УДК 597.553.2-154.343 DOI 10.15853/2072-8212.2016.41.51-80

ОЦЕНКА ОРИЕНТИРОВ ПРОПУСКА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ *ONCORHYNCHUS* В БАССЕЙНАХ РЕК ВОСТОЧНОЙ И ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

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

Вед. н. с., канд. биол. наук; зав. лаб., канд. биол. наук; вед. инж.-иссл.;
Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: (4152) 41-27-01, 42-07-74. E-mail: feldman.m.g.@kamniro.ru

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

В настоящее время стратегия управления запасами тихоокеанских лососей на Камчатке основывается на обеспечении пропуска некоторого необходимого числа производителей в довольно обширных промысловых районах. Однако в целях контроля промысла, в том числе и по международным стандартам, возникает необходимость в получении четких целевых ориентиров пропуска для конкретных водоемов. В данной статье ориентиры пропуска, соответствующие максимальному устойчивому вылову, устанавливаются для важнейших рек Петропавловско-Командорской рыбохозяйственной подзоны. В соответствии с предосторожным подходом, оценки пропуска даются с учетом неопределенностей в интервальном виде. При этом использовано два подхода в методологическом аспекте. Для р. Камчатки, где имеются достаточно длинные ряды наблюдений, используется методика стратифицирования данных на максимальные, минимальные и средние уровни воспроизводства, соответствующие изменениям условий окружающей среды. Согласно этому, оценка пропуска имеет интервальный вид (среднее и экстремальные значения). Для остальных рек, где ряды наблюдений за пропуском более короткие и зачастую фрагментарные, а вылов в основном осуществляется в прибрежной зоне (т. е. потомков сложно отнести к конкретному водоему), использовалось объединение рек в кластеры по географическому признаку. Как правило, в кластере имеются одна значимая крупная река и несколько малозначимых соседних рек. Параметры общей для всей совокупности рек юго-востока Камчатки (за исключением р. Камчатки) модели типа «запас–пополнение», используемой для оценки ориентиров пропуска, возможно разбивать на параметры моделей для частных кластеров согласно среднемноголетним долям пропуска родителей и потомков каждого из кластеров рек. Эта статья — первая, посвященная данной теме; в дальнейшем планируются аналогичные работы для рек северо-востока и запада Камчатки.

AN ASSESSMENT OF THE PACIFIC SALMON *ONCORHYNCHUS* ADULT ESCAPEMENT PARAMENERS FOR THE RIVER BASINS ON EAST AND SOUTH-EAST KAMCHATKA

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

Leading Scientist, PhD (Engineering); Head of Laboratory, PhD (Biology); Leading Research Engineer;
Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberedzhnaya, 18
Tel., fax: (4152) 41-27-01, 42-07-74. E-mail: feldman.m.g.@kamniro.ru

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

The current strategy of management of Pacific salmon resource in Kamchatka has in its basis the idea, that a certain optimal part of parental salmon (stock) should enter rivers within extensive area in commercial fishery districts as an escapement. Meantime, if there were commercial interests of several countries, the control of fishery should be based on certain volums of the catch and the escapement into each particular stream. In this article we make the escapement to fit the maximal sustainable catch, for the most important streams within the Petropavlovsk-Commander fisheries subzone. In view of precautionary approach to evaluation and in regard to uncertainties the escapement is given in the form of interval. Two methodical approuches are demonstrated. The method of data stratification for the maximal, minimal and intermediate levels of reproduction, relevant to changes in environmental conditions, was used for the river Kamchatka, where series of observations is long. In accordance with this, the escapement estimates are given in the form of interval (average and extremes). As for the other rivers, where the series of observations over the escapement is shorter or fragmental and the fishing normally operates in the coastal zone (where origin of the fish returned hardly can be identified), the data pools were analyzed in geographic clusters of several rivers. As a rule the cluster mentioned consisted of one big river and several minor rivers around. The parameters of the corporate "stock–recruitment" model for all rivers of South-East Kamchatka (except Kamchatka River) used for estimation of the escapement, can be splitted into the parameters of models for particular clusters depending on the average longterm annual parental stock and progeny (recruitment) in every cluster. The article is the first in a series addressed to the theme, where similar work is planned to carry out for the rivers of North-East and West Kamchatka.

Основным элементом оперативного управления промыслом тихоокеанских лососей, в условиях их жизненного цикла и лимитирования воспроизводства пригодными нерестовыми площадями, является информация об оптимальном уровне пропуска производителей в реки на нерест для каждого конкретного водоема. Учитывая специфику промысла, неопределенность содержания ряда экологических параметров, традиционно рассматриваемых как показатели воспроизводства лососей, возникает необходимость получения оценок, адекватно характеризующих эффективность воспроизводства популяций при разных уровнях обилия нерестующих производителей.

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

Ряд популяционных характеристик, традиционно применяемых для описания эффективности нереста, не несут закладываемой в них смысловой нагрузки. Так, площадь пригодных нерестилищ оценивается исходя из представлений, складывающихся на основе оценки площадей, занимаемых производителями ежегодно, без ранжирования их по качеству, а также в связи с обилием производителей. Отсутствие четких ориентиров по площади, пригодной для нереста, не позволяет адекватно оценивать плотностные факторы регуляции численности популяций.

Для ряда водоемов, как правило, наиболее значимых в промысловом отношении, существуют достоверные продолжительные временные ряды по численности отнерестившихся производителей и величине произведенного ими потомства. Существующая стратегия промысла, а также наличие большого числа средних и малых рек, предполагают оценивать потребности воспроизводства лососей как совокупность нерестового фонда промыслового района, без подразделения на конкретные популяции. Наряду с этим, в условиях контроля промысла, в том числе и по международным стандартам, возникает необходимость в получении четких целевых ориентиров пропуска в конкретные водоемы как гарантии сохранения всего видового и генетического многообразия форм и жизненных стратегий тихоокеанских лососей.

В связи с этим в рамках данного исследования основная цель работы заключается в оценке эффективного размера репродуктивной части популяций тихоокеанских лососей рек Камчатки, впадающих в северо-западную часть Тихого океана. Задачи при этом сводятся к разработке адекватных методик моделирования и вычислению по ним величины оптимального пропуска как параметра управления промыслом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве исходных, использованы данные по вылову и пропуску на нерестилища тихоокеанских лососей, а также их возрастному составу и рассчитанному количеству потомков.

Определение величины оптимального пропуска производителей лососевых к местам нереста проводилось с использованием моделей типа «запас–пополнение». При этом под оптимальным пропуском понимается величина, обеспечивающая максимальный устойчивый вылов (maximum sustanable yield — MSY) потомства. Данные по количеству пропущенных на нерест производителей, как правило, представляют собой результаты ежегодных авиаучетных наблюдений. Данные по количеству потомков рассчитывались на основе информации по общим подходам (т. е. ежегодных сумм пропуска и вылова) и возрастному составу. В случае недостатка данных по возрастному составу потомков соотношение их основных возрастов принималось как один к одному, а доля остальных возрастных групп при этом не учитывалась. Основные возрастные группы для нерки Петропавловско-Командорской подзоны — 4+ и 5+, для кеты — 3+ и 4+, для кижуча — 2+ и 3+.

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

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

где параметры означают:

a — предел пополнения *R* при неограниченном нерестовом запасе *S*,

b — коэффициент затухания резонанса, чье воздействие тем сильнее, чем больше его величина относительно параметра резонанса S_0, эквивалентен уровню производителей, обеспечивающему предел пополнения *a* при максимальной выживаемости *R/S*;

S_0 — уровень производителей *S*, при котором показатель выживаемости *R/S* максимальный.

Параметр *a* измеряется в тех же единицах, что и пополнение *R*, а параметры *b* и S_0 имеют ту же размерность, что и родительский запас *S* (рис. 1).

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

Основные особенности резонансной модели заключаются в следующем. С одной стороны, модель имеет предел максимального пополнения при неограниченном количестве производителей, и при достаточно высоких значениях параметра *b* не имеет максимума (рис. 2, кривые при b = 1,1 и *b* = 0,7), и в этом она напоминает модели Бивертона-Холта (Beverton, Holt, 1957) или «хоккейной клюшки» (Barrowman, Myers, 2000; Froese, 2008). Это первый тип модели. Понятно, что предлагаемая модель с тремя параметрами будет несомненно проигрывать по статистической значимости модели с двумя параметрами, например модели Бивертона-Холта, однако зачастую наблюдаемые зависимости пополнения от запаса имеют достаточно хорошо выраженный максимум, который трудно описать с помощью классических моделей. С другой стороны (второй тип предложенной мо-

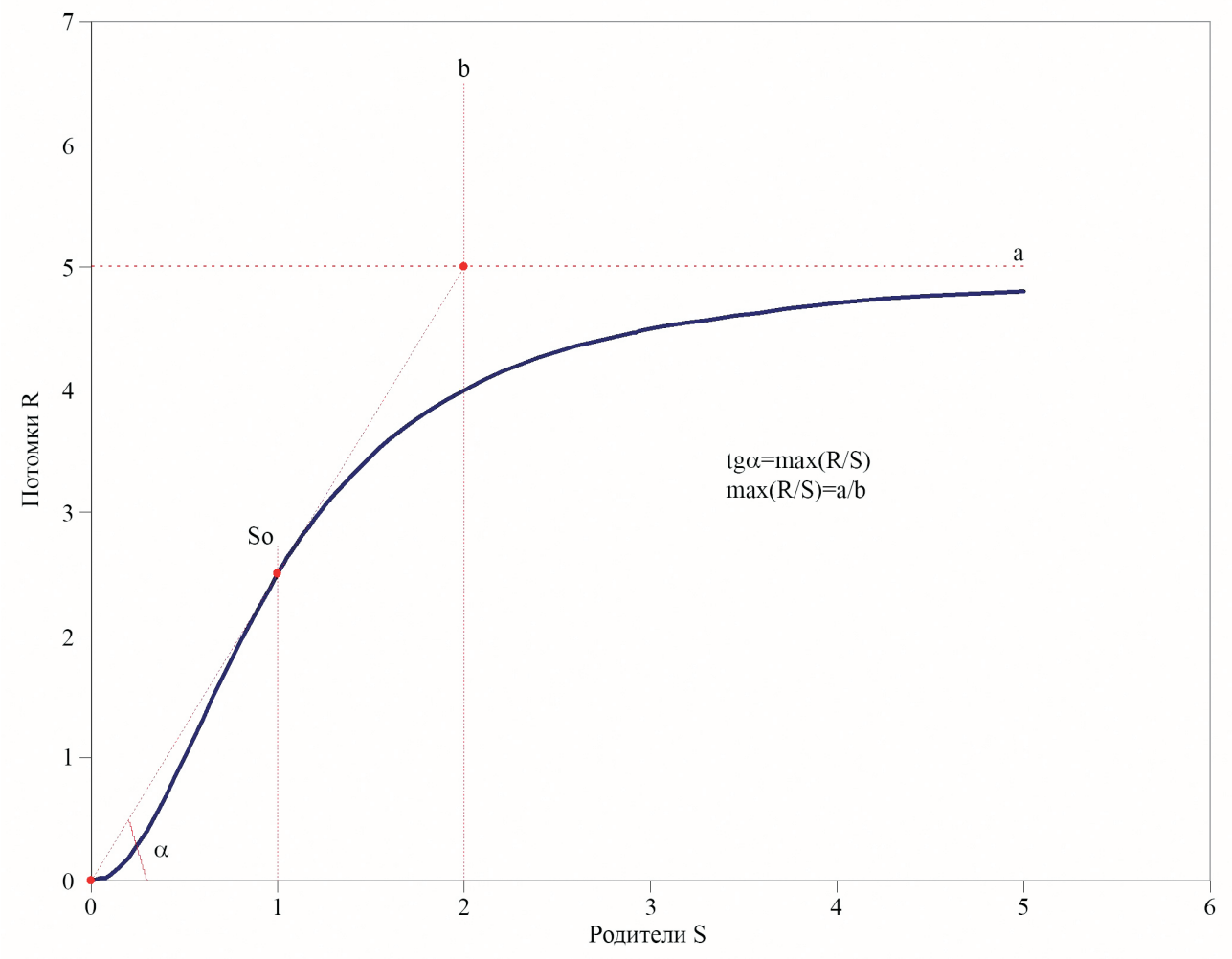

Рис. 1. Графическая интерпретация параметров модели (1)
Fig. 1. The graphic interpretation of the parameters of the model (1)

дели), при достаточно низком параметре b (рис. 2, кривая при b = 0,4), у модели появляется популяционный максимум (соответствующий резонансу), при этом чем меньше параметр b, тем больше максимум, а его абсцисса стремится к параметру S_0. Надо заметить, что вид такой кривой напоминает модель Криксунова–Снеткова (Криксунов, Снетков, 1985).

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

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

Данное уравнение аналогично уравнению скорости резонанса. Основной причиной применения резонансной модели послужило то, что уравнение (2) более адекватно себя ведет при малых значениях нерестового запаса S (рис. 3), т. к., например, согласно модели Рикера, коэффициент воспроизводства R/S имеет положительную величину при отсутствии родителей S = 0, т. е. существует сам по себе, что логически не объяснимо.

Кроме того, данные модели (1) и (2) позволяют делать экспертную оценку параметров (рис. 4):

– параметр a можно оценить приблизительно равным наблюдаемому уровню пополнения R при максимальном наблюденном количестве родителей S (рис. 4а);

– параметр S_0 можно оценить приблизительно равным уровню родителей S при максимальном наблюдаемом значении R/S, при этом надо иметь в виду, что ошибка подсчета производителей возрастает при небольших подходах (Шевляков, Маслов, 2011), поэтому нужно использовать среднее значение пропуска в группе с максимальными наблюдениями показателя R/S, аналогично в этой группе и максимальный показатель R/S должен определяться как средний из этой группы наблюдений (рис. 4б);

– имея оценку параметра a и S_0, можно оценить параметр b, исходя из того, что максимальный индекс выживаемости равен отношению параметров a и b:

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

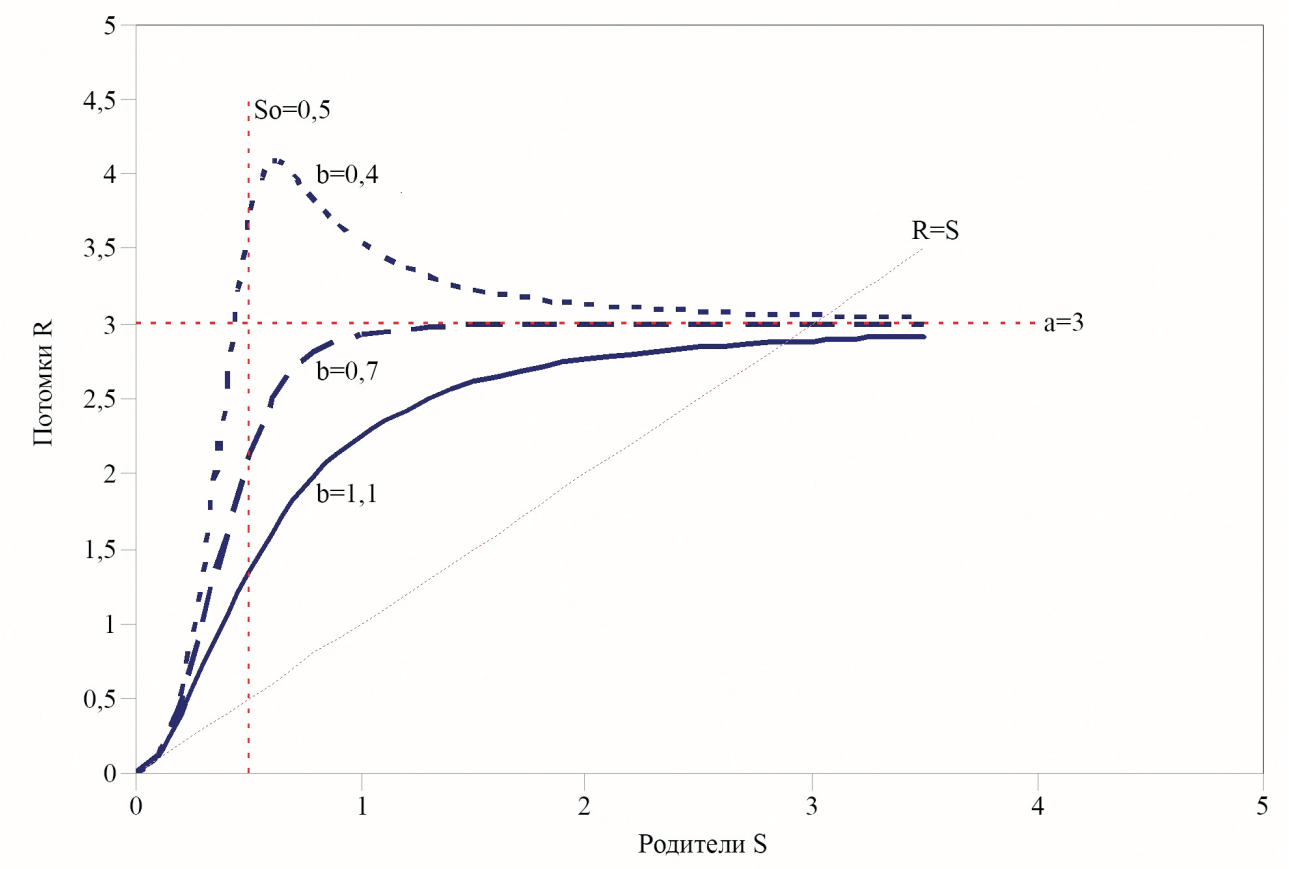

Рис. 2. Вид модели (1) при различных значениях параметра b
Fig. 2. The answers of the model (1) at different values of parameter b

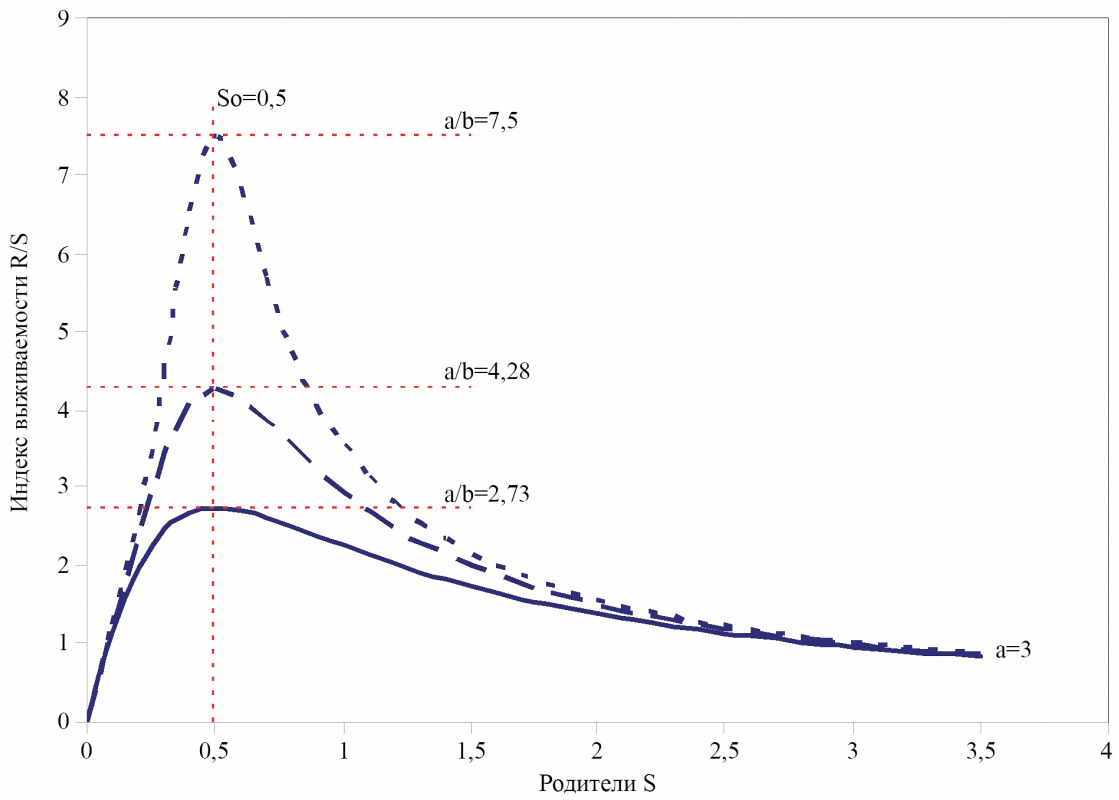

Рис. 3. Кривые *R/S*, соответствующие моделям R при различных коэффициентах *b* на рис. 1
Fig. 3. The curves *R/S*, corresponding to R models for different coefficients b in Fig.

