

УДК 597-152.6

О МЕТОДАХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ
ЕСТЕСТВЕННОЙ СМЕРТНОСТИ РЫБ

В.М.Борисов

По мере развития и интенсификации рыболовства возрастает необходимость в знании масштабов естественной смертности разных видов рыб и определяющих ее закономерностей. Сведения о величине гибели рыб на разных жизненных этапах могут быть использованы не только для уточнения прогноза уловов, но и для установления минимальной промысловой меры и оптимального вылова [3, 17].

Определение естественной смертности молоди. Большинство известных методов основано на определении разности между стандартными уловами в начале и в конце изучаемого периода.

Вычисление коэффициента естественной смертности для неполовозрелой части стада по убыли ее в стандартных уловах не всегда возможно из-за разной уловистости крупной и мелкой молоди. Так, практика учета тресковых в Баранцевом море показывает, что уловы сеголетков в большинстве случаев оказываются меньше, чем уловы двух- и трехлетков, так как первые свободнее проходят через ячею трала. Принимая во внимание неточный учет молоди трески и пикши на первом году жизни, И.Я.Пономаренко [15] предлагает оценивать мощность поколений по относительному показателю выживаемости годовиков (Z), который находят делением количества двух- и трехлетков в улове за час траления на количество сеголетков, выловленных за то же время.

Найденная зависимость между показателем Z , упитанностью сеголетков накануне гидрологической зимы X и зимними температурными условиями Y

$$Z = 8,53x + 0,37y - 5,67$$

предлагается для прогнозирования выживаемости годовиков и коррелирующей с ней мощности ожидаемого промыслового пополнения. К сожалению, разница в уловистости разновозрастной молодежи не позволяет применить относительный показатель выживаемости для дифференцированной оценки убыли по возрастам. Это возможно лишь там, где ошибки в учете каждой возрастной группы сведены к минимуму или близки к постоянной величине.

Опыт дифференцированной оценки смертности был сделан Ф.В.Крогиус [12] при изучении продукции молодежи красной в оз.Дальнем. Гибель икры и личинок до перехода сеголетков в пелагиаль принята равной 70-80% от первоначального количества отложенной икры, определенного по численности нерестовавших самок и их плодовитости. На основании данных систематического учета поступивших в озеро сеголетков и скатившихся годовиков, двух- и трехгодовиков было вычислено, что отход сеголетков составляет более 90%, годовиков - около 80% и двухгодовиков - около 30% за год.

Относительный показатель выживания молодежи воблы и леща В.С.Танасийчук [16] определяет процентным отношением количества рыб отдельных поколений, изъятых промыслом, к количеству мальков соответствующих поколений, насчитывающихся в 1 м^3 воды. Данным показателем, как нам кажется, можно пользоваться лишь для сравнения общих величин естественной смертности разноурожайных поколений. Гибели молодежи он характеризовать не может, так как основан на допущении, что рыба гибнет от естественных причин лишь в допромысловом возрасте.

В принципе вычисление темпов убыли допромысловой части популяции возможно любым из способов определения общей смертности, основанных на математических моделях Ф.И.Баранова [1], Р.Силлимана [25], Р.Бевертон и С.Холта [2], которые подробно рассмотрены в книге А.В.Засосова [6]. Эти модели, построенные на допущении об относительно постоянной численности

поколений, нередко используются и для популяций со значительными колебаниями урожайности (путем осреднения многолетних данных). В этом случае результаты лишь приблизительно характеризуют присущую данному виду смертность, но далеко не всегда могут иметь практическое применение. Включение в расчеты средней многолетней величины пополнения дает и среднюю за изучаемый период убыль, в то время как "для рыбной промышленности важно иметь прогноз не только на какой-то осредненный период, но и на каждый очередной год" [5]. Поэтому, очевидно, лучше пользоваться методами, основанными на изучении природных факторов, влияющих на величину смертности [9].

