

УДК 597-152.6

## О НЕКОТОРЫХ ПРИЧИНАХ ЕСТЕСТВЕННОЙ СМЕРТНОСТИ РЫБ

В. М. Борисов

Непрерывно возрастающая интенсивность промысла при одновременном ухудшении условий воспроизводства рыбных запасов в последние годы все чаще приводит к перелову некоторых видов. Это происходит в результате регулярного превышения максимально допустимой годовой убыли вида в процессе его эволюции. Определение величины этой убыли, называемой естественной смертностью, является существенным элементом в раскрытии закономерностей динамики численности популяций. Вполне понятно, что установление размеров убыли невозможно без знания причин, от которых они зависят. В литературе этим вопросам уделяется значительное внимание. Однако они чаще всего рассматриваются лишь попутно и носят фрагментарный характер. Поэтому мы попытались обсудить некоторые вопросы, касающиеся причин естественной смертности рыб.

Разделение факторов, снижающих численность рыб, на естественные и промысловые обычно допускается лишь условно. Действительно, в настоящее время вряд ли возможно выделить такой "естественный" фактор, на котором прямо или косвенно не сказывалась бы деятельность человека.

Убыль рыб в популяции, непосредственно не связанная с промыслом и другими антропогенными факторами (гидростроительство, сточные воды и др.), чаще всего происходит в результате изменения абиотических условий, хищничества, голодания, низкого качества потомства, болезней, старения. Разберем каждую из этих причин отдельно.

Изменение абиотических условий. Если рассматривать масштабы и частоту гибели рыб от начала инкубации икры до наступления старости, то изменение абиотических условий можно считать наиболее существенной причиной смертности. Сверхпороговое изменение одного из факторов (температуры, солености, газового режима и др.) или незначительное нарушение нескольких особенно часто приводят к массовой гибели икры, свободных эмбрионов и личинок. Многие исследователи объясняют это тем, что на ранних этапах организмы лишены возможности активного выбора благоприятной среды, а границы оптимальных условий для их развития, как правило, намного уже, чем у взрослых особей.

Накоплению фактов о влиянии абиотической среды на величину смертности способствует широкое использование методики прогнозирования уловов по учету состава пополнения. Принятая сейчас за основу на многих водоемах, она позволяет постоянно следить за результатами воздействия различных факторов на выживание нарождающихся поколений. Так, по данным систематического учета молоди баренцевоморской трески и пикши можно судить о высокой чувствительности икры и личинок к температуре воды. В холодные годы из-за гибели численность молоди тресковых сокращается в 10-30 раз по сравнению с теплыми годами. По этой же причине происходят и периодические колебания урожайности поколений многих тихоокеанских рыб. В Азовском море наряду с температурными условиями причиной высокой гибели эмбрионов и личинок тюльки нередко являются преобладающие восточные ветры, которые выносят их в районы с повышенной соленостью, а сильное волнение моря приводит к тому, что после шторма ловится исключительно мертвая икра.

Несомненный интерес представляют попытки при помощи коэффициентов корреляции показать тесноту связи урожайности поколений с изменением отдельных факторов или количественно оценить долю каждого из них путем дисперсионного анализа. Приходится, однако, признать, что в природе очень трудно проследить влияние одного условия при прочих равных, и даже применение метода множественной корреляции не гарантирует получения чистых результатов, незатумешенных другими неучитываемыми или вовсе неизвестными исследователю факторами.

В связи с этим особое значение приобретает выделение решающего фактора [3] или группы основных факторов, могущих служить интегральным показателем изменчивости среды [1]. Таким показателем для внутренних водоемов нередко является величина речного стока, от которого зависит эффективность нереста многих видов рыб [3].

