,6	0,0
5,000	3,984	0,000	40,6	0,0
5,250	3,921	0,000	39,7	0,0
5,500	4,162	0,000	43,2	0,0
5,750	4,732	0,000	50,0	0,0
6,000	5,602	0,000	57,8	0,0
6,250	6,648	0,398	64,4	6,0
.
6,500	7,599	1,099	68,9	14,5
6,750	8,026	1,276	70,5	15,9
7,000	7,549	0,549	68,7	7,3
7,250	6,231	0,000	62,0	0,0
7,500	4,639	0,000	49,0	0,0

* Отрицательные значения заменены на 0.

В варианте компромиссной стратегии (при численности родителей менее 1,25 млн рыб) предельно допустимая доля изъятия не должна превышать значений, ограниченных равновесной долей изъятия (на рис. 23 пунктирная линия). Из 15 пар наблюдений, в которых $P \leq 1,25$ млн рыб, численность потомков была меньше численности родителей лишь в трех случаях (см. рис. 22), поэтому риск получения соотношения $R < P$ при таких значениях численности родителей относительно мал (20 %), но, поскольку он есть, допустимый коэффициент эксплуатации компромиссной стратегии желательно устанавливать меньше предельного.

Для оценки рисков (отдаленных последствий управления запасами на основе компромиссной стратегии при $R_t < P_{opt}$) проведем тестирование модели. Для этого на листе Excel создадим таблицу, левая часть которой предназначена для расчетов, правая — для вставки полученных результатов, скопированных в левой части таблицы (рис. 24).

Предположим, что в данном году (0) отнерестилось всего 0,5 млн рыб (ячейка B6). Соответственно уравнению (5) и приведенным выше значениям коэффициентов рассчита-

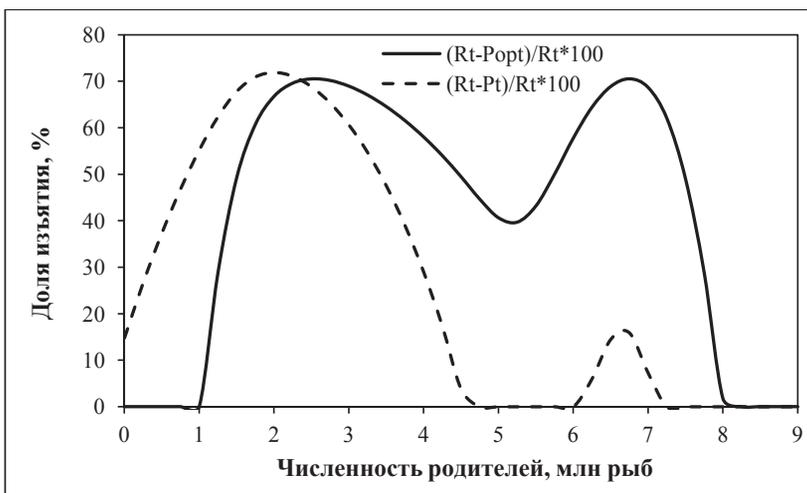


Рис. 23. Зависимость оптимальной (сплошная линия) и равновесной (пунктирная линия) доли изъятия прогнозируемой величины подхода горбуши Охотского района от численности родителей по уравнению (5) (табл. 6)

Fig. 23. Optimal (solid line) and equilibrium (dotted line) exploitation rate for pink salmon in the Okhotsk district, as a portion of predicted recovery, in dependence on number of spawners, case of Equation (5) (see Table 6)

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
1	Постоянный коэффициент эксплуатации				0.2	Численность потомков (млн рыб)					
2	Коэффициенты уравнения					при начальной численности родителей = B6					
3	a	b	c	d	e	и коэффициенте эксплуатации = E2					
4	1.173	6.085	7.186	12.139	1.339	Коэффициент эксплуатации, k					
5	Год нереср	P, млн ры	Rt 0. 829	Вылов	Накопл. вылов	0	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5
6	0	0.5									
7	2	0.638	0.798	0.160	0.160	0.798	0.798	0.798	0.798	0.798	0.798
8	4	0.891	1.114	0.223	0.382	1.114	1.321	1.114	0.925	0.753	0.597
9	6	1.475	1.844	0.369	0.751	1.844	3.029	1.844	1.137	0.699	0.419
10	8	3.616	4.520	0.904	1.655	4.520	7.950	4.520	1.545	0.636	0.278
11	10	5.143	6.429	1.286	2.941	6.429	6.802	6.429	2.554	0.564	0.177
12	12	3.131	3.914	0.783	3.724	3.914	6.102	3.914	6.207	0.487	0.110
13	14	5.918	7.397	1.479	5.203	7.397	4.149	7.397	4.961	0.409	0.066
14	16	4.230	5.288	1.058	6.261	5.288	6.182	5.288	6.729	0.334	0.040
15	18	4.142	5.178	1.036	7.296	5.178	4.276	5.178	4.331	0.265	0.024
16	20	4.279	5.349	1.070	8.366	5.349	5.944	5.349	7.568	0.205	0.014
17	22	4.068	5.085	1.017	9.383	5.085	3.979	5.085	3.942	0.155	0.008
18	24	4.397	5.496	1.099	10.482	5.496	6.503	5.496	7.922	0.115	0.005
19	26	3.892	4.865	0.973	11.455	4.865	5.059	4.865	4.241	0.085	0.003
20	28	4.682	5.853	1.171	12.626	5.853	4.588	5.853	7.666	0.061	0.002
21	30	3.499	4.374	0.875	13.501	4.374	5.375	4.374	3.993	0.044	0.001
22	Накопленный улов			13.501		0.000	7.206	13.501	19.355	2.244	1.270

Рис. 24. Фрагмент Excel с таблицей расчета и записи полученных результатов

Fig. 24. Excel table with calculations and results

ем численность потомков горбуши (колонка R_t 0,829), которые все вернутся в году 2. Для этого в ячейку C7 запишем уравнение: $= (exp(\$A\$4 \cdot B6 (1 - exp(-((\$B\$4/B6)^{CS4})))) - 1) \times (1 - exp(-((\$D\$4/(exp(\$A\$4 \cdot B6 (1 - exp(-((\$B\$4/B6)^{CS4})))) - 1))^{ES4})))$, ссылающееся на численность родителей, записанную в ячейке B6, и значения коэффициентов в ячейках с A4 по E4. Расчетная численность потомков равна 0,798 млн рыб.

