

УДК 639.2.03:51

ТЕОРИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБНЫХ ЗАПАСОВ**А. В. Засосов**

Историю существования стада рыб, как и любых других живых организмов, можно представить в виде непрерывного процесса воспроизводства, при котором вновь нарождающиеся поколения нескончаемой чередой сменяют предшествующие им поколения предков. Численность стада рыб в любой данный момент времени можно рассматривать зависящей от целого ряда биотических и абиотических факторов, под воздействием которых происходят количественные изменения в стаде. Однако численность стада не уменьшается до нуля, но и не возрастает до бесконечности. Иначе говоря, при флюктуациях большего или меньшего размера взятая за долготелетний период и ограниченная определенными пределами численность стада будет удерживаться на некотором среднем уровне в результате естественного регулирования.

Сущность саморегулирования заключается в том, что с началом воздействия какого-либо биотического или абиотического фактора немедленно вступает в силу возникающее противодействие стада. Это противодействие включает в себя и факторы смертности, воздействие которых на численность популяции не остается постоянным. С увеличением одних причин смертности численность запаса может увеличиваться, а с возрастанием других ослабевать.

Провести четкое разграничение между биотическими и абиотическими факторами внешней среды и перечислить причины, содействующие или не содействующие возрастанию смертности с увеличением численности рыб, чрезвычайно трудно. Паводки, засухи, экстремальные значения температуры и другие физические факторы внешней среды казалось бы можно уверенно отнести к причинам, обуславливающим смертность, не зависящую от численности запаса. Не менее уверенно можно считать, что такие биологические причины, как болезни, гельминты, хищничество несомненно становятся более действенными с увеличением плотности стада рыб. Вместе с тем такой фактор, как хищничество, может не только изменяться, но и оставаться неизменным в достаточно больших пределах численности; оно может даже в несколько раз возрасти с уменьшением количества жертв. Точно так же с увеличением численности стада и возрастанием плотности рыбного населения часть особей вида может оказаться в менее благоприятных условиях среды и действие неблагоприятных физических факторов может оказаться тем больше, чем больше плотность населения.

Можно добавить, что и сам факт смерти особи подчас чрезвычайно трудно объяснить какой-либо определенной причиной. В связи с этими независимо от природы смертности факторы, обеспечивающие усиление

роли регулирования величины стада с возрастанием его плотности, принято именовать компенсационными (конкурентными, негативными)¹.

Количественно воспроизводство стада рыбы можно охарактеризовать продуктивностью икрометания, числом выклюнувшихся личинок, развившихся мальков, выжившей молодежи или каким-либо другим показателем. С точки зрения практики и теории рыболовства, наибольший интерес из этих показателей вызывает пополнение промыслового стада и закономерность изменения его в связи с изменением промыслового запаса, а также количества нерестующих производителей.

Можно предположить, что изменения численности пополнения обусловлены непосредственными изменениями в численности производителей и что существует закономерность, отражающая эту взаимосвязь. На основе этих предположений канадский исследователь Риккер (Ricker, 1954) рассмотрел систему хищник—жертва, в которой численность последней регулируется хищничеством. Вкладывая в понятие «хищничество» действие всех причин и факторов, управляющих численностью пополнения промыслового стада жертвы, Риккер (Ricker, 1958) считает, что процессы компенсационной смертности протекают в течение всех стадий жизни рыб. В целях отражения этого обстоятельства он положил, что средняя численность хищников m изменяется пропорционально средней численности производителей жертвы p .

Нетрудно подсчитать среднюю численность особей, вовлеченных в компенсационное хищничество,

$$m = m_0 + k_1 p, \quad (1)$$

где k_1 — коэффициент пропорциональности;

m_0 — число хищников, в том случае, когда продуктивность жертвы приближается к минимальной и хищники вынуждены переходить на другое питание.

Мгновенную смертность z молодого поколения жертвы при этом можно подсчитать как:

$$z = z_0 + k_2 m, \quad (2)$$

где z_0 — мгновенная смертность жертвы по причинам, не относящимся к рассматриваемому хищничеству;

k_2 — коэффициент пропорциональности, учитывающий эффективность хищничества (причин, вызывающих смертность).

