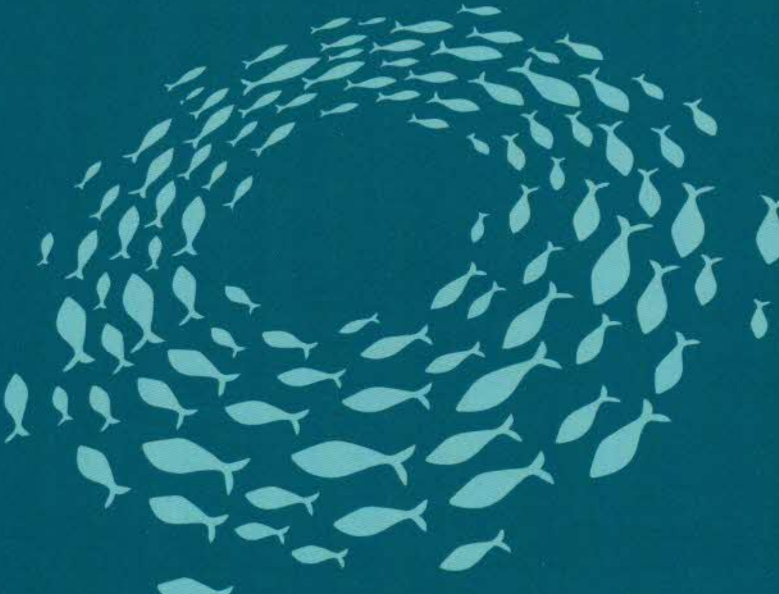
Е. А. Криксунов

АНАЛИЗ И ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПРОЦЕССОВ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ РЫБ



Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Биологический факультет

Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Биологический факультет

Е. А. Криксунов

АНАЛИЗ И ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПРОЦЕССОВ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ РЫБ

Учебное пособие для студентов кафедры ихтиология и отделения общей экологии и рационального природопользования

Издательство Московского университета
2025

УДК 597(075.8)
ББК 28.693.32я73
К82

Печатается по решению Ученого совета биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова (Протокол № 4 от 25 апреля 2024 г.)

Рецензенты:

Касумян А. О. — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ихтиологии биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова

Бобырев А. Е. — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова (ИПЭЭ) РАН

Криксунов, Е. А.

К82 Анализ и интерпретация процессов популяционной динамики рыб : учебное пособие для студентов кафедры ихтиология и отделения общей экологии и рационального природопользования / Е. А. Криксунов. — Москва : Издательство Московского университета, 2025. — 126, [2] с. : ил.

ISBN 978-5-19-012206-0

В пособии рассмотрены подходы к анализу роста, смертности и воспроизводства популяций рыб, которые, помимо общих представлений, включают описание теоретических моделей этих процессов, способы оценивания их количественных характеристик. Значительное место уделено внутрипопуляционным механизмам регуляции, их роли в формировании эндогенной ритмики в динамике численности и биомассы рыб. Приведены описания классических моделей, описывающих взаимодействие в системе запас-промысел.

Учебное пособие предназначено для студентов и аспирантов, обучающихся по специальностям «Ихтиологи», «Общая экология», специалистов в области управления биологическими ресурсами водоемов.

УДК 597(075.8)
ББК 28.693.32я73

ISBN 978-5-19-012206-0

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

В биологии вообще и ихтиологии в частности изучение популяционных форм жизни — необходимое условие для формирования фундаментальных знаний о законах поддержания жизни видов, об изменчивости организмов, их эволюции, о свойствах и особенностях функционирования биотических сообществ. Основной формой поведения популяционных систем являются их непрерывные изменения (динамика), а главной задачей изучения — познание природы этих изменений. Популяции рыб — это сложноорганизованные объекты, свойства которых неявным образом связаны с биологическими свойствами отдельных организмов (их поведением, способностью к росту и размножению, жизнестойкостью и др.). В силу этого динамика популяций не поддается умозрительной интерпретации, объяснение этого процесса нуждается в использовании математических методов, логически выверенных, способных связывать в единое целое элементы изучаемой системы и ее окружения.

Неослабевающий интерес к исследованиям природы и механизмов динамики популяций рыб поддерживается также хозяйственной деятельностью человека. Ведь рыбы — важнейший вид биологических ресурсов. Ведение рыболовства требует научно обоснованного прогноза популяционных изменений под действием природных факторов и различных видов хозяйственного использования.

История промыслово-биологических исследований, берущая начало (середина XIX в.) от работ европейских (Т. Гексли — Британия, Ф. Гейнке — Германия, К. Петерсен — Дания и др.) и российских (К. Бэр и Н. Я. Данилевский) биологов, прошла путь от общих умозрительных гипотез до законченных теорий, представленных в форме математических моделей, ориентированных на решение исследовательских и прикладных задач.

Наряду с изучением собственно динамики популяций рыб, важнейшей задачей ихтиологических исследований является измерение популяционных систем, то есть получение количественных характеристик их обилия и параметров основных демографических процессов. В силу невозможности прямых, непосредственных измерений популяций рыб на первое место в решении этой задачи выдвигаются косвенные методы, которые всегда отталкиваются от абстрактного, идеализированного образа популяционной системы, отражающего ее состав, внутренние связи, реакции на воздействия извне. Очевидно, что задачам количественного измерения в наибольшей степени отвечает образ, сформулированный в форме математической модели, которая позволяет связать измеряемые статистики (например, величину улова, его возрастной или размерный состав) с теми биологическими переменными, которые недоступны для измерения, но необходимы для хозяйственного планирования или научных оценок (например, с общей численностью или биомассой популяции).

Данное пособие знакомит учащихся, прослушивающих курсы по экологии рыб и основам популяционного анализа, с базовыми процессами, лежащими в основе популяционных изменений, сложившимися формами их математического отображения, методами получения оценок параметров демографических процессов. В разделах пособия рассматриваются способы описания роста рыб, их смертности, пополнения (размножения). Рассматриваются методы получения количественных оценок популяционных параметров. Заключительные разделы посвящены моделям, анализирующим взаимодействия между популяциями рыб и промыслом, расчетам оптимальных норм хозяйственного использования биоресурсов водоемов.

1
ПОПУЛЯЦИИ

Популяция — это группировка организмов одного вида, поддерживающая устойчивое существование в границах локальной области обитания и выполняющая определенную роль в экологической интеграции.

Популяции представляют собой одну из основных форм существования биологических видов. Формой существования самих популяций являются их непрерывные изменения во времени, или динамика, затрагивающая состав, обилие, ареал и все иные популяционные показатели.

Популяционный анализ включает в себя представления и приемы, используемые по отношению к определенному типу макробиологических объектов — популяциям, сообществам, биоценозам.

Жизненный цикл рыб — это последовательность периодов индивидуального развития, различающихся состоянием организма и его положением в среде обитания.

Жизненный цикл берет начало от стадии свободного эмбриона и делится на ювенильный период (стадия икры, стадия личиночного развития), за которой следует мальковый период, сменяющийся периодом полового созревания, затем периодом половозрелости и, наконец, периодом старости, заканчивающимся смертью организма.

Места, где проходят эти периоды жизни рыб, как правило, разграничены. У морских и проходных рыб их разделяют сотни, иногда тысячи километров. Эти места соединены миграциями (пассивными или активными), которые подразделяются на нерестовые, кормовые, зимовальные и пр.

Икра и ранние личинки рыб обычно концентрируются в районах нереста. Их развитие обеспечивается запасом питательных веществ, содержащихся в желточном мешке. По мере их истощения личинки рыб переходят на питание внешним кормом — поначалу самыми мелкими и малоподвижными планктонными формами. В дальнейшем, в ходе морфологического становления и окончательного формирования органов движения и захвата пищи, молодь осваивает более крупные, подвижные виды корма, постепенно расширяя зоны своего обитания.

Нередко развитие молоди морских рыб происходит одновременно с пассивными миграциями в струях течений, способных переносить молодь на значительные расстояния. Примером пассивных миграций может служить снос молоди атлантической трески струями Нордкапского течения Гольфстрима от мест нереста у северо-западного побережья Норвегии в Баренцево море.

Переход к образу жизни взрослых особей связан, прежде всего, с ростом, формированием органов размножения и присущих взрослым рыбам особенностей поведения, проявляющихся в образе жизни, характере питания, миграционной активности и т. д. Молодь трески, например, по мере роста переходит к донному образу жизни, а с возраста 3 лет становится хищником и начинает совершать заметные активные миграции, питаясь молодью сельди, мойвой и даже собственной молодью. В возрасте 6–8 лет треска в составе больших скоплений возвращается в район Лофотенских островов, где происходит ее нерест. Отнерестившиеся особи возвращаются к местам нагула. Продолжительность жизни трески этой популяции достигает 20–25 лет.

Основные отличия популяций рыб от популяций большинства позвоночных животных обусловливаются их чрезвычайно высокой плодовитостью и наружным оплодотворением. Адаптация рыб к условиям размножения проявляется в эволюционно закрепленных формах поведения, которые обеспечивают согласование по времени с сезонной динамикой продукционного цикла: процессов формирования нерестовых скоплений, миграций рыб к местам нереста, собственно нереста, процессов развития икры, личинок и ранней молоди рыб.

1.1. Состав популяций рыб

Популяции рыб, как правило, подразделяются на группы, однородные по степени физиологической или экологической общности.

У рыб более или менее однородными совокупностями особей, обладающими сходством физиологического состояния, размеров и экологической общностью, являются годовые (возрастные) классы, или генерации особей-ровесников, появившихся на свет в одном и том же календарном году. Их также называют возрастными группами, когортами и рассматривают в качестве основных элементов популяции. Непрерывные изменения численности каждого возрастного класса определяют общий ход изменений популяции как целого, ее состав, характер и реакции популяционной системы на те или иные внешние воздействия.

Популяции различных видов рыб могут значительно различаться по возрастному составу. К видам, популяции которых содержат много (20 и более) возрастных групп (они же — длинноцикловые виды), относятся белуга и другие осетры, сом, таймень, щука, нельма, угорь, сазан и др., к видам со средним жизненным циклом, популяции которых насчитывают 10–15 возрастных классов, — окунь, плотва, язь, лещ, голец и др., к короткоцикловым рыбам, особи которых доживают до 5–6 лет, а часто меньше, — горбуша, снеток, мойва, пескарь, верховка, тугун и др.

Изменение численности возрастных классов в течение жизни является однонаправленным процессом: численность каждого из них постоянно снижается и в конце концов сходит на нет. Далее будет показано, что чем выше смертность, тем короче жизненный путь (цикл) генерации, тем меньше возрастных групп будет находиться в составе популяции, тем быстрее будет совершаться «оборот жизни», тем выше будет скорость воспроизводства популяции.

В составе популяции рыб можно выделить и другие группы, например совокупность особей, участвующих в нересте данного года, или группу рыб, относящихся к потомству данного родительского стада. В теории популяционной динамики для обозначения совокупности рыб, одновременно участвующих в нересте, часто используют термин «запас», а для совокупности производимого этим запасом потомства — термин «пополнение». Рано или поздно продуцируемая родителями молодь превратится во взрослых рыб, которые будут пополнять последующие родительские запасы. Связи между отдельными элементами популяции (возрастными группами, родительским запасом и продуцируемым им потомством и др.) характеризуют структуру популяций, от которой зависят динамические свойства популяционных систем и их поведение во времени.

Как правило, у рыб с высокой продолжительностью жизни основу популяции составляет родительский запас, темп его обновления новыми генерациями невелик, зато неудачи в размножении отдельных лет легко компенсируются впоследствии за счет длительности пребывания в составе нерестового стада половозрелых особей, их многократного участия в размножении.

Другой крайний случай — короткоцикловые рыбы. Основу их популяций составляют молодые особи, впервые участвующие в размножении. Для популяций таких рыб характерен широкий размах межгодовых колебаний численности. В силу большой скорости воспроизводства эти популяции способны быстро наращивать свою численность, но для их устойчивого выживания необходимо сохранение более или менее постоянных условий размножения. Часто это обеспечивается выбором мест нереста с устойчивыми гидрологическим и экологическим режимами, что иногда связано с необходимостью совершения протяженных миграций, даже за счет полной гибели родителей.

1.2. Свойства популяций

Популяции как биологические системы объединены общими свойствами, которые проявляются в их функционировании. К наиболее важным из них относятся: сложность организации, способность к авторепродукции, открытость, наличие внутренних систем регуляции.

Как все биологические системы, популяции являются *сложными многокомпонентными, пространственно структурированными объектами*, элементы которых обладают индивидуальностью. В популяциях рыб, например, почти всегда можно выделить подгруппы особей, сходных по биологическим показателям: размерам, возрасту, полу, положению в биологической иерархии. Популяционные системы могут быть сложным образом распределены в пространстве. Особенности такого распределения могут определяться адаптивными поведенческими реакциями на неоднородность внешней среды или эволюционными причинами (например, закрепленными рефлексами, циклически проявляющимися в миграционном поведении животных).

Воспроизводство (самовоспроизводство), или *авторепродукция*, — важнейшее свойство популяции, обеспечивающее поддержание ее целостности как биологической системы. С воспроизводством тесно связана динамика популяционной системы. Особенностями воспроизводства определяется способность популяции к тем или иным формам поведения, от неограниченного роста (в нелимитируемых условиях) до равновесия и колебательных или квазистохастических режимов. Самовоспроизводство —

процесс, поддерживающий непрерывно идущие эволюционно-генетические преобразования популяции, лежащие в основе механизмов адаптации и микроэволюции.

Популяции являются *открытыми* системами, то есть своеобразными преобразователями энергии и вещества, поступающих из внешней среды. В силу открытости популяции далеки от термодинамического равновесия, поэтому их поведение, как и само взаимодействие с внешней средой, характеризуется высокой неопределенностью. При некоторых условиях, однако, популяция может достигать стационарного состояния, в том числе состояния равновесия, когда ее структура и иные характеристики остаются постоянными. Процессы, приводящие к стационарному состоянию биологическую систему, осуществляющую со средой обмен веществом, информацией или энергией, называются гомеостазом.

Биологические популяции имеют сложную многоуровневую систему *регуляции*. Это выражается в наличии в ее внутренней структуре знакопеременных обратных связей, управляющих механизмами воспроизводства на основе информации о состоянии самой популяции. Несмотря на то, что популяции остаются открытыми системами, они способны сохранять высокий уровень организованности и развиваться в сторону увеличения порядка и сложности, что является одной из наиболее важных особенностей процессов самоорганизации.

1.3. Методология популяционного анализа. Математическое моделирование

В общем случае популяционный анализ включает в себя различные методы и приемы (наблюдение, эксперимент, сравнение, описание, измерение и пр.), включая теоретические, а именно: абстрагирование, формализация, анализ, обобщение, аналогия, индукция, моделирование и т. д.

Математическое моделирование занимает одно из центральных мест в методологии популяционного анализа. Более того, оно представляет собой один из немногих способов систематизированного обобщения данных, относящихся к результатам полевых наблюдений или экспериментов.

Как таковое, моделирование представляет собой способ опосредованного оперирования объектом с использованием вспомогательной системы (модели), обладающей существенными свойствами оригинала. Термин «модель» широко используется в различных сферах человеческой деятельности и имеет множество смысловых значений. Под моделью мы будем понимать такой материальный или мысленно представляемый объект, который в процессе исследования замещает объект-оригинал так, что его непосредственное изучение дает новые знания об объекте-оригинале.

Математическая модель позволяет облечь накопленную информацию об объекте в конкретное, например компьютерное, представление, а моделирование — метод, который позволяет осуществлять перенос информации от реальной системы к модели и наоборот. Моделирование — это универсальный метод получения, описания и использования знаний, который применяется в любой профессиональной деятельности.

Роль математического инструментария при моделировании крайне важна, так как его использование позволяет избегать противоречий, часто возникающих при умозрительной трактовке поведения сложных систем, состояние которых описывается множеством переменных, связанных нелинейно. Динамика таких систем не всегда очевидна (иногда контринтуитивна), так как зависит от большого числа факторов, оказывающих как прямое, так и опосредованное воздействие на процессы, определяющие поведение системы. В биологических исследованиях, особенно тех, которые имеют дело с макробиологическими объектами, подмена моделью самого объекта полезна тем, что избавляет от риска необратимых нарушений или потери объекта, особенно в случаях, когда речь идет о принятии управленческих решений (например, о выборе режимов эксплуатации популяций промысловых животных).

Математические модели могут принимать различную форму и записываться с разной степенью математической детализации. Сам по себе язык математики позволяет отображать любые связи между элементами биологической системы, и это не налагает никаких дополнительных ограничений, которые бы не содержались в высказываниях, относящихся к результатам экспериментов. Выбор же уровня сложности модели, который делает ее полезной, определяется конкретными задачами исследования.

В общем случае математические модели представляют собой формализованные математические описания, отражающие с требуемой точностью процессы, происходящие в исследуемом объекте.

В ряде случаев описание связей между переменными модели в виде уравнений позволяет получить общее решение поставленной задачи, применимое к широкому классу объектов. Это характерно для так называемых простых, или малоразмерных моделей, которые поддаются аналитическому исследованию и обладают свойствами, позволяющими описывать целый спектр природных явлений. Такие модели называют **аналитическими**.

Когда аналитическое решение задачи невозможно, прибегают к численным экспериментам, в ходе которых воспроизводится динамика системы в задаваемых условиях. В этом случае математическая модель формализуется в виде компьютерной вычислительной программы. Компьютеризованные представления называют машинными (имитационными) моделями. Способность имитационных моделей воспроизводить поведение очень сложных систем часто создает трудности в интерпретации их поведения.

Модельные величины, описывающие процесс функционирования реального объекта, подразделяются на три основные категории. Это (1) переменные, отображающие совокупность входных воздействий (управляемых и неуправляемых), (2) совокупность внутренних (собственных) параметров объекта и (3) совокупность выходных характеристик объекта (переменных состояния).

Входные переменные (X_1, X_2, X_3) являются независимыми (экзогенными), а выходные (Y_1, Y_2) — зависимыми (эндогенными) переменными.

Наиболее существенными внутренними свойствами моделируемых объектов являются их структура и параметры.

Под структурой понимается совокупность учитываемых в модели компонентов и связей, содержащихся внутри объекта, а после формализации описания объекта — вид математического выражения, которое связывает его входные (X) и выходные (Y) переменные, например $Y = aX + bX^d + C$.

Параметры — это количественные характеристики внутренних свойств объекта. В формализованной математической модели они суть коэффициенты (постоянные переменные), входящие в выражения, которыми описывается структура, в данном случае (a, b, C).

Непрерывность и дискретность. Математические модели можно классифицировать различными способами, хотя ни один из них не является полностью удовлетворительным. Можно указать некоторые типовые альтернативные группы моделей: статические и динамические, детерминированные и стохастические, дискретные и непрерывные, точечные и распределенные, стационарные и нестационарные.

Применительно к моделированию популяционных систем наиболее общими типами являются **непрерывные** и **дискретные** модели. К *непрерывным* относятся модели, переменные которых (включая время) могут принимать бесконечное количество сколь угодно близких друг к другу значений. При модельном описании таких объектов используется главным образом аппарат дифференциальных и интегро-дифференциальных уравнений.

Модели, переменные которых могут принимать некоторое, практически всегда конечное число известных значений, называются *дискретными*. Основой формализованного описания дискретных объектов являются конечно-разностные уравнения, аппарат математической логики, алгоритмические языки. В связи с развитием ЭВМ дискретные методы анализа получили широкое распространение также для описания и исследования непрерывных объектов.

1.4. Задачи популяционного анализа

В связи с недоступностью популяций рыб для прямого непосредственного измерения в их исследованиях широко используются косвенные методы, информационной базой которых являются результаты наблюдений, экспериментов и данные рыболовства, содержащиеся в промыслово-биологической статистике (статистике промысла, дополненной данными биологических наблюдений). В этой статистике, включающей сведения о многолетней динамике вылова рыб, о его видовом, размерном, возрастном составе, о величине и структуре промыслового усилия и т. д., находят отражение многие свойства популяций рыб, которые проявляются в измеримых реакциях на воздействия промысла и, таким образом, подаются осмыслению.

Наблюдения популяций, данные экспериментов, материалы промысловой статистики в совокупности представляют собой явления, на которых строится научное изучение популяций рыб. Популяции изменяются во времени, и процесс этих изменений, как правило, не поддается простому наблюдению; процессы познаются путем анализа явлений. Необходимо знать закономерности, которым подчиняются популяционные изменения, законы, управляющие этими явлениями. Для этого строятся предположения, гипотезы и теории. Всякое такое построение должно удовлетворять первому и основному требованию: оно не должно заключать логического противоречия в самом себе.

Следует подчеркнуть, что развитие любой теории всегда идет по пути выделения того *общего и основного*, что объединяет наблюдения, отличающиеся друг от друга второстепенными подробностями. Теория — это логически выверенное, непротиворечивое объяснение процесса. Логическая выверенность достигается использованием математического метода, который «придает всякому исследованию безошибочность направления, которое свойственно анализу вообще» (Баранов, 1971).

Любая теория опирается на существенные свойства объекта изучения и, отбрасывая все втостепенное, оперирует конечным (по возможности малым) числом его параметров и внутренних связей. Это особенно важно с точки зрения создания теории, объясняющей поведение биологических популяций — явление крайне сложное, характеризующееся множеством связей и разнообразием проявлений.

Сказанное означает, что наиболее предпочтительной является теория, представленная в форме математической модели, которая, связывая в единое целое элементы популяционной системы и ее окружения, служит инструментом познания природы динамики популяций, ее факторов и механизмов. Она отвечает на вопросы о том, в чем состоят причины непрерывных изменений популяционного обилия, как популяция реагирует на воздействия промысла и изменения условий жизни, где предел, разграничивающий рациональный и хищнический промысел.

Теория, представленная в форме математической модели, также служит целям измерения популяций и их внутренних процессов. Она выступает в роли абстрактного образа объекта, необходимого для реализации любого косвенного метода его измерения. Модель позволяет определять соотношения между измеряемыми статистиками (например, величиной улова, его составом и др.) и теми биологическими переменными, которые недоступны для измерения, но необходимы для прогнозирования хода популяционных изменений, хозяйственного планирования, для получения научных оценок тех или иных популяционных показателей.

Таким образом, первой и основной задачей популяционного анализа является *разработка теории, то есть цельного и непротиворечивого объяснения процессов изменения популяций во времени*. По сути, это основная задача более широкой области исследований, которой занимается популяционная экология.

Второй важнейшей задачей является *разработка эффективных методов измерения популяционных систем*. Решение этой задачи проводится с использованием разнообразных методов: инструментальных, картографических, теоретических, экспериментальных и многих других.

Задачи объяснения и измерения не разграничены, у них общая информационная база. Каждый шаг в развитии теории анализируемых систем предоставляет возможность разработки новых способов их измерения. И наоборот, результаты измерений либо подтверждают существующую теорию, либо требуют нового объяснения процессов, определяющих динамику исследуемых объектов.

1.5. Концептуальные представления о свойствах популяций рыб

Господствующие в теоретической экологии идеи о свойствах популяционных систем часто базируются на генерализованном представлении о популяциях как однородных группах, обладающих способностью к росту в силу определенных соотношений смертности и рождаемости — базовых демографических процессов, определяющих изменения популяционного обилия[1].

Рассмотрим две простые модели, отвечающие таким представлениям. Пусть удельная, то есть в пересчете на одну особь, мгновенная скорость размножения популяции постоянна и равна b, а мгновенная скорость смертности — d. Удельные показатели смертности и рождаемости по своей сути характеризуют вероятность каждой особи погибнуть или дать потомство в течение элементарно малого промежутка времени.

Дадим описание процессов отмирания и размножения организмов на элементарно малых промежутках времени.

Пусть

$$\frac{dN}{Ndt} = -d.$$

Данная запись означает, что вероятность гибели отдельной особи за элементарно малый промежуток времени является величиной постоянной, равной d. В этом случае величина гибели за элементарно малый промежуток времени будет определяться лишь численностью группы. Легко убедиться, что изменение

---

[1] Характеристики этих процессов (демографические показатели) обычно отображаются удельными величинами, имеющими размерность скорости. В широком смысле демографические показатели — это процессы и явления, приводящие к изменениям популяционного обилия.

численности популяции под действием смертности выразится уравнением

$$N_t = N_0 \cdot e^{-d \cdot t}.$$

Процесс размножения можно описать аналогичным уравнением с положительной правой частью, а именно

$$\frac{dN}{Ndt} = b.$$

и

$$N_t = N_0 \cdot e^{b \cdot t}.$$

При совместном действии размножения и смертности изменения общей численности популяции будут определяться разницей между коэффициентами b и d, то есть

$$N_t = N_0 \cdot e^{(b-d)t} = N_0 \cdot e^{rt}.$$

Рост популяции в этом случае будет происходить по экспоненциальному закону (в нелимитированной среде или до того, как возникнут ограничения из-за исчерпания жизненного ресурса) с той или иной скоростью, определяемой разницей между коэффициентами b и d (рис. 1.1).

При равенстве этих величин численность популяции будет оставаться неизменной.

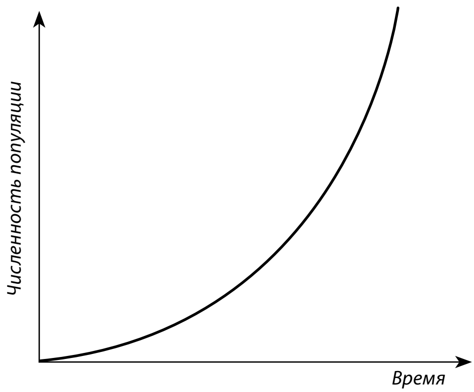


Рис. 1.1. Экспоненциальная кривая роста популяции

Другая модель исходит из предположения, что рост популяции обладает свойством самоограничения, то есть определяется разницей между достигнутой численностью (N) и максимально возможной для данных экологических условий (K). Такой закон роста называется логистическим и описывается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Максимально возможная численность часто отождествляется с так называемой емкостью среды — интегральным и не очень определенным понятием, которое может включать пространство, пищевые ресурсы, хищничество и другие ограничивающие факторы.

Решение данного уравнения приводит к следующему уравнению роста популяции:

$$N_t = \frac{K \cdot N_0 \cdot e^{rt}}{K + N_0(e^{rt} - 1)},$$

графиком которого является симметричная S-образная кривая, стремящаяся к горизонтальной асимптоте, значение которой определяется величиной *K* (рис. 1.2).

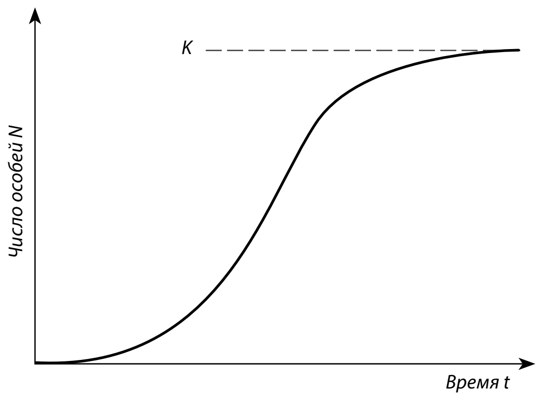


Рис. 1.2. Логистическая кривая роста популяции

Считается, что различия между рассмотренными моделями популяционного роста отражают типологические особенности популяций, многообразие которых сводится к двум основным категориям.

Первая категория описывает рост популяций, называемых *r*-стратегами. Полагают, что характерными признаками *r*-стратегов являются короткий жизненный цикл и высокая плодовитость, обеспечивающие в целом большую скорость воспроизводства и способность к быстрому (экспоненциальному) наращиванию численности при благоприятных условиях существования.

Вторая модель дает описание популяций, называемых *K*-стратегами. Последние, как правило, имеют сложный состав, их особи медленнее созревают, доступность ресурсов для таких популяций ограничивается конкуренцией или сложными формами поведения, которые в итоге способны поддерживать их численность на определенном уровне.

Рассмотренное подразделение, хотя и опирается на некоторые факты, в целом носит умозрительный характер, поскольку отсутствуют строгие, основанные на измерениях методы разграничения популяций первого и второго типов. Сами по себе эти популяции являются скорее абстрактными образами, полезными с точки зрения общего понимания процессов популяционного роста как результата рождаемости и смертности, но малоприменимыми в исследованиях набора важнейших механизмов и факторов популяционных изменений.

Трактовку общих свойств популяций рыб отличает известный разброс суждений, отражающий неопределенность, связанную с их сложной организацией, неоднозначностью реакций на воздействия извне, отсутствием методов прямых и несовершенством методов косвенных измерений. Не существует способов априорного решения вопросов о том, какая из выдвинутых гипотез является справедливой. «Современный научный метод, — писал Ф. И. Баранов (1971), — дает полную свободу в выборе исходной точки зрения, но *требует*, чтобы теория была развита до своих последних выводов, могущих быть непосредственно сопоставленными с наблюдаемыми фактами. Результат такого сопоставления и является проверкой теории и тех допущений, которые были положены в ее основание…»

В рассуждениях о свойствах популяций рыб и формах их рационального использования длительное время господствовала так называемая теория размножения, согласно которой естественный (то есть девственный, сформированный без участия человека) запас рыб уподоблялся банковскому капиталу, «лишь процентами с которого, отнюдь не затрагивая самого капитала», должен пользоваться рыбный промысел[2]. Подобные аналогии, хоть и нашли немало сторонников, оказались бесперспективными с точки зрения практического применения, поскольку любой промысел приводит к нарушению естественного запаса. Доказательства этого были представлены Ф. И. Барановым в его дискуссии с академиком Н. М. Книповичем (Баранов, 1971), а в более строгом виде — в теоретическом исследовании «К вопросу о ди-

[2] Более подробную информацию можно найти в книге Г.Н. Никольского «Теория динамики стада рыб» (1974).

