

СТОХАСТИЧЕСКАЯ КОГОРТНАЯ МОДЕЛЬ ДЛЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ С ПРЕРЫВИСТЫМ РОСТОМ

А. А. Михеев

Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск)

ВВЕДЕНИЕ

Дефицит исходной информации – распространенная проблема при обосновании общего допустимого улова (ОДУ) беспозвоночных (Иванов, 1994а, б; Ivanov, 2002). Поскольку объем сдач в должной мере не контролируется, для подавляющего большинства запасов беспозвоночных отсутствует достоверная статистика годового вылова. Кроме того, ряд ценных видов промысловых беспозвоночных, например, крабы и креветки, растут только в процессе линьки, и возрастная структура популяций для них неизвестна. На сегодня заслуживающими доверия для беспозвоночных являются, с рядом оговорок, только многолетние ряды данных о размерном составе уловов и индексах численности, полученных при контрольном лове (КЛ) и учетных съемках. В условиях плохой информационной обеспеченности актуально оценивать величину запаса и ожидаемого пополнения с применением стохастических когортных моделей процессов в форме пространства состояний (Gallucci et al., 1996; Sainsbury, 1998; Васильев, 2001; Schnute and Richards, 2001). В этом случае неопределенность, связанную с нерегулярными остатками модели, целесообразно разделять на шум процессов (случайные вариации скрытых системных переменных – численностей или биомасс когорт) и на погрешности измерений (случайные вариации доступных для наблюдения системных переменных – учетных индексов численности, уловов на усилие, размерных рядов и т. д.) (Schnute, 1991, 1994).

Как известно, рыбопромысловые когортные модели используются в рамках последовательного популяционного анализа, когда динамика поколений в запасе ретроспективно реконструируется и проектируется в будущее на основе уравнений убыли и вылова (Megrey, 1989; Hilborn and Walters, 1992; Quinn and Deriso, 1999). В первых когортных моделях предполагалось, что возрастная структура запаса и данные по годовому вылову известны без погрешностей, а системные переменные и параметры не подвержены случайным изменениям (Gulland, 1965; Pore, 1972). Такой подход требовал решения несовместной системы модельных уравнений. Чтобы обойти эту проблему, стали применять методы подбора (настройки) неизвестных параметров, основанные на

так называемом сепарабельном представлении промысловой смертности (Pope and Shepherd, 1982, 1985; Laurec and Shepherd, 1983; Shepherd and Stevens, 1983; Shepherd, 1991, 1999). Дальнейшее развитие когортные методы получили после введения в уравнения динамики запаса и вылова случайных компонент (Doubleday, 1976, 1981; Cadima, 1978a, b; Fournier and Archibald, 1982; Jones, 1984; Schnute, 1991) и появления разностных моделей процессов (Deriso, 1980; Schnute, 1985; Fournier and Doonan, 1987; Schnute, 1987). В исследованиях, относящихся к этому периоду, для определения параметров рыбопромысловых моделей все чаще стали использоваться методы статистического оценивания по данным наблюдений. Наиболее распространенными из них следует признать метод максимального правдоподобия и метод нелинейных наименьших квадратов (Афифи и Эйзен, 1982; Hilborn and Walters, 1992). Применение статистических целевых функций для нахождения параметров по данным создало основу для построения современных стохастических моделей процессов для последовательного популяционного анализа (Deriso et al., 1985, 1989; Gavaris, 1988; Lewy, 1988; Methot, 1989; Sullivan et al., 1990; Kizner and Vasilyev, 1993, 1997; Patterson, 1995, 1999; Dekker, 1996; Matsuishi, 1997; Ianelli and Fournier, 1998; Fournier et al., 1998; Суханов, 2000, 2001; Васильев, 2001). Привлекательным в ранних моделях процессов было то, что они сформулированы в виде разностных уравнений с задержками, для которых существует хорошо разработанная теория анализа неструктурированных временных рядов (Бокс и Дженкинс, 1974) и марковских процессов (Баруча-Рид, 1969). Модели пространства состояний обобщают анализ неструктурированных временных рядов на структурированные и также имеют хорошо проработанную теоретическую основу (Балакришнан, 1988). Использование структурированных рядов делает указанные модели эффективным средством анализа когортной динамики. Техника анализа структурированных рядов в общем виде построена на правилах матричной алгебры. Одно из ранних, если не первое, приложение матриц к изучению динамики численности популяций следует отнести, по-видимому, к работам Лесли (Leslie, 1945, 1948). В дальнейшем матрицы Лесли стали широко использоваться в теории динамики популяций (Свирижев и Логофет, 1978; Caswell, 1989).

В последнее десятилетие рыбопромысловые модели всех известных классов – производственные регрессии «индекс численности – усилие», прибавочной продукции, «запас–пополнение», когортные, динамического фонда – применялись в форме пространства состояний для оценки запасов (Sullivan, 1992; Pella, 1993; Schnute, 1994; Gudmundson, 1994, 1998; Kimura et al., 1996; Reed and Simons, 1996; Peterman et al., 2000; Schnute and Kronlund, 2002). Оценка параметров в моделях пространства состояний осуществляется с помощью двух подходов, базирующихся соответственно на формуле Байеса и фильтре Калмана. Оба подхода используют вычисление функции правдоподобия и имеют достоинства и недостатки (Meyer and Millar, 1999; Millar and Meyer, 2000).

Матричные когортные модели процессов, учитывающие вероятность линьки и стохастический рост особей, с успехом привлекаются к моделированию динамики запаса и вылова крабов и креветок (Collie, 1991; Kruse and Collie, 1991; Zheng et al., 1995a, b, 1996, 1997a, b, c, 1998a, b; Kruse et al., 1996; Quinn et al., 1998; Collie and Kruse, 1998). Однако модели в форме пространства состояний для беспозвоночных до сих пор не предлагались. Цель настоящей работы состоит в том, чтобы представить стохастическую когортную модель процес-

сов в форме пространства состояний для последовательного популяционного анализа динамики запасов донных беспозвоночных с прерывистым ростом и продемонстрировать ее применимость на конкретном промышленном объекте.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Будем ссылаться на представленную математическую модель как на последовательный (сепарабельный) когортный анализ процессов в форме пространства состояний, или кратко SCAP_SSM (Sequential Separable Cohort Analysis of a Processes_State Space Model). Модель SCAP_SSM обобщает в рамках единой структуры демографические и продукционные процессы в популяции. Она включает в себя описание таких процессов, как линька и стохастический рост особей, убыль от естественных причин и промысла, воспроизводство. Чтобы учесть влияние сезонных эффектов, в моделируемые процессы ввели сроки проведения учетных съемок и промысла, линьки и нереста. Годовой цикл разбили на стадии личинок, молоди и взрослых, в каждой из которых использовали свои параметры процессов. Количество отложенной икры на каждый год рассчитывали через среднюю по популяции индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) и число половозрелых самок. Смертность в модели представили как зависимую от когорты. Личиночную смертность, кроме того, выразили с помощью компенсаторной зависимости Риккера (Ricker, 1954). Промысловую смертность представили в сепарабельном виде, как произведение улавливаемости, зависящих от года усилий и зависящей от размера селективности. При моделировании использовали такие параметры, как средняя ИАП, соотношение полов, промысловая навеска, коэффициенты аллометрии «длина–масса», которые могли быть рассчитаны по данным биоанализов. Учитывая линьку и темп роста, построили размерно-возрастной ключ и вычислили вероятности перехода за год между различными размерными когортами. Ввели в модель раздельное влияние размерной селективности на размерные ряды и на промысловые индексы численности. Шкалу времени сдвинули так, чтобы начало годового цикла совпало с моментом выклева личинок, и предположили, что линька и рост происходят мгновенно. Применив рекуррентно уравнения вылова Баранова (Баранов, 1918) и убыли, построили динамику запаса для отдельных поколений, как это принято в последовательном анализе, например, в VPA (Virtual Population Analysis) (Gulland, 1965) или CA (Cohort Analysis) (Pope, 1972).

1.1. Уравнения модели

Представив популяцию в каждый момент времени вектором, состоящим из численностей когорт, и выразив все системные процессы в так называемой переходной матрице Маркова, получили компактную запись модели в форме пространства состояний. Модель составили из двух матричных стохастических уравнений, разделив тем самым влияние шума процессов и погрешности измерений на динамику запаса (Schnute, 1994; Васильев, 2001):

уравнение процесса:

$$N_{t+1} = W_t \cdot \text{TRANS}_t \cdot N_t; \quad (1)$$

уравнение наблюдения:

$$I_t = V_t \cdot \text{OBS}_t \cdot N_t; \quad (2)$$

где \mathbf{N}_t – вектор-столбец длины l_k с элементами N_{it} , представляющими численность особей в размерной когорте l на начало года t ; \mathbf{I}_t – вектор-столбец длины l_k+1 с элементами c_{it} и p_{it} , представляющими в год t средний промысловый индекс численности (экз./лов.) и частоту классового интервала l в размерном ряду из сводной выборки, соответственно:

$$\mathbf{N}_t = \begin{pmatrix} N_{1t} \\ N_{2t} \\ \vdots \\ N_{l_k t} \end{pmatrix}; \mathbf{I}_t = \begin{pmatrix} c_{1t} \\ p_{1t} \\ p_{2t} \\ \vdots \\ p_{l_k t} \end{pmatrix}; t=1,2,\dots,t_k; l=1,2,\dots,l_k,$$

где t_k – длина ряда наблюдений; l_k – среднее значение старшего класса вариационного размерного ряда в популяции. Здесь и далее в уравнениях модели SCAP_SSM жирными прямыми символами обозначены матрицы и векторы, а обычным курсивом скалярные величины.

В уравнении процесса (1) \mathbf{W}_t – это диагональная матрица размерности $l_k \times l_k$, состоящая из случайных логнормальных компонент с нулевым средним и дисперсиями σ_R^2 для первой строки (для личинок) и σ_N^2 для остальных размерных когорт, соответственно. Переходная матрица Маркова \mathbf{TRANS}_t размерности $l_k \times l_k$, описывает все процессы, связанные с динамикой размерных когорт в популяции:

$$\mathbf{TRANS}_t = (\mathbf{I} + \lambda_t \mathbf{P}^{[1]} \cdot \phi^T) \cdot \mathbf{diag}\{\exp[-\mathbf{Z}^{[l]}(1-\Delta_e)]\} \cdot \mathbf{G}_t \cdot \mathbf{diag}\{\exp[-(\mathbf{M}_e^{[l]} + \mathbf{Z}^{[l]})\Delta_e]\}. \quad (3)$$

В формуле (3) использованы следующие величины:

\mathbf{I} – единичная матрица размерности $l_k \times l_k$, т. е. квадратная матрица, у которой на главной диагонали стоят единицы, а остальные элементы нулевые;

λ_t – доля самок в популяции, заданная как случайная величина, нормально распределенная со средним λ_m и дисперсией σ_λ^2 ;

$\mathbf{P}^{[1]}$ – первый столбец матрицы $\mathbf{P} = \{P_{la}\}$ размерности $l_k \times a_k$, определяющей размерно-возрастной ключ; элемент P_{la} задает вероятность, что особь возраста a имеет размер l , определенную с помощью нормального усеченного закона:

$$P_{la} = \theta(l) \exp[-(l-L_a)^2 / (2\sigma_a^2)] / \sum_l \exp[-(l-L_a)^2 / (2\sigma_a^2)], \quad (4)$$

где a – возраст, $a=1,2,\dots,a_k$; a_k – максимальная продолжительность жизни в популяции. В формуле (4) математическое ожидание L_a и дисперсия σ_a^2 размера тела в возрасте a подчинены стохастическому уравнению Берталанффи (Tanaka and Tanaka, 1990):

$$L_a = L_\infty \{1 - \exp[-K(a-a_0)]\}; \quad (5)$$

$$\sigma_a = \sigma_0 \{1 + (2K)^{-1}[1 - \exp(-2Ka)]\}^{1/2} \quad (6)$$

с параметрами уравнения Берталанффи (Bertalanffy, 1938): K – коэффициент роста Бродди; L_∞ – асимптотический размер; a_0 – условный возраст нулевого размера. В формуле (4) также использована функция Хевисайда $\theta(x)$ (Абрамовиц и Стиган, 1979):

$$\theta(x)=0, \text{ если } x \leq 0 \text{ и } \theta(x)=1, \text{ если } x > 0.$$

Кроме того, в формуле (3) ϕ^T – это вектор-строка длины l_k с элементами ϕ_p , представляющими плодовитость самок размера l по формуле:

$$\phi_l = \begin{cases} 0, & 0 \leq l \leq L_m - 1 \\ \phi, & L_m \leq l \leq l_k \end{cases}, \quad (7)$$