По сравнению со взрослой разновозрастной частью стада физиологическая разнокачественность организмов на ранних этапах развития незначительна, т.е. факторы внешней среды одновременно воздействуют на огромное число особей, одинаково реагирующих на их изменения. Если при этом учесть высокие требования к условиям среды и образ жизни, исключая активный выбор этой среды, становится понятным частое нарушение связи между численностью нерестовавших производителей и величиной их потомства. Исследованию этой связи посвящена обширная отечественная и зарубежная литература. Рассмотрение ее лежит за пределами нашей задачи. В данном случае можно лишь отметить, что масштабы естественной смертности рыб на стадиях раннего онтогенеза во многом предопределены изменением абиотических факторов среды. Однако трудность определения роли каждого из них в общей величине убыли не всегда позволяет точно предвидеть результаты их суммарного воздействия.

С переходом к активному образу жизни и по мере дальнейшего роста молоди смертность от неблагоприятных условий абиотической среды заметно снижается, хотя случаи массовой гибели также нередки. Ограниченная способность молоди к "перегрузкам" подтверждается экспериментами. Так, сеголетки стальноголового лосося быстро погибают в воде соленостью свыше 6‰, в то время как двухлетки легко ее переносят [15]. Тем не менее в естественных условиях молодь гибнет немногим чаще, чем взрослые рыбы. Поэтому уже численность мальков, как правило, коррелирует с величиной промыслового пополнения, что широко используется для заблаговременного прогноза уловов.

Гибель взрослых рыб под влиянием абиотической среды происходит лишь в резко аномальных условиях, поэтому носит случайный характер. Более или менее регулярна она в тех во-

доемах, где зимой содержание растворенного в воде кислорода снижается до критических значений. Летним ночным заморам, возникающим от недостатка кислорода, поглощенного водной растительностью, обычно в большей степени подвержены икра, личинки и молодь. Массовую гибель взрослых рыб по этой причине наблюдал недавно Ф.Паган [20] в некоторых лагунах о-ва Пуэрто-Рико, где бурное развитие фитопланктона и интенсивное разложение органических веществ, вызванные длительным повышением температуры, снизили содержание кислорода до 0,5 мг/л.

Смертность, связанная с изменением температурных условий, наиболее характерна для stenothermных видов. Примером тому может служить *Caranx hippos*, ежегодно попадающий из более теплых южных районов Атлантики в реки северо-запада США.

Убыль взрослой части стада от прямого воздействия гидрологических, метеорологических или гидрохимических условий — явление довольно редкое. Гораздо чаще на величине естественной смертности эти причины сказываются опосредованно, либо ухудшая обеспеченность пищей, либо вызывая физиологические нарушения в организме, что приводит к общему ослаблению, понижая сопротивляемость болезням и хищничеству.

Хищничество. Потенциальная численность будущего промыслового пополнения определяется количеством выметанной икры, поэтому убыль численности необходимо рассматривать, начиная с самых ранних этапов. В этой связи влияние хищников особенно велико, так как для некоторых видов в определенные периоды икра служит основным кормом. Известно, что выедание ершом икры переславской ряпушки нередко более чем наполовину снижает ее запас. В Балтийском море бельдюга является злейшим врагом икры салаки. Неоднократно подтверждались данные о потреблении икры, личинок и молоди дальневосточных лососей гольцами, которые при этом выполняют также роль своеобразного биологического мелiorатора нерестилищ лососей, поедая главным образом икру, находящуюся вне нерестовых гнезд.

На ранних этапах онтогенеза защитная реакция у рыб либо вовсе отсутствует, либо проявляется слабо, поэтому при высокой концентрации жертвы убыль ее от хищничества может достигать колоссальных размеров. В оз. Дальнем сеголетки красной дают чрезвычайно высокую продукцию, но выедание их гольцом приводит к тому, что скатывающаяся молодь составляет лишь 5-7% от первоначальной величины [8]. Наблюдения за скатом личинок сиговых в реках норильской озеро-речной системы показывают, что огромное количество их уничтожается гольянами, желудки которых оказываются буквально набиты личинками рыб [11].