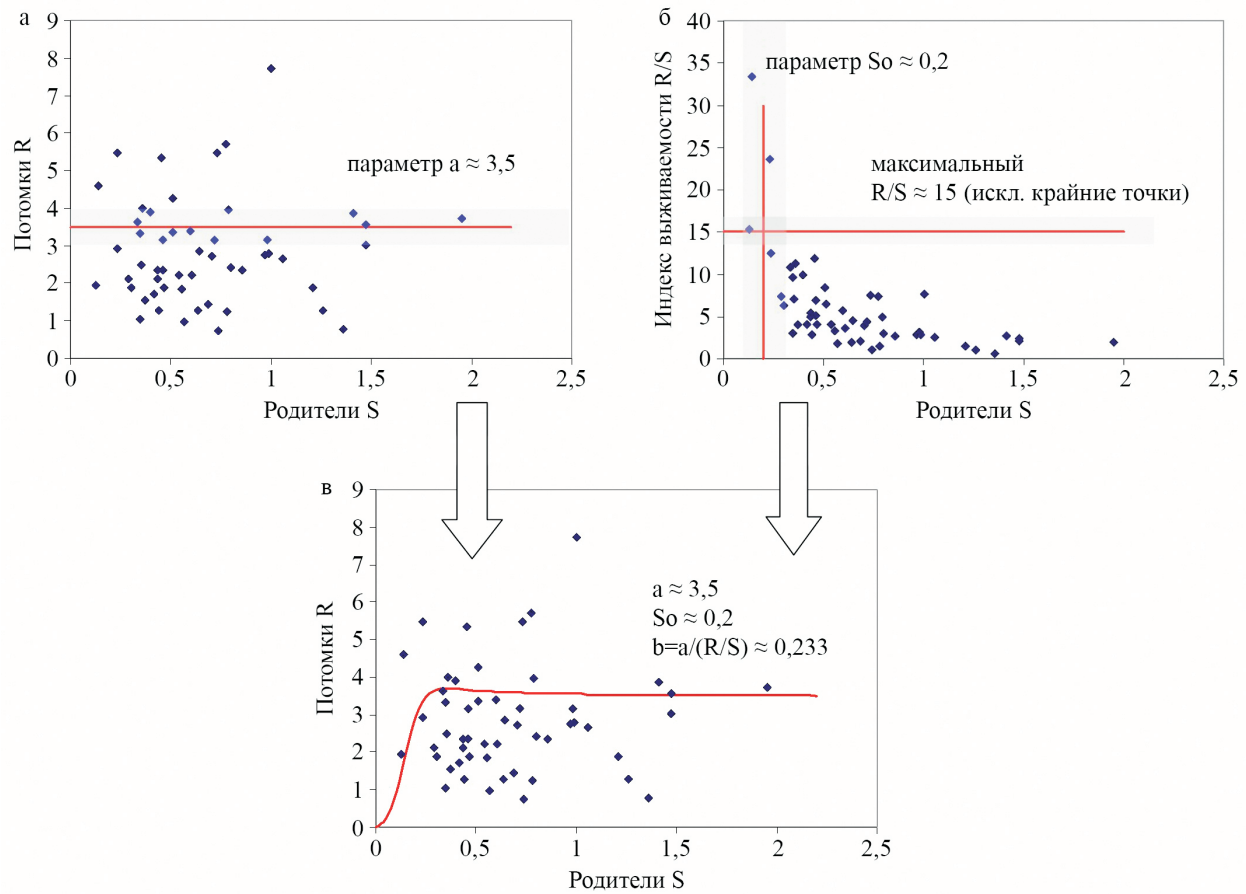

Рис. 4. Построение резонансной модели с помощью экспертной оценки параметров, пояснения в тексте
Fig. 4. The scheme of building the resonanse model on the base of using the expert assessments of parameters, explained in text

– подставляя полученные приблизительные оценки параметров в уравнение (1), получаем модельную кривую «запас–пополнение» (рис. 4в).

Тем не менее, для предосторожной оценки (Бабаян, 2000) оптимального количества производителей при максимальном устойчивом вылове S_{MSY} необходимо знать неопределенность модели, и, следовательно, интервальные оценки параметров модели, их стандартные отклонения. Поэтому оценка параметров модели (1) в большинстве случаев проводилась с помощью метода наименьших квадратов (МНК). В некоторых случаях, когда такое оценивание не приводило к адекватному результату из-за сильного разброса исходных данных (например, при вырождении функции в прямую), приходилось также использовать следующие приемы:

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

б) недостоверная оценка параметров, зачастую возникает из-за высокой неопределенности какого-либо одного параметра (как правило, это параметры a или S_0). В случае неопределенности с параметром S_0 его оценке помогает проведение отдельных регрессий к максимальным и минимальным данным (модельных уровней или страт) по количеству потомков или по индексу выживаемости. Эти две отдельные регрессии объединялись в одну, при этом ставилось условие, что параметр S_0 для них одинаковый. Соответственно, для такой стратифицированной модели определялось с помощью МНК пять параметров: две пары параметров a и b и один параметр S_0.

Статистическая значимость моделей устанавливалась с помощью дисперсионного анализа. Ввиду сложности вычисления производной от разности между пополнением (по ф. 1) и пропуском производителей, определение показателя максимального устойчивого вылова (MSY) проводилось эмпирически, путем решения задачи на оптимизацию в программе Excel (модуль *Поиск решения*).

Так как данные по каждому из видов тихоокеанских лососей для отдельно взятых рек Петропавловско-Командорской подзоны в значительной степени фрагментарны, моделирование проводилось отдельно только для р. Камчатки. Остальные реки подзоны были разбиты на кластеры по географическому признаку, а названия кластеров при этом соответствуют важнейшим рекам в кластере для каждого из видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Река Камчатка

Нерка *Oncorhynchus nerka*

Ввиду сложности популяционной структуры и значимости стада нерки р. Камчатки, определение параметров для резонансной модели и популяционных максимумов проводилось двумя способами. В первом способе были использованы данные по общему количеству производителей нерки и их потомков, учтенных как пропуск и суммарный вылов, без подразделения на структурные единицы. Соответственно, и модель строилась для общей популяции нерки р. Камчатки, а полученное с ее помощью значение S_{MSY} разделялось на частные показатели для стад нерки второго порядка (используя среднемноголетнее процентное соотношение производителей на нерестилищах второго порядка). Во втором способе использовался обратный путь: сначала строились модели для стад второго порядка, и полученные значения S_{MSY} складывались, чтобы получить общее оптимальное количество производителей для всей р. Камчатки.

1-й способ. Полные, включающие морское изъятие нерки р. Камчатки, данные по общему возврату потомков нерки имеются с 1986 по 2009 годы. Анализ начинается с выяснения параметра S_0. В данном случае он был определен с помощью двух дополнительных модельных кривых, определяющих верхние (максимальные) и нижние (минимальные) границы наблюдаемых значений в системе зависимости R/S от S (рис. 5). Функцией потерь служила общая сумма квадратов остатков для двух кривых. При этом накладывалось ограничение на параметр S_0, он должен быть одним и тем же для кривой максимумов и минимумов (иначе кривые могут пересекаться). Таким образом, было определено 5 параметров: две пары параметров a и b и общий параметр S_0. Для верхней границы параметры определены как: a = 9,95 и b = 0,35 млн экз. Для нижней границы: a = 1,56 и b = 0,12 млн экз.

После определения параметра S_0 становится возможным и определение среднемноголетних параметров a и b для всего набора данных с 1986

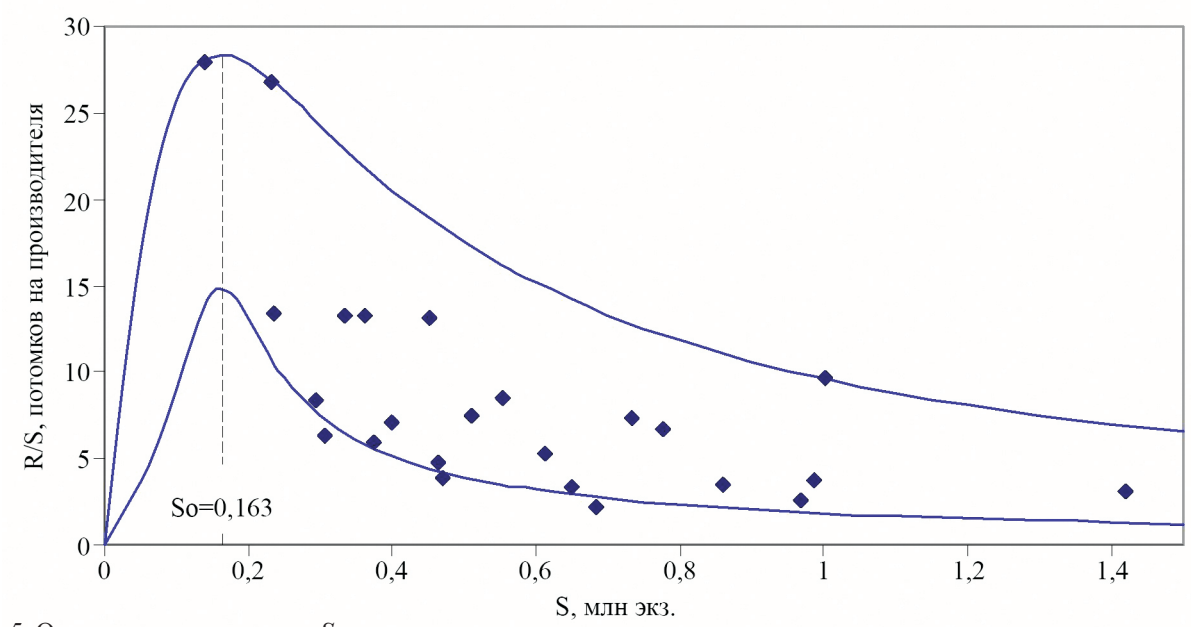

Рис. 5. Определение параметра S_0 с помощью дополнительных кривых для максимальных и минимальных значений *R/S*
Fig. 5. Finding values of the parameter S_0 via supplemental curves for the maximal and minimal values of *R/S*

по 2009 гг., которые составили a = 3,74 и b = 0,20 млн экз. Имеющиеся три пары параметров a и b показывают, что, возможно, они связаны между собой (рис. 6).

Для определения максимального возможного вылова был выбран период 2001–2009 годов, отличающийся от предыдущих лет более высоким уровнем возвратов, соответственно и вид кривой «запас–пополнение» должен измениться.

Для определения параметров модели для периода 2001–2009 гг. достаточно было методом наименьших квадратов определить параметр a, т. к. параметр S_0 уже вычислен и является общим для всех уровней модели, а параметр b можно найти с помощью уравнения регрессии на рис. 6. Полученные оценки значимости параметров и регрессии в целом достаточно высоки (табл. 1 и 2). Все полученные страты модели — нижняя граница, верхняя граница, средняя за 1986–2009 гг. и средняя за 2001–2009 гг. — показаны на рис. 7. Для каждой из страт определены также и уровни S_{MSY}. Все полученные параметры сведены в табл. 3.

Разложение параметров общей модели (для периода 2001–2009 гг.) на параметры моделей частных группировок проводилось по данным возрастного состава и будет показано ниже, после реализации второго возможного пути моделирования.

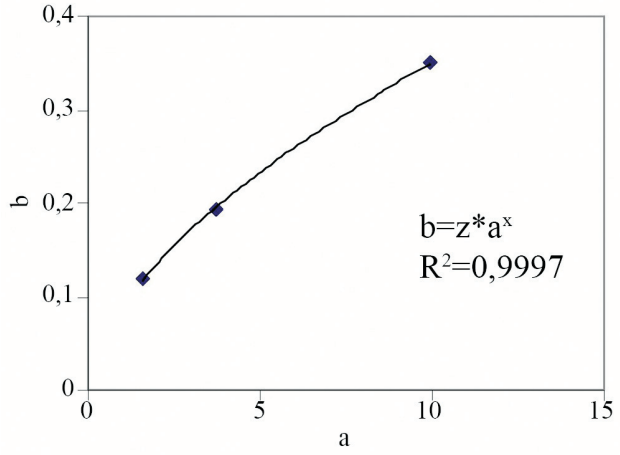

Рис. 6. Возможная взаимосвязь параметров a и b. Оценки коэффициентов z и x показаны в табл. 1
Fig. 6. Possible correlation between the parameters a and b. The estimated coefficients x and z are shown in Table. 1

Табл. 1. Оценки параметров резонансной модели для периода 2001–2009
Table 1. The estimates of the resonance model parameters for the period 2001–2009

Параметр		Оценка	Станд. отклон.	t-значение	df	p-уровень
S_0		0,163	0,011	14,99	4	0,000058
$b = z \cdot a^x = 0{,}26678$	z	0,093	0,0006	149,67	1	0,004253
	x	0,576	0,003	173,71	1	0,003665
a		6,203	0,7615	8,15	8	0,000038

Табл. 2. Анализ дисперсий резонансной модели для периода 2001–2009 (a = 6,203; b = 0,266)
Table 2. The analysis of the resonanse model dispersions for the period 2001–2009 (a = 6,203; b = 0,266)

Сумма квадратов		df	Средн. квадраты	F-значение	p-значение
Регрессия	273,820	3	91,273	25,073	0,000857
Остатки	21,842	6	3,6403		
Общая	295,661	9			

Табл. 3. Параметры модели и управляющие ориентиры для каждой из модельных страт
Table 3. The simulation parameters and the control targets for each of the model strata

Страты модели	*a*, млн экз.	*b*, млн экз.	S_0, млн экз.	S_{MSY}, млн экз.	R_{MSY}, млн экз.	MSY, млн экз.	U_{MSY}, %
Нижняя граница	1,564	0,118	0,163	0,187	2,323	2,136	92
Среднее значение (1986–2009)	3,745	0,197	0,163	0,271	3,875	3,605	93
Среднее значение (2001–2009)	6,203	0,267	0,163	0,497	5,954	5,456	92
Верхняя граница	9,945	0,349	0,163	0,850	9,496	8,647	91

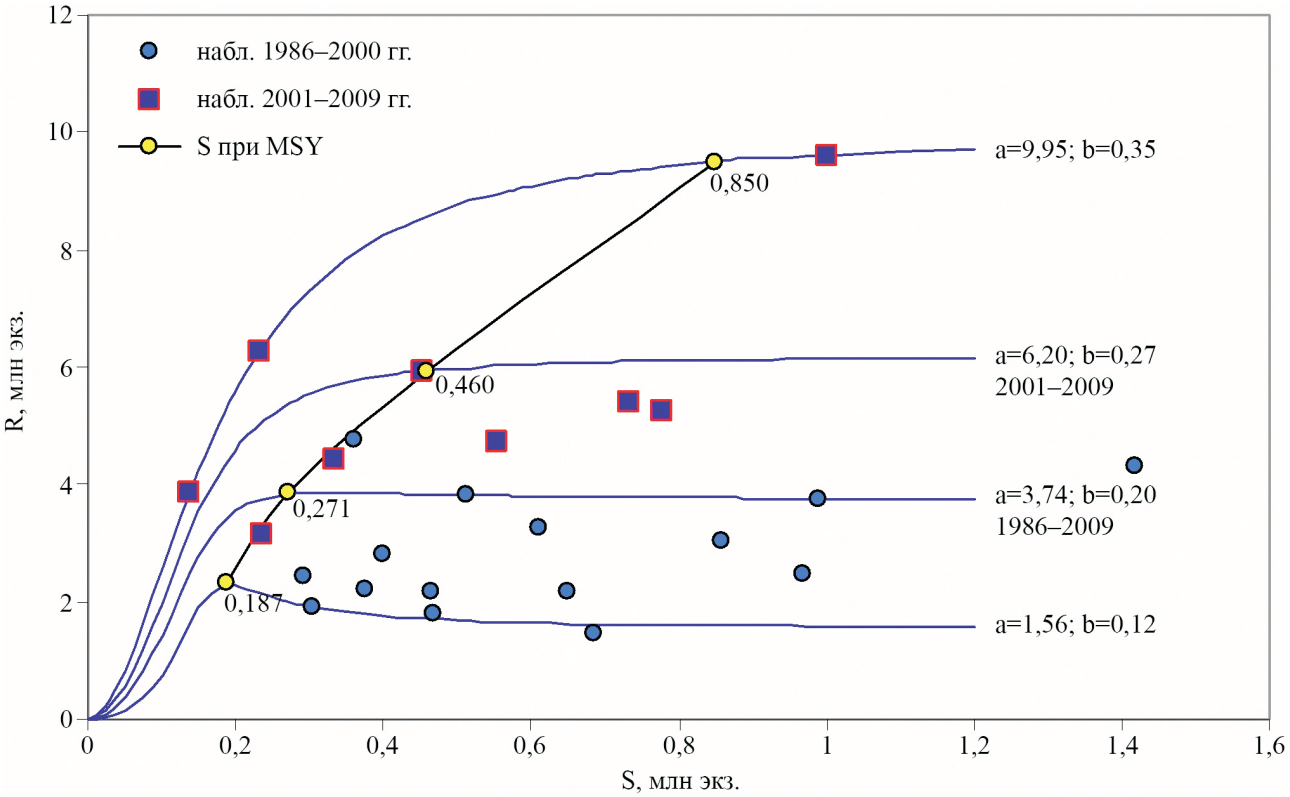

Рис. 7. Изменение величины S_{MSY} при различных уровнях кривой «запас–пополнение» для общей популяции нерки р. Камчатки
Fig. 7. The values of S_{MSY} for different levels of “stock–recruitment” general curve of the Kamchatka River sockeye salmon population

2-й способ. Нерка р. Камчатки подразделяется на несколько стад 2-го порядка, для каждого из которых имеется многолетняя статистика по производителям и их потомкам с 1957 по 2008 гг. По классификации В.Ф. Бугаева (1995, 2011), основные стада и группировки нерки 2-го порядка имеют следующие обозначения:

– «С» — группировка стад ранней нерки р. Камчатки из притоков верхнего и среднего течения (основной возраст 3+, молодь скатывается в море сеголетками);

– «В» — группировка стад поздней нерки р. Камчатки из притоков верхнего и среднего течения (основной возраст 4+, молодь живет один год в реке в районе нерестилищ);

– «Е» — группировка стад нерки средних и нижних притоков (основной возраст 4+, молодь один год нагуливается в оз. Азабачьем);

— «А» — стадо нерки оз. Азабачьего (основной возраст 5+, молодь живет два года в озере);

– «Д» — стадо оз. Двухюрточного (основной возраст 5+, молодь живет два года в озере).