намике рыбного промысла» (1925), показавшем, что промысел и естественный запас несовместимы.

Согласно другой гипотезе (так называемая теория разрежения), промысел, разрежая популяцию, создает условия для быстрого наращивания продукции, происходящего вследствие высвобождения кормовых ресурсов и интенсификации роста и размножения рыб. В конечном итоге это благоприятно сказывается и на состоянии запасов, и на результатах промысла. Развитие этой идеи было впоследствии осуществлено на основе использования простых логистических моделей популяционного роста, оказавшихся подходящим, хоть и весьма генерализованным средством анализа промысла рыб.

Известный советский ученый Федор Ильич Баранов, заложивший основы теории промыслового рыболовства, полагал, что при построении теории можно принять, что характерным свойством популяционных систем является стремление к состоянию равновесия, которое достигается при постоянстве условий жизни независимо от интенсивности промысла. Развитие этих представлений позволило получить целостную и непротиворечивую картину взаимодействий между популяцией рыб и промыслом. Предложенная Ф. И. Барановым формальная теория жизни рыб, кроме всего прочего, дала начало комплексу методов, ориентированных на измерение популяций, хотя и оставила за рамками вопрос о природе колебаний численности рыб.

По мнению Г. В. Никольского (1974), выступавшего оппонентом Ф. И. Баранова, характерным свойством популяций рыб является не стремление к состоянию равновесия, а способность к саморегуляции. Это свойство проявляется во всех биологических процессах, управляющих популяционной динамикой. Любое изменение состояния популяции имеет следствием адаптивное изменение скорости основных демографических процессов. При увеличении численности возрастает смертность рыб, замедляются их темпы роста и созревания, падает плодовитость, и наоборот, все показатели, определяющие темп воспроизводства популяции, возрастают в годы снижения численности. Таким образом, популяция в известных пределах регулирует саму себя. Теоретическое развитие этой идеи оказалось плодотворным, вызвав рождение теории, интерпретирующей формирование связи в системе родители — потомки. Однако результаты этого развития оказались неожиданными для самого автора концепции и были отвергнуты как несоответствующие его взглядам биолога.

В этом же ряду можно упомянуть работы Г. Н. Монастырского (1952), основанные на ранжировании популяций по скорости воспроизводства (в качестве ее показателя использовалось соотношение в совокупности участвующих в нересте рыб числа особей, нерестящихся впервые и повторно). Выделенные типы нерестовых популяций, по мнению автора, характеризуются особой ритмикой колебаний численности, что позволяет прогнозировать динамику популяций на основе эмпирических данных. Это направление исследований, нашедшее немало сторонников, тем не менее оказалось в теоретическом отношении бесплодным, поскольку само по себе выявление типологических форм не может служить основой анализа процессов, управляющих популяционной динамикой.

2

БАЗОВЫЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ РЫБ, ИХ ОТОБРАЖЕНИЕ И ИЗМЕРЕНИЕ

В основе поведения популяционных систем лежат сходные процессы, которые можно охарактеризовать рядом показателей, указывающих на способность популяции к изменениям в постоянных или меняющихся условиях жизни.

К ним относятся характеристики роста, смертности и размножения — базовых демографических процессов, определяющих темп воспроизводства популяции и особенности ее динамики. Ниже дано общее описание этих процессов и представлены некоторые методы их измерений.

2.1. Рост рыб

Рост — это процесс увеличения размеров и массы тканей животных в течение жизни, обусловленный спецификой физиологического развития. Рост рыб продолжается всю жизнь, но с возрастом замедляется. Рост можно отнести к важнейшим процессам, контролирующим динамику популяционных систем. С ростом связана продолжительность развития молоди, темпы ее перехода к активному образу жизни и в конечном счете выживаемость. Половое созревание у рыб связано с достижением определенных размеров, то есть с ростом. Чем выше темп роста, тем скорее рыба начинает участвовать в размножении, тем интенсивнее процесс замещения особей популяции молодыми рыбами.

Так как темпы роста организмов даже в пределах генерации одного года рождения различаются, достижение половой зрелости особями этой генерации растягивается во времени. В первую очередь, в самом раннем возрасте, созревают быстрорастущие особи; за ними следуют рыбы со средним темпом роста. Замыкают эти процессы медленно растущие рыбы. Таким образом, процесс созревания рыб, принадлежащих к одной возрастной группе, растягивается на несколько лет.

С ростом тесно связана выживаемость рыб. Быстрорастущие рыбы менее уязвимы к действию неблагоприятных факторов, они реже голодают, так как с ростом увеличивается активность особей и расширяется спектр доступных им пищевых объектов. Быстрый рост способен выводить молодых рыб из-под пресса хищников, отбирающих малоактивных особей определенного размерного ряда (рис. 2.1).

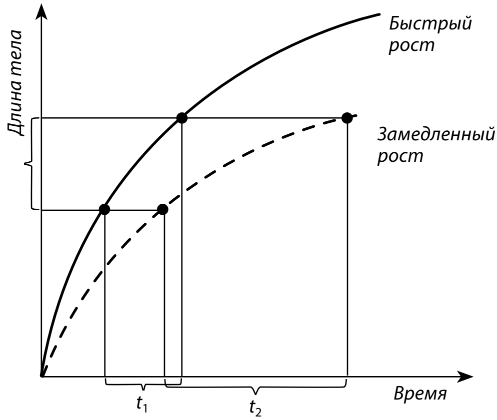


Рис. 2.1. Связь роста и смертности рыб.
t_1 и t_2 — продолжительность воздействия хищников при быстром и замедленном росте жертвы

В интенсивно облавливаемых популяциях скоростью роста определяется доступность рыб орудиям лова, большинство из которых обладает выраженной размерной селективностью. В наиболее общем виде действие селективности проявляется в отборе особей, достигших определенного (промыслового) размера. Высокий темп роста, раннее вхождение в состав промысловой части популяции увеличивают период, в течение которого рыбы подвержены смертности от промысла.

Быстрый рост и столь же быстрое созревание часто означают раннее старение организма. В общем случае рыбы, достигшие зрелости в раннем возрасте, раньше других выбывают из популяции — их внутренний жизненный ресурс истощается быстрее. Следовательно, высокая скорость роста может приводить к омолаживанию популяции, сокращению в ней числа возрастных групп, обеспечивая тем самым более высокую скорость замещения нерестового запаса молодыми особями, то есть скорость воспроизводства популяции.

У некоторых видов рыб при изменении условий жизни (прежде всего условий питания) может происходить глубокая перестройка обмена веществ, коренным образом изменяющая общий процесс роста и ход полового созревания. Например, пресноводная форма корюшки, хищной рыбы, доживающей в обычных условиях до возраста 6–7 лет, заселяя неглубокие, хорошо прогреваемые озера, не переходит к хищничеству, а остается в роли типичного планктофага, потребляющего мелкий зоопланктон. Эта форма имеет свое название — снеток. При таком виде пищи, требующем более высоких по сравнению с хищничеством затрат энергии, рост снетка замедляется, а половое созревание резко ускоряется. Снеток становится половозрелым и нерестится уже в конце первого года жизни, достигая всего 8–12 см в длину. После нереста взрослые особи погибают. Таким образом, его популяция оказывается представленной только молодью. Ведет себя снеток как типичный *r*-стратег. В годы с благоприятными условиями размножения его численность резко, на порядки возрастает, а затем, с изменением условий, снеток надолго исчезает из уловов.

Сходная картина характерна для некоторых видов дальневосточных лососей. Например, у нерки, размножающейся в небольших озерах, куда она поднимается по рекам, часть молоди не возвращается в морскую среду, а остается здесь же, развиваясь в сравнительно бедных по питанию условиях. Остающиеся особи представлены только самцами, они гораздо мельче по сравнению с рыбами того же возраста, нагул которых происходит в море, но быстро созревают и участвуют в нересте наравне с крупными мигрирующими самцами.

Показатели роста. О росте рыб судят по возрастной динамике длины или массы особей. Графически рост отображается так называемыми *кривыми роста*, которые передают изменение средних индивидуальных размеров организма.

Одним из показателей скорости роста является прирост длины (ΔL) или массы (ΔW) особей за определенное время. Поскольку скорость роста рыб с возрастом замедляется, графически изменение приращений длины/массы с возрастом будет отображаться кривыми, имеющими, в отличие от кривых роста, отрицательный наклон.

Показатели скорости роста рыб часто нормируют, используя для этого отношение приростов к размерам особей в начале, иногда в середине анализируемого периода. Например:

$$\frac{\Delta L}{L_1}=\frac{L_2-L_1}{L_1} \text{ или } \frac{\Delta W}{W_1}=\frac{W_2-W_1}{W_1},$$

где L_1, W_1, L_2, W_2 соответственно — длина/масса рыбы в моменты времени t_1, t_2.

Нормированные показатели (относительный прирост) являются более предпочтительными с точки зрения сопоставимости роста рыб разных видов или одного вида, но обитающих в различных условиях.

Наиболее популярной оценкой скорости роста у рыб является *средняя удельная скорость роста* C (показатель Шмальгаузена — Броди):

$$C=\frac{\lg Y_2-\lg Y_1}{(t_2-t_1)\cdot 0{,}4343}, \tag{2.1.1}$$

где Y_n — характеристика размеров тела (длины/массы) в момент времени t_n.

Рис. 2.2. Динамика удельной скорости линейного роста карповой рыбы (птихохейлуса), по результатам мечения

По своей сути показатель C является усредненной по времени скоростью изменения длины/массы, представленной в логарифмической шкале, использование которой сводит к линейной форме процессы, развивающиеся по экспоненте. Исходное представление о росте, положенное в основу обоснования показателя *C*, исходит из положения, согласно которому рост тела рыбы происходит по экспоненте, то есть

$$\frac{1}{Y}\cdot\frac{dY}{dt}=const.$$

Показано, что эта формула применима при любом типе роста. Пример изменения средней удельной скорости роста со временем представлен на рисунке 2.2.

Надо заметить, что при интерпретации изменений групповых характеристик часто приходится сталкиваться с взаимодействием различных по своей природе процессов. Изменения средних размеров организмов, например, могут быть вызваны не только ростом, но и смертностью, когда последняя носит выборочный (селективный) характер. Наблюдали случаи, когда на показатели роста молоди лососевых рыб существенное влияние оказывало селективное выедание хищниками (арктический голец) особей, отставших в росте. Следствием этого было кажущееся увеличение темпов роста молоди.

Сказанное выше о ранней смертности быстрорастущих особей также может отражаться на общем характере роста рыб. Существует мнение, например, что асимптотическое поведение, характерное для большинства кривых роста рыб (то есть постоянное замедление роста с возрастом), в немалой степени обусловлено ранним выбытием из популяции быстрорастущих особей из-за их более высокой смертности (рис. 2.3, справа).

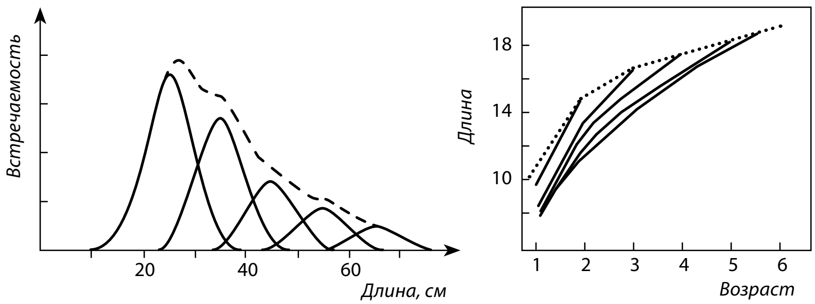


Рис. 2.3. Слева — размерный состав отдельных генераций рыб и популяции в целом. Справа — формирование кривой роста (точечная кривая) в популяции, разнородной по темпам роста рыб

Высокая индивидуальная изменчивость организмов приводит к значительному разбросу размеров рыб в пределах отдельных возрастных групп. Частотные графики размерного состава одновозрастных рыб обычно напоминают по форме закон нормального распределения. В совокупности они формируют общий размерный состав популяции (рис. 2.3, слева), иногда многовершинный, иногда сглаженный.

Средние показатели роста рыб отдельных возрастных групп или популяции в целом изменчивы и могут варьировать в широких пределах (рис. 2.4) в пространстве (в силу географической неоднородности условий жизни) и во времени (в силу естественной динамики процессов, определяющих жизнь биоты).

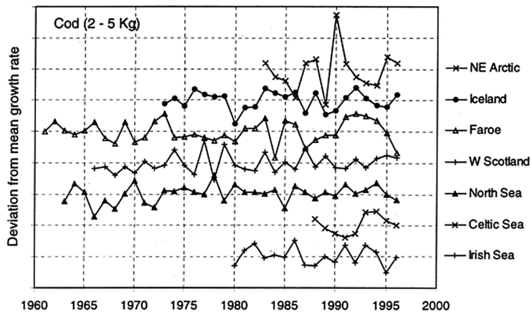


Рис. 2.4. Вариации средних годовых приростов массы трески в различных районах Атлантики (Brander, 2000)

Рост рыб часто рассматривается как механизм регуляции, поддерживающий устойчивость популяции и обеспечивающий ее постоянную адаптацию к меняющимся условиям жизни. На это указывает заметная связь роста с численностью рыб. При возрастании численности популяции рост замедляется, темпы созревания падают, ухудшается качество половых продуктов. Следствием этого является снижение эффективности размножения и скорости воспроизводства популяции, а в конечном итоге — ее численности. И наоборот, при сокращении численности темпы роста увеличиваются, а скорость воспроизводства популяции возрастает, численность восстанавливается.

Рост — универсальный, но не единственный механизм регуляции, удерживающий популяционную систему в пределах, определяемых сложившимися экологическими условиями. Аналогичная роль принадлежит смертности, регуляторное действие которой проявляется на определенных стадиях жизни рыб. В отличие от смертности действие роста происходит постоянно, в течение всей жизни. О роли смертности, как механизма регуляции, будет сказано ниже. Здесь кратко остановимся на феномене регуляции как общем свойстве популяционных систем.

Представляется, что способность биосистем сохранять устойчивость осуществляется как на уровне сообщества, то есть за счет взаимодействий типа конкуренции или хищничества, подавляющих (компенсирующих) всплески численности отдельных видов, так и на уровне отдельных популяций, способных в определенных пределах менять скорость воспроизводства за счет изменений поведения и скорости демографических процессов, включая рост (рис. 2.5).

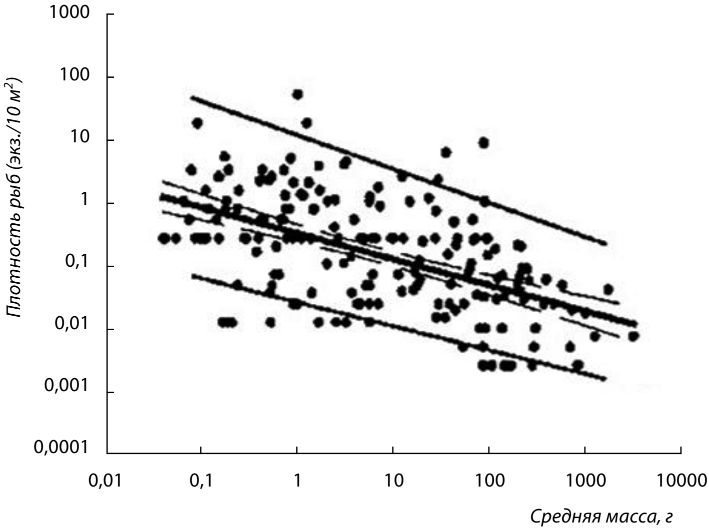


Рис. 2.5. Связь роста с плотностью популяции (Ackerman and Bellwood, 2003)

На внутренний характер механизмов регуляции указывают эксперименты, в которых замедление скорости роста рыб при возрастании их плотности происходит даже в условиях избыточного кормления (Никольский, 1974; Lorenzen, Camp, 2019). Можно предположить, что в ходе длительной истории жизни популяций механизмы, препятствующие переуплотнению, закрепляются в том числе в некоторых формах поведения, таких, например, как территориальное или стайное, при котором поддерживаются определенные формы размерной сегрегации особей. В этом смысле реакции на изменения численности, подобные рассмотренным, можно считать автоматическими, а механизмы, за счет которых они реализуются, — механизмами регуляции.

Как механизм регуляции рост обеспечивает необходимую сбалансированность в системе популяция — ресурс. Излишки ресурсов утилизируются за счет увеличения темпов роста, ускорения процессов полового созревания и интенсификации размножения, а недостаток — противоположными процессами, ведущими к снижению пищевого запроса потребителя вследствие сокращения численности.

Балансовая модель роста

Очевидно, что рост организма происходит в результате трансформации вещества и энергии, содержащихся в пище (пищевом рационе), и их распределения собственно на прирост массы тела (пластический обмен) и на все остальные траты, поддерживающие процессы жизнедеятельности. Энергетические траты, обеспечивающие поддержание жизнедеятельности, называются дыханием. Дыхание объединяет такие процессы, как собственно дыхание, работа органов пищеварения, движения, органов чувств, осморегуляция и др.

Ниже представлена записанная в самом общем виде балансовая энергетическая модель, связывающая величину прироста массы организма с величиной пищевого рациона:

$$\Delta W = \alpha_2 \cdot (\Delta F - \alpha_1), \tag{2.1.2}$$

где ΔW — прирост массы тела, ΔF — пищевой рацион, α_2 — доля усваиваемой энергии пищи, или чистая эффективность трансформации, α_1 — количество энергии, необходимое для поддержания жизнедеятельности организма.

Эксперименты показывают, что энергетические затраты покоящегося организма, выражаемые скоростью потребления кислорода неподвижной рыбой при температуре воды 20 °С, следующим образом связаны с ее массой W:

$$\alpha_1 = 0{,}3 \cdot \mathrm{W}^{0,8}\ \text{мг} \cdot \mathrm{O}^2/\text{ч}.$$

Это базовое уравнение основного обмена, определяющее минимальное количество энергии, необходимой для обеспечения жизнедеятельности организма в стандартных условиях. Его обоснование дано Г. Г. Винбергом в классической работе 1956 г. Им же установлено, что показатель степенной функции у разных видов рыб варьирует в небольших пределах, от 0,7 до 0,8.

Чистая эффективность трансформации, то есть доля усваиваемой энергии пищи, связана с массой подобным уравнением, но с другими коэффициентами:

$$\alpha_2 = 0{,}79 \cdot W^{-0{,}15}\ \text{мг} \cdot O^2/\text{ч}.$$

К важнейшим факторам, влияющим на величину основного обмена, относится температура. Обобщение экспериментальных данных позволило установить, что логарифм скорости потребления кислорода линейно возрастает с повышением температуры воды. Регрессия, описывающая связь десятичного логарифма скорости потребления кислорода с температурой, имеет наклон, близкий к значению 0,035 (Brett, 1970). В целом это соответствует правилу Вант-Гоффа, которое утверждает, что скорость химической реакции геометрически возрастает с температурой.

Таким образом, в различных температурных условиях изменения α_1 могут быть учтены введением коррекции вида $10^{0{,}035(t_1-t_2)}$, или в экспоненциальной форме $e^{0{,}081(t_1-t_2)}$, где t_1 — значение стандартной (обычно 10 °C), а t_2 — текущей температуры.

Меньше известно о связи между температурными условиями и чистой эффективностью трансформации пищи, хотя для многих специалистов наличие такой связи представляется очевидным.

Конечно, энергия жизнедеятельности не ограничивается основным обменом. Она включает в себя энергию, обеспечивающую все физиологические процессы и различные формы поведения рыб: миграционное, пищедобывательное, нерестовое и т. д., включая энергию, затрачиваемую на формирование половых продуктов.

В простейшем случае, однако, можно полагать, что помимо дыхания основные энергетические затраты рыб связаны с движением. Эмпирическое соотношение, связывающее энергетические затраты организма со скоростью плавания рыб, удалось получить в ходе обобщения экспериментальных данных по дыханию активных особей пикши и некоторых видов лососей. Соответствующее уравнение (Ohlberger et al., 2005; Garcıa, 2012;) имеет вид

$$\log Y = 0{,}33\,V + 1{,}77,$$

где Y — потребление кислорода на единицу массы тела (мг/кг·ч) при температуре 10 °C, V — скорость плавания в длинах тела в секунду.

Значение первого коэффициента для разных видов рыб менялось от 0,31 до 0,33, а второго — варьировало в широких пределах и сильно зависело от температуры.

Р. Джонс (Jones, 1972) свел приведенные выше эмпирические зависимости к общему уравнению, позволяющему определить энергию общего обмена у тресковых рыб, выраженную в кДж (килоджоулях):

$$\alpha_1 = 0{,}008\,\mathrm{W}^{0,8}\,e^{(0,8\,t^0 + 0,76V)}, \text{ при температуре } t \text{ (°C)},$$

а также к уравнению ежедневного прироста массы рыб при заданном пищевом рационе ΔF, выраженном в кДж, при условии, что значение α_2 находится в диапазоне $\alpha_2 \approx 0{,}2 - 0{,}4$:

$$\Delta W = 0{,}79 \cdot [\Delta F \cdot \mathrm{W}^{-0,15} - 0{,}008 \cdot \mathrm{W}^{0,65} \cdot e^{(0,081 \cdot t^0 + 0,76 \cdot V)}]$$

при температуре t^0 (°C).

Энергетический подход оказался эффективным средством изучения роста рыб, который также находит применение при решении некоторых прикладных задач, например в аквакультуре, где состав и обилие задаваемого корма, а также температурные условия содержания являются управляемыми переменными. В таких условиях энергетический подход является средством поддержания роста рыб на определенном уровне, отвечающем хозяйственным интересам.

Теория роста рыб

Современная теория роста насчитывает ряд моделей, в которых общие закономерности роста отображаются простыми (например, степенными или логистическими) функциями, связывающими скорость роста с массой (или длиной) организма. К ним можно отнести модели Робертсона (в основе лежит логистическая функция), Гомперца (степенная функция), модели постадийного описания роста Паркера — Ларкина или Лестера (разные стадии роста описываются степенными функциями с разными параметрами, Flinn and Midway, 2021) и ряд других.

Наиболее изученной и широко применяемой моделью роста является модель фон Берталанффи (Bertalanffy, 1938) — рис. 2.6. В теории роста часто рассматриваются ее модификации, а также модификации логистических моделей, описания которых можно найти в специальной литературе (Ricker, 1975; Pauly, 1979; Schnute and Richards, 1990; Flinn and Midway, 2021).

Эмпирические данные, характеризующие рост рыб, в наиболее общем виде отражает сигмоидная кривая, которая приближается к верхней асимптоте по мере увеличения возраста рыб. Эта кривая ассиметрична и имеет точку перегиба, отстоящую от начала координат на расстояние, меньшее половины асимптотической массы. Разумеется, сезонные изменения роста рыб, его приостановки у некоторых видов (например, у североморской камбалы) в зимние месяцы могут приводить к значительным искажениям сигмоиды. Однако с точки зрения разработки теории роста важен лишь его общий характер, который можно считать единым. Таким образом, задача математического описания роста сводится к отысканию функции, которая, опираясь на правдоподобные исходные положения, была бы пригодна для аналитического исследования процесса роста.

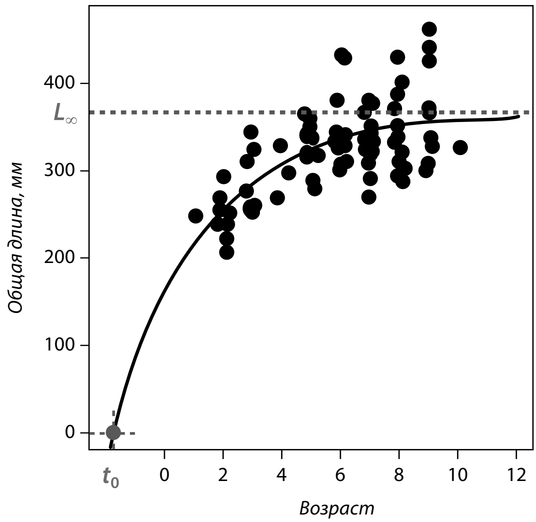


Рис. 2.6. Кривая роста фон Берталанффи (пример параметризации)

Теорию, отвечающую указанным требованиям, удалось получить Людвигу фон Берталанффи, который рассматривал живой организм как аналог реагирующей химической системы, подчиняющейся закону действующих масс. Все физиологические процессы, протекающие в организме в тот или иной момент времени, полагал Л. фон Берталанффи, можно разделить на процессы катаболизма (разрушения, дыхания) и анаболизма (синтеза). Элементарное приращение массы тела можно выразить в виде разности результатов синтеза и распада.

В соответствии с общими положениями физиологии можно считать, что интенсивность анаболизма пропорциональна величине поглощающей поверхности организма, тогда как интенсивность катаболизма может быть принята пропорциональной величине общей разрушающейся массы, которая является частью общей массы тела. Таким образом, приращение массы тела рыбы за элементарный промежуток времени можно представить уравнением

$$\frac{dW}{dt} = H \cdot \mathrm{A_S} - k_0 \cdot W, \qquad (2.1.3)$$

где H — показатель скорости синтеза массы на единицу физиологической поверхности, A_s — площадь физиологической поверхности организма, k_0 — коэффициент, характеризующий долю разрушающихся тканей тела рыбы в единице массы W.

Если считать, что организм растет изометрически[3] при сохранении постоянного удельного веса, то можно принять следующие соотношения:

$$A_s = b_1 \cdot L^2,$$
$$W = b_2 \cdot L^3,$$

где b_1, b_2 — const.

Выразим мгновенное приращение массы организма через аналогичное приращение его длины:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{d(b_2 L^3)}{dt} = 3b_2 L^2 \frac{dL}{dt}.$$

Проведя подстановку, имеем уравнение, задающее закон изменения длины организма за элементарный промежуток времени:

$$\frac{dL}{dt} = H\frac{b_1 L^2}{3b_2 L^2} - k_0 \frac{b_2 L^3}{3b_2 L^2} = H\frac{b_1}{3b_2} - k_0 \frac{L}{3}.$$

Обозначив постоянные коэффициенты $H\frac{b_1}{3b_2} = \theta$, $\frac{k_0}{3} = k$, получим уравнение

$$\frac{dL}{dt} = \theta - k \cdot L, \text{ из которого } L_t = \frac{\theta}{k} - \left(\frac{\theta}{k} - L_0\right) e^{-kt},$$

где θ — коэффициент, характеризующий результаты процессов анаболизма, L_0 —длина организма при $t = 0$.

При $t \to \infty$ получаем $L_0 \to \frac{\theta}{k}$. Это означает, что с увеличением возраста организма его длина будет приближаться к постоянному значению $\frac{\theta}{k}$, являющемуся асимптотой. Обозначив эту величину через L_∞, перепишем последнее уравнение:

$$L_t = L_\infty - (L_\infty - L_0)\, e^{-kt}.$$

---

[3] Изометрический (isometric; греч. *iso* — равный, одинаковый и *metron* — мера) — тип роста, при котором средняя скорость роста органов совпадает со скоростью роста всего тела.

Можно упростить полученное уравнение, приняв, что $L_t = 0$ при $t = t_0$. Этому соответствует следующее уравнение линейного роста:

$$L_t = L_\infty(1 - e^{k(t-t_0)}). \qquad (2.1.4)$$

Имея в виду, что масса рыб пропорциональна кубу длины, получим соответствующее уравнение весового роста:

$$W_t = \left(W_\infty^{1/3} - \left(W_\infty^{1/3} - W_0^{1/3}\right) e^{-kt}\right)^3,$$

где W_0, W_∞ — массы, соответствующие длинам L_0, L_∞.

Аналогично уравнению линейного роста, принимая $W_0 = 0$, при $t = t_0$ приходим к следующей функции возрастных изменений массы тела:

$$W_t = W_\infty(1 - e^{k(t-t_0)})^3. \qquad (2.1.5)$$

Популярность модели роста фон Берталанффи во многом обязана тому, что она оперирует наглядными параметрами, которые поддаются содержательной интерпретации. Предельными длиной и массой в первом приближении можно считать максимальные среди наблюдаемых размеры рыб. Параметр k характеризует скорость достижения предельной массы, а t_0 — возраст, при котором длина организма равна нулю (по понятным причинам этот параметр может принимать значения, которые отклоняются от 0 в область отрицательных или положительных значений).

Оценка параметров уравнения теоретической модели роста фон Берталанффи

Уравнение линейного роста Берталанффи можно представить в рекуррентной форме, отображающей связь длины рыб в момент времени t с длиной в предшествующий момент времени $(t - \Delta t)$. То же самое для пар значений $(t + \Delta t)$ и t. В качестве Δt будем рассматривать временные (возрастные) интервалы равной продолжительности, отделяющие моменты взятия проб.

В соответствии с исходным уравнением

$$L_t = L_\infty(1 - e^{k(t-t_0)})$$

получаем

$$L_{t+\Delta t} = L_\infty(1 - e^{k(t+\Delta t-t_0)}). \qquad (2.1.6)$$

Отсюда

$$L_{t+\Delta t} - L_t = L_\infty \cdot e^{-k(t-t_0)} \cdot (1 - e^{-k\Delta t}),$$

$$L_{t+\Delta t} - L_t = (L_\infty - L_t) \cdot (1 - e^{-k\Delta t}). \qquad (2.1.7)$$

Правая часть данного уравнения представляет собой приращение длины особей за временной интервал Δt. При анализе роста рыб, как правило, используют временные интервалы, соответствующие одному году.

Таким образом,

$$\Delta L = (L_\infty - L_t) \cdot (1 - e^{-k}),$$

или

$$\Delta L = L_\infty (1 - e^{-k}) - L_t (1 - e^{-k}).$$

Как видно, последнее уравнение представляет собой уравнение линейной регрессии вида $y = a - bx$, свободный член которого $a = L_\infty(1 - e^{-k})$, а коэффициент $b = (1 - e^{-k})$.