Предположим, что рекомендуется вылавливать 20 % прогнозируемой величины запаса, значение коэффициента эксплуатации (0,2) запишем в ячейку E1. Для расчета объема вылова из расчетной величины запаса надо в ячейку D7 ввести уравнение

$= C7 \cdot \$E\1 , т.е. $0,798 \cdot 0,2 (= 0,16$ млн рыб). В таком случае для воспроизводства останется (ячейка $B7$) $= C7 - D7$, т.е. $0,798 - 0,160 = 0,638$ млн рыб, потомство которых в году 4 составит 1,114 млн рыб. Для расчета последнего значения, а также значений вылова и остатка (записываемого в колонку P) в последующие годы надо воспользоваться функцией автозаполнения (выделить ячейки $B7 - D7$ и «протянуть» вниз). Кроме того, заполним колонку «Накопленный вылов»: в ячейку $E7$ запишем $= D7$, в ячейку $D8$ запишем $= E7 + D8$, далее надо выделить ячейки $E7 - E8$ и «протянуть» вниз.

По результатам расчета можно наглядно проследить динамику численности модельной популяции (рис. 25), в данном случае при стартовом значении численности родителей 0,5 млн экз. и постоянном коэффициенте эксплуатации, равном 0,2 (рис. 25 построен по значениям X : $B7 - B21$; Y : $C7 - C21$).

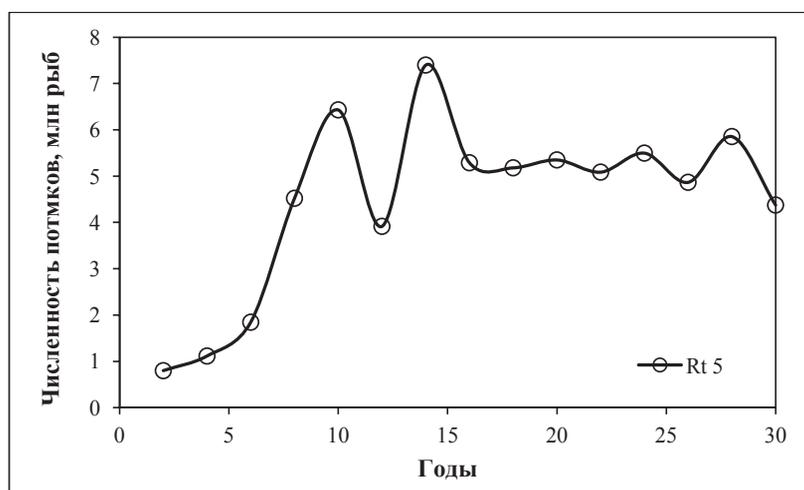


Рис. 25. Модельная динамика численности потомков горбуши при стартовом значении численности родителей 0,5 млн рыб и постоянном коэффициенте эксплуатации 0,2

Fig. 25. Modeled dynamics of pink salmon recruits for initial number of spawners as $0.5 \cdot 10^6$ ind. and exploitation rate constant as 0.2

Реакция модельной популяции на изменение численности родителей (вносить в ячейку $B6$) и (или) коэффициента эксплуатации (в ячейку $E1$) автоматически приводит к перерасчетам и отобразится на оригинале рис. 25.

Динамику модельной численности потомков при заданном стартовом значении численности родителей и коэффициенте эксплуатации можно проследить и на фоне зависимости $R(P)$, для чего на данный график нужно добавить линию с координатами X : $B6 - B28$; Y : $C7 - C29$ (рис. 26). Оригинал данного графика (траектория изменения численности модельной популяции) также изменяется соответственно изменениям стартового значения численности родителей и (или) доли изъятия.

Для того чтобы графически отобразить несколько вариантов динамики численности потомков при вариации коэффициента эксплуатации (k), необходимо, пошагово меняя значения k в ячейке $E1$, копировать результаты расчета численности потомков на каждом шаге (колонка R_i) и вставлять их (значения) в правой части таблицы под соответствующим обозначением коэффициента эксплуатации. По этим данным построен рис. 27, который наглядно демонстрирует варианты динамики модельной популяции в ответ на изменение интенсивности промысла. В частности видно, что при численности родителей 0,5 млн рыб и постоянном изъятии около 40 % пополнения высока вероятность деградации популяции. Этот результат идентичен результату, приведенному в табл. 6, где предельная нагрузка при компромиссной стратегии и данной численности родителей (0,5 млн рыб) равна 37,3 %.