Мгновенная, или элементарная, смертность представляет понятие, которое проще и удобнее пояснить на конкретном примере. Условимся, что мы рассматриваем определенный период в жизни стада рыбы, равный одному году, и считаем его состоящим из n числа равных интервалов времени. Относительную величину интервала времени $\frac{1}{n}$ всегда выбираем столь короткой, чтобы изменения в величине стада на этом протяжении времени были бы незаметны и их можно было бы считать бесконечно малыми высших порядков. При этом предположим, что накапливающееся (суммарное) действие гибели рыбы на протяжении большого числа таких элементарных интервалов становится заметным и значительным. Допустим также, что отношение $\frac{z}{n}$ представляет ве-

¹ Противоположный по смыслу термин — депенсационные (инверсионные, позитивные) — относится к смертности и факторам, эффективность которых уменьшается с увеличением плотности.

личину математического ожидания гибели рыбы¹. Тогда $\frac{z}{n}$ можно считать и той частью стада, которая будет вымирать в течение одного такого бесконечно малого интервала времени.

Другими словами, уменьшение численности рыбы за элементарный промежуток времени будем считать пропорциональным их численности.

Для большей наглядности условимся, что $n=1000$, $z=2,8$, тогда можно сказать, что в течение $\frac{1}{1000}$ -й года в среднем будет погибать $\frac{2,8}{1000}$ -я часть, или 0,0028% популяции. Так как эта величина очень малая, то различием между начальной и средней численностью стада можно пренебречь. При начальной численности, равной 1 000 000 особей, за первый элементарный промежуток времени погибает 2800 рыб, выживает — 997 200. В течение следующей тысячной доли года погибает $997200 \times 0,0028 = 2793$ особи, остаются живыми 994 407 особей.

Нетрудно заметить, что продолжение этого процесса расчета равносильно изображению убывающей геометрической прогрессии со знаменателем $(1-z)$. Поэтому, воспользовавшись формулой определения любого члена прогрессии по заданному первому члену и знаменателю, легко подсчитаем, что из 1 000 000 особей к концу года выживает

$$s = 1000\,000(1-z)^{n-1},$$

$$s = 1000\,000(1-0,0028)^{1000-1} \approx 60000 \text{ особей.}$$

Следовательно, в течение года погибнет около 940 000 рыб, или, иначе говоря, годовая смертность стада составит 0,940 при мгновенной смертности $z=2,8$.

Когда число элементарных промежутков времени возрастает и n стремится к бесконечности, выживание s стремится к величине e^{-z} , т. е. в пределе можно принять $s=e^{-z}$.

Подставляя в выражение (2) значение m из формулы (1), получим

$$z = z_0 + k_2 m_0 + k_1 k_2 P.$$

Последний член правой части этого уравнения характеризует компенсационное хищничество, а два первых — смертность от депенсационных причин.

Величину выживания поколения жертвы s_c при воздействии на него компенсационной смертности можно подсчитать как

$$s_c = e^{-KP},$$

где $K = k_1 k_2$.

Аналогично можно подсчитать выживание жертвы s_n от депенсационных причин смертности:

$$s_n = e^{-(z_0 + k_2 m_0)}.$$

На этом основании нетрудно подсчитать D — величину дочерней генерации или численность пополнения, продуцированного родительским стадом P , т. е. составить уравнение воспроизводства

$$D = PE s_n s_c$$

или

$$D = PE s_n e^{-KP}, \quad (3)$$

где E — количество икринок, приходящееся на одного производителя родительского стада.

¹ Приближенно равную среднеарифметическому значению.

Для определения коэффициента K обратимся к условиям максимального воспроизводства, т. е. найдем первую производную правой части уравнения (3) и приравняем ее нулю:

$$e^{-KP} - PK e^{-KP} = 0$$

или

$$e^{-KP} (1 - PK) = 0.$$

Поскольку e^{-KP} не равно нулю, то $K = \frac{1}{P_m}$.