Как сказано выше, при применении 2-го способа анализа для каждого из стад сначала проводились регрессии с помощью кривых запаса и пополнения, затем находились частные ориентиры оптимального пропуска производителей S_{MSY}, величина MSY и оптимальный темп эксплуатации U_{MSY}, а общие аналогичные показатели для всей нерки бассейна р. Камчатки вычислялись путем сложения частных.

Группировка «С». Облако рассеивания данных по пополнению и запасу имеет достаточно хорошо выраженный популяционный максимум в районе пропуска производителей 0,04–0,05 млн экз. Для более точного определения параметра S_0 были проведены дополнительные страты максимальных и минимальных значений, аналогично показанному ранее первому способу для всей нерки р. Камчатки. С их помощью S_0 был определен равным 0,043 млн экз. После этого были оценены параметры кривой для данных 2001–2008 гг. Все три кривые показаны на фоне фактических наблюдений (рис. 8), там же показаны определенные уровни оптимального пропуска.

Группировка «В». При аппроксимации данных за 2001–2009 гг. были исключены наблюдения 2004, 2005 и 2007 гг. (рис. 9). Все параметры резонансной модели оценены одновременно с помощью МНК, дополнительных страт проводить не потребовалось.

Группировка «Е». При аппроксимации данных за 2001–2008 гг. было исключено наблюдение 2004 года (рис. 10). Как и в предыдущем случае, для стада «В», все параметры резонансной кривой были оценены одновременно с помощью МНК, дополнительных страт проводить не потребовалось.

Стадо «А». Параметр S_0 был определен тем же образом, как и для стада «С», — путем проведения дополнительной модельной страты для периода 2003–2008 гг. и поиска его оптимального значения для общей суммы квадратов отклонений. Его оценка составила S_0 = 0,0426 млн экз. Наблюдения 2001 и 2002 гг. являются типичными среднемноголетними, и не рассматривались в оценке параметров для страты последних лет наблюдений. Оценки остальных параметров модели и значения оптимального пропуска при MSY показаны на рис. 11.

Стадо «Д». Параметр S_0 = 0,015 млн экз. определен с помощью дополнительной страты для периода 2001–2008 гг. (рис. 12). Там же показаны остальные параметры модели и изменение оценки S_{MSY} в соответствии с ростом подходов в 2001–2008 гг.

Принятие итоговых оценок. После расчетов по двум способам необходимо сравнить результаты и принять окончательные оценки пропуска

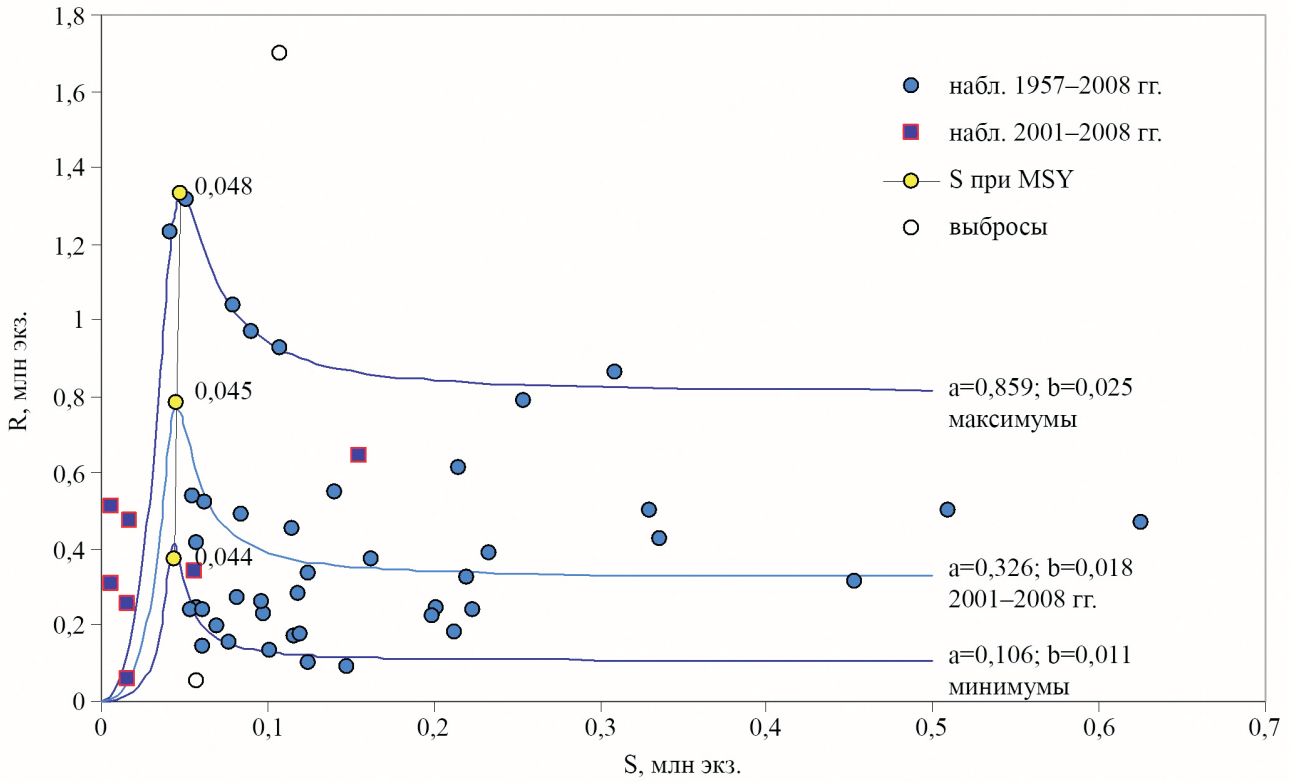

Рис. 8. Изменение величины S_{MSY} при различных уровнях кривой «запас–пополнение» для группировки «С» нерки р. Камчатки. Выбросы — не используемые при оценке параметров для страт максимумов и минимумов наблюдения

Fig. 8. The changes of S_{MSY} for different levels of "stock–recruitment" curve of the sockeye salmon group "C" in Kamchatka River. Emissions — a values not used in the estimation of parameters for the stratum of maxima and minima of observation

S_{MSY}. Результаты показаны в двух таблицах, 4 и 5. В целом можно констатировать, что два метода дали весьма сходные результаты (оценки пропуска 0,497 млн для первого способа и 0,421 млн для второго). Однако в оценках пропуска для локальных группировок имеются и достаточно

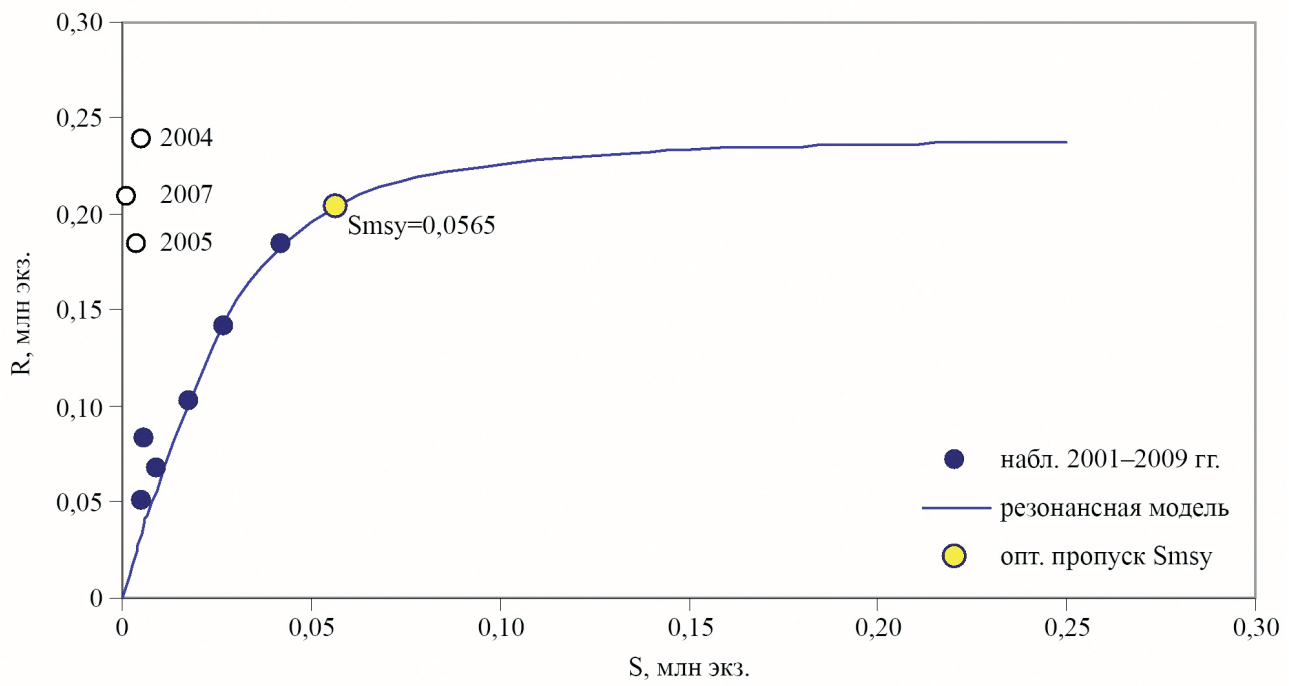

Рис. 9. Величина S_{MSY} для группировки «B» нерки р. Камчатки. Маркеры без заливки — наблюдения не учитывались при оценке параметров модели
Fig. 9. The S_{MSY} for the sockeye salmon group “B” in the River Kamchatka. The none filled marks are the meanings observed, which were not used during the evaluation of the model parameters

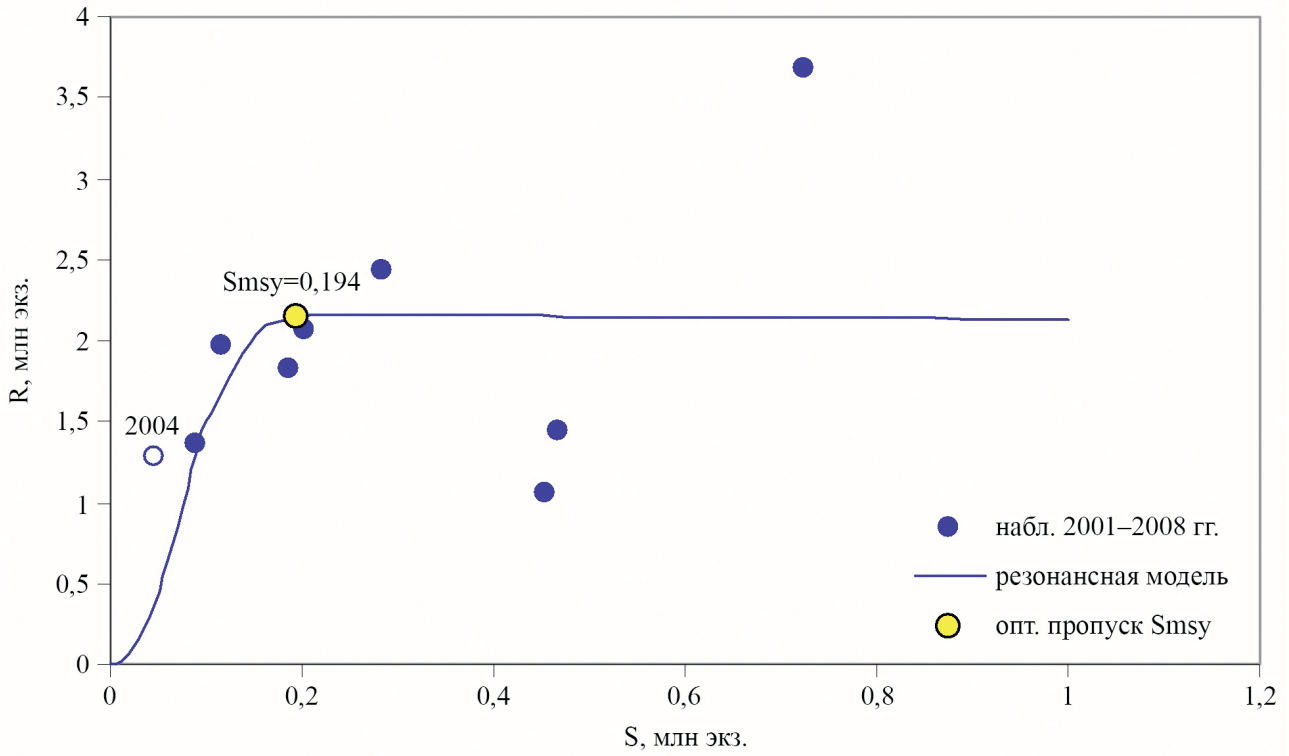

Рис. 10. Величина S_{MSY} для группировки «E» нерки р. Камчатки. Маркер без заливки — наблюдение не учитывалось при оценке параметров модели
Fig. 10. The value S_{MSY} for the sockeye salmon group “E” in Kamchatka River. The observation, not used when evaluating the model parameters, was marker with no fill

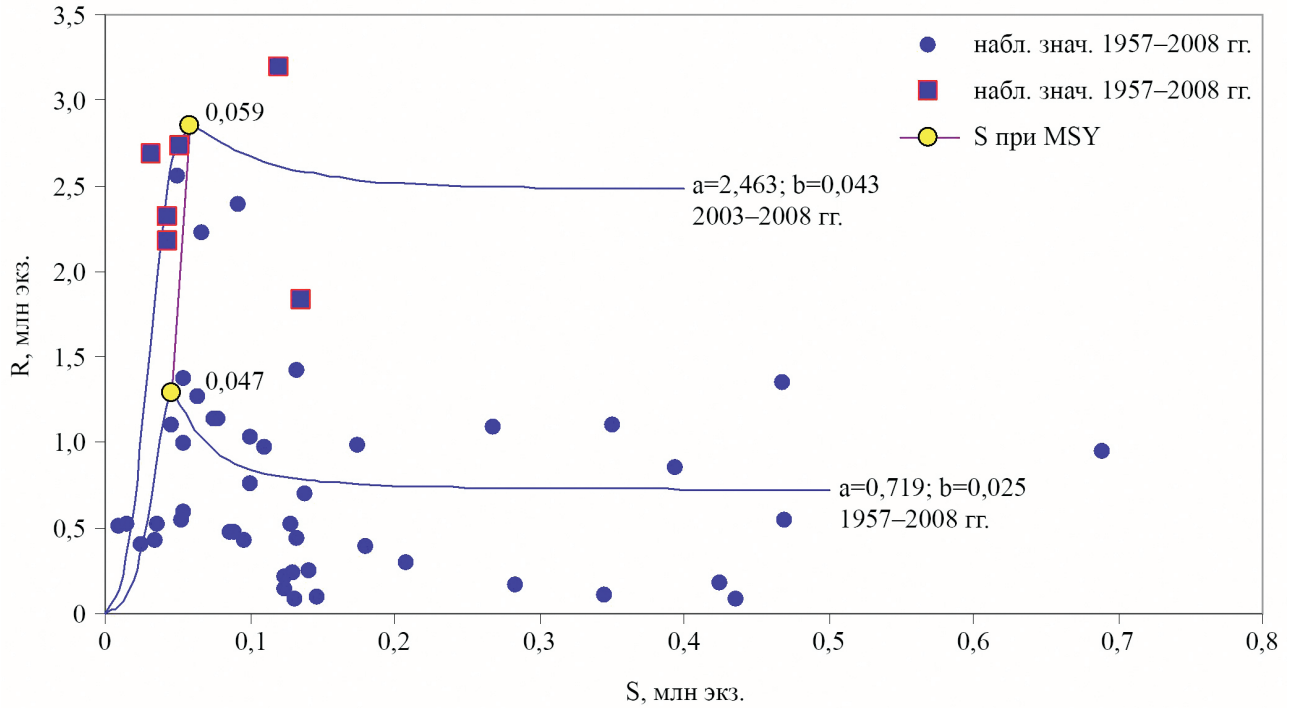

Рис. 11. Изменение величины S_{MSY} при различных уровнях резонансной модели для нерки оз. Азабачьего
Fig. 11. The changes of S_{MSY} for different levels of the resonance model for sockeye salmon in Azabachye Lake