где ϕ – средняя ИАП, L_m – размер массового созревания. Символ « \cdot^T » обозначает операцию транспонирования. Далее в формуле (3) **diag**() – это символ диагональной матрицы с диагональю, заполненной элементами вектора, указанного в качестве аргумента в скобках; $\mathbf{Z}^{[t]}$ – t -тый столбец длины l_k матрицы $\mathbf{Z} = \{Z_{it}\}$ размерности $l_k \times t_k$. Элементы Z_{it} задают показатели общей смертности по размерным когортам l и годам t по формуле:

$$Z_{it} = q s_{it} f_t + \sum_a P_{la} M_a, \quad (8)$$

где q – коэффициент улавливаемости; f_t – промысловые усилия по годам. Величина s_{it} в формуле (8) определяет селективность ловушки по размеру l по формуле:

$$s_{it} = \begin{cases} 0, & l < L_c \\ (l - L_v) / (L_s - L_v), & L_c \leq l < L_s \\ 1, & L_s \leq l \end{cases}, \quad (9)$$

где L_c – промысловая мера; L_s – размер полного облова; L_v – размер уязвимости по отношению к орудиям лова. Показатель естественной смертности M_a в возрасте a в формуле (8) задавали в соответствии с формулой (Chen and Watanabe, 1989):

$$M_a = \begin{cases} K / \{1 - \exp[-K(a - a_0)]\}, & a \leq a_m \\ K / \{1 - [1 - K(a - a_m) + (K^2/2)(a - a_m)^2] \exp[-K(a - a_0)]\}, & a_m \leq a \leq a_k \end{cases}. \quad (10)$$

В формуле (3) Δ_c – это продолжительность стадии личинки в долях года; $\mathbf{M}_c^{[t]}$ – t -тый столбец длины l_k матрицы $\mathbf{M}_c = \{M_{elt}\}$ размерности $l_k \times t_k$. Элементы M_{elt} задают показатели компенсационной личиночной смертности по размерным когортам l и годам t по формулам (Ricker, 1954):

$$M_{el,1} = \alpha_R P'_{1,t} N_{l,1}, \text{ если } t=1; \quad (11_1)$$

$$M_{elt} = \alpha_R P'_{1,t} P_{l,t} \lambda_{t-1} \phi^T \cdot \mathbf{N}_{t-1}, \text{ если } t > 1, \quad (11_2)$$

где α_R – параметр компенсационной личиночной смертности; P'_{al} – обратный размерно-возрастной ключ, определяемый по формуле:

$$P'_{al} = P_{la} / \sum_a P_{la}. \quad (12)$$

Наконец, в формуле (3) матрица Маркова \mathbf{G}_l размерности $l_k \times l_k$ задает вероятности перехода из размерной когорты l в размерную когорту $l' \geq l$ и имеет вид:

$$\mathbf{G}_l = \mathbf{g} \cdot \mathbf{diag}\{\mathbf{m}^{[l]}\} + \mathbf{diag}\{1 - \mathbf{m}^{[l]}\}, \quad (13)$$

где $\mathbf{1}$ – единичный вектор длины l_k ; $\mathbf{g}=\{g_{l'l}\}$ – это константная матрица роста размерности $l_k \times l_k$ с элементами $g_{l'l}$, определяемыми формулой:

$$g_{l'l}=\theta(l'-l)\exp[-(l'-L'_l)^2/(2\sigma'^2_l)]/\sum_l \theta(l'-l)\exp[-(l'-L'_l)^2/(2\sigma'^2_l)], \quad (14)$$

которая задает вероятность, что особь размера l на следующий год будет иметь размер l' , $l'=1,2,\dots,l_k$. Величину L'_l из формулы (14), являющуюся математическим ожиданием размера тела, достигнутого за год особью размера l , вычисляли из регрессии Форда–Уолфорда (Walford, 1946):

$$L'_l=l_k[1-\exp(-K)]+l\exp(-K). \quad (15)$$

Дисперсия σ'^2_l в формуле (14) подчинена зависимости:

$$\sigma'_l=\sigma_0\{1+(2K)^{-1}[1-(l_k-l)/(l_k-L'_l)]\}^{1/2}, \quad (16)$$

которую вывели из формулы (6). Величина $\mathbf{m}^{[l]}$ в формуле (14) – это l -тый столбец длины l_k матрицы $\mathbf{m}=\{m_{ll'}\}$ размерности $l_k \times l_k$. Элементы $m_{ll'}$ задают вероятность линьки с помощью обратной логистической функции (Balsiger, 1974):

$$m_{ll'}=\{1-1/[1+\alpha_l\exp(-\beta_l l)]\} \quad (17)$$

со случайными параметрами α_l и β_l , нормально распределенными со средними α_{cp} и β_{cp} и дисперсиями σ_{1m}^2 и σ_{2m}^2 .

В уравнении наблюдения (2) \mathbf{V}_l – это диагональная матрица размерности $(l_k+1) \times (l_k+1)$ случайных логнормальных компонент с нулевым средним и дисперсиями σ_c^2 для элементов первой строки (индексов численности) и σ_L^2 для частот размерных рядов когорт, соответственно. Блочная матрица Маркова \mathbf{OBS}_l размерности $(l_k+1) \times l_k$ описывает процесс измерений по формуле:

$$\mathbf{OBS}_l=\begin{bmatrix} \mathbf{OBS}_{1,l} \\ \mathbf{OBS}_{2,l} \end{bmatrix} \cdot \mathbf{G}_l \cdot \mathbf{diag}\{\exp[-(\mathbf{M}_e^{[l]}+\mathbf{Z}^{[l]})\Delta_e]\}. \quad (18)$$

В формуле (18) матрица $\mathbf{OBS}_{1,l}=\{obs_{1,lt}\}$ является строкой длины l_k и описывает процесс измерений промысловых индексов численности. Элементы данной матрицы определены формулой:

$$obs_{1,lt}=(1-\lambda_l)qs_{ll}\{1-\exp[-Z_{lt}\Delta_l]\}/Z_{lt}, \quad (19)$$

где Δ_l – продолжительность промыслового периода в долях года. Матрица $\mathbf{OBS}_{2,l}$ размерности $l_k \times l_k$ описывает процесс измерений размерного состава уловов в учетных съемках по формуле:

$$\mathbf{OBS}_{2,l}=\mathbf{s}^T \cdot \mathbf{G}_l \cdot \mathbf{diag}\{\exp[-(\mathbf{M}_e^{[l]}+\mathbf{Z}^{[l]})\Delta_e]\} \cdot \mathbf{N}_l^{-1} \cdot \mathbf{diag}\{\mathbf{s}\} \cdot \mathbf{diag}\{\exp[-\mathbf{Z}^{[l]}\Delta_s]\}, \quad (20)$$

где Δ_s – период с момента выклева личинок до проведения учетной съемки в долях года; \mathbf{s} – вектор-столбец длины l_k с элементами s_l , задающими селективность учетных орудий лова относительно размера l с помощью логистической функции по формуле:

$$s_l=1/[1+\beta_1\exp(-\beta_2 l)], \quad (21)$$

с параметрами β_1 и β_2 .

1.2. Расчет переменных состояния

С помощью модели SCAP_SSM рассчитали ряд переменных состояния запаса для каждого года t . Промысловую биомассу FSB_t и численность N_{ct} , нерестовую биомассу SSB_t , биомассу пополнения RB_t и вылова Y_t рассчитали по формулам:

$$FSB_t = 10^{-6}(1-\lambda_l) \sum_{l=L_c}^{l_k} W_{l\varnothing} N'_{lt}; \quad (22)$$

$$N_{ct} = 10^{-6}(1-\lambda_l) \sum_{l=L_c}^{l_k} N'_{lt}; \quad (23)$$

$$SSB_t = 10^{-6} \sum_{l=L_m}^{l_k} N'_{lt} [(1-\lambda_l)W_{l\varnothing} + \lambda_l W_{l\varphi}]; \quad (24)$$

$$Y_t = 10^{-3}(1-\lambda_l) \sum_{l=L_c}^{l_k} W_{l\varnothing} E_{lt} N'_{lt}; \quad (25)$$

$$RB_t = 10^{-6}(1-\lambda_l) W_{L_c\varnothing} N'_{L_{ct}}. \quad (26)$$

В формулах (22)–(26) величина N'_{lt} представляет численность особей в размерной когорте l на начало промысла в году t и вычислена как элемент матрицы $\mathbf{N}' = \{N'_{lt}\}$ размерности $l_k \times l_k$:

$$\mathbf{N}' = \mathbf{G}_t \cdot \mathbf{diag} \{ \exp[-(\mathbf{M}_e^{[l]} + \mathbf{Z}^{[l]})\Delta_c] \} \cdot \mathbf{N}_t. \quad (27)$$

Коэффициент изъятия (эксплуатации) E_{lt} для размерной когорты l в году t вычислили по формуле Баранова (1918):

$$E_{lt} = q s_{\varphi} f_t [1 - \exp(-Z_{lt}\Delta_c)] / Z_{lt}. \quad (28)$$

Коэффициент изъятия по биомассе в году t определили по формуле:

$$E'_t = 10^{-3} Y_t / FSB_t. \quad (29)$$

Для вычисления массы тела $W_{L\varnothing}$ особей размера L в зависимости от пола использовали аллометрическую зависимость с параметрами $a_{w\varnothing\varphi}$ и $b_{w\varnothing\varphi}$:

$$W_{L\varnothing\varphi} = a_{w\varnothing\varphi} L^{b_{w\varnothing\varphi}}. \quad (30)$$

Кроме того, оценили среднемноголетнюю промысловую навеску W_c по формуле:

$$W_c = 10^{-3} t_k^{-1} \sum_t FSB_t / N_{ct}. \quad (31)$$

В формулы (22)–(31) включены масштабирующие числовые множители для представления биомассы в единицах тыс. т, и численности в млн. экз.

При приложении модели SCAP_SSM к синему крабу Восточного Сахалина индекс t_k , обозначающий период наблюдений за запасом длиной 9 лет, соответствовал 2001 г.

1.3. Алгоритм оценки параметров модели

Параметры модели оценили численно, используя байесовский алгоритм SIR (Kinas, 1996; Punt and Hilborn, 1997), с функцией правдоподобия:

$$L(\text{Data}|\theta) = (2\pi\theta^2)^{-n/2} \exp\{-(1/2) [\sum_t (c_{it} - C_{it})^2 / \text{var}(c_{it}) + \sum_{l=2}^{l_k} \sum_l (p_{lt} - \rho_{lt})^2 / \text{var}(p_{lt}) + (w_c - W_c)^2 / \text{var}(W_c)]\}; \quad (32)$$

$$\sigma^2 = \text{var}(c_{it}) + \text{var}(p_{it}) + \text{var}(W_c), \quad (33)$$

где θ – вектор параметров модели; $\text{var}()$ – символ дисперсии от элементов, указанных в качестве аргумента в скобках, а C_{it} , p_{it} и w_c – наблюдаемые значения, соответственно, промысловых индексов (экз./лов.) и частот размерных вариационных рядов по годам, и среднемноголетней промысловой навески.

Алгоритм оценки параметров содержал следующие шаги.

1. В цикле по $k=0, 1, 2, \dots$, вычислили параметры k -ой априорной плотности вероятности (априорные оценки) $p_k(\theta)$ вектора θ длины M , заданного многомерным нормальным распределением $N[\theta_k, D_k]$ с вектором средних θ_k и ковариационной матрицей D_k по формуле:

$$p_k(\theta) = (2\pi)^{-M/2} [\det(D_k^{-1})]^{1/2} \exp[-(1/2)(\theta - \theta_k)^T D_k^{-1} (\theta - \theta_k)],$$

где $\det()$ – символ детерминанта матрицы, указанной в скобках.

2. Чтобы начать цикл по $k=0, 1, 2, \dots$, задали вектор начальных значений параметров θ_0 и векторы возможных минимальных и максимальных значений параметров θ_{\min} и θ_{\max} , а начальную ковариационную матрицу задали равенством $D_0 = 1/4(\theta_{\max} - \theta_{\min})(\theta_{\max} - \theta_{\min})^T$.

3. В цикле по $j=1, 2, \dots, N$ методом Монте-Карло генерировали выборку из априорного распределения $p_k(\theta)$ N векторов θ_{jk} .

4. Для каждого вектора параметров модели θ_{jk} , $j=1, 2, \dots, N$ вычислили ожидаемые значения для наблюдений $\{c_{it}, p_{it}, W_c\}$, и затем для входных данных $\text{Data} = \{C_{it}, p_{it}, w_c\}$ по формуле (2.32) вычислили функцию правдоподобия $L(\text{Data}|\theta_{jk})$.

