МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені І. І. МЕЧНИКОВА
ФАКУЛЬТЕТ ГІДРОМЕТЕОРОЛОГІЇ І ЕКОЛОГІЇ

**Т. І. МАТВІЄНКО**

# РИБНИЦТВО
## РОЗДІЛ ТЕОРІЯ ДИНАМІКИ СТАДА РИБ

КУРС ЛЕКЦІЙ
для здобувачів спеціальності 207 Водні біоресурси та аквакультура

Одеса
ОНУ імені І. І. Мечникова
2026

**УДК 639.3(042.4)**
**М338**

**Автор:**
***Т. І. Матвієнко,*** старший викладач кафедри водних біоресурсів та аквакультури.

**Рецензенти:**
***М. І. Бургаз,*** кандидат біологічних наук, доцент кафедри водних біоресурсів та аквакультури факультету гідрометеорології і екології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова;
***В. Й. Божик,*** кандидат біологічних наук, доцент кафедри водних біоресурсів та аквакультури Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького.

*Рекомендовано до видання науково-методичною радою*
*ОНУ імені І. І. Мечникова*
*Протокол № 3 від 18 червня 2025 р.*

**Матвієнко Т. І.**

**М338** Рибництво. Розділ Теорія динаміки стада риб [Електронний ресурс] : курс лекцій для здобувачів спец. 207 Водні біоресурси та аквакультура. Електронні текстові дані (1 файл : 1,5 МБ). Одеса : ОНУ імені І. І. Мечникова, 2026. 81 с.

ISBN 978-617-8945-19-0

*Курс лекцій присвячений теоретичним основам динаміки стада риб – галузі іхтіології та рибного господарства, що вивчає закономірності змін чисельності, біомаси та структури популяцій риб під впливом природних і антропогенних факторів. У матеріалах розглянуто основні поняття та моделі, що описують ріст, смертність, рекрутування та експлуатацію рибних запасів. Особлива увага приділена сучасним методам прогнозування стану рибних ресурсів та принципам їх раціонального використання.*

*Курс лекцій призначений для студентів факультету гідрометеорології і екології, що навчаються за спеціальністю 207 «Водні біоресурси та аквакультура» першого (бакалаврського) рівня вищої освіти. Курс лекцій може бути корисним для студентів суміжних спеціальностей, викладачів і дослідників у сфері аквакультури та фахівців промислової іхтіології, аспірантів та ін.*

**УДК 639.3(042.4)**

ISBN 978-617-8945-19-0

© Матвієнко Т. І., 2026
© Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2026

**ЗМІСТ**


| | | |
|---|---|---|
| | ВСТУП…… | 4 |
| 1 | ПОНЯТТЯ ПРО ПОПУЛЯЦІЙНІ ПАРАМЕТРИ (СТАТИСТИЧНІ ТА ДИНАМІЧНІ)……..... | 8 |
| | 1.1 Промислова структура популяції…… | 11 |
| | 1.2 Чисельність популяції та методи її оцінки……. | 14 |
| | 1.3 Закономірності стабілізації популяції…… | 16 |
| 2 | РОЛЬ МАТЕМАТИЧНИХ МЕТОДІВ У ПРОМИСЛОВІЙ ІХТІОЛОГІЇ…… | 20 |
| 3 | ФОРМАЛЬНА ТЕОРІЯ ЖИТТЯ РИБ Ф.І.БАРАНОВА. ОСНОВНЕ РІВНЯННЯ УЛОВА……... | 24 |
| 4 | ВЕДЕННЯ РИБАЛЬСТВА. ПАРАМЕТРИ ЗНАРЯДЬ ЛОВУ ТА УЛОВИСТІСТЬ…….. | 29 |
| 5 | СМЕРТНІСТЬ РИБ. ЗАГАЛЬНІ ПОЛОЖЕННЯ……. | 36 |
| | 5.1 Природна смертність (поняття, способи виразу, одиниці вимірювання)…….. | 38 |
| | 5.2 Промислова смертність (поняття і способи вираження)…… | 42 |
| | 5.3 Властивості адитивності коефіцієнтів смертності…….. | 45 |
| 6 | НАРОДЖУВАНІСТЬ. ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ, ВИДИ. ПЛОДЮЧІСТЬ. ПОПОВНЕННЯ……. | 48 |
| | 6.1 Залежність продуктивності ікри від власних параметрів популяції…….. | 51 |
| 7 | ІНТУЇТИВНИЙ ПІДХІД ДО ДОСЛІДЖЕННЯ ПРОБЛЕМИ «ЗАПАС-ПОПОВНЕННЯ». ЕМПІРИЧНИЙ ПІДХІД…… | 57 |
| | 7.1 Моделі запас-поповнення. Методи оцінки поповненя…… | 59 |
| 8 | ВІРТУАЛЬНО-ПОПУЛЯЦІЙНИЙ АНАЛІЗ……... | 65 |
| | 8.1 Віртуально-популяційний аналіз. Метод Мерфі. Метод Галланда…… | 69 |
| | 8.2 Віртуально-популяційний аналіз. Когортний аналіз Поупа. Критика ВПА | 74 |
| | РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА…….. | 80 |

# ВСТУП

Розвиток світового рибальства на сучасному етапі досяг такого рівня, що його вплив став сумірним, а найчастіше і значно інтенсивнішим, ніж вплив усіх інших екологічних факторів, що існують в екосистемі водойм. По суті, промисел став не просто «насосом», який вилучає частину особин з популяції, він перетворився на засіб управління водними біоресурсами. Підбираючи необхідну інтенсивність і селективність промислу, вводячи обмежувальні чи регламентуючі заходи щодо термінів, місцям, типам використовуваних знарядь лову, може забезпечити зміна запасу у потрібному напрямі. За рахунок зміни режиму рибальства можна зменшити або збільшити запас, наблизивши його до незайманого стану, змінити розмірну та вікову структуру популяції; усуненням акцентів промислу — придушити чи, навпаки, захистити той чи інший вид і, нарешті, за допомогою штучного відтворення та інтродукції змінити саму якість іхтіофауни. Крім того, еволюція ідеології природокористування, коли головним критерієм оптимальної експлуатації є не просто запобігання впливу промислу на запас, а стійкий розвиток рибалки, призводить до того, що багато традиційних уявлень виявляються вже недостатніми для ефективного управління водними біоресурсами. Впровадження принципу обережності в рибогосподарську практику вимагає ще глибшого розуміння закономірностей динаміки рибних запасів у світлі нових уявлень.

Теорія динаміки стада риб вивчає переважно закономірності динаміки популяцій, зумовлені впливом комплексу природних чинників.

Основними факторами, які визначають динаміку популяцій риб, є народжуваність, смертність, міграція, а також взаємодія з іншими видами (наприклад, хижаками чи конкуренція за ресурси).

Основні концепції теорії включають: - моделі росту популяцій: тут використовуються різні математичні моделі, такі як модель експоненціального росту або модель Лотки - Вольтерра або рівняння хижак – жертва для опису

змін чисельності популяцій у залежності від умов навколишнього середовища; - баланс між популяцією та середовищем: це відображає взаємодію між чисельністю риб і обмеженими ресурсами середовища; - вплив людської діяльності: наприклад, рибальство та зміни клімату можуть значно впливати на популяції риб, змінюючи їх чисельність і структуру.

**Теорія динаміки популяції організмів** – розділ загальної теорії розвитку живого, що досліджує закономірності відтворення і регулювання чисельності організмів.

**Життя виду** – безперервне пристосування до найбільш повного освоєння природних ресурсів, до збереження і відтворення популяції в умовах, що безперервно змінюються.

**Динаміка популяції** – це безперервний процес зміни поколінь в часі. Характер цього процесу визначається специфікою видових пристосувань, характером взаємозв'язку з середовищем:

- темпом і характером поповнення;
- темпом статевого дозрівання;
- співвідношенням статей;
- тривалістю життя;
- віковою структурою (типом динаміки стада).

Все це пристосувальні властивості організму, що відбивають специфіку взаємовідносин з середовищем.

Максимально можлива біомаса популяції виду визначається забезпеченістю їжею, яка може бути використана особинами популяції для росту і поповнення стада. Тому чисельність і віковий склад особин є пристосуванням до характеру кормової бази. Чим стабільніша кормова база, тим більш складна вікова структура популяції. Розмірний і віковий склад популяції, час досягнення статевої зрілості – це пристосування до характеру смертності. Чим ширший ряд вперше дозріваючих особин, там стабільніша величина поповнення. Плодючість також пристосувальна відповідь виду на величину смертності. У однієї і тієї ж популяції плодючість може змінюватися

в широких межах в залежності від умов проживання популяції.

Пристосувально змінюється також якість ікри. Мінливість характеристик ооцитів є тим меншою, чим кращі і стабільніші умови живлення плідників. Пристосувальний характер носить порціонність ікрометання. Це дозволяє послабити харчову конкуренцію між личинками і мальками різних генерацій.

Істотний вплив на якість врожайності поколінь має якість сперми самців. Ріст – кількісна сторона розвитку, так само є видовим пристосуванням. Швидкий лінійний ріст до досягнення статевої зрілості, забезпечує виду вихід з під преса хижака. Перерозподіл енергетичного забезпечення росту (пластичний зменшується збільшується генеративний) в онтогенезі – забезпечує краще дозрівання популяції. Показники угодованості і жирності дозволяють судити про благополуччя популяції.

На підставі всього вищесказаного можна побудувати наступний ланцюжок:

Забезпеченість їжею → відтворююча здатність → темп росту → дозрівання і плодючість → запас поживних речовин → якість ікри → виживання особин (популяції).

Значно впливає на чисельність популяції природна смертність. У більшості риб основна загибель відбувається на ранніх стадіях онтогенезу (ембріональних, личинкових, малькових). У деяких на більш пізніх етапах (нерест, зимівля та ін.). Вид біологічно пристосований до певної інтенсивності смертності, її амплітуди. Чим більш захищеною є популяція від ворогів, паразитів і природної елімінації на різних етапах життєвого циклу, тим меншу інтенсивність смертності вона може витримати. Чим менш захищені особини виду, тим лабільніша здатність його відтворення.

Промисел (вилов) змінює як внутрішньовидові, так і міжвидові зв’язки популяції. До деякій мірі вилов може бути компенсований регуляторними пристосуваннями популяції. Але ця компенсація можлива лише в певних межах, після перевищення яких, відтворення популяції в звичайних умовах вже не може бути забезпечене.

**Перелов** – це стан популяції, коли наявна кількість плідників не може забезпечити підтримку чисельності стада.

Таким чином, **популяція риб** це відкрита, система, що саморегулюється відповідно до змінних умов життя, і як би настроюється на певну інтенсивність відтворення.

Виведення популяції із стану рухомої рівноваги за рахунок посилення промислової смертності, яка вже не може бути компенсована підвищенням інтенсивності відтворення, може призвести до її зменшення або повного знищення.

Продуктивність стада промислових риб є результатом взаємодії пристосованих властивостей виду, місця його існування і форм господарювання (господарської експлуатації стада). Чим більш досконалою є форма господарювання, тим більш вищою є продуктивність промислового стада.

При розвитку рибництва основним завданням є формування таких штучних екосистем, які можуть найефективніше використовувати кормову базу водойм і давати максимальну рибну продукцію високої якості.

Динаміка стада риб є результатом взаємодії ряду процесів: розмноження, росту, дозрівання і зменшення популяції. Розгляд закономірностей, що визначають ці процеси, дає відомості для управління ними з метою одержання максимально можливої продукції.

# 1 ПОНЯТТЯ ПРО ПОПУЛЯЦІЙНІ ПАРАМЕТРИ (СТАТИСТИЧНІ ТА ДИНАМІЧНІ)

Будь-який промисел спрямовано експлуатацію продукційних властивостей деякої популяції риби. Тому для організації раціонального рибальства необхідно оцінити основні популяційні характеристики та з'ясувати, яким чином на них впливає рибальство. Нагадаємо, що в промисловій іхтіології основним чинником, що визначає динаміку популяцій, приймається промисел. Всі інші біотичні та абіотичні фактори враховуються, як правило, лише тією мірою, в якій вони можуть вплинути на результати рибальства або прогноз вилову.

*Параметри*- це деякі показники (або константи), що описують досліджувану популяцію.

Популяційні параметри поділяються на дві групи - статичні та динамічні. Статичні параметри характеризують величину складу та структуру популяції, а динамічні - характер динаміки популяції у часі.

*Статичні параметри* характеризують стан популяції у певний час. Їх можна «побачити», виміряти визначити.

Наприклад, провівши контрольний облав на водоймі, ми отримуємо можливість визначити щільність популяції, розрахувати величину (чисельність чи біомасу) популяції, і навіть розмірний чи віковий склад - чисельність чи біомасу окремих розмірних чи вікових груп. Співвідношення чисельності чи біомаси особин, згрупованих за якоюсь ознакою, можна оцінити той чи інший вид структури.

*Величина популяції* в промисловій іхтіології характеризується чисельністю BN та біомасою $B_w$,. Для зручності надалі сумарну чисельність та іхтіомасу популяції будемо позначати як BN і BW, а чисельність та біомасу окремих вікових груп - як $N_t$ і $B_t$.

Величина є найважливішим популяційним параметрів, і її оцінку

спрямовані зусилля наукових організацій, які забезпечують розрахунок загальних допустимих уловів.

*Склад* - це сукупність елементів, що утворюють розглянуту систему - популяцію.

*а) Якісний склад* - список груп особин, що становлять попудяцію, об'єднаних за якоюсь ознакою. Найчастіше застосовують такі ознаки, що характеризують якісний склад популяції: розміри риб (L); вік риб (t); рід (S); стадії зрілості (Z).

*б) Кількісний склад* - чисельність чи біомаса окремих груп популяції.

Відповідно до описаних типів якісного складу кожна з виділених градацій може характеризуватись певним кількісним показником чисельності та іхтіомаси.

До них відносяться: розмірний склад - чисельність $N_L$ або іхтіомаса $B_L$ окремих розмірних груп; віковий склад - чисельність $N_t$ або іхтіомасса $B_t$ окремих вікових груп; статевий склад - чисельність $N_S$ або іхтіомасса $B_S$ особин різних підлог; генеративний склад - чисельність $N_Z$ або іхтіомаса $B_Z$ особин, що знаходяться на різних стадіях зрілості.

Найбільш важливими показниками кількісного складу є промисловий запас, біомаса нерестового стада, запас, що експлуатується.

*Структура* - це метод організації системи особин, які представляють популяцію. Структура характеризується співвідношенням чисельностей чи біомас особин, згрупованих за певною ознакою. У цьому виявляється важливим, яка абсолютна чисельність чи біомаса окремих частин, має значення лише співвідношення з-поміж них. Через війну структура популяції описується як частки чи відсотка чисельності кожної з виділених угруповань стосовно загальної чисельності:

$$pN_i = pN_1, pN_2, pN_3 \ldots pN_n; pN_i = 1$$

або біомасі

$$pB_i = pB_1, pB_2, pB_3 \ldots pB_n; pB_i = 1,$$

де: і – номер групи; n - кількість груп.

Залежно від методу угруповання можна виділити два типи структур - власна структура, що характеризує метод організації ізольованої популяції, і екологічна структура, що проявляється у процесі взаємодії популяції з довкіллям.

*Власна структура* характеризує спосіб організації популяції, ізольованої від довкілля. У результаті ознаки, якими здійснюється угруповання особин, властиві їм самі.

Можливі складні види структур, пов'язані з двома ознаками - розмірно-вікова, статево-вікова.

Екологічна структура обумовлена диференціацією особин за відмінностями їх екологічних якостей. Незважаючи на все різноманіття відносин, що існують в екосистемах водойм, екологічна структура може бути зведена до кількох найважливіших: просторова структура, тимчасова структура, еколого репродуктивна структура, трофічна структура, промислова структура.