Иными словами, если представить графически зависимость приращения длины рыб разного возраста $(L_{t+\Delta t} - L_t)$ от длины особей предшествующего возраста L_t, то эмпирические точки должны располагаться близко к прямой линии с наклоном $(1 - e^{-k})$, которая будет пересекать ось абсцисс в точке $L_\infty(1 - e^{-k})$.

Сказанное означает, что, располагая сведенными в таблицу данными по соотношению $L_{t+\Delta t} - L_t$ и L_t для имеющегося набора возрастов, численные значения свободного члена и коэффициента регрессии можно получить, используя доступные способы статистической аппроксимации линейной связи указанными выше переменными.

Уравнение (2.1.7) при $\Delta t = 1$ носит название регрессия Галланда. Это же уравнение можно записать в иной форме, а именно

$$L_{t+\Delta t} = L_\infty (1 - e^{-k\Delta t}) + L_t e^{-k\Delta t}. \qquad (2.1.8)$$

При $\Delta t = 1$ полученное уравнение известно под названием регрессия Форда — Уолфорда. Графиком зависимости L_{t+1} от L_t также является прямая с наклоном e^{-k}, которая пересекает биссектрису координатного угла в точке, длина проекции которой на любую из осей составляет L_∞ (рис. 2.7).

Считается, что регрессия Форда — Уолфорда является наилучшим способом аппроксимации эмпирических данных. Коэффициент этой регрессии (e^{-k}) позволяет легко получить оценку параметра k, а свободный член ($L_\infty(1 - e^{-k\Delta t})$) — оценку предельной длины L_∞.

Значение третьего параметра уравнения роста t_0 может быть определено на основе известных оценок двух первых параметров и пар значений t и L_t, использованных при построении регрессии.

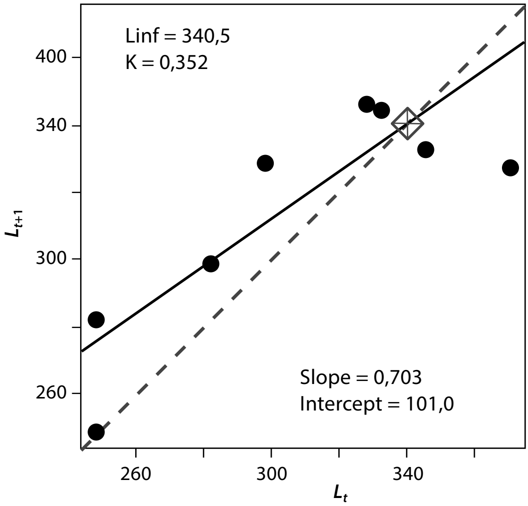


Рис. 2.7. Регрессия Форда — Уолфорда.

Ордината точки пересечения линии регрессии (сплошная линия) с биссектрисой координатного угла дает оценку предельной длины

Согласно уравнению линейного роста

$$e^{-k(t-t_0)} = \frac{L_\infty - L_t}{L_\infty},$$

или

$$t_0 = t + \frac{1}{k} ln\left(\frac{L_\infty - L_t}{L_\infty}\right). \qquad (2.1.9)$$

Оценки t_0, полученные для каждой пары значений t и L_t, затем усредняются. Необходимо помнить при этом, что вариабельность оценок t_0 значительно возрастает, если выбранные пары значений возраста и длины близки к предельным.

Надо заметить, что параметры уравнения весового роста (W_∞, k, t_0) не тождественны параметрам уравнения линейного роста. Это означает, что их оценку следует проводить независимо. Располагая набором данных по массам разновозрастных рыб W_{t+1}, W_t, можно построить регрессию, аналогичную рассмотренным, пользуясь соотношениями значений, но не собственно масс, а извлеченных из них кубических корней. Это приводит уравнение весового роста к линейному виду:

$$W_t^{1/3} = W_\infty^{1/3} \cdot \left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right)^3,$$

Полученное уравнение по своим свойствам полностью соответствует уравнению линейного роста. Для оценки предельной массы полученное в ходе регрессионного анализа значение $W_\infty^{1/3}$ возводится в куб, в то время как остальные параметры (k, t_0) берутся непосредственно из результатов регрессионного анализа.

2.2. Смертность рыб

Смертность — групповой показатель, характеризующий скорость сокращения численности группы (популяции или ее части) за определенный промежуток времени Δt.

Отмирание — необходимое условие существования организмов на популяционном уровне. Посредством смертности снижается конкуренция за ресурсы, происходит постоянное обновление генофонда.

Считается, что реакции популяций на изменения условий жизни за счет изменений смертности носят адаптивный характер. Как один из механизмов регуляции смертность действует на уровне популяции, вида, биотического сообщества, экосистемы.

Простейшим показателем смертности является доля рыб, погибающих за время Δt:

$$\varphi = \frac{N_0 - N_{\Delta t}}{N_0}, \qquad (2.2.1)$$

где N_0, $N_{\Delta t}$ — численность группы в начале и в конце рассматриваемого периода, φ — безразмерный коэффициент, который можно интерпретировать как вероятность гибели за Δt. Значения φ могут изменяться в диапазоне от 0 до 1.

Смертность — непрерывный процесс, поэтому дифференциальные уравнения являются подходящим инструментом для его описания и исследования. Известно, что общий принцип описания непрерывного процесса состоит в том, что для каждого элементарно малого промежутка времени задается единый закон, которому подчиняется динамика рассматриваемой переменной. Количественной характеристикой этой динамики является скорость изменения переменной состояния. Применительно к нашему случаю такой переменной является численность, а количественной характеристикой скорости ее изменения — смертность.

В популяционной динамике рыб (и не только) при описании изменений численности, как правило, используют удельные показатели, например отношение элементарного изменения численности $\frac{dN}{dt}$ к общей численности — $\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N}$. Обычно считается, что скорость изменения удельной численности постоянна и равна некоторой величине k, то есть

$$\frac{dN}{Ndt} = -k. \qquad (2.2.2)$$

В этом случае k — мгновенный коэффициент смертности. В отличие от φ, мгновенный коэффициент может принимать значения в диапазоне $k \in [0, \infty]$.

Рыбы погибают от многих причин, но обычно их смертность условно разделяют на две основные компоненты — *естественную* и *промысловую*. Промысловая смертность действует лишь по достижении промысловых размеров, как правило, на стадии взрослого организма. Естественная смертность действует постоянно, а ее конкретные причины могут иметь различную природу.

Смертность на ранних стадиях жизни

Рыбы обладают огромной плодовитостью, что само по себе предполагает высокую смертность, поскольку для поддержания численности популяции на постоянном уровне необходимо, чтобы из общего числа отложенных самкой икринок выживали две особи, способные заместить собой родительскую пару.

Общие представления о смертности молоди рыб сводятся к следующему: на протяжении развития рыб от икры до взрослого организма их смертность претерпевает существенные изменения в силу изменений жизнестойкости организма, повышающейся по мере роста и развития. Помимо изменений физиологического состояния меняется и положение рыб в системе экологических взаимоотношений, а следовательно, и факторы смертности.

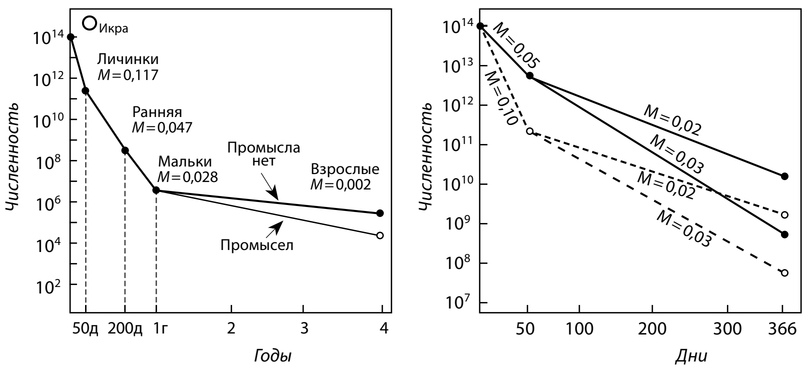
Считается, что общим правилом, установленным для пелагических морских организмов, начиная от мельчайших личинок беспозвоночных и заканчивая китами, является следующая связь между суточным коэффициентом смертности генерации и массой входящих в нее организмов (McGurk, 1986):

$$M = 0{,}0053\,W^{-0{,}25},$$

где M — мгновенный коэффициент естественной смертности, сут$^{-1}$, W — индивидуальная масса организма в граммах.

Смертность — высокоизменчивый процесс. У разных видов рыб смертность на ранних стадиях личиночного развития варьирует от 10 до 50 % в сутки. Согласно данным (Houde & Zastrow, 1993), например, средний уровень смертности личинок морских рыб оценивается величиной $M = 0{,}24$ сут$^{-1}$, что эквивалентно потере 21,3 % численности в день. У личинок пресноводных рыб смертность ниже: $M = 0{,}16$ сут$^{-1}$, или 14,8 % в день. Если бы уровень смертности оставался постоянным, то при такой норме смертности за 36 дней (средняя продолжительность личиночного развития у морских видов) из миллиона личинок выживало бы только 180 особей, а смертность составила бы 99,9 % от исходной численности. У пресноводных видов, у которых средняя продолжительность личиночной фазы составляет около 21 дня, погибло бы 96,4 % особей.

Смертность снижается по мере роста, и это снижение заметно даже на самых ранних стадиях развития рыб. Усредненные за семилетний период наблюдений оценки смертности молоди минтая (Theragra chalcogramma, рис. 2.8) свидетельствуют о том, что в первые 5 дней жизни смертность личинок составила $M = 0{,}21$ сут$^{-1}$, в последующие 7 суток — $M = 0{,}11$ сут$^{-1}$. К 37 дню она снизилась, составив $M = 0{,}04$ сут$^{-1}$.



a *b*

Рис. 2.8. Изменения численности генерации рыб от стадии икры до половозрелого состояния: (*a*) под действием смертности (*M*), характерной для разных периодов развития; (b) изменения численности когорты при различных уровнях смертности личинок (первые 50 дней) и молоди в течение первого года жизни

Природа смертности молоди рыб не вполне ясна. Она контролируется многими факторами, действующими одновременно:

пищевой обеспеченностью, хищничеством, отклонениями в развитии, влиянием паразитов, наконец, действием физических факторов, определяющих темпы развития или являющихся источником разнообразных повреждений. С точки зрения формирования численности отдельных возрастных классов рыб особенно важны личиночные стадии развития, прохождение которых часто имеет плохо предсказуемый результат. При высокой начальной численности генерации (определяемой общим количеством отложенной и оплодотворенной икры) развивающееся из нее поколение может оказаться малоурожайным, и наоборот, высокоурожайное поколение может брать начало от малой начальной численности. Очевидно, что резкие изменения эффективности размножения рыб, происходящие порой без видимых причин, контролируются смертностью молоди в период раннего развития. Это обстоятельство послужило основанием для гипотезы о критическом периоде, впервые высказанной норвежским ихтиологом Йоханом Хьортом (Hjort, 1914): формирование численности отдельных возрастных классов рыб происходит в течение непродолжительного периода, совпадающего по времени с моментами перехода личинок на внешнее питание. Смертность в этот период критически влияет на последующую численность возрастного класса и ход изменений популяционного обилия в целом.

К настоящему времени накоплены материалы, позволяющие выделить наиболее важные факторы смертности молоди. В их число входят: пищевая обеспеченность, воздействие хищников, изменчивость абиотических факторов, способных оказывать непосредственное влияние на выживаемость рыб.

Пищевая обеспеченность

В лабораторных экспериментах по выращиванию личинок рыб часто наблюдается массовая гибель, совпадающая по времени с моментами рассасывания желточного мешка и переходом к питанию внешним кормом. Считается, что причиной этого является крайне высокая чувствительность личинок к дефициту пищи, их неспособность переносить даже кратковременное голодание. Голодание — фактор, постоянно сопровождающий жизнь ранней молоди. Оно возникает по разным причинам: из-за низкой плотности подходящего для личинок кормового планктона (малоподвижных микроскопических организмов), из-за пространственной неоднородности кормовых объектов, из-за несовпадения времени перехода личинок на внешнее питание с моментами массового развития планктона. Последнее явление получило название «гипотеза совпадения/несовпадения Д. Кушинга».

Важная роль пищевого фактора во многом обусловливается незавершенностью развития органов движения и захвата пищи у личинок, сохраняющейся к началу активного питания. Это делает процесс их охоты низкоэффективным, во многом случайным. При этом молодь рыб не способна переносить даже непродолжительное голодание. Установлено, например, что время необратимого голодания (point of no return), за которым следует безусловная гибель личинки, у многих видов исчисляется часами или первыми сутками (Blaxter, 1986)

О влиянии пищевой обеспеченности на выживаемость молоди рыб свидетельствуют также высокая доля непитающихся особей в пробах ихтиопланктона, положительная связь между скоростью роста и обилием личинок, синхронность в изменениях кормового планктона и численности молоди.

Является ли голодание основной причиной смертности личинок рыб?

На этот вопрос нет простого ответа. Ведь в природных условиях на процессы выживания действуют одновременно многие факторы, которые трудно (часто невозможно) отделить друг от друга. Как уже отмечалось, популяционные изменения по своим механизмам неоднозначны, что создает трудности в интерпретации данных наблюдений. Селективная смертность, например, быстро убирая из популяции ослабленных особей, может создавать видимость нормального развития и роста генерации в целом, особенно в случаях, когда анализ основывается на физиолого-биохимических или гистологических (липидные индексы, соотношения РНК/ДНК и т. п.) показателях, отобранных у выживших особей.

Хищничество

Хищники наносят большой урон молоди рыб и, вероятно, также могут рассматриваться в качестве одной из основных причин ее высокой смертности. Потребителями личинок рыб могут быть молодые и взрослые рыбы, медузы (гребенчатые и медузообразные), хетогнаты, эвфаузииды и насекомые. Разнообразие хищников в морских экосистемах, по-видимому, выше, чем в пресноводных. Например, книдарии и гребневики, являющиеся основными потребителями икры и личинок рыб в море, практически отсутствуют в пресных водах, где их место занимают насекомые.

Факультативными хищниками молоди рыб являются веслоногие, амфиподы, гидроиды, птицы и земноводные.

Потери от хищничества возрастают при дефиците питания, что замедляет рост и активность жертвы, повышая тем самым ее уязвимость. Интенсивность выедания молоди рыб зависит от ее размеров и поэтому также контролируется ростом. Несмотря на обилие лабораторных и модельных исследований, роль хищничества по-прежнему трудно оценивать, особенно количественную сторону оказываемого им влияния.

При систематизации влияния хищников последних обычно подразделяют по типам охоты (преследование, охота из засады, фильтрация) или по степени воздействия (выедание определенной доли, определенного количества либо всех жертв, не нашедших убежища). В математической биологии гипотезы о механизмах взаимодействия типа хищник — жертва имеют близкие параллели с химической кинетикой. В уравнениях популяционной динамики, как и в уравнениях химической кинетики, используется сходный принцип, согласно которому скорость реакции пропорциональна произведению концентраций реагирующих веществ. Точно так же в классических моделях математической экологии скорость размножения хищников (и, соответственно, гибели жертв) полагается пропорциональной вероятности встреч особей хищника и жертвы, то есть произведению их численностей. Подобные подходы, весьма популярные в теоретическом анализе, к сожалению, малоприменимы к конкретным задачам, имеющим дело с открытыми системами, когда анализируются взаимодействия, возникающие между отдельными элементами популяций (например, молодью жертвы и популяцией хищника) и относящиеся к отдельным, часто непродолжительным фазам жизненного цикла.

Особый вид хищничества представляет каннибализм, распространенный среди многих видов рыб. Смертность от каннибализма характерна для молоди сардины (Sardinops spp.), анчоуса (Engraulis spp.) и многих других видов рыб, зрелые особи которых поедают значительное количество собственной икры или личинок.

Каннибализм интересен прежде всего тем, что этот тип взаимодействий является непосредственным механизмом формирования связи между смертностью молоди и ее плотностью, поскольку у рыб, поедающих свою молодь, возрастание численности родительского стада приводит к увеличению не только обилия молоди, но и степени влияния, оказываемого на молодь со стороны родителей. Смертность оказывается связанной с численностью. Такая связь (как элемент системы отношений плотностной регуляции) заметно влияет на динамику популяции в целом и порождает внутреннюю ритмику в изменениях численности, не зависящую от условий жизни.

Плотностная регуляция может возникать не только при каннибализме. Это общий феномен, свойственный процессу выживания рыб на ранних стадиях жизни и играющий важную роль в динамике популяционных систем. Более детально его значение будет рассмотрено далее.

Абиотические факторы

Абиотические факторы способны оказывать значительное влияние на смертность рыб. В наибольшей степени действие этих факторов проявляется в краевых зонах области распространения вида. Чувствительность к действию абиотических факторов (как и в отношении иных причин смертности) ослабевает по мере роста и развития рыб.

Переменные условия жизни вносят значительный вклад в изменчивость естественной смертности ранней молоди рыб. При этом даже относительно небольшие, малозаметные изменения смертности на определенных стадиях развития приводят к серьезным изменениям обилия рыб, подрастающих до зрелого состояния, и в конечном счете к резким изменениям численности всей популяции.

Считается, что основными видами летального воздействия абиотических условий являются изменения температуры и насыщения воды кислородом. Смертность икры североморской камбалы (Pleuronectes platesa), например, напрямую связана с температурой воды (рис. 2.9); с ее повышением смертность икры и ранней молоди возрастает, и наоборот, снижается в годы с низкими температурами воды.

Дефицит кислорода, приводящий к гибели рыб, возникает обычно в зонах гипоксии, образующихся в морских акваториях, принимающих речной сток, содержащий большое количество быстроокисляемой органики. В Черном море, например, при штилевой погоде такие зоны возникают в акваториях, принимающих сток крупных рек, таких как Днепр, Днестр. Для некоторых пресных водоемов и эстуариев характерны так называемые зимние заморы. Дефицит кислорода возникает здесь из-за окисления накопленной или поступающей со стоком рек органики в условиях

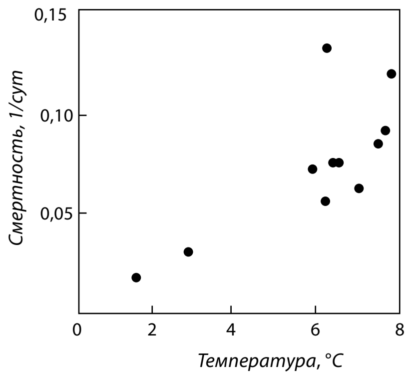


Рис. 2.9. Связь смертности икры камбалы Северного моря (сут$^{-1}$) с температурой в период инкубации (данные 11-летнего периода) — данные Harding et al. (1978)

зимнего снижения интенсивности фотосинтеза. Такие явления характерны, например, для Оби, эстуариев Северного Сахалина, некоторых других.

Для выживания молоди морских рыб большое значение имеет ветровой режим. Нарушение устойчивости водной толщи в штормовых условиях может ухудшать условия питания молоди за счет рассеивания кормового планктона, приводить к гибели личинок в зонах прибоя. Другой причиной является действие течений, часто переносящих молодь в районы с неподходящими для жизни условиями.

Большое значение как фактор гибели имеет качество водной среды — ее гидрохимические свойства, определяемые рядом показателей, таких как уровень щелочности, электропроводность, соленость (в эстуариях), pH, мутность и др. Хроническое и эпизодическое загрязнение водоемов токсичными материалами может нарушать ход нереста, влияя тем самым на условия развития и выживаемость икры и личинок. Помимо хозяйственной деятельности изменение качества вод может быть вызвано естественными причинами — погодой, осадками, колебаниями стока, включая изменения почвенного состава водосборных бассейнов. Летальные уровни этих факторов возникают нерегулярно, их действие, как правило, носит характер импульсного удара. Чаще такому влиянию подвержены небольшие пресноводные или эстуарные экосистемы, для которых характерны быстрые сезонные изменения гидрологического режима.

По своей сути все перечисленные виды абиотических воздействий, хотя и носят случайный, нерегулярный характер, могут являться причинами нарушения сложившегося биотического баланса, когда эти воздействия достигают критических уровней, приводящих к гибели рыб. Стоит учитывать и возможное косвенное влияние абиотических условий, способных в ряде случаев приводить к глубокой трансформации экосистем водоемов, сопряженной с изменениями состава населения.

Смертность рыб вне ювенильных стадий. Естественная и промысловая смертность

Причинами смертности рыб, достигающих или достигших взрослого состояния, помимо перечисленных выше, являются действия паразитов, болезни, старость, а также промысел. Взрослые особи способны к активному выбору условий жизни, поэтому их естественная смертность носит скорее физиологический характер, оставаясь постоянной в широком диапазоне возрастов и увеличиваясь лишь у самых старых рыб. В условиях промысла и связанной с этим повышенной смертности, однако, вероятность достижения рыбами предельного возраста (возраста наступления старческих изменений) пренебрежимо мала. Поэтому старость как причина смертности рассматривается скорее как исключение из общего правила.

Связь состава популяции (таких его показателей, как средний или предельный возраст рыб) с величиной смертности можно проиллюстрировать с помощью простой числовой модели, представленной в виде демографической таблицы (см. табл. 2.1).

Таблица демонстрирует переход популяции, ежегодно пополняемой одним и тем же количеством молоди, от одного равновесного состояния к другому при однократном повышении уровня смертности. Следствием этого является сокращение возрастного ряда и снижение среднего и предельного возраста рыб. Легко показать, что снижение смертности расширяет возрастной диапазон.

Продолжительность жизни рыб и смертность связаны однозначно: чем выше продолжительность жизни, тем меньше смертность, и наоборот. Отсюда следует, что рыбы с разной продолжительностью жизни адаптированы к различному уровню смертности; чем выше смертность, тем короче продолжительность жизни, и наоборот.

Таблица 2.1

Сокращение возрастного ряда в популяции при одномоментном (со 2-го года жизни) изменении смертности

Возраст	Годы жизни						
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**
2	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000
3	400	200	200	200	200	200	200
4	240	80	40	40	40	40	40
5	144	48	16	8	8	8	8
6	86	29	10	3	2	2	2
7	52	17	6	2	1		
8	31	10	3	1			
9	19	6	2	1			
10	11	4	1				
11	7	2	1				
12	4	1					
13	2						

Примечание. Первый ряд отражает установившийся возрастной состав популяции при 60% смертности; ряды 6 и 7 — установившийся состав при 80% смертности. Остальные ряды демонстрируют изменения возрастного состава в переходный период, от одного равновесного состояния (1-й ряд) к другому (6-й ряд). Скорость размножения остается постоянной.

Как уже отмечалось, *естественная смертность* возникает в результате действия большого числа относительно независимых причин. При описании этого процесса можно предполагать, что удельная смертность за элементарно малый промежуток времени не зависит от плотности и не меняется с возрастом, то есть является постоянной величиной. Это соответствует уравнению (2.2.2), которое можно переписать, используя общепринятые обозначения, а именно:

$$\frac{dN}{N\,dt} = -M, \tag{2.2.3}$$

где N — численность группы, M — мгновенный коэффициент естественной смертности. Отрицательный знак в правой части говорит о том, что численность рассматриваемой группы снижается.

Параметр M можно интерпретировать как постоянную для всех особей вероятность гибели за элементарно малый промежуток времени. То есть если p_m — вероятность гибели особи в промежуток времени от t до $t+\Delta t$, то

$$\frac{p_m}{\Delta t} \to M \text{ при } \Delta t \to 0.$$

В соответствии с уравнением (2.2.3), задающим закон изменения численности при отсутствии промысла, общее число рыб, погибающих за время dt, определяется лишь численностью самой группы:

$$\frac{dN}{dt} = -M \cdot N.$$

Разделив переменные, имеем $\frac{dN}{N} = M \cdot dt$ и, проведя интегрирование, получим

$$ln N = M \cdot t + ln C,$$

или

$$N_t = C \cdot e^{-Mt},$$

где C — постоянная интегрирования.

Очевидно, что при $t=0$, $C=N_0$, то есть постоянная интегрирования соответствует начальной численности группы. В окончательном виде уравнение изменений численности группы рыб имеет вид

$$N_t = N_0 \cdot e^{-Mt}. \qquad (2.2.4)$$

Уравнение (2.2.4) позволяет связать долю выживающих рыб с мгновенным коэффициентом естественной смертности. Очевидно, что эта доля, то есть отношение численности выживших за время t к начальной численности, есть

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-Mt}.$$

Правая часть этого уравнения — не что иное, как коэффициент выживания, выраженный долей рыб, выживших к моменту времени t. Доля рыб, погибающих от действия факторов естественного характера за соответствующий период, есть

$$\varphi_m = 1 - e^{-Mt}.$$

Промысловая смертность, или смертность от действия орудий лова, зависит от численности рыб, находящихся в районе промысла, и от его интенсивности, которую в первом приближении можно определить количеством промысловых операций в единицу времени. Так как промысловые операции могут выполняться судами разного типа, необходимо учитывать их производительность, или промысловую мощность.

В теории рыболовства промысловую мощность, или производительность отдельного судна, выражают в стандартных единицах. Для этого используют отношение улова судна за единицу промыслового времени к улову *контрольного* судна, промышляющего *стандартным* орудием лова в то же время и в том же районе (предполагается, что оба судна ловят рыбу при одинаковой ее концентрации). Это отношение называется *коэффициентом промысловой мощности*. Произведение времени работы судна на коэффициент промысловой мощности позволяет выразить общее промысловое время судна в стандартных единицах.

Характеристикой работы рыболовецкой флотилии является *общее промысловое усилие*, которое можно выразить суммарным (стандартизированным) временем работы всех судов в течение промыслового сезона. *Интенсивность промысла* как мера воздействия на популяцию есть отношение величины промыслового усилия к площади района, где осуществляется добыча рыб, например количество стандартных часов промысла в пересчете на одну квадратную милю.

Будем считать, что в относительном движении рыбы и орудия лова присутствует элемент случайности. В этом случае частота столкновения рыбы с орудием лова будет пропорциональна произведению интенсивности лова и плотности рыб, находящихся в районе промысла. Определенная часть этих столкновений будет приводить к захватыванию рыб орудиями лова. Для простоты полагают, что возможность такого столкновения и захвата рыбы не зависит от предшествующих столкновений. Тогда мгновенное элементарное сокращение численности популяции от промысла можно описать уравнением

$$\frac{dN}{dt} = -F \cdot N. \qquad (2.2.5)$$

Здесь F — константа, которая характеризует интенсивность убыли рыб от промысла за элементарно малый промежуток времени, или мгновенный коэффициент промысловой смертности. Общая элементарная смертность от промысла (правая часть уравнения 2.2.5) определяется произведением $F \cdot N$. Сама же величина F зависит от интенсивности промысла f так, что

$$F = c \cdot f,$$

где c — коэффициент пропорциональности.

В общем случае мгновенный коэффициент промысловой смертности F пропорционален пространственной концентрации промысла. Однако если считать промысловый район постоянным по площади, а рыболовство равномерным и распределенным пропорционально скоплению рыб, то F *будет также пропорционален промысловому усилию*.

Коэффициент F определенным образом связан с вероятностью поимки рыб (p_t) в промежутке времени от t до $t+\Delta t$, а именно:

$$\frac{p_t}{\Delta t} \to F \text{ при } \Delta t \to 0.$$

Коэффициент F является одновременно и показателем мгновенного приращения улова.

Можно дать более наглядное описание процесса изменений численности популяции в ходе, например, тралового рыболовства. Для этого рассмотрим простую модель. Пусть имеется акватория площадью A, на которой случайным образом распределена группировка рыб численностью N_0.

Рыба не мигрирует за пределы района, естественная смертность отсутствует. Промысел ведется тралом. Площадь, которую он проходит за одно траление, составляет S ($S << A$).

Число рыб на площади траления равно $N_0 \cdot \frac{S}{A}$.

Будем считать, что доля вылавливаемых рыб на площади траления составляет p, а после каждого траления происходит мгновенное перераспределение рыб. Тогда число рыб, выловленных за первое траление, составит

$$c_1 = N_0 \cdot p \cdot \frac{S}{A} = N_0 \cdot q,$$

где $q = p \cdot \frac{S}{A}$, а численность популяции после первого траления составит

$$N_1 = N_0 - c_1 = N_0 - N_0 \cdot q = N_0(1-q).$$

Улов за второе траление —

$$c_2 = N_0(1-q)\, q,$$

а численность популяции —

$$N_2 = N_1 - c_2 = N_0(1-q)^2.$$

Общий улов за два траления —

$$c_2 = c_1 + c_2 = N_0(1-q)^2 = N_0(1-(1-q)^2).$$

Продолжая вычисления аналогичным образом, получим, что после X тралений численность популяции и улов составят

$$N_X = N_0(1-q)^X,$$
$$C_X = N_0(1-(1-q)^X).$$

На практике приходится исходить из величины интенсивности, относящейся к некоторому промежутку времени, так как интенсивность лова в отдельные моменты времени может различаться (хотя бы по условиям погоды) и лишь средняя величина интенсивности за сравнительно большой промежуток времени может дать представление о промысловом использовании популяции.

Для рассмотрения процесса лова в динамике примем, что траление производится за период времени от t до $t+\Delta t$ с постоянной частотой X. Общее количество тралений в этом случае составит $X\cdot\Delta t$. Если $\Delta t \to 0$, траления совершаются практически одновременно. Так как $S << A$, можно считать, что площадь тралений не перекрывается.