5. Для каждого вектора параметров модели θ_{jk} , $j=1, 2, \dots, N$ вычислили значимость как апостериорную вероятность по формуле Байеса:

$$p'(\theta_{jk}) = p_k(\theta_{jk}) L(\text{Data}|\theta_{jk}) / \sum_j p_k(\theta_{jk}) L(\text{Data}|\theta_{jk}).$$

6. Используя бутстрэп, выбрали S векторов θ'_{ik} , $i=1, 2, \dots, S$ с вероятностями $p'(\theta_{ik})$.

7. Вычислили k -тый апостериорный вектор средних θ'_k и соответствующую ковариационную матрицу D'_k по формулам:

$$\theta'_k = \sum_i \theta'_{ik} p'(\theta_{ik}); \quad D'_k = \sum_i (\theta'_{ik} - \theta'_k)(\theta'_{ik} - \theta'_k)^T p'(\theta_{ik}).$$

8. Проверили условие $|\theta'_k - \theta_k| < \varepsilon |\theta_k|$. При выполнении условия, завершали расчет и за оценку вектора параметров модели принимали вектор θ_k . Иначе для априорной оценки $p_{k+1}(\theta)$ задавали новые параметры по формулам: $\theta_{k+1} = \theta'_k$ и $D_{k+1} = D'_k$, и повторяли цикл по k .

Для модели SCAP_SSM длина вектора параметров M составила 44. В расчетах принимали $N=10000$, $S=100$, $\varepsilon=0,05$.

При построении априорных оценок для параметров модели SCAP_SSM использовали следующие значения. Для параметра средней ИАП ϕ взяли значение $77,75 \pm 4,8$ (17,86–136,52) тыс. экз., которое получено из биоанализов синего краба в Восточно-Сахалинской подзоне (Клитин, 1996, 2001). Здесь и далее в данном абзаце в скобках указаны предполагаемые диапазоны изменчивости. Для среднемноголетней промысловой навески w_c брали

значение 1620 (1200–2100) г, также полученное с помощью биоанализов (собственные данные). Априорную долю самок определили на уровне 0,5 (0,3–0,75). Априорные оценки для параметров кривой Бергаланффи были получены на основе анализа литературных данных для крабидов *Paralithodes* spp. (Abe, 1992) и собственных расчетов с применением ССА (Catch Curve Analysis) и размерных рядов из уловов КЛ (Михеев, 1999). Были приняты следующие значения: $K=0,25$ (0,15–0,35) лет⁻¹; $a_0=0,15$ (0,05–0,25) лет; $L_\infty=18,5$ (17–21) см. Значение для возраста массового созревания (более 50% созревших) a_m по литературным данным для родственных видов составили: для колчогого (*P. brevipes*) 6 лет (Abe, 1992); для камчатского (*P. camtschaticus*) 7 лет (Клитин, 2001). Методом Хартнолла (Hartnoll, 1985) у синего краба определили для массового полового созревания возраст a_m 6 лет и размер L_m , равный 11,96 см (неопубликованные результаты). Эти значения использовали для априорных оценок: $a_m=7$ (6–8) лет и $L_m=11$ (10–12) см. Априорную оценку для параметра a_k , характеризующего продолжительность жизни, оценили в начальном приближении по эмпирическому уравнению (Gunderson and Dygert, 1988):

$$a_m=0,42a_k-1,05.$$

Априорное значение продолжительности жизни синего краба задали величиной 20 (17–25) лет. Априорное значение для промысловых усилий задали значением 150 (50–300) тыс. лов/год. Анализируя размерные ряды из уловов, установили следующие априорные значения для параметров размерной селективности в см: $L_v=7$ (4–10); $L_s=15$ (8–22); $L_c=13$ (11–15).

РЕЗУЛЬТАТЫ ПРИМЕНЕНИЯ МОДЕЛИ SCAP_SSM К ЗАПАСУ СИНЕГО КРАБА *PARALITHODES PLATYPUS* ВОСТОЧНОГО ШЕЛЬФА о. САХАЛИН

Модель SCAP_SSM была применена к популяции синего краба *P. platypus*. Район обитания исследуемой популяции расположен на восточном шельфе о. Сахалин от 46 до 54° с. ш. и на прилегающих участках склона в диапазоне глубин 10–400 м и более (см. рис. 1). Нерестится синий краб данной популяции от 48°45' до 50° с. ш. на мелководных участках восточного побережья. Из района воспроизводства личинки после выклева разносятся в небольших количествах летним прибрежным ветровым дрейфом на север до 54° с. ш. и Восточно-Сахалинским течением на юг до 46° с. ш., включая залив Терпения. Район от 48 до 50° с. ш. в диапазоне глубин 50–300 м является основной нагульной стацией популяции. Зимуют взрослые особи синего краба за пределами шельфа на илистых грунтах, собираясь в очень плотные группы, расположенные друг от друга на больших расстояниях. Молодь подрастает в мелководных бухтах и заливах. Плотные скопления взрослые самцы формируют преимущественно на участке от 48°00' до 49°30' в диапазоне глубин 50–250 м, который принят за промысловую стацию популяции. Сезонная локализация взрослых особей на сравнительно небольшом участке делает запас уязвимым по отношению к промыслу. Севернее 49°30' с. ш., в заливе Терпения и в южной части Восточно-Сахалинской подзоны взрослые самцы синего краба попадают в ловушки довольно редко.

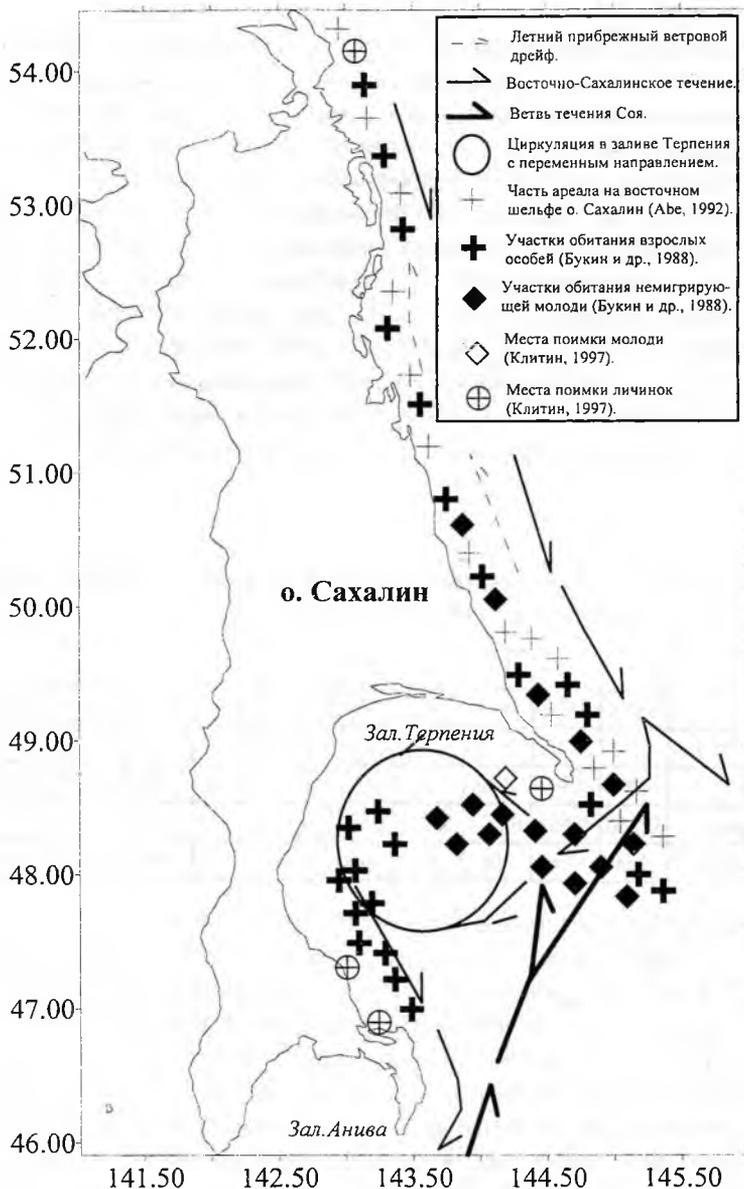


Рис. 1. Схема района обитания для моделируемой популяции синего краба

Исходными данными для расчетов послужили ловушечные индексы численности и размерные составы уловов, полученные за период 1993–2001 гг. при проведении КЛ. Для сравнения с результатами моделирования использовали данные учетных траловых съемок, проведенных летом 1997 г. и осенью 1999 и 2001 гг. Данные КЛ за 2002 г., полученные с 19 по 28 мая, были использованы только для сравнения. Массив исходных данных для расчетов составил: 1) по промысловым индексам численности 1244 постановок порядков КЛ и по учетным индексам 546 тралений НИР; 2) по биологическому состоянию 14951 экз. выборочных промеров и биоанализов КЛ и НИР. Дополнительным материалом к работе послужили литературные и архивные данные по росту, смертности, созреванию и ИАП крабидов семейства *Paralithodes* spp.

Исходные данные для моделирования были получены при проведении КЛ в период 1993–2002 гг. с применением японских конических и американских прямоугольных и трапециевидных ловушек. Данные по уловам перед расчетами стандартизировали на японскую ловушку с диаметром входа 510 мм; верхнего и нижнего оснований 760 и 1400 мм соответственно, высотой 700 мм; объемом 0,66 куб. м; размером ячеи 30 мм. Коэффициент пересчета k брали 8,2 (Михеев, Клитин, 2000, 2002). Учет численности проводили по запланированной сетке станций донным тралом ДТ-31.5. В расчетах использовали стандартный коэффициент уловистости трала для синего краба 0,75. Для учетных траловых съемок средняя площадь траления составила в 1997 г. – 0,042 кв. км при горизонтальном раскрытии 30%, в 1999 г. – 0,055 кв. км, в 2001 г. – 0,051 кв. км при соответствующем раскрытии 60%. Долю раскрытия брали от его максимального значения.

Межгодовая динамика промыслового индекса в виде улова на ловушку для синего краба восточного Сахалина, построенная по данным КЛ, представлена в таблице 1.

Таблица 1

Динамика улова на усилие синего краба в Восточно-Сахалинской подзоне в период 1993–2002 гг. по данным КЛ

Улов, экз./лов.	Годы										1993–2002 гг.
	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	
Средний с 1993 г.	1,44	2,15	2,23	2,38	2,69	2,91	2,77	2,58	2,50	2,32	
Средний	1,44	2,86	2,40	2,83	3,90	4,05	1,92	1,28	1,87	0,67	2,32
± Ст. ошибка	0,146	0,831	0,200	0,374	0,171	0,160	0,101	0,078	0,146	0,075	0,185
Число порядков	155	14	48	51	444	134	113	165	82	38	1244

Характеристики размерной и половой структур популяции были определены на основе обобщенной выборки за период 1994–2002 гг. и показаны в таблице 2. Там же для сравнения показаны параметры, полученные из обобщенной выборки за период начального развития промысла 1994–1998 гг. Размер тела определен по максимальной ширине карапакса (CW – Carapace Width).

Сводные вариационные размерные ряды самцов и самок из уловов, полученных при проведении мониторинга за запасом синего краба на восточном шельфе о. Сахалин за период 1994–2002 гг., показаны ниже на рисунке 2.

Используя модель SCAP_SSM, реконструировали динамику поколений, вылова и промысловых усилий в период наблюдений и промысла 1993–2002 гг. по фактическим размерным рядам из уловов и промысловым индексам численности. В качестве начальных оценок использовали численности размерных когорт, полученные с помощью компьютерных имитаций динамики запаса в допромысловый период продолжительностью в 50 лет методом Монте-Карло. При проведении имитаций предположили, что размерный состав девственного запаса находился в равновесном состоянии. Учитывая, что промысел ведется сравнительно недолго, при проведении имитаций использовали осредненный за период наблюдений размерный ряд.

Промысловые усилия для периода наблюдений 1993–2001 гг. оценивали как параметры модели, а для 2002 г. задавали как случайную величину, распределенную нормально со средним f_m и дисперсией $0.1f_m$, где f_m – максимальное значение усилий в период наблюдений.