Определение естественной смертности промысловой части популяции. Определение естественной смертности взрослого облавливаемого стада обычно подразумевает вычленение из общей смертности той ее части, которая приходится на долю промысла. Таким способом Э.В.Макаровым [13] недавно была вычислена смертность азовских осетровых. Располагая данными о численности нерестовых классов и интенсивности облова нерестовой популяции осетра, автор нашел, что смертность от второго до третьего нереста по всем другим, кроме промысла, причинам составляет 13%, от третьего до четвертого - 90%, от четвертого до пятого - около 100%. Сделанный на основании этого вывод о нецелесообразности оставления рыб для третьего и тем более четвертого нереста, на наш взгляд, сомнителен, особенно если учесть, что впервые нерестующие производители осетровых дают менее жизнестойкое потомство.

Естественную убыль как разность между общей и промысловой смертностью некоторые исследователи находят по результатам учета икры на нерестилищах [7, 10]. При этом данные о распределении и количестве икры используются для оценки величины нерестовых популяций за два смежных года. Естественная смертность определяется по их разности с учетом вылова и пополнения. Доля нерестового пополнения оценивается, например, по соотношению зрелых и незрелых рыб в осенне-зимний период, как это сделано Т.Ф.Качиной [10] для тихоокеанской сельди.

При изучении закономерностей общей убыли поголовья стада Ф.И.Барановым [1] была высказана мысль о том, что предельный возраст особей в необлавливаемых популяциях служит показателем не только продолжительности жизни, но и естественной смертности данного вида.

Развивая идеи Ф.И.Баранова о видовой специфичности и относительной стабильности темпов убыли, П.В.Тюрин [17] предложил оригинальный метод определения естественной смертности для промысловых популяций рыб. По Ф.И.Баранову, предельный возраст в стандартной пробе (250, 500, 1000 экз.) определяется числом членов убывающей геометрической прогрессии, сумма которой равна величине пробы, последний член — единице, а знаменатель прогрессии соответствует интенсивности вылова. П.В.Тюрин видит в этом возможность решения обратной задачи: определение темпов естественной убыли по вероятному предельному возрасту рыб в необлавливаемом водоеме. Вероятный предельный возраст, до которого рыба доживала бы в девственных условиях, отыскивается по одной из пяти шкал, составленных автором в зависимости от численности данного вида.

Этим методом была расчислена естественная смертность многих пресноводных, а также некоторых морских рыб, таких, например, как баренцевоморская треска. Универсальность и относительная простота методики П.В.Тюрина делают ее широко доступной, однако предпосылки, на которых она основана (постоянство пополнения, стабилизация промысла, неизменность коэффициента естественной смертности для всех промысловых возрастов) нередко вызывают серьезные возражения. По мнению Г.В.Никольского [14], имеет смысл определение коэффициента естественной смертности для каждой возрастной группы, так как средний процент убыли характеризует лишь продолжительность жизни данного вида. В.В.Гулин [4], анализируя данную методику, приходит к выводу о нецелесообразности ее широкого применения, так как для большинства видов численность пополнения изменяется в широких пределах, ежегодно меняется интенсивность и селективность промысла, а величина убыли от естественных причин остается постоянной не более двух лет. Проводимые в работе П.В.Тюрина коэффициенты естественной

смертности Е.Г.Бойко [3] считает весьма условным, так как они основаны не на фактических данных о предельном возрасте рыб, а на теории вероятности.

Тем не менее этими и многими другими исследователями признается большое прикладное значение рассматриваемого метода, дающего биологические обоснования для установления оптимального вылова, промысловой меры и допустимого прилова молоди. Заслуга П.В.Тюрина состоит еще и в том, что он просто, без сложных математических приемов, сформулировал основные закономерности убыли промысловых стад для рыб с разной продолжительностью жизни, сделав практический шаг к решению этих вопросов.