Многочисленными исследованиями характера взаимоотношений между хищником и жертвой установлено, что интенсивность потребления жертвы и ее состав в рационе хищника зависят как от его потребности в данном виде корма, так и от поведения, размеров, численности и защитных приспособлений жертвы. Изменчивость этих показателей во времени и пространстве, а также невозможность точно установить численность жертвы создают немалые трудности для количественной оценки хищничества. Однако после работ К.Р. Фортунатовой [16 и др.], наметившей пути к выяснению степени воздействия хищников, появилось немало сообщений, характеризующих масштабы смертности рыб от хищничества. Принимая численность крупных азовских сельдей равной 200 млн. шт., М.Д. Сиротенко [14] оценивает количество потребляемой ими рыбы в 200 тыс. ц; в восточной Балтике треска ежегодно поедает около 20 тыс. т салаки и 46 тыс. т кильки [10]; из 65 тыс. т ежегодно погибающей от естественных причин корюшки Ладожского озера 43,3 тыс. ц приходится на долю хищников [13].

Основными хищниками, потребляющими рыб, несомненно, являются сами же рыбы, но существенный "вклад" в общую величину смертности вносится и другими животными: китами, тюленями, морскими котиками и особенно птицами. Однако известно, что естественные враги не могут подорвать запасы своих жертв, а лишь поддерживают их на определенном уровне. В то же время в условиях интенсивного промысла, селективно изымающего определенную часть популяции жертвы, убыль от хищничества может существенно возрасти, если предположить, что промысел выну-

ждает хищника переключаться на другие, менее разреженные, размерные группы или интенсивнее вести "прополку" предпочитаемых размеров.

Голодание. Известно много примеров, показывающих возможность длительного выживания рыб без корма. Так, атлантическая сельдь выдерживает голодание в течение 129 дней при температуре воды 6–12°C, балтийская треска в воде с температурой около 9°C может голодать около 195 дней, а европейские угри начинают погибать только после трехлетнего голодания [19]. Некоторые карповые, прекращающие питаться при 5–4°C, в водоемах средних и северных широт обходятся без корма по 6–8 мес.

Удивительная способность рыб переносить столь длительное голодание с последующим восстановлением нормальной жизнедеятельности говорит о том, что в природе почти невозможны ситуации, при которых бы рыба погибала от голода. Недостаток пищи как фактор естественной смертности играет гораздо большую косвенную роль. Замедление темпа роста и снижение активности голодающих рыб увеличивает время и степень воздействия хищников, ослабление организма понижает сопротивляемость болезням и неблагоприятным факторам абиотической среды, плохие условия нагула через общее состояние производителей отрицательно сказываются на жизнестойкости потомства.

Если у взрослых рыб продолжительность "безопасного" голодания может исчисляться месяцами, то в период личиночного развития это время сокращается до 3–4 недель, а иногда и до 1–2 суток. Поэтому низкая концентрация планктона представляется вполне реальной причиной гибели личинок, тем более что основная часть их рациона покрывается не за счет активного поиска пищи, а в результате перемещения самих кормовых организмов [5].

В литературе, начиная с работ Иорта, особое значение придается обеспеченности пищей личинок на этапе смешанного питания. В то же время имеются данные, показывающие, что наибольший отход типичен для периода желточного питания, а при переходе на внешний корм смертность резко уменьшается [4]. Опыты показали, что личинки некоторых видов относительно лег-

ко переносят недостаток пищи. У личинок каспийского кутума необратимые изменения наступают лишь после 13 суток голодания [12]; по данным М. Пинац [21] 50% личинок усача и подуста погибают через 21-25 дней. Довольно долго живут без пищи личинки днепровской и дунайской сельди, леща, белого амура и многих других видов.

Тем не менее количественная связь между биомассой зоопланктона и урожайностью поколений неоднократно подтверждалась и продолжает подтверждаться все новыми данными. Получению высоких коэффициентов корреляции между этими величинами способствует, как нам кажется, синхронное влияние на них абиотических факторов. Существовая в одинаковой среде, личинки и кормовые организмы сходным образом реагируют на ее изменение. Повышение температуры, ведущее к увеличению численности и подвижности планктона, одновременно стимулирует обмен веществ, пищевые потребности и поисковые способности личинок, благоприятно сказываясь на их выживании. По наблюдениям О.М. Кудринской [9], понижение температуры воды с  $19,3^{\circ}$  до  $16^{\circ}$  уменьшает интенсивность питания личинок судака и окуня в 1,7-2 раза при высоких концентрациях корма и в 8-14 раз при низких. В случае параллельного (как бывает чаще в природе) ухудшения температурных и кормовых условий индексы потребления снижаются в 24-27 раз (индексы вычислены нами).