Самі собою статичні параметри не залишаються постійними, а змінюються у часі. Так, поява одного року врожайного покоління молоді тягне у себе зміна, як кількісного складу, і всіх видів структур. Швидкість цих змін описує друга група параметрів, які називають динамічними. У свою чергу динамічні параметри поділяються на дві групи.

*Динамічні параметри, що вимірюються в одиницях швидкості.* Це чотири параметри, які використовуються в рівнянні Рассела:

1) народжуваність R(поповнення) – швидкість появи нових особин у популяції;

2) смертність M – швидкість зменшення чисельності популяції у часі;

3) зростання G – швидкість збільшення (або зменшення) маси особин ва часу;

4) вилову F – швидкість зменшення чисельності популяції під

впливом.

*Динамічні параметри, що виражаються як ефект динамічного процесу,* що відбувався протягом певного періоду часу (добу, місяць, рік):

1) продукція P – сумарний приріст маси всіх особин популяції за певний проміжок часу;

2) улов $Y_N$, $Y_W$ – сумарна чисельність чи маса особин, вилучених промислом із населення за певний проміжок часу.

## 1.1 Промислова структура популяції

Опис популяції, яка піддається впливу промислу (експлуатується), суттєво відрізняється від загально біологічного. Молодшовікова частина популяції забезпечує поповнення її молоддю, але сама у промислі не бере участі. Молодь зазвичай живе у місцях, відмінних від біотопів, яких присвячена велика риба, і, отже, з метою оцінки її чисельності необхідні спеціальні методи дослідження та знаряддя лову. Крім того, чисельність молоді схильна до дуже різких коливань у зв'язку з впливом різноманітних факторів як біотичного, так і абіотичного характеру, тому, навіть знаючи чисельність молоді, важко встановити її вплив на величину уловів. Все це призводить до того, що дослідження молодшого віку популяції мають самостійний характер і при аналізі рибальства та його регулюванні до розгляду не приймаються.

Інша частина популяції, представлена більшою рибою, також неоднорідна з погляду взаємовідносин із промислом. Залежно від селективних властивостей застосовуваних знарядь лову риба може або проходити через вічко відціджувальних знарядь, або вловлюватися, якщо її розміри для цього достатні. Ще складніша картина спостерігається під час використання об'ячеювальних знарядь - старшовікова частина популяції розбивається на три угруповання: дрібні особини, які проходять через комірку; особини середніх розмірів об'ячеюються і їх вловлюють, а великі особини не можуть

об'ячеюватися й уникають упіймання.

Таким чином, проста оцінка загального запасу риби, без знання його вікової чи розмірної структури, ще може забезпечити правильного розуміння взаємодії популяції і промислу, і навіть оцінку результатів останнього. Саме тому в промисловій іхтіології і застосовується спеціальна термінологія для опису популяцій, що експлуатуються.

*Загальний* запас (TSB - Tota1 stock Biomass, TSN - Total stock Number) - чисельність або біомаса популяції в межах водойми або промислового району.

*Граничний вік* $t_\lambda$ - граничний вік життя риби у промисловій стадії. Фактично він може бути прийнятий рівним віку, до якого доживають найбільш старі особини виду.

Загальний запас підрозділяється кілька частин, межі яких визначаються віком досягнення рибою певного стану.

*Вік поповнення* $t_r$ - це той вік, у якому риба вперше вступає у промислове стадо і може бути відловлена. Він визначає біологічними особливостями виду і пов'язаний з переходом молоді до способу життя дорослих риб. У цьому віці молодь мігрує до районів, де мешкають дорослі риби, переходить на харчування, характерне для дорослих риб (зазвичай відбувається перехід з планктонного на бентосне живлення або хижацтво), здійснює разом з ними певні міграції та теоретично може бути відловлена.

*Промисловий запас (стадо)* (Stock, $B_N$, $B_W$) - частина популяції риби, яка є в районі промислу і теоретично може бути відловлена. Промисловий запас обмежений інтервалом віку $t_r$ і $t_\lambda$.

*Покоління (когорта)* – риби, що народилися одного року - одновікові особини, вікова група.

*Поповнення* R – риби одного покоління, які, досягнувши віку t~, вступають у промислове стадо, стають доступними для промислу і теоретично можуть бути відловлені. Однак фактично риби вилучаються промислом не відразу з віку $t_r$, а трохи пізніше, тоді, коли залежно від селективності знарядь лову (зазвичай кроку вічка) вони досягнуть таких розмірних, що не зможуть

проходити через осередок.

*Вік вступу в експлуатацію $t_c$ (вік першого упіймання)* - мінімальний вік, починаючи з якого риба виявляється схильною до впливу промислу і присутня в уловах. Він визначається морфологічними особливостями виду, характером промислу та селективністю використовуваних знарядь лову.

*Експлуатований запас (стадо)* (Fishery stock Biomass) може виражатися у чисельності FSN або біомасі FSB. Це - частина промислового запасу, яка фактично обловлюється. Він обмежується віком початку експлуатації tc та граничним віком життя риби tλ.

Неексплуатований запас (стадо) (Non-Fishery Stock Biomass) - частина промислового запасу, виражена в чисельності (NSN) або біомасі (NSB), яка у зв'язку з селективність промислу, що склалася, фактично не обловлюється. Він обмежується віком $t_r$ поповнення та віком початку експлуатації tB залежність від мети неексплуатований запас NFS може виражатися в чисельності (NFN) або біомасі (NFB).

*Вік дозрівання* $t_S$ - вік, в якому риби стають статевозрілими. Дозрівання у всіх особин покоління відбувається одночасно і розтягується кілька років. Тому часто буває доцільним виділити вік початку дозрівання $t_{S0}$. Зазвичай за вік дозрівання приймається вік, у якому статевозрілими стають 50 % особин.

*Нерестова череда* (Spawning Stock Biomass SSB,SSN) - частина популяції, яка бере участь у процесі відтворення та обмежена віками $t_S$-$t_\lambda$.

### 1.2 Чисельність популяції та методи її оцінки

Необхідною умовою ведення раціонального рибальства на водоймах є знання стану сировинної бази чи промислових запасів риб. Оцінка запасів є дуже складним і досить дорогим заходом, і точність оцінки залежить не тільки від правильності застосовуваних методик, але не меншою мірою від специфіки конкретної водойми та виду риби, що вивчається. Невипадково у більшості

промислових водойм Росії, соціальній та морях і океанах формувалися свої методи і прийоми оцінки запасів риб, які лише базуються деяких загальних принципах.

З загальноекологічної позиції населення прийнято оцінювати її величиною. Залежно від завдань дослідження, методичних прийомів та технічних можливостей величина популяції описується двома групами показників – абсолютними та відносними.

1. Абсолютні показники

1.1. Абсолютна чисельність ($B_N$, N) - кількість особин популяції не більше ареалу, водойми чи промислової ділянки. Одиниці виміру - екз., тис. екз., млн екз.

1.2. Біомаса популяції ($B_w$, B) - сумарна маса всіх особин популяції. Одиниці виміру - кг, т.

2. Відносні показники

Відносні показники є значною мірою похідними абсолютних показників.

2.1. Щільність або концентрація - характеризує величину популяції, віднесену до одиниці простору (площі $B_N/S$, $B_w/S$ або обсягу $B_N/V$, $B_w/V$). Одиниці виміру - екз/м$^2$, екз/м$^3$, кг/га.

2.1.1. Екологічна щільність - чисельність чи біомаса, що припадає на одиницю населеного простору, т. е. площі чи обсягу, які можуть бути зайняті населенням.

2.1.2. Відносна щільність - це величина, що характеризує густину однієї популяції щодо іншої.

2.2. Відносна чисельність.

Відносна чисельність (або індекс чисельності, $b_N$, $b_W$) - характеристика, що найбільш широко застосовується в іхтіології. Під відносною чисельністю розуміється деяка величина, пропорційна абсолютної чисельності, коли коефіцієнт пропорційності невідомий. Показники відносної чисельності:

1. Улов, що припадає на одиницю промислового зусилля (або «улов на зусилля») *$Y_N/F$, $Y_W/F$).*Для різних знарядь лову може виражатися у таких

показниках:

1.1. трал - улов на годину тралення;

1.2. невод - улов на одне притонення;

1.3. сітки - улов сітками за добу (улов на 100 м сіток за добу);

1.4. ярус - улов на 100 гачків на добу;

1.5 пастки - улов однією пасткою за добу.

2. Загалом для промислу: улов на 1 судно, на 1 л. с., на 1 рибалки, середньодобовий улов.

3. Концентрація пелагічної чи донної ікри.

4. Концентрація кормових організмів.

Існуючі підходи до оцінки абсолютної чисельності риб можна розділити на кілька груп, що відрізняються тією первинною інформацією, яка кладеться в основу методу. У найзагальнішому вигляді їх можна поділити на методи прямої оцінки чисельності та опосередковані методи.

Зазвичай методи прямого обліку простіші в теоретичному та методичному плані, але відрізняються значною трудомісткістю. Непрямі методи, як правило, оперують складним математичним апаратом, але використовують простіші та доступніші джерела інформації.

1 Тотальний облік. Суть підходу: прораховуються всі особи популяції.

2 Вибірковий облік. Аналоги назви: метод площ, метод пробних майданчиків, метод тралових та неводних облікових зйомок.

3 Метод мічення. Суть методу: з популяції відловлюють частину особин, мітять їх тим чи іншим способом, а потім випускають назад у водоймище.

4 Метод накопиченого улову. Суть методу: проводяться послідовні облови водойми (або ділянки). Кожен улов знижує чисельність особин, що залишилися, і тим самим тягне за собою зменшення наступних уловів. За швидкістю зниження уловів можна визначити початкову чисельність популяції

### 1.3 Закономірності стабілізації популяції

Крива населення, яка визначає вікову структуру популяції в даний час, є результат взаємодії протягом попереднього періоду двох параметрів популяції - поповнення її молоддю і загибелі особин. Якщо перший і другий параметри залишаються постійними протягом тривалого часу, то крива населення матиме однакову форму протягом необмеженого періоду. На графіку вона буде представлена низхідною кривою, тотожною кривою виживання.

*Стабільне населення* - населення, у якого вікова структура і чисельність залишаються незмінними протягом певного проміжку часу.

Вікова структура стабільної популяції описується рівнянням Баранова відповідає кривою виживання. З метою більшої наочності у промислової іхтіології прийнято зображати криві населення та виживання у напівлогарифмічній системі координат. Відповідно до рівняння Баранова у разі вікова структура описуватиметься низхідній прямий, за умови що коефіцієнт смертності Z однаковий в усіх вікових груп.

Така форма уявлення дуже зручна для аналізу стану популяцій. Положення кривої виживання графікою визначається величиною поповнення R, а кут нахилу — смертністю Z. Три варіанти співвідношень між R і Z. У разі відмінності між коефіцієнтами смертності призводять до розбіжності кутів нахилу кривих виживання. У другому - відмінності величині поповнення дають дві паралельних кривих, розташованих одна над іншою, і, нарешті, у тому варіанті, коли як величина смертності, так і чисельність поповнення двох популяцій різняться між собою, на графіці виходять дві прямі, що перехрещуються.

Теоретично, незалежно від того, якою буде величина смертності та чисельність молоді, якщо тільки ці два параметри будуть постійними, популяція також існуватиме в стабільному стані необмежений час, щорічно маючи одну й ту саму вікову структуру, чисельність кожної вікової групи ($N_t$) та сумарну чисельність ($B_N$).

У реальних умовах населення рідко перебуває у абсолютно стабільному стані. Щорічно залежно від умов нересту змінюється поповнення у зв'язку із змінами інтенсивності промислу, ступенем забезпеченості риб їжею в кожному році та багатьма іншими причинами, не залишається постійною та величина смертності. Усе це відбивається на вікової структурі популяції.

*Крива населення* - лінія, що описує вікову структуру реальної популяції. Її форма та положення визначаються 1) мінливістю величини поповнення за роками та 2) мінливістю смертності. Залежно від цього крива населення матиме більшою чи меншою мірою виражену «пилкоподібну» форму.

*Вікова структура вилову*. Припустимо, що промисел ведеться будь-яким знаряддям лову, що відціджує. Великі риби, які не можуть пройти крізь осередок повністю, уловлюються, причому співвідношення їх у улові буде, очевидно, таким самим, як і у водоймі. Риби, що мають розміри менше певної певної величини, проскакуватимуть через осередок тим більшою мірою, чим менше їх довжина.

*Крива улова* - лінія, що описує вікову структуру популяції у улові. Її форма визначається:

1) формою кривої населення

2) селективністю використовуваних знарядь лову (кроком вічка).

На графіці крива улову має куполоподібну форму. Ліва її частина визначається селективністю зброї, а права буде паралельна кривій населення. Враховуючи, що форма кривої населення різна для стабільної та нестабільної популяцій, очевидно, що аналогічним чином змінюватиметься і крива улову.

Наслідком цієї закономірності і те, що облові, проведені з вивчення структури популяцій, дають характеристику останньої лише у частині кривої улову, що відповідає кривою населення. У цьому можна припустити, що найефективнішим способом встановлення структури буде лов риби відціджуючим знаряддям лову, яке має якнайменше вічко. Насправді виявляється, що на результати таких досліджень істотно впливають особливості знарядь лову: зазвичай дрібновічкові знаряддя мають низьку уловистість

відносно великих особин і, отже, однаково неправильно відбивають структуру всієї популяції. Єдиним виходом із цього положення є використання комплексу різновічкових знарядь рибальства.

Висновки про закономірності стабілізації чисельності населення.

*1. Населення завжди приходить у стабільний стан,* якщо чисельність поповнення та смертність залишаються постійними. Стабілізація настає через певний час незалежно від початкової чисельності, величини природної смертності, вікової динаміки смертності та інтенсивності промислу. Рівень стабілізації визначається величиною смертності: що більше смертність, то менше чисельність стабільної популяції.

2. *Період стабілізації* популяції дорівнює кількості вікових груп і залежить від початкової чисельності популяції, величини і вікової динаміки смертності.

*3. Умови стабілізації.* Розрахунки показують, що достатньою умовою стабілізації є сталість поповнення та незмінність смертності протягом періоду, що дорівнює граничному віку особи в популяції.

Управління експлуатованими запасами риб вимагає постійного спостереження за поточним станом популяції та оцінки ступеня її стабільності за такими критеріями:

***Критерій 1.*** У стабільній популяції чисельність кожної старшої вікової групи має бути більше, ніж суміжної із нею молодшою. Цей критерій випливає зі становища у тому, що у стабільної популяції крива населення тотожна кривою виживання, коли із збільшенням віку риби чисельність може лише зменшуватися.

***Критерій 2.*** У стабільній популяції співвідношення чисельностей суміжних вікових груп має відповідати смертності. Отже, щоб визначити, чи знаходиться у стабільному стані, необхідно знати коефіцієнт смертності.

***Критерій 3.*** У тому випадку, коли невідома величина смертності, ознакою стабільності може бути стабільність кривих населення: популяція може розглядатися як стабільна, якщо її криві виживання є паралельними у два

суміжні роки. Цей критерій є дуже зручним, тому що не вимагає знання абсолютної чисельності популяції.

**Питання для контролю**

1) Вікова структура вилову
2) Стабільна населення
3) Закономірності стабілізації чисельності населення
4) Критерії стабільності популяцій

# 2 РОЛЬ МАТЕМАТИЧНИХ МЕТОДІВ У ПРОМИСЛОВІЙ ІХТІОЛОГІЇ

Однією з найбільш характерних особливостей об'єктів рибальства є їхня повна або часткова недоступність методам прямого візуального дослідження або контролю. На відміну від мисливського, лісового чи сільського господарства для судження про стан експлуатованих запасів дослідник змушений, не бачачи самого об'єкта, користуватися деякими вибірками, що характеризують генеральну сукупність із певною помилкою. Саме це послужило значною мірою стимулом для впровадження методів математичного аналізу та теорії ймовірностей у рибогосподарських дослідженнях.