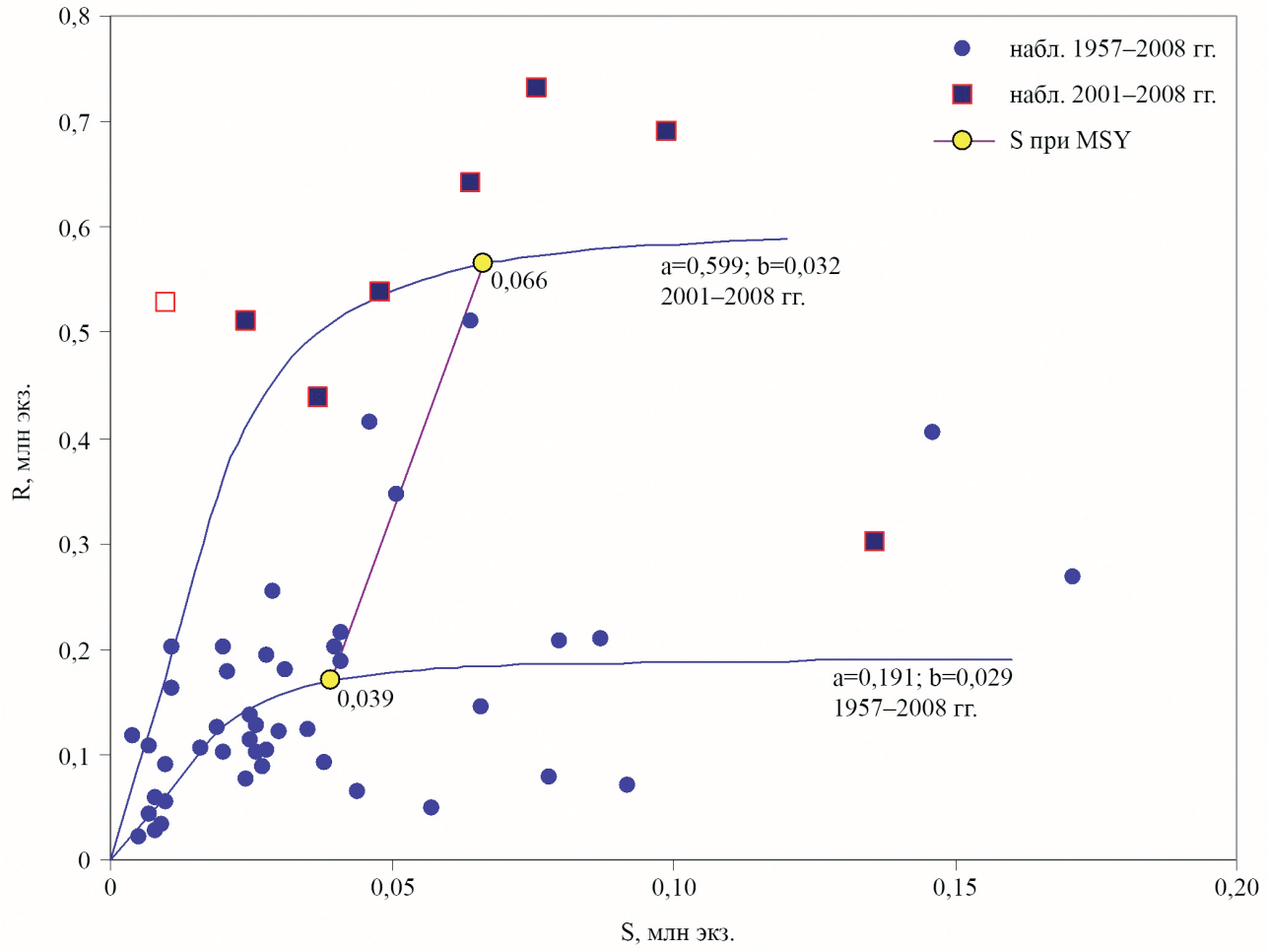

Рис. 12. Резонансная модель для зависимости «запас–пополнение» нерки оз. Двухюрточное за периоды 1957–2008 гг. и 2001–2008 гг. Маркер без заливки — исключенное наблюдение, как крайнее для R/S
Fig. 12. The resonance model for the “stock–recruitment” correlation for sockeye salmon in Dvukhyurtochnoye Lake for the periods 1957–2008 and 2001–2008. The observation marked with no fill was excluded as maximum for R/S

существенные расхождения (рис. 13). Так, для стада нерки оз. Азабачьего расхождение в оценках оптимального пропуска составляет около 100 тыс. экз. (от 0,158 млн по первому способу до 0,059 млн по второму). Связано это, судя по всему, с тем, что для первого способа могут быть достаточно велики ошибки в определении долей частных группировок, а для второго существенную роль играют ошибки в определении параметров модели. В качестве итоговых оценок про-

Табл. 4. Расчет параметров модели и определение управляющих ориентиров по 1-му способу (дедуктивному). Параметры моделей для частных группировок вычислены пропорционально процентным долям производителей и потомков, определенным по натурным данным; параметр *a* — пропорционально долям потомков *R*, параметры *b* и S_0 — пропорционально долям родителей *S*

Table 4. The model parameters calculation and figuring out the control tragets by the 1st method (deductive). The model parameters for particular groups estimated proportionally to the percent of parents and progeny, assessed from observed data; the parameter *a* is a proportional part for the recruitment *R*, the parameters *b* and S_0 — the proportional parts of *S*

Группы	Параметры моделей			Доли S, %	Доли R, %	S_{MSY}, млн	R_{MSY}, млн	MSY, млн	U_{MSY}, %
	a, млн	*b*, млн	S_o, млн						
А	2,619	0,074	0,046	28,03	42,35	0,158	2,545	2,387	93,78
Д	0,596	0,032	0,020	11,99	9,64	0,056	0,571	0,515	90,22
Е	1,994	0,102	0,063	38,50	32,24	0,181	1,910	1,729	90,51
В	0,196	0,015	0,009	5,54	3,17	0,023	0,186	0,162	87,48
С	0,543	0,041	0,025	15,45	8,78	0,065	0,514	0,449	87,41
Общая	6,184	0,264	0,163	100	100	0,497	5,954	5,456	91,64

Табл. 5. Расчет параметров модели и определение управляющих ориентиров по 2-му способу (индуктивному). Параметры общей модели вычислены как сумма параметров моделей для частных группировок производителей. Доли производителей *S* и потомков *R* вычислены пропорционально параметрам *a* и S_0

Table 5. The model parameters and the target orrientires evaluated by the inductive method. The parameters of the general model are evaluated as a sum of the model parameters for particular clusters. The percents of stock *S* (parents) and of recruitment *R* (progeny) are found proportionally to the parameters *a* and S_0

Группа	Параметры моделей			Доли S, %	Доли R, %	S_{MSY}, млн	R_{MSY}, млн	MSY, млн	U_{MSY}, %
	a, млн	*b*, млн	S_o, млн						
А	2,463	0,043	0,043	19,87	42,77	0,059	2,845	2,786	97,91
Д	0,600	0,032	0,015	7,06	10,42	0,066	0,564	0,498	88,25
Е	2,130	0,141	0,110	51,27	36,98	0,194	2,147	1,953	90,98
В	0,240	0,035	0,004	1,83	4,17	0,057	0,204	0,148	72,31
С	0,326	0,018	0,043	19,98	5,66	0,045	0,781	0,736	94,24
Общая	5,759	0,269	0,215	100	100	0,421	6,541	6,120	94

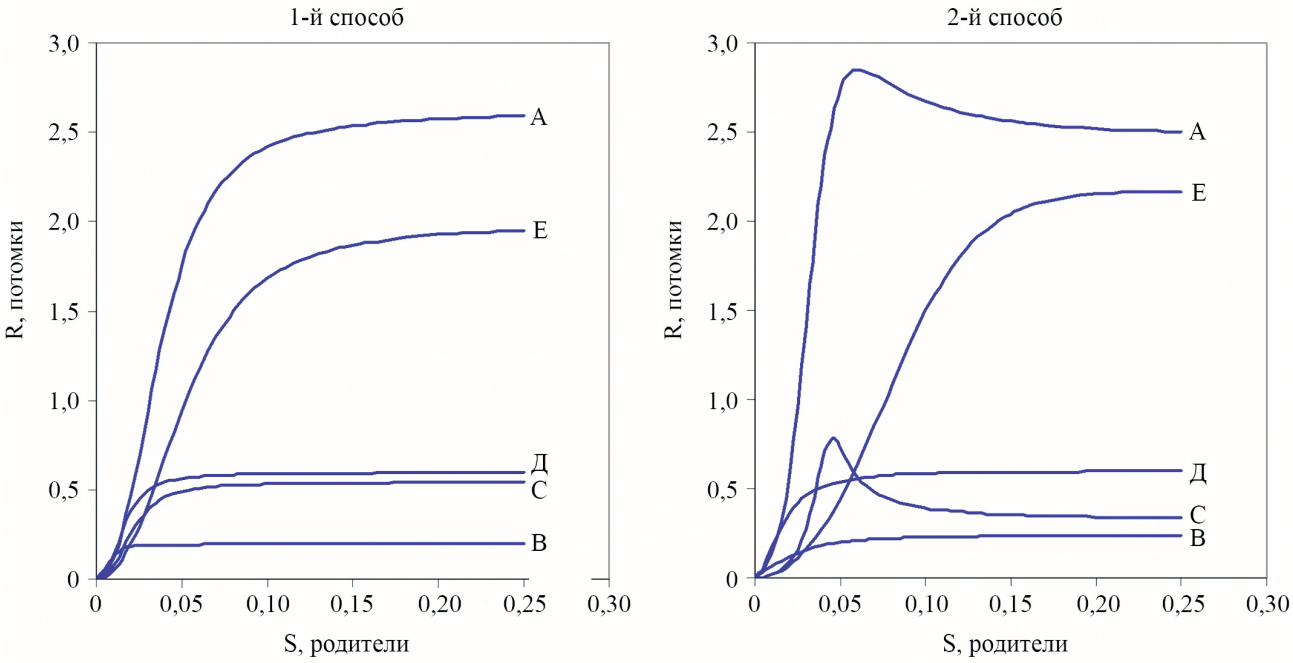

Рис. 13. Модельные кривые для частных группировок нерки р. Камчатки

Fig. 13. The model curves for particular groups of sockeye salmon in Kamchatka River

пуска S_{MSY} мы предлагаем взять средние по двум способам значения:

для стада нерки оз. Азабачьего — 108,5 тыс. экз.;

для стада оз. Двухюрточного — 61 тыс. экз.;

для группировки «E» — 187,5 тыс. экз.;

для группировки «B» — 40 тыс. экз.;

для группировки «C» — 55 тыс. экз.;

всего пропуск нерки в р. Камчатку определен на уровне 460 тыс. экз.

Кета *Oncorhynchus keta*

Данные по подходам кеты в р. Камчатке собираются с 1944 г. В анализе использовались данные по пропуску производителей кеты на нерест и их потомкам с 1947 по 2010 гг. Моделирование проводилось аналогично первому способу для нерки р. Камчатки. Параметр S_0, из-за трудностей в его определении методом наименьших квадратов, определен экспертно равным пропуску производителей с самым высоким наблюдаемым коэффициентом возврата потомков (поколение 2008 г., R/S = 27,93 при пропуске S = 0,046 млн экз.). Остальные параметры для страт максимальных, минимальных и средних значений определены регрессионными методами (табл. 6). При этом, предполагая, что между параметрами a и b существует взаимосвязь, вместо трех параметров b использовалась пара параметров z и x, согласно уравнению на рис. 6. Все оставшиеся параметры определены на высоком уровне значимости (табл. 6). Значимость самой модели также достаточно высока (табл. 7).

Величина пропуска производителей кеты р. Камчатки при максимальном устойчивом вылове S_{MSY} изменяется от 51 тыс. экз. для минимальной страты соответствующей низкой выживаемости поколений при воздействии неблагоприятных внешних факторов до 363 тыс. экз. для страты максимальных возвратов поколений (рис. 14). В среднем за весь период наблюдений величина оптимального пропуска составила порядка 142 тыс. производителей. Наблюдения последних лет (1999–2010 гг.) хорошо описываются стратами максимальных и средних значений, при этом последние три поколения принадлежат к максимальным уровням воспроизводства. Вместе с тем пропуск производителей в эти годы зачастую оказывается ниже среднего уровня в 142 тыс. экз., что говорит о чрезмерной интенсивности промысла.

Для каждой из страт модели кроме оптимального пропуска рассчитаны также и связанные с ним ориентиры управления (табл. 8).

Табл. 6. Оценка параметров модели для кеты р. Камчатки (1999–2010)
Table 6. The model parameters evaluated for chum salmon of the River Kamchatka (1999–2010)

Параметр		Оценка	Станд. отклон.	t-критерий	df	p-уровень	Нижний предел	Верхний предел
S_0 — экспертная оценка		0,046	–	–	–	–	–	–
b	z	0,099	0,022	4,510	75	$2{,}35\cdot10^{-5}$	0,055	0,142
	x	0,523	0,243	2,156	75	0,034	0,040	1,007
a	1947–2010	0,856	0,078	11,001	75	$2{,}62\cdot10^{-17}$	0,839	0,873
Максимумы		2,656	0,241	11,001	75	$2{,}62\cdot10^{-17}$	2,602	2,709
Минимумы		0,133	0,012	11,001	75	$2{,}62\cdot10^{-17}$	0,130	0,136

Табл. 7. Дисперсионный анализ модели для кеты р. Камчатки (1947–2010)
Table 7. The analysis of variance of the model for chum salmon of the Kamchatka River (1947–2010)

Сумма квадратов		Степени свободы	Сред. квадраты	F-критерий	Вероятность, p
Регрессия	65,014	3	21,671	84,989	0,000
Остатки	19,124	75	0,255		
Сумма	84,138	78			

Табл. 8. Параметры модели и ориентиры управления для популяции кеты р. Камчатки
Table 8. The model parameters and the control targets for chum salmon population in Kamchatka River

Уровни модели	Параметры, млн экз			S_{MSY}, млн	R_{MSY}, млн	MSY, млн	U_{MSY}, %
	a	b	S_0				
Максимумы	2,656	0,165	0,046	0,363	2,452	2,088	85,19
Средний	0,856	0,091	0,046	0,142	0,777	0,635	81,71
Минимумы	0,133	0,035	0,046	0,051	0,190	0,138	72,97

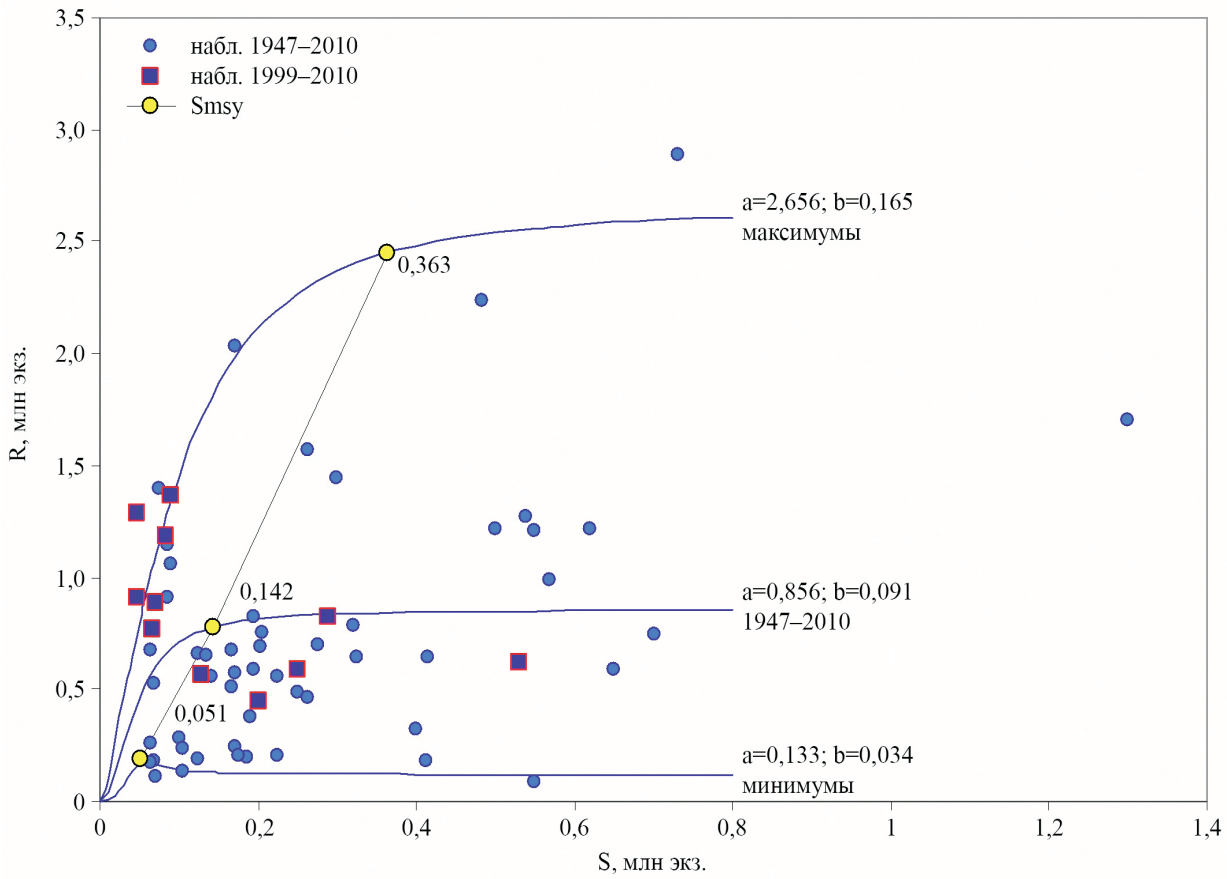

Рис. 14. Изменение величины S_{MSY} при различных уровнях кривой «запас–пополнение» для популяции кеты р. Камчатки
Fig. 14. The changes of S_{MSY} for different levels of the curve "stock–recruitment" for the chum salmon population in Kamchatka River

Кижуч *Oncorhynchus kisutch*

Данные по родителям и потомкам кижуча имеются с 1971 по 2010 гг. При этом облако данных имеет достаточно широкий разброс как за весь имеющийся период, так и за последнее время с 2001 по 2010 гг. Вследствие чего параметр S_0 определялся при помощи проведения дополнительных страт максимальных и минимальных значений (при этом использовалось 16 наблюдений, анализ дисперсий модели в табл. 9), аналогично тому, как это делалось для нерки р. Камчатки в первом способе. Чтобы установить, как соотносятся между собой параметры *a* и *b*, была проведена дополнительная страта средних значений за весь имеющийся период 1971–2010 гг., с предустановленным параметром S_0. По полученным трем парам *a* и *b*, также как и в случае с моделью для нерки (1-й способ), проведена степенная регрессия (рис. 15), показывающая возможную

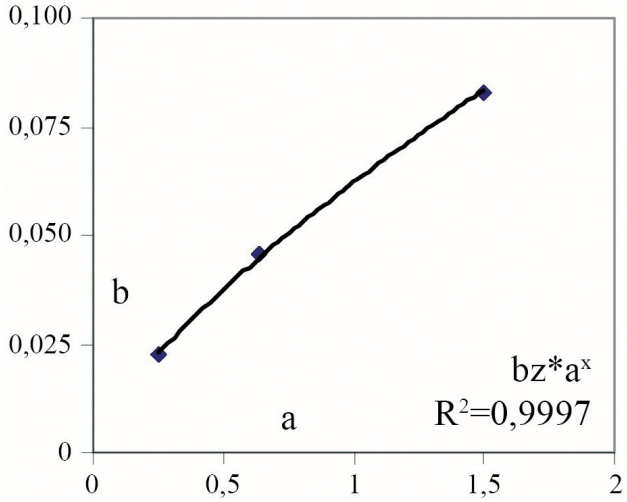

Рис. 15. Возможная взаимосвязь параметров *a* и *b* различных страт модели для кижуча р. Камчатки
Fig. 15. Possible correlation between *a* and *b* of different strata of the model for coho salmon in Kamchatka River

Табл. 9. Анализ дисперсий кусочной модели (страт максимумов и минимумов)
Table 9. The results of the analysis of variance of the model splitted (the strata of highs and lows)

Сумма квадратов		Степени свободы	Сред. квадраты	F-критерий	Вероятность, p
Регрессия	10,190	5	2,038	421,162	$3{,}57 \cdot 10^{-12}$
Остатки	0,053	11	0,005		
Общая	10,244	16			

связь между параметрами. Оценки параметров z и x и оценка общего параметра S_0 показаны в табл. 10, стандартная ошибка этого параметра рассчитана методом «складного ножа» (Quenouille, 1949).

После определения общих параметров S_0, z и x, для регрессий ко всему периоду наблюдений и периоду последних лет (2001–2010 гг.) остается только определить с помощью МНК параметр a (табл. 10).

Все четыре страты модели (минимумов, максимумов, общая средняя, средняя за последние 10 лет) показаны на рис. 16. Средняя оценка оптимального пропуска производителей за последние 10 лет составила S_{MSY} = 62 тыс. экз., однако с учетом того, что последние три наблюдения тяготеют к страте максимумов, эту оценку следует считать минимальной, и рекомендуется увеличить пропуск до среднего за весь период наблюдений (108 тыс. экз.).