Подставив значение K в уравнение (3), получим

$$D = P E s_n e^{-\frac{P}{P_m}}. \quad (4)$$

Максимум воспроизводства $D_{\max}$ будет наблюдаться при $P = P_m$, а следовательно,

$$D_{\max} = P_m E s_n e^{-1}. \quad (5)$$

Разделив почленно равенство (4) на равенство (5), получим

$$\frac{D}{D_{\max}} = \frac{P E s_n e^{-\frac{P}{P_m}}}{P_m E s_n e^{-1}},$$

или

$$\frac{D}{D_{\max}} = \frac{P}{P_m} e^{1 - \frac{P}{P_m}}. \quad (6)$$

Результат воспроизводства стада рыб может быть представлен средней величиной созревающего поколения, т. е. тем пополнением, которое в определенных условиях способен дать запас производителей данной численности. Графически соотношение между запасом и средней величиной продуцируемого им пополнения W. Ricker представил в виде кривой воспроизводства.

При построении ее можно откладывать по осям число икринок, как это делали R. Beverton и S. Holt (1957). Тогда на оси абсцисс будут отложены показатели численности запаса определенного года, выраженные через число икринок, продуцированных в год появления на свет поколения, входящего в этот запас, а на оси ординат — число икринок, продуцированных данным запасом производителей в соответствующем году.

Прямая, проведенная из начала координат под углом 45° , будет характеризовать фиктивный запас, воспроизводство которого не зависит от численности. Вновь появляющаяся дочерняя генерация такого запаса всегда стремится быть равной родительской. Приняв во внимание столь замечательное свойство этой прямой, ее стали именовать **линией замещающего уровня**.

Независимо от того, какую форму примет кривая воспроизводства реального стада рыб, часть ее, лежащая левее и выше линии замещающего уровня, будет характеризовать воспроизводство, при котором новое поколение (потомков) будет многочисленнее старого (поколения производителей). Часть кривой воспроизводства, лежащая ниже и правее линии замещающего уровня, будет характеризовать воспроизводство пополнения меньшего, чем численность производителей.

Имея в виду это свойство линии замещающего уровня и в соответствии с равенством (6), можно записать

$$\frac{D_r}{D_{\max}} = \frac{P_r}{P_m} e^{1 - \frac{P_r}{P_m}}, \quad (7)$$

где D_r и P_r относятся к замещающему уровню.

Разделив почленно равенство (6) на равенство (7), получим

$$\frac{D}{D_r} = \frac{P}{P_r} e^{\frac{P_r}{P_m} - \frac{P}{P_m}}. \quad (8)$$

Поскольку $D_r = P_r$, то

$$D = P e^{\frac{P_r}{P_m} - \frac{P}{P_m}}.$$

Однако это выражение принимает более компактную форму, если ввести обозначения

$$\frac{D}{D_r} = Z; \quad \frac{P}{P_r} = W \quad \text{и} \quad \frac{P_r}{P_m} = a.$$

Тогда уравнение кривой воспроизводства примет вид:

$$Z = W e^{a(1-W)}. \quad (9)$$

В работе «Запас и пополнение»¹ W. Ricker (1954) детально исследовал свойства различных кривых, чтобы установить общие черты воспроизводства рыб, а также объяснить закономерность появления случайных изменений в результатах воспроизводства.

Исследование показало, что компенсационная смертность препятствует неограниченному возрастанию численности популяции, удерживая ее около определенного среднего уровня. В процессе воспроизводства возникают довольно большие закономерные флуктуации численности, колеблющейся около этого среднего уровня.

В реальных условиях под влиянием любого из многочисленных факторов окружающей среды результат воспроизводства может отклониться от своего среднего значения, определяемого кривой. При благоприятном стечении обстоятельств численность пополнения, соответствующая данной величине родительского стада, окажется возросшей, и, наоборот, при неблагоприятных условиях и других значениях факторов окружающей обстановки численность пополнения при такой же величине родительского стада окажется уменьшенной. Эти отклонения воспроизводства численности пополнения, вполне очевидно, будут большими для крайних экстремальных значений окружающих условий.

Приняв во внимание, что экстремальные значения факторов среды, в которой происходит воспроизводство, встречаются реже, чем средние, можно предположить о существовании нормальной закономерности распределения этих случайных отклонений численности пополнения.