Іншою причиною, що зумовлює важливість застосування математичного апарату у промисловій іхтіології, є широке застосування методології моделювання. Для розробки заходів щодо раціонального використання продукційних властивостей популяцій риб потрібно знати, яка величина улову може бути отримана при тій чи іншій інтенсивності та селективності промислу, і вибрати оптимальне поєднання цих параметрів. Необхідно також гарантувати збереження запасу та забезпечення достатнього відтворення молоді. Очевидно, що вирішення цього завдання не може бути знайдено шляхом проведення натурного експерименту — варіювання параметрів рибальства. Результат експерименту може бути дуже негативним як з міркувань охорони біологічного ресурсу (при дуже високій інтенсивності промислу стадо може бути просто знищено), так і через технічну складність і високу вартість зміни режиму рибальства. У зв'язку з цим єдиним підходом до вивчення закономірностей динаміки експлуатованих популяцій риб та розробки принципів раціонального використання є метод моделювання.

Сутність моделювання: поряд із системою (оригіналом) розглядається її модель, якою виступає деяка інша система, що являє собою образ (подобу) оригіналу. Модель, як правило, є спрощеним образом оригіналу, який враховує

тільки найбільш суттєві або важливі компоненти і структуру об'єкта, але так, щоб вони достовірно відображали властивості оригіналу.

Як буде показано нижче, у моделях, що застосовуються в промисловій іхтіології, беруть до уваги вкрай обмежений список параметрів, характерних для самої популяції, і всього два параметри - інтенсивність та селективність, що описують промисел.

Стратегія моделювання: шляхом спрощення отримати модель, властивості та поведінку якої можна було б ефективно вивчати, тоді як сам оригінал безпосередньо вивчити неможливо. Обов'язкова умова - модель повинна залишалася подібною до оригіналу, так, щоб результати дослідження були застосовні і до оригіналу. Зворотний перехід від моделі до оригіналу називається інтерпретацією.

Залежно від цілей, наявності первинної інформації, доступних способів реалізації та завдань різняться кілька класів моделей.

Реальні чи натуральні (фізичні, аналогові) моделі є зменшеними системами оригіналу. Наприклад, акваріум як модель екосистеми водойми. Реальні моделі досить повно відбивають властивості екосистеми, але мають суттєві обмеження технічного характеру.

Знакові моделі є умовним описом системи оригіналу за допомогою деякої мови, слова якої інтерпретуються як образи властивості складу і структури системи, що вивчається. Цілком зрозуміло, що можливості знакових моделей не обмежуються жодними технічними показниками, а також кількістю факторів, що розглядаються.

Концептуальні моделі - формалізований і систематизований варіант традиційного природничо описи екосистеми, що вивчається. Цей опис може складатися з тексту, що описує систему, таблиць (наприклад чисельність та щільність популяцій різних видів в екосистемі), графіків (наприклад графік залежності біомаси планктонних ракоподібних від біомаси риби), блок-схем, що показують структуру екосистеми та зв'язку між її компонентами.

Концептуальна модель зазвичай підбиває підсумок польових

спостережень і експериментів і є узагальненим описом екосистеми. Переваги концептуальних моделей: простота, універсальність, гнучкість, багатство засобів вираження. Недоліки - неоднозначність рішень, статичність, що ускладнює опис динамічних систем.

Математичні моделі описують стан та динаміку системи за допомогою мови математики.

Аналітичні - описують екосистеми у вигляді аналітичних рівнянь, вирішення яких дозволяє отримати однозначну оцінку параметра, що вивчається, у вигляді деякого виразу. Наприклад, рівняння В. С. Івлєва - залежність величини раціону риби R від концентрації їжі B:

$$R=R_{max}(1-e^{rB})$$

де: $R_{max}$ - максимально можливий раціон; r - коефіцієнт.

Аналітичний підхід зазвичай бере до уваги дуже невелику кількість параметрів і дозволяє отримати якісну картину поведінки системи загалом, не затушовуючи її безліччю приватних подробиць. У цьому сенсі він є основою більшості теоретичних побудов.

Імітаційні моделі описують поведінку системи як диференціальних рівнянь. Наприклад, модель «хижак-жертва» може бути представлена системою рівнянь:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (a_{11} - a_{12}N_2)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (a_{21} - a_{22})N_2 \end{cases}$$

де: $N_p$ N, - чисельність хижака та жертви відповідно; $a_ц$-коефіцієнти.

Імітаційна модель немає аналітичного рішення, т. е. результат моделювання може бути представлений як будь-якого рівняння. Пошук рішення здійснюється з використанням ЕОМ у чисельному вигляді із заданим

ступенем точності. Імітаційні моделі значно більш гнучкі в порівнянні з аналітичними моделями, і в сучасних умовах за наявності потужної обчислювальної техніки їх дослідження не становить труднощів.

Кожен із класів математичних моделей - аналітичні та імітаційні - може включати різні підходи до опису процесів, що відбуваються в системах. Виділяють такі альтернативні варіанти підходів:

1. Моделі безперервні та дискретні розрізняються способом представлення поведінки системи у часі: у безперервних моделях стан системи можна визначити у будь-який момент часу, у дискретних — лише на початку та в кінці заданого часового кроку, наприклад, року. При зменшенні часу дискретні моделі наближаються до безперервним. Приклад такого підходу - опис долі одного покоління риби протягом усього життя.

2. Моделі детерміновані і стохастичні розрізняються формою уявлення результатів моделювання — як єдиного значення, що характеризує стан системи у певний час або у вигляді ймовірності досягнення цього стану з деякою помилкою. Прикладом стохастичної моделі може бути опис зростання риб з урахуванням варіабельності маси одновікових особин.

3. Моделі точкові та просторові описують систему з урахуванням або без урахування просторового розподілу параметрів системи. У просторових моделях поведінка системи залежить тільки від часу, а й від становища у просторі. Приклад: можна розглядати динаміку в часі чисельності населення риби, а можна врахувати ще нерівномірність розподілу риби по акваторії водоймища за рахунок міграція. Зрозуміло, що другий підхід точніше опише динаміку системи, але необхідна додаткова інформація.

4. Моделі статичні та динамічні описують або стан системи в даний момент, або її динаміку у часі.

**Питання для контролю**

1) Роль математичних методів у промисловій іхтіології.
2) Сутність математичного моделювання.
3) Класи моделей.

# 3 ФОРМАЛЬНА ТЕОРІЯ ЖИТТЯ РИБ Ф.І.БАРАНОВА. ОСНОВНЕ РІВНЯННЯ УЛОВА

Популяції - це не просто просторове угруповання особин, а деяка цілісна система, яка існує в часі. Оскільки тривалість існування популяції значно перевищує тривалість життя окремих особин (теоретично населення безсмертна), у ній постійно відбувається зміна поколінь. Навіть якщо чисельність популяції стабільна, то ця стабільність є результатом певної динамічної рівноваги процесів, що забезпечують прибуток і спад особин.

Першопричинами, що зумовлюють рівновагу будь-якої частини ізольованої популяції, тобто такої, в якій відсутня еміграція та імміграція її особин, є: поповнення, вагове зростання, природна смертність та вилов.

Рівняння Рассела, застосоване ним для популяцій риб, можна записати у вигляді:

$$B_2=B_1+(R+G)-(M+F)$$

де: $B_1$, $B_2$ - загальна маса популяції на початку і наприкінці аналізованого періоду; *R* - поповнення; G - зростання; M - природна смертність; F - вилов.

Очевидно, що популяція перебуватиме і в стабільному стані, у тому випадку, коли позитивна складова правої частини рівняння дорівнюватиме негативній складовій:

$$R+G=M+R$$

Відповідно до аксіомі Рассела вплив різного роду обурюючих чинників будь-яку з причин, що зумовлюють стан рівноваги популяції, викликає його порушення і визначає перехід системи новий рівень стабільності.

Рівняння Рассела хоч і пояснює закономірності динаміки популяції, але

через свій загальний характер не дозволяє розкрити механізм цієї динаміки.

Вперше метод теоретичного відображення динаміки популяції розробили Ф. І. Барановим. Він уперше відповів на питання про те, яким же має бути нормальний стан стада риби та нормальний стан промислу і чи можливо при існуванні промислу зберегти рибні запаси в їхньому первозданному, первісному стані.

В результаті аналізу відомих на той час даних про динаміку промислу північноморської камбали їм було розроблено «формальну» теорію життя риб.

Як вихідний був обраний ідеальний випадки та ізольованого водоймища, рибальство в якому виробляється з деякою постійною інтенсивністю протягом досить тривалого проміжку часу. Передбачається, що в цій водоймищі не маю місця ні епідемії, ні різкі коливання гідрологічних факторів тощо, які викликають випадкові зміни у складі рибного населення.

Розглянемо долю одного покоління риб, які у деякий початковий момент часу $t_0$ з'являються у водоймі і мають чисельність $N_o$. Через певний проміжок часу, наприклад рік, вік риб збільшиться на одиницю, а чисельність обов'язково знизиться під впливом комплексу природних факторів - хижаків, паразитів, хвороб, нестачі їжі, і досягне значення $N_r$, як геометричне місце точок, що описують зміну чисельності покоління протягом його життя. Форма кривої виживання визначається смертністю риб Z, тобто тією швидкістю, з якою відбувається зменшення чисельності покоління, та її становище — початкової чисельністю покоління $N_o$.

Припустимо, що нерест риб відбувається щорічно і з відкладеної кількості ікри виводиться і надходить у популяцію постійне число мальків, що дорівнює $N_o$. Таке припущення може бути справедливим, якщо врахувати, що риби мають високу плодючість, відкладають велику кількість ікри, але чисельність молоді більшою мірою залежить від умов інкубації та розвитку кормової бази. Крім того, площі нерестовищ зазвичай бувають обмежені і характеризуються деякою відносно постійною величиною. Тоді в міру старіння риб та переходу в наступну вікову групу їхнє місце займатиме наступне

покоління. Якщо ми будемо проводити спостереження досить довго, то зрештою виявиться, що населення буде представлена всіма віковими групами в межах тривалості життя цього виду і чисельність кожної старшої вікової групи буде меншою, ніж кожної молодшої.

*Крива населення* - геометричне місце точок, що описують вікову структуру популяції. Якщо початкова чисельність дорівнюватиме $N_o$, а швидкість, з якою відбувається зменшення чисельності покоління, дорівнює Z, то крива населення буде тотожною кривою виживання.

З метою математичного опису кривої населення Ф. І. Баранов застосував простий підхід. Аналізуючи розмірно-віковий склад уловів північноморської камбали, оцінений за даними масових промірів уловів, вивантажених в англійських портах, він зауважив таке. Якщо побудувати графік розмірно-вікової структури хитрощів і напівлогарифмічної системі координат, то виявляється, що у правій частині (там, де не впливає селективність знарядь) улови лягають на пряму низхідну лінію. Така форма правої частини кривої свідчить у тому, що швидкість зміни чисельності залежно від часу характеризується деякою постійної величиною. Позначивши через Nt чисельність будь-якої вікової групи риб, а через t - час, можна цю залежність виразити як

$$\frac{dN}{dt} = -ZN$$

де: Z - коефіцієнт пропорційності, однаковий для всіх вікових груп.

Сенс рівняння: за елементарний (дуже маленький) проміжок часу dt чисельність риб зменшується на величину dN, рівну Z частини від фактичної чисельності N.

Тепер необхідно визначити закон, яким залежно від часу (віку) змінюється чисельність риб. Розділяючи змінні та інтегруючи рівняння, отримуємо

$$\int \frac{dN}{dt} = -\int ZN$$

$$\int \frac{dN}{N} = -Z\int dt$$

$$\ln N = -Z_t + C$$

$$N = C \cdot e^{-Z \cdot t}$$

де С - константа інтегрування.

Для знаходження константи інтегрування приймемо, що початкові! момент часу t=0, чисельність дорівнює $N_o$. Підставляючи ці значення, отримуємо

$$N_0 = C \cdot e^{-Z \cdot 0} \Rightarrow C = N_0$$

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

Отже, константа інтегрування дорівнює початковій чисельності покоління. Роблячи підстановку, приходимо до рівняння, що описує динаміку чисельності одного покоління

Це співвідношення називається рівняння Баранова, а коефіцієнт пропорційності Z називається миттєвим коефіцієнтом загальної смертності.

У разі, коли дотримуються сформульовані вище умови стабільності $N_o$ і Z, рівняння Баранова описуватиме як динаміку чисельності одного покоління (криву виживання), а й криву населення популяції.

Припустимо, що швидкість зменшення чисельності риб Z визначається двома факторами. Перший обумовлений вилученням риби промислом (F), а другий - рештою причин, крім промислу (M):

$$Z=F+M.$$

Використовуючи рівняння Баранова, можна описати закон динаміки

чисельності та визначити саму чисельність у будь-який момент часу t залежно від сукупного впливу обох виділених причин:

$$\frac{dN}{dt} = N_0 e^{-(F+M)N}$$

$$N_t = N_0 e^{-(F+M)t}$$

Необхідно розрахувати кількість риб, що гине під впливом тільки однієї причини - промислу і вилучається у вигляді улову (Y) за певний проміжок часу, наприклад, один рік (t = 0 ... 1):

$$\frac{dY}{dt} = FN$$

*Сенс рівняння:* за елементарний проміжок часу dt (наприклад, за день або за одне тралення) з популяції вилучається як улову dY риб. Величина улову dY дорівнює F-ної частини від фактичної чисельності N (наприклад, 10% на добу).

**Питання для контролю**

1) Формальна теорія життя риб Ф.І.Баранова.
2) Основне рівняння улову.

# 4 ВЕДЕННЯ РИБАЛЬСТВА. ПАРАМЕТРИ ЗНАРЯДЬ ЛОВУ ТА УЛОВИСТІСТЬ

Ефективність ведення рибальства, характер його на експлуатовані запаси визначаються двома типами параметрів — параметрами використовуваного знаряддя лову і параметрами промислу. Перші є властивістю самого зброї, тоді як останні залежить як від конструктивних особливостей зброї, і від характеру його застосування, є результати промислу.

Знаряддя лову характеризуються такими параметрами: розмірами, селективністю, коефіцієнтом уловистості та одиницями, у яких виражаються величини промислових зусиль. Сам промисел описується тривалістю лову, промисловою потужністю, інтенсивністю лову та сумарним промисловим зусиллям.

Розміри зброї визначають зону його впливу (облову). Під зоною дії розуміється площа або об'єм, що обловлюється знаряддям за одиницю часу або за один цикл облову. До кожного класу знаряддя лову існують різні розмірні показники, що визначають зону впливу. Так, для донного трала – це відстань між траловими дошками, для різноглибинного трала – відстанню між кінцями крил, для ставного невода – довжина крила. Якщо відомі площа облова або обловлений обсяг, то за величиною вилову легко може бути визначена концентрація риби.

Уловистість знаряддя і ефективність способу лову залежать як від конструкції знаряддя і техніки лову, так і в не меншому ступені від пристосувальних властивостей популяції риби, що обловлюється. **Уловистість знаряддя лову** – це результат взаємодії його і популяції риби, що обловлюється. Природно, що результат цієї взаємодії в дуже великому ступені залежить від обстановки, в якій ця взаємодія здійснюється.

Під **абсолютною уловистістю** розуміється відношення кількості риби здобутої даним знаряддям, до кількості риби, що знаходилася в зоні лову для

рухомих знарядь лову (трали, неводи), або відношення кількості риби, здобутої стаціонарним знаряддям лову, до кількості риби, що пройшла через перетин, зайнятий даним знаряддям лову.

**Відносна уловистість** – це відношення здобутою даним знаряддям лову риби до кількості її, здобутою іншим знаряддям, іншої конструкції або зробленим з іншого матеріалу.