ΔN (величина, на которую уменьшается популяция за Δt) есть

$$\Delta N = N_{t+\Delta t} - N_t = -C_{\Delta t} = -N_t\, q\, X\, \Delta t.$$

Представим это в виде дифференциального уравнения:

$$\frac{dN}{dt} = -NqX. \tag{2.2.6}$$

По условиям X и q являются постоянными, поэтому можно переписать данное уравнение, произведя замену $F = qX$. После интегрирования имеем:

$$N_t = N_0\, e^{-qXt} = N_0\, e^{-Ft}.$$

Это основное уравнение, отражающее условие, когда численность популяции снижается только под действием промысла. Величина улова (число рыб, погибших от действия промысла) в этом случае составит

$$C_t = N_0(1-e^{-qXt}) = N_0(1-e^{-Ft}). \tag{2.2.7}$$

Здесь F — мгновенный коэффициент промысловой смертности. В приведенных уравнениях $F = qX$, где X — промысловое усилие, q — постоянная величина, характеризующая уловистость промысловых орудий (коэффициент уловистости).

Заметим, что в траловом рыболовстве, если площадь за один час траления остается постоянной, величину промыслового усилия выражают не частотой тралений, а их общим временем.

Если поделить обе части уравнения (2.2.7) на N_0, в правой части останется величина $(1 - e^{-Ft})$, которая характеризует долю рыб, вылавливаемых промыслом, когда последний является единственным фактором смертности.

Совместное действие естественной и промысловой смертности

Начиная с определенного возраста естественные причины убыли рыб дополняются промысловыми.

Влияние промысла на выживание рыб и состав популяции схематично передает рисунок 2.10.

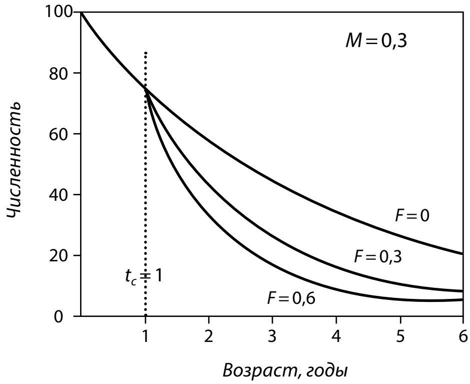


Рис. 2.10. Динамика генерации при совместном действии естественной и промысловой смертности; t_c — возраст вступления в состав промыслового стада

Рассмотрим процессы убыли за *единичный временной интервал* в целом и раздельно в отношении естественных и промысловых факторов. В качестве характеристик убыли воспользуемся сначала относительными показателями.

Пусть численность группы в начале интервала — n_0, а в конце — n_1. Общая убыль равна $n = n_0 - n_1$. Коэффициент общей относительной смертности (убыли):

$$\varphi_0 = \frac{n}{n_0}.$$

Пусть n_M — число рыб, погибших от естественных причин, а n_F — от промысла. Соответствующие этим значениям относительные коэффициенты естественной и промысловой смертности:

$$\varphi_M = \frac{n_M}{n_0},$$

$$\varphi_F = \frac{n_F}{n_0}.$$

Легко убедиться, что в сумме они дадут значение относительного коэффициента общей смертности:

$$\varphi_M + \varphi_F = \frac{n_M}{n_0} + \frac{n_F}{n_0} = \varphi_0. \qquad (2.2.8)$$

Относительные коэффициенты можно интерпретировать как вероятность гибели за интервал времени (в данном случае единичный) от тех или иных причин. Главный недостаток использования таких показателей состоит в том, что, будучи привязаны к временному интервалу, эти коэффициенты передают лишь конечные результаты совместного действия различных факторов, не вскрывая их взаимосвязи в динамике процессов отмирания.

Мгновенные коэффициенты задают закон, управляющий процессом смертности в каждый момент времени. При этом элементарная естественная убыль есть не что иное, как

$$dn_M = -Mndt,$$

а промысловая —

$$dn_F = -Fndt.$$

Общая убыль —

$$dn = dn_F + dn_M = -(Mndt + Fndt)dn_M = -(M + F)ndt.$$

Сумма мгновенных коэффициентов естественной и промысловой смертности называется *мгновенным коэффициентом общей смертности*:

$$Z = M + F.$$

Динамика численности группы рыб на интервале времени $t = 1$ будет описываться уравнением

$$n_1 = n_0 \cdot e^{-(F+M)} = n_0 \cdot e^{-Z}. \qquad (2.2.9)$$

А доля рыб, погибающих за единичный временной интервал, составит

$$\frac{n_1}{n_0} = \varphi_0 = 1 - e^{-Z}.$$

Интегрирование уравнения $dn_M = -Mndt$ позволяет определить число рыб, погибающих от естественных причин, при совместном действии естественной и промысловой смертности. При этом под знаком интеграла должна быть функция (2.2.9), задающая динамику численности группы на протяжении исследуемого периода:

$$n_M = M\int_0^1 n_0 e^{-(F+M)t}\,dt = n_0\frac{M}{M+F}(1-e^{-(F+M)}). \qquad (2.2.10)$$

Аналогично выводится формула для числа рыб, погибающих от действия промысла (эта величина соответствует улову, полученному за единичный интервал времени):

$$n_F = F\int_0^1 n_0 e^{-(F+M)t}\,dt = n_0\frac{F}{F+M}(1-e^{-(F+M)}). \qquad (2.2.11)$$

Легко понять, что доля рыб, погибающих от естественных причин $\frac{n_M}{n_0}$, есть

$$\varphi_M = \frac{F}{F+M}(1-e^{-(F+M)}),$$

а доля рыб, погибающих от промысла, —

$$\varphi_F = \frac{F}{F+M}(1-e^{-(F+M)}).$$

Коэффициент φ_F есть не что иное, как *коэффициент эксплуатации* группы промыслом.

Суммируя правые части этих уравнений, имеем результат, тождественный уравнению (2.2.8):

$$\varphi_M + \varphi_F = \frac{F+M}{F+M}(1-e^{-(F+M)}) = (1-e^{-(F+M)}) = \varphi_0.$$

Таким образом, с точки зрения конечных результатов использование мгновенных или относительных коэффициентов не имеет различий. С точки зрения анализа, однако, предпочтение следует отдать использованию мгновенных коэффициентов. Смертность — непрерывный процесс, поэтому дифференциальные уравнения отображают его ход наиболее адекватно, позволяя исследовать основные фазы изменения численности и присущие им закономерности, особенно в случаях, когда сам процесс смертности имеет сложный характер и контролируется различными по своей природе факторами.

Важно отметить, что относительные коэффициенты — безразмерные величины, изменения которых ограничиваются значениями $0 \le \varphi \le 1$.

Мгновенные коэффициенты имеют размерность (время$^{-1}$); область их изменений — $[0, \infty)$. Причем по мере сокращения интервала времени значения относительных и мгновенных коэффициентов сближаются.

2.3. Оценка смертности

Смертность характеризует процессы изменения численности рыб, поэтому по изменениям численности (общей или относительной) можно оценить соответствующие параметры убыли. Ихтиология, как правило, имеет дело с выборочными показателями. В промыслово-биологических исследованиях роль таких выборок часто играют общие годовые уловы или ***уловы на единицу промыслового усилия***, как наиболее представительные пробы, адекватно отражающие процессы изменения состава популяции и численности отдельных возрастных групп.

В случаях, когда показатели обилия какой-либо возрастной группы рыб в уловах последовательных лет (или иных периодов) известны, оценку мгновенного коэффициента общей смертности можно получить, используя видоизмененное соотношение (2.2.9), а именно

$$N_t = N_0 e^{-Z},$$

приобретающее линейную форму после логарифмирования:

$$-Z = \ln N_t - \ln N_0, \qquad (2.3.1)$$

где N_t — численность группы в возрасте t, N_0 — начальная численность, Z — мгновенный коэффициент общей смертности размерностью Δt^{-1} (при годовом интервале времени — год$^{-1}$, при месячном — мес.$^{-1}$, при суточном — сут$^{-1}$ и т. д.).

Представленное уравнение применимо, если изменения численности группы происходят лишь под действием смертности. Это, однако, не всегда так. Численность годовых классов в уловах разных лет может меняться из-за селективности орудий лова, по-разному отбирающих рыб различного размера и возраста. В простейшем случае можно считать, что мелкие (молодые) рыбы избегают захватывания орудием лова, поскольку могут свободно проскакивать через ячею трала или иного сетного орудия[4].

С ростом вероятность захватывания увеличивается, достигая максимума в определенном возрасте. Начиная с этого возраста все особи становятся в равной мере подверженными влиянию промысла; их относительная уловистость (доля улавливаемых рыб от их числа в зоне облова) становится постоянной. Это формирует определенное возрастное распределение рыб в составе улова.

[4] Жаберные сети с ячеями определенного размера не способны удерживать не только самых мелких рыб, но и самых крупных, избегающих в силу своего габитуса запутывания в сети.

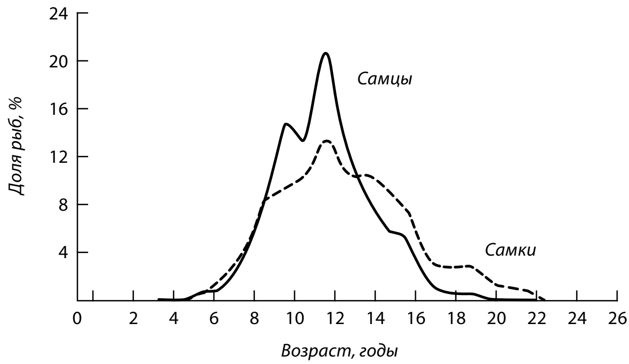


Рис. 2.11. Возрастной состав уловов морских окуней на банке Флемиш-Кап в 1958–1979 гг. (Почтарь, 2020)

Обычно оно имеет форму несимметричного перевернутого колокола.

Кривую, характеризующую возрастное распределение рыб в улове, называют *кривой улова*; ее перегиб соответствует возрасту достижения максимальной уловистости. Правая часть кривой улова отражает состав населения взрослой части популяции, а левая — последовательность вхождения молодых особей в состав промыслового запаса (рис. 2.11).

Отношение уловистости молодых особей к уловистости рыб, полностью доступных орудиям лова, называется *коэффициентом относительной уловистости,* который меняется с возрастом от 0 до 1. На рисунке 2.12 дан пример кривой, характеризующей изменения относительной уловистости рыб с возрастом.

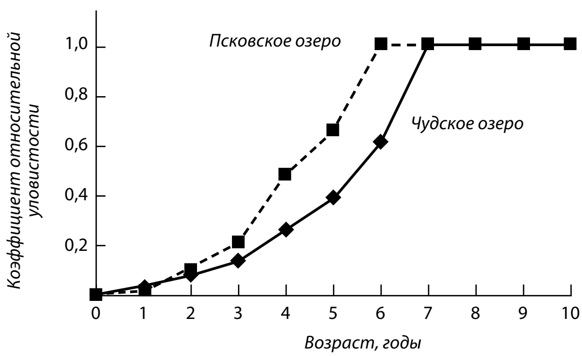


Рис. 2.12. Возрастная динамика относительной уловистости леща Псковского и Чудского озер

Оценка смертности по соотношению численности возрастных групп в улове

Когда данные по соотношению возрастных групп в улове покрывают многолетний период, их сводят в таблицу типа матрицы, пример которой приведен ниже (табл. 2.2). В ячейках этой таблицы представлены показатели обилия рыб разного возраста (например, их численность) в уловах каждого года.

Таблица 2.2

Матрица возрастного распределения уловов

Годы	Возраст							
	3	4	5	6	7	8	9	10
a	a_3	$\boldsymbol{a_4}$	a_5	a_6	a_7	a_8	a_9	a_{10}
b	b_3	b_4	$\boldsymbol{b_5}$	b_6	b_7	b_8	b_9	b_{10}
c	c_3	c_4	c_5	$\boldsymbol{c_6}$	c_7	c_8	c_9	c_{10}
d	d_3	$\boldsymbol{d_4}$	d_5	d_6	$\boldsymbol{d_7}$	d_8	d_9	d_{10}
e	e_3	e_4	$\boldsymbol{e_5}$	e_6	e_7	$\boldsymbol{e_8}$	e_9	e_{10}
f	f_3	f_4	f_5	$\boldsymbol{f_6}$	f_7	f_8	$\boldsymbol{f_9}$	f_{10}
g	g_3	g_4	g_5	g_6	$\boldsymbol{g_7}$	g_8	g_9	$\boldsymbol{g_{10}}$
h	h_3	h_4	h_5	h_6	h_7	$\boldsymbol{h_8}$	h_9	h_{10}
j	j_3	j_4	j_5	j_6	j_7	j_8	$\boldsymbol{j_9}$	j_{10}
k	k_3	k_4	k_5	k_6	k_7	k_8	k_9	$\boldsymbol{k_{10}}$
l	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	l_8	l_9	l_{10}
m	m_3	m_4	m_5	m_6	m_7	m_8	m_9	m_{10}

Примечание. В данном примере возраст достижения максимальной уловистости принят равным 4 годам. Начиная с этого возраста численность рыб возрастного класса в улове (диагонали матрицы) постоянно снижается под действием смертности: $a_4>b_5>c_6>\ldots$, $e_5>f_6>\ldots$

Адекватное представление о процессах отмирания можно получить, прослеживая, как меняется численность рыб той или иной генерации в уловах разных лет. При этом важное значение имеет выбор возраста, начиная с которого все рыбы становятся в равной мере доступными орудиям лова. Иными словами, анализируется численность тех рыб, которые формируют правую часть кривой улова.

Полученные данные можно включить в общую процедуру расчета, проведя предварительно их нормирование (например, заменив общую численность долей вылова отдельных возрастных групп). Иногда используют осредненные данные, относящиеся к правой части кривой улова. Оценка смертности производится регрессионным методом, предполагающим оценку параметров уравнения регрессии типа

$$Y = aX + b,$$

где Y — статистика, характеризующая изменения зависимой переменной, X — независимой.

Используя выражение (2.3.1), получаем уравнение линейной регрессии, где аналогом Y выступает $ln(N_t)$, а аналогом X — возраст t:

$$\ln(N_t) = \ln(N_0) - Zt.$$

Параметры регрессии: Z — оценка мгновенного коэффициента общей смертности и $ln(N_0)$ — оценка начальной численности возрастной группы. Их оценивание обычно производится методом наименьших квадратов или иными статистическими методами, присутствующими в стандартном инструментарии практически всех программ, оперирующих с числовыми данными. На рисунке 2.13 представлен график, иллюстрирующий осредненные данные по составу улова.

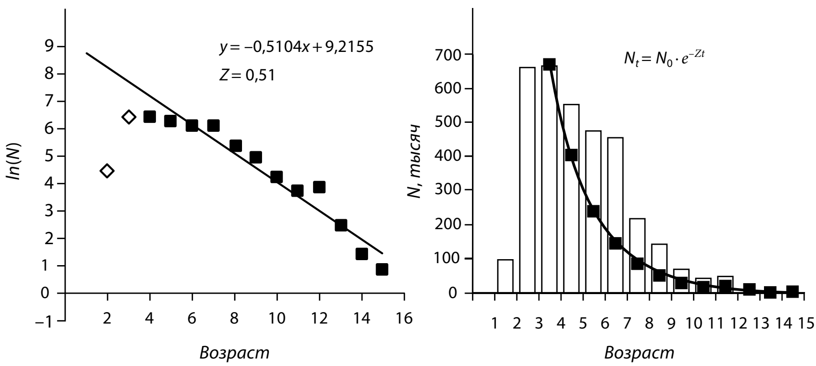


Рис. 2.13. Различные отображения состава улова. Справа — экспоненциальная кривая, передающая изменения численности рыб, возраст которых больше 4 лет; слева — линейная регрессия логарифмированных данных по составу правой части кривой улова (Gulland, 1983)

В случаях, когда промысел осуществляется в течение всего года, вместо фиксированных N_t используют их среднегодовые значения, которые также пригодны для получения оценок мгновенных коэффициентов общей смертности.

Метод Чепмана — Робсона. Этот метод основан на теоретико-вероятностном подходе и также оперирует данными по возрастному составу уловов. Авторы, исследуя связь возрастного состава выборки из улова с коэффициентом выживания рыб S, приходят к следующему уравнению:

$$\mathrm{S}=\frac{T}{n+T-1},$$

$$n=N_0+N_1+\ldots+N_k,$$

$$T=N_0+2N_1+3N_2+\ldots+kN_k,$$

где k — предельный возраст, $k=0$ для полностью улавливаемых возрастных групп, N_i — численность возрастных групп в улове.

Предполагается, что годовой коэффициент выживания S не зависит от возраста и $S=e^{-Z}$.

Метод позволяет оценить величину случайной ошибки коэффициента выживания, которая равна

$$\sigma_S^2=\frac{S(1-S)^2}{n}.$$

Оценка смертности по характеристикам возрастного (размерного) ряда улова

Как уже отмечалось выше, изменение смертности приводит к изменению возрастного состава популяции и улова. Снижение смертности расширяет возрастной диапазон популяции, и наоборот, повышение смертности сужает этот диапазон. Связь между величиной смертности и возрастным составом популяции однозначна. На этом основаны методы оценки общей смертности, применимые, когда популяция и промысел находятся в состоянии равновесия: темпы пополнения популяции молодью и смертность рыб (естественная и промысловая) остаются неизменными.

Метод базируется на использовании таких характеристик, как средний возраст рыб в улове[5] и их минимальный возраст. Мини-

[5] Когда группа, для которой требуется рассчитать средние показатели (например, возраста), неоднородна по составу, средними оценками являются средневзвешенные величины, то есть учитывающие соотношения численности подгрупп, различающихся по данному показателю.

мальным считается возраст t_p, в котором относительная уловистость рыб достигает максимума. Считается, что коэффициент промысловой смертности генерации в диапазоне возрастов от t_p и до конца жизни остается постоянным.

Средний возраст рыб промысловых размеров в улове есть отношение общего (суммарного) возраста к общей численности улова.

Общая численность улова Y_n выражается интегралом

$$Y_n = F\int_{t_p}^{\infty} N(t)dt,$$

где $N(t)$ — известная функция возрастных изменений численности генерации под действием естественной и промысловой смертности $N(t) = N_0 e^{-Z}$, F — мгновенный коэффициент промысловой смертности.

Общий (суммарный) возраст выловленной рыбы есть

$$T_{\text{общ}} = F\int_{t_p}^{\infty} t \cdot N(t)dt.$$

Средний возраст —

$$t_{med} = \frac{T_{\text{общ}}}{Y_n} = \frac{F\int_{t_p}^{\infty} t \cdot N(t)dt}{F\int_{t_p}^{\infty} N(t)dt}.$$

После интегрирования имеем

$$t_{med} = t_p + \frac{1}{Z}$$

и, следовательно,

$$Z = \frac{1}{(t_{med} - t_p)}.$$

При проведении практических расчетов в качестве оценки t_{med} используют взвешенную по численности оценку среднего возраста рыб в улове.

Теоретически длина рыб однозначно определяется возрастом (см. уравнение роста фон Берталанффи). Следовательно, смертность связана не только с возрастным, но и с размерным составом улова. Вывод основного уравнения, как и в предыдущем случае, требует выражения для средней длины рыб в улове и, конечно, задания функции возрастных изменений длины L_t. В качестве последней используется уже знакомое уравнение линейного роста фон Берталанффи, а именно

$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)}).$$

Общая длина рыб в улове есть

$$L_{\text{общ}} = F\int_{t_p}^{\infty} L(t)\cdot N(t)dt.$$

Оставляя за рамками промежуточные преобразования, получаем следующее выражение средней длины рыб в улове:

$$L_{med} = \frac{F\int_{t_p}^{\infty} L(t)\cdot N(t)dt}{F\int_{t_p}^{\infty} N(t)dt} = L_{\infty}\cdot\left(1 - \frac{Z}{Z+k}e^{-k(t_p - t_0)}\right). \qquad (2.3.2)$$

Длина рыб в возрасте t_p есть

$$L_{t_p} = L_{\infty}(1 - e^{-k(t_p - t_0)}).$$

Отсюда

$$e^{-k(t_p - t_0)} = \frac{L_{\infty} + L_{tp}}{L_{\infty}}.$$

Проведя соответствующую подстановку в (2.3.2), получим:

$$Z = F + M = \frac{k(L_{\infty} - L_{med})}{L_{med} - L_{tp}}.$$

Здесь L_{med} — средневзвешенная (полученная с учетом численности различных размерных групп) длина рыб в улове, L_{tp} — минимальная длина, k и L_{∞} — параметры уравнения роста фон Берталанффи.

Раздельное оценивание естественной и промысловой смертности

Метод Бивертона — Холта. Располагая оценками общей смертности и одной из ее компонент, легко получить оценку другой компоненты, ведь общая смертность есть сумма естественной и промысловой.

Иногда сами изменения общей смертности могут указывать на ее состав, особенно в случаях, когда такие изменения следуют за изменениями величины промыслового усилия (при постоянстве естественной смертности). Согласно принятым положениям, общий вид связи мгновенного коэффициента промысловой смертности с величиной промыслового усилия описывается уравнением

$$F = c\cdot f,$$

где c — коэффициент пропорциональности, f — величина промыслового усилия.

Если изменения f известны и выражены в стандартных единицах, а соответствующие им изменения промысловой смертности настолько значительны, что приводят к измеримым вариациям общей смертности, то величина этих вариаций позволяет получить раздельные оценки естественной смертности, включая параметр c.

Необходимо сказать, что в практике анализа эксплуатируемых популяций рыб уравнение (2.3.1) не всегда применимо, так как промысел многих видов осуществляется в течение всего года и, таким образом, оказывается растянутым во времени. Варьирование уловов отдельных возрастных групп в течение промыслового сезона заставляет использовать в расчетах среднегодовые оценки.

Общий улов возрастной группы i в год t составит

$$C_{i,t} = F_t \int_0^1 N_{i,t} e^{-(F_t + M)} dt,$$

или

$$C_{i,t} = \frac{N_{t,i}}{F_t + M} \left(1 - e^{-(F_t + M)}\right),$$

где $N_{t,i}$ — численность группы i в начале года t, F_t — коэффициент промысловой смертности в год t.

Через год особи этой возрастной группы будут иметь возраст $i+1$, а общий улов составит

$$C_{t+1,i+1} = \frac{N_{t,i} e^{-(F_t + M)}}{F_{t+1} + M} \left(1 - e^{-(F_{t+1} + M)}\right).$$

В числителе правой части данного уравнения численность группы в начале года $t+1$ выражена с использованием показателя численности $N_{t,i}$ предшествующего периода.

Отношение уловов рыб одного возраста в смежные годы:

$$\frac{C_{t,i}}{C_{t+1,i+1}} = \frac{F_{t+1} + M}{F_t + M} \cdot \frac{(1 - e^{-(F_t + M)})}{(1 - e^{-(F_{t+1} + M)})}.$$

Логарифмируя это выражение и имея в виду, что $F_i = cf_i$ получим:

$$cf_i + M = ln\left[\frac{C_{t,i}}{C_{t+1,i+1}}\right] + ln\left[\frac{(cf_t + M)(1 - e^{-(cf_{t+1} + M)})}{(cf_{t+1} + M)(1 - e^{-(cf_i + M)})}\right]. \qquad (2.3.3)$$

Известными здесь являются величины промыслового усилия f_t, f_{t+1} и среднегодовые уловы $C_{t,i}$, $C_{t+1,i+1}$. Неизвестные — c и M.

Уравнение (2.3.3) решают методом последовательных приближений, полагая на первом шаге, что

$$cf_i + M \approx ln\left[\frac{C_{t,i}}{C_{t+1,i+1}}\right],$$

и находя соответствующие значения M_1 и c_1 по линейной регрессии $ln\left[\frac{C_{t,i}}{C_{t+1,i+1}}\right]$ на f_i.

Подставляя полученные значения в правую часть (2.3.3), строят новую линию регрессии, продолжая этот процесс до тех пор, пока изменения оценок M и c при переходе к следующему приближению не будут меньше заданной наперед погрешности.

Метод Силлимана. Частным по отношению к рассмотренному выше является метод, применимый к ситуациям, когда в истории промысла могут быть выделены два устойчивых периода, различающихся по величине промыслового усилия. При этом уровни промыслового усилия каждого из периодов известны и выражены в стандартных единицах, пропорциональных величине промысловой смертности.

Пусть f_a и f_b — величины промыслового усилия первого и второго периодов, и пусть Z_1 и Z_2 — соответствующие оценки мгновенных коэффициентов общей смертности. Учитывая, что $Z = cf + M$, имеем систему двух уравнений с двумя неизвестными:

$$\begin{cases} Z_1 = cf_a + M \\ Z_2 = cf_b + M, \end{cases}$$

единственное решение которой —

$$c = \frac{Z_1 - Z_2}{f_a - f_b}, \quad M = Z_1 f_a \frac{Z_1 - Z_2}{f_a - f_b}, \quad F_1 = Z_1 - M.$$

Демографические и эмпирические методы

По мере изучения популяций промысловых рыб и накопления информации об их биологических параметрах было установлено, что между некоторыми из них существует постоянная связь, не зависящая от видовой принадлежности. Впервые это было обнаружено английскими исследователями Р. Бивертоном и С. Холтом при изучении промысла некоторых видов рыб Северного моря.

Оказалось, в частности, что между мгновенным коэффициентом естественной смертности M, параметрами уравнения роста фон Берталанффи (k и L_∞) и возрастом (длиной), в котором рыба достигает половой зрелости (t_m, L_m), существуют неизменные соотношения вида

$$\frac{M}{k} = 1{,}5, \quad \frac{L_m}{L_\infty} = 0{,}66, \quad M \cdot T_m = 1{,}65,$$

которые впоследствии получили название *инварианты Бивертона — Холта*. Это дает основание для очень простых оценок естественной смертности, а именно:

$$M = 1{,}5 \cdot k, \quad M = \frac{1{,}65}{t_m}.$$

В дальнейшем соотношения такого рода дополнены другими, например

$$M = \frac{4{,}22}{t_{max}} \quad \text{(уравнение Хёнига)},$$

где t_{max} — предельный возраст рыб в популяции.

Или

$$M = \frac{1{,}521}{t_{50\%}^{0{,}72}} - 0{,}155 \quad \text{(уравнение Рихтера — Ефанова)},$$

где $t_{50\%}$ — возраст, в котором созревают 50% рыб.

Приведенные соотношения иллюстрируют лишь малую часть связей между естественной смертностью и параметрами жизненного цикла. Основанные на них методы принято называть демографическими, или *life history*.

Относящийся к их числу метод Чена — Ватанаби (Chen & Watanabe, 1989) дает наиболее развернутое описание соотношений между смертностью, возрастом полового созревания и темпами роста рыб, что позволяет получать оценки естественной смертности отдельно для молоди и взрослых особей. Модель имеет довольно сложный вид:

$$M(t) = \begin{cases} \dfrac{k}{1 - e^{-k(t-t_0)}}; \ t \le t_{mat} \\ \dfrac{k}{a_0 + a_1(t - t_{mat}) + a_2(t - t_{mat})^2}; \ t \ge t_{mat} \end{cases},$$

$$\begin{cases} a_0 = 1 - e^{-k(t_{mat} - t_0)} \\ a_1 = 1 - ke^{-k(t_{mat} - t_0)} \\ a_1 = -\dfrac{1}{2}k^2 e^{-k(t_{mat} - t_0)}, \end{cases}$$

$$t_{mat} = -\frac{1}{k} ln\left|1 - e^{-kt_0}\right| + t_0,$$

где $M(t)$ — мгновенный коэффициент естественной смертности рыб возраста t; k, t_0 — параметры уравнения Берталанффи (k — сантиметры; t_0 — годы), t_{mat} — возраст полового созревания (годы).

В начале этой главы приведено степенное уравнение, связывающее смертность морских животных с достигнутой массой тела. Оно также может использоваться для получения ориентировочных оценок.

Проверка модели показывает, что она дает удовлетворительные результаты в отношении животных среднего и крупного размера, но постоянно недооценивает смертность рыб на стадии икры и личинки.

Эмпирические регрессии. С развитием вычислительных средств получили распространение статистические регрессионные методы, базирующиеся на результатах анализа больших массивов данных. К ним относится так называемая эмпирическая регрессия Паули (1980), полученная в ходе статистического анализа биологических параметров объединенной выборки, включающей несколько сот видов рыб, существующих в различных условиях.

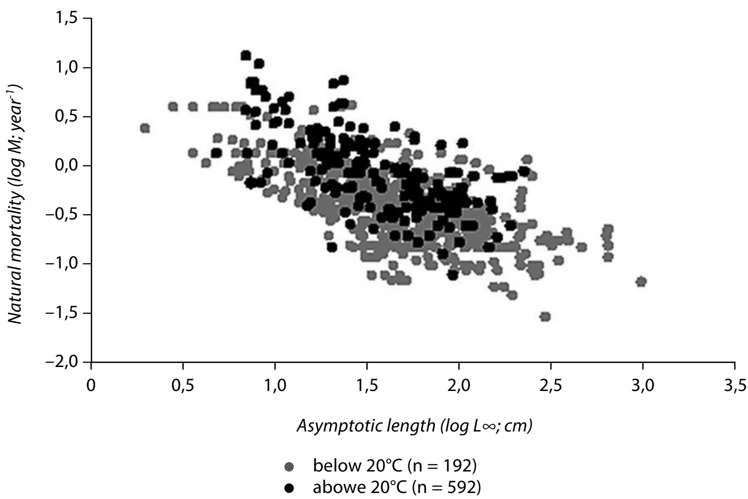


Рис. 2.14. Эмпирическая регрессия Паули

Соответствующее этой регрессии поле точек представлено на рис. 2.14. Итоговое уравнение связывает десятичный логарифм мгновенного коэффициента естественной смертности (размерности год$^{-1}$) с параметрами уравнения фон Берталанффи (L_∞, k) и среднегодовой температурой среды обитания T (°С):

$$lgM = -0{,}0066 - 0{,}279\ lg(L_\infty) + 0{,}6543\ lg(k) + 0{,}4634\ lg(T^0).$$

3

ВОСПРОИЗВОДСТВО ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ. ТЕОРИЯ ПОПОЛНЕНИЯ

Пополнение популяций рыб новыми особями включает в себя ряд процессов, берущих начало от гаметогенеза и продолжающихся нерестом, инкубацией икры, вылуплением личинок, их превращением в мальков, которые, становясь взрослыми, замещают собой (пополняют) существующее нерестовое стадо рыб. Многообразие форм размножения рыб проявляется в том, что каждый из этих процессов характеризуется собственной продолжительностью и ритмикой и по-разному проявляется в различных экологических условиях.