Иначе говоря, в целях выяснения характера влияния условий внешней среды на воспроизводство можно предположить, что распределение вариаций независимых факторов, определяющих исход воспроизводства, как и распределение частот результатов самого воспроизводства, близки к нормальному.

С помощью таблиц случайных чисел и на основании теории рандомизации выборочных наблюдений² по принятому размаху значений при-

¹ Русский перевод помещен в сборнике «Материалы международной конференции по охране запасов рыб». М., 1957.

² Теория рандомизации выборочных наблюдений рассматривает вопросы обеспечения случайного характера их изменений.

знака можно получить последовательный ряд чисел, характеризующих зависимость воспроизводства от случайных изменений условий среды.

Выполненное построение (Ricker, 1954, 1958) подтвердило большую степень правдоподобия такого объяснения зависимости воспроизводства от факторов внешней среды законом нормального распределения.

На основании уравнения (9) можно оценить ту интенсивность вылова и величину стабильного улова, которые соответствуют заданной величине родительского стада¹.

Допустим, что на рис. 1 изображена построенная по уравнению (9) кривая воспроизводства стада рыбы. Точка А на ней соответствует тому положению, для которого необходимо определить величину стабильного улова и интенсивность вылова. Из рис. 1 видно, что отрезок ординаты ВС определяет величину $OC=BC$ той части пополнения, которая соответствует замещающему уровню и должна обеспечивать воспроизводство будущего, а вместе с тем и будущую стабильность промысла. Верхний отрезок АВ ординаты соответствует той части пополнения, которая

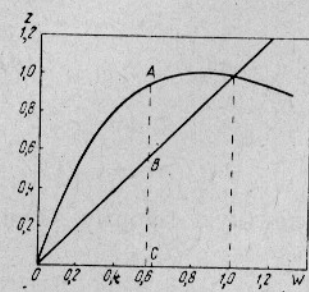


Рис. 1. Кривая воспроизводства типа $Z = We^{a(1-W)}$ (a принята равной 1,119).

должна обеспечивать стабильный улов. Если индекс ϵ приписать символам, относящимся к упомянутому стабильному состоянию, то интенсивность вылова v_ϵ можно обозначить отношением отрезков $AB:AC$. Но $AB=AC-BC$; $BC=OC$; $AC=Z_\epsilon$ и $OC=W_\epsilon$.

Подставляя эти значения АВ и АС, можно записать

$$v_\epsilon = \frac{Z_\epsilon - W_\epsilon}{Z_\epsilon}$$

или, используя уравнение (9), получить выражение интенсивности вылова в зависимости от параметров кривой воспроизводства W и a :

$$v_\epsilon = 1 - e^{-a(1-W_\epsilon)} \quad (10)$$

Величина уравновешенного улова $AB=C_\epsilon$ будет равна

$$C_\epsilon = Z_\epsilon - W_\epsilon$$

или на основании равенства (9)

$$C_\epsilon = W_\epsilon (e^{a(1-W_\epsilon)} - 1). \quad (11)$$

Взяв первую производную от правой части этого выражения, можно определить параметры, соответствующие максимальному стабильному улову.

При этом получим

$$(1-aW)e^{a(1-W_\epsilon)} = 1. \quad (12)$$

Отсюда методом подбора нетрудно найти $W_{\epsilon \max}$, соответствующее максимальному стабильному улову, который может быть оценен на основе разности $AC-BC$.

¹ Стабильным (уравновешенным) уловом именуют то изымаемое промыслом количество рыбы, которое в точности соответствует естественному приросту популяции. Численность популяции при этом характеризуется значением W в данный момент.

Следует отметить, что теория воспроизводства довольно быстро нашла признание и получила практическое подкрепление в работах зарубежных ученых. Степень признания ее продолжает возрастать по мере того, как появляются новые исследования, содержащие обработку результатов многолетних наблюдений за воспроизводством того или иного реального стада рыб. В качестве примера можно назвать работу канадских исследователей по определению закономерности изменения воспроизводства запаса нерки реки Skeena в Британской Колумбии. Эта река является третьей по величине вылова нерки в Британской Колумбии и на протяжении последнего полувека ежегодно давала почти миллион лососей.