Основное препятствие в установлении величины естественной смертности промысловых рыб Е.Г.Бойко [3] видит в том, что промысел, нарушая естественную структуру стада, не позволяет судить о характерных для каждого возраста размерах убыли. Их можно установить лишь при изучении необлавливаемой популяции. Для этого были использованы данные о возрастном составе ископаемого судака, на котором влияние промысла практически не сказывалось, и кривая убыли старших возрастов, объединяющая данные за многие тысячелетия, показывает нормы естественной смертности. Эти нормы автор переносит на современного судака, оставляя их неизменными при разной интенсивности вылова.

Это вызывает возражения по двум причинам: во-первых, предельный возраст ископаемых рыб мог быть выше современного, если учесть их замедленный рост и более позднее созревание [14], и, во-вторых, воздействие факторов, зависящих от плотности популяции (обеспеченность пищей, распространение болезней и др.), не может оставаться постоянным при увеличении коэффициента вылова. Так, если в необлавливаемом стаде гибнет 32% десятилетнего судака, то при разрежении его промыслом на 70-80%, видимо, следует ожидать заметного снижения процента гибели от естественных причин. Подтверждением тому служат данные У.Риккера [23] по смертности сига в облавливаемом и необлавливаемом озерах. В первом убыль рыб от естественных причин в возрасте 12 лет составляла 8%, в возрасте 20 лет - 17%, 27 лет - 45%, а во втором она оказыва-

лась значительно выше, достигая 41% у рыб 7-летнего и 59% у рыб 13-летнего возраста.

Зависимость величины естественной смертности M от численности популяции, вернее от коэффициента вылова F , Р.Бевертон и С.Холт [2] выражают уравнением

$$M = \ln \left(\frac{Z}{Z - 1} \right) - F,$$

где Z - коэффициент общей смертности.

Этими же авторами были предложены математические методы определения мгновенной естественной смертности, основанные на сопоставлении интенсивности вылова и общей ($F + M$) убыли стада за два промысловых периода. В соответствии с конкретной ситуацией (отсутствие данных по уловам на рыболовное усилие, необходимость учета характера пространственного распределения промысла и особенностей возрастного состава данной популяции и т.д.) эти методы могут быть модифицированы. Так, Ю.А.Колесник [11] для определения естественной смертности минтая из зал.Петра Великого использует сведения о возрастном составе, общем вылове и средней длине промысловых рыб. Эту же задачу применительно к черноморской скумбрии Л.Ст.Иванов [8] решает сравнением двух периодов, одинаковых по интенсивности промысла, но разных по воздействию хищников. Последнее скорее является модификацией метода Р.Силлимана [25], который, сопоставляя коэффициенты общей смертности за два периода, характеризующихся стабильной интенсивностью промысла, но разными уловами на усилие, определил среднюю величину естественной смертности калифорнийской сардины. Используя этот же принцип, Л.Ст.Иванов сделал дифференцированные расчеты, позволяющие видеть увеличение смертности скумбрии с возрастом и при усилении пресса хищников.

Р.Бевертон и С.Холтом [2] описан также графический способ определения естественной смертности в необлавливаемых или слабо облавливаемых популяциях по данным возрастного состава. Точки на графике, соответствующие логарифмам численности каждой возрастной группы, начиная с наиболее многочисленных, соединяются прямыми, угол наклона которых показывает темп убыли за рассматриваемый период.

Такой прием недавно использован Э.А.Оявеером [21] при установлении убыли салаки Северо-Восточной Балтики в 1963-1968 гг., когда ее практически не промыслили. На наш взгляд, информация об изменении темпов смертности салаки была бы полнее, если бы наряду со средней численностью возрастных групп за несколько лет были приведены данные по отдельным поколениям.

Для определения коэффициента естественной смертности методом фактических (виртуальных) популяций Ф.Фрай [18] оценивает выживаемость виртуальной популяции при переходе ее в следующую возрастную группу отношением числа особей рассматриваемого поколения в данном году к числу особей в предыдущем году. При этом сведения об уловах на рыболовное усилие позволяют подойти к раздельному определению коэффициентов естественной и промысловой смертности.