Зрелые гонады самок разных видов могут содержать от сотен до тысяч и даже миллионов икринок. Эта величина отражает *индивидуальную* (или абсолютную) *плодовитость* (ИП) самок вида — показатель их общей воспроизводительной способности. Показателем, характеризующим эффективность продуцирования половых продуктов отдельной самкой, является *относительная плодовитость* (ОП), то есть количество икринок, приходящееся на единицу массы тела. И индивидуальная, и относительная плодовитость меняются с возрастом. ИП практически линейно возрастает с увеличением массы самки. Относительная плодовитость — более консервативный показатель, ее изменения не столь заметны и происходят главным образом из-за возрастных изменений физиологического состояния самок, отражающегося на качестве половых продуктов, размерах икринок, их жизнеспособности.

Популяционная плодовитость (ПП) — общее количество отложенной и оплодотворенной икры. Ее величина, помимо индивидуальной плодовитости, определяется общей численностью нерестящихся рыб, их возрастным и размерным составом. ПП можно считать исходной численностью нарождающихся генераций.

В ихтиологии понятие плодовитости не тождественно понятию рождаемости из-за крайне высокой изменчивости процессов выживания рыб на ранних стадиях жизни. Малое количество отложенной популяцией икры может дать начало урожайной генерации (возрастному классу), и наоборот, бедная генерация может сформироваться из очень высокой начальной численности. Наблюдаемые год от года колебания численности нарождающихся возрастных классов у некоторых видов измеряются порядками величин. У трески или сельди, например, урожайные поколения могут превышать слабые в десятки и даже сотни раз. Эти колебания (флуктуации) оказывают заметное (в ряде случаев решающее) влияние на динамику общей численности популяции и как следствие — на результаты промысла (рис. 3.1).

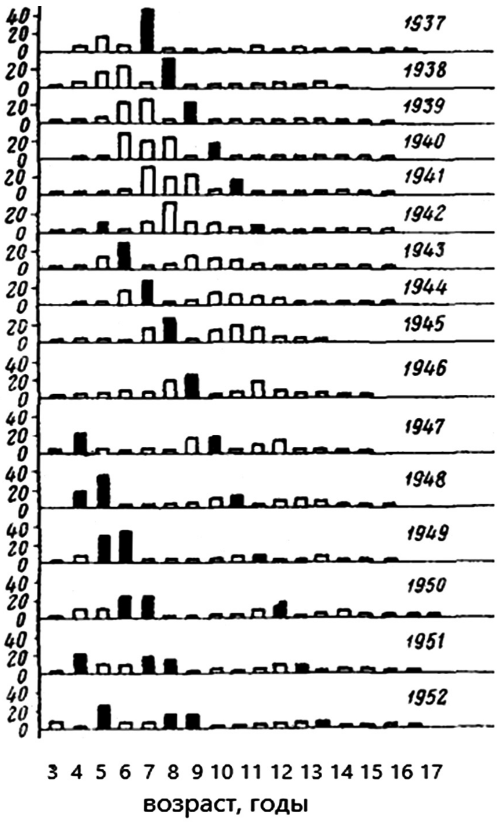


Рис. 3.1. Динамика возрастного состава состав нерестового стада норвежской сельди; черные столбики — урожайное поколение (Никольский, 1974)

Межгодовые изменения рождаемости рыб определяются условиями, влияющими на выживание особей генераций в период жизни, берущий начало от выхода личинок и завершающийся их превращением в мальков. Общая продолжительность этого периода, как правило, не превышает одного года, а его наиболее острые фазы (фазы массовой гибели, или критические) ограничены первыми неделями жизни. Они включают такие важные с точки зрения выживаемости фазы развития, как, собственно, вылупление личинок, их переход на внешнее питание, иногда — стадию морфогенеза, характерного для ранней молоди плоских рыб в моменты их оседания на грунт.

Масштабы гибели значительно снижаются к моменту превращения личинок в мальков, когда заканчивается формирование всех морфофизиологических и поведенческих адаптаций, свойственных взрослым рыбам. К концу первого года жизни, как правило, численность возрастного класса оказывается сформированной, то есть пропорциональной величине будущего пополнения, состоящего из особей данной генерации.

3.1. Система отношений плотностной регуляции у рыб

Имеются ли общие закономерности, присущие процессам формирования урожайности отдельных возрастных классов рыб?

Попытки решения этой проблемы (ключевой для понимания природы популяционных изменений) длительное время сводились к поиску решающего фактора, действием которого можно было бы объяснить особенности смертности ранней молоди. В истории посвященных этому исследований можно найти немало примеров значительного влияния на выживаемость молоди физиологических (наличие эмбриональных уродств и отклонений в развитии), абиотических (температура, содержание кислорода, течения и др.) и биотических (обеспеченность пищей, конкуренция, хищничество и др.) факторов. Было получено множество интересных результатов, однако общая цель проведенных исследований осталась недостижимой. Их результаты не смогли устранить высокую неопределенность в истолковании природы межгодовых изменений урожайности пополнения.

Одновременно с поисками решающего фактора продолжалось изучение особенностей самого процесса смертности. Результаты экспериментальных и теоретических исследований (Ricker, 1954; Le Cren, 1958; Houde, 1987; Jones, 1989; Rose et al., 2001; Stige et al., 2013 и др.) показывали, что его общим свойством является наличие элементов естественной регуляции, которая проявляется в форме плотностного контроля темпов отмирания и роста рыб в период формирования урожайности отдельных возрастных классов.

Как отмечалось выше, связь смертности молоди с плотностью обычно возникает при каннибализме, в результате внутрипопуляционных взаимодействий между родительским стадом и продуцируемой им молодью. Обилие молоди и степень ее выедания непосредственно определяются численностью родителей: чем она выше, тем больше молоди, но тем сильнее воздействие родителей, тем заметнее связь смертности с плотностью когорты.

В действительности каннибализм (и подобное ему хищничество) является достаточно специфическим механизмом, порождающим зависимость смертности (и роста) молоди рыб от их плотности. Данные многочисленных исследований свидетельствуют о том, что плотностная регуляция имеет общий характер и является наиболее устойчивым феноменом, свойственным процессу выживания рыб на ранних стадиях жизни. Отношения плотностной регуляции возникают и при пищевой конкуренции, и при воздействиях хищников, привлекаемых обилием корма. Механизмами ее возникновения могут быть действие метаболитов, накапливаемых в плотных кладках икры или скоплениях личинок, дефицит кислорода, недостаток убежищ и многие другие причины, сопровождающие жизнь в условиях высокой скученности и при ограниченной способности к выбору подходящих условий.

В большинстве случаев связь между смертностью организмов и их обилием возникает опосредованно в результате биотических взаимодействий, ход которых в той или иной мере определяется численностью участвующих в них видов. Будучи элементом биотического сообщества, популяция не только испытывает влияние со стороны своего окружения, но и оказывает влияние на это окружение, а следовательно, и на саму себя. В результате формируется система обратных связей, главным звеном в которой выступает численность (плотность) популяции. Эти связи можно назвать системой отношений плотностной регуляции, действие которой приводит к тому, что *любое увеличение популяции немедленно ведет к изменениям основных биологических процессов: оно компенсируется возрастанием смертности (от голода, выедания хищниками, переуплотнения и др.), замедлением роста, снижением активности* (рис. 3.2).

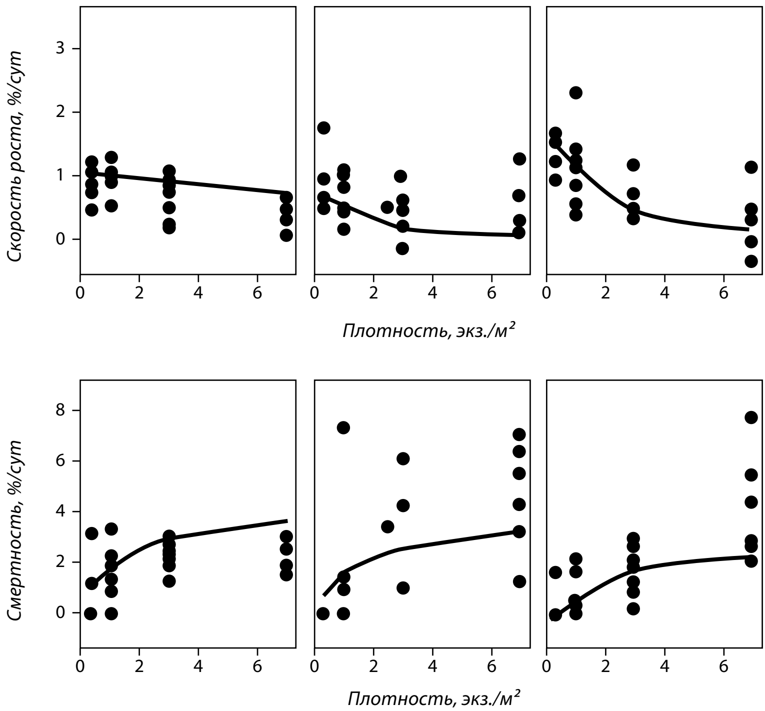


Рис. 3.2. Связь между плотностью (экз./м^2) популяций американской палии (S. fontinalis) из трех канадских ручьев с удельным приростом массы тела (верхний ряд) и суточной смертностью (Matte et al., 2019)

Действие плотностной регуляции затухает по мере развития молоди и сокращения ее численности. Но даже непродолжительная по времени связь смертности с плотностью способна оказывать существенное влияние на ход популяционных изменений, поскольку приводит к формированию определенных количественных соотношений в системе родители — потомки.

Объяснением этих отношений может служить простое логическое утверждение: связь скорости отмирания особей некоторой группы (например, генерации рыб) с ее численностью всегда приводит к возникновению связи между численностью группы в произвольно взятый момент времени и ее начальной численностью. А поскольку начальная численность генерации определяется численностью родителей, плотностная регуляция смертности всегда будет приводить к возникновению связи в системе родители — потомки.

В ихтиологии вместо термина потомство используют термин пополнение. Пополнение — нейтральный термин в отношении возраста: им обозначают генерацию рыб в некотором возрасте (сеголетки, годовики, двухгодовиков и др.), а в более строгом смысле — молодых рыб, входящих в состав нерестового стада.

Связь в системе запас — пополнение способна сама по себе порождать значительные флуктуации урожайности отдельных возрастных классов рыб, приводя в ряде случаев к сложной динамике популяции, обусловливаемой действием механизмов авторегуляции. Такая динамика называется эндогенной, она проявляется в форме автоколебаний численности и биомассы рыб даже при постоянных условиях существования. Реальные условия жизни накладываются на автоколебательный ритм самой популяции в виде случайных воздействий, формируя наблюдаемое сложное поведение популяционной системы.

У разных видов рыб и в различных экологических условиях смертность и рост могут чрезвычайно сильно зависеть от плотности или зависеть от нее слабо и даже совсем не зависеть. Соответственно, будет по-разному проявляться связь между родительским стадом и продуцируемым потомством, и столь же по-разному будет ощущаться действие внутренних эффектов в наблюдаемой картине популяционных изменений. Корректная интерпретация этой картины невозможна без анализа внутренней, или эндогенной, ритмики, что, в свою очередь, невозможно без анализа соотношений в системе запас — пополнение.

3.2. Кривые воспроизводства и эндогенная ритмика в динамике популяционных систем

Канадский исследователь У. Рикер (Ricker, 1954) сделал попытку обосновать форму таких взаимоотношений, используя для этого графическое представление зависимости между величинами родительского стада и порождаемого им дочернего стада рыб. Этот график он назвал *кривой воспроизводства*. Ее общий вид обосновывается следующими соображениями:

1. Кривая воспроизводства должна проходить через начало координат.

2. Кривая не может полностью располагаться выше или ниже биссектрисы координатного угла (45-градусной линии), поскольку в первом случае родительский запас будет продуцировать бóльшую

по величине дочернюю популяцию и этот рост никогда не остановится, а во втором — численность дочерней популяции будет непрерывно снижаться, приближаясь с течением времени к нулю.

3. Хотя темп воспроизводства популяции должен непрерывно снижаться по мере возрастания ее плотности, сама по себе величина дочернего стада в некотором диапазоне величин запаса должна превышать его, так как в противном случае (например, кривая в какой-то своей части совпадает с биссектрисой координатного угла) популяция рано или поздно прекратит свое существование в результате неблагоприятных случайных воздействий.

4. Кривая в своей правой части никогда не сможет пересечь ось абсцисс даже при высоких уровнях запаса, поскольку воспроизводство не прекращается даже при избыточной численности популяции.

Таким образом, *рикеровская кривая воспроизводства* должна иметь куполообразный вид: в области низких значений родительского запаса она должна находиться над биссектрисой координатного угла, затем пересекать ее (переходить точку замещающего уровня), после чего асимптотически приближаться к оси абсцисс.

Биссектриса координатного угла представляет собой условную границу воспроизводства. Это — замещающий уровень, при котором родительская популяция продуцирует равную самой себе дочернюю популяцию. Заметим, что популяция, воспроизводство которой характеризуется способностью к строгому замещению самой себя, оказывается лишенной каких бы то ни было механизмов регуляции. Она не способна к существованию в переменных условиях, поскольку любое случайное снижение численности будет иметь необратимый характер, приводя в конечном итоге к гибели популяции.

На рисунке 3.3 представлен ряд кривых, отвечающих положениям У. Рикера. Для разных популяций такие кривые могут отличаться положением купола и наклоном ветвей. В соответствии с этим будет иметь место различное проявление автономных эффектов в динамике популяционного обилия. В этом легко убедиться, использовав для примера популяцию рыб, жизненный цикл которых ограничен одним годом (популяция с неперекрывающимися поколениями). Родительская популяция данного года (запас) продуцирует потомство, которое ровно через год превратится в следующую родительскую популяцию, дочернюю по отношению к популяции данного года.

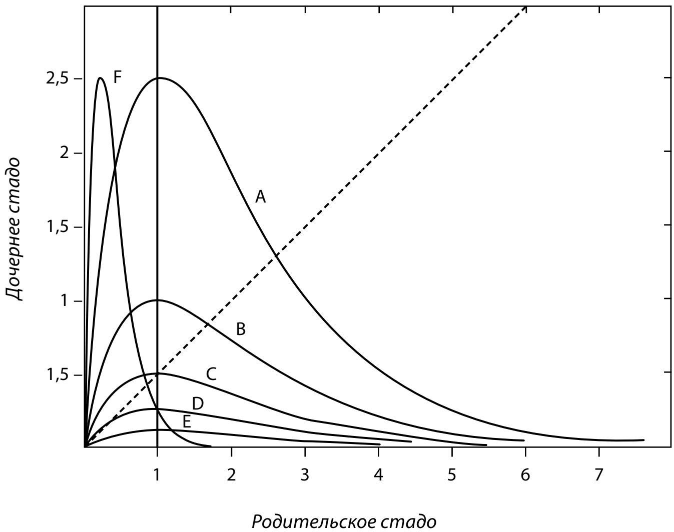


Рис. 3.3. Кривые воспроизводства Рикера. Пунктирная линия соответствует замещающему уровню воспроизводства

Динамику численности такой популяции несложно воспроизвести: задав на оси абсцисс произвольную начальную численность родителей и определив по кривой численность дочерней популяции (то есть численность родительского стада год спустя), по этой численности определить численность следующей дочерней популяции и т. д.

Численность популяции в последовательные годы можно нанести на график, получив, таким образом, развернутую во времени картину динамики, обусловленной только внутренними (автономными) свойствами, лежащими в основе воспроизводства популяционной системы. Наблюдаемая картина — это *эндогенная ритмика* популяционной системы.

Проследить поведение популяции можно проще — с помощью диаграммы, называемой лестницей Ламерея. Кривая воспроизводства популяции с неперекрывающимися поколениями, по сути, отображает соотношение между состоянием популяции в данный и последующий моменты времени, то есть является графиком рекуррентной функции вида $N_{t+1} = f(N_t)$.

На рисунке 3.4 показан способ нахождения значений N_t в последовательные моменты времени.

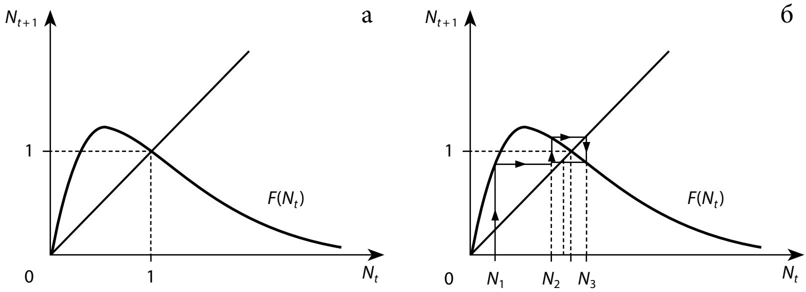


Рис. 3.4. Определение равновесного состояния в дискретной модели популяции с неперекрывающимися поколениями: а — равновесное состояние, б — диаграмма Ламерея

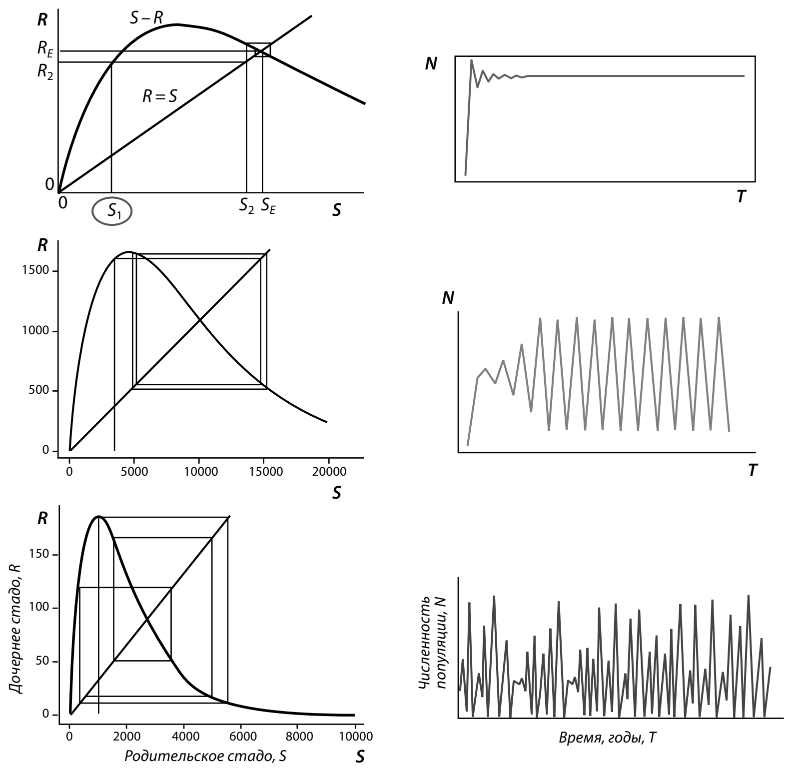


Рис. 3.5. Кривые воспроизводства и соответствующая им динамика популяционной системы: верхний ряд — затухающие автоколебания, средний — гармонический цикл, нижний — хаотическое поведение. Верхний рисунок: S_1, S_2 — начальная и последующая величины запаса, $S = R$ — линия замещающего уровня

Пусть в начальный момент времени $N = N_0$; $f(N_0) = N_1$ задает значение численности в последующий момент времени $t = 1$. Величина N_1, в свою очередь, определяет значение $F(N_1) = N_2$ и т. д.

На рисунках 3.4, б и 3.5 (верхний график) изображены случаи, когда траектория сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания. На двух нижних графиках рисунка 3.5 показаны развернутые во времени траектории поведения систем, воспроизводство которых описывается кривыми с крутым наклоном в правой части и выраженным куполом.

Заметим, что положения, использованные У. Рикером для обоснования вида кривой воспроизводства, хотя и носят общий характер, непосредственно применимы к достаточно узкому классу объектов, а именно — к популяциям рыб с неперекрывающимися поколениями, подобных, например, горбуше или снетку, характеризующихся моноциклией, постоянной скоростью роста и фиксированным периодом полового созревания.

Для большинства видов рыб с высокой изменчивостью скорости роста и полового созревания характерна сложная организация процессов воспроизводства с перекрыванием поколений, участвующих в размножении в отдельные календарные годы. В этих случаях средством анализа автономных механизмов популяционной динамики являются ***кривые пополнения*** — графики, интерпретирующие *связь между численностью родителей и величиной порождаемого ими потомства в произвольно взятом возрасте*. Построение таких кривых на основе эмпирических данных не всегда возможно (об этом см. ниже), поэтому важное значение придается аналитическому исследованию вида связи в системе родители — потомки, проводимому на математических моделях (моделях теории пополнения).

Модели пополнения охватывают не весь цикл воспроизводства, а лишь период (включая стадии плотностного контроля), важный с точки зрения формирования урожайности появляющихся на свет генераций. У большинства видов рыб этот период ограничивается первым годом жизни, иногда первыми месяцами жизни, когда закладывается мощность возрастного класса и его будущая роль в составе промыслового или родительского стада.

Сами по себе модели пополнения не способны воспроизводить автономную ритмику популяционных изменений, но могут быть использованы как базовый элемент общих моделей популяционных систем, дополненный описаниями выживания и роста рыб вне ювенильных стадий, процессов формирования нерестового стада и общего фонда откладываемой икры. Такие модели, как и кривые воспроизводства, способны воссоздавать автономную ритмику популяций, не зависящую от воздействий внешних факторов, но оказывающую влияние на реально наблюдаемую картину популяционных изменений.

3.3. Теория пополнения: модели пополнения Рикера и Бивертона — Холта

Как уже отмечалось, суть теории пополнения может быть выражена очень просто. Если смертность функционально связана с численностью генерации рыб, то есть

$$M = \xi(N),$$

тогда для любого t численность генерации $N(t)$ будет представлять собой функцию ее начальной численности:

$$N(t) = \gamma(N_0). \qquad (3.1)$$

Будем называть пополнением R сформировавшуюся за некоторый период T (T — $const$) численность возрастного класса $R = N(T)$. То есть уравнение (3.1) можно переписать в виде

$$R = \gamma(N_0).$$

Начальная численность возрастного класса определяется величиной родительского запаса S. В простейшем случае

$$N_0 = \lambda \cdot S,$$

где λ — параметр, имеющий смысл средней плодовитости самок, деленной на их долю в родительском стаде.

Выражая N_0 через величину родительского стада S, получим

$$R = \gamma(\lambda \cdot S),$$

или

$$R = f(S).$$

Задачей теории пополнения является нахождение вида функции f.

Очевидно, что вид этой функции будет в первую очередь определяться математической интерпретацией механизмов плотностного контроля, а в более общем смысле — предположениями, лежащими в основе модели динамики генерации в период формирования пополнения $[0, T]$.

Модель У. Рикера следующим образом определяет связь между запасом и пополнением:

$$R = aSe^{-bS},$$

где S — величина родительского стада (запас), R — численность продуцируемого потомства (пополнение), a и b — параметры.

Графиком этой функции является куполообразная кривая, подобная рассмотренным выше кривым воспроизводства. В общем случае биссектриса координатного угла на плоскости графика отсутствует из-за очевидных различий между величинами родительского запаса и его потомства, учитываемого в произвольном возрасте.

Несложные выкладки позволяют определить следующие характеристики: величину запаса, продуцирующую максимальное пополнение, и саму величину максимального пополнения. Производная функции Рикера есть

$$R' = (1 - bS)\,ae^{-bS}.$$

Отсюда, запас, продуцирующий максимальное пополнение:

$$S_{max} = \frac{1}{b}.$$

Максимальное пополнение:

$$R_{max} = \frac{a}{b \cdot e}.$$

Заметим, что для модели воспроизводства, имеющей дело с частными случаями, когда речь идет о последовательных изменениях родительского запаса в смежные годы, можно определить координату точки пересечения кривой с биссектрисой координатного угла (замещающий уровень запаса), наклон кривой (производную функции) в этой точке, наконец, величину запаса, соответствующую максимальному устойчивому улову.

В основе модели пополнения У. Рикера лежит известное уравнение смертности рыб, модифицированное с учетом действия эффектов плотности. Предполагается, что в течение периода формирования пополнения (T — *const*) смертность рыб пропорциональна начальной численности когорты:

$$\frac{dN_t}{dt} = -(\alpha \cdot N_0 + \beta)\,N_t, \tag{3.2}$$

где N_t — текущая численность генерации, N_0 — ее начальная численность, α и β — постоянные коэффициенты.

Выражение в скобках в правой части данного уравнения $(\alpha \cdot N_0 + \beta)$ есть не что иное, как мгновенный коэффициент смертности ($M_{[0,\,T]}$), который, как видим, пропорционально возрастает с увеличением начальной численности когорты.

График функции $M_{[0,\,T]} = \alpha \cdot N_0 + \beta$, представленный на рисунке 3.6, говорит о том, что смертность возрастает пропорционально начальной численности когорты и включает в себя следующие компоненты: $\alpha \cdot N_0$ — коэффициент *компенсаторной* (то есть зависящей от плотности) смертности и β — коэффициент *депенсаторной* (то есть не зависящей от плотности) смертности, например физиологической или определяемой действием абиотических факторов.

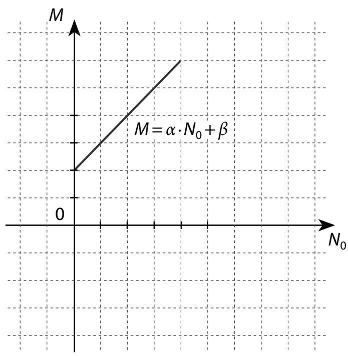


Рис. 3.6 (пояснения в тексте)

Очевидно, что к концу периода формирования пополнения численность когорты составит

$$R = N_T = e^{-\beta T} \cdot N_0 \cdot e^{-\alpha N_0 T}.$$

Выразив начальную численность когорты через величину родительского стада $N_0 = \lambda \cdot S$ и объединив постоянные коэффициенты ($\lambda, \beta, \alpha, T$), получим формулу Рикера:

$$R = \alpha S\, e^{-\beta S}.$$

Графиком этого уравнения является куполообразная кривая с ниспадающей правой ветвью (рис. 3.7, а).

Параметры функции Рикера, выраженные через коэффициенты исходного уравнения, есть

$$a = e^{-\beta T},$$

$$b = \lambda \cdot a \cdot T.$$

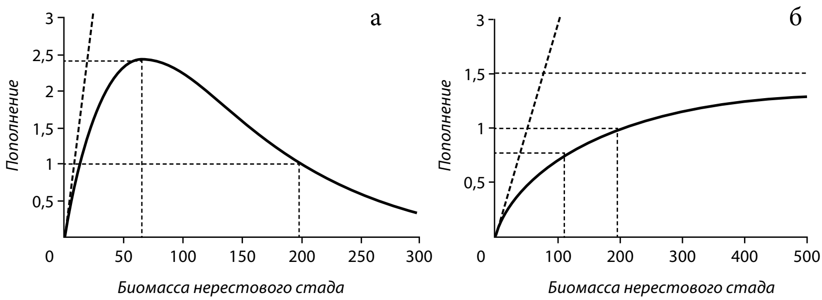


Рис. 3.7. Кривые пополнения Рикера (а) и Бивертона — Холта (б). На графиках пополнения отсутствует биссектриса координатного угла. Размерность осей зависит от возраста пополнения

Исходные предпосылки модели Рикера (уравнение 3.2) соответствуют такой гипотетической ситуации, когда мгновенный коэффициент смертности на отрезке [0, T] определяется лишь значением N_0. Как справедливо полагал сам У. Рикер, описанная ситуация может иметь место в тех случаях, когда основной причиной массовой гибели молоди является каннибализм или выедание хищниками с интенсивностью, прямо пропорциональной начальной численности когорты.

В действительности подобные механизмы регулирования численности нарождающихся генераций весьма специфичны и лишь в отдельных случаях определяют урожайность пополнения (Csirke, 1980).

Несмотря на то, что на процессах формирования урожайности пополнения сказываются и хищничество, и каннибализм, чаще всего основной причиной смертности молоди рыб являются различные проявления голодания (Никольский, 1974; Houde, 1978 и др.).

Это обстоятельство неявно учитывается другой моделью (Бивертон и Холт, 1969), в которой длительность периода формирования пополнения T (периода уязвимости, критического) полагается прямо пропорциональной N_0, а мгновенный коэффициент смертности на отрезке времени [0, T] — постоянным. Такие предположения также приводят к уравнению Рикера, однако полученный результат, несмотря на попытку описания более реальной ситуации, обесценивается предположением о постоянстве смертности.