Рис. 26. Траектория изменения модельной численности потомков относительно численности родителей при их начальной численности 0,5 млн рыб и коэффициенте эксплуатации 0,2
 Fig. 26. Change of the modeled recruits abundance relative to the spawners number for initial number of spawners as $0.5 \cdot 10^6$ ind. and exploitation rate constant as 0.2

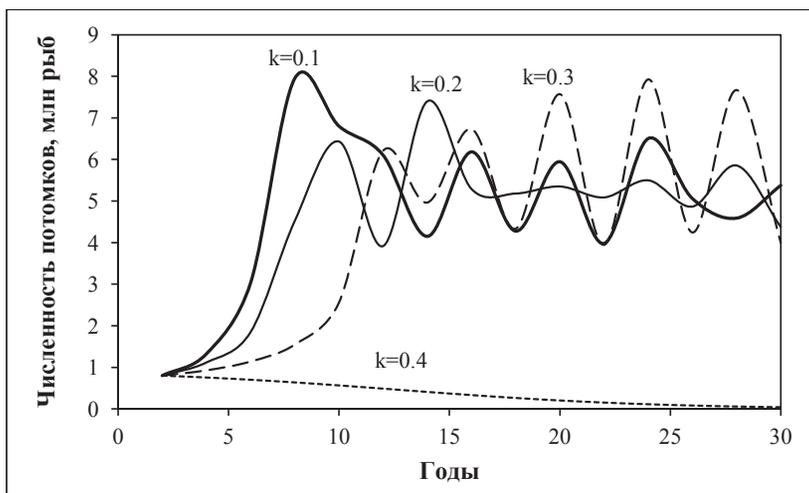


Рис. 27. Модельная динамика численности потомков горбуши при стартовом значении численности родителей 0,5 млн рыб в различных вариантах постоянного коэффициента эксплуатации
 Fig. 27. Modeled dynamics of pink salmon recruits for initial number of spawners as $0.5 \cdot 10^6$ ind. and different cases of exploitation rate constant

Можно также проследить, как меняется накопленный улов (Y : ячейки $F22-K22$) от постоянного коэффициента эксплуатации (X : ячейки $F5-K5$) за желаемое количество лет, в данном случае (рис. 28) за 30 поколений горбуши, т.е. за 60 лет. Аналогичным образом можно проанализировать и другие модели, записав в ячейку $C7$ соответствующее им уравнение и в 4-ю строку подобранные значения коэффициентов.

В данном примере мы рассмотрели, как в соответствии с моделью может изменяться численность одного из двух смежных поколений горбуши в зависимости от постоянного во времени коэффициента эксплуатации. Для того чтобы проследить динамику обоих поколений одновременно, схему расчетов нужно изменить. Как это можно сделать, продемонстрируем на примере кеты, в формировании подхода которой участвуют рыбы, нерестившиеся в нескольких предшествующих годах (рис. 29).

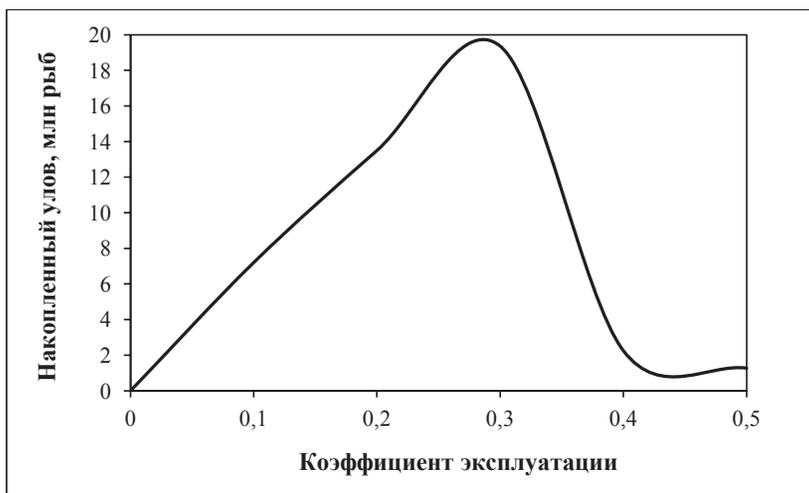


Рис. 28. Зависимость расчетной величины вылова модельной популяции горбуши, накопленного за 60 лет, от постоянного коэффициента эксплуатации и начальной численности родителей 0,5 млн рыб

Fig. 28. Cumulative landing of pink salmon in modeled population for 60 years in dependence on exploitation rate constant (initial number of spawners $0.5 \cdot 10^6$ ind.)

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1		R=a*P*exp(-P/b)							
2		Кoeffициенты		Возрастной состав, %/100					
3	k, %	a	b	2+	3+	4+	5+		
4	0.9	4.443	2.994	0.1	0.6	0.2	0.1		
5	Год	P, млн р	R, млн рыб	Возрастной состав			Подход,	Вылов,	
6	0	0.7957	2.040	подхода, млн рыб			млн рыб	млн рыб	
7	1	0.6951	2.323						
8	2	0.99	2.242						
9	3	0.735	2.275	0.204					
10	4	1.567	3.661	0.232	1.224				
11	5	2.124	4.715	0.224	1.394	0.408			
12	6	0.224	0.924	0.228	1.345	0.465	0.204	2.241	2.017
13	7	0.241	0.989	0.366	1.365	0.448	0.232	2.412	2.171
14	8	0.335	1.330	0.471	2.197	0.455	0.224	3.347	3.013
15	9	0.388	1.515	0.092	2.829	0.732	0.228	3.881	3.493
16	10	0.196	0.817	0.099	0.554	0.943	0.366	1.962	1.766
17	11	0.138	0.587	0.133	0.593	0.185	0.471	1.383	1.244
18	12	0.124	0.528	0.151	0.798	0.198	0.092	1.240	1.116
19	13	0.136	0.576	0.082	0.909	0.266	0.099	1.355	1.220
20	14	0.098	0.423	0.059	0.490	0.303	0.133	0.985	0.886
21	15	0.072	0.312	0.053	0.352	0.163	0.151	0.720	0.648
22	16	0.057	0.250	0.058	0.317	0.117	0.082	0.574	0.516

Рис. 29. Фрагмент Excel с таблицей изменения численности и улова смежных поколений горбуши в зависимости от постоянного во времени коэффициента эксплуатации

Fig. 29. Excel table of pink salmon abundance and catch in dependence on exploitation rate constant

Предположим, что зависимость численности потомков от численности родителей модельной популяции кеты описывается уравнением Рикера. Для примера используем уравнение из раздела «Модель Рикера»: $R_t = 4,443 \cdot P \cdot \exp(-P/2,994)$. Кoeffициенты данного уравнения запишем в ячейки B4 и C4. Также предположим, что известно соотношение численности родителей (ячейки B6–B11) и потомков (ячейки C6–C11) за

последние 6 лет. Гипотетический средний многолетний возрастной состав потомков кеты записан в строке 4(D–G).