М. Sheppard и F. Whithler (1958), пользуясь данными о возрастном составе и интенсивности лова рыбы в предустьевом пространстве реки, установили соотношение величины промыслового стада нерки и пополнения его более чем за сорокалетний период. Результаты их работы выражены на графиках, один из которых представлен на рис. 2, где соотношение между численностью нерестовавших в отдельные годы производителей и численностью произведенного ими потомства, выжившего до промыслового размера, обозначено точками.

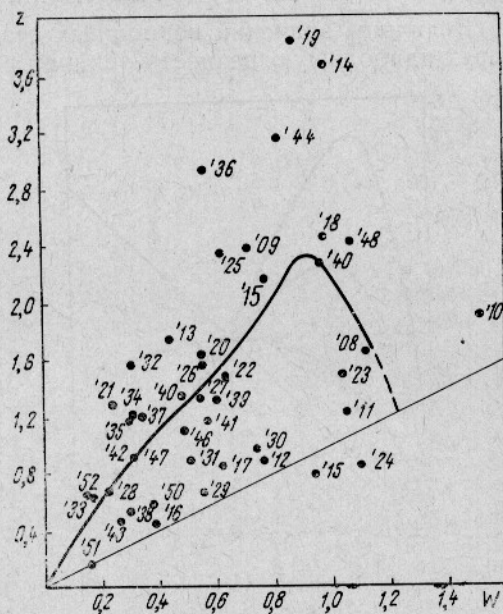


Рис. 2. Кривая соотношения запаса и пополнения стада нерки реки Skeena (цифрами обозначены годы нереста).

Кривая на рис. 2 проведена по средним значениям пополнения, а разброс (отклонение от кривой) точек можно объяснить влиянием случайных изменений в условиях среды.

Несомненно, что факторы внешней среды должны влиять не только на результаты воспроизводства, но и обуславливать изменения величины возможного стабильного улова стада.

Определение степени влияния изменяющихся условий среды на величину возможного стабильного улова было выполнено на основе решения числовых примеров с помощью примеров. Ricker (1958) выбрал 6 кривых воспроизводства, три из которых (A, B и C) изображены на рис. 3. Для всех кривых характерна закономерность

$$Z = W e^{a(1-W)}$$

со значениями a , равными 1; 2 и 2,678.

Три остальные кривые представлены на рис. 4. Кривая F характеризует воспроизводство, достигающее максимума по той же закономерности, что и кривая, а затем остающееся на неизменном уровне.

Кривая G совпадает с кривой A по правую сторону от значения $W=0,4$, а при значениях $W<0,4$ определяется зависимостью $Z = W e^{1,1W}$.

Следовательно, сопоставление результатов воспроизводства по кривой A и G будет характеризовать степень ослабления воспроизводства.

Кривая H построена на основании следующей зависимости:

$$Z = \frac{W}{1 + A(W - 1)},$$

(A принята равной 0,9) (R. Beverton и S. Holt, 1957).

Величины значений возможных стабильных уловов были вычислены через наибольшую разность ординат в долях замещающего уровня.

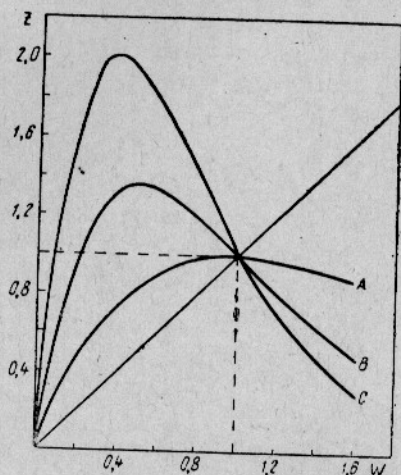


Рис. 3. Кривые воспроизводства типа A , B и C .

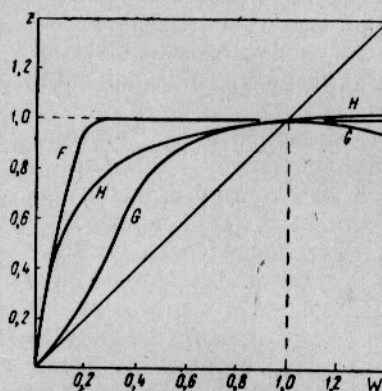


Рис. 4. Кривые воспроизводства F , G и H .