Визначення абсолютною уловистості знарядь і ефективності способів лову дуже утруднено, і до сьогодні немає універсального способу визначення абсолютної уловистості. Уловистість неводів визначають шляхом зіставлення улову неводом з уловом виставлених за неводом і оточуючих його сіток. Л.І. Денісов (1951 р.) таким шляхом встановив, що з обметаної неводом площі йде близько 30% риби.

Стовідсоткової уловистості практично ніколи не буває. Стовідсоткова уловистість приймається тільки в деяких абстрактних схемах, а насправді навіть при облові шляхом тимчасового спуску водойми якась невелика частина риби все ж таки вислизає, йдучи разом з водою, що спускається, або закопуючись в ґрунт. Не вдається здійснити стовідсотковий облов і при глушінні або отруєнні риби на певних ділянках водойм. Звичайно, при подібних способах лову уловистість може наближатися до стовідсоткової.

Уловистість знаряддя або ефективність способу лову залежать від багатьох причин. Уловистість визначається:

- конструкцією знаряддя лову;
- ступенем його активності (активні знаряддя зазвичай більш уловисті, ніж пасивні);
- поведінкою риби (у період активності, утворення щільних косяків уловистість підвищується);
- способом застосування зброї (за місцем, часом, правильністю використання тощо).

Уловистість знарядь характеризується коефіцієнтом уловистості.

Коефіцієнт уловистості q-відношення числа спійманих риб ($Y_N$) до їх

кількості, що знаходилася в зоні дії знаряддя лову (*N*):

$$q = Y_N/N \; 0 \leq q \leq 1$$

Коефіцієнт уловистості змінюється у межах від нуля до 1. Залежно від конструктивних особливостей коефіцієнт уловистості може змінюватися для донних тралів у межах 0,3-0,6, різноглибинних тралів 0,2-0,4, закидних неводів - 0,1-0,4.

Уловистість пасивних знарядь, наприклад ставних мереж, визначити неможливо. Це пов'язано з тим, що для пасивних знарядь зона дії визначається не самою зброєю, а тією відстанню, з якої риба здатна до нього підійти за певний проміжок часу.

Практичне визначення коефіцієнта уловистості виявляється надзвичайно важким з кількох причин:

1) важко визначити кількість риб, що потрапили в зону облова (тобто їх теж треба було б зловити та перерахувати, але як порахувати, наприклад, кількість риб, які торкнулися мережі);

2) коефіцієнт уловистості дуже сильно змінюється залежно від умов, сезону, фізіологічного стану риби і т. п. Наприклад, на прісноводних водоймищах найбільша уловистість мереж спостерігається навесні в період нерестового ходу, найменша — влітку. Для тралу - восени та взимку, під час утворення концентрацій та зниження активності риби;

3) Коефіцієнт уловистості залежить від виду риби: активні види краще вловлюються в пасивні знаряддя лову, але можуть уникати активних. Наприклад, у тралі найбільша уловистість спостерігається для ляща, найменша – для судака.

Селективність - здатність знаряддя лову відбирати рибу різного розміру. Селективність визначається:

•для сіткових знарядь лову — кроком вічка;

•для гачкових знарядь - розміром гачка.

Коефіцієнт селективності $q_L$ - відношення кількості спійманих риб довжиною $L$ до максимальної кількості спійманих риб, які мають певну оптимальну довжину $L_o$.

Крива (огива) селективності - крива, що описує залежність селективності риби від її довжини.

Залежно від способу уловлювання риби можна виділити кілька типів кривих селективності для відціджують, об'єднують і гачкові знаряддя лову.

1. У відціджують знаряддя лову крива селективності визначається довжиною риби, при якій вона має такий максимальний обхват тіла s (зазвичай в районі перед першим спинним плавцем), що не може пройти через осередок:

2.

$$s \geq 4a$$

Таким чином, дрібні риби, у яких максимальне обхват тіла менше периметра вічка, проскакують через вічко і не вловлюються. Всі риби, у яких максимальне обхват тіла більше периметра вічка, повністю уловлюються.

Враховуючи, що між довжиною риби і максимальним обхватом її тіла існує пряма залежність, не важко знайти оптимальний крок вічка a, який буде вловлювати рибу довжиною $L_c$:

$$a = b\, L_c$$

де: $a$ - крок вічка, мм; $L_c$ - довжина риби;

$b$ - видоспецифічний коефіцієнт.

Коефіцієнт b встановлений більшості промислових риб.

Параметр $L_c$ носить назву «довжина першого затримання». Для відчіджуючих знарядь лову — це довжина, коли риба не може пройти через осередком використовуваного знаряддя лову. Уловлюються всі риби, мають довжину більше чи рівну $L_c$. У зв'язку з тим, що фабричний крок вічка має деякий розкид розмірів, форма вічка під навантаженням може змінюватися в

процесі лову, і, нарешті, риби однієї й тієї ж довжини можуть мати кілька різний обхват тіла (це особливо притаманно самкам і самцям в нерестовий період), фактично крива селективності матиме досить складну форму. У цьому випадку за довжину першого упіймання приймається довжина риб, що мають 50% уловлюваність порівняно з максимальною;

3. Об'ячеювальні знаряддя лову вловлюють рибу за рахунок заплутування її в осередках або самому полотні. За способом уловлювання риб об'єднуючі мережі можуть бути поділені на дві групи.

1) Одностінні (зяброві) сіті вловлюють риб довжиною, коли він може пройти у вічко далі зябер, але з проходить у районі максимального обхвату тіла. Дрібні риби проскакують через вічко і не вловлюються, а великі особини мають занадто велику голову і не можуть пройти в вічко далі зябер і заплутатися. Чим більша довжина риби відхиляється від оптимальної $L_o$ у більшу або меншу сторону, тим менша ймовірність її упіймання.

2) Двостінні та тристінні (рядові) сітки відрізняються тим, що крім основного сіткового полотна мають одне або два додаткові полотна (ряжі) з більшим кроком вічка, які виготовляються з більш товстої нитки. Призначення цих полотен - стягування основного полотна, у результаті останнє утворює «кишені». Крива селективності таких мереж складається з трьох частин:

- •по-перше, відбувається уловлювання риби звичайним «класичним» способом, характерним для зябрових сіток;
- по-друге, за рахунок стягування сіткового полотна в ньому може заплутуватися дрібніша риба, чіпляючись зубами, зябровими кришками, променями плавників;
- по-третє, уловлюються більші риби, які не можуть застрягти у вічку, зате заплутуються в кишенях.

В результаті узагальнена крива селективності може мати тривершинну форму та ефективно вловлювати ширший діапазон довжин риб. Слід зазначити, проте, що ефективніше заплутування риби в тристінних мережах тягне у себе і велику складність її виплутування, що значно утрудняємо обслуговування

тристінних сіток.

4. Селективність гачкових наживних знарядь визначається здатністю риби заковтнути гачок, навіщо вона повинна мати достатній розмір рота. Чим більша риба, тим легше вона може заковтнути гачок, і, отже, у певному діапазоні довжин риб селективність досягає максимуму. Можна припустити, що занадто великі риби слабше реагуватимуть на певний розмір гачка і наживки і їхня уловистість зменшиться. Таким чином, ліва частина кривої селективності гачкових снастей буде схожа з кривою, характерною для гармат, що відціджують, а права - мати низхідну форму.

Час лову $T_F$ залежно від виду промислу і застосовуваних знарядь лову може характеризуватись різними показниками — числом годин лову, тралень, заміток чи постановок знарядь лову, днів лову, днів перебування у районі промислу, днів відсутності порту. Конкретний показник часу лову вибирається виходячи з класу зброї, і доступності інформації, але у разі час лову є показником інтенсивності промислу.

*Промислова потужність (Fishing power)* $W_F$ - Обсяг води або площа водойми, яка облавлюється даним типом зброї або видом промислу за одиницю часу. Цей показник характеризує технічні можливості видобувного комплексу з погляду характеру на рибні запаси та оцінки ефективності промислу.

Промислове зусилля *(Fishing effort)* f - кількість зусиль, що витрачаються на ведення промислу.

В ідеальному випадку промислове зусилля може бути розраховане як добуток промислової потужності на час лову

$$f = T_F W_F$$

У реальних умовах застосування цієї формули не завжди можливе. Це з труднощами точної оцінки розмірних показників знарядь лову, застосовуваних численними користувачами.

У зв'язку з цим одиницями промислового зусилля можуть виступати різні

показники, специфічні для тих чи інших типів знарядь лову та видів промислу. Найчастіше одиницями зусилля виступають час лову і кількість одиниць знарядь.

*Улов на зусилля* CPUE *(Catch per Unit Effort)* Y/f - відношення величини улову до зусилля, що витрачається на його видобуток.

Показник улову, що припадає на одиницю промислового зусилля, є найважливішою характеристикою системи запас-промисел.

1. Цей показник визначає економічну ефективність ведення промислу з погляду оцінки його рентабельності. У тому випадку, коли вартість улову, що припадає на одиницю промислового зусилля, буде меншою, ніж вартість одиниці зусилля, промисел вступає у фазу економічного перелову і припиняється.

2. Улов на зусилля може бути деяким індексом чисельності запасу. Чим більша величина запасу, тим більше буде концентрація риби і тим більше її буде відловлено одиничним зусиллям. Таким чином, в умовах промислу, що встановився, стеження за тенденціями динаміки уловів на зусилля дозволяє судити про динаміку самого запасу. На відміну від океанічного рибальства, метод представлення промислових зусиль у вигляді об'єму води, що обловлюється знаряддям, на внутрішніх водоймах має менше значення. Це пов'язано як з домінуванням тут пасивних знарядь рибальства, для яких дана характеристика згідно з існуючою методикою розраховується аналоговим методом, так і з малими глибинами, внаслідок чого на величину улову значною мірою впливає обловлена площа, але не обловлений обсяг.

**Питання для контролю**

1) Параметри промислу.
2) Селективність.
3) Уловистість.
4) Параметри знарядь лову.

# 5 СМЕРТНІСТЬ РИБ. ЗАГАЛЬНІ ПОЛОЖЕННЯ

*Смертність* - зменшення чисельності риб під впливом різноманітних причин.

Процес убутку може характеризуватися трьома показниками - і вигляді миттєвих коефіцієнтів смертності, дійсних коефіцієнтів смертності та коефіцієнта виживання.

Миттєвий коефіцієнт смертності Z – характеризує швидкість зменшення чисельності риб за елементарний проміжок часу. Він використовується в диференціальній формі рівняння Баранова як коефіцієнт пропорційності:

$$\frac{dN}{dt} = -ZN$$

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

Нехай $N_{t_1}$ - чисельність риб у момент часу $t_1$

$$N_{t_2} = N_0 e^{-Zt}$$

і $N_{t_2}$ - відповідно чисельність риб у момент часу $t_2$

$$N_{t_2} = N_0 e^{-}$$

Розділивши рівняння та провівши перетворення, отримуємо

$$Z = \frac{-\ln \frac{N_{t_2}}{N_{t_1}}}{t_2 - t_1}$$

Одиниці виміру миттєвого коефіцієнта смертності Z - 1/час (добу, місяць,

рік) чи час.

Величина Z може змінюватися від нуля (коли риба взагалі гине) до нескінченності.

Справжній коефіцієнт смертності $\varphi_Z$ показує можливість загибелі риб протягом певного проміжку часу. Чисельно він дорівнює частці чи відсотку риб, що загинули за певний період стосовно початкової чисельності. Аналогічно для одиничного проміжку часу, дійсний коефіцієнт смертності дорівнюватиме

$$\varphi_Z = t - \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

*Коефіцієнт виживання S*- це величина, що доповнює дійсний коефіцієнт смертності до одиниці. Показує, яка частина риб залишається у популяції (виживає) до певного моменту часу. Формула розрахунку

$$\varphi_Z = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

Одиниці виміру — частки чи відсотки. Межі зміни – від нуля до одиниці. Усі показники смертності можуть визначатися як окремих вікових груп, так популяції вцілому.

*Зв'язок між показниками смертності.*

Математичний вираз зв'язку між дійсними, миттєвими коефіцієнтами та коефіцієнтом виживання. Для зручності приймемо, що розглядається зміна чисельності одного покоління за одиничний інтервал часу від t = 0 до t + 1, наприклад, за один рік. В цьому випадку необхідні залежності можуть бути легко знайдені з рівняння Баранова:

$$N_t = N_0 e^{-Zt}, \qquad 5.1$$

$$N_{t+1} = N_0 e^{-Z(t+1)} = N_0 e^{-Zt} e^{-Z} = N_t e^{-Z}, \quad 5.2$$

$$N_{t+1} = N_t e^{-Z}, \quad 5.3$$

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = e^{-Z}, \quad 5.4$$

$$Z = -\ln\left(\frac{N_{t+1}}{N_t}\right), \quad 5.5$$

$$\varphi_Z = \frac{N_t N_{t+1}}{N_t} = 1 - \frac{N_{t+1}}{N_t}, \quad 5.6$$

$$\varphi_Z = 1 - e^{-Z}, \quad 5.7$$

$$S = 1 - \varphi_Z = 1 - 1 - \frac{N_{t+1}}{N_t} = \frac{N_{t+1}}{N_t} = e^{-Z}, \quad 5.8$$

$$S = e^{-Z}, \quad 5.9$$

Як бачимо, рівняння (5.5) дає вираз миттєвого коефіцієнта смертності через чисельність, рівняння (5.7) — дійсного коефіцієнта смертності, а (5.9) – коефіцієнта виживання через миттєвий коефіцієнт смертності. На практиці це дозволяє легко визначати один із показників смертності через інший, який вже відомий.

*Види смертності.* Смертність підрозділяється на природну M *(mortality)* та промислову F *(fishery)*. Сума природної та промислової смертності становить загальну смертність Z.

## 5.1 Природна смертність (поняття, способи виразу, одиниці вимірювання)

У найбільш загальному випадку природна смертність окреслюється смертність, обумовлена впливом всіх причин, крім промислу. Виділяються кілька груп чинників, що визначають природну смертність. До них відносяться:

1) смертність від впливу несприятливих абіотичних умов;

2) смертність від порушення забезпеченості їжею;

3) смертність від впливу хижаків, паразитів та хвороб;

4) смертність від старості.

Несприятливі абіотичні умови можуть впливати інтенсивність загибелі як безпосередньо, і опосередковано. Пряма дія має місце в результаті виходу показників середовища за межі зони толерантності даного виду. До таких показників можна віднести температуру, солоність, вміст кисню і т.п.

Непряма дія здійснюється у зв'язку зі зміною інтенсивності дії біотичних факторів (концентрації корму, розвитку паразитів), які, у свою чергу, залежать від абіотичних умов середовища.

Смертність від порушення забезпеченості їжею може спостерігатися в дуже рідкісних критичних випадках, тому що зазвичай реакцією відповідності більшості організмів на зниження кількості їжі є зменшення темпу зростання. Для риб такий вид смертності найхарактерніший для личинкових стадій розвитку та особливо у період переходу на змішане живлення.

Загибель особин внаслідок впливу хижаків і паразитів крім цих компонентів екосистеми визначається і власними параметрами популяції:

- чисельністю, тому що збільшення щільності сприяє більшій елімінації хижаками та більш ефективної передачі хвороб;
- біологічними показниками особин: що кращий стан риб (темп зростання, вгодованість), то вище їх стійкість;
- віком особин: вплив хижаків, паразитів і хвороб найчастіше найінтенсивніше проявляється у певні періоди життя особин.

Смертність від старості обумовлюється наявністю кожному за виду певної максимально можливої тривалості життя. У природних умовах до віку, близького до максимального, доживає мізерна частка особин, але знання його необхідне вирішення багатьох питань, що з динамікою популяцій.

*Залежність природної смертності від віку особин*

Величина природної смертності виявляється надзвичайно важливим параметром, який, крім динаміки популяції, в цілому визначає співвідношення

між окремими її частинами, що зумовлюють структуру популяції — розмірну, вікову, статеву та промислову. Характер структури стада залежатиме від зв'язку між віком особини та її природною смертністю.