От нереста в 0 году 0,7957 млн рыб фактический возврат составил 2,040 млн рыб. Из них 10 % (0,204 млн рыб) вернулись через 3 года в возрасте 2+ лет, 60 % через 4 года и т.д. (ячейки выделены рамкой). С таким же сдвигом во времени возвращаются потомки от нереста в последующие годы. Начиная с 6-го года (строка 12) можно рассчитать численность подхода, представленного всеми возрастными группами кеты (колонка H), в данном случае он равен 2,241 млн рыб (сумма D12 : G12).

Предположим, что интенсивность вылова составляет 90 % ($k = 0,9$, ячейка A4), в таком случае будет выловлено 2,017 млн рыб (ячейка I12), для нереста останется 0,224 млн рыб (ячейка B12). Численность потомков этих рыб, согласно уравнению и коэффициентам, приведенным в ячейках B4 и C4, составит 0,924 млн рыб, которые вернутся через несколько лет, соответствующие ячейки заполнены со сдвигом в соответствии со средним многолетним составом. Так формируется следующая строка с полностью известной численностью рыб в возрастных группах, сумма которых равна пополнению в данном году, соответственно принятому коэффициенту эксплуатации вычисляется вылов, остаток, т.е. численность родителей в данном году, которая записывается в колонку B и т.д.

Если формулы записаны правильно, можно построить интерактивные графики, аналогичные описанным выше. При применении данной схемы расчетов к конкретным случаям, описываемым уравнением Рикера, необходимо заменить содержимое ячеек B4 и C4 (коэффициенты), колонок B и C в строках 6–11 (фактическое соотношение P и R), ячеек D4–G4 (возрастной состав потомков). Результаты реакции модельной популяции в ответ на изменения любого из данных параметров, а также коэффициента эксплуатации будут автоматически пересчитаны, что одновременно отобразится на оригинале графиков, подобных приведенным на рис. 25 и 26.

Зависимости, аналогичные приведенным на рис. 27 и 28, для гипотетической модельной популяции кеты отражены на рис. 30 и 31. Если используется иное уравнение, необходимо изменить формулу расчета численности потомков (начиная со строки 12 колонки C). Все примеры анализа реакции модельных популяций построены на основе использования концепции постоянного темпа эксплуатации.

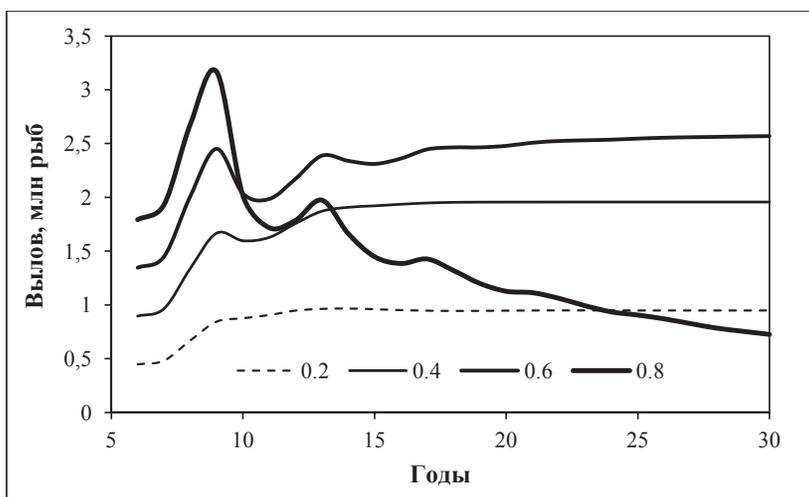


Рис. 30. Зависимость вылова кеты модельной популяции от интенсивности промысла
 Fig. 30. Landing of pink salmon in modeled population in dependence on fishing intensity

Если используется иное уравнение, необходимо изменить формулу расчета численности потомков (начиная со строки 12 колонки C). Все примеры анализа реакции модельных популяций построены на основе использования концепции постоянного темпа эксплуатации.

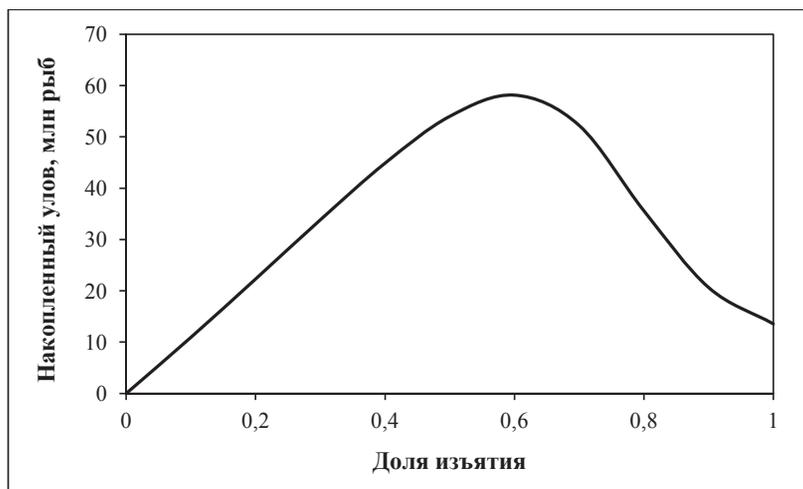


Рис. 31. Зависимость накопленного улова за 25 лет от интенсивности промысла с постоянной долей изъятия