Метод, предложенный Д.Палохеймо [22] также подразумевает наблюдения за убылью отдельного поколения, но с учетом той его части, которая вылавливается одной действующей единицей усилия (математическое обоснование и техника применения методов Ф.Фрая и Д.Палохеймо достаточно подробно описаны А.В.Засосовым [6]). Однако получаемые этими методами результаты не отражают изменения коэффициента естественной смертности с возрастом, предполагая его постоянным, а это далеко не всегда может удовлетворять исследователя.

В некоторых случаях величина общей смертности определяется на экспериментально созданной популяции меченых рыб. При этом допускается, что уменьшение числа помеченных рыб в уловах пропорционально общей убыли всего промыслового стада. Помимо общей смертности, эти эксперименты дают возможность оценить промысловую, а значит и естественную (путем вычитания из общей) смертность. Трехлетние наблюдения за изменением в уловах доли меченых *Lepomis macrochirus* позволили У.Риккеру [24] установить, что естественная смертность этих окуней колеблется в пределах 47-56% при общей смертности 60-77%.

Преимущества экспериментов мечения перед другими способами очевидны: известная начальная численность меченых особей, точное знание времени с момента выпуска до поимки

без трудоемкого определения возраста по чешуе или отолитам, возможность выяснения изменений величин F и M с возрастом рыб или при разной интенсивности промысла и др. Однако Р.Бевертон и С.Холт [2] считают, что по результатам мечения трудно получить более или менее надежную оценку коэффициента естественной смертности. Они объясняют это всевозможными неучтенными потерями, величина которых может превышать гибель рыб от естественных причин.

Одной из таких потерь является, как известно, повышенная смертность меченых рыб. Результаты некоторых экспериментов говорят о том, что ее величина нередко оказывается намного выше предполагаемой. Так, наблюдения за меченой пикшей, выполненные с помощью водолазов, показали, что на пятый день выживает лишь 19% меченых рыб. Установлено, правда [19], что непосредственной причиной высокого отхода является не столько само мечение, сколько связанный с ним подъем рыб на поверхность; при мечении их на дне за тот же срок, т.е. за пять дней, выживало 90% рыб.

Определение поправочных коэффициентов, учитывающих величину отхода или промежутки времени, после которого мечение перестает сказываться, требует специальных дополнительных исследований. Обычное представление о кратковременности действия мечения для некоторых видов оказывается несостоятельным. Примером тому могут служить опыты на угольной рыбе [20], которая стала гибнуть лишь через три месяца после мечения, а к восьмому месяцу смертность ее достигла максимума.

Учитывая неизбежность многих ошибок, могущих серьезно повлиять на конечные результаты вычислений (повышенный отход, изменение поведения меченых особей, потери меток и др.), современная ихтиология весьма осторожно относится к использованию мечения для оценки величины убыли промысловых стад, допуская его лишь как дополнительный прием, контролируемый другими методами.

По-видимому, более перспективно использование некоторых физиологических показателей, которые в комплексе с другими методами могут служить не только для оценки естественной

смертности, но и для заблаговременного ее прогнозирования. Такие показатели, как содержание кортизола в крови, количество золь в мышцах, качество половых продуктов, жирность и влажность тканей, помогают выяснить процент функционально ослабленных экземпляров в изучаемой популяции. Эти рыбы окажутся и менее жизнестойкими, т.е. в первую очередь будут заболеть и истребляться хищниками. Выявление вероятных "кандидатов" на элиминацию в каждой возрастной группе позволяет дифференцировать величину естественной смертности по возрастам, что, безусловно, важно для рыбохозяйственной науки.