Теоретично можливі чотири варіанти таких співвідношень:

1) природна смертність залежить від віку;

2) природна смертність зменшується з віком у результаті, наприклад, підвищення стійкості організмів до впливу несприятливих факторів середовища та хижаків;

3) смертність збільшується із віком внаслідок старіння особин;

4) вікові зміни смертності мають складнішу форму.

*Природна смертність залежить від віку*

У найпростішому випадку можна припустити, що природна смертність залежить від віку риб M = const. У цьому випадку згідно з рівнянням Баранова швидкість зміни чисельності описуватиметься як

$$\frac{dN}{dt} = -MN, N = N_0 e^{-Mt}$$

і чисельність будь-якої миті часу визначатиметься співвідношенням.

Логарифмуючи отриманий вираз

$$lnN = lnN_0 - Mt$$

приходимо до лінійної залежності логарифму чисельності віку

$$y = a. - a.x$$

*Природна смертність зменшується із віком*

Припустимо найбільш простий варіант, що смертність лінійно залежить від віку особини та описується функцією

$$M = m_0 - m_1 t;\ M > 0,$$

де: $m_0$-коефіцієнт, чисельно рівний початковій смертності при t = 0;

$m_1$-коефіцієнт, що визначає швидкість зміни швидкості з віком.

Таке припущення можна прийняти, наприклад, враховуючи, що з віком підвищується опірність організму до впливу зовнішніх факторів.

У цьому випадку динаміка чисельності описуватиметься диференціальним рівнянням. Вирішуючи його, отримуємо рівняння чисельності будь-якої миті часу.

В результаті отримаємо типове рівняння параболи, що описує криву виживання популяції: $y = a_0 - a_1x + a_3x^2$.

На графіку це рівняння буде представлено увігнутою низхідною гілкою.

*Природна смертність зростає з віком*

У цьому випадку вікова динаміка смертності може бути описана лінійним рівнянням з позитивним значенням коефіцієнта $m_1$

$$M = m_0 + m_1 t;\ M > 0.$$

Таке припущення може бути допущено, тому що з віком організм старіє і стає менш життєздатним.

На графіці це рівняння буде представлено опуклою низхідною гілкою. Залежність природної смертності від чисельності популяції Внутрішньопопуляційні та біоценотичні механізми забезпечують підтримку чисельності популяції певному рівні. Збільшення чисельності може супроводжуватися зниженням відносної забезпеченості їжею окремих особин, підвищенням ефективності передачі хвороб та загалом призводить до збільшення природної смертності. Аналогічно зниження чисельності, яке, до речі, може відбуватися під впливом як природних причин, і промислу, веде до зворотним результатам.

У найпростішому випадку залежність величини природної смертності від чисельності популяції може описуватися лінійним рівнянням, а сама динаміка чисельності опишеться рівнянням Баранова.

$$\frac{dN}{dt} = (\mu_1 + \mu_2 N)N$$

Вочевидь, що з визначення залежності величини природної смертності від чисельності необхідний ряд спостережень цих параметрами. Дослідження такого напряму дуже складні і ведуться нині переважно стосовно оцінки смертності молоді. Незважаючи на це, деякий ефект зміни природної смертності під впливом промислу можна оцінити через властивість адитивності.

### 5.2 Промислова смертність (поняття і способи вираження)

Під промисловою смертністю розуміється зменшення чисельності риб під впливом промислу. Цей процес може описуватися кількома способами.

З одного боку, промислова смертність може виражатися через зміну чисельності риб, з іншого - промислова смертність може описуватися як функція інтенсивності промислу (рис. 1).

*Миттєвий коефіцієнт промислової смертності F* виступає як коефіцієнт пропорційності, що пов'язує швидкість зміни чисельності за елементарний проміжок часу з показником чисельності на даний момент часу:

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

Одиниця виміру - час-1.

Межі - від нуля (коли промисел не ведеться) до нескінченності.




*Рисунок 1.* Визначення промислової смертності.

*Справжній коефіцієнт промислової смертності* $\varphi_F$ - кількість загиблих внаслідок вилову особин за певний проміжок часу, віднесений до їхньої початкової чисельності. Якщо початкова чисельність склала N0 особин, а вилов за аналізований період досяг величини $Y_N$ то дійсний коефіцієнт промислової смертності визначатиметься виразом

$$\varphi_F = \frac{Y_N}{N_0}$$

Одиниці виміру — частки чи відсотки. Межі - від нуля до одиниці.

Якщо відомий дійсний коефіцієнт промислової смертності, то не важко знайти величину промислового запасу

$$N_0 = \frac{Y_N}{\varphi_F}$$

Невипадково тому найважливішим завданням промислової іхтіології є оцінка промислової смертності та збір статистичних матеріалів за величиною вилову.

*Інтенсивність лову I* виражається в будь-яких одиницях, які характеризують зусилля, що додається для видобутку риби, наприклад, кількість суден, рибалок, знарядь лову, кількість тралень, сумарна потужність або водотоннажність флоту.

*Геометрична інтенсивність лову fg* - відношення обловленої площі за відомий проміжок часу t до загальної площі водойми (або ареалу популяції):

$$f_g = \frac{st}{S_0}$$

де: s - площа одного облову (за одиничний проміжок часу або за один помітку або тралення); t - тривалість лову в році або кількість актів облову; $S_0$ - площа водойми.

Геометрична інтенсивність лову показує, яка частина площі водоймища обловлюється промислом за певний проміжок часу, наприклад рік. В океанічному рибальстві геометрична інтенсивність лову може обчислюватися через площу, а через обловлений обсяг. Одиниці виміру - частки чи відсотки.

*Елементарна інтенсивність лову f* - добуток геометричної інтенсивності лову *f* на коефіцієнт уловистості знаряддя лову q:

$$f = qf_g$$

Одиниці виміру - 1/час.

За своєю суттю цей показник тотожний миттєвому коефіцієнту промислової смертності, який, однак, визначається через зменшення

чисельності риб, а не через параметри промислу:

$$F = f$$

У цьому випадку виявляється можливим описувати динаміку чисельності як через миттєвий коефіцієнт промислової смертності, так через геометричну, або елементарну, інтенсивність лову:

$$\frac{dN}{dt} = -FN = -qf_g N = -q\frac{st}{S_0}N$$

*Інтенсивність вилову (коефіцієнт експлуатації)*і показує рівень використання запасу промислом. Одиниці виміру — частки чи відсотки.

Межі - від нуля, коли промисел не ведеться, до 100%, коли вилов єна вся риба.

### 5.3 Властивості адитивності коефіцієнтів смертності

Розглянуті дві форми уявлення смертності як миттєвих і дійсних коефіцієнтів характеризують різні боку однієї й тієї процесу. Миттєві коефіцієнти описують швидкість зміни чисельності риб у будь-який момент часу. У зв'язку з цим вони мають властивість адитивності, тобто можливості визначення загального ефекту, впливу двох компонентів смертності через їх суму: Z = M + F

У цьому випадку частка риб, що загинули внаслідок впливу всіх причин - природних і промислу (дійсний коефіцієнт загальної смертності), визначатиметься як

$$\varphi_z = 1 = e^{-(M+F)}$$

Дійсні коефіцієнти описують результат впливу певного виду смертності на чисельність популяції за відомий проміжок часу, але їхній сумарний ефект не може бути визначений через суму дійсних коефіцієнтів, що діють незалежно. Для опису цієї властивості введемо такі позначення:

$\varphi_M^0$ - умовний коефіцієнт природної смертності, який показує можливість загибелі риб від природних причин без промислу (для незайманої популяції),

$$\varphi_M^0 = 1 - e^{-M}$$

$\varphi_F^0$ - умовний коефіцієнт промислової смертності, який показує ймовірність загибелі риб від промислу без природної смертності,

$$\varphi_F^0 = 1 - e^{-F}$$

В результаті загальний ефект їхньої дії визначатиметься як

$$\varphi_z = 1 - e^{-(M+F)} = 1 - e^{-M}e^{-F}$$

Провівши деякі перетворення, приходимо до оцінки сумарного ефекту дії умовних коефіцієнтів природної та промислової смертностей:

$$e^{-M} = 1 - \varphi_M^0;\ e^{-F} = 1 - \varphi_F^0,$$
$$\varphi_z = 1 - (1 - \varphi_M^0)(1 - \varphi_F^0),$$
$$\varphi_z = \varphi_F^0 + \varphi_M^0 - \varphi_F^0\varphi_M^0.$$

Як видно, сумарний ефект промислової та природної смертностей буде меншим від суми їх незалежних значень на величину добутку умовних коефіцієнтів природної та промислової смертностей.

**Питання для контролю**

1. Показниками смертності
2. Зв'язок між показниками смертності.
3. Зв'язок між показниками смертності.
4. Залежність природної смертності від чисельності населення.
5. Залежність природної смертності віку особин.
6. Показники промислової смертності, які виражаються як функція чисельності риб.
7. Показники промислової смертності, які виражаються як функція інтенсивності промислу.
8. Ефект дії умовних коефіцієнтів природної та промислової смертностей.

# 6 НАРОДЖУВАНІСТЬ. ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ, ВИДИ. ПЛОДЮЧІСТЬ. ПОПОВНЕННЯ

Існування популяції риби в часі забезпечується за рахунок постійної заміни особин, що гинуть за рахунок різних причин, що знову народжуються. З загальноекологічних позицій процес надходження у популяцію нових особин позначається терміном народжуваність. В екології народжуваність може характеризуватись трьома показниками.

*Абсолютна народжуваність (Born rate)*- Вказує кількість особин, що народилися (відкладених, що з'явилися в результаті розподілу) у популяції за певний проміжок часу. Зазвичай інтервал часу приймається рівним одному року.

$$B = \frac{dN_b}{dt}$$

де: $dN_b$ – приріст чисельності, dt – час. Одиниці виміру - екз., тис. екз., млн екз.

*Питома народжуваність*— характеризує кількість нових особин для одного батька.

$$b = \frac{1}{N}\frac{dN_b}{dt}$$

Цей параметр показує ефективність відтворення цієї популяції. Якщо b = 1, це означає, що населення відтворює себе протягом року один раз. Одиниці виміру — частки чи відсотки.

*Миттєва народжуваність*- Вказує швидкість народження нових особин за елементарний проміжок часу.

$$b = \frac{1}{N}\frac{dN_b}{dt}; dt \to 0$$

Одиниці виміру - час-1.

По суті цей показник аналогічний миттєвому коефіцієнту смертності.

З метою аналізу впливу довкілля на відтворення популяції застосовуються дві показники народжуваності.

*Максимальна народжуваність* $B_{max}$ - це теоретичний максимум швидкості утворення нових особин в ідеальних умовах (коли відсутні лімітуючі екологічні фактори і стримується розмноження тільки фізіологічними).

*Екологічна народжуваність* $B_{fact}$ - поповнює популяції новими особинами за фактичних або специфічних умов середовища. Ця величина непостійна і варіюється залежно як від зовнішніх умов, і від своїх властивостей популяції.

Народжуваність описується або показником плодючості для відповідних рівнів організації - особи, популяції або виду, або величиною поповнення.

1. *Індивідуальна абсолютна плодючість* $E_a$ (АІП) - кількість ікри, яка знаходиться в гонадах однієї самки і може бути відкладена за один нерестовий сезон.

2. *Відносна індивідуальна плодючість* $E_W$ (ВІП) - кількість ікринок, що припадають на одиницю маси самки:

$$E_w = \frac{E_a}{W}$$

3. *Видова плодючість* $E_{sp}$ - це деяка характеристика відтворювальної здатності виду, яка виходить з індивідуальної плідності ($E_a$), періоду між двома ікрометаннями (р), віку настання статевої зрілості ($ts$) та співвідношення статей ($S$), числа нерестів протягом життя риби ($x$). Є кілька формул розрахунку видової плодючості:

за С.А. Северцевим:

$$E_{sp} = (1 + E_a)^{\frac{1}{pt_{gs}}}$$

за Б. Г. Йоганзеном:

$$E_{sp} = \sqrt[pt_g]{xE_a}$$

4. *Популяційна плодючість* $E_p$ - характеризує кількість ікри (в абсолютних або відносних одиницях), яка може відкласти популяція за наявної вікової, статевої та репродуктивної структури. В. С. Івлєвим була запропонована наступна формула розрахунку популяційної плодючості на основі знання відносної чисельності кожної вікової групи $pN_t$, частки самок $S_F$ та середнього віку особи в популяції T:

$$E_p = \frac{x \sum_{t=t_g}^{t=t_\lambda} E_{a_t} pN_t . \sum_{t=t_g}^{t=t_\lambda} pN_t S_F}{100 \sum_{t=t_g}^{t=t_\lambda} pN_t \overline{T}}$$

Є подібна формула Г. В. Нікольського, який запропонував розраховувати відносну популяційну плодючість як кількість ікри, яка може бути відкладена 1000 рибами за даної вікової структури популяції.

Разом про те знання популяційної плодючості та ефективності нересту ще є достатнім для прогнозування динаміки чисельності популяції та управління нею. З моменту відкладання ікри до вступу риб в експлуатацію чисельність покоління змінюється настільки значно, що вплив плодючості нівелюється дією багатьох інших екологічних факторів. У зв'язку з цим в іхтіології вводиться спеціальне поняття - поповнення (*recruitment*).

У класичній іхтіології поняття поповнення пов'язують із процесом відтворення риб.

*Нерестова популяція SSB (Spawning Stock Biomass)*— це 1) особини, які приходять на місця нерестовищ для участі в процесі відтворення, або 2)

особини, які за своїм фізіологічним станом можуть брати участь у нересті. Наприклад, критерієм здатності до відтворення може бути оцінка стану статевих продуктів. До статевозрілих можуть бути віднесені всі особини, що знаходяться на стадії зрілості вище другої.

*Поповнення* $R_S$ - особини, які вперше нерестяться.

*Залишок D*- Особи, що повторно нерестяться.

Таким чином, нерестова популяція складається з поповнення та залишку:

$$SSB = R_s + D$$

У свою чергу, вся популяція включає угруповання нестатевих зрілих особин $B_{juv}$ і нерестовий запас:

$$B_{lot} = B_{juv} + SSB$$

*Поповнення*- це особини одного, рідше кількох поколінь, які досягли певних розмірів та віку, коли вони переміщуються в район промислу та можуть бути відловлені. У цьому віці:

1) чисельність покоління стає менш мінливою, тоді як з моменту викльовування з ікри чисельність личинок і молоді схильна до суттєвих коливань залежно від комплексу абіотичних і біотичних факторів;

2) чисельність може бути оцінена відомими методами з достатнім ступенем точності;

3) може бути спрогнозована величина експлуатованого промислового запасу в результаті вступу до нього поповнення та зроблено прогноз вилову.

### 6.1 Залежність продуктивності ікри від власних параметрів популяції

Під продуктивністю по ікрі E розуміється кількість ікри, яка може бути

відкладена населенням за один нерестовий сезон. Якщо популяційну плодючість висловити в абсолютних одиницях з урахуванням чисельності запасу, то показники продуктивності за ікрою та популяційною плодючістю виявляться тотожні: E=E*p*. Величина популяційної плодючості визначатиметься такими параметрами: чисельністю самої популяції; статевою структурою; репродуктивною структурою; індивідуальною плідністю особин та її зміною залежно від віку.

*Чисельність вікових груп*

Чисельність риб всіх вікових груп популяції описуватиметься рівнянням Баранова на інтервалі часу з народження t=0 до граничного віку життя риби $t_\lambda$:

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

*Статева структура*

Статева структура популяції відбиває співвідношення у ній особин різних статей - самок та самців. Очевидно, що з погляду оцінки ефективності відтворення нас більшою мірою цікавитиме кількість самок у популяції, тому що саме вони забезпечують той чи інший рівень продуктивності по ікрі. Враховуючи можливість порційного нересту самців, їх чисельність значної ролі риб не грає. У популяціях риб особини зазвичай народжуються з приблизно рівною кількістю самок і самців, але протягом життя це співвідношення не залишається незмінним, а змінюється під впливом низки факторів. Найбільш важливим фактором є відмінність у природній смертності самок та самців.