Fig. 31. Cumulative landing of pink salmon in modeled population for 25 years in dependence on fishing intensity (case of constant exploitation rate)

Аналогично можно провести анализ на основе концепции *MSY* (постоянного остатка, фиксированного на уровне оптимума). Для этого достаточно, например, заменить содержимое ячейки *A4* на значение P_{MSY} , которое для данного уравнения равно 1,8 млн рыб (см. табл. 2) и заменить формулу в ячейке *I12*: = *H12* - *AS4*. Полученный результат «протянуть» вниз, автоматически просчитается результат в остальных колонках. Как видим, теоретически довольно быстро вылов должен стабилизироваться на уровне *MSY*, равном 2,584 млн рыб (табл. 2, рис. 32).

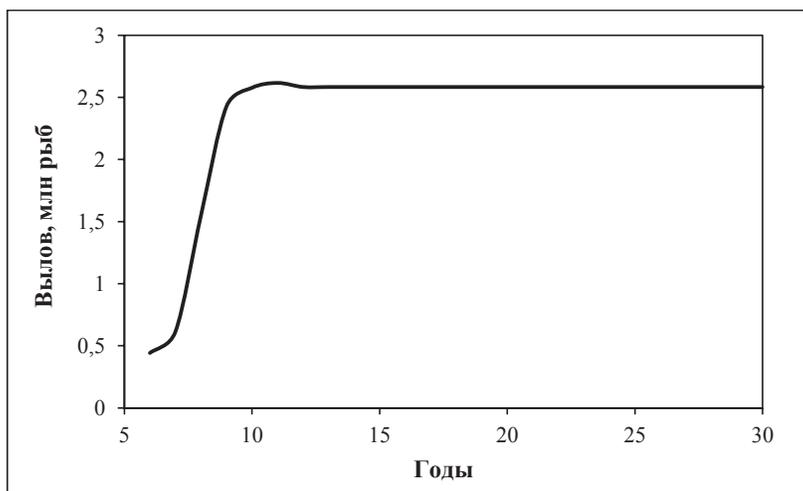


Рис. 32. Динамика вылова модельной популяции кеты, рассчитанная на основе концепции *MSY*

Fig. 32. Dynamics of chum salmon landing in modeled population calculated on the base of *MSY* concept

Увлекаясь построением моделей, не стоит забывать, что они являются не столько способом прогнозирования, сколько средством познания природы. Модели строятся на основе реализованных условий, а прогноз составляется для условий, которые еще не наступили. Соответственно, нельзя абсолютизировать результаты тестирования модели, в особенности на отдаленную перспективу. Необходимо помнить, что правдоподобных

моделей одной и той же экосистемы можно предложить несколько, но ни одной из них нельзя безоговорочно доверять [Розенберг и др., 1994].

Тем не менее прогнозы в явном или скрытом виде основываются на моделях, поэтому приказ Госкомрыболовства РФ № 494 от 30.12.2002 г. остается актуальным.

Список литературы

Аффифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ : моногр. : пер. с англ. — М. : Мир, 1982. — 488 с.

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

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества : учеб. : пер. с англ. — М. : Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с.

Брусиловский П.М. Коллективы предикторов в экологическом прогнозировании : моногр. — Саратов : СГУ, 1987. — 104 с.

Буяновский А.И. Прогноз потенциального вылова прибрежных беспозвоночных при затруднении с оценкой запаса : методические рекомендации. — М. : ВНИРО, 2012. — 222 с.

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.

Дрейпер Н.Р., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ : моногр. : пер. с англ. — Изд. 3-е. — М. : Издат. дом «Вильямс», 2007. — 912 с.

Заде Л. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня. — М. : Знание, 1974. — С. 5–49.

Заде Л. Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений : моногр. : пер. с англ. — М. : Мир, 1976. — 165 с. (Серия : Математика. Новое в зарубежной науке; Вып. 3.)

Засосов А.В. Теория воспроизводства рыбных запасов // Тр. ВНИРО. — 1969. — Т. 67, вып. 1. — С. 101–111.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1955. — 252 с.

Котенев Б.Н., Гриценко О.Ф., Кловач Н.В. Об организации промысла тихоокеанских лососей. — М. : ВНИРО, 2006. — 32 с.

Крогнус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего: опыт кибернетического моделирования : моногр. — Л. : Наука, 1969. — 86 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

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

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

Максименко В.П., Антонов Н.П. Количественные методы оценки рыбных запасов : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 256 с. (Бюллетень журнала «Вопросы рыболовства». — М., 2004).

Медик В.А., Токмачев М.С. Математическая статистика в медицине : учеб. пособие. — М. : Финансы и статистика, 2007. — 800 с.

Налимов В.В. Анализ оснований экологического прогноза. Паттерн-анализ как ослабленный вариант прогноза // Человек и биосфера. — М. : МГУ, 1983. — Вып. 8 : Экологический прогноз. — С. 31–47.

Налимов В.В. Теория эксперимента : моногр. — М. : Наука, 1971. — 208 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

Островский В.И. Зависимость размерного состава годовиков и пополнения нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнего от численности родителей // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 4. — С. 228–235.