Для каждой из страт модели кроме оптимального пропуска рассчитаны также и связанные с ним ориентиры управления (табл. 11).

Табл. 10. Оценка параметров
Table 10. The results of the evaluation of the parameters

Параметр		Оценка	Станд. отклон.	t-критерий	df	p-уровень	Нижний предел	Верхний предел
	S_0	0,0275	0,001	21,924	11	$9{,}95\cdot10^{-11}$	0,0267	0,0282
b	z	0,062	0,000	145,841	1	$4{,}37\cdot10^{-3}$	0,057	0,068
	x	0,718	0,013	54,270	1	$1{,}17\cdot10^{-2}$	0,550	0,886
a	1971–2010	0,872	0,072	12,170	39	$7{,}55\cdot10^{-15}$	0,727	1,017
	2001–2010	0,560	0,100	5,617	9	0,00033	0,334	0,785

Табл. 11. Параметры модели и ориентиры управления для популяции кижуча р. Камчатки
Table 11. The model parameters and the control targets for the population of coho salmon in the Kamchatka River

Уровни модели	Параметры, млн экз			S_{MSY}, млн	R_{MSY}, млн	MSY, млн	U_{MSY}, %
	a	b	S_o				
Максимумы	1,496	0,083	0,027	0,187	1,393	1,206	86,57%
Средний 1971–2010	0,872	0,056	0,027	0,108	0,814	0,707	86,77%
Средний 2001–2010	0,560	0,041	0,027	0,062	0,538	0,476	88,55%
Минимумы	0,253	0,023	0,027	0,032	0,334	0,302	90,42%

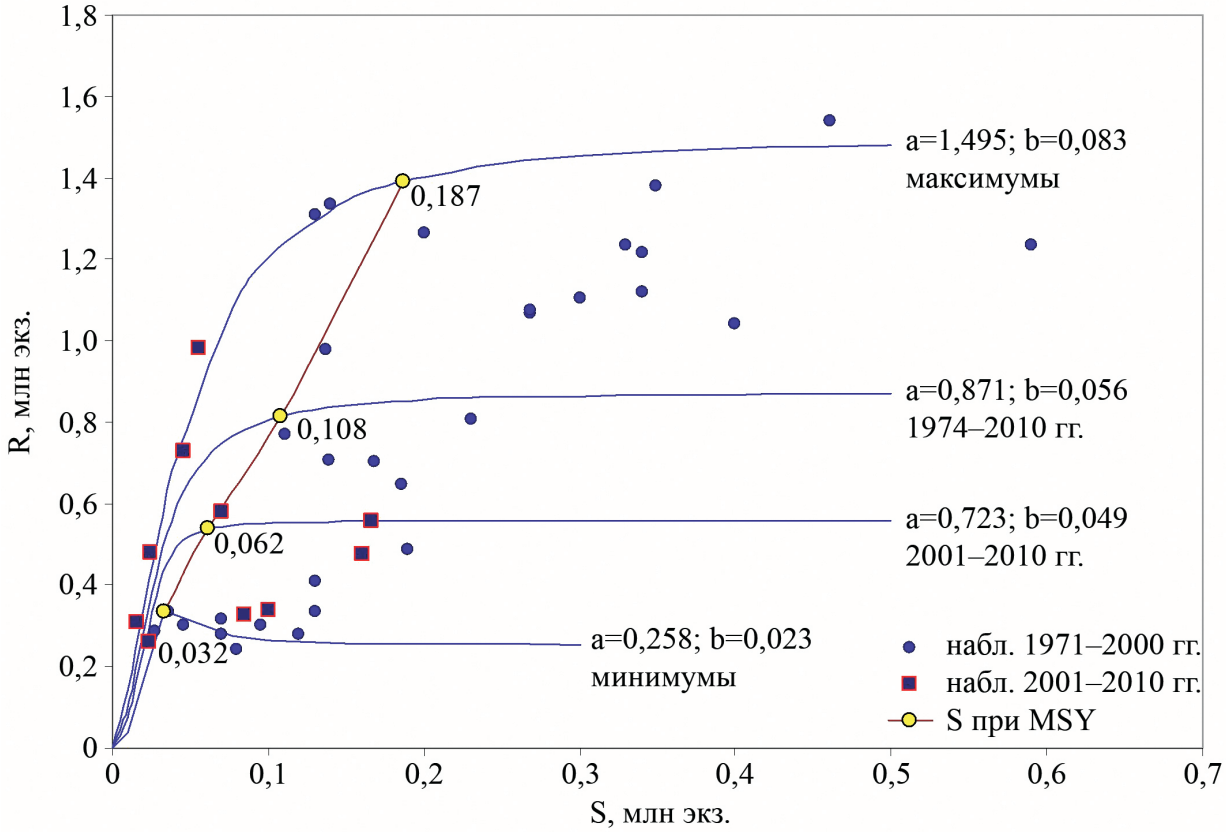

Рис. 16. Изменение оценки S_{MSY} для кижуча р. Камчатки в зависимости от уровней модели
Fig. 16. The changes of S_{MSY} for coho salmon in Kamchatka River depending on the model level

Чавыча *Oncorhynchus tshawytscha*

Оценка параметра S_0 также проводилась путем проведения дополнительных страт максимумов и минимумов (рис. 17). Параметр S_0, из-за трудностей в его определении методом наименьших квадратов, определен экспертно равным пропуску производителей с самым высоким наблюдаемым коэффициентом возврата потомков (поколение 2007 г., R/S = 12,85 при пропуске S = 0,00693 млн экз.). При этом, из-за недостатка данных в области малых значений пропуска производителей, в стратифицированную модель кроме минимумов и максимумов были включены и остальные данные, таким образом определяли три параметра a (максимального, минимального и среднего уровня) и параметры z и x, обуславливающие взаимосвязь параметров b и a. Статистическая оценка модели и ее параметров достаточно высокая (табл. 12 и 13).

Наблюдения последних лет (2001–2007 гг.) мало отличаются от уровня средних значений, поэтому отдельную страту для них проводить не потребовалось.

Для каждой из страт модели кроме оптимального пропуска рассчитаны также и связанные с ним ориентиры управления (табл. 14). В среднем опти-

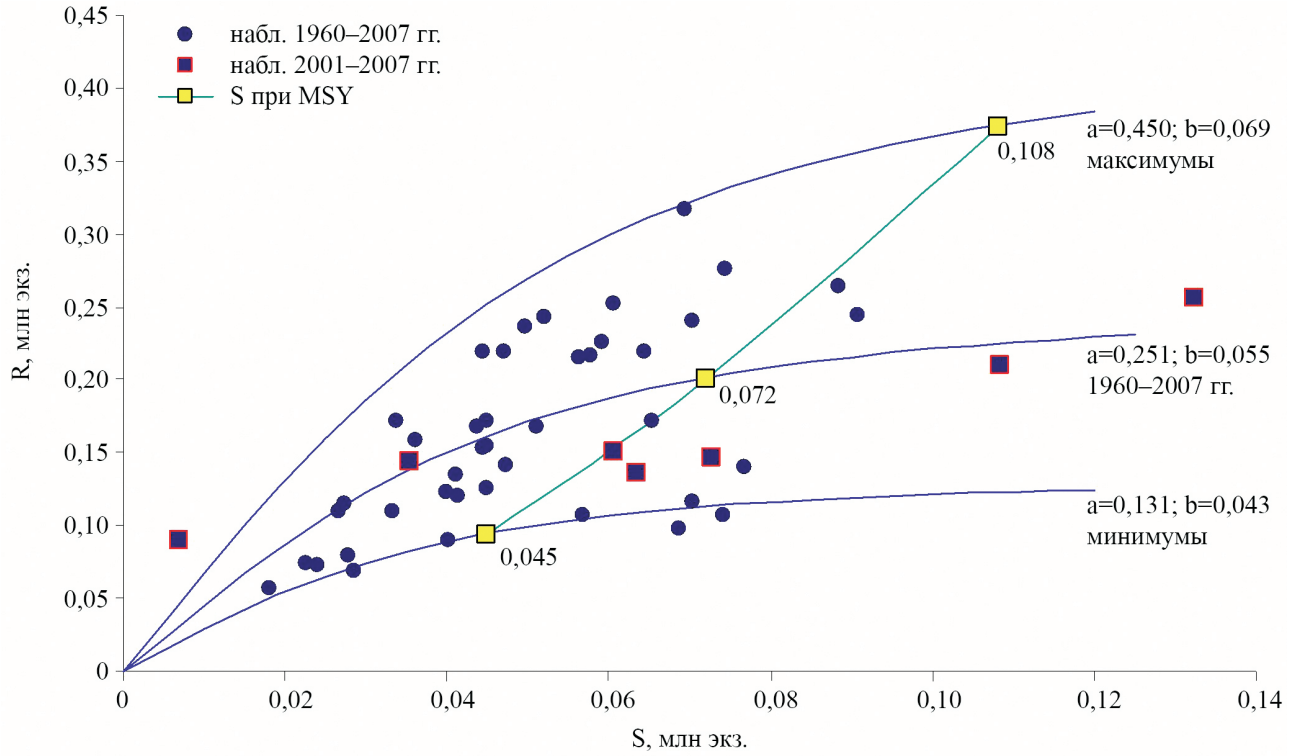

Рис. 17. Изменение оценки S_{MSY} для чавычи р. Камчатки в зависимости от уровней модели
Fig. 17. The changes of S_{MSY} for chinook salmon in Kamchatka River depending on the model level

Табл. 12. Оценка параметров модели для чавычи р. Камчатки (1960–2007 гг.)
Table 12. The model parameters evaluated for chinook salmon in Kamchatka River (1960–2007)

Параметр		Оценка	Станд. отклон.	t-критерий	df	p-уровень	Нижний предел	Верхний предел
S_0 — экспертная оценка		0,00693	–	–	–	–	–	–
b	z	0,091	0,020	4,572	42	$4{,}21\cdot10^{-5}$	0,055	0,142
	x	0,349	0,153	2,281	42	$2{,}77\cdot10^{-2}$	0,040	1,007
a	1947–2010	0,251	0,018	13,829	42	$3{,}11\cdot10^{-17}$	0,246	0,256
максимумы		0,450	0,033	13,829	42	$3{,}11\cdot10^{-17}$	0,441	0,459
минимумы		0,131	0,009	13,829	42	$3{,}11\cdot10^{-17}$	0,128	0,133

Табл. 13. Дисперсионный анализ стратифицированной модели для чавычи р. Камчатки
Table 13. The results of the variable analysis of the stratified model for chinook salmon in Kamchatka River

Сумма квадратов		df	Средн. квадраты	F-значение	p-значение
Регрессия	1,329	6	0,222	295,487	$1{,}086\cdot10^{-32}$
Остатки	0,031	42	0,0007		
Общая	1,361	48			

мальный пропуск производителей чавычи в р. Камчатке составляет 72 тыс. экз. и не менее 45 тыс.

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*

Данные по горбуше р. Камчатки достаточно скудные и фрагментарные, что обусловлено низкой численностью и небольшими подходами этого вида. Как показывают ранее проведенные исследования, в годы высокочисленных подходов горбуши к северо-восточному побережью Камчатки (Карагинская подзона) вылов горбуши в Камчатском заливе резко увеличивается, причем увеличение происходит в соответствии с мощностью ее карагинского стада. По всей вероятности, это связано с формированием зон высоких плотностей производителей горбуши в Беринговом море и при подходе к берегу в Карагинском заливе, в результате этого увеличивается доля стреинга производителей в прилегающие участки побережья, каковым и является Камчатский залив (Паренский, 2007; Shevlyakov, Koval, 2012).

Данные по подходам горбуши и количеству ее производителей на нерестилищах имеются для периода 1980–2000 гг., но не на каждый год. Полных наблюдений в этом периоде всего 14. Анализ проводился аналогично предыдущим моделям для других видов тихоокеанских лососей р. Камчатки. Большая часть наблюдений была разбита на страты максимальных и минимальных значений по уровню воспроизводства поколений (рис. 18). Параметры объединенной модели оценивались при условии стационарности параметра S_0 и зависимости между параметрами *a* и *b* (табл. 15). Параметры *a* и *b* для среднего уровня рассчитаны уже с помощью найденных параметров S_0, *z* и *x*. Диспер-

Табл. 14. Параметры модели и ориентиры управления для популяции чавычи р. Камчатки
Table 14. The model parameters and the control targets for the population of chinook salmon in Kamchatka River

Уровни модели	Параметры, млн экз			S_{MSY}, млн	R_{MSY}, млн	MSY, млн	U_{MSY}, %
	a	*b*	S_o				
Максимальный	0,450	0,069	0,007	0,108	0,381	0,272	71,58
Средний	0,251	0,055	0,007	0,072	0,200	0,128	64,06
Минимальный	0,131	0,043	0,007	0,045	0,095	0,050	52,74

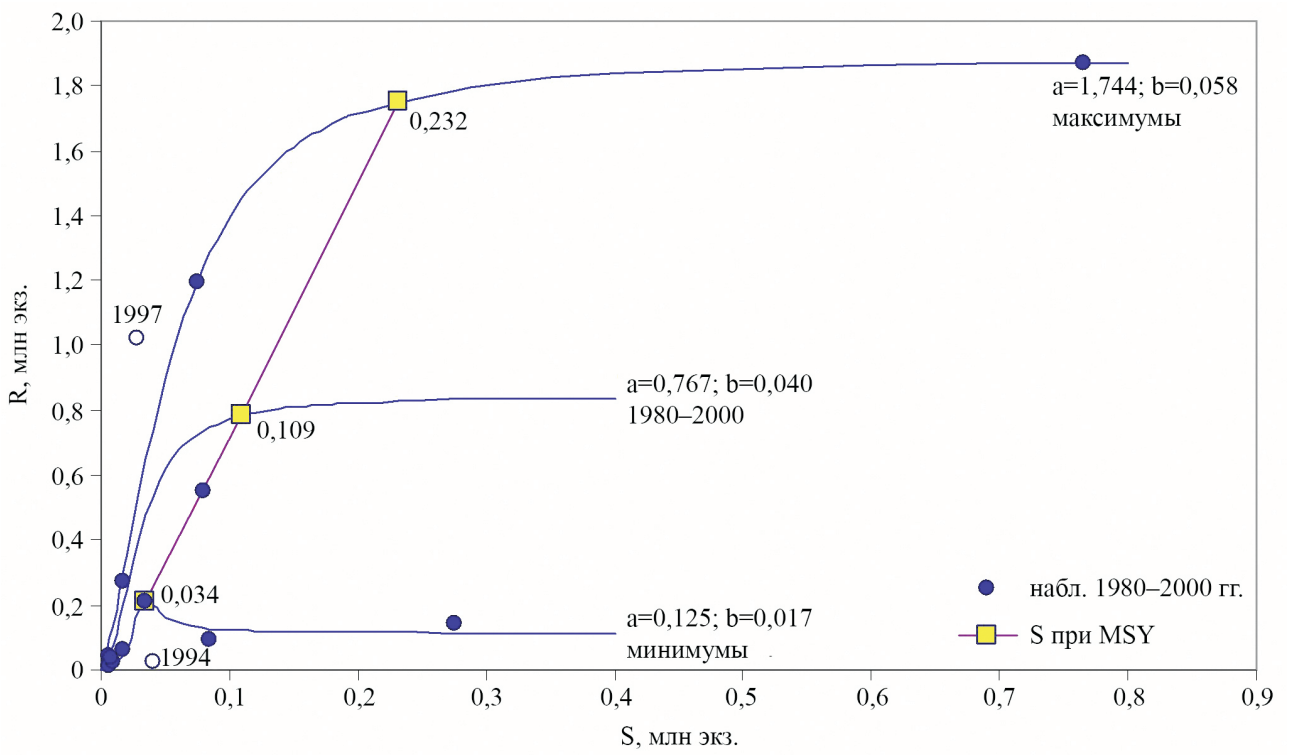

Рис. 18. Изменение величины S_{MSY} при различных уровнях кривой «запас–пополнение» для популяции горбуши р. Камчатки. Наблюдения 1997 и 1994 годов не участвовали в оценке параметров как имеющие крайние значения по коэффициенту воспроизводства R/S (маркеры без заливки)
Fig. 18. The changes of S_{MSY} for different levels of the "stock–recruitment" curve for the pink salmon population in Kamchatka River. The observations for 1997 and 1994 were excluded from the evaluation of the parameters as maximal in the coefficient of reproduction R/S (non filled markers)

Табл. 15. Оценка параметров модели
Table 15. The results of the evaluation of the model parameters

Параметр		Оценка	Станд. отклон.	t-критерий	df	p-уровень	Нижний предел	Верхний предел
	S_0	0,032	0,005	6,160	5	0,002	0,019	0,045
b	z	0,068	0,005	13,977	5	$3{,}37*10^{-5}$	0,056	0,081
	x	0,614	0,073	8,459	5	$3{,}79*10^{-4}$	0,427	0,800
a	максимумы	1,882	0,027	69,043	5	$1{,}21*10^{-8}$	1,859	1,900
	минимумы	0,113	0,002	69,043	5	$1{,}21*10^{-8}$	0,112	0,114

Табл. 16. Дисперсионный анализ модели
Table 16. The results of the analysis of variance of the model

Сумма квадратов		df	Средн. квадраты	F-значение	p-значение
Регрессия	5,006	4	1,252	1776,4971	$4{,}58*10^{-8}$
Остатки	0,004	5	0,0007		
Общая	5,010	9			

сионный анализ модели показал ее высокую значимость (табл. 16).

Величина оптимального пропуска производителей горбуши S_{MSY} изменяется от 34 тыс. экз. для страты минимумов до 232 тыс. экз. для страты максимальных значений. В среднем оптимальный пропуск оценивается в 109 тыс. экз. (табл. 17, рис. 18).