Л и т е р а т у р а

1. Баранов Ф.И. Рыболовство и предельный возраст рыб. - Бюлл.рыбн.хоз-ва, 1925, № 9.
2. Бевerton P., Холт С. Динамика численности промысловых рыб, - М., "Пищевая пром-сть", 1969.
3. Бойко Е.Г. К оценке естественной смертности азовского судака. - Тр.ВНИРО, т.50, 1964.
4. Гулин В.В. К вопросу о методах оценки величины промысловой и естественной смертности рыб на внутренних водоемах. - "Рыбн.хоз-во", 1968, № 3.
5. Дементьева Т.Ф. Закономерности формирования промысловых стад и изменения биологических свойств популяций рыб как обоснование для промысловых прогнозов. - Тр.ВНИРО, т.62, 1967.
6. Засосов А.В. Теоретические основы рыболовства.- М., "Пищевая пром-сть", 1970.
7. Зинкевич В.Н., Носков А.С. Численность и смертность сельди (*Clupea harengus* L.) банки Джорджес по результатам учета икры на нерестилищах в 1964-1966 гг. - Тр.АтлантНИРО, вып.28, 1970.
8. Иванов Л.Ст. Опыт за разделно определяне смъртноста на черноморската скумрия (*Seomber scomber*) от риболова и естествените причини. - "Изв.ин-та океаногр. и рибно стоп." Варна.Бълг.АН, т.10, 1970.
9. Ижевский Г.К. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей. - М., "Пищепромиздат", 1961.

10. Качина Т.Ф. Методика расчета численности рыб в промышленном запасе корфокарагинского стада сельди. - Тр.ВНИРО, т.62, 1967.
11. Колесник Ю.А. Метод определения коэффициента мгновенной естественной смертности минтая залива Петра Великого. - "Вопр.ихтиол.", т.10, вып.6, 1970.
12. Крогиус Ф.В. Продукция молоди красной в озере Дальнем. - "Вопр.ихтиол.", т.9, вып.6(59), 1969.
13. Макаров Э.В. Оценка динамики и структуры стада азовских осетровых. - Тр.ВНИРО, т.71, 1970.
14. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. - М., 1965.
15. Пономаренко И.Я. Питание, биологические показатели и выживаемость "донной" молоди трески Баренцева моря. - Тр.ПИНРО, вып.23, 1968.
16. Танасийчук В.С. Объемный метод количественного учета молоди. "Зоолог.журн.", т.31, вып.4, 1952.
17. Тюрин П.В. Фактор естественной смертности у рыб при регулировании рыболовства. "Вопр.ихтиол.", т.2, вып.3(24), 1962.
18. Fry, F. Assessment of mortalities by use of the virtual populations. 1957.
19. Hislop, J.R.G. Investigation by divers on the survival of tagged haddock. Underwater Ass.Rept. v.4, 1969.
20. Kennedy, W.A. Mortality of dart-tagged captive sablefish (*Anoploma fimbria*). J.Fish.Res.Bd.Can.27, No.5, 1970.
21. Ojaveer, E. On mortality rates of the autumn herring in the North-Eastern Baltic. Estonian Contr.Inter.Bio. Programme. 1970.
22. Paloheimo, W. A method of estimating natural and fishing mortalities. Fish.Res.Bd.Can. 15,4, 1958.
23. Ricker, W.E. Natural mortality among Indiana bluegill sunfish. Ecology, v.26, 2, 1945.
24. Ricker, W.E. Mortality rates in some little-exploited populations of fresh-water fishes. Trans.Amer.Fish.Soc. 77, 1949.
25. Silliman, R. Determination of mortality rates from length frequencies of pilchard or sardine. Copeia, No.4, 1945.

TO THE METHODS OF ASSESSMENT OF NATURAL MORTALITY OF FISH

V.M.Borisov

S u m m a r y

The natural mortality is a component of the total mortality of fish, which is most difficult to assess. Information on the mortality rate at various stages of the life span of fish contributes not only to advancing more precise forecasts of catches, but it also may be used as a criterium at fixing quota and optimum catches.

The natural mortality of pre-recruits is usually estimated as a difference between the standard catches at the beginning and end of the period under investigation whereas that of the fishing stock is evaluated by subtracting the fishing mortality from the total mortality.

Besides, some physiologic characteristics indicating a share of enfeebled specimens which are eliminated from the population in the first turn, may be referred to in the estimation of the natural mortality rate.