Розглянемо метод опису статевої структури популяції. Припустимо, що $M_F$ - природна смертність самок, $M_м$ - смертність самців. Припустимо, що вони народилися в той самий момент і мали рівну чисельність $N_o$:

$$N_{0F} = N_{0M} = N_0$$
$$N_F = N_0 e^{-M_F t}$$
$$N_M = N_0 e^{-M_M t}$$

Допустимо для простоти, що природна смертність самок і самців залежить від віку, отже, їх чисельність описується рівнянням Баранова:

У цьому випадку частка самок у будь-якій віковій групі становитиме:

$$S_F = \frac{N_F}{N_F + N_M}$$

Проводячи нескладні перетворення

$$S_F = \frac{N_0 e^{-M_F t}}{N_0 e^{-M_F t} + N_0 e^{-M_M t}} = \frac{N_0 e^{-M_F t}}{N_0 e^{-M_F t}(1 + e^{(M_F - M_M)t})}$$

приходимо до залежності відносної чисельності самок від віку

$$S_F = \frac{1}{1 + e^{(M_F - M_M)t}}$$

Як видно, частка самок у будь-якій віковій групі визначатиметься лише різницею величин смертності самок та самців.

*Репродуктивна структура*

Репродуктивна структура визначає співвідношення груп у популяції, що різняться щодо їх відношення до процесу відтворення. Виділяють три групи особин у популяції:

1) перерепродуктивна — нестатевозріла молодь, яка не бере участі в процесі відтворення;

2) репродуктивна - статевозрілі особини;

3) пострепродуктивна - старі особини, які з фізіологічних причин вже не здатні до розмноження. У риб пострепродуктивний період трапляється досить рідко.

Постепродуктивна частина популяції має велике значення у ссавців та птахів. У популяціях низькоорганізованих тварин і риб зокрема до віку, при

якому припиняється розмноження, доживає дуже невелика кількість особин.

Вік статевого дозрівання визначається біологічними особливостями виду та, зокрема, типом екологічної стратегії відбору. При *r*-відбір вік статевого дозрівання зазвичай зменшується, а при *K*-відборі - збільшується.

Момент статевого дозрівання зазвичай буває, пов'язаний не так з віком, як з досягненням особиною певних розмірів тіла. У цьому випадку поліпшення умов проживання, наприклад збільшення кормності, повинне сприяти більш швидкому дозріванню і, навпаки, погіршення умов і уповільнення темпу зростання може сприяти пізнішому вступу до стадії статевої зрілості.

Припустимо, що темп статевого дозрівання визначається ваговим зростанням організму і відбувається зі швидкістю, прямо пропорційної різниці між граничним (рівним, очевидно, 100%) і вже досягнутим до теперішнього часу кількістю дозрілих самок SS:

$$\frac{dS_s}{dW} = b(1 - S_s)$$

де b - Коефіцієнт пропорційності.

У даному випадку більше цікавитиме зв'язок темпу дозрівання з віком риби, яку неважко встановити, ввівши в це рівняння функцію Берталанфі:

$$W = W_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_g)}\right)^3$$

Підставивши 1 у-е у 2

$$\frac{dS_s}{1 - S_s} = bd\left(W_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_0)}\right)^3\right.$$

та інтегруючи з початковими умовами $t = t_S$, $S_S = 0$, отримуємо:

$$S_s = 1 - e^{-bW_\infty \left(1 - e^{-K(t-t_{S_0})}\right)^3}$$

Це рівняння визначає частку дозрілих особин у різному віці залежно від темпу вагового зростання риби, що задається параметрами W і К.

Зазначений характер зміни швидкості статевого дозрівання, як правило, проявляється тільки в зоні толерантного для даного виду впливу зовнішніх факторів. В екстремальних умовах ця загальна закономірність статевого дозрівання вже не дотримуватиметься.

*Індивідуальна плідність особин*

Зміни, які у зв'язку з старінням риби, відбиваються і її індивідуальної плодючості. Як правило, зі збільшенням віку та маси особини абсолютна плодючість зростає. Темп наростання плодючості може описуватися двома функціями, вибір яких визначається характером зміни відносної плодючості особин.

Варіант 1 - відносна індивідуальна плідність не залежить від маси (тобто при зростанні особи кількість ікринок, що припадають на один грам ваги особи, залишається постійним), тоді абсолютна плодючість описується лінійним рівнянням виду

$$E_a = g_0 + g_1 W$$

Варіант 2 - відносна індивідуальна плодючість змінюється у зв'язку із зростанням риби (зменшується чи збільшується). У цьому випадку абсолютна плодючість має статечний зв'язок з масою особини

$$E_a = g_0 W^{g_1}$$

Таким чином, описавши всі виділені параметри, можна оцінити продуктивність популяції по ікрі як

$$E = \sum_{t=t_g}^{t=t_\lambda} N_t S_t S_{s_t} E a_t$$

Дане рівняння дозволяє побудувати криву продуктивності за ікрою та оцінити внесок кожної вікової групи у відтворення популяції.

У цілому нині крива продуктивності по ікрі має такі особливості: внесок у популяційну плодючість молодших і старших вікових груп дуже невеликий: перших — через низьку індивідуальну плодючість, других — їх низьку чисельність. Найбільший вплив на плодючість популяції мають кілька вікових груп, наступних за віком статевого дозрівання.

Згідно з наведеним рівнянням популяційна плодючість $E$ при інших рівних факторах (відносної незмінності індивідуальної плодючості, статевої структури та темпу статевого дозрівання) найбільшою мірою залежить від чисельності батьківського стада. Тому, вважаючи, що $E \approx B_n$, про можливу продуктивність ікрою можна судити за чисельністю самої популяції.

**Питання для контролю**

1. Показники народжуваності.
2. Показники плодючості.
3. Нерестова населення.
4. Чисельність популяції.
5. Статева структура популяції.
6. Репродуктивна структура популяції.
7. Індивідуальна плодючість особин та її зміна в залежності від віку.

# 7 ІНТУЇТИВНИЙ ПІДХІД ДО ДОСЛІДЖЕННЯ ПРОБЛЕМИ «ЗАПАС-ПОПОВНЕННЯ». ЕМПІРИЧНИЙ ПІДХІД

Усі розглянуті параметри, що визначають популяційну плодючість, порівняно просто визначаються внаслідок стандартних іхтіологічних досліджень. Разом з тим, навіть знаючи кількість ікри, яка може продукувати населення, ще не можна сказати, яким чином вона вплине на чисельність поповнення промислового запасу. Численні дослідження показали, що на тлі впливу комплексу інших біотичних та абіотичних факторів вплив продуктивності за ікрою на чисельність поповнення, як правило, не виявляється, хоча очевидно, що якщо виробники не відкладуть певної кількості ікри, то й молодь не з'явиться. Звідси постає проблема запас-поповнення, яка полягає в оцінці зв'язку між чисельністю батьківського стада та величиною поповнення. Вирішення цієї проблеми дозволяє:

1) зробити прогноз потужності поповнення залежно від чисельності популяції та оцінити можливий улов;

2) оцінити безпечний рівень експлуатації таким чином, щоб зберегти необхідну чисельність батьківського стада, достатню для забезпечення нормального відтворення.

В історії розвитку промислової іхтіології можна виділити три підходи до дослідження проблеми запас-поповнення: інтуїтивний, емпіричний та моделювання.

*Інтуїтивний підхід*. Інтуїтивний підхід ґрунтується на передбачуваних залежностях між величиною батьківського стада та потомства без аналізу кількісних співвідношень та закономірностей, що існують у конкретних умовах.

*Концепція К. М. Бера*. Історично першу концепцію сформулював наприкінці XIX ст. російський вчений К. М. Бер, який припускав, що між величиною батьківського стада та поповненням існує пряма залежність

На підставі цього припущення їм зроблено і практичні висновки з питань оптимального регулювання рибальства. Бер вважав, що раціональний промисел повинен вестися таким чином, щоб забезпечити кожній рибі можливість хоча б одноразового нересту.

Слід зазначити, що саме така концепція покладена в основу чинних Правил рибальства на більшості внутрішніх водойм. У них вводиться такий параметр, як промисловий захід на рибу, що відповідає довжині, при якій риба стає статевозрілою. Цей захід дозволяє запобігти вилову особин, що не нерестилися.

Неспроможність такого підходу полягає в тому, що існує тільки один рівноважний стан системи запас-поповнення, що визначається кутом нахилу кривої на графіку. Будь-яке випадкове зміна чисельності популяції призведе до необмеженому зростанню чи необмеженому спадання чисельності поповнення. Як в тому, так і в іншому випадку населення ніколи не повернеться у вихідний стан.

*Концепція Ф. І. Баранова*. Протилежну концепцію висунув Ф. І. Баранов, який вважав, що з огляду на надзвичайно високу плодючість риб початкова чисельність молоді завжди буває надмірна, а кількість поповнення лімітується в основному умовами її проживання та виживання. Тому в досить широких межах зміни чисельності запасу чисельність поповнення залишатиметься на тому самому рівні.

Ця концепція зумовила появу та спеціальний підхід до регулювання рибальства. Згідно з Барановим промисел може вестися з будь-якою інтенсивністю, риба може відловлюватися починаючи з будь-якого віку, поза зв'язком з віковим її дозріванням. Незалежно від інтенсивності цього зовнішнього промислового впливу чисельність поповнення буде постійною.

У цьому випадку ступінь оптимальності промислу визначатиметься вже не біологічними параметрами популяції, що експлуатується, і чисельністю її поповнення, а переважно міркуваннями економічної ефективності (отримання найбільшої величини вилову з мінімальними витратами).

*Емпіричний підхід*. Емпіричний підхід виходить із складання рівняння множинної регресії чисельності поповнення залежно від комплексу біотичних та абіотичних факторів, одним із яких є чисельність популяції. Наприклад, може бути складено таке рівняння:

$$R = a_0 t^0 + a_1 H + a_2 B + \cdots + a_n B_N$$

де: $t^0$ – середня температура води в період інкубації ікри; $H$ – рівень води під час нересту; $B$ – біомаса зоопланктону в період переходу молоді на екзогенне харчування; $B_N$ – чисельність запасу; $a_o, a_1, a_2 \ldots a_n$ – емпіричні коефіцієнти.

Зрозуміло, що для знаходження коефіцієнтів рівняння необхідні багаторічні спостереження за змінами чисельності поповнення у зв'язку з коливаннями біотичних та абіотичних параметрів, що входять до рівняння.

Найбільш сильні зв'язки врожайності молоді встановлені з такими факторами (Дементьєва, 1976):

- рівним режимом;
- термічними умовами в період нересту та інкубації;
- біомасою кормових організмів, що спостерігається під час переходу личинок на екзогенне харчування.

Емпіричний підхід є надзвичайно важливим при вирішенні практичних завдань щодо оцінки чисельності поповнення у кожному конкретному році та прогнозування уловів. Але водночас не дозволяє вирішувати питання регулювання рибальства у сенсі визначення допустимих меж промислу задля збереження достатнього відтворення.

### 7.1 Моделі запас-поповнення. Методи оцінки поповненя

Моделі запас-поповнення ґрунтуються на формалізації процесу

формування чисельності поповнення, починаючи з ранніх стадій розвитку. У більшості моделей передбачається, що основне зменшення початкової чисельності генерації проходить перший рік життя під впливом природної смертності. Своєю чергою, смертність представляється як сума двох компонентів: депенсаційної та компенсаційної смертностей.

*Депенсаційна смертність*- смертність, яка залежить від щільності молоді. Оскільки покоління, зазвичай, зосереджено певному ареалі, під щільністю часто розуміється чисельність генерації. Депенсаційна смертність залежить від віку молоді та пов'язана зі ступенем її життєстійкості.

*Компенсаційна смертність* – тобто, залежить від щільності риб обумовлюється трьома головними причинами:

- хижацтвом або канібалізмом;
- недостатністю кормової бази для личинок у період їхнього переходу на екзогенне харчування (критичні періоди);
- темпом зростання на критичній стадії розвитку.

Всі ці три чинники можуть діяти як незалежно, і у різних комбінаціях. Залежно від способу математичного опису впливу цих факторів запропоновано дві базові моделі поповнення – модель Бівертона-Холта та модель Рікера.

*Модель Бівертона-Холта*

Модель поповнення Бівертона-Холта виходить із припущення про те, що регуляція чисельності молоді здійснюється за рахунок факторів, що залежать від густини, дія яких реалізується через зміну природної смертності. Коефіцієнт природної смертності лінійно залежить від чисельності молоді:

$$M = m_1(t) + m_2(t)N$$

де: $m_1(t)$ – депенсаційна (що не залежить від чисельності) смертність;

$m_2(t)$ - компенсаційна складова смертності, що враховує взаємозв'язок особин, сконцентрованих на відносно невеликих площах.

Однією з характерних рис смертності на ранніх стадіях життя риб є те, що

вона не залишається постійною, а змінюється в міру збільшення їх віку, тобто коефіцієнти $m_1(t)$ і $m_2(t)$ будуть змінюватися протягом усіх етапів розвитку та існування покоління. Таке визначення смертності передбачає, що густина регулювання чисельності може здійснюватися за допомогою харчової конкуренції всередині генерації. У цьому випадку рівняння зв'язку запас-поповнення має такий вигляд:

$$R = \frac{1}{a + \frac{b}{E}}$$

де: $R$ – чисельність поповнення; $E$ – продуктивність по ікрі; $a$, $b$ – коефіцієнти, причому $a = f(m_1\, m_2, tr)$, $b = f(ml, tr)$.

Враховуючи, що між продуктивністю ікрою і величиною запасу існує прямий зв'язок, криву поповнення можна аналізувати як по відношенню до чисельності популяції, так і щодо кількості відкладень ікри. Модель поповнення Бівертона-Холта (рис. 2) дає висхідну асимптотичну криву відтворення, яка може інтерпретуватися наступним чином:

1) у лівій частині кривої, коли величина батьківського стада невисока, чисельність поповнення прямо пропорційно кількості відкладеної ікри;

2) після досягнення деякої величини запасу відбувається стабілізація чисельності поповнення постійному рівні незалежно від величини популяційної плодючості. Це пов'язано з тим, що:

- великій кількості виробників може вистачити площ нерестовищ;
- можливі повторні кладки на вже відкладену ікру, що призводить до загибелі останньої;
- личинок, що виклюнулися, виявляється настільки багато, що в момент переходу на екзогенне харчування їм не вистачає їжі і більша частина личинок гине.