Модель Бивертона — Холта. Учет фактора голодания можно осуществить, связав величину мгновенного коэффициента смертности молоди не с начальной, а с текущей численностью когорты. Исходная модель в этом случае принимает вид

$$\frac{dN_t}{dt} = -(\alpha \cdot N_t + \beta)\, N_t, \tag{3.3}$$

а ее исследование приводит к следующему уравнению, связывающему численность генерации в конце периода T с ее начальной численностью:

$$R(N_0) = \frac{\beta}{(\alpha + \beta \cdot N_0) \cdot e^{\beta T} - \alpha}.$$

И, соответственно, получаем уравнение связи между запасом и пополнением в предположении, что $N_0 = \lambda \cdot S$ (Бивертон и Холт, 1969):

$$R(S) = \frac{\beta}{\left(\alpha + \frac{\beta}{\lambda} \cdot S\right) \cdot e^{\beta T} - \alpha},$$

или

$$R(S) = \left(\mathrm{A} + \frac{B}{S}\right)^{-1}, \tag{3.4}$$

где

$$A = \frac{\beta}{\alpha} \cdot (e^{\beta T} - 1), \quad B = \frac{\beta}{\lambda} \cdot e^{\beta T}.$$

Графиком монотонной дробно-линейной функции (3.4) является дуга гиперболы, исходящая из начала координат и приближающаяся к горизонтальной асимптоте:

$$A = \frac{\beta}{\alpha} \cdot (e^{\beta T} - 1) \text{ (рис. 3.7, б).}$$

Такой вид функции предполагает, что величина пополнения остается неизменной при неограниченном возрастании запаса. Наблюдаемые данные, однако, чаще всего соответствуют таким кривым пополнения, которые характеризуются наличием ниспадающей правой ветви. «Можно представить, что с увеличением степени зависимости от плотности кривая будет вначале почти прямой линией, затем, постепенно изгибаясь, образует купол…» — писал известный британский ихтиолог Д. Кушинг (Cushing, 1980). Таким образом, более обоснованные, чем в модели Рикера, предпосылки второй модели (С. Бивертона и Р. Холта, уравнение 6.3) приводят к менее реальной форме кривой.

В последующем были предприняты многочисленные попытки устранить это противоречие за счет разработки теоретической модели, имеющей универсальный характер. В качестве примера можно привести модель Кушинга (Cushing and Harris, 1973), где предложено использовать зависимость

$$R(S) = a \cdot S^b,$$

параметр которой (коэффициент b) отражает степень проявления плотностных эффектов, связанных, прежде всего, с величиной индивидуальной плодовитости.

Шепардом (Shepherd, 1982) получено обобщенное уравнение, включающее все три рассмотренные выше зависимости:

$$R(S) = \frac{aS}{1 + \left(\frac{S}{k}\right)^b}.$$

Свойства модели Шепарда существенно зависят от параметра b: при $b > 1$ эта зависимость имеет форму кривой Рикера, при $b = 1$ она становится идентичной модели Бивертона — Холта, а при $b < 1$ ведет себя аналогично модели Кушинга.

К сожалению, являясь формальным обобщением, модель Шепарда (как, впрочем, и модель Кушинга) не рассматривает прямо и непосредственно биологические механизмы, обусловливающие вид итогового уравнения.

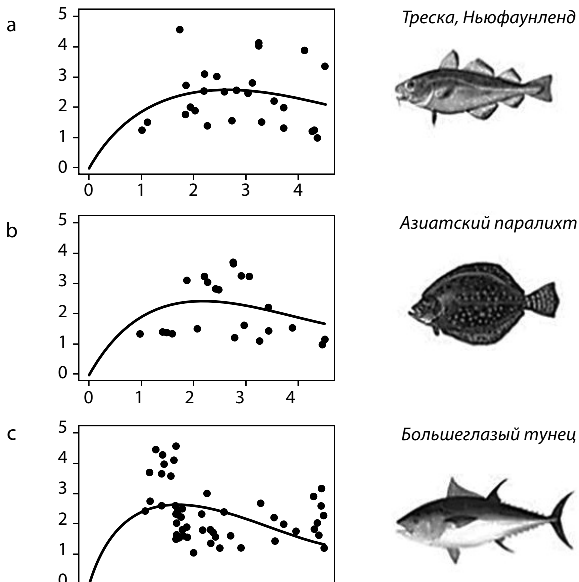


Рис. 3.8. Эмпирические данные, выраженные в стандартизированной форме, оценки и теоретические кривые запас — пополнение для некоторых популяций морских рыб

Надо сказать, что теоретическая интерпретация процессов пополнения во многом затрудняется плохо устранимыми неопределенностями, возникающими при верификации моделей на основе имеющейся статистики (рис. 3.8). Это объясняется рядом причин:

– высокой изменчивостью пополнения вообще, независимо от запаса;
– погрешностями исходных оценок, которые возникают из-за коротких рядов наблюдений и ошибок методов измерений;
– наконец, влиянием промысла, значительно сокращающего область естественных изменений величины запаса и препятствующего тем самым получению полноценной статистики.

Заметим в этой связи, что сам по себе разброс эмпирических точек на графиках соотношений между запасом и пополнением несет в себе информацию, которая может оказаться полезной для понимания роли внешних факторов в воспроизводстве рыб. Не вдаваясь в детали, отметим, что их влияние можно обнаружить, исследуя динамику остатков (то есть различий между предсказываемыми моделью и реальными оценками пополнения) и связывая ее с изменениями параметров модели. Целью подобных исследований является выявление связи между параметрами, отображающими характеристики демографических процессов (прежде всего смертности), и показателями среды, а средством — сама модель пополнения, позволяющая восстанавливать динамику параметров по реальным и расчетным оценкам запаса и пополнения.

Актуальной задачей остается создание обобщенной модели пополнения, лишенной противоречий и имеющей надлежащее теоретическое и эмпирическое обоснование. К настоящему времени выполнено множество попыток разработки модели, обладающей универсальными свойствами, хотя не утратили своего значения и классические модели Рикера и Бивертона — Холта. В ряде случаев они входят в качестве составных частей в более сложные модели, учитывающие наряду с процессами контролируемой плотностью смертности и процессы роста рыб, также играющие важную роль в динамике пополнения промыслового стада рыб.

3.4. Оценка параметров моделей Рикера и Бивертона – Холта

Очевидным преимуществом классических моделей пополнения является ясность их исходных предпосылок, а также простота параметризации (если не принимать в расчет усилия по оценке собственно величины запаса и пополнения).

Когда имеются ряды значений, характеризующих динамику запаса (S_i) и продуцируемого им пополнения (R_i), параметры моделей могут быть определены по оценкам коэффициентов линейных регрессий следующего вида.

Для модели Рикера —

$$ln\frac{R_i}{S_i} = ln(a) - b \cdot S_i,$$

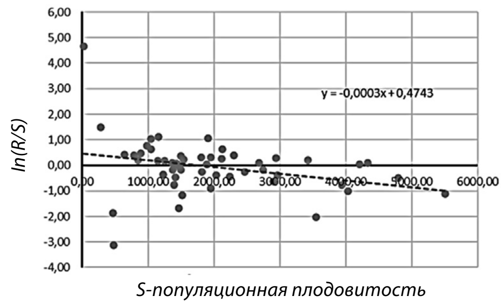
для модели Бивертона — Холта —

$$\frac{1}{R_i} = A + B \cdot \frac{1}{S_i}.$$

Приведенные выражения получены путем линеаризации итоговых моделей пополнения: за счет логарифмирования (модель Рикера), использования величин, обратных правой и левой частям уравнения (модель Бивертона — Холта).

Примеры параметризации представлены на рисунке 3.9.

а



б

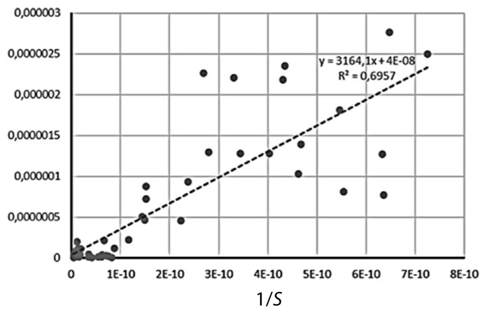


Рис. 3.9. Примеры параметризации моделей пополнения Рикера (а) и Бивертона — Холта (б) на основе оценок, относящихся к популяциям судака (а) и ерша (б) Псковско-Чудского озера

4

АНАЛИЗ ПРОМЫСЛА

Временем зарождения научной теории динамики промыслового стада рыб является рубеж XIX и XX вв., когда практика рыболовства стала настойчиво выдвигать задачи количественного обоснования соотношений между величинами рыбных ресурсов и интенсивностью рыболовства. Промышленность перестали удовлетворять простые умозрительные заключения о причинах наблюдаемых колебаний численности рыб. Возникла необходимость точного определения возможного предела увеличения вылова.

Заметим, что рыболовство является не только значимым фактором, влияющим на состояние популяций рыб, но и основным источником информации об их свойствах, проявляющихся в реакциях на управляемые воздействия. Не случайно в основу разработки теории динамики популяций рыб положены представления, рожденные в ходе осмысления результатов промысла. Поскольку непосредственные измерения популяций крайне затруднены или требуют очень больших вложений, суждения о популяционной системе приходится делать по признакам, присутствующим в результатах промысловой деятельности в виде набора данных о величине и составе улова, интенсивности и характере промысла и т. п.

Как уже отмечалось, использование косвенных методов для изучения объектов, подобных популяциям рыб, требует предварительного создания идеального образа объекта, отображаемого в форме математической модели, которая позволяет связать измеряемые данные в единую систему с оценками, относящимися к объекту в целом.

Математическая модель, как идеальное представление о свойствах популяции и ее ответах на промысловые воздействия, выступает как теория, задачей которой является проверка правильности высказанных гипотез и исходных предпосылок. Для этого теорию развивают, чтобы получить возможно более четкие выводы, представленные в форме, позволяющей сопоставить их с объективными фактами.

Одной из общих гипотез, положенных в основу разработки теории динамики промыслового стада рыб, явилось утверждение, согласно которому при постоянстве условий жизни популяция неизменно приходит в состояние *равновесия*. В 1931 г. английский ихтиолог Е. С. Рассел описал условия равновесия популяции в виде простого и ясного отношения первичных факторов популяционных изменений: *биомасса промыслового стада остается неизменной, если величина убыли запаса вследствие отмирания рыб под действием естественных и промысловых причин равна величине его прироста, обусловливаемого размножением и ростом особей.*

Еще раньше мысль о том, что стремление к равновесию характерно для популяций, облавливаемых с постоянной интенсивностью, была высказана российским ученым Федором Ильичом Барановым (1918), предложившим модель, названную им формальной теорией жизни рыб.

4.1. Формальная теория жизни рыб

Эта теория представляет собой простую и ясную модель эксплуатируемой популяции, которая имеет общее аналитическое решение. Она рассматривает популяцию, существующую в изолированном водоеме, где отсутствуют резкие колебания гидрологических факторов, эпизоотии и другие случайные явления, вызывающие изменения в составе рыбного населения.

На водоеме ведется рыболовство с постоянной интенсивностью, поддерживаемой в течение длительного времени. Размножение рыб происходит непрерывно так, что в каждый момент времени в водоем поступают новые выводки (генерации) мальков одинаковой численности.

В любой момент времени население водоема будет состоять из групп рыб последовательно увеличивающегося возраста; при этом длина рыб будет непрерывно изменяться от одной группы к другой, а число рыб будет постепенно уменьшаться с возрастанием их длины (возраста). Откладывая по оси абсцисс возраст рыб, а по оси ординат их число, получим **кривую смертности** (рис. 4.1).

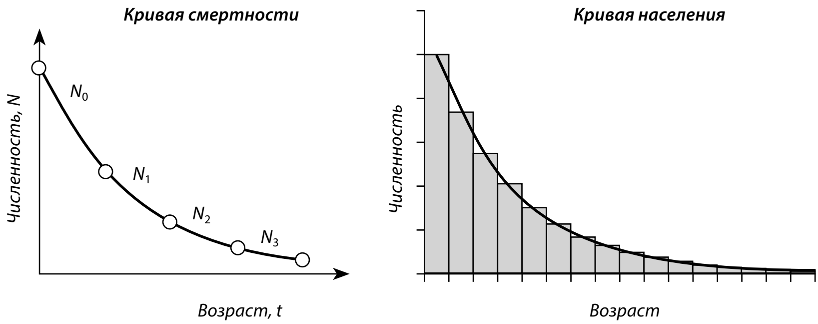


Рис. 4.1. Кривая смертности (слева) и кривая, характеризующая состав населения (кривая населения, справа)

Если для какого-то момента определить распределение рыб разной длины в водоеме и построить соответствующую **кривую населения** (размерного состава популяции), легко убедиться, что эта кривая населения окажется тождественной кривой смертности. Таким образом, если рыбное население водоема находится в состоянии равновесия, кривая смертности тождественна кривой населения.

Если предположить, что рыболовство производится орудиями типа невода или трала, а рыбы промысловых размеров распределены по водоему равномерно, тогда кривая распределения рыб в улове (**кривая улова**) будет характеризовать население (размерное распределение) рыб промыслового размера в водоеме. Кривая улова распадается на две основные части: ее левая часть отражает то, что мелкие рыбы, захваченные орудием, частью проскальзывают сквозь ячею. Однако с увеличением длины их доля в составе улова последовательно возрастает. Правая же часть кривой, начиная с некоторой точки, соответствующей длине рыб L, подобна кривой населения (ординаты ее пропорциональны соответствующим ординатам кривой населения, см. рисунок 4.2, левый график). При логарифмировании график правой части кривой превратится в прямую с отрицательным наклоном. Величина этого наклона даст оценку общей смертности в силу тождественности кривой смертности и кривой населения (раздел 2.3).

При рассмотрении смертности предполагается, что естественная убыль зависит от внешних, случайных причин, не имеющих ничего общего с физическим состоянием, а следовательно, и с возрастом рыб. Что касается убыли от вылова, то она также не зави-

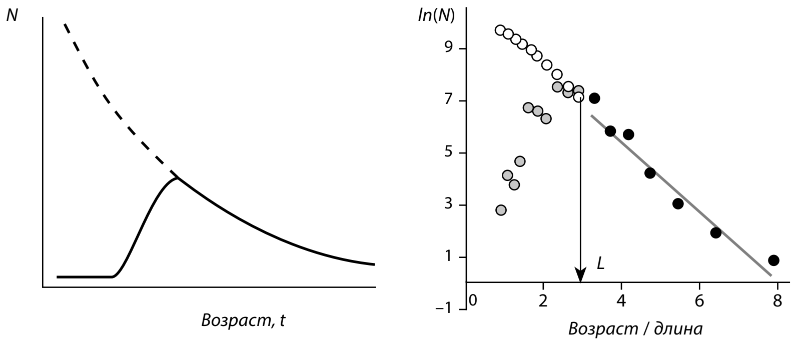


Рис. 4.2. Кривая улова в обычном
(левый график, сплошная линия) и логарифмированном виде

сит от возраста, пока мы рассматриваем ту часть улова, которая характеризует состав рыб, полностью доступных промысловым орудиям.

Формальная теория жизни рыб впервые использовала дифференциальное уравнение для описания процесса изменения численности поступающих в водоем генераций за элементарно малый промежуток времени, а именно:

$$\frac{dn}{dt} = -k_1 \cdot n,$$

где k_1 — мгновенный коэффициент смертности, одинаковый для всех групп.

Его решение:

$$n = C \cdot e^{-k_1 t},$$

где C — постоянная интегрирования.

Так как определение возраста рыб сопряжено с определенными трудностями, переменную t можно заменить другой переменной — длиной, если принять, что длина изменяется пропорционально возрасту, то есть

$$t = r \cdot l,$$

где r — коэффициент пропорциональности.

Основанием такой записи является утверждение, согласно которому в определенном диапазоне возрастов любую кривую, характеризующую возрастные изменения длины рыб, можно с минимальной погрешностью заменить прямой линией.

Таким образом, полученное уравнение динамики численности можно переписать, предварительно заменив коэффициенты:

$$n = C \cdot e^{-kl}.$$

Положив, что $l = 0$, получим $C = N_0$.

Если в нашем распоряжении имеются две группы рыб n_1 и n_2, длина которых соответственно l_1 и l_2, подставив эти значения в полученное уравнение, имеем:

$$ln(n_1) = -kl_1 + lnC,$$

$$ln(n_2) = -kl_2 + lnC,$$

откуда

$$k = \frac{ln\, n_1 - ln\, n_2}{l_1 - l_2}.$$

Таким образом, пары соответствующих значений n_1, n_2, *взятые из правой части кривой улова*, позволяют получить оценку k — мгновенного коэффициента общей смертности рыб, а кроме того, оценку относительной убыли φ, или доли рыб, погибающих за год (в общем случае за период, соответствующий разности $l_2 - l_1$):

$$\varphi = \frac{n_1 - n_2}{n_1} = \frac{Ce^{-k \cdot l_1} - Ce^{-k \cdot l_2}}{Ce^{-k \cdot l_1}} = 1 - e^{-k(l_1 - l_2)}.$$

В дальнейшем предметом нашего рассмотрения будет только правая часть кривой улова. Особую важность при этом имеет длина рыб L, начиная с которой рыбы улавливаются тралом в тех же соотношениях, в которых они присутствуют в составе населения. Будем называть ее минимальной длиной и полагать, что рыбы, длина которых меньше минимальной, не входят в состав улова.

Исследование соотношений между численностью рыбного населения R_l любых размерных групп l и числом погибших рыб r_l этих же групп показывает, что при принятых допущениях размерный состав этих групп подобен друг другу, а соотношение их численности постоянно и равно k.

При принятых допущениях число рыб промыслового размера (длина которых больше L) выразится интегралом

$$R_l = \int_L^{\infty} N_0 e^{-kl} dl = \frac{N_0}{k} e^{-kL}. \qquad (4.1)$$

Учитывая, что $r_l = k \cdot R_l$, число погибших рыб легко определить как

$$r_l = \int_L^{\infty} k \cdot N_0 e^{-kl} dl = k \cdot \frac{N_0}{k} e^{-kL} = N_0 e^{-kL}.$$

Правая часть полученной формулы есть не что иное, как число ежегодно подрастающих рыб минимальной длины.

Таким образом, можно сделать важное и совершенно очевидное заключение: если популяция находится в состоянии равновесия, то ***число ежегодно погибающих рыб промыслового размера равно числу ежегодно подрастающих рыб минимальной длины, совершенно независимо от вида кривой населения***.

А если убыль рыб зависит в основном от вылова, то число ежегодно вылавливаемых рыб равно числу ежегодно подрастающих рыб минимальной длины и, следовательно, ***не зависит от интенсивности лова и организации промысла***.

Интенсивность лова, однако, влияя на форму кривой населения и коэффициент k, отражается на распределении в улове рыб различной длины, а следовательно, и на массе улова.

Масса улова может быть учтена, если задать зависимость индивидуальной массы рыб в популяции (и в улове) от их длины. В первом приближении можно полагать, что все рыбы геометрически подобны. Объемы их будут пропорциональны кубам длины, и, если удельный вес всех особей одинаков, их массы также будут пропорциональны кубам длины. Таким образом, индивидуальную массу можно выразить соотношением

$$P = \omega \cdot l^3.$$

Общая масса рыб промысловых размеров есть

$$P = \int_L^{\infty} \omega N_0 e^{-kl} l^3 dl = \omega N_0 \int_L^{\infty} e^{-kl} l^3 dl = \frac{\omega L^3 N_0 e^{-kL}}{k} \left[1 + \frac{3}{kL} + \frac{6}{(kL)^2} + \frac{6}{(kL)^3}\right].$$

Принимая во внимание формулу (4.1),

$$P = R \cdot \omega \cdot L^3 \left[1 + \frac{3}{kL} + \frac{6}{(kL)^2} + \frac{6}{(kL)^3}\right], \tag{4.2}$$

где R — общее число рыб промыслового размера, $\omega \cdot L^3$ — масса рыбы минимальной длины.

Выражение в квадратных скобках есть величина постоянная, которую можно обозначить через q:

$$q = \left[1 + \frac{3}{kL} + \frac{6}{(kL)^2} + \frac{6}{(kL)^3}\right].$$

Нетрудно заметить, что выражение $\omega \cdot L^3 \cdot q$ есть не что иное, как средняя масса рыб промыслового размера.

Возвращаясь к рассуждениям, положенным в основу описания смертности рыб, рассмотрим случай совместного действия смертности от естественных причин и от рыболовства. Для этого положим, что естественная смертность характеризуется коэффициентом k_0 и вызывает элементарную убыль

$$-k_0 ndl.$$

Смертность от рыболовства характеризуется коэффициентом k_2, вызывая элементарную убыль

$$-k_2 ndl.$$

Из дифференциального исчисления известно, что совместная смертность от естественных причин и рыболовства вызовет элементарную убыль

$$-k_0 ndl + -k_2 ndl = -(k_0 + k_2)ndl$$

и может быть охарактеризована общим коэффициентом

$$k = k_0 + k_2.$$

Очевидно, что естественная смертность и смертность от промысла распределяются в общей смертности пропорционально коэффициентам k_0 и k_2. В этом случае годичная убыль от естественной смертности составит

$$\frac{\varphi k_0}{(k_0 + k_2)},$$

а годичная убыль от промысла —

$$\frac{\varphi k_2}{(k_0 + k_2)}.$$

Подставляя в формулу 4.2 вместо R число r_l рыб промыслового размера, получим P_1 — выражение для общей ежегодной убыли рыб от вылова и естественных причин.

Как было показано, величина r_l не зависит от интенсивности лова; величина ωL^3 также постоянна. Таким образом, величина ежегодной убыли зависит лишь от коэффициента q и распределяется между убылью от вылова и общей смертностью пропорционально коэффициентам k_0 и k_2.

Таким образом, вес вылова будет определяться формулой

$$P_2 = \frac{P_1 k_2}{k_0 + k_2} = r_l \cdot \omega \cdot L^3 \cdot q \cdot \frac{k_2}{(k_0 + k_2)}. \tag{4.4}$$

Оставляя в стороне поднятый Ф. И. Барановым вопрос о связи интенсивности лова, которую он выражал суммарной площадью тралений, с интенсивностью вылова (то есть долей промыслового изъятия рыб из популяции), обратимся к исследованию модели, в частности к анализу динамики устойчивого (равновесного) вылова в зависимости от величины промысловой смертности. Этот анализ проведен на основе данных по промыслу североморской камбалы, которые использованы для верификации модели, то есть для получения численных оценок ее параметров,

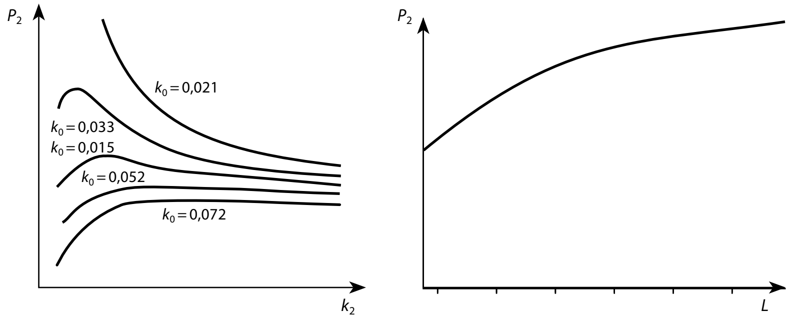


Рис. 4.3. Равновесный вылов (в терминах массы) в зависимости от величины промысловой смертности (левый график) и минимальной промысловой длины (правый график)

На рисунке 4.3 (левый график) показаны кривые динамики равновесного вылова, отвечающие различным значениям коэффициента естественной смертности. Каждая кривая показывает совокупность значений веса улова (P_2), соответствующих той или иной величине промысловой смертности (k_2). Различные кривые на рисунке 4.3 соответствуют результатам расчетов, выполненных при разной величине естественной смертности (k_0).

Как видно из рисунка, при некоторой интенсивности промысла (значениях коэффициента промысловой смертности) вес улова достигает максимального значения, причем этот максимум, резко выраженный при малых значениях естественной смертности, становится все менее и менее заметным при ее возрастании.

Следует обратить внимание на то, что кривые улова, представленные на рисунке, не являются графиками функций. Они являются геометрическим местом точек, показывающим, как меняется *равновесный* вылов при изменениях интенсивности ***установившегося*** режима промысла.

Любые орудия лова характеризуются не только интенсивностью, но и селективностью, то есть способностью избирать особей определенного размера. Это также оказывает влияние на результаты промысла. Применительно к сетным орудиям лова (невода, тралы, ставные сети, ловушки и т. д.) селективностью определяется такой показатель, как минимальная длина улавливаемых рыб, или промысловая мера, устанавливаемая законодательно в отношении многих объектов рыболовства.

Очевидно, что при увеличении L величина r (число погибающих рыб) уменьшается вследствие естественной смертности. Поэтому формула для расчета веса улова будет несколько отличаться от (4.4), принимая вид

$$P_2 = N_0 e^{-k_0 L} L^3 q \cdot \frac{\omega k_2}{(k_0 + k_2)}.$$

На рисунке 4.3 (правый график) представлены результаты, показывающие, что с увеличением промысловой длины L общий вес улова возрастает, хотя и не столь значительно, чтобы внести коренное изменение в результаты промысла.

Все расчеты, выполненные по предложенной Ф. И. Барановым модели, сопровождаются оценками ее параметров (смертности естественной и промысловой, линейного и весового роста, интенсивности промысла и др.), полученными автором на основе анализа статистических материалов, относящихся к рыбам Северного моря (в основном камбале). Эта часть работы здесь не рассматривается, хотя имеет исключительно важное значение, показывая возможность практического использования теоретических построений.

Формальная теория жизни рыб впервые дает общее аналитическое решение задачи определения оптимальных режимов хозяйственного использования природных популяций рыб. Полученные формулы могут в равной степени использоваться по отношению к разным видам рыб и различным промыслам, если, конечно, выполняются условия о равновесности популяции, а интенсивность эксплуатации остается постоянной.

Реализация модели применительно к некоторым промыслам Западной Европы позволила сделать ряд важных заключений и обосновать критерии возможного предела увеличения вылова. Оказалось, что при некоторых параметрах кривая равновесного улова имеет выраженный максимум, что указывает на достижение тех пределов, которые отвечают наилучшим условиям ведения промысла. По мере увеличения естественной смертности рыб максимумы кривых улова становятся все менее выраженными и постепенно исчезают, но прирост улова при постоянном наращивании интенсивности рыболовства резко замедляется. Вес улова фактически остается на одном уровне, что делает бессмысленным дальнейшее увеличение интенсивности лова.

Проведенный анализ показал, что высказанные ранее умозрительные заключения о том, что признаком перелова (подрыва воспроизводства популяции) является «постоянное снижение годового улова при постоянной или возрастающей интенсивности промысла и одновременно постоянное снижение доли крупных, старых рыб, возрастание доли молодых рыб», должны быть отброшены как несостоятельные.

Оказалось, что количественные данные по промыслу рыб в морях Европы укладываются в рамки рассмотренной теории и объясняются ею. При этом для выяснения положения рыбного промысла необходимо и достаточно изучение биологической статистики.

Изложенная теория не является всеобъемлющей. Условия рыбного промысла вообще чрезвычайно разнообразны и во многих случаях глубоко отличаются от рассмотренной теории, что видно хотя бы из того, что для некоторых из них характерны периодические колебания. Объяснению природы таких колебаний посвящена теория пополнения, которая, однако, лишь в общих чертах касается промысловых воздействий, анализ которых дан формальной теорией жизни рыб.

Подчеркнем еще раз, что формальная теория жизни рыб Ф. И. Баранова рассматривает изолированную популяцию, которая пребывает в постоянных условиях и непрерывно пополняется «новыми выводками мальков одинаковой численности». Постоянные условия жизни обеспечивают постоянство основных демографических процессов — темпов отмирания рыб, скорости их роста, и, следовательно, постоянство возрастного и размерного распределения рыб в популяции. Какова бы ни была величина совокупной (естественной и промысловой) убыли, запас рано или поздно достигает определенного уровня и удерживается на нем.

Факт существования бесконечного количества равновесных состояний популяции неочевиден. Однако предположение о равновесии существенно облегчает решение задачи поиска оптимальных режимов эксплуатации. К тому же при систематических наблюдениях за изменениями величины промыслового стада почти всегда можно выделить периоды стабилизации численности и состава популяции или, опираясь на средние показатели, применить к анализу промысла подход, основанный на представлении о равновесии.

4.2. Теория динамического запаса

Теория динамического запаса представляет собой, по сути, дальнейшее развитие и обобщение формальной теории жизни рыб, выполненное английскими ихтиологами Рэем Бивертоном и Сиднеем Холтом. Выход в свет их книги «Динамика численности промысловых рыб» состоялся в 1957 г.

Одной из характерных особенностей рассматриваемой теории является то, что в качестве элементарной основы для анализа системы запас — промысел рассматривается отдельная генерация рыб после ее вступления в состав промыслового стада. Появление новых генераций происходит дискретно, с интервалом времени один год.

В отличие от формальной теории жизни рыб, изменение численности генерации и средней массы особей в промысловый период жизни рассматривается как функция возраста. Такой подход позволяет получить весьма компактное выражение, отображающее динамику генерации и получаемый улов за весь период ее пребывания в составе промыслового стада.

Как и формальная теория жизни рыб, модель динамического запаса требует математического отображения процессов *пополнения, роста* и *смертности рыб,* подразделяемой на *естественную* и *промысловую*.

Пополнение. Моменты вступления генерации в состав промыслового стада определяются возрастом t_p, по достижении которого молодые особи начинают переходить к образу жизни взрослых рыб. У ряда видов, например у камбалы Северного моря, пополнение промыслового стада связано с миграцией молоди в районы, где обитают взрослые рыбы. Вылов молодых особей, вступающих в состав промыслового стада и находящихся в районах промысла, зависит от отбирающей способности орудий лова и от размера самих рыб.

В общем случае можно считать, что особи пополнения (обозначим численность рыб возраста t_p через R) начинают улавливаться промысловыми орудиями в несколько более позднем возрасте $t_{p'}$. Для простоты, однако, будем считать, что разница между t_p и $t_{p'}$ ничтожно мала.

Как уже было отмечено выше (раздел 3), число рыб генерации, выживших к определенному возрасту, зависит от ее численности, а следовательно, и от величины родительского стада, давшего жизнь этой генерации. Однако для целого ряда видов такая связь обнаруживается лишь при колебаниях численности популяции в очень широких пределах. Поэтому для простоты можно положить, что из года в год, в одно и то же время популяция пополняется постоянным числом рыб.