**Средние размеры самцов и самок и состав уловов КЛ синего краба
в Восточно-Сахалинской подзоне за период 1994–2002 гг.**

Годы	Средние размеры				Состав уловов, %		
	пол	CW, см	ст. ошибка, см	объем выборки, экз.	♂, $L < 13$ см	♀	♂, $L \geq 13$ см
1994	♂	10,50	1,069	7	30,0	65,0	5,0
	♀	10,12	0,721	13			
1995	♂	12,36	0,060	1644	46,8	24,2	29,0
	♀	10,16	0,075	525			
1996	♂	12,35	0,057	1060	49,4	25,7	24,9
	♀	10,66	0,071	367			
1997	♂	14,04	0,085	688	8,8	70,4	20,8
	♀	10,57	0,030	1639			
1998	♂	13,77	0,075	740	31,9	22,5	45,6
	♀	11,06	0,082	215			
1999	♂	12,92	0,054	1422	37,2	31,2	31,6
	♀	11,09	0,067	644			
2000	♂	12,47	0,046	1791	44,4	26,9	28,7
	♀	10,77	0,058	659			
2001	♂	12,47	0,040	2443	49,0	18,4	32,6
	♀	10,81	0,068	550			
2002	♂	14,68	0,299	45	2,2	91,7	6,1
	♀	11,26	0,060	499			
1994– 1998	♂	12,82	0,036	4139	32,4	40,0	27,6
	♀	10,54	0,026	2759			
1994– 2002	♂	12,69	0,022	9840	33,3	41,8	24,9
	♀	10,74	0,021	5111			

Оценки параметров модели SCAP_SSM, полученные по ретроспективным данным годовых индексов КЛ, размерным рядам уловов, по средней промысловой навеске для исследуемого запаса с помощью байесовского алгоритма SIR, приведены в таблице 3.

На рисунках 3 и 4 приведены фактические данные по промысловым индексам и размерным рядам, использованные на входе модели SCAP_SSM, и их расчетные значения. В таблице 4 приведены оценки SCAP_SSM для биомассы промыслового и нерестового запаса, пополнения, вылова, промысловых усилий и доли самок в популяции по годам промысла.

Динамика общего вылова и изменение количества выставляемых ловушек на промысле за сезон по оценкам модели SCAP_SSM показаны на рисунке 5. Для сравнения представлена динамика вылова по данным официальной промысловой статистики.

Значения показателя естественной смертности по возрастным когортам без разделения по полу, полученные с помощью формулы (10) с параметрами модели SCAP_SSM из таблицы 3, показаны в таблице 5.

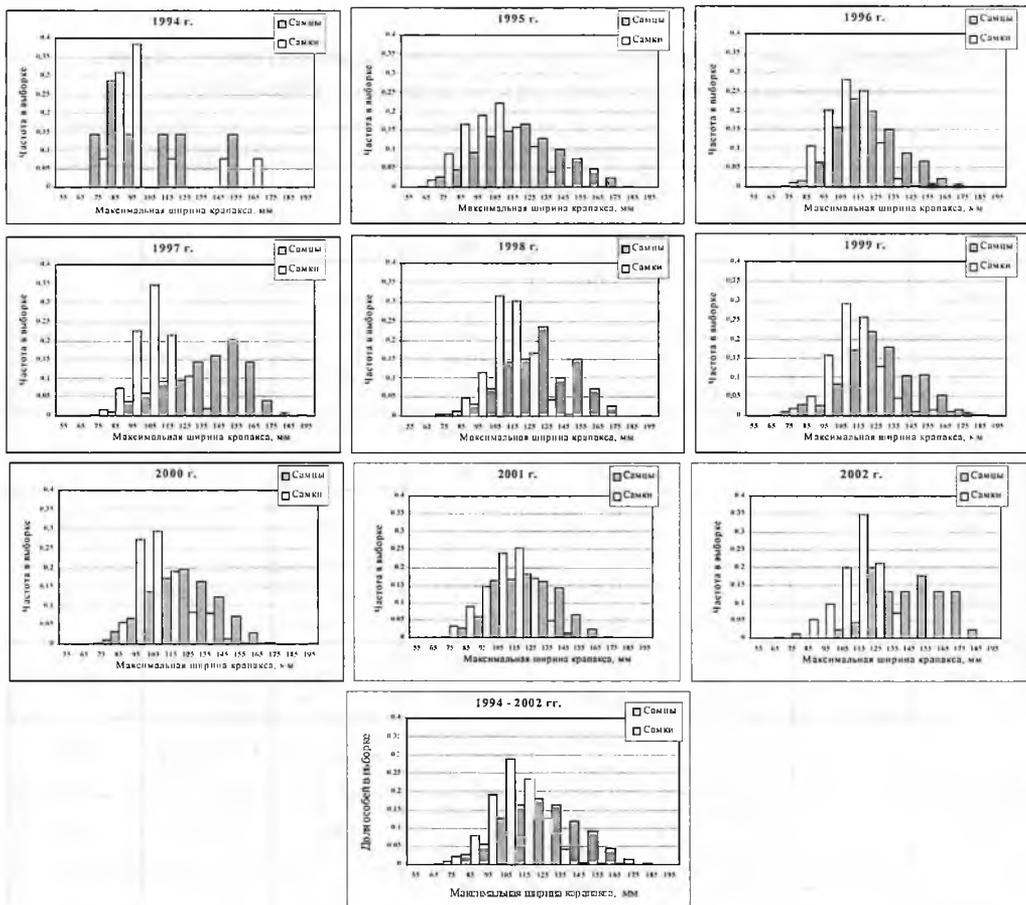


Рис. 2. Размерные ряды самцов и самок синего краба Восточно-Сахалинской подзоны по данным КЛ за период 1994–2002 гг.

Таблица 3

Оценки параметров модели SCAP_SSM для синего краба Восточно-Сахалинской подзоны

Параметр	L_{∞}	K	a_0	σ_0	$a_{\text{м}^2}$	$b_{\text{м}^2}$	$a_{\text{ж}^2}$	$b_{\text{ж}^2}$	W_c	l_k	a_k
Значение	20,0	0,18	-0,144	0,894	0,0018	2,7784	0,0107	2,3810	1417	20	21
Единицы	см	год ⁻¹	год	см	г	—	г	—	г	см	год
Параметр	a_m	$\alpha_{\text{ср}}$	$\beta_{\text{ср}}$	σ_{1m}	σ_{2m}	σ_R	σ_N	σ_c	σ_L	λ_m	σ_λ
Значение	6	$1,2 \times 10^3$	0,7	53,30	0,0025	0,0004	0,01	0,01	0,01	0,5	0,023
Единицы	год	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Параметр	α_R	ϕ	L_m	L_c	L_s	L_v	β_1	β_2	Δ_e	Δ_s	Δ_f
Значение	$3,9 \times 10^{-4}$		11	12	20	5	10^8	2,2	0,12	0,15	0,6
Единицы	(год × экз.) ⁻¹	экз.	год	см	см	см	—	—	—	—	—
Параметр	q	f_1	f_2	f_3	f_4	f_5	f_6	f_7	f_8	f_9	f_m
Значение	3×10^{-6}	2×10^4	1×10^4	2×10^4	3×10^4	2×10^4	1×10^5	3×10^5	3×10^5	9×10^4	3×10^5
Единицы	(год × лов.) ⁻¹	лов.	лов.	лов.	лов.	лов.	лов.	лов.	лов.	лов.	лов.

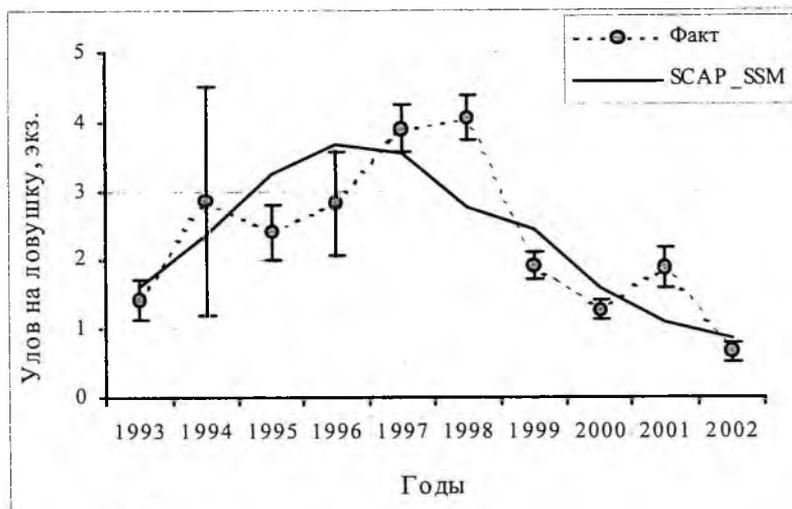


Рис. 3. Модельная и фактическая динамика улова на ловушку синего краба по данным КЛ в Восточно-Сахалинской подзоне за период 1994–2002 гг. (Показаны 95%-ные доверительные интервалы наблюдаемых уловов на ловушку.)

Таблица 4

Динамика биомассы промыслового и нерестового запаса, пополнения и вылова, промысловых усилий и доли самок в популяции синего краба Восточно-Сахалинской подзоны в период 1993–2002 гг.

Год	Нерестовый запас, т	Пополнение, т	Промысловый запас, т	Вылов, т	Усилие, 100 лов.	Доля самок
1993	6932	679,3	3052	52,48	200	0,506
1994	10780	1343	4279	36,11	100	0,504
1995	13900	1766	5668	94,21	200	0,510
1996	14930	1900	6595	165,70	300	0,489
1997	14360	1771	6620	113,00	200	0,484
1998	13010	1294	5253	428,80	1000	0,569
1999	10520	1127	4973	1106,00	3000	0,494
2000	6910	753,9	3322	737,40	3000	0,471
2001	4738	470,1	2063	150,50	900	0,517
2002	3984	414,9	1835	397,9	2904	0,491

Таблица 5

Зависимость показателя естественной смертности (M_a) от возраста (a) у синего краба восточного Сахалина в период 1994–2002 гг. по результатам SCAP_SSM

a , лет	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
M_a , год ⁻¹	7,035	0,967	0,562	0,417	0,342	0,298	0,269	0,249	0,235	0,225	0,219
a , лет	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
M_a , год ⁻¹	0,216	0,216	0,219	0,224	0,233	0,247	0,266	0,294	0,335	0,398	–

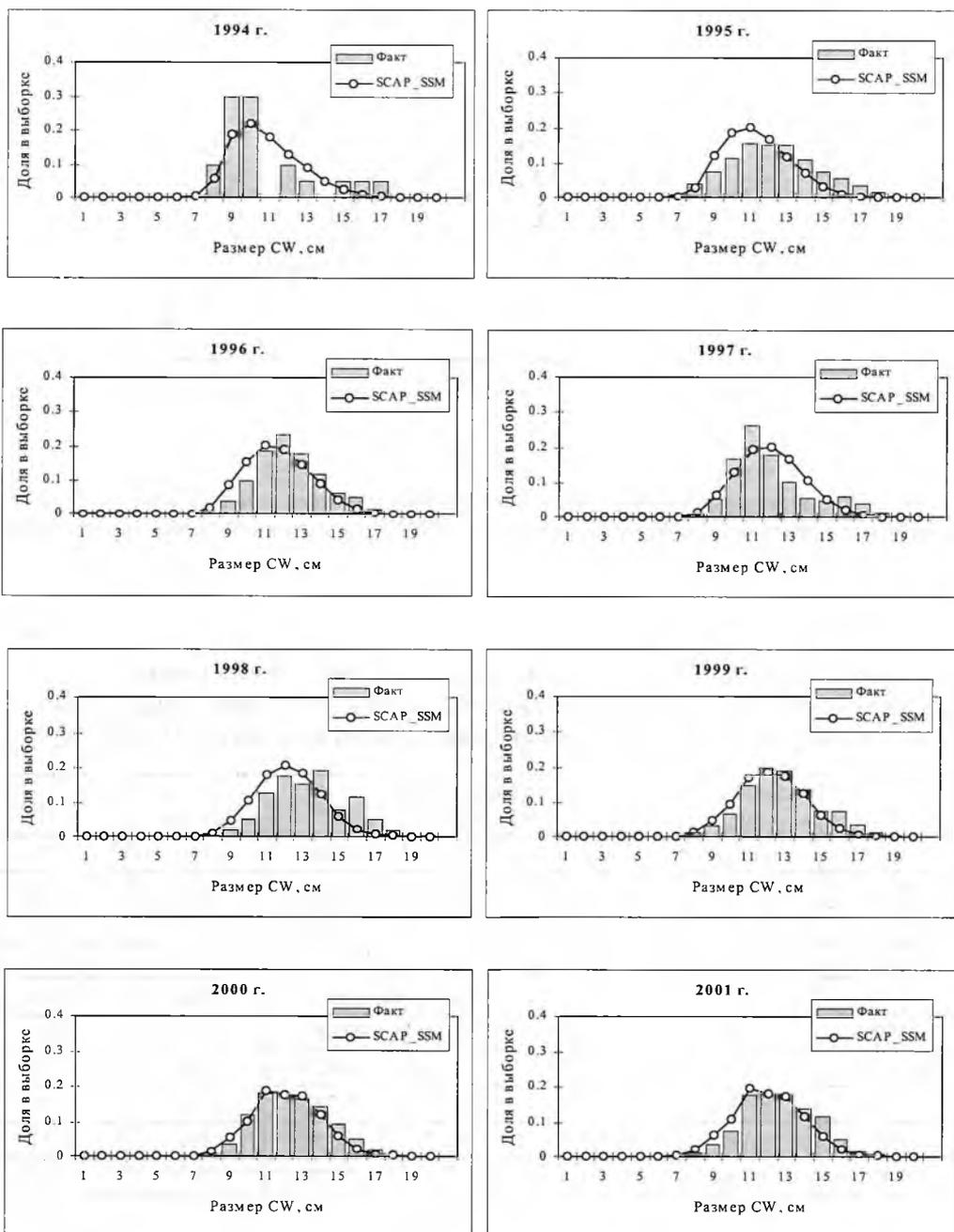


Рис. 4. Модельные и фактические размерные ряды из уловов КЛ синего краба в Восточно-Сахалинской подзоне за период 1994–2001 гг.