Полагая, что случайные изменения в условиях среды приведут к изменению величины уловов, т. е. вызовут отклонения наибольшего возможного стабильного улова от среднего его значения, W. Ricker предположил, что эти отклонения будут так же, как и вышеупомянутые результаты воспроизводства, подчиняться закону нормального распределения.

Для изображения изменений величины максимального стабильного улова он применил способ, использованный для иллюстрации и объяснения причин флюктуаций численности.

Степень рассеяния значений максимального улова можно охарактеризовать величиной среднего квадрата отклонения или квадратичным отклонением его от среднего значения. Желая проследить за влиянием факторов внешней среды на величину максимального стабильного улова, W. Ricker выбрал два различных уровня вариability факторов среды (уровень A и B), среднеквадратичные отклонения которых разнились вдвое. Иначе говоря, средний квадрат отклонения при уровне A был выбран в четыре раза меньше, чем при уровне B .

Результаты исследования показали, что крайние значения максимальных уравновешенных уловов при уровне B относятся как 18:1, при уровне A 7:1.

Позднее эти расчеты повторили P. Larkin и другие (1964) тем же самым методом, основываясь уже не на 24, а на 200 генерациях, и получили такие же результаты.

Исследования на числовых примерах показали, что изменение внешних условий окружающей среды приводит к появлению флюктуаций в

пополнении, а также и в величине улова, даже при неизменной интенсивности промысла. Вариабильность среды может уменьшать средний улов, увеличивать или оставлять неизменным в зависимости от типа воспроизводства стада. Изменения величины среднего улова при этом относительно невелики.

Эти теоретические выкладки, как уже упоминалось в начале статьи, основывались на том предположении, что между промысловым запасом стада рыбы и его пополнением существует определенная зависимость. Обычно оценка роли численности запаса производителей в воспроизводстве потомства (пополнения) сводится либо к прямой пропорциональности, либо к независимости одного от другого, как отмечал W. Ricker. Однако положения эти плохо согласуются с крайними возможными значениями величины запаса.

Предположение о существовании прямой пропорциональности должно приводить к неограниченному, беспредельному возрастанию численности популяции, в то время как логическим завершением предположения о независимости может явиться заключение о возможности появления потомства без производителей. Некоторые, сравнительно недавние исследования, не показавшие какой-либо определенной тенденции увеличения или уменьшения пополнения с изменением численности производителей у морских видов рыб заставили W. Ricker (1963) вернуться к обсуждению вопроса о возможной форме кривой воспроизводства при условии сохранения независимости величины пополнения от численности производителей.

Это исследование показало, что если допускать возможность существования такого воспроизводства, то соотношение между запасом и пополнением должна выражать зависимость переменного характера, изображенная на рис. 5. При таком воспроизводстве должна существовать корреляция между числом производителей и величиной потомства, но появляется она только при чрезвычайно малой численности производителей и в очень узких пределах.

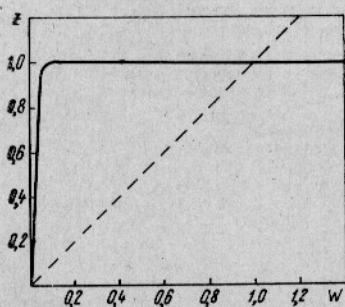


Рис. 5. Кривая воспроизводства, когда величина пополнения в широких пределах не зависит от количества производителей. (В данном случае $Z=1$ между $W=0,1$ и $W=1,0$; $\frac{Z}{W} = \exp 1,53$ между $W=0$ и $W=0,05$, что приводит к небольшой кривизне поднимающейся ветви; участок кривой в интервале $W=0,05$ и $W=0,1$ проведен произвольно, от руки).