Естественная и промысловая смертность. Математическая интерпретация естественной и промысловой смертности в данной модели практически не отличается от представленной в разделе 2.2. Считается, в частности, что вероятность естественной гибели отдельной особи за элементарно малый промежуток времени сохраняется постоянной, то есть

$$\frac{dN}{dt}\cdot\frac{1}{N} = -M \quad \text{или} \quad \frac{dN}{dt} = -M\cdot N.$$

M — мгновенный коэффициент естественной смертности, который не зависит от численности возрастного класса и не меняется с возрастом.

Если естественная смертность остается постоянной, то теоретически продолжительность жизни генерации может быть принята равной бесконечности. Заметим, что именно так интерпретировал этот вопрос Ф. И. Баранов. Подобное допущение, однако, приводит к серьезным противоречиям, если одновременно принять предположение о том, что размеры рыб меняются прямо пропорционально возрасту. Для простоты построения модели продолжительность жизни рыб лучше всего считать ограниченной некоторым предельным возрастом t_λ, в котором погибает последний представитель рассматриваемой генерации.

Точно так же мгновенное элементарное уменьшение численности популяции под действием промысла описывается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = -FN,$$

где F — константа, мгновенный коэффициент промысловой смертности, пропорциональный интенсивности лова f ($F = cf$, где c — постоянный коэффициент).

Как уже отмечалось, мгновенный коэффициент промысловой смертности F пропорционален пространственной концентрации промысла. Если же считать промысловый район постоянным по площади, а рыболовство равномерным и распределенным пропорционально скоплению рыб, то F будет также пропорциональным величине промыслового усилия.

Из-за селективности орудий лова максимальную вероятность поимки имеют лишь те рыбы, размер (возраст) которых не позволяет им пройти через ячею сетного полотна. Молодые особи улавливаются не полностью. Но с ростом вероятность их поимки возрастает и постепенно достигает максимума. Для простоты положим, что вероятность захватывания особей орудием лова ничтожно мала и ею можно пренебречь до тех пор, пока рыбы не достигнут возраста t_p. В этом возрасте вероятность поимки, а следовательно, и промысловая смертность принимает свое максимальное значение. Такую жесткую схему отбора можно рассматривать как предельный случай отбора по нормальной кривой, когда ее дисперсия стремится к нулю.

В дальнейшем будем считать, что коэффициент промысловой смертности рыб в диапазоне возрастов от t_p и до конца жизни остается постоянным, а рыболовное усилие равномерно распределено и сохраняется неизменным в течение длительного времени. Выполнение этого условия означает, что популяция достигла равновесного состояния.

Рост рыб. В математической интерпретации роста кроется одно из основных отличий теории динамического запаса от формальной теории жизни рыб.

Эмпирические данные, характеризующие рост рыб (возрастные изменения длины и массы особей), в наиболее общем виде отражает сигмовидная кривая, которая приближается к верхней асимптоте по мере увеличения возраста. Эта кривая асимметрична и имеет точку перегиба, отстоящую от начала координат на расстояние меньше половины асимптотической массы. Разумеется, сезонные изменения роста рыб, его приостановка у некоторых видов в зимние месяцы (например, у североморской камбалы) могут приводить к значительным искажениям сигмоиды. Однако для данного исследования важен лишь общий характер роста, который можно считать неизменным. Таким образом, задача математического описания роста сводится к отысканию функции, которая правильно отражает исходные данные и пригодна для аналитического исследования.

Указанным требованиям отвечает уравнение роста фон Берталанффи, описание которого приведено в разделе «Рост рыб». Здесь мы будем пользоваться иной записью данного уравнения, а именно

$$W(t) = W_\infty \cdot \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n e^{-nk(t-t_0)}.$$

Нетрудно догадаться, что Ω_n есть не что иное, как коэффициенты биномиального разложения куба разности, а представленная запись полностью тождественна канонической форме функции Берталанффи:

$$W_t = W_\infty(1 - e^{k(t-t_0)})^3.$$

Элементарная модель промысловой популяции рыб. Пусть $N(t)$ и $W(t)$ — соответственно функции возрастных изменений численности и средней массы особей генерации, биомасса которой в возрасте t равна $B(t)$.

При постоянной промысловой смертности F мгновенное приращение численности улова, получаемого от генерации в каждый момент жизни, есть

$$\frac{dY_N}{dt} = FN(t),$$

а улов, полученный за период, равный продолжительности промыслового периода жизни генерации, то есть за время от t_p до t_λ, составит

$$Y_N = \int_{tp}^{t_\lambda} F \cdot N(t)dt.$$

При заданной функции возрастной динамики численности генерации, испытывающей действие естественной и промысловой смертности (уравнение 2.2.9), суммарная численность улова составит

$$Y_N = \int_{tp}^{t_\lambda} F \cdot N_0 e^{-(F+M)t} dt.$$

В приведенных формулах N_0 соответствует численности генерации в возрасте t_p, которую лучше обозначить символом R.

В результате интегрирования получим:

$$Y_N = R \cdot \frac{F}{F+M}\left(1 - e^{-(F+M)(t_\lambda - t_p)}\right).$$

Особенность модели динамического запаса заключается в том, что при равновесии общий улов, получаемый от всей популяции за год, точно равен суммарному улову, получаемому от одной генерации за весь период ее пребывания в составе промыслового стада (табл. 4.1).

С учетом возрастных изменений биомассы генерации

$$B(t) = N(t) \cdot W(t) = R \cdot e^{-(F+M)t} \cdot W_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)})^3.$$

Таблица 4.1

Соотношение численности генерации и улова, полученного от возрастной группы, и численности промыслового запаса и улова, полученного за год*

	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
1995	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
1996	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
1997	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
1998	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
1999	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
2000	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
2001	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
2002	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
2003	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
2004	$R(=N_1)$	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8

* Горизонтальной и диагональной линиями отмечены равные по составу и величине группы особей в равновесной популяции.

Мгновенное приращение массы улова, получаемого от генерации в каждый момент жизни, —

$$\frac{dY_W}{dt} = F \cdot B(t) = F \cdot N(t) \cdot W(t),$$

а его общая масса —

$$Y_W = \int_{t_p}^{t_\lambda} F \cdot N(t) \cdot W(t) dt = \int_{t_p}^{t_\lambda} F \cdot R \cdot W_\infty e^{-(F+M)t} \cdot \left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right)^3 dt =$$

$$= F \cdot R \cdot W_\infty \cdot \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n \cdot \frac{e^{-nk(t_p - t_0)}}{M+F+nk} \cdot \left(1 - e^{-(M+F+nk)(t_\lambda - t_p)}\right),$$

где $\Omega = 1$, $\Omega_1 = -3$, $\Omega_2 = +3$, $\Omega_3 = -1$.

Продуктивность промысловой популяции при любой интенсивности промысла (и соответствующих значениях F) можно характеризовать величиной возможного среднегодового улова Y_W в весовом или численном выражении. Однако практически наиболее приемлемыми оказываются не абсолютные, а относительные показатели продуктивности, такие как *улов на единицу пополнения* — $\frac{Y_W}{R}$ и $\frac{Y_N}{R}$:

$$\frac{Y_W}{R} = F \cdot W_\infty \cdot \sum_{n=0}^{n=3} \Omega_n \cdot \frac{e^{-nk(t_p - t_0)}}{M + F + nk} \cdot \left(1 - e^{-(M+F+nk)(t_\lambda - t_p)}\right), \tag{4.5}$$

$$\frac{Y_N}{R} = \frac{F}{F+M} \cdot \left(1 - e^{-(F+M)(t_\lambda - t_p)}\right).$$

Необходимость использования таких показателей вылова, численности и биомассы популяции обусловлена тем, что оценка пополнения R представляет собой трудную задачу, при том что сама по себе величина R совершенно не влияет на характер динамики вылова и состояния эксплуатируемой популяции. Это ясно потому, что характер изменения, например, весового улова на единицу пополнения совершенно не зависит от R, по крайней мере до тех пор, пока сама величина пополнения остается постоянной.

Анализ динамики промысла популяции рыб на примере североморской камбалы. Рассмотренная модель описывает эксплуатируемую популяцию камбалы в терминах пополнения, роста, естественной и промысловой смертности рыб.

Среди параметров модели наибольший интерес представляют коэффициенты, отражающие воздействие на популяцию хозяйственной деятельности. К ним относятся: F — величина смертности, определяемая воздействием рыболовства, и t_p — возраст первой поимки рыб, определяемый селективностью орудий лова (изменениями размера их ячеи).

Практическое использование модели динамического запаса (иногда ее называют моделью Бивертона — Холта, или моделью улова на единицу пополнения) требует предварительного оценивания параметров применительно к конкретному объекту промысла. К ним относятся: коэффициенты уравнения роста, коэффициенты естественной и промысловой смертности, возрастные характеристики популяции, такие как возраст первой поимки и предельный возраст рыб. Ранее мы рассмотрели некоторые из возможных способов оценки характеристик смертности и роста, поэтому здесь приведем лишь итоговые значения параметров, полученных в результате анализа данных многолетних наблюдений за популяцией североморской камбалы (Бивертон, Холт, 1969):

M, год$^{-1}$	**t_p, годы**	**t_p, годы**	**t_p, годы**	**t_0, годы**	**W_∞, г**	**k, год$^{-1}$**	**$t_p - t_0$**
0,10	3,72	3,72	15	–0,815	2867	0,095	4,535

Обратимся в первую очередь к анализу влияния на величину добычи управляемых параметров, характеризующих режим промысла. Влияние интенсивности промысла — суть коэффициента промысловой смертности F — иллюстрирует график (рис. 4.4), передающий изменения равновесного улова на единицу пополнения (Y_W / R) при постоянном промысле различной интенсивности.

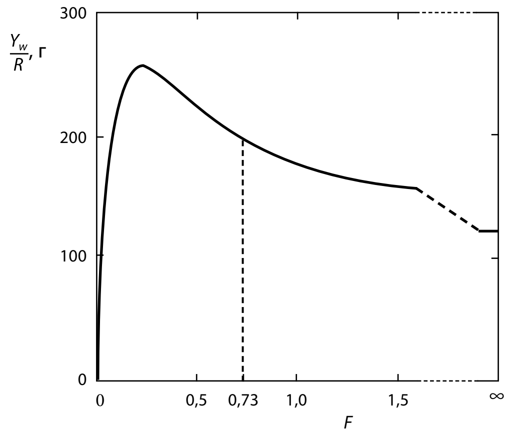


Рис. 4.4. Зависимость величины равновесного улова от промысловой смертности

Еще раз обратим внимание на то, что представленная линия не является графиком функции, а лишь геометрическим местом точек, соответствующих каждому уровню добычи, полученной при постоянном промысле различной интенсивности.

Как видно из рисунка, по мере возрастания промысловой смертности величина вылова быстро увеличивается и, достигнув максимума, начинает медленно снижаться, стремясь к некоторому предельному значению. Положение ординаты, проведенной пунктиром, соответствует среднему значению коэффициента промысловой убыли в довоенный период, когда запас североморской камбалы действительно находился в стабильном состоянии. Нетрудно заметить, что при бесконечно большой интенсивности промысла ($F \to \infty$) все особи будут немедленно вылавливаться по достижении ими возраста t_p. Величина предельной добычи в пересчете на единицу пополнения будет равна массе рыбы в возрасте t_p. Приведенная кривая характеризует только изменения равновесного улова, полученного при постоянной интенсивности вылова, и не отражает его динамики в моменты перехода от одного режима эксплуатации к другому.

С биологической точки зрения большой интерес представляют изменения состояния самой популяции, в частности изменения среднегодовых значений численности и биомассы рыб, характеристик средних размеров особей и их среднего возраста в зависимости от степени эксплуатации. Опираясь на элементарную модель, легко получить выражения, позволяющие анализировать динамику среднегодовой численности ($\bar{P}_N$) и биомассы ($\bar{P}$) популяции, средней длины ($\bar{L}$), среднего веса ($\bar{W}$) и среднего возраста ($\bar{t}$) рыб в популяции и в улове, которая будет наблюдаться при различных режимах промысла. Поясним это на примере такого показателя, как среднегодовая численность запаса ($\bar{P}_N$). Если число рыб в момент времени φ, отсчитанный от начала года, обозначить через $N(\varphi)$, то среднюю годовую численность можно выразить как отношение общей годовой численности к продолжительности рассматриваемого временного интервала, то есть

$$\frac{\int_0^1 N(\varphi)d\varphi}{\int_0^1 d\varphi}.$$

Знаменатель этой дроби равен 1. Для промысловой части популяции функция $N(\varphi)$ определяется известным уравнением, так как между возрастами t_p и t_λ характер изменений численности остается постоянным. Таким образом,

$$\bar{P}_N = R \cdot \sum_{t_p}^{t_\lambda} e^{-(F+M)(t_\lambda - t_p)} \cdot \int_0^1 e^{-(F+M)\varphi} d\varphi = \frac{R}{F+M}\left(1 - t^{-(F+M)(t_\lambda - t_p)}\right).$$

Суммарную длину рыб в улове можно определить как

$$F\int_{tp}^{t_\lambda} N(t) \cdot L(t)dt,$$

где $L(t)$ — функция возрастного изменения длины фон Берталанффи (см. выше).

Суммарная численность улова:

$$F\int_{tp}^{t_\lambda} N(t) \cdot dt.$$

Отношение суммарной длины к суммарной численности даст выражение для средней длины рыб в улове. Таким же образом можно получить выражение для средней массы рыб в улове.

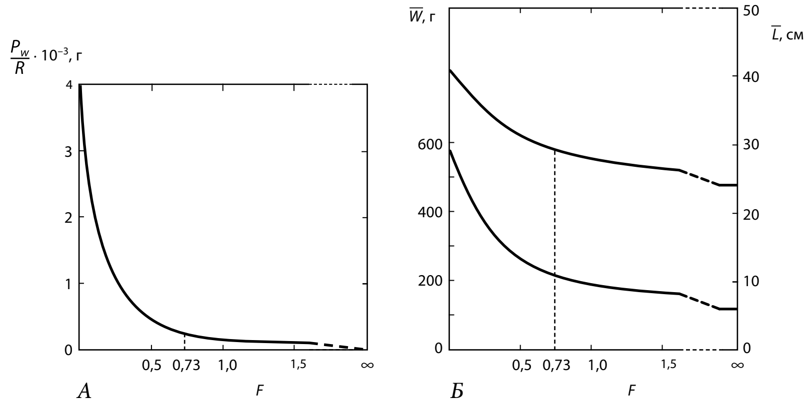


Рис. 4.5. А — кривая зависимости равновесной биомассы популяции от промысловой смертности; *Б* — изменения средней массы (верхняя кривая) и средней длины рыб (нижняя кривая) при возрастании *интенсивности промысла*

На рисунке 4.5 *А, Б* представлены графики изменений относительной (в пересчете на единицу пополнения) равновесной биомассы, средней массы и средней длины рыб в популяции при различной интенсивности промысла. Все эти показатели имеют конечные значения при $F = 0$ и по мере возрастания интенсивности лова асимптотически снижаются. Ординаты асимптот, к которым стремятся средняя масса и средняя длина, соответствуют массе и длине рыб в возрасте t_p.

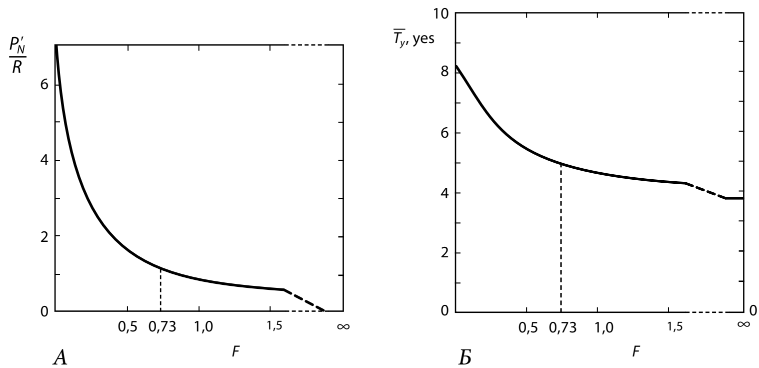


Рис. 4.6. А — изменение средней биомассы запаса в зависимости от промысловой смертности;
Б — изменение среднего возраста рыб в популяции

Кривые рисунка 4.6 *А, Б* передают зависимость равновесной биомассы популяции и среднего возраста рыб от промысловой смертности *F*.

Сказанное относится к ситуациям, когда возраст первой поимки остается постоянным, а режим промысла определяется в основном величиной промыслового усилия и соответствующей нормой промысловой смертности. Применительно к промыслу североморской камбалы это означает, что размер ячеи в промысловых орудиях лова не меняется, постоянно составляя 70 мм.

Изменение селективных характеристик орудий лова требует гораздо меньших затрат по сравнению с изменениями интенсивности рыболовства, поскольку в первом случае это связано лишь с заменой сетного полотна, а во втором — с наращиванием флота, обучением и оснащением команд и другими расходами. Таким образом, целесообразно провести анализ того, какое влияние оказывают изменения возраста первой поимки t_p (то есть селективных характеристик орудий лова) на показатели состояния запаса и вылова рыб. Для проведения такого анализа оставим неизменной величину промысловой смертности ($F = 0{,}73$ год$^{-1}$), меняя возраст первой поимки в диапазоне от t_p до t_λ.

На рисунке 4.7, *А* приведена кривая, характеризующая динамику улова на единицу пополнения в зависимости от t_p. Как видно, максимум кривой вылова выражен более резко по срав-

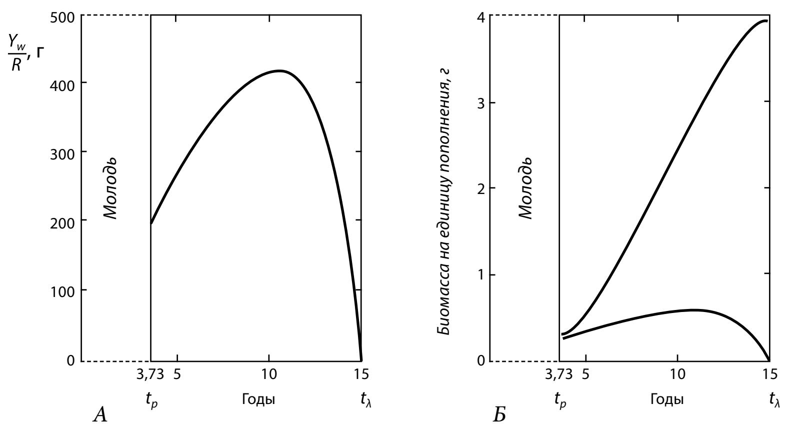


Рис. 4.7. А — улов на единицу пополнения в зависимости от возраста первой поимки; *Б* — общая биомасса на единицу пополнения (верхняя кривая) и биомасса промыслового запаса при изменениях t_p

нению с рисунком 4.4. Начало кривой соответствует возрасту, в котором рыба попадает в район промысла. В точке $t_p = t_\lambda$ кривая пересекает ось абсцисс, что соответствует использованию размера ячеи, который не задерживает даже самых крупных особей.

Характер изменений относительной биомассы промыслового запаса ($\bar{P}_W / R$) при изменениях возраста первой поимки (рис. 4.7, *Б*) существенно отличается от динамики биомассы при изменениях промысловой смертности. Скорость изменений биомассы и численности запаса (нижняя кривая рис. 4.7, *Б*), вначале высокая, постепенно снижается, падая до нуля по мере приближения t_p к t_λ. Это объясняется тем, что при значениях t_p, близких к предельным, среднегодовая биомасса и среднегодовая численность промыслового стада составляют очень незначительную часть общей численности и биомассы популяции.

Так как интенсивность и селективность промысла можно изменять независимо друг от друга, представляют большой интерес изменения вылова рыб при всех возможных комбинациях F и t_p. Их общую картину дает изоплетная диаграмма уловов (рис. 4.8), представляющая собой совокупность изоплет (изолиний), подобных линиям на географических картах, отмечающих постоянные значения того или иного признака — высоты мест-

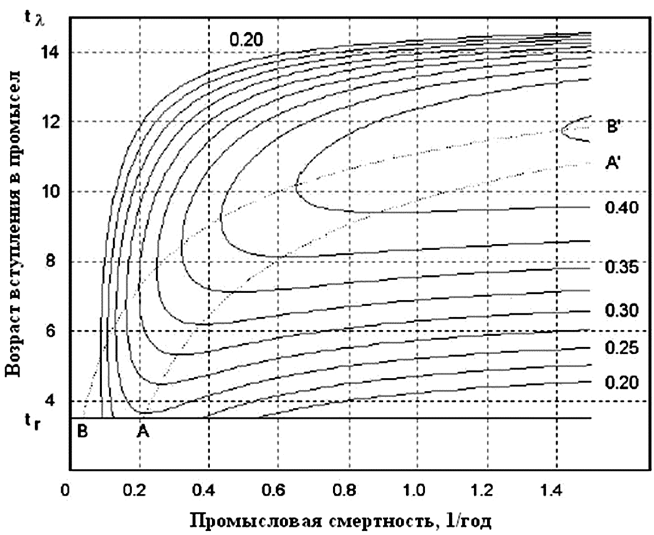


Рис. 4.8. Изоплетная диаграмма возможного улова промысловой популяции североморской камбалы

ности, глубины вод, температуры воздуха и т. д. На изоплетных диаграммах улова каждая линия характеризует строго определенное значение равновесного вылова, который достигается при различных соотношениях F и t_p. Нижняя линия, пересекающая ось ординат в точке $t_p = 3{,}72$ года, отмечает характерную для периода минимальную длину рыб.

Пунктирные линии *AA’* и *BB’* на рисунке 4.8 соединяют точки на изоплетах, отмечающие минимальные значения соответственно промысловой смертности и возраста первой поимки, обеспечивающие уловы каждого уровня, отображаемого той или иной изоплетой. Минимальное значение промысловой смертности определяется точкой на изоплете, ближайшей к оси ординат, то есть там, где ее касательная принимает вертикальное положение. Минимальное значение возраста первой поимки (точка на изоплете, ближайшая к оси абсцисс) — это точка на пересечении каждой изоплеты с ее горизонтальной касательной.

Характер расположения точек на линии *AA’* свидетельствует о том, что с увеличением возраста первой поимки улов начинает быстро возрастать, однако по мере удаления от оси абсцисс этот рост замедляется, а кривые равновеликих уловов становятся все более пологими.

Очевидно, что один и тот же улов может обеспечиваться различными сочетаниями промысловой смертности и возраста первой поимки. Линия *BB’* интересна тем, что она отмечает такие сочетания F и t_p, при которых заданный улов обеспечивается минимальным значением промысловой смертности, а следовательно, минимальной затратой сил и средств, идущих на рыболовство. Любая другая точка на изоплете, отмечающей улов данного уровня, всегда соответствует более высокому значению промысловой смертности. Сказанное означает, что управляемые переменные (F и t_p), за счет которых происходит регулирование промысла, взаимно дополняют друг друга; увеличение добычи обеспечивается не только возрастанием интенсивности лова, но и одновременным увеличением возраста улавливаемых рыб (увеличением размеров ячеи в кутках тралов).

Следует сказать и о том, что форма кривых, характеризующих изменения величины равновесного вылова в зависимости от интенсивности или селективности промысла, а следовательно, и форма всех остальных кривых, во многом определяется численными значениями параметров модели. Влияние основных из них — коэффициента естественной смертности M, коэффици-

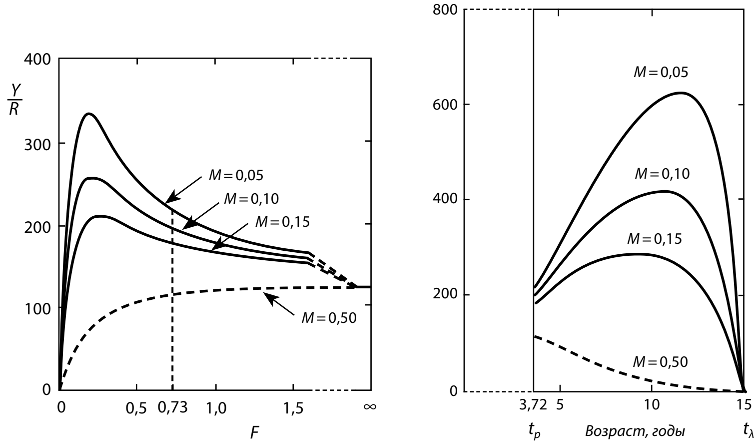


Рис. 4.9. Влияние естественной смертности на кривые равновесного относительного вылова

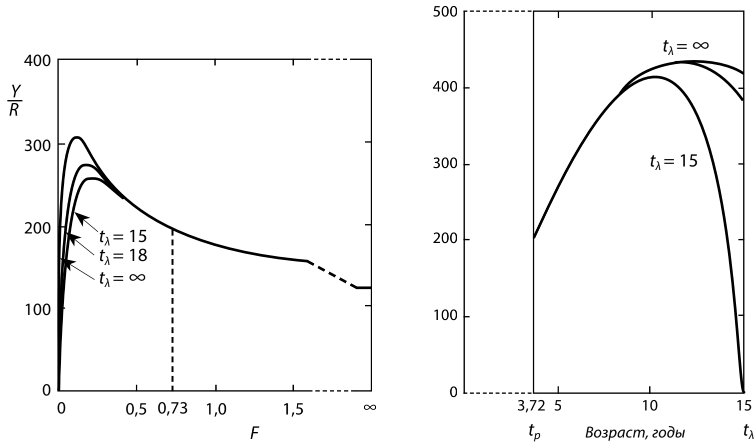


Рис. 4.10. Влияние различных значений параметра t_λ на кривые равновесного вылова

ентов уравнения фон Берталанффи (k, W_∞), а также возрастных характеристик рыб — можно выявить, обратившись к результатам исследования модели.

Как видно из рисунков 4.9, 4.10, наибольшее влияние на величину и характер изменений относительного улова оказывают изменения мгновенного коэффициента естественной смертности.

С его возрастанием величина улова на единицу пополнения заметно снижается, а максимум кривой становится все менее выраженным и в конце концов совсем исчезает. Точность оценок предельного возраста и параметров роста рыб оказывает меньшее влияние на форму кривых относительного улова. Переоценка предельного возраста ведет к отклонениям (в сторону увеличения) расчетной величины улова, которые становятся заметными лишь в некоторых диапазонах изменений интенсивности и селективности (рис. 4.10) промысла. Влияние изменений таких параметров роста, как k и W_∞, вполне очевидно. Переоценка и того и другого параметра приводит к завышению расчетной биомассы промыслового стада и, соответственно, равновесного вылова. Форма кривой улова при этом остается неизменной.

4.3. Концепция эвметрического промысла

Результаты анализа модели динамического запаса служат основой для обоснования ряда общих положений, относящихся к вопросам регулирования рыболовства. При разработке методов регулирования рыболовства обычно исходят из тех или иных оценок его эффективности. На одну из них указывают максимумы кривых относительного улова, которые находятся в пределах *обычных изменений характеристик* интенсивности и селективности промысла.

Заметим, что полученные кривые отражают результат совместного действия роста, естественной и промысловой смертности рыб в условиях, когда пополнение популяции в результате размножения остается постоянным. Рассмотренная модель (уравнение (4.5)) говорит о том, что величина общей добычи пропорциональна величине пополнения. Поэтому возможные изменения пополнения R будут влиять лишь на положение максимума кривых, не изменяя саму их форму. Таким образом, максимальный улов на единицу пополнения может рассматриваться в качестве первой переменной, определяющей эффективность рыболовства, поскольку эта величина является устойчивой и сохраняется неизменной при постоянных характеристиках промысла.

Если бы максимальный улов обеспечивался лишь определенной величиной промысловой смертности, то это обстоятельство непосредственно указывало бы наиболее эффективные условия эксплуатации промыслового стада. Любой промысел, однако, связан с определенными затратами, и в этой связи основным стимулом промышленного рыболовства является получение наибольшего дохода в виде возможного улова. Затраты на осуществление промысла в значительной мере определяются его интенсивностью. Поэтому интенсивность лова представляет собой вторую переменную, характеризующую эффективность промысла в целом.

Анализ изоплетной диаграммы демонстрирует, что величина улова зависит также от селективных характеристик промысловых орудий, а в терминах модели — от возраста первой поимки. При любом заданном коэффициенте промысловой смертности максимальный вылов может быть получен лишь при строго определенной для данного значения F величине t_p. На графике 4.8 сама величина улова соответствует значениям изоплеты, которой слева касается перпендикуляр, восстановленный к оси абсцисс из точки F, а конкретное значение возраста t_p представляет собой ординату точки касания. Например, для $F = 0{,}5$ года$^{-1}$ максимальный улов на единицу пополнения, равный 172 г, может быть получен лишь в том случае, если возраст первой поимки составит 4,2 года.

В связи с тем, что стоимость постройки орудий лова различной селективности практически неразличима, можно считать, что такие характеристики промысловой активности, которые отвечают паре значений F и t_p, принадлежащих кривой BB', обеспечивают наибольший улов при заданных затратах, идущих на обеспечение промысла. Иными словами, подбором значений интенсивности и селективности промысла обеспечивается выполнение основного требования к эффективности рыболовства — получение максимального вылова при минимальных затратах сил и средств. Пара значений F и t_p, принадлежащих кривой BB', называется *эвметрическими* (соразмерными), а сама линия BB' — *кривой эвметрического промысла*.

Величину улова в каждой точке кривой BB' — кривой эвметрического промысла — можно определить с помощью изоплетной диаграммы или расчетным методом. Заметим, что эвметрический коэффициент промысловой смертности всегда меньше коэффициента промысловой смертности, который определяется положением точки, соответствующей минимальному возрасту t_p и лежащей на линии AA', и принадлежит той же изоплете.