Таким образом, недостаток пищи, помимо многостороннего косвенного влияния, может явиться и непосредственной причиной смертности рыб, но лишь в период их личиночного развития, что особенно сильно проявляется в неблагоприятных абиотических условиях.

Низкое качество потомства. Жизнестойкость потомства обычно рассматривается как фон, на котором проявляются изменения всех других условий. Влияние этого фона сказывается в течение всей жизни животного, но на самых ранних этапах онтогенеза низкое качество потомства нередко является и непосредственной причиной смертности. Об этом свидетельствуют результаты выживания потомства от разных производителей в одинаково оптимальных условиях эксперимента, что заставляет говорить не о внешних, а о внутренних причинах смертности, зависящих от ка-

чества родителей [2].

Многочисленными исследованиями установлено, что на качество икры, а значит и на успешности ее оплодотворения и инкубации, а также на выживаемости эмбрионов, личинок и молоди сказывается возраст производителей. Так, элиминация икры и трехлетних самок балтийской салаки оказывается всегда меньше, чем у впервые нерестующих, двухлетних [17]. Из практики карповодства известно, что наибольший отход икры наблюдается у впервые нерестующих самок.

Производители средних возрастов дают наиболее крупные икринки, содержащие максимальный запас питательных веществ. Молодь, развивающаяся из них, отличается лучшим темпом роста, легче переносит воздействия неблагоприятных факторов. Так, за 60 дней выращивания отход молоди иссык-кульской гегаркуни, полученной из крупной икры, составил 8,1%, а из мелкой - 43,2% [7]. Разница в элиминации потомства от самок разного возраста свойственна многим видам, но более всего она проявляется у длинноцикловых рыб, имеющих многовозрастную структуру. В связи с этим для успешного воспроизводства долгоживущих видов особую ценность представляют повторно-нерестующие производители до момента наступления у них старческих нарушений.

**Болезни.** Знакомство с литературой, посвященной этому вопросу, позволяет заключить, что наиболее часто гибель рыб от болезней происходит в условиях искусственного рыборазведения. Общеизвестен ущерб, наносимый карповым хозяйствам краснухой, вызывающей иногда отход 70-80% рыб. В нерестовых и выростных прудах жгутиконосцы (*Costia necatrix*) могут полностью уничтожить поголовье молоди карпа и лососевых. Х.Гуннар [18] сообщает об эпизоотических вспышках вибриоза радужной форели, от которого некоторые хозяйства Швеции в последние годы регулярно теряют треть поголовья.

Частые случаи массового заражения и гибели прудовых рыб объясняются высокой плотностью их содержания, способствующей распространению эпизоотий. По той же причине и в естественных условиях наибольшая смертность от болезней наблюдается в популяциях достаточно высокой плотности. На некоторых бан-



ках близ Новой Шотландии в промысловых скоплениях камбалы недавно была отмечена эпизоотическая вспышка ихтиофонуса [23]. В обзоре микробактериозов А.Росс [22] приводит доказательства значительной гибели тихоокеанских лососей от туберкулеза.

В последнее время предпринимаются попытки количественной оценки смертности от болезней не только искусственно разводимых рыб, но и естественных популяций. Трудность такого определения заключается в том, что больные рыбы усиленно уничтожаются хищниками. Известен пример, когда в желудках баклана находили плотву, заражение которой лигулезом составляло 30%, в то время как проба из популяции давала лишь 6,5% заражения. В этом смысле деятельность хищников может рассматриваться, с одной стороны, как фактор, препятствующий распространению инфекции, а с другой, — как ускорение неизбежного итога всякого заболевания. Косвенно к сокращению численности ведут и инвазии половых органов, снижающие воспроизводительную способность популяции, и заражение паразитами глаз, приводящие к тому, что рыбы не могут нормально питаться и гибнут от истощения.