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

- Островский В.И.** Закономерности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* р. Иска // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 194. — С. 54–67.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Иска // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 88–102.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Мы // Изв. ТИНРО. — 2014а. — Т. 177. — С. 156–166.
- Островский В.И.** Специфика современного прогнозирования запаса амурской горбуши // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014б. — С. 84–90.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Иска // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 168. — С. 121–136.
- Островский В.И.** Факторы, определяющие численность покатной молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) р. Мы // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 94–105.
- Островский В.И.** Численность и возраст смолтификации потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Азабачье (Камчатка) в связи с численностью родителей // Биол. моря. — 1997. — Т. 23, № 2. — С. 101–106.
- Островский В.И., Пономарев С.Д.** Зависимость численности потомков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* от численности родителей в реках Охотского района // Изв. ТИНРО. — 2009а. — Т. 157. — С. 120–132.
- Островский В.И., Пономарев С.Д.** «Неблагодарная» горбуша, или детерминированный хаос? // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009б. — С. 97–102.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Влияние вулканического пепла на динамику численности циклопов *Cyclops scutifer* в озере Курильское (Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — Вып. 1. — С. 367–374.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Межгодовая изменчивость длины тела покатной молоди нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Курильское (Камчатка) в связи с влиянием внешних факторов // Биол. моря. — 2002а. — Т. 28, № 1. — С. 40–46.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Зависимость численности потомков нерки *Oncorhynchus nerka* озера Дальнее (Камчатка) от численности родителей // Биол. моря. — 2002б. — Т. 28, № 6. — С. 411–417.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Роль социального стресса в регуляции численности популяции нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) // Исследование и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана : тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток : ТИНРО, 1985. — С. 48–49.
- Паренский В.А.** Зависимость эффективности нереста нерки *Oncorhynchus nerka* от особенностей поведения производителей на нерестилищах // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 6. — С. 985–993.
- Паренский В.А.** Этология нереста нерки : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1992. — 113 с.
- Подлесных А.В.** Эндокринные аспекты плотностной регуляции численности нерки *Oncorhynchus nerka* в период нереста // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 1. — С. 50–55.
- Подлесных А.В., Пащенко С.В.** Эффективность воспроизводства эпигенетических групп нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от плотности нерестовых скоплений // Биол. моря. — 1997. — Т. 23, № 6. — С. 370–375.
- Поллард Дж.** Справочник по вычислительным методам статистики : пер. с англ. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 344 с.
- Решетников Ю.С., Суханов В.В., Стерлигов А.В.** Математическая модель питомника молоди сиговых рыб : моногр. — М. : Наука, 1990. — 148 с.
- Рикер У.Е.** Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : моногр. : пер. с англ. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 408 с.
- Розенберг Г.С.** Модели в фитосонологии : моногр. — М. : Наука, 1984. — 240 с.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М.** Экологическое прогнозирование (функциональные предикторы временных рядов) : моногр. — Тольятти : ИЭВБ РАН, 1994. — 182 с.
- Самарский А.А.** Что такое вычислительный эксперимент? // Наука и жизнь. — 1979. — № 3. — С. 27–33.

Семенченко Н.Н. Механизмы саморегуляции численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, № 1. — С. 44–52.

Семенченко Н.Н. Особенности физиологии и этологическая структура популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период нереста // Биологические исследования лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 80–90.

Скалецкая Е.И. Плотностная регуляция динамики численности и оптимальный промысел // Математические исследования в популяционной экологии. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. — С. 33–38.

Форрестер Дж. Антиинтуитивное поведение сложных систем // Современные проблемы кибернетики. — М. : Знание, 1977. — С. 9–25.

Форрестер Дж. Мировая динамика : моногр. : пер. с англ. — М. : Наука, 1978. — 167 с.

Хилборн Р., Уолтерс К. Количественные методы оценки рыбных запасов: выбор, динамика и неопределенность : избр. гл. : пер. с англ. — СПб. : Политехника, 2001. — 228 с.

Шапиро А.П., Броневский А.М. Опыт применения теории катастроф в моделях динамики численности изолированных популяций при вариации мальтузианского параметра // Математические исследования в популяционной экологии. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. — С. 94–103.

Beverton R.J.H. Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations : Marine Fisheries Section. American Fisheries Society. Special Publication 1. — Beaufort, 1994. — 154 p.

Hunter J.G. Survival and production of pink and chum salmon in a coastal stream // J. Fish. Res. Board Can. — 1959. — Vol. 16(6). — P. 835–886. DOI: 10.1139/f59-061.

Каев А.М., Antonov A.A., Chupakhin V.M., Rudnev V.A. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Southern Sakhalin and Iturup Islands // Bull. NPAFC. — 2007. — № 4. — P. 23–33.

Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. — 1953. — Vol. 9(9). — P. 450–491. DOI: 10.1139/F52-023.

Paulik G.J. Studies of possible form of the stock-recruitment curve // Rapports et proces-verbaux des reunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. — 1973. — Vol. 164. — P. 302–315.

Ricker W.E. Regulation of the abundance of pink salmon populations // H.R. MacMillan lectures in fisheries : symposium on pink salmon / ed. N.J. Wilimovsky — Vancouver, Canada : Institute of Fisheries, University of British Columbia, 1962. — P. 155–201.

Wickett W.P. Review of certain environmental factors affecting the production of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Board Can. — 1958. — Vol. 15(5). — P. 1103–1126. DOI: 10.1139/f58-058.

References

Affi, A.A. and Azen, S.P., *Statistical Analysis: A Computer Oriented Approach*, New York: Academic Press, 1979, 2nd ed.

Babayan, V.K., *Predostorozhnyi podkhod k otsenke obshchego dopustimogo ulova (ODU)* (The Precautionary Approach to the Assessment of Total Allowable Catch (TAC)), Moscow: VNIRO, 2000.