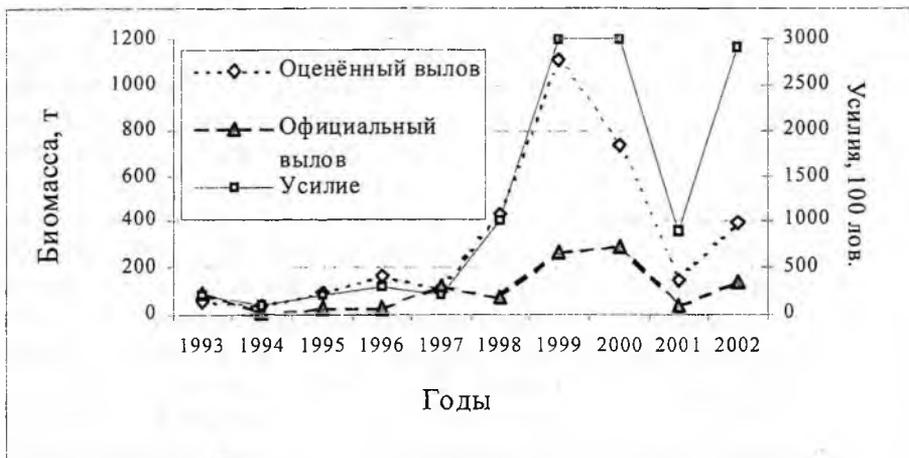


Рис. 5. Динамика промысловых усилий и вылова синего краба в Восточно-Сахалинской подзоне за период 1993-2002 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Матричные модели процессов все чаще привлекаются для анализа динамики запаса и вылова морских беспозвоночных (Zheng et al., 1995a; Quinn et al., 1998). В данной работе матричная модель была представлена в форме пространства состояний, что позволяет использовать хорошо разработанную теорию, и дает особые преимущества при применении фильтра Калмана (Schnute, 1994). Важно заметить, что калмановская фильтрация является весьма эффективным средством в ситуации, когда важно оценить отдельный вклад погрешности измерений и шума процессов, и использовать эти оценки при прогнозировании динамики запаса (Schnute, 1991, 1994; Sullivan, 1992; Pella, 1993). В модели SCAP_SSM фильтр Калмана не был использован, но только из-за невозможности быстро и гарантированно находить оценки максимального правдоподобия для модельных параметров с помощью доступных в настоящее время алгоритмических и программных средств. Как было отмечено выше, трудности с определением возраста у линяющих беспозвоночных требуют при моделировании динамики численности переводить размерные когорты в возрастные. Чтобы достичь в модели реалистичности, необходимо принимать во внимание случайные вариации и сезонность в процессах роста и линьки, что приводит к огромному числу неизвестных параметров модели и довольно громоздкому виду переходной матрицы (см. форм. (3)). Это, в свою очередь, требует привлечения современных методов для оценки модельных параметров на основе сложных вычислительных алгоритмов нелинейной оптимизации, эффективное выполнение которых под силу лишь мощным компьютерам. Указанное обстоятельство, по-видимому, является сегодня главной проблемой при применении моделей пространства состояний к анализу динамики запасов (Millar and Meyer, 2000). Если в будущем указанная проблема будет решена, то оценивать на основе фильтра Калмана параметры модели и прогнозировать переменные состояния, такие как численность и биомасса запаса и т. д., можно будет с помощью модели SCAP_SSM без каких-либо ее изменений. Решению проблемы поиска экстремумов у функции правдоподобия для большого числа параметров могут

посодействовать так называемые эволюционные или генетические алгоритмы (Saila, 1996; Sekhon and Mebane, 1998) и алгоритмы автоматического дифференцирования (Fournier, 1994). Для последних уже создана компьютерная программа ADMB, широко известная среди специалистов по рыбопромысловым моделям (Schnute et al., 1998). Генетические алгоритмы также начинают внедряться в модели оценки рыбных запасов (Chen et al., 2000, 2002).

Модель SCAP_SSM пригодна в случае отсутствия или сильного искажения данных о годовых уловах и промысловых усилиях, и способна обрабатывать данные из различных источников информации, например из учетных съемок, КЛ и промышленного лова. Для оценивания параметров модели использовали байесовский алгоритм SIR, не требующий поиска экстремума функции правдоподобия (Kinas, 1996; Punt and Hilborn, 1997). Заметим, что эффективность данного алгоритма зависит от выбора так называемой функции значимости, которая является аппроксимацией апостериорного распределения вероятностей для вектора параметров модели. В адаптивной версии алгоритма (AIS) предложено функцию значимости строить с помощью последовательных приближений взвешенными смесями распределений Стьюдента (Kinas, 1996). Более простым, а потому более распространенным, является выбор в качестве функции значимости априорного распределения (Berg and Butterworth, 1987; McAllister et al., 1994; Punt et al., 1994). При оценивании параметров модели SCAP_SSM в качестве функции значимости также использовали совместное априорное распределение. В этом случае веса значимости становятся пропорциональными функции правдоподобия (Kinas, 1996; Punt and Hilborn, 1997).

Модель SCAP_SSM была применена к популяции синего краба *P. platypus* восточного Сахалина. Для исследуемого запаса по данным КЛ с 1993 до 1998 гг. наблюдали рост уловов на ловушку, а в период 1999–2002 гг. улов на ловушку устойчиво снижался (см. рис. 3). Отметим, что оценка для 2002 г. $0,67 \pm 0,075$ экз./лов. была получена в конце мая на нерестовом скоплении и может быть занижена. Улов на ловушку в 2002 г. был в 3,5 раза меньше значения за период 1993–2002 гг., и более чем в четыре раза меньше значений 1997 и 1998 гг. (см. табл. 1).

Основными характеристиками состояния популяции являются параметры роста, смертности, воспроизводства, соотношения самок и самцов, взрослых и молоди, промысловых и непромысловых особей и ряд других (Никольский, 1974). Все демографические и продукционные процессы в популяции отражены в ее размерной структуре. Заметим, что с добавлением данных за период 1999–2002 гг. среднемноголетние характеристики размерно-половой структуры, полученные за весь период наблюдений, достоверно не изменились (см. табл. 2). Большие размеры самцов в 2002 г. связаны, скорее всего, с недостаточным объемом выборки. Малая доля самцов, вероятно, обусловлена тем, что данные были получены в конце мая, когда самцы линяют и не питаются, что заметно снижает их присутствие в ловушках. На размерных рядах 1997–1999 гг. хорошо прослеживается когорта 15,5 см (см. рис. 2). По сравнению с указанным периодом в 2000–2001 гг. доля крупных самцов с CW больше 14 см заметно сократилась.

Оценки всех параметров модели в рассматриваемом приложении представлены в таблице 3. О качестве оценок модели SCAP_SSM можно судить по рисункам 3 и 4, где для сравнения приведены наблюдаемые исходные данные и их расчетные значения. На рисунке 3 видно, что ретроспективные оценки

SCAP_SSM для промысловых индексов запаса не укладываются в доверительные интервалы наблюдений, за исключением 1994 г., где разброс значений больше. Узкие интервалы, полученные для 1997–2002 гг. могут отражать и равномерное распределение легальных самцов по району и способность рыбаков находить и облавливать скопления с определенной плотностью при пятнистом распределении краба. Поэтому положение оценок вне доверительных интервалов наблюдений в данном случае не обязательно свидетельствует о плохом соответствии между моделью и данными.

Стандартное отклонение оценок от наблюдаемых значений для индекса численности равно 1,009 экз./лов., что в 2,5 раза меньше значения 2,567 погрешности измерений, определяемой для логнормального распределения выражением $\exp(\sigma_c) \bar{C}_f$ (Бабаян, 2000). Оценка σ_c составила 0,1 (см. табл. 3). Средний индекс за период наблюдения \bar{C}_f оценен моделью на уровне 2,32 экз./лов., что точно совпадает с данными КЛ (см. табл. 1). При расчетах данные за 2002 г. не использовали, так что оценка улова на усилие на 2002 г. 0,89 экз./лов. является прогнозом SCAP_SSM, который немного больше 0,817 – верхней границы 95%-ного интервала наблюдаемого значения $0,67 \pm 0,075$ экз./лов. (см. табл. 1). Стандартное отклонение фактических и модельных частот размерных рядов из уловов, представленных на рисунке 4, составило 0,033, что меньше погрешности измерений $\exp(\sigma_L) p_{cp}$ 0,052. Значение σ_L равно 0,1 (см. табл. 3), а средняя частота размерного ряда p_{cp} по оценке модели равна 0,047.

Заметим, что модель SCAP_SSM является обобщением модели CCA, использованной ранее при определении оптимального изъятия синего краба восточного Сахалина (Михеев, 1999), и размерного когортного анализа Джоунса LCA (Length Cohort Analysis) (Jones, 1984). Первоначально была построена промежуточная версия модели SCAP_SSM. В ней, как и в CCA, предполагали неизменность размерного и полового состава популяции. Однако в отличие от CCA смертность в этой модели была уже зависимой от когорт, учитывалась размерная селективность промысла, в динамике запаса присутствовали процессы роста и воспроизводства. Потому данная модель была названа сепарабельным когортным анализом процессов или SCAP. В модели SCAP процессы были представлены раздельно по полу и описывались уравнениями, аналогичными уравнениям (5)–(10) из модели SCAP_SSM. Тем не менее, модель SCAP еще существенно отличалась от SCAP_SSM, так как в ней игнорировалось разделение шума процессов и погрешности наблюдения, а стохастичность была введена только в процесс роста. По своим свойствам модель SCAP подходит для оценок запаса в допромысловый период или при наличии слабого промысла, когда допустимо предположение о равновесии в размерной и половой структуре запаса. В последующем, когда модель SCAP была обобщена в форме пространства состояний, для различия двух версий к их имени сделали соответствующие добавки: CCA и SSM. Модель SCAP_CCA была применена к рассматриваемому запасу, и здесь приведем для сравнения ряд результатов, полученных с ее помощью.

Напомним, что межгодовая изменчивость естественной смертности в модели SCAP_SSM, за исключением случайной составляющей, обусловлена компенсаторной гибелью личинок (см. форм. 11). Поэтому оценки показателя естественной смертности без разделения по полу, полученные с помощью модели SCAP_SSM для когорт старше 4 лет в целом соответствовали показателям естественной смертности, вычисленным раздельно для самцов и самок с по-

мощью равновесной модели SCAP_CCA. Например, по оценкам SCAP_SSM без различия по полу показатель естественной смертности изменялся в диапазоне 0,216–0,342 для интервала возрастов от 4 до 19 лет (см. табл. 5). В то же время по оценкам SCAP_CCA у самцов аналогичные значения изменялись в диапазоне 0,25–0,37 в возрасте 4–17 лет, а у самок – в диапазоне 0,22–0,35 в возрасте 4–18 лет (см. табл. 6).