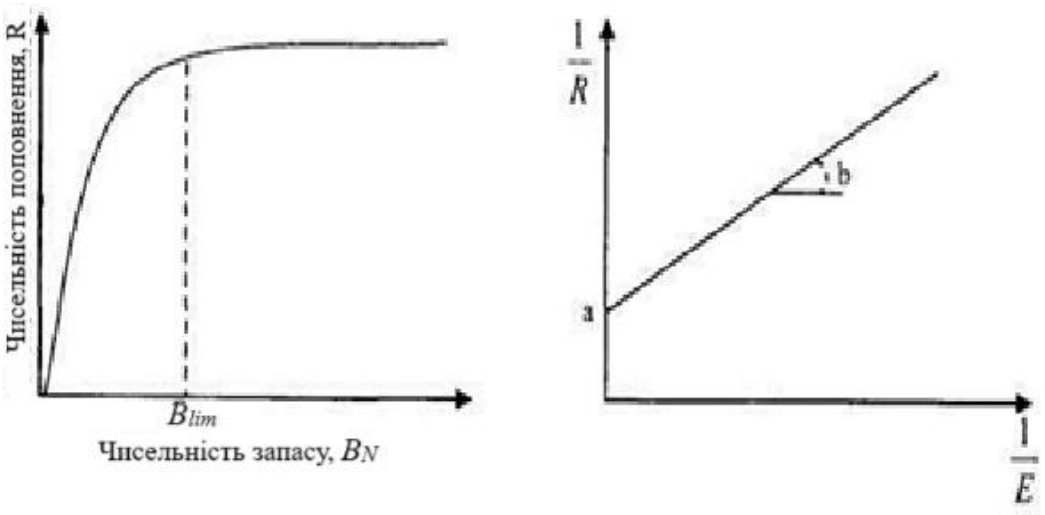



*Рисунок 2.* Крива поповнення Бівертона-Холта

У будь-якому випадку зайва чисельність запасу та популяційна плодючість не сприяють підвищенню ефективності відтворення. Отже, з метою забезпечення стабільності популяції в умовах її експлуатації можна оцінити мінімально достатню чисельність популяції Blim, яка здатна забезпечити нормальне відтворення. Це дозволяє підібрати режим рибальства таким чином, щоб не допустити зниження запасу нижче за мінімум.

Якщо є дані про величину запасу чи популяційної плодючості і чисельності поповнення досить великий проміжок часу, то коефіцієнти рівняння Бивертона—Холта може бути знайдено методом найменших квадратів. Для цього рівняння

$$R = \frac{1}{a + \frac{b}{E}}$$

приводиться до лінійної форми:

$$\frac{1}{R} = a + b\frac{1}{E}$$

$$y = a + bx$$

де: $y = \frac{1}{R}$

$$x = \frac{1}{F}$$

*Модель Рікера*

У Є. Рікер(1944) виходить з припущення про механізм щільного регулювання смертності молоді на основі:

1) канібалізму (для лососів у разі нестачі природної їжі та спільного проживання молоді та дорослих риб);

2) хижацтва, коли чисельність хижаків визначається початкової чисельністю аналізованого покоління.

Модель описується наступним рівнянням:

$$R = aEe^{-bE}$$

де: $R$ - Чисельність поповнення; $E$ - продуктивність по ікрі; $a,b$ - коефіцієнти, що характеризують відповідно депенсаційну та компенсаційну смертність.

Графік кривої поповнення по Рікер має куполоподібну форму, причому максимум кривий виражений тим краще, чим вище значення коефіцієнта компенсаційної смертності (рис. 3).

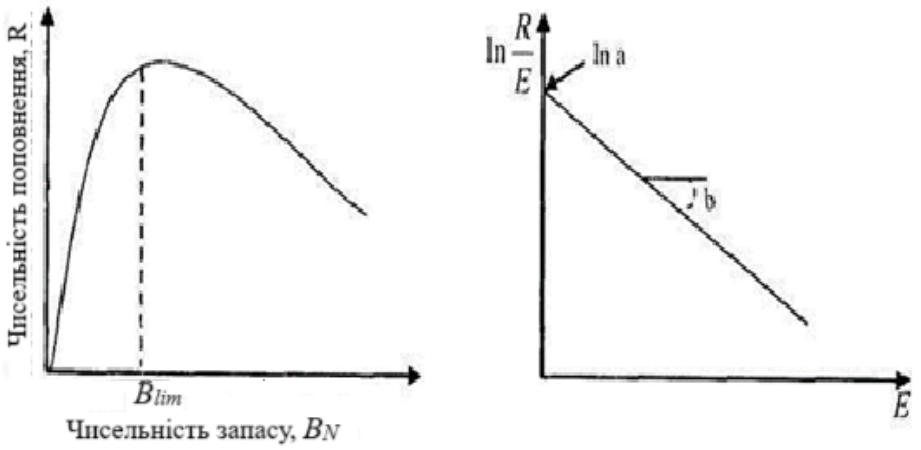



*Рисунок 3.* Крива поповнення Рікера

Згідно з цим графіком зі збільшенням кількості продукованої ікри (що аналогічно до збільшення чисельності батьківського стада) чисельність поповнення поступово зростає, але після досягнення деякої максимальної величини починає знижуватися через інтенсивне виїдання молоді хижаками або власними батьками.

Визначення коефіцієнтів a і b здійснюється методом найменших квадратів із попередньою лінеаризацією рівняння:

$$lnR = ln(aEe^{-bE}),$$
$$lnR = lna + lnE - bE,$$
$$lnR - lnE = lna - bE,$$
$$ln\frac{R}{E} = lna - bE,$$
$$y = a_0 - a_1 x,$$

*де:*

$$y = ln\frac{R}{E};$$
$$x = E;$$
$$a_0 = lna;$$
$$a_1 = b.$$

Зазначені дві моделі послужили основою подальшого розвитку теорії формування поповнення промислових популяцій. Цей розвиток відбувався у напрямку вдосконалення формального подання та опису коефіцієнтів депенсаційної та компенсаційної смертностей у зв'язку з умовами проживання молоді.

*Методи оцінки поповнення*

Оцінка чисельності поповнення є складним завданням. Тому часто замість оцінки абсолютної чисельності поповнення користуються індексами чисельності, наприклад уловами на зусилля або на одиницю площі. Виділяються дві групи методів оцінки: 1) методи прямого обліку та 2)

біостатистичний метод.

*Прямий облік*. Прямий облік полягає в безпосередньому вилові молоді різними способами та знаряддями лову та оцінкою її концентрації. Застосовуються такі підходи: 1) іхтіопланктонні зйомки за допомогою їхтіопланктонних сіток чи пасток; 2) облік покатної молоді; 3) оцінка концентрації молоді за допомогою стандартних тралових або неводних зйомок.

При виборі показника поповнення за основу зазвичай приймається та вікова група, яка може бути оцінена з достатнім ступенем достовірності. Це може бути молодь, що досягла стадії малька, або покатники, або вікова група мінімального віку, яка вловлюється використовуваним знаряддям.

*Біостатистичний підхід*. Біостатистичний підхід до оцінки чисельності поповнення було запропоновано А. М. Державіним. Суть його полягає в оцінці початкової чисельності покоління за сумою величин уловів, які отримані протягом життя покоління:

$$R = Y_{N_{x,t_r}} + Y_{N_{x+1,t_r+1}} + Y_{N_{x+2,t_r+2}} + \cdots + Y_{N_{x+(t_\lambda+t_r),t_\lambda}}$$

де: $R$ - чисельність поповнення; $Y_N$ - улов; $x$ - рік промислу; $t_r$ - вік поповнення; $t_\lambda$ - граничний вік життя риби.

Провівши спостереження за досить великий проміжок часу, принаймні вдвічі більший за тривалість життя риби, можна ретроспективно оцінити величину поповнення. Ця величина враховуватиме лише риб, що загинули від промислу, і отже, вона буде меншою за справжнє поповнення на величину природної смертності. Якщо прийняти, що протягом періоду спостереження природна смертність не зазнає суттєвих змін, то отримана таким чином величина буде пропорційна до справжньої чисельності поповнення.

**Питання для контролю**

1) Концепції К. М. Бера та Ф. І. Баранова..
2) Емпіричний підхід. Модель Бівертона-Холта
3) Методи оцінки поповнення. Модель Рікера

# 8 ВІРТУАЛЬНО-ПОПУЛЯЦІЙНИЙ АНАЛІЗ

Віртуально-популяційний аналіз ВПА (*Virtual Population Analysis, VPA*) - це група методів, в яких на основі даних за величиною уловів, які отримуються від кожного покоління протягом усього його життя, ретроспективно оцінюється чисельність поколінь і всієї популяції.

Усі моделі віртуально-популяційного аналізу поділяються на дві групи: до першої відноситься модель А. І. Державіна, до другої - всі сучасні моделі ВПА, які відрізняються математичним апаратом, методом аналізу та кількістю видів.

*Метод А. Н. Державіна (1922)*

Вперше метод оцінки величини експлуатованого стада за динамікою уловів застосував для каспійського ляща К. К. Терещенко (1917), але в найбільш закінченому вигляді такий підхід був розроблений А. Н. Державіним (1922) стосовно севрюги нар. Кури.

Суть методу Державіна: якщо є величини уловів YNx.t (x – рік спостереження, t – вік риби), отримані від кожного покоління за весь період його існування, то, підсумувавши їх, можна оцінити початкову чисельність кожного покоління:

$$B_N = Y_{N_{x,t_c}} + Y_{N_{x+1,t_c+1}} + Y_{N_{x+2,t_c+2}} \dots Y_{N_{x+(t_\lambda - t_c),t_\lambda}}$$

де: $B_N$ - чисельність поповнення; $Y_N$ - улов; x - рік промислу; $t_c$ - вік вступу в експлуатацію; $t_\lambda$ - граничний вік життя риби.

Державін використав такий підхід для оцінки початкової чисельності кожного покоління севрюги нар. Кури у період із 1854 по 1906 р., т. е., щодо справи, поповнення, й у оцінки впливу поповнення різних зовнішніх умов (особливо водності Кури у різні роки).

Необхідні умови для застосування методу:

- наявність статистики уловів за кілька років не коротше життєвого циклу риби;
- знання вікового складу уловів;
- припущення про сталість складу уловів протягом досліджуваного періоду або щорічне його визначення на промислі.

Основним недоліком методу і те, що з оцінці чисельності сумуються лише риби, померлих від промислу. Особи ж, що убули внаслідок впливу природних причин, не беруться до уваги. Отже, отримана величина, яка була названа «мінімальна чисельність запасу» $B_{Nmin}$, буде меншою від справжньої чисельності на величину кількості риб, що загинули за рахунок природних причин:

$$B_N = \underbrace{\sum_{t=t_c}^{t=t_\lambda} Y_{N_{x,t}}}_{B_{N_{min}}} + \sum_{t=t_c}^{t=t_\lambda} N_{M_{x,t}}$$

де: $N_{Mx,t}$ - кількість риб вікової групи t, що загинули від природних причин у році x; $Y_{Nx,t}$ - Улов вікової групи t в році x. Якщо промисел та умови проживання риб залишаються постійними протягом тривалого часу, то мінімальна чисельність запасу буде прямо пропорційна істинної чисельності:

$$B_N = \alpha B_{N_{min}}$$

*Віртуально-популяційний аналіз*. Державін не запропонував ніякого математичного апарату для аналізу чисельності популяції, хоча на той час вже була випущена основна робота Ф. І. Баранова. Лише понад 40 років там Murphy (1965) і Gulland (1965) запропонували метод аналізу структури уловів з урахуванням підходу Баранова. Використані два рівняння. Перше - відображає взаємозв'язок чисельностей суміжних вікових груп:

$$N_{x+1,t+1} = N_{x,t} e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})}$$

друге - дозволяє розрахувати величину улову в поштучному виразі, одержуваного від кожної вікової групи:

$$Y_{N_{x,t}} = N_{x,t} \frac{F_{x,t}}{F_{x,t} + M_{x,t}} (1 - e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})}$$

де: $N_{x+1,\,t+1}$, $N_{x,\,t}$, - Початкова чисельність вікової групи t в році x, і в наступному x + 1 році, коли вік риби збільшиться на одиницю; $Y_{Nx,t}$ - Улов вікової групи t в році x; $F_{x,t}$, $M_{x,t}$ - Миттєві коефіцієнти промислової та природної смертності вікової групи t в році x. Вони можуть бути залежними та незалежними від віку, а величина F може змінюватися за роками у зв'язку із змінами інтенсивності промислу.

*Віртуальна популяція V*— сумарна чисельність риб, що належать різним віковим класам, які знаходяться у водойми в будь-який момент часу і будуть виловлені в даному та у всіх наступних роках.

Термін "віртуальна популяція" був запропонований Фраєм (Fry, 1949), але за своїм змістом він практично ідентичний поняття "мінімальна чисельність запасу", яке використовував Державін. Відмінності у тому, що з суму уловів оцінюється як чисельність риб першого віку, а й решти вікових груп щороку.

Якщо відомі величини уловів кожної вікової групи протягом досить великого періоду, то підсумовування уловів, одержуваних від кожного покоління протягом усього життя, дозволяє розрахувати віртуальну чисельність цього покоління.

*Загальна схема віртуально-популяційного аналізу:*

1. Вихідні дані:

• улов кожної вікової групи за роками ($Y_{Nt,x}$, екз.) протягом періоду не менший за тривалість життя покоління;

• миттєвий коефіцієнт природної смертності або постійний всім вікових груп M, або залежний від віку риби $M_t$. Приймається, що протягом періоду спостережень коефіцієнт природної смертності не змінюється.

2. Додаткова інформація (задається):

• термінальна промислова смертність $F_n$ — миттєвий коефіцієнт промислової смертності найстаршої вікової групи за період спостереження.

3. Визначаються внаслідок розрахунків:

• миттєвий коефіцієнт промислової смертності всім вікових груп протягом період спостереження;

• чисельність всіх вікових груп за період спостереження.

• якщо є дані щодо темпу зростання, дозрівання та селективності промислу, можна додатково визначити біомасу експлуатованого запасу FSB та біомасу нерестового стада SSB.

Відмінності методів VPA полягають у відмінностях процедури розрахунків.

## 8.1 Віртуально-популяційний аналіз. Метод Мерфі. Метод Галланда

Метод Мерфі виходить із рівняння Баранова і дозволяє оцінити чисельність популяції та коефіцієнт промислової смертності за відомими значеннями величин уловів кожної вікової групи та заданим значенням природної смертності. Як правило, приймається, що природна смертність не залежить від віку та року промислу. Динаміка чисельності покоління під час переходу з однієї вікової групи до іншої описується як

$$N_{x+1,t+1} = N_{x,t} e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})}$$

Вводиться поняття коефіцієнта експлуатації віртуальної популяції E — це частка чи відсоток риб, які будуть виловлені від цього покоління за період його існування

$$E_{x,t} = \frac{Y_{N_{x,t}} + Y_{N_{x+1,t+1}} + Y_{N_{x+2,t+2}} + \cdots}{N_{x,t}} = \frac{V_{x,t}}{N_{x,t}}$$

Коефіцієнт експлуатації віртуальної популяції дорівнює відношенню чисельності віртуальної популяції до істинної чисельності.