Характерной особенностью эвметрических кривых является отсутствие максимума и асимптотическое возрастание величины возможного улова при $F \to \infty$. Рассчитанный по модели с постоянными параметрами смертности и роста эвметрический улов всегда соответствует такому улову, который может быть получен в момент, когда возрастная группа достигает своей максимальной ихтиомассы. Этот улов называется иногда оптимальным (Рикер, 1979).

Само по себе существование эвметрической зависимости вылова характерно для популяций, в поведении которых слабо проявляются эффекты, связанные с влиянием плотности. Установить степень такого влияния на эвметрическую кривую довольно трудно. Для этого потребовалось бы объединить модель пополнения с моделью динамики промыслового запаса, что представляется чрезвычайно сложным для аналитического исследования и поэтому здесь не рассматривается.

Заметим, однако, что сочетание эвметрических значений коэффициента промысловой смертности и возраста первой поимки таково, что при их поддержании общая биомасса популяции сохраняется примерно на одном и том же уровне. Это объясняется тем, что возрастание t_p приводит к возрастанию общей биомассы промыслового стада, в то время как увеличение F — к ее снижению. На рисунке 4.11 кривая *P(a)* характеризует изменения общей биомассы промысловой популяции камбалы при эвметрическом возрастании промысловой активности. Можно видеть, что по сравнению с кривой рисунка 4.6 наклон линии *P(a)* незначителен. Следовательно, можно ожидать столь же незначительных изменений в состоянии запаса, которые могут возникнуть в результате действия системы отношений плотностной регуляции.

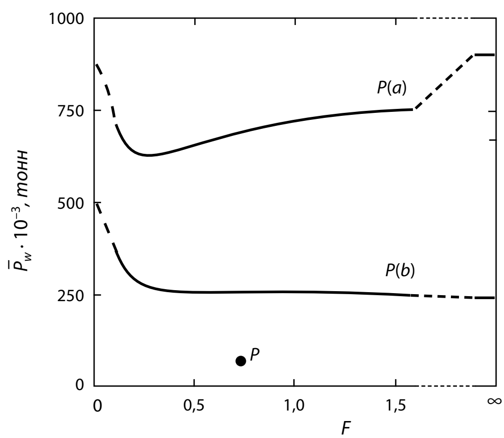


Рис. 4.11. Изменения общей биомассы запаса при эвметрическом возрастании промысловой смертности

Кривая $P(b)$ того же рисунка характеризует изменения общей биомассы, которые могут иметь место при условии, что параметры роста рыб зависят от плотности. Эта кривая остается почти горизонтальной, за исключением области малых значений промысловой смертности, где имеют место заметные изменения общей биомассы. Таким образом, учет плотностной регуляции не изменяет форму кривых, но меняет их расположение, перенося их ниже тех, которые получены в предположении о постоянстве параметров роста и пополнения.

Итак, концепция эвметрического промысла может служить основой для выбора главных характеристик промысловой активности: возраста, в котором рыбы начинают захватываться орудиями лова, и промысловой смертности. Задача регулирования сводится в этом случае к выбору эвметрического сочетания интенсивности лова, определяющего величину F, и размера ячеи, определяющего минимальный возраст вылавливаемых рыб t_p. Следует подчеркнуть, что эвметрическая кривая не имеет максимума, что говорит об отсутствии биологического критерия, который мог бы быть положен в основу определения оптимальных условий организации промысла. Любой промысел, однако, имеет самоограничительные механизмы, определяемые соотношением доходов, получаемых от продажи улова, и расходов по добыче. Поэтому в целом решение задачи регулирования рыболовства должно осуществляться на широкой основе, учитывающей в равной степени биологические и экономические факторы.

5

ВИРТУАЛЬНЫЙ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ

Виртуальный популяционный анализ берет начало от обширной группы так называемых биостатистических методов, первоначально использовавшихся при прогнозировании. Анализ имеет дело с разделенными на возрастные категории рядами уловов, охватывающими по возможности значительный период времени. Основной задачей проводимых расчетов является определение и предсказание годовых колебаний численности промысловой популяции на основе анализа колебаний численности отдельных годовых классов.

К этой же группе можно отнести методы ретроспективного восстановления численности эксплуатируемых популяций, основанные на прослеживании судьбы отдельных возрастных групп в течение всего периода их пребывания в составе промыслового запаса. Суммирование уловов, полученных от отдельной генерации за весь период ее жизни, дает оценку ее утилизированной численности в год, когда особи соответствующей группы начали присутствовать в составе общего улова. Суммирование утилизированной численности других генераций, присутствовавших в составе улова этого года, дает оценку общего утилизированного запаса.

Говоря об одном из вариантов метода ретроспективного восстановления численности рыб, известный эколог К. Уатт (1971) писал: «Основная идея этого метода настолько проста, что кажется просто удивительным, что она никому не приходила в голову до 1949 г.» — то есть до появления работы Ф. Фрая (Fry, 1949) по статистике промысла озерного гольца. К сожалению, К. Уатт был незнаком с исследованиями, проводившимися на территории России, и не знал, что метод оценивания величины утилизированного запаса впервые описал и использовал в 1917 г. К. К. Терещенко в работе по лещу Волги, в подготовке которой определенное участие принимал и Ф. И. Баранов. Идея метода, получившего развитие в работах А. Н. Державина (1922) по куринской севрюге, а также Н. Н. Чугунова (1931), Г. Н. Монастырского (1952) и др., действительно крайне проста. Если мы имеем дело с замкнутой эксплуатируемой популяцией, то можно сделать следующий безусловно правильный вывод: минимальное число особей возраста j в начале года n будет равно сумме особей этого возраста j, пойманных в данном году, особей возраста $j+1$, пойманных в году $n+1$, особей возраста $j+2$, пойманных в году $n+2$, и т. д., до тех пор, пока рыбы, возраст которых в году n составлял j, не исчезнут из популяции и улова.

Вполне очевидно, что сумма уловов рыб годового класса на протяжении промыслового периода жизни является минимальной оценкой численности, отнесенной к моменту, когда особи этого класса только что вступили в промысловую стадию. Аналогично, суммы уловов всех других возрастных классов, присутствовавших в составе промысловой популяции в этом году, дадут их минимальную численность, а сумма этих величин — минимальную численность рыб промыслового запаса. По терминологии Ф. Фрая, эта величина называется **виртуальной популяцией**, которая представляет собой популяцию, существующую в данный момент времени, за исключением тех рыб, которые впоследствии погибнут от естественных причин. Иными словами, в составе этой оценки учтены лишь особи, использованные (утилизированные) промыслом. Рыбы, погибшие от иных причин, оценкой не учитываются.

Получение оценок утилизированного запаса требует, чтобы промыслово-биологическая статистика покрывала период, отстоящий от года проведения расчета на число лет, превышающих продолжительность промыслового периода жизни вида. В ряду данных недопустимы пропуски, связанные с нерегулярным ведением статистики промысла. Сам по себе расчет является ретроспективным, он восстанавливает оценки запаса в прошедшие годы, что может быть полезным с точки зрения изучения влияния на популяцию условий жизни или промысловых воздействий.

Таким образом, анализ оперирует матрицей данных, в строках которой представлено распределение уловов каждого года по численности разновозрастных рыб, а в столбцах — годовая динамика числа выловленных рыб каждой возрастной категории. Суммирование по диагоналям этой матрицы (рис. 5.1) дает ретроспективные оценки утилизированного запаса за период времени, определяемый общей продолжительностью наблюдений за составом уловов данного вида.

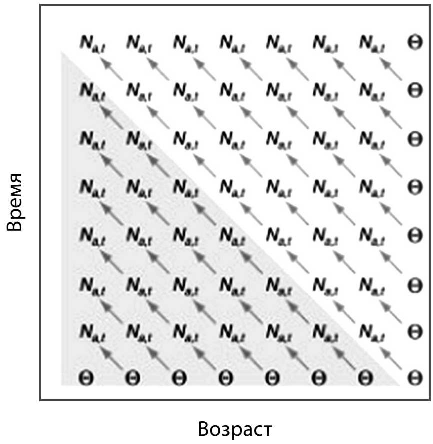


Рис. 5.1. Матрица возрастного состава уловов;
стрелками указано направление суммирования

Заметим, что исходная процедура позволяет получить оценку интенсивности промыслового использования запаса. В простейшем случае она представляет собой отношение величины общего улова *i*-го года (C_j) к восстановленной для этого года численности утилизированного запаса (V_j):

$$\varphi_{F,j} = \frac{C_j}{V_j}.$$

Это отношение называется биостатистическим коэффициентом эксплуатации. Очевидно, что величина $\varphi_{F,j}$ представляет собой завышенную оценку реального коэффициента эксплуатации рыб промыслового возраста. Аналогичным свойством характеризуется оценка биостатистического коэффициента промысловой смертности:

$$F_j = -ln(1 - \varphi_{F,j}).$$

Дальнейшее совершенствование метода сделало возможным учет естественной смертности рыб, что существенно повысило его эффективность за счет уточнения оценок не только численности, но и интенсивности эксплуатации запаса промыслом.

Преодоление погрешностей простейших оценок достигается за счет использования в расчетах базовых уравнений модели динамического запаса или формальной теории жизни рыб (Gulland, 1965; Murphy, 1965; Pope, 1972, 1979 и др.).

5.1. Непрерывное рыболовство

Пусть известны:

1) численность генерации рыб i-го возраста в начале j-го года ($N_{i,j}$),
2) мгновенный коэффициент промысловой смертности той же генерации в течение j-го года ($F_{i,j}$),
3) мгновенный коэффициент естественной смертности (M) — постоянный для всего анализируемого периода.

В этом случае вклад этой генерации в улов j-го года ($C_{i,j}$) и численность той же самой генерации в начале следующего года ($N_{i+1,j+1}$) могут быть вычислены по уравнениям

$$C_{i,j} = \frac{F_{i,j}}{M+F_{i,j}} \cdot N_{i,j} \left(1 - e^{-(F_{i,j}+M)}\right), \tag{5.1}$$

$$N_{i+1,j+1} = N_{i,j} \cdot e^{-(F_{i,j}+M)}. \tag{5.2}$$

Вклады каждой генерации в уловы разных лет $C_{i,j}$ известны из промыслово-биологической статистики. Оценки общей, естественной и промысловой смертности также могут быть получены или заданы, например на основе исследования размерно-возрастного состава уловов.

Известно, что следствием интенсивного промысла является общее сокращение возрастного ряда за счет исчезновения из популяции рыб старшего возраста. Это дает основание игнорировать возможные возрастные изменения коэффициентов естественной смертности, предполагая их постоянство в любой момент промыслового периода жизни генерации. Таким образом, в представленных выше уравнениях можно считать известными значения $C_{i,j}$. Оценки M и F_j могут быть получены. При этом, в отличие от M, оценки промысловой смертности разновозрастных рыб ($F_{i,j}$) должны быть получены в ходе самого расчета, поскольку обобщенная оценка промысловой смертности (F_j) может рассматриваться лишь в качестве ориентира, необходимого для его начала.

Будем считать, что F_j характеризует промысловую смертность только тех рыб, которые достигли предельного возраста и которым предстоит исчезнуть из популяции в следующем году. Назовем эту величину терминальным, или стартовым значением промысловой смертности: $F_j = F_{term}$.

Задача анализа — на основе известных значений M и F_{term}, отталкиваясь от известных значений $C_{i,j}$, получить оценки численности генерации во все годы ее пребывания в составе промыслового стада ($N_{i,j}$) и соответствующие им оценки мгновенных коэффициентов промысловой смертности ($F_{i,j}$).

Расчет начинается с самой старшей возрастной группы N_{term}. Численность генерации в начале последнего года ее жизни можно рассчитать по уравнению (5.1):

$$N_{term} = \frac{C_{term}}{\frac{F_{term}}{F_{term} + M} \cdot \left(1 - e^{-(F_{term} + M)}\right)},$$

где C_{term} — улов, полученный от генерации в последний год жизни.

Оценка N_{term} — численность генерации в начале последнего года жизни — одновременно есть оценка численности этой возрастной группы в конце предпоследнего года жизни.

Оценку численности в начале предпоследнего года можно получить по той же самой формуле 5.1. Однако для этого требуется определить значение мгновенного коэффициента промысловой смертности в предпоследний год жизни.

Как это делается?

Сначала перепишем уравнение (5.2), произведя следующую замену:

$$N_{i,j} = N_{i+1,j+1} \cdot e^{(F_{i,j}+M)}.$$

Подставив правую часть полученного выражения в уравнение (5.1) вместо $N_{i,j}$, получим:

$$C_{i,j} = \frac{F_{i,j}}{M+F_{i,j}} \cdot N_{i+1,j+1} \cdot e^{(F_{i,j}+M)} \cdot \left(1 - e^{-(F_{i,j}+M)}\right) = N_{i+1,j+1} \cdot \frac{F_{i,j}}{M+F_{i,j}} \left(e^{(F_{i,j}+M)} - 1\right),$$

или

$$N_{i+1,j+1} \cdot \frac{F_{i,j}}{M+F_{i,j}} \left(e^{(F_{i,j}+M)} - 1\right) - C_{i,j} = 0. \qquad (5.3)$$

Данное уравнение дает возможность получить оценку промысловой смертности возрастной группы i в год j по улову данного года и оценке ее численности в конце текущего (в начале следующего) года. Очевидно, что это требует решения уравнения (5.3) относительно $F_{i,j}$.

Как только найдено значение промысловой смертности в предпоследний год жизни, по формуле (5.1) вычисляется численность генерации в начале этого года. И так далее, пока не будет определена численность и промысловая смертность возрастной группы во все годы ее присутствия в составе промыслового запаса. По аналогичной схеме производится расчет для всех остальных возрастных групп, которые присутствовали в составе популяции в заданный год.

Надо сказать, что уравнение (5.3) не является алгебраическим, это трансцендентное уравнение. Решение подобных уравнений ведется с использованием приближенных методов, например численных, графических или тригонометрических. В процедурах виртуального анализа данное уравнение решается численно, с помощью метода Ньютона.

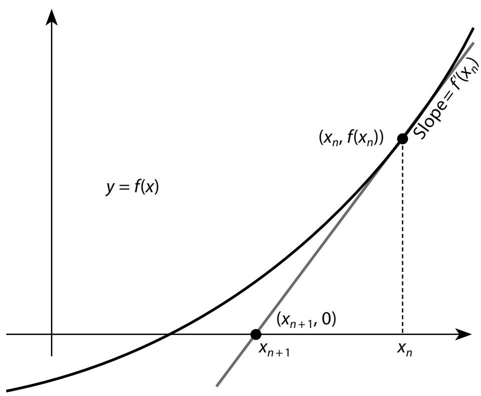


Рис. 5.2. Геометрическая интерпретация метода Ньютона

Как показано на рисунке 5.2, основная идея метода заключается в следующем: задается начальное приближение вблизи предположительного корня, после чего в точке этого приближения строится касательная к графику исследуемой функции (синяя линия) и находится пересечение этой касательной с осью абсцисс. Эта точка берется в качестве следующего приближения. Вновь строится касательная, и находится новая точка ее пересечения с осью абсцисс. И так далее, пока очередное приближение не окажется вблизи точки пересечения самой функции с осью абсцисс.

Существенной особенностью расчетной процедуры виртуального популяционного анализа является ее сходимость при последовательных вычислениях от конца к началу жизни генерации. Это означает, что при последовательных вычислениях ошибки в оценках терминального, или стартового, коэффициента промысловой смертности нивелируются. При этом имеет место достаточно быстрая (за 3–4 шага) сходимость получаемых оценок промысловой смертности к максимально правдоподобным значениям. По этой причине ошибки F_i для младших возрастных групп практически не зависят от стартового значения этого параметра. И наоборот, ошибки вычислений накапливаются при прямом расчете, например при прогнозировании возможных изменений численности генерации на несколько лет вперед.

Поуп (Pope, 1972) установил, что недооценка стартового коэффициента промысловой смертности вызывает бо́льшую ошибку в оценках численности самой старшей возрастной группы, чем его переоценка. Например, завышение $F_{твrm}$ на 50% приводит к недооценке $N_{твrm}$ на 35%, в то время как такая же недооценка $F_{твrm}$ вызывает 100%-ную ошибку в численности группы. Возможные ошибки в задании стартовых значений промысловой смертности, однако, мало сказываются на погрешностях в оценке общей численности запаса, особенно в случаях, когда продолжительность промыслового периода жизни достаточно велика. Дело в том, что в ходе последовательных расчетов оценки промысловой смертности в группах младшего возраста постепенно корректируются таким образом, что к некоторому возрасту они сходятся к правдоподобным значениям независимо от заданного стартового значения $F_{твrm}$.

Свойство сходимости расчетной процедуры делает допустимой замену расчетной оценки стартового коэффициента промысловой смертности экспертной оценкой, которая, по некоторым рекомендациям, находится в следующем диапазоне:

$$M < F_{твrm} < 2M.$$

Простейшие приемы оценки стартовых значений параметров промысловой смертности, однако, оказываются несостоятельными при анализе популяций, для которых характерны резкие межгодовые изменения интенсивности эксплуатации, связанные, например, с изменениями условий промысла или жизни рыб.

К настоящему времени разработаны десятки процедур корректировки (настройки) входных параметров виртуального анализа. В самом общем виде настройка осуществляется путем дополнения исходных уравнений модели регрессионными зависимостями, которые функционально связывают новый вид хронологически упорядоченных данных (промысловые усилия, результаты учетных съемок и др.) с соответствующими значениями $F_{твrm}$ или другими расчетными характеристиками запаса. Это приводит к преобладанию числа уравнений над количеством неизвестных, что позволяет получить однозначные оценки параметров запаса (Бабаян, 2000).

5.2. Дискретное рыболовство

К дискретному относят рыболовство, при котором вылов рыб проводится в сжатые сроки, когда облавливаются нерестовые или иные скопления рыб, формирующиеся в определенное время года. Такой вид промысла обычно ведется на внутренних водоемах. Его масштабы, как правило, невелики. Для этих случаев разработаны простые когортные модели, основанные на соотношениях, которые можно выразить в вербальной форме следующим образом:

{число рыб возраста $i+1$} = {число рыб возраста i} – {улов рыб возраста i} – {число рыб возраста i, погибших от естественных причин}.

В математической форме эта запись имеет вид

$$N_{i+1} = N_i - C_i - D_i,$$

где N_{i+1}, N_i — численность рыб возраста $i+1$, i, C_i — улов рыб, D_i — число рыб, погибающих от естественных причин.

D_i можно выразить через коэффициент выживания S, годовое значение которого однозначно связано с коэффициентом естественной смертности $S = e^{-M}$:

$$D_i = N_i(1 - S).$$

Проведя перестановки и замены, имеем:

$$N_i - D_i = N_{i+1} + C_i,$$

или

$$N_i \cdot S = N_{i+1} + C_i,$$

откуда

$$N_i = \frac{N_{i+1} + C_i}{S}.$$

По аналогии с рассмотренной выше процедурой виртуального анализа, эта формула может быть использована для вычисления численности генерации в конце предпоследнего года жизни (N_t'):

$$N_t' = N_t \cdot S^{-1}.$$

Коэффициент эксплуатации возрастной группы в этом возрасте —

$$\varphi_i = \frac{C_i}{N_t'}.$$

Так как промысел производится в сжатые сроки, при вычислении промысловой смертности естественной смертностью можно пренебречь, то есть

$$F_i = -ln(1 - \varphi_i),$$

имея в виду, что

$$C_i = N'_t \cdot (1 - e^{-F_i}).$$

Расчет повторяется последовательно от самого старшего к самому младшему возрасту, в котором генерация начинает присутствовать в составе промысловых уловов. Данная процедура проста, не требует использования сложных вычислительных методов, но сохраняет все свойства, присущие виртуальному популяционному анализу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема динамики популяций рыб ставит целью объяснение природы и механизмов популяционных изменений, происходящих под влиянием естественных факторов и факторов, порождаемых хозяйственными устремлениями человека. Сложность этой проблемы объясняется тем, что динамика как популяционный процесс интегрирует в себе проявление огромного количества разнообразных причин биологического и небиологического характера. Даже при ограниченном рассмотрении только биологических сторон этого явления необходимо учитывать реакции (протекающие на уровне организма, популяции, биологического сообщества), большинство из которых остаются неизученными или изученными недостаточно. Мало известно, например, о роли в динамике индивидуальной изменчивости организмов (наследственной или приобретенной), их поведения, скорости и характера перемещений, о влиянии на поведение популяций групповых эффектов, свойств трофической сети водоема, иных особенностей организации сообщества. Нельзя не признать, что большинство современных представлений о природе изменений численности рыб все еще остаются схематическими, упрощенными, отражающими не столько полноту, сколько недостаточность наших знаний о свойствах популяционных систем.

Представленные в пособии описания процессов, управляющих жизнью популяций, ограничены самыми общими представлениями. Они дают начальные знания о факторах и механизмах популяционной динамики, способах математического описания демографических процессов и связанных с ними методах получения количественных оценок роста, смертности и воспроизводства рыб. Относительно самостоятельное значение в популяционных исследованиях рыб отводится деятельности, связанной с управлением рыболовством. Она во многом опирается на теоретические обобщения, ставящие во главу угла интерпретацию общих свойств популяционных систем. В качестве примера в пособии рассмотрены формальная теория жизни рыб и ее последующее развитие, базирующиеся на представлениях о равновесности популяций. Они дают поучительный пример научного анализа сложных биосистем, основанного на выделении главного и отбрасывании второстепенного.

Надо отметить, что эмпирической основой ихтиологических популяционных исследований являются выборочные данные, использование которых сопряжено с необходимостью статистического обоснования получаемых оценок. Методы статистической обработки данных в пособии не рассматриваются. Их включение привело бы к дополнительным трудностям усвоения материала, насыщенного математическими формулами. Еще одной причиной является наличие специальных учебных курсов по статистике и широкая представленность статистических методов в стандартном наборе программных средств обработки данных. Можно также отметить, что статистическая корректность представления полученных оценок, хотя и является важной, не всегда обеспечивает надежность полученных результатов, уступая в этом плане возможности преодоления систематических погрешностей, свойственных выбранной модели или полученному набору исходных данных.

Используемый при описании популяционных процессов математический аппарат соответствует программе средней школы и поэтому не должен вызывать затруднений у студентов старших курсов университета.

Рассмотренные в пособии демографические процессы и теории, интерпретирующие ход взаимодействий в системе запас — промысел, конечно, не дают исчерпывающего представления о популяционном анализе. За рамками изложения остались важные вопросы, касающиеся, например, инструментальных методов измерения обилия рыб, способов учета взаимоотношений рыб с другими видами гидробионтов, методов оценки воздействия на рыб различных видов хозяйственной деятельности, а также некоторые другие, включенные в лекционные курсы по основам популяционного анализа и экологии рыб. Этим разделам будут посвящены отдельные материалы, находящиеся в настоящее время в планах подготовки учебной литературы.

ЛИТЕРАТУРА

Бабаян В. К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). М.: Изд-во ВНИРО, 2000. 192 с.

Баранов Ф. И. Избранные труды. Т. 3. Теория рыболовства. М.: Пищевая промышленность, 1971. 305 с.

Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищевая промышленность, 1969. 248 с.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Минского ун-та, 1956. 254 с.

Державин А. И. Севрюга. Биологический очерк. Баку, 1922. 392 с.

Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб // Труды ВНИРО. М.: Пищепромиздат, 1952. Т. 21. С. 3–162.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 447 с.

Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 407 с.

Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 463 с.

Чугунов Н. Л. Биология судака Азовского моря // Труды Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции. 1931. Вып. 6. С. 3–168.

Blaxter J. H. S. Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance // Transactions of the American Fisheries Society 115. 1986. P. 98–114.

Brett J. R. Fish — the energy cost of living // Marine agriculture / Ed. W. J. McNeil. 1970.

Brett J. R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon // J. Fish Res. Board Can. 1964. Vol. 21 (5). P. 1183–1226.

Chen S., Watanabe S. Age Dependence of Natural Mortality Coefficient in Fish Population Dynamics. Nippon // Suisan Gakkaishi. 1989. Vol. 55. P. 205–208.

Csirke J. Recruitment in the Peruvian anchovy and its dependence on the adult population // Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 1980. Vol. 177. P. 307–313.

Cushing D. H. The decline of herring stocks and the gadoid outburst // J. Const. int. Explor. Mer. 1980. Vol. 39. P. 70–81.

Cushing D. H., Harris J. G. K. Stock and recruitment and the problem of density dependence // Rapp. p.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 1973. Vol. 164. P. 142–55.

Fry F. E. Statistics of lake trout fishery // Biometrics. 1949. Vol. 5 (1). P. 27–67.

García A., Sobenes C., Link O., Habita E. Bioenergetic models of the threatened darter Percilia irwini // Marine and Freshwater Behaviour and Physiology. 2012. Vol. 45, No. 1, January. P. 17–28.

Gulland J. A. Estimation of mortality rate // Annex to Rep. Arctic Fish. Working Group // ICES. 1965. Vol. 3. P. 9.

Gulland J. A. Fish stock assessment: A manual of basic methods // FAO / Wiley Ser. on Food and Agriculture. 1983. Vol. 1.

Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of Norten Europe // Rapp. et proc.-verb. reun. 1914. Vol. 20. P. 1–228.

Houde E. D. Critical food concentration for larvae of three species of subtropical marine fishes // Bull. Mar. Sci. 1978. Vol. 28. P. 395–411.

Houde E. D. Fish early life dynamics and recruitment variability // American Fisheries Society Symposium. 1987. Vol. 2. P. 17–29.

Houde E. D., Zastrow C. E. Ecosystem- and taxon-specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages // Bulletin of Marine Science. 1993. Vol. 53. P. 290–335.

Houde E. D. Mortality // Fishery Science The Unique Contributions of Early Life Stages / Ed. L. A. Fuiman, R. G. Werner. Blackwell Science Ltd. 2002. Chap. 3. P. 64–87.

Jones R. Fish growth // J. Physiol. 1972. Vol. 227 (2), Dec. P. 10.

Jones R. Density dependent regulation of the numbers of cod and haddock // Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 1973. Vol. 164. P. 156–173.

Jones R. Towards a general theory of population regulation in marine teleosts // J. Cons. int. Explor. Mer. 1989. Vol. 45. P. 176–189.

Le Cren E. D. Observations on the growth of perch (Perca fluviatilis L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density // J. Anim. Ecol. 1958. Vol. 27. P. 287–334.

Lorenzen K., Camp E. V. Density-dependence in the life history of fishes: When is a fish recruited? // Fisheries Research. 2019. Vol. 217, September. P. 5–10.

Matte J.-M., Fraser D. J., Grant J. W. A. Population variation in density-dependent growth, mortality and their trade-off in a stream fish // Animal Ecology. 2020. Vol. 89, Issue 2. P. 541–552.

McGurk M. D. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness // Mar. Ecol. Prog. 1986. Ser. 34. P. 227–242.

Ohlberger J., Staaks G., van Dijk P. L. M., Hölker F. Modelling energetic costs of fish swimming // Journal of experimental zoology. Part A, Comparative experimental biology. 2005. No. 303A. P. 657–664.

Parrish R. H., MacCall A. D. Climatic variation and exploitation in the Pacific mackerel fishery // Calif. Dep. Fish Game Fish Bull. 1978. No. 167.

Pauly D. On the relationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1980. Vol. 39. P. 175–192.

Pauly D. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: A generalization of von Bertalanffy's growth formula // Ber. Inst. Meereskd. 1979. Vol. 62. [Google Scholar.]

Pope J. G. An investigation of accuracy of virtual population analysis using cohort analysis // ICNAF. Res. Bull. 1972. Vol. 9. P. 65–74.

Ricker W. E. Stock and recruitment // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1954. Vol. 11. P. 559–623. https://doi.org/10.1139/f54-039

Rose K. A., Cowan J. H., Winemiller K. O., Myers R. A., Hilborn R. Compensatory density dependence in fish populations: Importance, controversy, understanding and prognosis // Fish and Fisheries. 2001. Vol. 2. P. 293–327. https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00056.x

Schnute J. T., Richards L. J. A unified approach to the analysis of fish growth, maturity, and survivorship data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47. P. 24–40.

Shane A. F., Midway S. R. Trends in Growth Modeling in Fisheries Science // Fishes. 2021. Vol. 6, No. 1. P. 2–18. https://doi.org/10.3390/fishes6010001

Shepherd J. G. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and construction of sustainable yield curves // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1982. Vol. 40. P. 67–75.

Stige L. C., Hunsicker M. E., Bailey K. M., Yaragina N. A., Hunt G. L. Jr. Predicting fish recruitment from juvenile abundance and environmental indices // Marine Ecology Progress Series. 2013. Vol. 480. P. 245–261. https://doi.org/10.3354/meps10246

Von Bertalanffy L. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II) // Human Biology. 1938. Vol. 10. P. 181–213.

Учебное издание

Криксунов Евгений Аркадьевич

АНАЛИЗ И ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПРОЦЕССОВ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ РЫБ

Учебное пособие для студентов кафедры ихтиология и отделения общей экологии и рационального природопользования

Редактор, корректор *Е. Г. Якимова*
Художественное оформление *П. Р. Петухова*
Верстка и подготовка иллюстраций *В. Н. Кокорев*

Подписано в печать 24.03.2025. Формат 60×90/16. Бумага офсетная. Уч.-изд. л. 5,0. Усл. печ. л. 8,0.
Тираж 120 экз. Изд. № 13164. Заказ №

МГУ Издательство Московского университета

119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, стр. 15
Тел.: (495) 939-32-91; e-mail: secretary@msupress.com
https://msupress.com. Отдел реализации:
тел.: (495) 939-33-23; e-mail: zakaz@msupress.com

Отпечатано в типографии ООО «Паблит». 127214, г. Москва, Полярная ул., д. 31В, стр. 1, Э/ПОМ/К 3/I/1.
Тел.: (495) 859-48-62