Таблица 6

Зависимость показателя естественной смертности от возраста у самцов и самок синего краба в Восточно-Сахалинской подзоне за 1994–2002 гг. (по результатам SCAP_CCA)

Возраст (а), лет	Значения показателя естественной смертности (M), год ⁻¹										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
♂	8,44	1,01	0,59	0,44	0,37	0,33	0,30	0,28	0,26	0,26	0,25
♀	5,65	0,95	0,56	0,42	0,35	0,30	0,28	0,26	0,24	0,23	0,23
Возраст (а), лет	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
♂	0,25	0,26	0,26	0,28	0,30	0,32	0,36	0,42	0,52	0,72	1,21
♀	0,22	0,22	0,23	0,24	0,25	0,26	0,29	0,32	0,37	0,45	0,60

Первые оценки показателя естественной смертности для исследуемого запаса были получены по сводным размерным рядам самцов и самок за период 1994–1998 гг. с помощью метода ССА (Михеев, 1999). Нижний предел был определен как общая смертность не облавливаемых самок в размере 0,244, а верхний – как общая смертность самцов 0,345 (см. табл. 7). Для сравнения приведем величину интервала 0,24–0,34, в котором по оценкам Чжена с соавторами варьирует показатель естественной смертности для синего краба Бристольского залива, Аляска (Zheng et al., 1998).

Таблица 7

Результаты регрессионного анализа на основе модели ССА по размерным рядам самцов и самок за период 1994–1998 гг. и самцов за период 1994–2000 гг. для синего краба в Восточно-Сахалинской подзоне

Период лет	Пол	Результаты анализа для Z/K						
		среднее±ст. ошибка	Z	число точек	$R_{\text{множ.}}$	t-статистика	F-критерий	P-вероятность
1994–1998	♂	1,567±0,1706	0,345	7	0,94	9,187	40,10	<0,0003
	♀	1,437±0,8046	0,244	6	0,60	1,786	2,92	<0,1488
1994–2000	♂	2,098±0,2121	0,462	7	0,88	9,893	21,14	<0,00006

Из таблицы 7, кроме того, видно, что показатель общей смертности самцов Z_s вырос с 0,345 за период 1994–1998 гг. до 0,462 при удлинении ряда наблюдений за счет 1999 и 2000 гг. Сходным образом показатель Z_s для легальных самцов составил около 0,35 в период 1994–1998 гг., 0,53 в период 1994–2000 гг., и примерно 0,8 в 2001–2002 гг. по результатам расчетов SCAP_SSM.

Рост смертности самцов, начавшийся примерно с 1998 г., практически совпал с увеличением промысловых усилий с 1997 г. (см. рис. 5). Рост смертности самцов в последние годы сопровождался также изменением размерной структуры уловов. Так, например, средние размеры самцов устойчиво снижались с $14,04 \pm 0,085$ см в 1997 г. до $12,47 \pm 0,04$ см в 2001 г. (см. табл. 2). Минимальный размер изымаемых особей по оценке модели SCAP_SSM составил 12 см (см. табл. 3). Отметим, что промысловая мера, регламентированная Правилами рыболовства для синего краба, равна 13 см. Таким образом, из результатов моделирования следует, что реально вылавливаются особи, размеры которых не достигают установленной промысловой меры.

Сходные тенденции наблюдали и в половой структуре запаса, оцененной по результатам биоанализов при проведении КЛ. В период развития промысла 1995–1997 гг. доля промысловых самцов незначительно колебалась на уровне 20–30%, затем резко выросла до 45% в 1998 г., и также резко упала до 30% в период 1999–2001 гг. (см. табл. 2). По тем же данным за период наблюдений доля самцов в уловах немного превысила долю самок при среднем соотношении самок к самцам, как 2 к 3. Следует иметь в виду, что приведенные значения для доли самцов могут быть завышены, так как данные собраны в промысловом режиме, избирательном в их отношении. Однако, будучи получены сходным способом, эти значения сопоставимы между собой и отражают общую тенденцию. По результатам расчетов с применением модели SCAP_SSM получили в среднем равное соотношение полов ($\lambda_m = 0,5$, см. табл. 3). С другой стороны, согласно модели SCAP_CCA, соотношение между самками и самцами в нерестовом стаде было оценено, как 4 к 1. Данные о соотношении самцов и самок в 2002 г., полученные из КЛ на нерестовом скоплении в мае, показали, что на одного самца в ловушке приходилось примерно 11 самок. Однако последнюю цифру следует воспринимать с осторожностью, так как самцы линяют после спаривания, т. е. позже самок, и в период линьки в ловушки массово не идут. Отметим, что данные КЛ показывают присутствие в последние годы в выборках из ловушек от 4 до 10% яловых самок (Михеев, 1998; Долганов, 2000). Указанный факт можно рассматривать как свидетельство недостатка для воспроизводства зрелых самцов, в связи с их интенсивным изъятием из популяции (Федосеев и Родин, 1986).

По оценкам модели SCAP_SSM биомасса пополнения снизилась с 1800–1900 т в период 1995–1997 гг. до 400 т в 2002 г. (см. табл. 4). Отметим, что оценка модели SCAP_SSM для текущего пополнения ниже равновесного уровня BR_E . Например, при проведении имитаций Монте-Карло на основе равновесного размерного ряда и модели SCAP_SSM, получили оценку 700 т для среднего за 50 лет пополнения при девственном запасе. Анализ кривой вылова CCA, основанный на данных за период 1994–1998 гг., показал величину BR_E в 1028 т (Михеев, 1999). С помощью модели SCAP_CCA была рассчитана величина равновесной биомассы пополнения BR_E в 1171 т для периода 1994–2000 гг.

Из межгодовой динамики размерных рядов заметно появление в 1996–1997 гг. урожайных поколений промысловых особей 1990–1991 гг. рождения, которые прослеживаются до 1999 г. (см. рис. 2). Об этом говорит и увеличение числа крупных самцов в уловах в 1997 и 1998 гг. (см. табл. 2). Увеличение уловов в период 1996–1999 гг., полученное по модели SCAP_SSM (см. рис. 5), соответствует наблюдаемому появлению в эти годы мощных промысловых когорт. После резкого падения уловов на усилии в 1999 г. (см. рис. 3) общий

вылов достиг своего пика в 1100 т при максимальном историческом уровне усилий в 300 тыс. лов (см. рис. 5). В 2000 г. уловы упали, несмотря на большое число выставленных ловушек. В 2001 г. тенденция к снижению улова сохранилась, возможно из-за малого количества выставляемых ловушек. Заметим, что небольшое количество промысловых усилий в 2001 г., может быть связано с введением аукционов и сокращением легального промысла. Последующее в 2002 г. увеличение промысловых усилий до прежнего максимального уровня привело лишь к незначительному росту общего вылова. Ранее с помощью метода ССА получили, что равновесная промысловая биомасса, равна 3254 т (Михеев, 1999). Модель SCAP_SSM показала текущий спад промысловой биомассы (см. рис. 5). Согласно модели SCAP_SSM промысловый запас синего краба восточного Сахалина снизился с 1997 по 2001 г. в 3,2 раза. В 2002 г. запас находился на самом низком уровне за весь период наблюдений, начиная с 1993 г. Биомасса производителей и пополнения составила в 2002 г. 3984 и 415 т, соответственно, а величина промысловой биомассы уменьшилась до 1835 т (см. табл. 4). Таким образом, анализ биологических и промысловых данных, проведенный с помощью модели SCAP_SSM, свидетельствует о снижении обилия крупноразмерных когорт, уловов на усилие и общего вылова, что можно рассматривать как признаки ухудшения в состоянии популяции синего краба в Восточно-Сахалинской подзоне. Объем браконьерского промысла в настоящее время по нашим оценкам в несколько раз превысил легальный (см. рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе были исследована стохастическая модель, разработанная для оценки запасов и регулирования промысла донных беспозвоночных. Модель SCAP_SSM построена на принципах последовательного когортного анализа и описывает демографические и продукционные процессы в запасе для беспозвоночных с прерывистым ростом, происходящим в период линьки. Модель SCAP_SSM учитывает связь между наблюдаемыми характеристиками запаса и его реальными состояниями. С помощью этой модели можно по размерным рядам из уловов, промысловым и учетным индексам численности, материалам биоанализов реконструировать ретроспективную динамику запаса. В сочетании с методом Монте-Карло модель SCAP_SSM позволяет исследовать последствия различных стратегий промысла и мер по его регулированию. Названная модель была применена к собственным данным по синему крабу (*P. platypus*) восточного Сахалина.

Как показали результаты применения модели SCAP_SSM, чтобы оценить реальный уровень вылова и смертности в популяции необходимо связать ненаблюдаемую возрастную структуру запаса с наблюдаемыми размерными рядами в уловах и промысловыми или учетными индексами численности. Для этого необходимо в балансовые уравнения включить процессы роста, смертности и воспроизводства в запасе. Можно резюмировать, что **когортный анализ динамики и принятие решений по регулированию промысла беспозвоночных с прерывистым ростом должны проводиться с учетом всех демографических и продукционных процессов в запасе.** Отметим, что практически все процессы в популяции и наблюдение за ними содержат случайные составляющие и поэтому для моделирования динамики численности запасов целесообразно использовать стохастические модели. Без применения

когортного анализа процессов нельзя построить зависимости «запас–пополнение» и построить производственные кривые для запаса в условиях дефицита информации о возрастной структуре, годовом вылове и усилиях. В данной связи модель SCAP_SSM может служить полезным инструментом определения основных биологических ориентиров для регулирования промысла.

Применение модели SCAP_SSM свидетельствует, на наш взгляд, в пользу применения стохастических моделей в решении задач оценки запасов беспозвоночных и выработки стратегий промысла в рамках предосторожного подхода, когда становится необходимым учитывать различные типы неопределенности и рассчитывать риски от принятия управленческих решений. Очевидно, что без когортного анализа стохастических процессов в запасах беспозвоночных с прерывистым ростом приведенные результаты были бы невозможны.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Абрамовиц, М.** Справочник по специальным функциям / М. Абрамовиц, И. Стиган. – М. : Наука, Гл. ред. физ.-мат. лит.-ры, 1979. – 830 с.
2. **Афифи, А.** Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ / А. Афифи, С. Эйзен. – М. : Мир, 1982. – 488 с.
3. **Бабаян, В. К.** Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): Анализ и рекомендации по применению / В. К. Бабаян. – М. : Изд-во ВНИРО, 2000. – 192 с.
4. **Балакришнан, А. В.** Теория фильтрации Калмана / А. В. Балакришнан. – М. : Мир, 1988. – 168 с.
5. **Баранов, Ф. И.** К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства / Ф. И. Баранов // Изв. Отдела рыбоводства науч.-промысловых исследований. – 1918. – Т. 1, № 1. – С. 84–128.
6. **Баруча-Рид, А. Т.** Элементы теории марковских процессов и их приложения / А. Т. Баруча-Рид. – М. : Наука, Гл. ред. физ.-мат. лит.-ры, 1969. – 512 с.
7. **Бокс, Дж.** Анализ временных рядов. Прогноз и управление / Дж. Бокс, Г. Дженкинс. – М. : Мир, 1974. – Вып. 1. – 406 с.
8. **Васильев, Д. А.** Когортные модели и анализ промысловых биоресурсов при дефиците информационного обеспечения / Д. А. Васильев. – М. : Изд-во ВНИРО, 2001. – 111 с.
9. **Динамика пространственного распределения и некоторые особенности биологии синего краба северной части Тихого океана / С. Д. Букин, В. И. Мясоедов, С. А. Низяев и др. // Мор. промысловые беспозвоночные. – М. : Изд-во ВНИРО, 1988. – С. 4–16.**
10. **Долганов, В. Н.** Рейсовый отчет о контрольном лове синего краба у восточного Сахалина на РМС «Парамушир 101» с 21 октября по 9 декабря 2000 г. / СахНИРО; В. Н. Долганов. – Ю-Сах., 2000. – 11 с.
11. **Иванов, Б. Г.** Промысловая гидробиология России: наследие, проблемы, перспективы / Б. Г. Иванов // Рыб. хоз-во. – 1994а. – № 5. – С. 43–47.
12. **Иванов, Б. Г.** Промысловая гидробиология России: наследие, проблемы, перспективы / Б. Г. Иванов // Рыб. хоз-во. – 1994б. – № 6. – С. 30–34.
13. **Клитин, А. К.** Плодовитость камчатского краба у побережий Сахалина и Южных Курильских островов / А. К. Клитин // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1996. – Т. 101, вып. 6. – С. 43–52.
14. **Клитин, А. К.** Предварительные данные по распределению личинок и молоди камчатского краба и некоторых других видов промысловых крабов у побережья о. Сахалин : Отчет о НИР за 1997 г. (промежуточ.) / СахНИРО; А. К. Клитин. – Ю-Сах., 1997. – 38 с.
15. **Клитин, А. К.** Плодовитость дальневосточных крабидов (*Anomura*, *Lithodidae*) в водах Сахалина и Курильских островов : Отчет о НИР за 2000 г. (промежуточ.) / СахНИРО; А. К. Клитин. – Ю-Сах., 2001. – 31 с.
16. **Михеев, А. А.** Текущее состояние запаса синего краба восточного шельфа о. Сахалин по данным контрольного лова и учетных съемок за период 1993–1998 гг. : Отчет о НИР / СахНИРО; А. А. Михеев; Арх. № 8113. – Ю-Сах., 1998. – 128 с.