Остальные реки Петропавловско-Командорской подзоны

Нерка

Исходные данные — ряды родителей и потомков нерки суммарно для рек Петропавловско-Командорской подзоны за 1987–2009 гг. Ряд потомков нерки рассчитывался на основании данных от вылова и заполнения нерестилищ; при этом предполагалось, что потомство состоит только из возрастных групп 4+ и 5+ в соотношении 1:1, т. к. доля остальных групп невелика и ей можно пренебречь. Полученные данные аппроксимировались с помощью резонансной модели. Расчет проводился только для тех рек, где имеются данные по промышленному вылову, при этом данные незначительных по подходам нерки рек объединены с более значимыми по географическому признаку в кластеры (табл. 18). Расчет параметров для отдельных кластеров осуществлялся аналогично первому способу (дедуктивному) для модели нерки р. Камчатки. В данном случае возникла проблема со стадами нерки о. Беринга. На оз. Саранном среднемноголетний промышленный вылов достигает приблизительно 40% от вылова всей нерки Петропавловско-Командорской подзоны (если

Табл. 17. Параметры модели и ориентиры управления для популяции горбуши р. Камчатки
Table 17. The model parameters and the control targets for pink salmon population in Kamchatka River

Уровни модели	Параметры, млн экз			S_{MSY}, млн	R_{MSY}, млн	MSY, млн	U_{MSY}, %
	a	b	S_o				
Максимумы	1,882	0,101	0,032	0,232	1,754	1,522	86,79
Средний	0,842	0,062	0,032	0,109	0,784	0,674	86,05
Минимумы	0,113	0,018	0,032	0,034	0,209	0,175	83,66

Табл. 18. Кластеры рек и их среднемноголетние доли пропуска и вылова нерки в Петропавловско-Командорской подзоне (исключая р. Камчатку)
Table 18. The river cluster and the average annual catch and escapement of sockeye salmon in the clusters within the Petropavlovsk-Commander subzone (excluding Kamchatka River)

Кластеры рек	Среднемноголетний пропуск, тыс. экз.	Среднемноголетний вылов, %
1) р. Лиственничная (реки южнее Авачинской бухты)	11,30	6,98
2) б. Авача (реки Авача и Паратунка)	26,16	2,62
3) р. Налычева (между б. Авача и п-ов Шипунский)	11,36	5,95
4) р. Б. Медвежка (север п-ва Шипунский)	9,99	14,48
5) р. Жупанова (плюс все мелкие реки на север до р. Камчатки)	30,39	29,62
6) о. Беринга	9,67 (экстрапол.*)	40,13
Всего	87,26	99,7% (222,2 т)

*Extrapolated

исключить данные по р. Камчатке), однако данных по пропуску или заполнению нерестилищ на оз. Саранном (о. Беринга) нет никаких. Чтобы решить эту проблему (оценить пропуск нерки на оз. Саранном), была построена специальная модель, где было сделано допущение о том, что количество производителей нерки на этом озере прямо пропорционально общему пропуску по остальным рассматриваемым рекам, а среднемноголетняя интенсивность промысла на оз. Саранном составляет 85%.

При построении общей для подзоны модели соответственно была введена поправка в оценке общего пропуска, учитывающая командорских производителей нерки. Оценки статистической значимости параметров модели и самой модели показаны в таблицах 19 и 20.

Модельная кривая имеет хорошо выраженный резонансный пик, максимальное пополнение наблюдается при 27,72 тыс. родителей, с учетом неопределенности параметров модели эта оценка повышается до 31,6 тыс. экз. (рис. 19). Используя

Табл. 19. Оценки параметров модели пополнения нерки Петропавловско-Командорской подзоны
Table 19. The model parameters evaluated for sockeye salmon recruitment in the Petropavlovsk-Commander subzone

Параметр	Оценка	Станд. отклонение	t-значение (df = 20)	p-level	Нижний предел	Верхний предел
a	103,13	6,339	16,269	$3{,}288 \cdot 10^{-12}$	89,813	116,449
S_0	26,11	1,530	17,061	$1{,}469 \cdot 10^{-12}$	22,895	29,325
b	13,40	1,588	8,436	$1{,}141 \cdot 10^{-7}$	10,059	16,732

Табл. 20. Дисперсионный анализ модели
Table 20. The results of the analysis of variance of the model

	Сумма квадратов	df	Средн. квадраты	F-значение	p-значение
Регрессия	379 357,2	3	126 452,4	231,352	$1{,}085 \cdot 10^{-15}$
Остатки	11 785,7	20	654,8		
Общая	391 143,0	23			

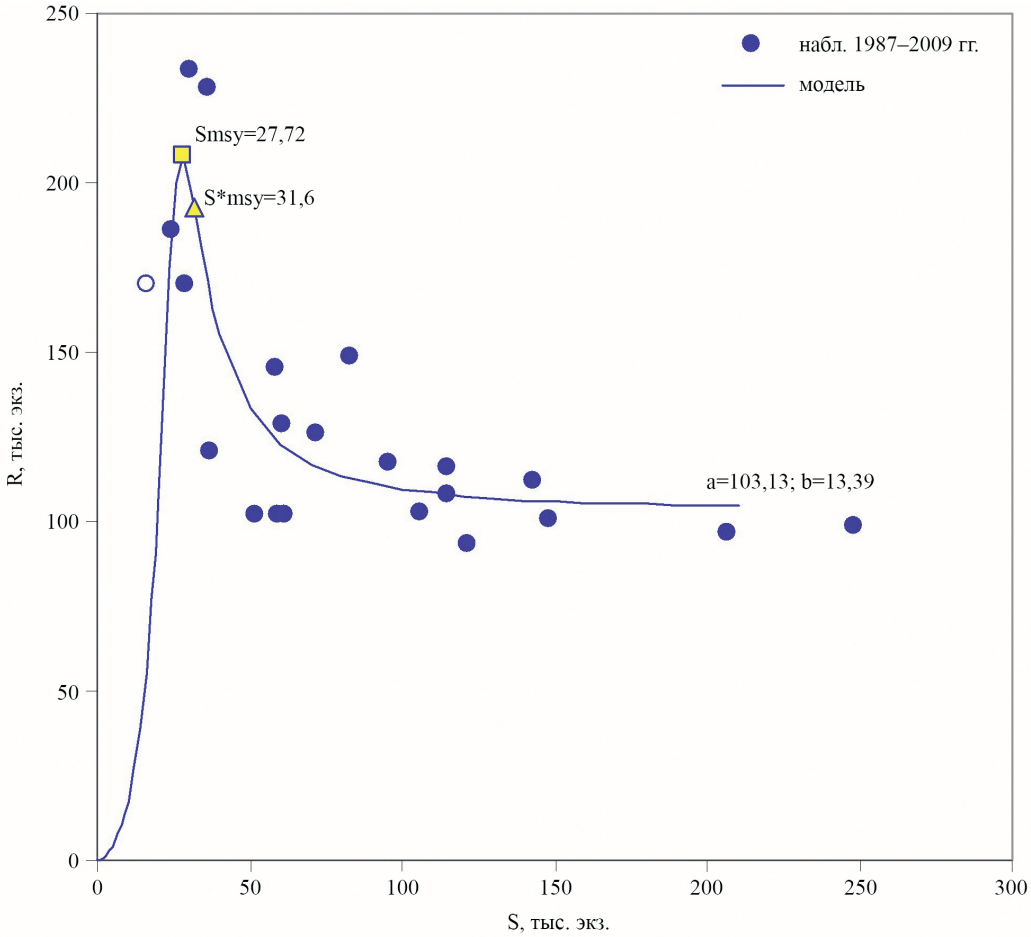

Рис. 19. Наблюдаемые данные взаимосвязи «запас–пополнение» нерки Петропавловско-Командорской подзоны и модельная кривая. Маркер без заливки — исключенное наблюдение 2002 г.
Fig. 19. The “stock–recruitment” observations for sockeye salmon in Petropavlovsk-Commander subzone and the model curve. Excluded observation 2002 is marked as non filled

среднемноголетние доли пропуска и пополнения каждого из кластеров, получены параметры частных моделей для каждого из кластеров (табл. 21), а также и интервальные оценки пропуска для каждого из кластеров, основанные на неопределенности параметров модели (Приложение, стр. 79). Вид моделей для кластеров, полученных согласно долям производителей и потомков, показан на рисунке 20.

Кета

Данные по заполнению нерестилищ и вылову кеты были разбиты на следующие кластеры:

– Жировая. Кластер, аналогичный кластеру Лиственничная для нерки, объединяет все реки южнее бухты Авача, назван по бухте с максимальным средним (многолетним) выловом кеты;

– Авача. Кластер рек Авачинской бухты;

Табл. 21. Параметры моделей и определение ориентиров управления для популяций нерки Петропавловско-Командорской подзоны
Table 21. The model parameters and the control targets for sockeye salmon populations within the Petropavlovsk-Commander subzone

Группировки	Параметры, тыс. экз.			Доли S, %	Доли R, %	S_{MSY}, тыс.	R_{MSY}, тыс.	MSY, тыс.	U_{MSY}, %
	a	*b*	S_0						
Общее	103,131	13,396	26,110	100	100	27,72	207,83	180,10	86,66
1. Лиственничная	4,05	2,38	4,64	17,79	3,92	4,77	8,06	3,29	40,81
2. Авача	7,70	3,00	5,85	22,39	7,47	6,09	15,44	9,35	60,56
3. Налычева	15,43	1,79	3,50	13,39	14,96	3,72	31,10	27,38	88,05
4. Медвежка	9,94	1,41	2,74	10,50	9,64	2,91	20,03	17,13	85,48
5. Жупанова	34,56	3,21	6,26	23,98	33,51	6,67	69,68	63,01	90,43
6. Беринга	31,44	1,60	3,12	11,96	30,49	3,34	63,40	60,07	94,74

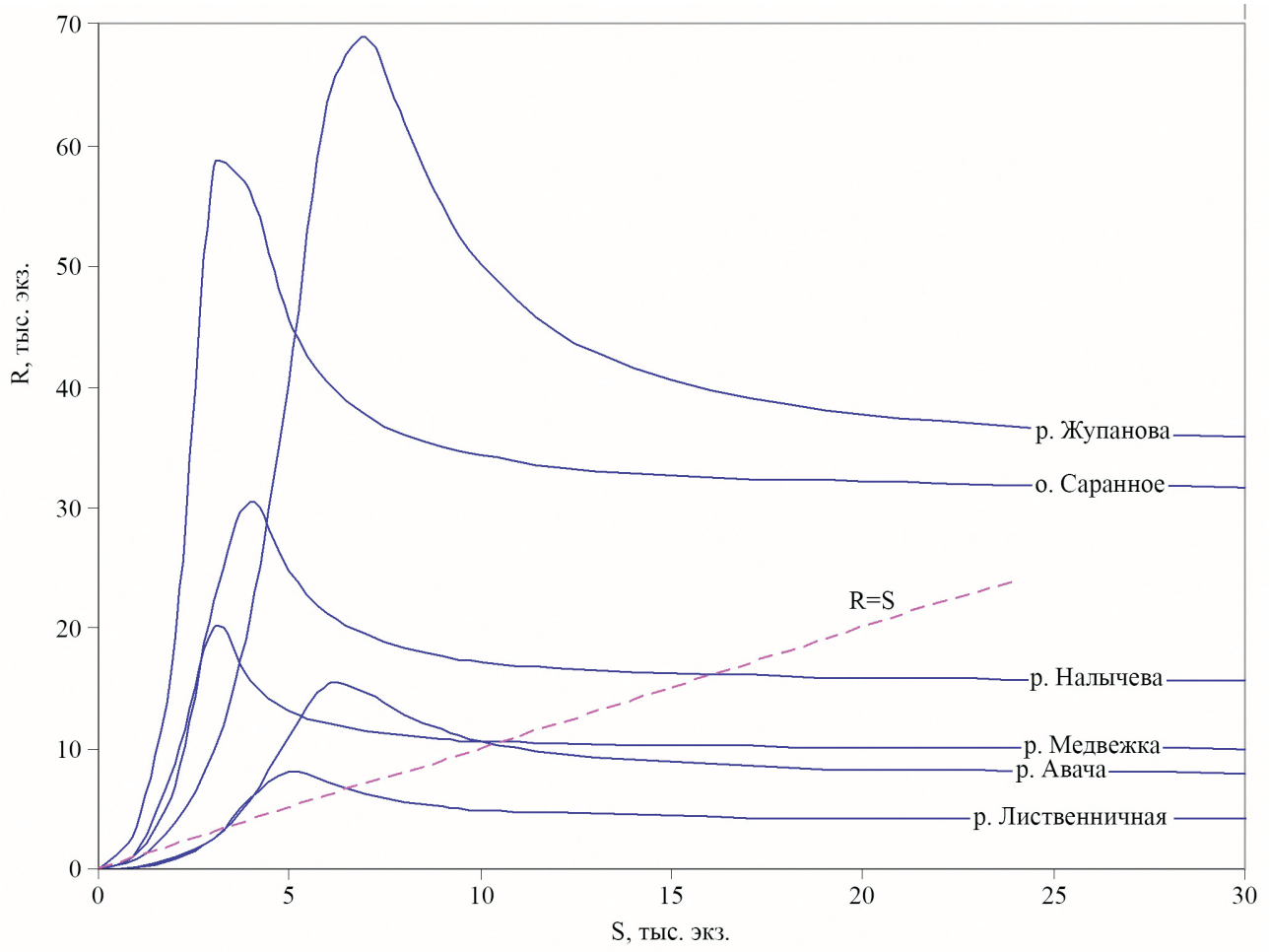

Рис. 20. Модели пополнения нерки от родительского запаса для частных кластеров рек
Fig. 20. The models for evaluation of the progeny of sockeye salmon from the parental stock in particular river clusters

– Островная. Кластер, объединяющий все реки от р. Налычева до р. Калыгирь, основная нерестовая река с наибольшим среднемноголетним выловом — р. Островная;

– Жупанова. Кластер, объединяющий все реки от р. Жупанова до р. Камчатки.

Для расчета количества потомков использовались данные по вылову и пропуску на нерест кеты возрастов 3+ и 4+ в соотношении 1:1 (другие возраста не учитывались).

Результаты оценки параметров модели (табл. 22) и дисперсионный анализ модели (табл. 23) говорят об их достаточно высокой статистической значимости и адекватности модели.

Полученная модель имеет хорошо выраженный максимум пополнения кеты при 70 тыс. производителей. С учетом неопределенности параметров модели эта цифра повышается до 107 тыс. производителей (рис. 21).

Табл. 22. Оценка параметров модели для кеты Петропавловско-Командорской подзоны
Table 22. The model parameters evaluated for chum salmon in the Petropavlovsk-Commander subzone

Параметр	Оценка	Станд. отклонение	t-значение df = 19	p-уровень	Нижний предел	Верхний предел
a	0,2409	0,0253	9,5421	0,0000	0,1881	0,2938
S_0	0,0647	0,0166	3,9088	0,0009	0,0301	0,0994
b	0,0389	0,0091	4,2895	0,0004	0,0199	0,0579

Табл. 23. Анализ дисперсий модели
Table 23. The model dispersions analyzed

	Сумма квадратов	df	Средн. квадраты	F-значение	p-значение
Регрессия	1,733	3	0,578	90,728	$1{,}919*10^{-11}$
Остатки	0,121	19	0,006		
Общая	1,854	22			

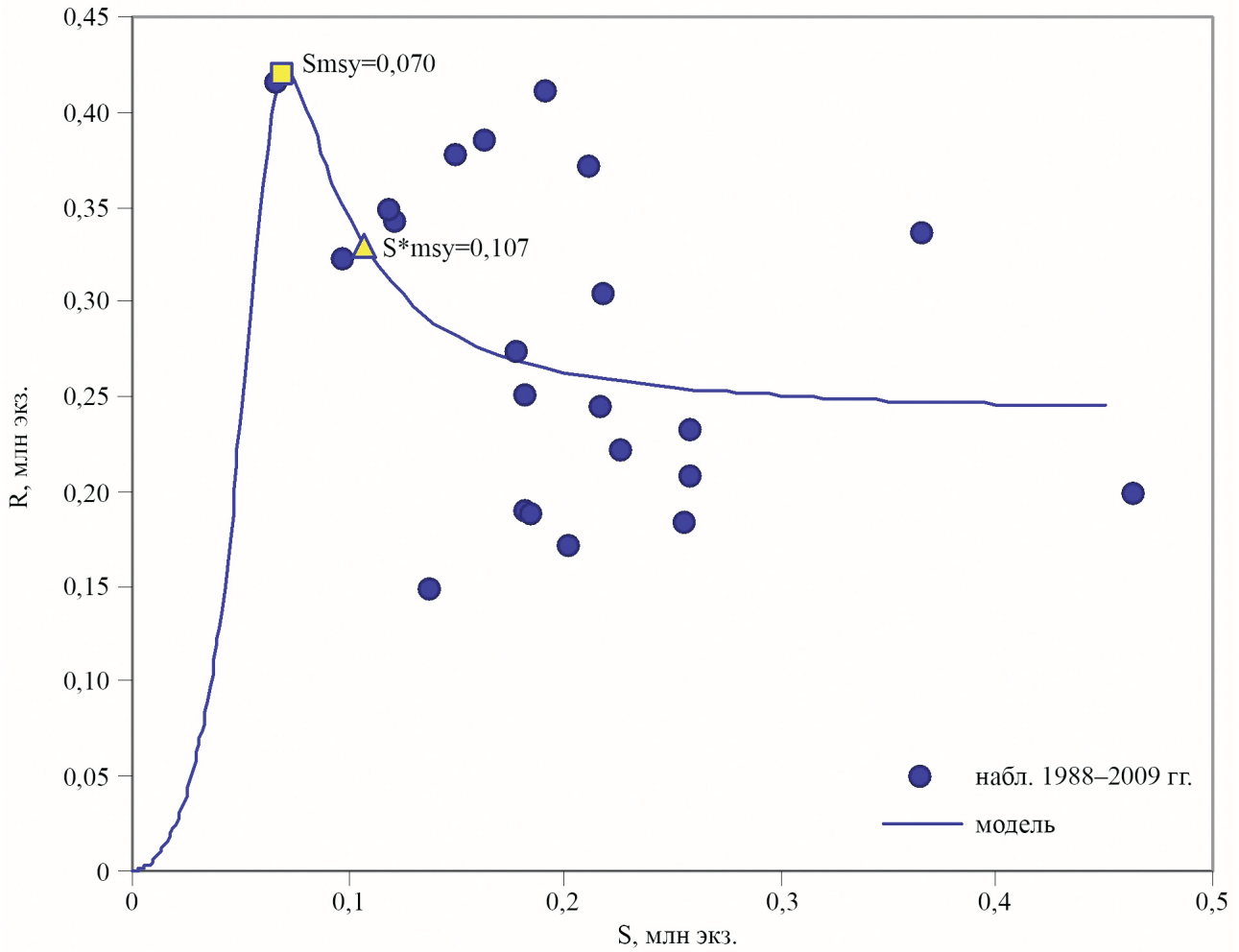

Рис. 21. Наблюдаемые и модельные значения взаимосвязи «запас–пополнение» кеты Петропавловско-Командорской подзоны
Fig. 21. The “stock-recruitment” values observed and simulated for chum salmon in Petropavlovsk-Commander subzone

Параметры частных моделей для кластеров получены согласно их среднемноголетним долям в общем пропуске и пополнении (табл. 24). Интервальные оценки пропуска показаны в итоговой таблице (Приложение, стр. 79). Модели для каждого из кластеров показаны на рис. 22.