Begon, M., Harper, J.L., and Townsend, C.R., *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Oxford: Blackwell, 1986, vol. 1.

Brusilovsky, P.M., *Kollektivy prediktorov v ekologicheskom prognozirovanii* (Collectives of predictors in environmental forecasting), Saratov: SGU, 1987.

Buyanovsky, A.I., *Prognoz potentsial'nogo vylova pribrezhnykh bespozvonochnykh pri zatrudnenii s otsenkoy zapasa: metodicheskiye rekomendatsii* (Potential catch of coastal invertebrates under the difficulties in stock assessment), Moscow: VNIRO, 2000.

Gritsenko, O.F., *Prokhodnye ryby ostrova Sakhalin (sistematika, ekologiya, promysel)* (Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries)), Moscow: VNIRO, 2002.

Draper, N., and Smith, H., *Applied regression analysis*, New York: John Wiley & Sons, 1998, 3rd ed.

Zade, L., Foundations of a new approach to the analysis of complex systems and decision-making processes, *Matematika segodnya*, Moscow: Znaniye, 1974, pp. 5–49.

Zadeh, L.A., *The concept of a linguistic variable and its application to approximate reasoning*, New York, 1973.

Zasosov, A.V., Theory of fish stock reproduction, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 67, no. 1, pp. 101–111.

Ivlev, V.S., *Eksperimental'naya ekologiya pitaniya ryb* (Experimental ecology of fish nutrition), Moscow: Pishchepromizdat, 1955.

Kotenev, B.N., Gritsenko, O.F., and Klovach, N.V., *Ob organizatsii promysla tikhookeanskikh lososei* (On Organization of Pacific Salmon Fishery), Moscow: VNIRO, 2006.

Krogius, F.V., Krokhin, E.M., and Menshutkin, V.V., *Soobshchestvo pelagicheskikh ryb oz. Dal'nego: opyt kiberneticheskogo modelirovaniya* (Community of Pelagic Fishes in Lake Dal'nee: The Experience of Cybernetic Modeling), Leningrad: Nauka, 1969.

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 4th ed.

Levanidov, V.Ya., The reproduction of Amur salmon and the forage supply of their juveniles in the tributaries of the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 67.

Levanidov, V.Ya., On the relationship between the density of filling of spawning grounds and the spawning success of Amur salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1964, vol. 55, pp. 65–73.

Maksimenko, V.P. and Antonov, N.P., *Quantitative Methods of Fish Reserves Evaluation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2003. (Bulletin of the journal «Issues of Fishery», Moscow, 2004).

Medik V.A. and Tokmachev M.S., *Matematicheskaya statistika v meditsine* (Mathematical Statistics in Medicine), Moscow: Finansy i Statistika, 2007.

Nalimov, V.V., Analysis of the bases of ecological forecast. Pattern analysis as a weakened version of the forecast, in *Chelovek i biosfera. Vyp. 8: Ekologicheskii prognoz* (Man and biosphere. Iss. 8: Environmental Outlook), Moscow: MGU, 1983, pp. 31–47.

Nalimov, V.V., *Teoriya eksperimenta* (Experiment theory), Moscow: Nauka, 1971.

Nikolsky, G.V., *Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noi ekspluatatsii i vosproizvodstva rybnikh resursov* (The Theory of Fish Stock Dynamics as a Biological Basis for the Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974, 2nd ed.

Ostrovsky, V.I., Dependence of Size Composition of Yearlings and Recruitment on the Number of Parents in the Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* from Lake Dalnee (Kamchatka), *Russ. J. Mar. Biol.*, 1998, vol. 24, no. 4, pp. 231–238.

Ostrovsky, V.I., Dependence of the number of descendants of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* Walbaum p. Cupid from the number of parents, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Readings Commemorating Vladimir Yakovlevich Levanidov), Vladivostok: Dal'nauka, 2005, vol. 3, pp. 610–615.

Ostrovsky, V.I., Regularities of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* from the Iska River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 194, pp. 54–67.

Ostrovsky, V.I., Factors controlling the pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* juveniles abundance in the Iska River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 88–102.

Ostrovsky, V.I., Factors controlling abundance of downstream juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) in the Mi River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 156–166.

Ostrovsky, V.I., Specificity of modern forecasting of the stock of the Amur pink salmon, in *Byull. N 9 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 9 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014, pp.84–90.

Ostrovsky, V.I., Factors controlling the chum salmon *Oncorhynchus keta* juveniles abundance in the Iska River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 168, pp. 121–136.

Ostrovsky, V.I., Factors controlling the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) juveniles abundance in the Mi River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 94–105.

Ostrovskii, V.I., Number and age of smolting of progeny of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Lake Azabachye (Kamchatka) in relation to number of parents, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1997, vol. 23, no. 2, pp. 86–91.

Ostrovsky, V.I. and Ponomarev, S.D., Dependence of the pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* progeny abundance on parents number in the rivers of Okhotsk region, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 157, pp. 120–132.

Ostrovsky, V.I. and Ponomarev, S.D., “Ungrateful” pink salmon, or deterministic chaos?, in *Byull. N 4 realizatsii “Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei”* (Bull. No. 4 Implementation “Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon”), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009, pp. 97–102.

Ostrovsky, V.I. and Semenchko, N.N., The influence of volcanic ash on the dynamics of the number of Cyclops scutifer in the Kurilskoe lake (Kamchatka), in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Readings Commemorating Vladimir Yakovlevich Levanidov), Vladivostok: Dal'nauka, 2001, vol. 1, pp. 367–374.

Ostrovsky, V.I. and Semenchko, N.N., Interannual Variations of the Body Length in Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* Smolts of Lake Kurilskoe in Relation to External Factors, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2002, vol. 28, no. 1, pp. 30–36.