17. **Михеев, А. А.** Расчет оптимального изъятия донных беспозвоночных / А. А. Михеев // Рыб. хоз-во. – 1999. – № 5. – С. 41–43.
18. **Михеев, А. А.** Зависимость уловов на ловушку крабов *Paralithodes spp.* от типа ловушки, продолжительности застоя и числа ловушек в порядке / А. А. Михеев, А. К. Клитин // Вопр. рыболовства. – 2000. – Т. 1, № 2–3, ч. II. – С. 56–59.
19. **Михеев, А. А.** Оптимальные промысловые усилия для камчатского и синего крабов / А. А. Михеев, А. К. Клитин // Рыб. хоз-во. – 2002. – № 5. – С. 32–36.
20. **Никольский, Г. В.** Теория динамики стада рыб / Г. В. Никольский. – М. : Пищ. пром-ть, 1974. – 447 с.
21. **Свирижев, Ю. М.** Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирижев, О. Д. Логофет. – М. : Наука, гл. ред. физ.-мат. лит.-ры, 1978. – 352 с.
22. **Суханов, В. В.** Моделирование когортной динамики уловов в популяциях тихоокеанских лососей / В. В. Суханов // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40, № 3. – С. 353–361.
23. **Суханов, В. В.** Моделирование дискретной динамики уловов / В. В. Суханов // Изв. ТИНРО. – 2001. – Т. 128. – С. 374–389.
24. **Федосеев, В. Я.** Воспроизводство и формирование популяционной структуры камчатского краба / В. Я. Федосеев, В. Е. Родин // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. – Владивосток, 1986. – С. 35–46.
25. **Abe, K.** Important crab resources inhabiting Hokkaido waters / K. Abe // Mar. Behav. Physiol. – 1992. – Vol. 21. – P. 153–183.
26. **A Bayesian approach to stock assessment and harvest decisions using the sampling/importance resampling algorithm / M. K. McAllister, F. K. Pikitch, A. F. Punt, R. Hilborn // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1994. – Vol. 51. – P. 2673–2687.**
27. **A fuzzy logic model with genetic algorithm for analyzing fish stock-recruitment relationships / D. G. Chen, N. B. Hargreaves, D. M. Ware, Y. Liu // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 2000. – Vol. 57. – P. 1878–1887.**
28. **Balsiger, J. W.** A computer simulation model for the eastern Bering Sea king crab : Ph. D. dissertation / J. W. Balsiger; University of Washington. – Seattle, 1974. – 197 p.
29. **Bergh, M. O.** Towards rational harvesting of the South Africa anchovy considering survey imprecision and recruitment variability / M. O. Bergh, D. S. Butterworth // S. Afr. J. Mar. Sci. – 1987. – Vol. 5. – P. 937–951.
30. **Bertalanffy von L.** A quantitative theory of organic growth // Hum. Biol. – 1938. – Vol. 10. – P. 181–213.
31. **Cadima, E. L.** Cohort analysis: Models for fish stock assessment / E. L. Cadima // FAO Fish. Circ. – 1978a. – No. 701. – P. 49–60.
32. **Cadima, E. L.** Synthetic models: Models for fish stock assessment / E. L. Cadima // FAO Fish. Circ. – 1978b. – No. 701. – P. 61–77.
33. **Caswell, H.** Matrix population models: construction, analysis, and interpretation / H. Caswell. – Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1989. – 328 p.
34. **Chen, D. G.** Incorporating Allee effects in fish stock-recruitment models and applications for determining reference points / D. G. Chen, J. R. Irvine, A. J. Cass // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2002. – Vol. 59. – P. 242–249.
35. **Chen, S.** Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics / S. Chen, S. Watanabe // Nippon Suisan Gakkaishi (NSUGAF). – 1989. – Vol. 55 (2). – P. 205–208.
36. **Collie, J. S.** Estimating of abundance of king crab populations from commercial catch and research survey data // Report to the Alaska Department of Fish and Game, University of Alaska Fairbanks, Juneau Center for Fisheries and Ocean Sciences, Juneau. – Rep. No. 91-03, 1991.
37. **Collie, J. S.** Estimating king crab (*Paralithodes camtschaticus*) abundance from commercial catch and research survey data / J. S. Collie, G. H. Kruse // Proceedings of the North Pacific Symposium on Invertebrate Stock Assessment and Management, G. S. Jamieson and A. Campbell. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. – 1998. – Vol. 125. – P. 73–83.
38. **Dekker, W.** A length-structured matrix population model used as a fish stock assessment tool / W. Dekker // Stock Assessment in Inland Fisheries, I. G. Cowx [ed.], Fishing News Books, Hartnolls Ltd., Cornwall. – 1996. – P. 245–259.

39. **Deriso, R. B.** Harvestings strategies and parameter estimation for an age-structured model / R. B. Deriso // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1980. – Vol. 37. – P. 268–282.
40. **Deriso, R. B.** Catch-age analysis with auxiliary information / R. B. Deriso, T. J. Quinn, II, P. R. Neal // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1985. – Vol. 42. – P. 815–824.
41. **Deriso, R. B.** II Further aspects of catch-age analysis with auxiliary information / R. B. Deriso, P. R. Neal, T. J. Quinn // *Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci.* – 1989. – Vol. 108. – P. 127–135.
42. **Doubleday, W. G.** A Least-Square Approach to analyzing catch at age data / W. G. Doubleday // *ICNAF Res. Bull.* – 1976. – No. 12. – P. 69–81.
43. **Doubleday, W. G.** A method of estimating the abundance of survivors of an exploited fish population using commercial fishing catch at age data and research vessel abundance indices / W. G. Doubleday // *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* – 1981. – Vol. 58. – P. 164–179.
44. **Fournier, D.** A General Theory for Analyzing Catch at Age Data / D. Fournier, C. P. Archibald // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1982. – Vol. 39. – P. 1195–1207.
45. **Fournier, D.** A length-based stock assessment method utilizing a generalized delay-difference model / D. Fournier, I. J. Doonan // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1987. – Vol. 44. – P. 422–437.
46. **Fournier, D. A.** An introduction to AD Model Builder, for use in nonlinear modelling and statistics / D. A. Fournier. – Otter Research Ltd., Canada, 1994. – 51 p.
47. **Fournier, D.** MULTIFAN-CL: a length-based, age-structured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga* / D. Fournier, J. Hampton, J. R. Sibert // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1998. – Vol. 55. – P. 2105–2116.
48. **Gavaris, S.** An adaptive framework for the estimation of population size / S. Gavaris // *Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. (CAFSAC), Res. Doc. 88/29, 1988.* – 12 p.
49. **Gudmundsson, G.** Time series analysis of catch-at-age observations / G. Gudmundsson // *Appl. Stat.* – 1994. – Vol. 43 (1). – P. 117–126.
50. **Gudmundsson, G.** Joint Time Series Analysis of Catch-at-Age and CPUE Data / G. Gudmundsson // *Fishery Stock Assessment Models*, edited by F. Funk, T. J. Quinn, II, J. Heifetz, J. N. Ianelli, J. E. Powers, J. F. Schweigert, P. J. Sullivan, and C.-I. Zhang, Alaska Sea Grant College Program Report No. AK-SG-98-01. – University of Alaska Fairbanks, 1998. – P. 199–218.
51. **Gulland, J. A.** Estimation of mortality rates / J. A. Gulland // *Annex to Rep. Arctic Fish. Working Group, Gadoid Fish Commission, ICES CM.* – Doc. 3, 1965. – 9 p.
52. **Gunderson, D. P.** Reproductive effort as a predictor of natural mortality rate / D. P. Gunderson, P. H. Dygert // *J. Cons. Cons. int. Explor. Mer.* – 1988. – Vol. 44. – P. 200–209.
53. **Hartnoll, R. G.** Growth, sexual maturity and reproductive output / R. G. Hartnoll // *Crustacean issues 3: factors in adult growth*; Edited by A. M. Wenner, A. A. Balkema. – Rotterdam, 1985. – P. 101–128.
54. **Hilborn, R.** Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty / R. Hilborn, C. J. Walters. – Chapman and Hall, New York, NY, 1992. – 570 p.
55. **Ianelli, J. N.** Alternative age-structured analysis of the NRC simulated stock assessment data / J. N. Ianelli, D. A. Fournier // *Analysis of simulated data sets in support of the NRC study on stock assessment methods*. Edited by V. R. Restrepo. NOAA Technical Memorandum NMFS-F/SPO-30. U. S. Department of Commerce. – Washington, D. C., 1998. – P. 81–96.
56. **Ivanov, B. G.** Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the eastern Okhotsk Sea: Problems of Stock management and research / B. G. Ivanov // *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics*, Alaska Sea Grant College Program, AK-SG-02-01. – 2002. – P. 651–680.
57. **Jones, R.** Assessing the effects of changes in exploitation pattern using length composition data (with notes on VPA and Cohort Analysis) / R. Jones // *FAO Fish. Tech. Pap.* – 1984. – No. 256, FAO Rome.
58. **Kimura, D. K.** Kalman filtering the delay-difference equation: practical approaches and simulations / D. K. Kimura, J. W. Balsiger, D. H. Ito // *Fish. Bull.* – 1996. – Vol. 94. – P. 678–691.
59. **Kinas, P. G.** Bayesian fishery stock assessment and decision making using adaptive importance sampling / P. G. Kinas // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1996. – Vol. 53. – P. 414–423.

60. **Kizner, Z. I.** Instantaneous Separable VPA (ISVPA) with determination of natural mortality coefficient / Z. I. Kizner, D. A. Vasilyev // ICES Statutory Meeting 1993, Statistic Committee. Theme session T, C. M. 1993/D: 1993. – Doc. 2. – 45 p.
61. **Kizner, Z. I.** Instantaneous separable VPA (ISVPA) / Z. I. Kizner, D. A. Vasilyev // ICES J. mar. Sci. – 1997. – Vol. 54, No. 3. – P. 399–411.
62. **Kruse, G. H.** Preliminary application of a population size estimation model to the Bristol Bay stock of red king crabs / G. H. Kruse, J. S. Collie. – Alaska Dept. Fish and Game, Reg. Inf. Rep., 1991. – No. 5J91-09, Juneau. – 25 p.
63. **Kruse, G. H.** Were Alaskan red king crabs overfished? / G. H. Kruse, F. C. Funk, J. Zheng // High latitude crabs: Biology, management, and economics. – University of Alaska Sea Grant, AK-SG-96-02, Fairbanks, 1996. – P. 295–300.
64. **Laurec, A.** On the analysis of catch and effort data / A. Laurec, J. G. Shepherd // J. Cons. Cons. int. Explor. Mer. – 1983. – Vol. 41. – P. 81–84.
65. **Leslie, P. H.** On the use of matrix in certain population mathematics / P. H. Leslie // Biometrika. – 1945. – Vol. 33, No. 3. – P. 183–212.
66. **Leslie, P. H.** Some further notes on the use of matrix in certain population mathematics / P. H. Leslie // Biometrika. – 1948. – Vol. 35, No. 3–4. – P. 213–245.
67. **Lewy, P.** Integrated stochastic virtual population analysis: estimates and their precision of fishing mortalities and stock size for the North Sea whiting stock / P. Lewy // J. Cons. Cons. int. Explor. Mer. – 1988. – Vol. 44. – P. 217–228.
68. **Matsuishi, T.** Development and Accuracy Assessment of a Method of Separable VPA Based on Catch-Length Data / T. Matsuishi // Mem. Fac. Fish., Hokk. Univ. – 1997. – Vol. 43, No. 1–2. – P. 1–80.
69. **Megrey, B. A.** Review and comparisons of age-structured stock assessment models from theoretical and applied points of view / B. A. Megrey / E. Edwards, B. Megrey [eds.], Mathematical analysis of fish stock dynamics : Review and current applications. Am. Fish. Soc. Symp. – 1989. – Vol. 6. – P. 8–48.
70. **Methot, R. D.** Synthesis estimates of historical abundance and mortality on northern anchovy / R. D. Methot // E. F. Edwards, B. A. Megrey [Eds.], Mathematical analysis of fish stock dynamics: reviews, evaluations, and current Applications. Bethesda, Maryland, Am. Fish. Soc. Symp. – 1989. – Vol. 6. – P. 66–82.
71. **Meyer, R.** BUGS in Bayesian stock assessments / R. Meyer, R. B. Millar // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1999. – Vol. 56. – P. 1078–1087.
72. **Millar, R. B.** Bayesian state-space modeling of age-structured data: fitting a model is just the beginning / R. B. Millar, R. Meyer // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2000. – Vol. 57. – P. 43–50.
73. **Patterson K. G.** Integrated Catch at Age Analysis / K. G. Patterson // User's Manual. SOAFD Marine Laboratory, Aberdeen, 1995.
74. **Patterson, K. R.** Evaluating uncertainty in harvest control law catches using Bayesian Markov chain Monte Carlo virtual population analysis with adaptive rejection sampling and including structural uncertainty / K. R. Patterson // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1999. – Vol. 56. – P. 208–221.
75. **Pella, J. J.** Utility of Structural Time Series Models and the Kalman Filter for Predicting Consequences of Fishery Actions / J. J. Pella // Proceedings of the International Symposium on Management Strategies for Exploited Fish Populations. Edited by G. Kruse, D. M. Eggers, R. J. Marasco, C. Pautzke, T. J. Quinn, II. Alaska Sea Grant College Program Report No. AK-SG-93-02, University of Alaska Fairbanks. – Alaska, 1993. – P. 571–594.
76. **Peterman, R. M.** Comparison of parameter estimation methods for detecting climate-induced changes in productivity of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) / R. M. Peterman, B. J. Pyper, J. A. Grout // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2000. – Vol. 57. – P. 181–191.
77. **Pope, J. G.** An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis / J. G. Pope // Int. Comm. Northwest Atl. Fish. (ICNAF) Res. Bull. – 1972. – Vol. 9. – P. 65–74.
78. **Pope, J. G.** A simple method for the consistent interpretation of catch-at-age data / J. G. Pope, J. G. Shepherd // J. Cons. Cons. int. Explor. Mer. – 1982. – Vol. 40. – P. 176–184.
79. **Pope, J. G.** A comparison of the performance of various methods for tuning VPA's using effort data / J. G. Pope, J. G. Shepherd // J. Cons. Cons. int. Explor. Mer. – 1985. – Vol. 42. – P. 129–151.