Приведенные здесь примеры и множество других показывают, что болезни являются одним из существенных факторов, влияющих на величину естественной смертности рыб.

Старение. Гибель рыб непосредственно от старости не имеет, по-видимому, сколько-нибудь серьезного значения, так как ее почти всегда опережают другие причины. Гораздо большую роль играют связанные со старением ослабление жизненных функций и снижение адаптационных свойств организма.

Время наступления старческих нарушений специфично для каждого вида животных, и рыбы не являются исключением из этого правила. Однако, по мнению А.Комфорта [6], у них нет строго определенного видового возраста, так как старение у рыб достигает своей критической точки в значительно более широком возрастном интервале, чем у млекопитающих. Вряд ли можно согласиться с таким утверждением применительно к короткоцикловым видам. Но для рыб с длинным жизненным циклом, особенно для интенсивно облавливаемых популяций, оно заслу-

живает внимания. Допуская лабильность предельного возраста у таких видов, можно предполагать, что омоложение промысловых стад, сопровождаемое более ранним созреванием, будет ускорять наступление старости.

Контроль за подобного рода смещениями возможен с помощью физиолого-биохимических методов, позволяющих следить за изменениями биологического состояния изучаемого вида. В качестве "индикаторов" старения используются наступление стерильности, повышение кортизола в крови, уменьшение количества зольных веществ в мышцах, ухудшение качества половых продуктов и снижение жирности, увеличение осмотического давления тканей и некоторые другие показатели.

В условиях интенсивного промысла смертность, связанная со старением, несомненно, понижена, поскольку уменьшены шансы дожить до предельного возраста. Однако эти показатели достаточно важны. Они позволяют заранее выявить процент ослабленных рыб - вероятных "кандидатов" на смерть, которые в первую очередь подвержены заболеваниям и истреблению хищниками.

Итак, на основе многих известных работ, касающихся изучения данного вопроса (к сожалению, в небольшой статье мы могли сослаться лишь на некоторые), можно сделать вывод о сложной взаимосвязи всех естественных причин смертности рыб. В конкретной обстановке на первое место может выступать любая из перечисленных причин, так как степень влияния ее в общей величине убыли является многофакторной переменной. Современное интенсивное рыболовство приходится рассматривать как один из таких факторов, способных перераспределить доли естественной смертности. Так, снижая убыль какого-то вида от старости, промысел приводит иногда к повышенному истреблению этого вида хищниками. С другой стороны, разрежение популяции промыслом, по-видимому, способно изменить и специфичную для вида общую величину естественной смертности, так как через ускорение темпа роста и скорости созревания особей оно способствует более раннему их старению, т.е. ведет к укорочению жизненного цикла вида.

Эти и многие другие вопросы, связанные с естественной смертностью рыб, нельзя не учитывать при решении задач рационального использования рыбных запасов.