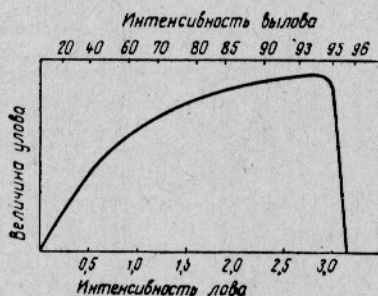


Рис. 6. Кривая, показывающая изменение величины улова от интенсивности лова и вылова (построена на основании кривой рис. 5 и предположения, что промысловое стадо состоит из одной возрастной группы).

Особое значение получило исследование изменения величины максимальных возможных стабильных уловов (рис. 6). Полого поднимающаяся ветвь кривой на рис. 6 характеризует степень увеличения улова с возрастанием интенсивности лова. Обрывистая правая часть кривой показывает, что произойдет с уловом, когда интенсивность лова превысит определенный, критический, уровень. Состояние численности облав-

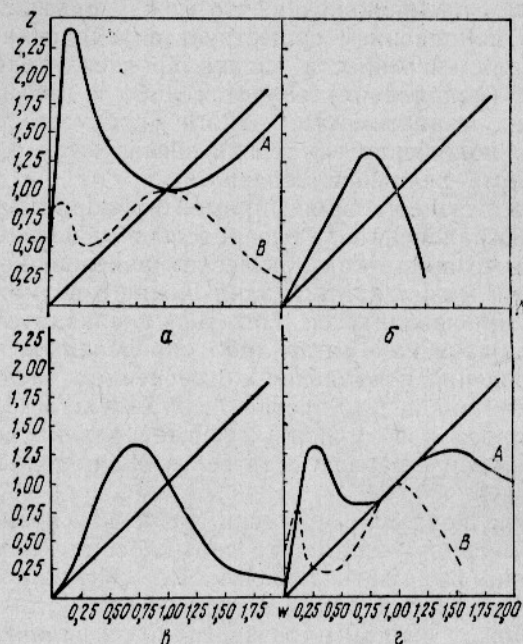


Рис. 7. Кривые воспроизводства:

а — двухстадийная кривая воспроизводства с компенсацией в каждой стадии (для кривой *A* приняты значения $a = 1$, $a = 3$, для кривой *B* — $a = 3$ и $a = 1$); *б* — двухстадийная кривая воспроизводства с депенсацией в первой стадии $Z = -We^a(1-W)$ ($a = 2,0$) и компенсацией во второй ($a = 2,0$); *в* — двухстадийная кривая воспроизводства с компенсацией $Z = We^a(1-W)$ ($a = 1,5$) и предшествующей депенсацией $Z = -We^a(W-1)$ ($a = 2,0$); *г* — трехстадийные кривые воспроизводства: *A* — две стадии компенсационных ($a = 1,5$ каждая) и одна стадия депенсационная ($a = 2,0$); *B* — две стадии компенсационных ($a = 3$, $a = 1$) и одна депенсационная ($a = 2,0$).

ливаемой популяции после этого становится таким, что характер воспроизводства меняется.

Продолжением разработки методики построения кривых воспроизводства, учитывающих влияние депенсации в пополнении, является работа Р. Larkin и др. (1964).

В истории воспроизводства у многих видов живых организмов, в том числе и у рыб, довольно легко выделить периоды, которые можно характеризовать либо компенсационной, либо депенсационной смертностью. В соответствии с этим и кривую воспроизводства можно построить так, чтобы она отражала влияние этих процессов на величину пополнения.

На рис. 7, *а*, *б*, *в*, *г* изображены такого рода кривые из указанной работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Beverton R., Holt S. On the dynamics of exploited fish populations. London, 1957.
- Larkin P., Releigh R., Wilimovsky W. Some alternative premises for constructing theoretical reproduction curves. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 21, N 3, 1964.
- Ricker W. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 11, N 5, 1954.
- Ricker W. Handbook of computation for biological statistics. Ottawa, 1958.
- Ricker W. Maximum sustained yields from fluctuating environments and mixed stocks. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 15, N 5, 1958.
- Ricker W. Big effects from small causes. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 20, N 2, 1963.
- Sheppard M., Whithler F. Spawning stock, size and resultant production for Skeena sockeye. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 15, N 5, 1959.
- Wickett W. Review of certain environmental factors affecting the production of pink and chum salmon. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 15, N 5, 1959.