Кижуч

В анализе использованы данные по родителям и потомкам (соотношение возрастов 2+ и 3+ принято 1:1) кижуча рек Петропавловско-Командорской подзоны (исключая р. Камчатку) с 1989 по 2010 гг., при этом данные по родителям 1996 г. отсутствуют полностью, имеется лишь информация по вылову за этот год (79,35 тыс.). Вместо них использовалась оценка пропуска производителей в 71,1 тыс. экз., экстраполированная по средней интенсивности вылова за предыдущие четыре года (U = 52%). Таким же образом было изменено наблюдение производителей 2002 года от величины в 16 тыс. экз., которая представляется слишком заниженной, к экстраполированной оценке в 46,8 тыс. экз. (вылов 2002 г. составил 67,8 тыс., а средняя за 1998–2001 гг. интенсивность вылова U = 59%). Соответственно, исправленные наблюдения повлияли на количество потомков от родителей 1991–1992 гг. и 1998–1999 гг. в сторону увеличения. Наблюдаемые значения и исправленные значения обозначены, соответственно, маркерами

Табл. 24. Параметры моделей и определение ориентиров управления для популяций кеты Петропавловско-Командорской подзоны
Table 24. The model parameters and the control targets evatuated for chum slmon in the Petropavlovsk-Commander subzone

Общая модель и кластеры рек	Параметры, млн экз			Доли S, %	Доли R, %	S_{MSY}, млн	R_{MSY}, млн	MSY, млн	U_{MSY}, %
	a	*b*	S_0						
Общее	0,241	0,039	0,065	100	100	0,070	0,420	0,349	83
Жировая	0,026	0,005	0,008	12,08	10,63	0,008	0,045	0,036	81
Авача	0,060	0,007	0,012	19,05	24,95	0,013	0,105	0,091	87
Островная	0,037	0,004	0,007	11,12	15,50	0,008	0,065	0,057	88
Жупанова	0,118	0,022	0,037	57,75	48,92	0,041	0,205	0,165	80

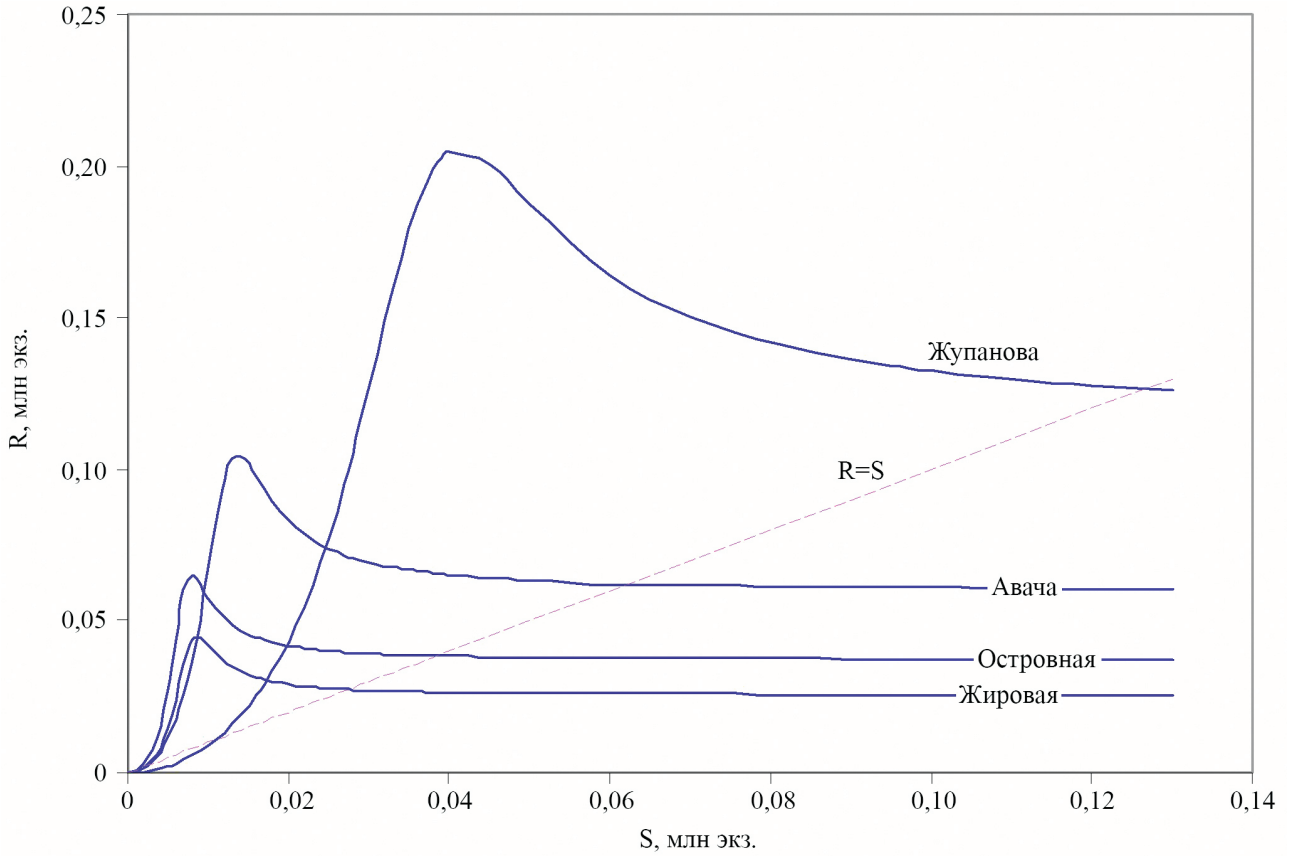

Рис. 22. Модели пополнения кеты от родительского запаса для частных кластеров рек
Fig. 22. The models for evaluation of the progeny of chum salmon from the parental stock in particular river clusters

без заливки, связанными стрелками с маркерами с заливкой (рис. 23). Подготовленный таким образом набор данных была аппроксимирован резонансной моделью. Модель и ее параметры значимы на высоком уровне (табл. 25 и 26).

Также как и для других видов рыб, данные по подходам кижуча были разбиты на кластеры по географическому признаку, а названия кластеров отображают основную в кластере реку с максимальными среднемноголетними значениями пропуска и вылова (как в реке, так и прибрежного). В соответствии со среднемноголетними долями родителей и их потомков рассчитаны параметры моделей для каждого из кластеров (табл. 27). Вид моделей для каждого из кластеров представлен на рис. 24. Общая определенная для подзоны оптимальная величина пропуска производителей кижуча на нерест составляет S_{MSY} = 43,3 тыс., а максимальный устойчивый вылов при этом составляет MSY = 146,9 тыс. экз.

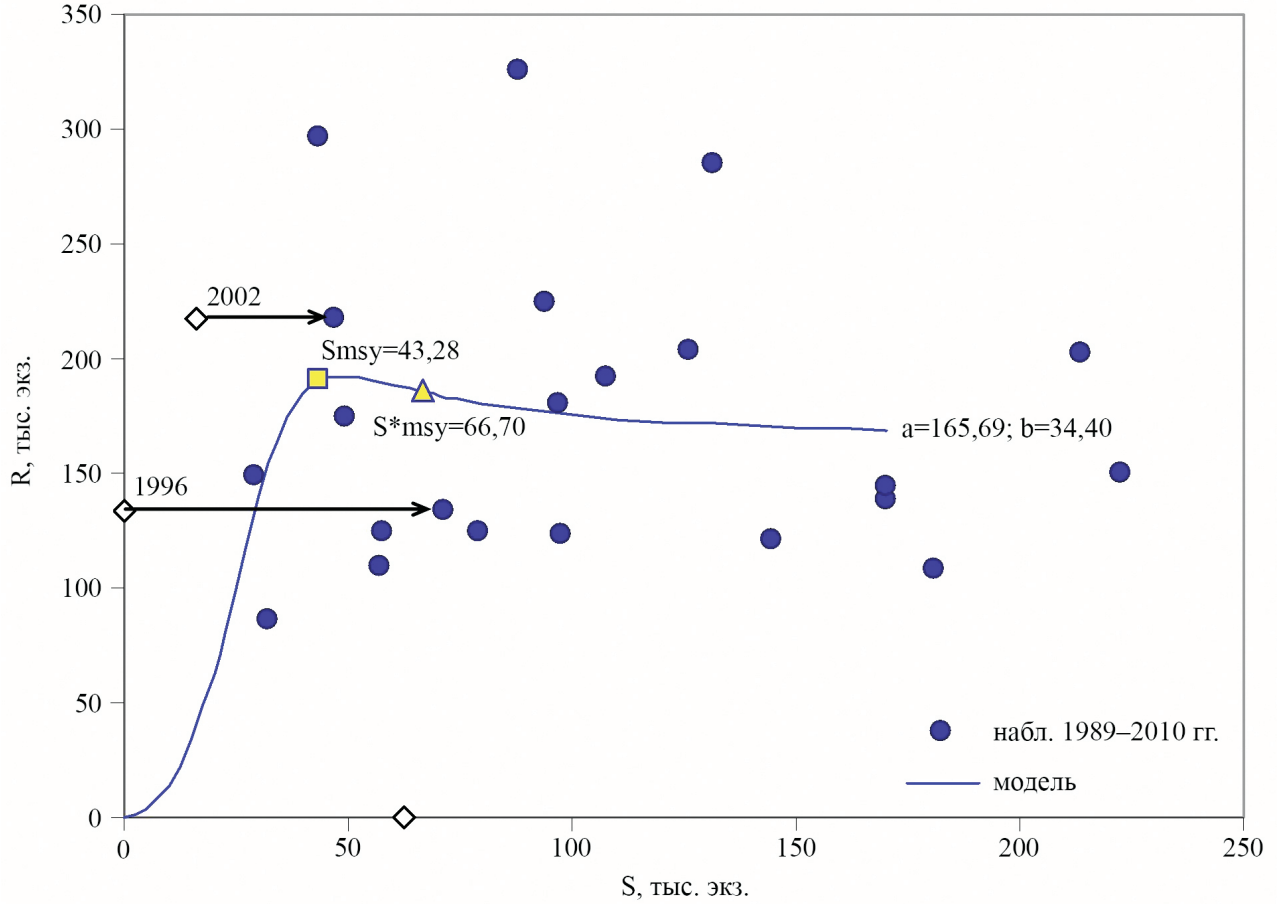

Рис. 23. Наблюдаемые и модельные значения взаимосвязи «запас–пополнение» кижуча Петропавловско-Командорской подзоны
Fig. 23. The “stock-recruitment” values observed and simulated for coho salmon in Petropavlovsk-Commander subzone

Табл. 25. Оценка параметров резонансной модели
Table 25. The results of the evaluation of the parameters of the resonanse model

Параметр	Оценка	Станд. отклонение	t-значение df = 19	p-уровень	Нижний предел	Верхний предел
a	165,689	20,934	7,915	$1{,}964 \cdot 10^{-7}$	121,873	209,505
S_0	34,707	9,409	3,689	$1{,}559 \cdot 10^{-3}$	15,014	54,400
b	34,400	9,384	3,666	$1{,}643 \cdot 10^{-3}$	14,759	54,042

Табл. 26. Значимость резонансной модели (дисперсионный анализ) для кижуча
Table 26. The significance of the resonanse model (results of the analysis of variance) fpor coho salmon

	Сумма квадратов	Степени свободы	Средние квадраты	F-критерий	Вероятность, p
Регрессия	674 958,5	3	224 986,2	53,37	$1{,}905 \cdot 10^{-9}$
Ошибки	80 102,8	19	4215,9		
Всего	755 061,3	22			

Табл. 27. Параметры моделей и определение ориентиров управления для популяций кижуча Петропавловско-Командорской подзоны
Table 27. The model parameters and the control targets for coho salmon populations in the Petropavlovsk-Commander subzone

Общая модель и кластеры рек	Параметры, тыс. экз.			Доли S, %	Доли R, %	S_{MSY}, тыс.	R_{MSY}, тыс.	MSY, тыс.	U_{MSY}, %
	a	*b*	S_0						
Общая	165,69	34,40	34,71	100	100	43,28	190,16	146,88	77
Асача	23,60	5,78	5,83	16,81	14,24	7,28	27,09	19,81	73
Авача	8,50	2,65	2,67	7,70	5,13	3,33	9,76	6,42	66
Налычева	44,70	6,73	6,79	19,56	26,98	8,47	51,31	42,84	83
Жупанова	88,88	19,24	19,41	55,92	53,65	24,20	102,01	77,81	76

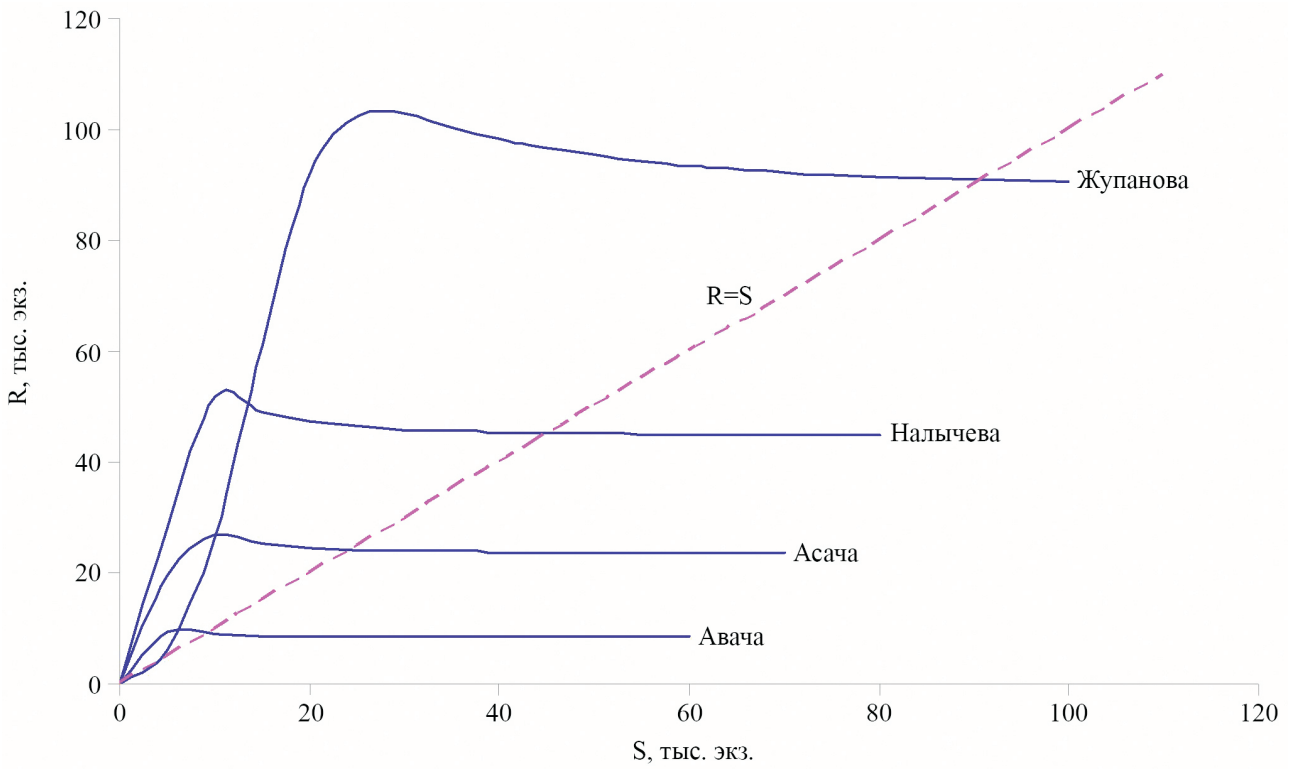

Рис. 24. Модели пополнения кижуча от родительского запаса для частных кластеров рек
Fig. 24. The models for evaluation of the progeny of coho salmon from the parental stock in particular river clusters

С учетом неопределенности параметров модели величина пропуска должна быть больше S_{MSY} = 66,7 тыс., соответственно увеличиваются и значения пропуска для отдельных кластеров рек (Приложение, стр. 79).

Горбуша

Также как и для предыдущих видов лососей, данные по вылову и пропущенным производителям горбуши были объединены в кластеры, названные по важнейшим рекам:

– кластер Жировая, объединяет популяции рек южнее б. Авачинской. Важнейшие нерестовые реки — реки Жировая, Б. Ходутка, Б. Саранная;

– кластер Авача, объединяет реки Авача и Паратунка;

– кластер Вахиль, объединяет реки Налычева, Островная, Вахиль, Большая и Малая Медвежка, Калыгирь. Крупнейшие нерестовые реки кластера — р. Вахиль (ее среднемноголетняя доля производителей в кластере 54%), а также р. Островная (26%) и р. Налычева (10%);

– кластер Жупанова, объединяет все реки от Жупанова до р. Пятой (Ольховой). Крупнейшая нерестовая река кластера — Жупанова, среднемноголетняя доля производителей в кластере — 60%, доля остальных — менее 5% каждая.

Данные по вылову горбуши в Петропавловско-Командорской подзоне имеются с 2002 г., при этом данные по заполнению нерестилищ в эти годы неполные для Авачинского кластера (в 2002–2007 гг. учет производителей не проводился). В связи с этим была проведена экстраполяция данных пропуска на основе корреляции между средним пропуском в соседних кластерах Жировая и

Вахиль и пропуском в кластер Авача. При этом в 1985–1999 годы наблюдений пропуск в Авачинский кластер был примерно в полтора раза выше, чем средний по соседним кластерам. А в 2000–2010 гг. он стал меньше в четыре раза (рис. 25). Таким образом, пропуск в Авачинский кластер для пропущенных 2002–2007 годов наблюдений был оценен в четверть от среднего пропуска по соседним кластерам Жировой и Вахиля.

Так как данные по пропуску в подзоне после 2010 года становятся фрагментарными для всех кластеров, экстраполировать их уже не представляется возможным. Поэтому для моделирования использовался ряд значений пропуска в 2002–2010 гг. в целом по подзоне (исключая р. Камчатку). Тем не менее, несмотря на небольшое количество наблюдений, полученное после всех экстраполяций облако данных достаточно хорошо аппроксимировалось резонансной моделью, и полученная модель признана адекватной и статистически значимой на высоком уровне, а ее параметры также имеют достаточный уровень значимости (табл. 28 и 29).

На рис. 26 показана модельная кривая, имеющая хорошо выраженный резонансный пик. Показатель оптимального пропуска производителей при максимальном устойчивом вылове составил S_{MSY} = 1,038 млн экз. (максимальный подход при этом — около 4 млн экз.), а его предосторожная оценка, с учетом неопределенности параметров модели, несколько выше: S^*_{MSY} = 1,270 млн экз.