80. **Punt, A. E.** Fisheries stock assessment and decision analysis: The Bayesian approach / A. E. Punt, R. Hilborn // *Rev. Fish Biol. Fish.* – 1997. – Vol. 7. – P. 35–63.
81. **Quinn, T. J., II.** Quantitative fish dynamics / T. J. Quinn, II, R. B. Deriso. – Oxford University Press, New York, 1999.
82. **Quinn, T. J., II.** A Length-Based Population Model for Hard-to-Age Invertebrate Populations / T. J. Quinn, II, C. T. Turnbull, C. Fu // *Fishery Stock Assessment Models*, edited by F. Funk, T. J. Quinn, II, J. Heifetz, J. N. Ianelli, J. E. Powers, J. F. Schweigert, P. J. Sullivan, and C.-I. Zhang, Alaska Sea Grant College Program Report No. AK-SG-98-01. – University of Alaska Fairbanks, 1998. – P. 531–556.
83. **Reed, W. J.** Analyzing catch-effort data by means of the Kalman filter / W. J. Reed, C. M. Simons // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1996. – Vol. 53. – P. 2157–2166.
84. **Ricker, W. E.** Stock and recruitment / W. E. Ricker // *J. Fish. Res. Board Can.* – 1954. – Vol. 11. – P. 559–623.
85. **Saila, S. B.** Guide to some computerized artificial intelligence methods / S. B. Saila // *Computers in fisheries research*. Ed. by B. A. Megrey and E. Moksness. – Chapman and Hall, London, 1996. – P. 8–40.
86. **Sainsbury, K. J.** Living Marine Resources Assessment for the 21st Century: What Will Be Needed and How Will It Be Provided? / K. J. Sainsbury // *Fishery Stock Assessment Models*, edited by F. Funk, T. J. Quinn, II, J. Heifetz, J. N. Ianelli, J. E. Powers, J. F. Schweigert, P. J. Sullivan, and C.-I. Zhang, Alaska Sea Grant College Program Report No. AK-SG-98-01. – University of Alaska Fairbanks, 1998. – P. 1–40.
87. **Schnute, J. T.** A general theory for the analysis of catch and effort data / J. T. Schnute // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1985. – Vol. 42. – P. 414–429.
88. **Schnute, J. T.** A general fishery model for a size-structured population / J. T. Schnute // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1987. – Vol. 44. – P. 924–940.
89. **Schnute, J. T.** The importance of noise in fish population models / J. T. Schnute // *Fish. Res.* – 1991. – Vol. 11. – P. 197–123.
90. **Schnute, J. T.** A General Framework for Developing Sequential Fisheries Models / J. T. Schnute // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1994. – Vol. 51. – P. 1676–1688.
91. **Schnute, J. T.** Statistics, Software, and Fish Stock Assessment / J. T. Schnute, L. J. Richards, N. Olsen // *Fishery Stock Assessment Models*, edited by F. Funk, T. J. Quinn, II, J. Heifetz, J. N. Ianelli, J. E. Powers, J. F. Schweigert, P. J. Sullivan, and C.-I. Zhang, Alaska Sea Grant College Program Report No. AK-SG-98-01. – University of Alaska Fairbanks, 1998. – P. 171–184.
92. **Schnute, J. T.** Use and abuse of fishery models / J. T. Schnute, L. J. Richards // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2001. – Vol. 58. – P. 1–8.
93. **Schnute, J. T.** Estimating salmon stock-recruitment relationships from catch and escapement data / J. T. Schnute, A. R. Kronlund // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2002. – Vol. 59. – P. 433–449.
94. **Sekhon, J. S.** Genetic optimization using derivatives / J. S. Sekhon, W. R. Mebane // *Political Analysis*. – 1998. – Vol. 7. – P. 187–210.
95. **Shepherd, J. G.** Separable VPA. User's guide / J. G. Shepherd, S. M. Stevens. – Int. Rep., MAFF Direct. Fish. Res. Lowestoft, 1983. – Vol. 8. – 13 p.
96. **Shepherd, J. G.** Extended Survivor's Analysis: an improved method for analysis of catch-at-age data / J. G. Shepherd, Working Pap. Meeting of Methods Working Group, 20–27 June 1991. – 1991. – 16 p.
97. **Shepherd, J. G.** Extended survivors' analysis: an improved method for the analysis of catch-at-age data and abundance indices / J. G. Shepherd // *ICES J. mar. Sci.* – 1999. – Vol. 56. – P. 584–591.
98. **Size-Based Methods of Stock Assessment of Small-Scale Fisheries** / V. F. Gallucci, B. Amjoun, J. Hedgepeth, H. L. Lai // V. F. Gallucci, S. B. Saila, D. J. Gustafson, B. J. Rothschild [Eds.] *Stock Assessment: Quantitative Methods and Applications for Small-Scale Fisheries*. – NY : Lewis Publ., 1996. – P. 9–81.
99. **Stock assessment and decision analysis for hoki: (*Macrurus novaezelandiae*) for 1994** / A. E. Punt, M. K. McAllister, E. K. Pikitch, R. Hilborn. – New Zealand Fish. Assess. Res. Doc., 94/13, 1994. – 47 p.

100. **Sullivan, P. J.** A catch-at-length analysis that incorporates a stochastic model of growth / P. J. Sullivan, H. L. Lai, V. F. Gallucci // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1990. – Vol. 47. – P. 184–198.
101. **Sullivan, P. J.** A Kalman filter approach to catch-at-length analysis / P. J. Sullivan // *Biometrics.* – 1992. – Vol. 48. – P. 237–257.
102. **Tanaka, E.** A Method for Estimating Age Composition from Length-Frequency by Using Stochastic Growth Equation / E. Tanaka, S. Tanaka // *Nippon Suissan Gakkaishi.* – 1990. – Vol. 56. – P. 1204–1218.
103. **Walford, L. A.** A new graphic method of describing the growth of animals / L. A. Walford // *Biol. Bull.* – 1946. – Vol. 90. – P. 141–147.
104. **Zheng, J.** A length-based population model and stock-recruitment relationships for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay, Alaska / J. Zheng, M. C. Murphy, G. H. Kruse // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1995a. – Vol. 52. – P. 1229–1246.
105. **Zheng, J.** An update of the length-based population model and stock-recruitment relationships for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay, Alaska / J. Zheng, M. C. Murphy, G. H. Kruse // *Alaska Fish. Res. Bull.* – 1995b. – Vol. 2 (2). – P. 114–124.
106. **Zheng, J.** A catch-length analysis for crab populations / J. Zheng, M. C. Murphy, G. H. Kruse // *Fish. Bull. U. S.* – 1996. – Vol. 94. – P. 576–588.
107. **Zheng, J.** Analysis of harvest strategies for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay, Alaska / J. Zheng, M. C. Murphy, G. H. Kruse // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1997a. – Vol. 54 (5). – P. 1121–1134.
108. **Zheng, J.** Alternative rebuilding strategies for the red king crab *Paralithodes camtschaticus* fishery in Bristol Bay, Alaska / J. Zheng, M. C. Murphy, G. H. Kruse // *J. Fish. Res.* – 1997b. – Vol. 16 (1). – P. 205–217.
109. **Zheng, J.** Application of a catch-survey analysis to blue king crab stocks near Pribilof and St. Matthew Islands / J. Zheng, M. C. Murphy, G. H. Kruse // *Alaska Fish. Res. Bull.* – 1997c. – Vol. 4 (1). – P. 62–74.
110. **Zheng, J.** Abundance Estimation of St. Matthew Island Blue King Crabs Using Survey and Commercial Catch and Effort Data / J. Zheng, M. C. Murphy, G. H. Kruse // *Fishery Stock Assessment Models*, edited by F. Funk, T. J. Quinn, II, J. Heifetz, J. N. Ianelli, J. E. Powers, J. F. Schweigert, P. J. Sullivan, and C.-I. Zhang, Alaska Sea Grant College Program Report No. AK-SG-98-01. – University of Alaska Fairbanks, 1998a. – P. 575–590.
111. **Zheng, J.** Using Multiple Data Sets to Assess Red King Crab in Norton Sound, Alaska: Length-Based Stock Synthesis / J. Zheng, G. H. Kruse, L. Fair // *Fishery Stock Assessment Models*, edited by F. Funk, T. J. Quinn, II, J. Heifetz, J. N. Ianelli, J. E. Powers, J. F. Schweigert, P. J. Sullivan, and C.-I. Zhang, Alaska Sea Grant College Program Report No. AK-SG-98-01. – University of Alaska Fairbanks, 1998b. – P. 591–612.

Михеев, А. А. Стохастическая когортная модель для беспозвоночных с прерывистым ростом / А. А. Михеев // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – Ю-Сах. : СахНИРО, 2003. – Т. 5. – С. 216–242.

Предлагается последовательная стохастическая модель SCAP_SSM для ретроспективной реконструкции динамики поколений беспозвоночных, рост которых происходит в период линьки. Модель использует в качестве исходных данных промысловые и учетные индексы численности и размерные ряды из уловов. Шум процессов в запасе и погрешности измерений анализируются в модели отдельно. Для оценки параметров модели выполняется байесовский подход. Модель SCAP_SSM применена к запасу синего краба *Paralithodes platypus* восточного шельфа о. Сахалин. Получены оценки численности и показателей смертности когорт, годового вылова, промысловых усилий по годам наблюдений и промысла и ряда других популяционных и промысловых характеристик. Оценен уровень нелегального изъятия.

Табл. – 7, ил. – 5, библиогр. – 111.

Mikheev, A. A. A stochastic cohort model for invertebrates with the interrupted growth / A. A. Mikheev // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography. – Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2003. – Vol. 5. – P. 216–242.

This paper presents a sequential stochastic model SCAP_SSM for retrospective reconstructing a population dynamics of the invertebrates growing during the molting period. Fishery and survey stock

indices and size series from catches have been used as the input data for the model. A noise of processes in the stock and errors of measurements are analyzed separately in the model. A Bayesian approach is used for assessing the model parameters. The model SCAP_SSM has been applied to the stock of a blue king crab *Paralithodes platypus* from the eastern Sakhalin shelf. As a result, the estimates of cohort numbers and mortality rates, annual catch, fishing efforts by years during fishery and study periods, and some other population and fishery characteristics have been obtained. The illegal yield level is evaluated.

Tabl. – 7, fig. – 5, ref. – 111.