### Л и т е р а т у р а

- I. Антонов А.Е. О морских рыбопромысловых прогнозах, основанных на учете океанологических факторов. - Тез. докл. на совещ. по метод. оценки сырьев. базы и прогноз. уловов. Керчь, 1967.
2. Владимиров В.И. Личиночные критические периоды и смертность рыб. - "Вопр. ихтиол.", т.4, вып. I, 1964.
3. Дементьева Т.Ф. Значение решающего фактора колебаний численности популяций. - Тез. совещ. по динам. числ. рыб, М., 1961.
4. Дехник Т.В., Дука Л.А., Синюкова В.И. Обеспеченность пищей и причины смертности личинок массовых рыб Черного моря. - "Вопр. ихтиол.", т.10, 1970, № 3.
5. Ивлев В.С. Интенсивность обмена и скорость движений личинок некоторых черноморских рыб. - "Вопр. ихтиол.", т.4, вып. I, 1964.
6. Комфорт А. Биология старения. - М., "Мир", 1967.
7. Конурбаев А.О. Влияние величины икринок на темпы роста и выживаемость личинок иссык-кульской форели гегаркуни. - Изв. АН Кирг. ССР, 1971, № 3.
8. Крогиус Ф.В. Продукция молоди красной в озере Дальнем. - "Вопр. ихтиол.", т.9, вып.6, 1969.
9. Кудринская О.М. Влияние пищевого и температурного факторов на рост, развитие и выживаемость личинок судака и окуня. - "Вопр. ихтиол.", т.10, вып.6, 1970.
10. Лишев М.Н., Узарс Д.В. О корреляциях численности трески, салаки и кильки в восточной Балтике и их значении для прогноза уловов. - Тез. докл. на совещ. по метод. оценки сырьевой базы и прогноз. уловов. Керчь, 1971.
11. Лобзвикова А.А. Наблюдение за скатом личинок сиговых рыб (*Coregoninae*) в речках норильской озеро-речной системы. - "Вопр. ихтиол.", т.2, вып.3, 1962.

12. Попова О.А. О воздействии щуки и окуня на популяции некоторых рыб в дельте Волги. - Тр.совещ.по динам. числ.рыб, М., изд-во АН СССР, 1961.
13. Ризванов Р.А. Обеспеченность судака *Lucioperca lucioperca* (L.). Ладожского озера кормом и нерестилищами. - "Вопр.ихтиол.", т.II, вып.4, 1971.
14. Сиротенко М.Д. Питание азово-донских сельдей. - "Вопр.ихтиол.", т.9, вып.4, 1969.
15. Спешиллов Л.И. Влияние вод разной солености на выживание и осморегуляцию молоди стальноголового лосося (*Salmo gairdneri gairdneri* Rich.). - Тр.ВНИРО, т.76, 1970.
16. Фортунатова К.Р. О характере воздействия хищных рыб на структуру популяций промысловых рыб. - Тр.совещ. по динам.числ.рыб, М., изд-во АН СССР, 1961.
17. Шапиро Л.С. Влияние качества самок на икру у салаки Вислинского залива. - Сб."Рыбохоз.исслед.в басс. Балт.морья", № 7. Рига, "Звайгзне", 1970.
18. Gunnar, H. Vibrios (*Vibrio anguillarum*) as an epizootic disease in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Acta Vet.Scand*, No.4, 11, 1970.
19. Love, R.M. *The Chemical Biology of Fishes*. Academic Press London and New York. 1970.
20. Pagan, F.A. Report on a fish kill at laguna Toyuda, western Puerto Rico, in summer, 1967. *Caribb.J. Sci.*, 1970, 10 No.3-4.
21. Peñáz, M. Differences in mortality rate and development in feeding and starvating larvae of *Chondostoma nasus* and *Barbus barbus* (Pisces). *Zool.Listy* 1971, 20, No.1.
22. Ross, A.I. *Mycobacteriosis among Pacific salmonid fishes*. *Symp.Diseases Fishes and Shellfishes*. Washington, 1970.
23. Ruggieri, G.D., Nigrelli, R.F., Powles, P.M., Garnett, D.G. Epizootic in yellowtail flounder (*Limanda ferruginea* storen) in the Western North Atlantic caused by *Ichthyophonus*, an ubiquitous parasitic fungus. *Zoologica (USA)*, 1970, 55, No.3.

## ON SOME CAUSES OF NATURAL MORTALITY OF FISH

V.M.Borisov

### S u m m a r y

As is known the natural mortality of fish may be caused by various factors, such as changes in the abiotic conditions, predators, hunger, diseases, aging, low quality of newly - spawned generations. And the role of each factor may vary widely.

The total natural mortality rate and the range of fluctuations are peculiar for each species and related to the growth rate, maturity rate and life span of specimens. The natural mortality rate is also affected by an excessive rate of fishing mortality which is followed in many cases by acceleration in the rates of growth and maturity, the latter, in its turn, leads to shortening the span of life and changes in the natural mortality rate.