Параметры кластеров рассчитаны на основе параметров общей модели и долей производителей и потомков каждого из кластеров рек (рис. 27, табл. 30). Интервальные оценки пропуска S_{MSY} для каждого из кластеров показаны в итоговой таблице (Приложение, стр. 79).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Применение резонансной модели, в качестве регрессии при анализе связи родителей и потомков лососевых, с одной стороны, связано с определен-

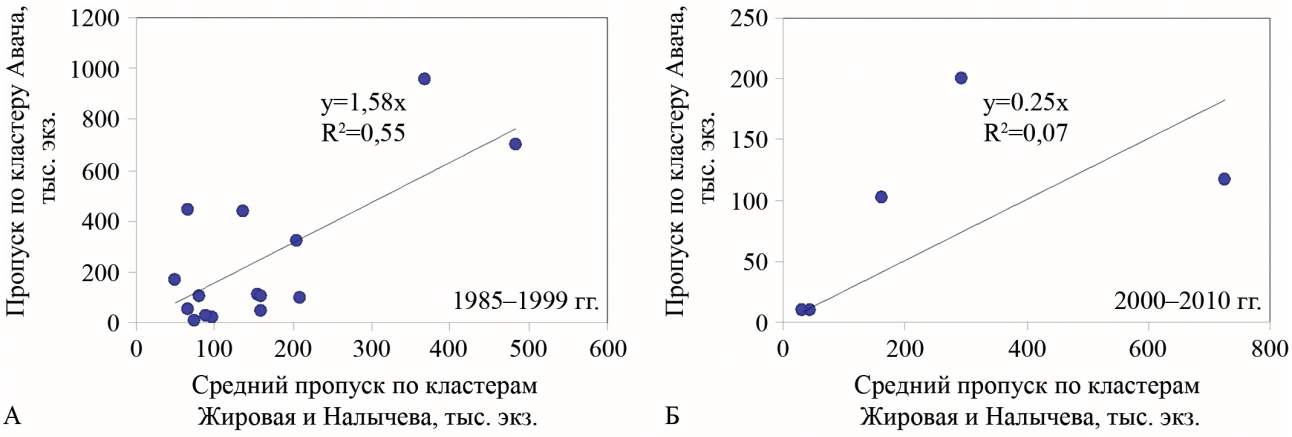

Рис. 25. Пропуск производителей горбуши в кластере Авача по сравнению со средним пропуском в соседних кластерах для различных временных периодов: А — в 1985–1999 годы, Б — в 2000–2010 годы
Fig. 25. The adult escapement of pink salmon in the Avacha river cluster compared to the average escapement in the adjacent clusters: А — in 1985–1999, Б — in 2000–2010

Табл. 28. Оценка параметров резонансной модели
Table 28. The parameters of the resonanse model

Параметр	Оценка	Станд. отклонение	t-значение df = 6	p-уровень	Нижний предел	Верхний предел
a	1,502	0,310	4,841	0,003	0,743	2,262
S_0	1,010	0,075	13,443	0,000	0,826	1,193
b	0,389	0,130	2,991	0,024	0,071	0,706

Табл. 29. Значимость резонансной модели (дисперсионный анализ) для кижуча
Table 29. The significance of the resonance model (the analysis of variance) for coho salmon

	Сумма квадратов	Степени свободы	Средние квадраты	F-критерий	Вероятность, p
Регрессия	41,055	3	13,685	31,656	0,0004
Ошибки	2,594	6	0,432		
Всего	43,648	9			

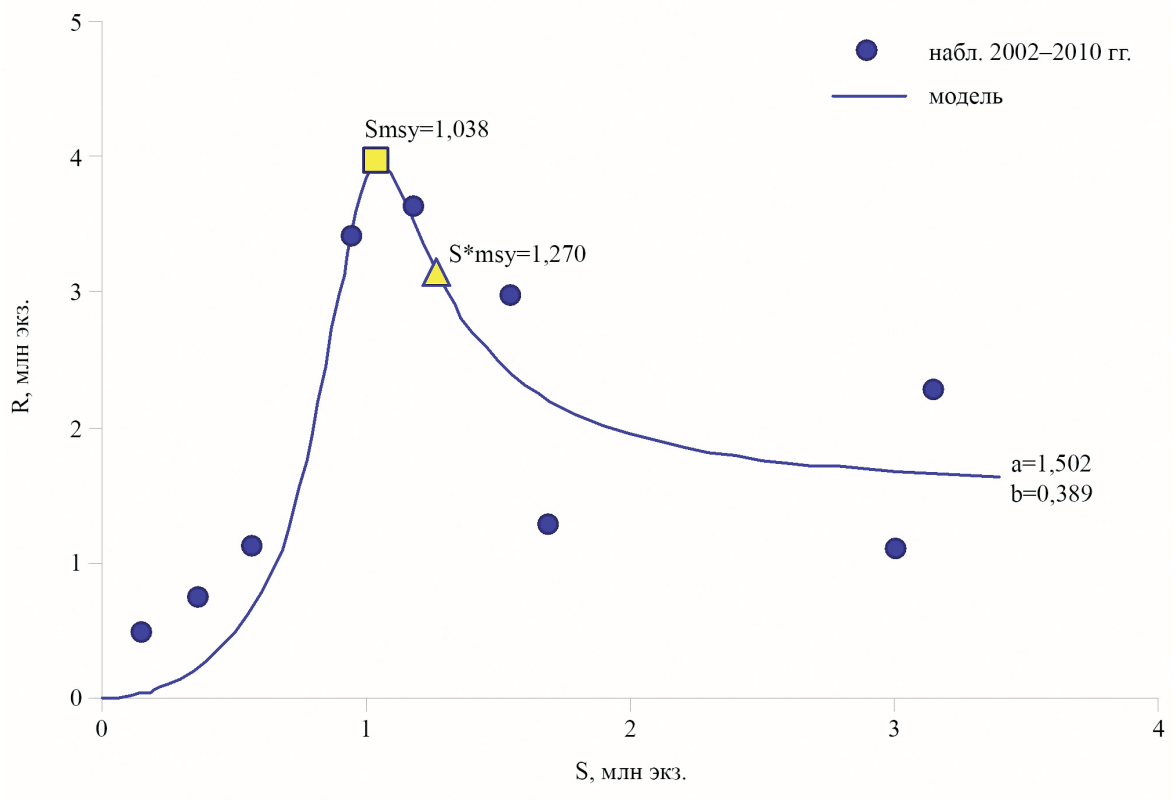

Рис. 26. Наблюдаемые и модельные значения взаимосвязи «запас–пополнение» горбуши Петропавловско-Командорской подзоны
Fig. 26. The “stock-recruitment” values observed and simulated for pink salmon in Petropavlovsk-Commander subzone

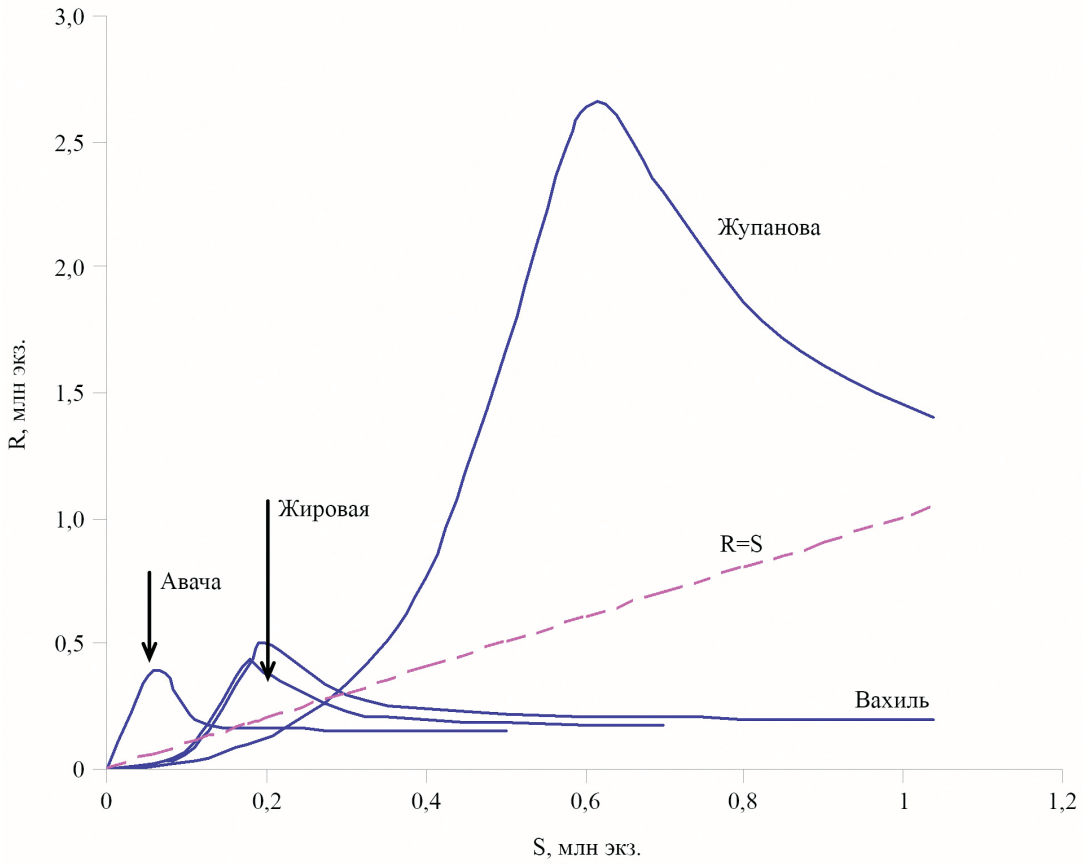

Рис. 27. Модели пополнения горбуши от родительского запаса для частных кластеров рек
Fig. 27. The models for evaluation of the progeny of pink salmon from the parental stock in particular river clusters

Табл. 30. Параметры моделей и определение ориентиров управления для популяций горбуши Петропавловско-Командорской подзоны
Table 30. The model parameters and the control targets for pink salmon poulations in the Petropavlovsk-Commander subzone

Общая модель и кластеры рек	Параметры, млн экз.			Доли S, %	Доли R, %	S_{MSY}, млн	R_{MSY}, млн	MSY, млн	U_{MSY}, %
	a	*b*	S_0						
Общая	1,502	0,389	1,010	100,00	100,00	1,038	3,973	2,935	0,739
Жировая	0,162	0,066	0,171	16,89	10,77	0,175	0,428	0,253	0,590
Авача	0,148	0,023	0,059	5,80	9,87	0,060	0,392	0,332	0,846
Вахиль	0,190	0,074	0,191	18,95	12,67	0,197	0,503	0,307	0,609
Жупанова	1,002	0,227	0,589	58,36	66,69	0,606	2,649	2,044	0,771

ными трудностями в оценке параметров, обусловленными их количеством. Тем не менее этих трудностей не больше, чем при использовании других моделей типа «запас–пополнение» с тремя параметрами, например модели Шепарда. При этом очевидным плюсом, на наш взгляд, является то, что параметры резонансной модели имеют ту же размерность, измеряются в тех же единицах, что и запас (для параметров S_0 и *b*), и пополнение (для параметра *a*). Это значительно облегчает, например, нахождение параметров общей модели, используя параметры моделей для частных группировок путем простого сложения. Либо, наоборот, наличие параметров общей модели и вклада в нее некой частной группировки (ее среднемноголетних долей родителей и потомков) дает возможность вычислить путем решения пропорции параметры частной группировки.

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

1) страты не должны пересекаться друг с другом, за исключением общей точки нуля, в противном случае одно и то же наблюдение может описываться разными моделями, что создает неопределенность выбора модели для отдельного наблюдения и вообще противоречит самому пониманию или определению страты;

2) количество страт должно быть не менее двух, а фактически это множество, заключенное между максимальным и минимальным уровнями (в нашей работе для многих запасов с большим количеством наблюдений рассматривались три страты: уровень максимумов и минимумов и уровень среднемноголетний);

3) первые два пункта говорят о том, что во взаимоотношениях между стратами есть некая неслучайность. При этом параметр S_0, определяющий максимум, должен быть равным для всех страт, иначе нарушится условие п. 1. Следовательно, такая неслучайность должна проявляться в изменении параметров *a* и *b* у различных страт. Иными словами, между этими параметрами отдельных страт имеется закономерность, возможные характеристики которой были показаны выше (рис. 6 и 15).

Методика стратифицированной модели использовалась при моделировании пополнения от пропуска производителей у лососей р. Камчатки. Для каждого из видов лососей были получены три пары параметров модели *a* и *b*, которые, как предполагалось, связаны между собой степенной зависимостью. Как оказалось, если представить эти значения для разных видов рыб на одном поле, то их можно описать единой кривой (рис. 28). Данный факт являлся неожиданностью, т. к. хотя взаимосвязь этих параметров и предполагалась, но — каждая своя для конкретного вида рыб и запаса. В данном случае параметр *a* представлен в виде логарифма, и общая кривая приобретает экспоненциальный вид. Отсюда можно сделать важный вывод: взаимоотношения между пределом численности пополнения (параметр *a*) и общей совокуп-

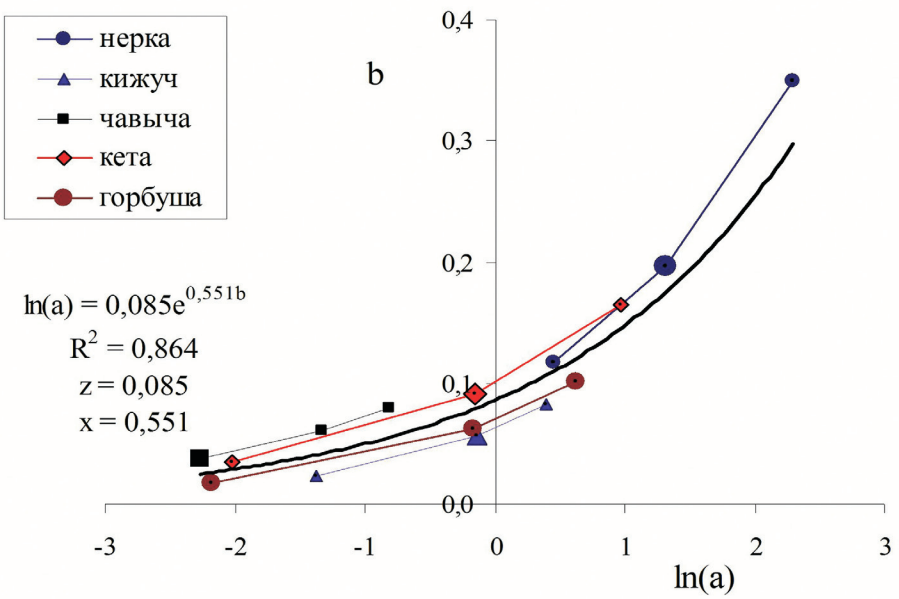

Рис. 28. Зависимость между параметрами *a* (в логарифмической форме) и *b*, вероятно, общая для разных видов тихоокеанских лососей р. Камчатки
Fig. 28. The correlation between the parameters *a* (in the logarithmic form) and *b*, probably similar for different species of Pacific salmon in Kamchatka River

ностью всех неблагоприятных факторов, влияющих на выживаемость (параметр *b*), являются одинаковыми для выбранных видов. Вероятно, данный факт является отображением некоего общего экологического закона. О чем говорят такие результаты, в рамках данной работы интерпретировать пока достаточно сложно, и это требует проведения отдельных исследований.

Кроме того, следует сказать и о другом следствии данного наблюдения. Так, анализируя поведение модельных кривых для популяции лососей р. Камчатки, хорошо видно, что страты модели для низких уровней численности подходов отличаются от страт для высоких уровней наличием более четко выраженного резонансного максимума или пика (рис. 5, 7, 14, 16, 17 и 18). Соответственно, чем выше численность подходов, тем менее выраженным он становится, пока полностью не исчезает, и модельная кривая начинает напоминать модель Бивертона-Холта. Параллельно с этим изменяется и оптимальное значение пропуска S_{MSY}: при низких уровнях численности подходов S_{MSY} близок к параметру модели S_0, а при росте подходов все больше отдаляется от него в сторону увеличения. Отсюда можно сделать предположение, что если какой-либо запас хорошо описывается моделью с ярко выраженным резонансом (максимумом), то такой запас находится в стадии развития, и у него есть возможности для дальнейшего роста (увеличения численности). Наоборот, если запас хорошо описывается моделью, не имеющей максимума (по типу модели Бивертона-Холта), то такой запас находится на уровне своих предельных возможностей. Так, оба этих варианта хорошо прослеживаются в общепопуляционной модели нерки р. Камчатки, и в частности стада оз. Азабачьего («А») в различные временные периоды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате работы были получены оценки оптимального пропуска (в аспекте максимального устойчивого вылова) на нерестилища для различных видов тихоокеанских лососей Петропавловско-Командорской подзоны для современного периода, а также их среднемноголетние и крайние значения. Также определены и сопутствующие оценки: максимальный устойчивый вылов, подход при максимальном устойчивом вылове, интенсивность промысла для поддержания максимального устойчивого вылова. Кроме того, определены эти параметры не только для современного периода, но и их среднемноголетние и крайние значения. Показаны также и предосторожные оценки S_{MSY} и MSY, обусловленные неопределенностью параметров модели. Вместе с тем необходимо отметить, что предлагаемая модель не является аналитической, а используется в качестве регрессионной, т. к. структурно не противоречит общему виду моделей зависимости пополнения от запаса.

Приложение. Оптимальный пропуск производителей тихоокеанских лососей в Петропавловско-Командорской подзоне
App The optimal adult escapement of Pacific salmon in the Petropavlovsk-Commander subzone

Вид	Река или кластер рек	Оптимальный пропуск S_{MSY}, тыс. экз.		
		Нижний предел	Средний	Верхний предел
Нерка Sockeye	р. Камчатка	187	460	850
	кл. Лиственничная	4,3	4,8	5,6
	кл. Авача	5,4	6,1	7,1
	кл. Налычева	3,2	3,7	4,2
	кл. Медвежка	2,5	2,9	3,3
	кл. Жупанова	5,7	6,7	7,6
	кл. Беринга	2,9	3,3	3,8
Кета Chum	р. Камчатка	51	142	363
	кл. Жировая	4,0	8,5	12,9
	кл. Авача	6,4	13,4	20,3
	кл. Островная	3,7	7,8	11,9
	кл. Жупанова	19,3	40,5	61,7
Кижуч Coho	р. Камчатка	32	62	187
	кл. Асача	2,5	7,3	11,2
	кл. Авача	1,2	3,3	5,1
	кл. Налычева	2,9	8,5	13,0
	кл. Жупанова	8,4	24,2	37,2
Горбуша Pink	р. Камчатка	34	109	232
	кл. Жировая	140	175	214
	кл. Авача	48	60	74
	кл. Вахиль	157	197	241
	кл. Жупанова	483	606	741
Чавыча Chinook	р. Камчатка	45	72	108

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Бабаян В.К. 1999. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): Анализ и рекомендации по применению: Монография. М.: ВНИРО. 192 с.

Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.

Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка - 2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.

Криксунов Е.А., Снетков М.А. 1985. Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб // В кн. Теория формирования численности стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 46–55.

Паренский В.А. 2007. Отчет о проведении НИР. № 7810. Архив КамчатНИРО.

Фельдман М.Г., Шевляков Е.А. 2015. Выживаемость камчатской горбуши как результат совокупного воздействия плотностной регуляции и внешних факторов среды // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 88–114.

Шевляков Е.А., Маслов А.В. 2011. Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. Т. 164. С. 114–139.

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

Barrowman N.J., Myers R.A. 2000. Still more spawner-recruiment curves: the hockey stick and its generalizations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. P. 665–676.
Beverton R.J.H., Holt S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations // Fish. Invest. Ser. 2. – U.K. Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, London. V. 19. 533 p.
Froese R. 2008. The continuous smooth hockey stick: a newly proposed spawner-recruitment model // Journal of Applied Ichthyology. V. 24, Issue 6. P. 703–704.
Quenouille M.H. 1949. Problems in Plane Sampling // The Annals of Mathematical Statistics. V. 20 (3). P. 355–375.
Shevlyakov E.A., Koval M.V. 2012. Forecast and Production Dynamics of the Pink Salmon of Kamchatka // Technical Report of the North Pacific Anadromous Fish Commission. No. 8. P. 121–125.
Sheperd J.G. 1982. A family of general production curves for exploited populations // Math. Biosci. V. 59. P. 77–93.