Ostrovsky, V.I. and Semenchko, N.N., Dependence of Number of Progeny of Red Salmon *Oncorhynchus nerka* from Dal'nee Lake (Kamchatka) on Number of Parents, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2002, vol. 28, no. 6, pp. 371–378.

Ostrovsky, V.I. and Semenchko, N.N., The role of social stress in the regulation of sockeye salmon population (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), in *Vses. Soveshch. "Issledovanie i ratsional'noe ispol'zovanie bioresursov dal'nevostochnykh i severnykh morei SSSR i perspektivy sozdaniya tekhnicheskikh sredstv dlya osvoeniya neispol'zuemykh bioresursov otkrytogo okeana"*, *Tezisy dokl.* (Proc. All.-Sov. Meet. "Research and Rational Management of Bioresources of the Far Eastern and Northern Seas of the USSR and Prospects of Creation of Technical Means for Development of Unused Bioresources of the Open Ocean), Vladivostok: TINRO, 1985, pp. 48–49.

Parensky, V.A., Spawning efficiency of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, as dependent on the behaviour pattern of spawners on spawning grounds, *Vopr. Ikhtiol.*, 1989, vol. 29, no. 6, pp. 985–993.

Parensky, V.A., *Etologiya neresta nerki* (Ethology of Sockeye Salmon Spawning), Vladivostok: Dal'nauka, 1992.

Podlesnykh, A.V., Some aspects of energy metabolism in the spawning red salmon *Oncorhynchus nerka*, *J. Ichthyol.*, 2000, vol. 40, no. 2, pp. 131–133.

Podlesnykh, A.V., and Pashchenko, S.V., Efficiency of Reproduction in Epigenetic Groups of Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* in Relation to the Density of Spawners, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1997, vol. 23, no. 6, pp. 322–327.

Pollard, J.H., *A Handbook of Numerical and Statistical Techniques: with Examples Mainly from the Life Sciences*, New York: Cambridge Univ. Press, 1977.

Reshetnikov, Yu.S., Sukhanov, V.V., and Sterligov, A.V., *Matematicheskaya model' pitomnika molodi sigovykh ryb* (Mathematical model of a nursery for young whitefish), Moscow: Nauka, 1990.

Ricker, W.E., Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations, Ottawa: Dep. Environ. Fish. Mar. Serv., 1975.

Rosenberg, G.S., *Modeli v fitotsenologii* (Models in phytocenology), Moscow: Nauka, 1984.

Rozenberg, G.S., Shitikov, V.K., and Brusilovskii, P.M., *Ekologicheskoe prognozirovaniye (funktsional'nye prediktory vremennykh ryadov)* (Ecological Forecasting (Functional Predictors of Time Series)), Tolyatti: Inst. Ekol. Volzhskogo Basseina, Ross. Akad. Nauk, 1994.

Samarskiy, A.A., What is a computational experiment?, *Nauka i zhizn'*, 1979, no. 3, pp. 27–33.

Semenchenko, N.N., Mechanisms of abundance self-regulation in the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 1, pp. 44–52.

Semenchenko, N.N., Physiological features and ethological structure of the Sockeye Sockeye population *Oncorhynchus nerka* (Walb.) During the spawning period, in *Biologicheskiye issledovaniya lososevykh* (Biological research of salmon), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1985, pp. 80–90.

Skaletskaya, E.I., Density regulation of population dynamics and optimal fishing, in *Matematicheskiye issledovaniya v populyatsionnoy ekologii* (Mathematical research in population ecology), Vladivostok: Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk SSSR, 1988, pp. 33–38.

Forrester, J., Anti-intuitive behavior of complex systems, in *Sovremennyye problemy kibernetiki* (Modern problems of cybernetics), Moscow: Znaniye, 1977, pp. 9–25.

Forrester, J.W., *World dynamics*, Cambridge, Mass., 1971.

Hilborn, R. and Walters, C.J., Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty, New York: Chapman and Hall, 1992.

Shapiro, A.P. and Bronevsky, A.M., The experience of applying catastrophe theory in models of the dynamics of the number of isolated populations with a variation of the Malthusian parameter, in *Matematicheskiye issledovaniya v populyatsionnoy ekologii* (Mathematical research in population ecology), Vladivostok: Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk SSSR, 1988, pp. 94–103.

Beverton, R.J.H., Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations, *Marine Fisheries Section. American Fisheries Society. Special Publication 1*, Beaufort, 1994.

Hunter, J.G., Survival and production of pink and chum salmon in a coastal stream, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1959, vol. 16, no. 6, pp. 835–886. doi 10.1139/f59-061

Kaev, A.M., Antonov, A.A., Chupakhin, V.M., and Rudnev V.A., Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Southern Sakhalin and Iturup Islands, *Bull. NPAFC*, 2007, no. 4, pp. 23–33.

Neave, F., Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1953, vol. 9, no. 9, pp. 450–491. doi 10.1139/F52-023

Paulik, G.J., Studies of possible form of the stock-recruitment curve, *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 1973, vol. 164, pp. 302–315.

Ricker, W.E., Regulation of the abundance of pink salmon populations, in *H.R. MacMillan lectures in fisheries*, symposium on pink salmon, ed. Wilimovsky, N.J., Vancouver, Canada: Institute of Fisheries, University of British Columbia, 1962, pp. 155–201.

Wickett, W.P., Review of certain environmental factors affecting the production of pink and chum salmon, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1958, vol. 15(5), pp. 1103–1126. doi 10.1139/f58-058

Поступила в редакцию 29.06.2020 г.

После доработки 24.12.2020 г.

Принята к публикации 26.02.2021 г.