Знайдемо співвідношення віртуальних чисельностей у два послідовні роки:

$$\frac{V_{x+1,t+1}}{V_{x,t}} = \frac{E_{x+1,t+1}N_{x+1,t+1}}{E_{x,t}N_{x,t}} = \frac{E_{x+1,x+1}N_{x,t}e^{-Z_{x,t}}}{E_{x,t}N_{x,t}},$$

$$\frac{V_{x+1,t+1}}{V_{x,t}} = \frac{E_{x+1,t+1}}{E_{x,t}}e^{-Z_{x,t}}$$

Приймемо, що інтенсивність промислу залишається постійною у часі і залежить від віку риби (т. до. промисел ведеться знаряддям лову, що відціджує). Тоді виявиться, що коефіцієнт експлуатації віртуальної популяції за окремими поколіннями буде постійним і рівняння величини $E_{x,t} = E_{x+1,t+1}$ можна скоротити. В результаті отримуємо, що співвідношення віртуальних чисельностей покоління в два суміжні роки дорівнюватиме коефіцієнту виживання S:

$$\frac{V_{x+1,t+1}}{V_{x,t}} = \frac{E_{x+1,t+1}}{E_{x,t}}e^{-Z_{x,t}} = S_{x,t}, (1)$$

Знаючи коефіцієнт виживання, можна визначити миттєвий коефіцієнт загальної смертності

$$Z_{x,t} = -\ln S_{x,t}$$

Якщо відомо значення миттєвого коефіцієнта природної смертності M, то не важко визначити і миттєвий коефіцієнт промислової смертності:

$$F_{x,t} = Z_{x,t} - M, (2)$$

І нарешті, за відомими значеннями уловів та отриманими коефіцієнтами

загальної та промислової смертності визначається чисельність кожної вікової групи щороку

$$N_{x,t} = Y_{N_{x,t}} \frac{Z_{x,t}}{F_{x,t}(1-e^{-Z_{x,t}})}, (3)$$

Проблема полягає в тому, що для останньої «термінальної» вікової групи $t_n$ і для всіх вікових груп в останньому році спостереження неможливо застосувати рівняння 1. Для них немає значення $V_{x+1,t+1}$ отже не можна визначити миттєві коефіцієнт загальної та промислової смертності. Тому у всіх моделях VPA надходять так:

а) для повністю обловлених поколінь:

- задають деяке значення промислової смертності термінальної вікової групи $F_n$;
- розраховують чисельність термінальної вікової групи як

$$N_{x,n} = Y_{N_{x,n}} \frac{Z_{x,n}}{F_{x,n}}$$

- послідовно визначають коефіцієнти загальної та промислової смертності для всіх молодших вікових груп за рівняннями (1) і (2);
- послідовно розраховують чисельність кожної вікової групи за рівнянням (3), знаючи коефіцієнт загальної та промислової смертності та улов кожної вікової;

б) для повністю обловлених поколінь:

- задають деяке значення промислової смертності для останнього року спостереження в кожній віковій групі;
- розраховують чисельність кожної вікової групи у термінальному році:
-

$$N_{x,t} = Y_{N_{x,t}} \frac{Z_{x,t}}{F_{x,t}(1 - e^{-Z_{x,t}})}$$

послідовно визначають коефіцієнти загальної та промислової смертності для всіх молодших вікових груп за рівняннями (1) і (2);

послідовно розраховують чисельність кожної вікової групи за рівнянням (3), знаючи коефіцієнт загальної та промислової смертності та улов кожної вікової групи.

*Властивості методу*

1) Метод придатний лише випадку, коли природна і промислова смертності залежить від віку і року промислу, інакше коефіцієнт експлуатації віртуальної популяції E буде змінюватися за роками і віком і не можна провести перетворення.

2) Точність розрахунків залежить від того, чи повністю не повністю обловлено поколінь. Неправильність визначення термінального віку $t_n$ може призвести до суттєвих помилок.

3) Необхідно правильно задати значення миттєвого коефіцієнта природної смертності M.

4) Необхідно правильно встановити значення миттєвого коефіцієнта термінальної промислової смертності $F_n$.

*Метод Галланда (Gulland, 1965)*

Метод Галланда дозволяє провести більш точний аналіз популяції у разі, коли покоління обловлені в повному обсязі і, ще, величина промислової смертності може змінюватися за роками.

Вводиться спеціальний показник - відносна чисельність покоління r, який пов'язує чисельність покоління наступного року з уловом, отриманим від нього цього року:

$$r_{x,t} = \frac{N_{x+1,t+1}}{Y_{N_{x,t}}}$$

Підставивши рівняння Баранова за чисельністю та уловом

$$N_{x+1,t+1} = N_{x,t} e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})};$$

$$Y_{N_{x,t}} = N_{x,t} \frac{F_{x,t}}{F_{x,t}+M_{x,t}} (1 - e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})})$$

можна показати, що величина відносної чисельності покоління r не залежить від чисельності та улову, а визначається лише співвідношенням між миттєвими коефіцієнтами природної та промислової смертності:

$$r_{x,t} = \frac{e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})}}{\frac{F_{x,t}}{F_{x,t}+M_{x,t}} (1 - e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})})}$$

Отже, якщо відомо значення коефіцієнта r для будь-якого покоління і, за умовою VPA, встановлено значення миттєвого коефіцієнта природної смертності M, то за рівнянням можна було б знайти коефіцієнт промислової смертності, а потім за відомою вже схемою розрахувати чисельність покоління

Галланд запропонував визначати r через чисельність віртуальної популяції:

$$Y_{N_{x,t}} = V_{x,t} - V_{x+1,t+1}$$

$$V_{x+1,t+1} = E_{x+1,t+1} N_{x+1,t+1}$$

$$r_{x,t} = \frac{V_{x+1,t+1}}{Y_{N_{x,t}}} = \frac{V_{x+1,t+1}}{E_{x+1,t+1}(V_{x,t} - V_{x+1,t+1})}$$

Таким чином, підставляючи $r_{x,t}$ визначене за рівнянням

$$r_{x,t} = \frac{e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})}}{\frac{F_{x,t}}{F_{x,t}+M_{x,t}} (1 - e^{-(F_{x,t}+M_{x,t})})}$$

можна оцінити потрібне значення промислової смертності.

## 8.2 Віртуально-популяційний аналіз. Когортний аналіз Поупа. Критика ВПА

Когорта - це сукупність особин, що належать до однієї вікової групи, покоління. Когортний аналіз є спрощений варіант віртуально- популяційного аналізу з метою уникнути трудомісткої процедури послідовного знаходження значень чисельності, відносної чисельності покоління, промислової смертності.

*Суть* його полягає в тому, що замість рівняння Галланда

$$N_{x-1,n-1} = Y_{N_{x-1,n-1}} \frac{F_{x-1,n-1} + M_{x-1,n-1}}{F_{x-1,n-1}(1 - e^{-(F_{x-1,n-1}+M_{x-1,n-1})})}$$

використовується спрощена форма, у якій немає значення промислової смертності. Поуп показав, що в діапазоні значень M<0,3 і F<1,2 допустиме рівняння, яке дає помилку апроксимації не більше 4%.

$$N_{x-1,t-1} = N_{x,t}e^{M_t} + Y_{x-1,t-1}e^{\frac{M_t}{2}}$$

Така заміна передбачає, що зменшення чисельності під впливом природних причин відбувається згідно з експоненційним законом (перший член рівняння), а весь улов миттєво вилучається в середині року (другий член рівняння).

У когортному аналізі, по суті, втрачається початковий зміст віртуальної популяції, тому що йде простий розрахунок чисельності у зворотний бік за заданими спочатку коефіцієнтами смертності.

*Сепарабельний аналіз (SVPA) (Pope, Shepherd, 1982).* Сепарабельний, чи роздільний, аналіз – це подальше вдосконалення популяційного аналізу. Для нього використовуються ті самі вихідні дані і задане значення природної смертності, але величина F поділяється на дві складові (звідси і походження назви методу):

1. $F_x$ – промислова смертність як ефект року. Її величина може

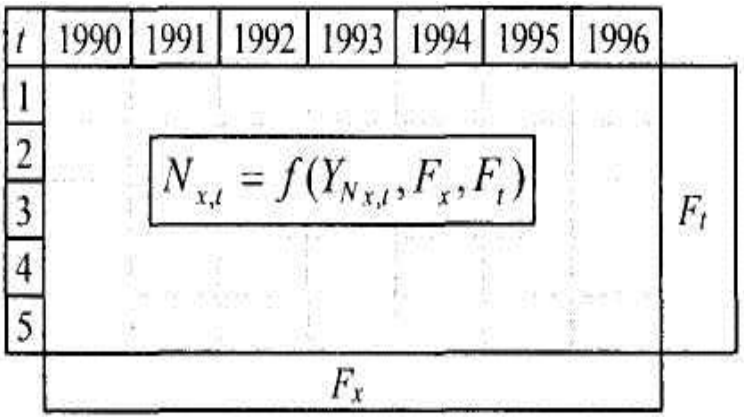
змінюватися за роками залежно від динаміки інтенсивності промислу (кількості суден, рибалок, знарядь лову тощо);

*2.* $F_t$ — промислова смертність як ефект віку риби, який визначається селективністю використовуваних знарядь лову.

Сумарний коефіцієнт промислової смертності в цьому році і при цьому віці становить добуток цих величин:

$$F_{x,t} = F_x F_t$$

Загальна схема розрахунку така ж, як у методі Галланда, але як вихідні (у термінальний вік і останній рік спостереження) задаються одночасно $F_x$ і $F_t$:




На кожному етапі ітерації значення миттєвого коефіцієнта промислової смертності множиться на відповідні коефіцієнти $F_x$, $F_r$.

На відміну від інших методів VPA в SVPA процедура налаштування, тобто вибору термінальних коефіцієнтів промислової смертності, автоматично входить до самих розрахунків віртуальної популяції, хоча всі інші обмеження мають силу.

*Багатовидовий аналіз MSVPA (Multi-species VPA).* Промисел впливає не так на якийсь вид, але в весь іхтіоценоз загалом, тому було б бажано аналіз динаміки чисельності проводити задля ізольованої популяції, а групи популяцій, існуючих спільно. Наприклад, у Балтійському морі під час аналізу динаміки чисельності тріски необхідно враховувати вплив промислу на шпрота

- основного харчового компонента. З іншого боку, зміна чисельності тріски під впливом промислу може вплинути і населення шпроту та її улови.

У моделях MSVPA використовуються ті ж підходи, що і в одновидових, але з додатковими параметрами:

1) вводиться коефіцієнт селективності окремо кожної популяції і може враховуватися динаміка доступності тієї чи іншої об'єкта для промислу різні сезони року;

2) природна смертність представляється як складова двох компонентів:

- природна смертність, що є видовою та популяційною ознакою;
- природна смертність як ефект взаємодії видів

Наприклад, природна смертність тріски може змінюватись в залежності від чисельності шпроту у зв'язку з більшою або меншою забезпеченістю їжею:

$$M_{sp1} = m_{0,sp1} \pm m_{1,sp1} N_{sp2}$$

де: $M_{spt}$ – природна смертність першого виду; m0 - природна смертність першого виду без другого виду;

$m_1$ - коефіцієнт, що враховує вплив другого виду на природну смертність першого виду; $N_{sp2}$ – чисельність другого виду.

По суті, багатовидові VPA подібні до сепарабельного підходу, але відрізняються ще більшою складністю.

*Методи налаштування ВПА*. Основна проблема віртуально-популяційного аналізу у тому, щоб задати правильне значення термінальної промислової смертності. Саме вибору значення термінальної смертності присвячено велику кількість досліджень. Вибір термінального значення промислової смертності називається налаштуванням ВПА.

На сьогодні відомо більше 20 способів налаштування, кожен з яких використовує ті чи інші підходи.

1. Методи без використання додаткової інформації:

• $F_n$ задається виходячи з умоглядних припущень;

• $F_n$ підбирається шляхом простого перебору можливих варіантів у процесі ітерацій;

• $F_n$ спочатку задається довільно, а процесі ітерацій береться усереднене значення протягом років спостереження.

2. Методи, що використовують додаткову інформацію щодо промислу:

• використовуються промислові зусилля;

• Метод коефіцієнта уловлюваності по найважливішим знаряддям лову.

3. Методи, які використовують індекси чисельності (зазвичай улови зусилля як показники чисельності).

*Критика ВПА*. Усі підходи до віртуально-популяційного аналізу мають дуже жорсткі вимоги до вихідних даних.

1) Необхідний тривалий ряд спостережень за експлуатованою населенням, що перевищує тривалість життя риби.

2) Необхідно точно оцінити віковий склад уловів. Це здійснюється за допомогою масових промірів промислових уловів. Якщо на промислі використовуються однотипні знаряддя лову з однаковими характеристиками селективності, то завдання оцінки вікового складу зазвичай не викликає труднощів. Таке становище має зазвичай місце у морському та океанічному промислі, де найбільша частка уловів забезпечується траловим ловом, а селективність тралів жорстко регламентується різними міжнародними угодами. Спроби застосування ВПА до внутрішніх водойм у більшості випадків закінчувалися безрезультатно. Це пов'язано насамперед з дуже складним характером селективності промислу. На кожній водоймі застосовуються десятки різних типів та специфікацій знарядь лову — від ставних та плавних мереж з різним кроком вічка та конструкцією до тралів, неводів та пасток. Багато хто з них виготовляється кустарним способом. Зрозуміло, що врахувати

селективність такого асортименту знарядь дуже проблематично.

3) У всіх методах ВПА необхідно задати значення коефіцієнта природної смертності, який має бути визначений незалежним способом. Від величини природної смертності залежатиме і оцінка чисельності. Як було показано у попередніх розділах, завдання оцінки природної смертності є надзвичайно складним. Тому, для запасів, що експлуатуються тривалий час, зазвичай просто задають деяке значення M і користуються ним протягом ряду років, свідомо приймаючи, що помилка визначення матиме місце, але вона виявиться приблизно однаковою щороку.

Задовільні результати ВПА дає лише за досить високої інтенсивності промислу, по крайнього заходу F > M. При низьких значеннях промислової смертності помилка визначення чисельності виходить дуже високої. Це є ще однією причиною проблеми застосування ВПА на внутрішніх водоймах, де видобувна база розвинена дуже слабко, а облік результатів промислу утруднений.

4) Методи налаштування ВПА, як правило, не мають під собою біологічного обґрунтування, а представляють просто математичні маніпуляції з метою добитися найближчого опису динаміки уловів, що спостерігається. Через існування багатьох методів налаштування неможливо отримати однозначне рішення.

5) Єдиним критерієм оцінки правильності ВПА є величини уловів. Тому результати аналізу цілком залежать від того, як і з якою достовірністю налагоджений збір рибопромислової статистики. Є численні приклади, коли результати віртуально-популяційного аналізу суперечили ситуації, що реально спостерігається.

Незважаючи на всі зазначені недоліки, віртуально-популяційний аналіз є найбільш ефективним способом оцінки популяційних параметрів і застосовується практично для всіх запасів, що експлуатуються в океанічному рибальстві. На внутрішніх водоймах застосування його поки що обмежене.

**Питання для контролю**

1 Метод А. Н. Державіна.

2 Віртуально-популяційний аналіз.

3 Загальна схема віртуально-популяційного аналізу.

4 Критика ВПА

5 Методи налаштування ВПА

6 Сепарабельний аналіз (SVPA)

7 Багатовидовий аналіз MSVPA

## РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА


1. Шекк П.В., Захарова М.В. Моделювання динаміки стада риб: Конспект лекцій. Одеса, «ТЕС», 2009. 164 с

2. Зігунова К. Л. Порівняльний аналіз динаміки популяційної структури фонових видів риб у водоймах. Дніпро: ДДАЕУ, 2020. 52 с.

3. Прогнозування вилову риб: силабус навч. дисципліни / Нац. ун-т біоресурсів і природокористування України. — Київ: НУБіП України, 2024. 14 с. URL: https://surl.li/moskvw

4. Parrish, J. K., & Edelstein-Keshet, L.. Complexity, Pattern, and Evolutionary Trade-Offs in Animal Aggregation Science, 284(5411), 99–101.

5. Katz, Y., Tunstrøm, K., Ioannou, C. C., Huepe, C., & Couzin, I. D.. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish PNAS, 108(46), 18720–18725.

*6.* Couzin, I. D., Krause, J., James, R., Ruxton, G. D., & Franks, N. R. *Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups Journal of Theoretical Biology, 218(1), 1–11.*

7. Матвієнко Т.І. Методичні вказівки, до виконання практичних робіт з дисципліни «Теорія динаміки стада риб», Одеса, ОДЕКУ, 2019. 46 с.

*Навчальне видання*

**Матвієнко** Тетяна Іванівна

# РИБНИЦТВО
# РОЗДІЛ ТЕОРІЯ ДИНАМІКИ СТАДА РИБ

КУРС ЛЕКЦІЙ

для здобувачів спеціальності 207 Водні біоресурси та аквакультура

**Електронне видання мережевого використовування**

*В авторській редакції*

Затв. авт. 10.08.2026. Шрифт Times New Roman.
Системні вимоги: операційна система сумісна з програмним забезпеченням
для читання файлів формату PDF.
Обсяг 1,5 МБ. Зам. № 3249.

Видавець:
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
вул. Змієнка Всеволода, буд. 2, м. Одеса, 65001, Україна
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 8592 від 23.03.2026 р.
Тел.: (048) 723 28 39, e-mail: druk@onu.edu.ua