



## К вопросу об адекватности использования параметров уравнения Бергаланфи для оценки естественной смертности рыб

С.В. Шibaев

ФГБОУ ВО Калининградский государственный технический университет, Советский пр. 1, 236022 Калининград, Россия; e-mail: shibaev@klgtu.ru

Представлена 27 апреля 2023; после доработки 26 мая 2023; принята 23 июня 2023.

### РЕЗЮМЕ

Анализируются исходные предпосылки применения параметров уравнения роста Бергаланфи для оценки предельного возраста жизни рыб и коэффициента естественной смертности ( $M$ ). Данный подход был предложен Д. Паули и получил широкое распространение. Паули на большом объеме фактических материалов установил регрессионную связь мгновенного коэффициента естественной смертности с параметрами уравнения роста ( $L_\infty$ ,  $K$  и температурой среды ( $T$ )) для различных популяций. Однако наличие причинно-следственной связи между темпом роста и естественной смертностью рыб не доказано, поэтому представляется сомнительной возможность решения обратной задачи – определение смертности по росту. На численном примере показано, что в реальности значения параметров уравнения роста могут варьировать в очень широких пределах (в зависимости от исходных данных) и не соответствуют вкладываемому в них биологическому смыслу, поэтому они не могут быть использованы для оценки смертности. Смертность – есть скорость уменьшения численности рыб, которую и нужно использовать для оценки.

**Ключевые слова:** естественная смертность рыб, методы оценки смертности, уравнение роста Л. Бергаланфи

## On the question of adequacy of estimation of the natural mortality of fishes by means of von Bertalanffy growth equation

S.V. Shibaev

Kaliningrad State Technical University, Sovetskaya Av. 1, 236022 Kaliningrad, Russia; e-mail: shibaev@klgtu.ru

Submitted April 27, 2023; revised May 27, 2023; accepted June 23, 2023.

### ABSTRACT

The initial prerequisites for the application of the parameters of the Bertalanffy growth equation for estimating the maximum age of fish life and the natural mortality rate ( $M$ ) are analyzed. This approach has been proposed by D. Pauli and was widely used. Pauli found a regression dependence of the natural mortality rate on the parameters of the Bertalanffy growth equation ( $L_\infty$ ,  $K$ ) and environmental temperature ( $T$ ) for various populations on a large amount of factual material. However, the presence of a causal relationship between the growth rate and the natural mortality of fish has not been proven, therefore, it seems doubtful whether it is possible to solve the inverse task – determining mortality rate by growth parameters. A numerical example shows that in reality the values of the parameters of the growth equation can vary over a very wide range depending on the original data and do not correspond to their biological interpretation. Therefore, the growth cannot be used to estimate mortality. Since mortality is the rate at which fish decrease in number, this rate should be used for estimation of mortality.

**Keywords:** natural mortality of fish, methods for estimating mortality, von Bertalanffy's growth equation

## ВВЕДЕНИЕ

Естественная смертность рыб является чрезвычайно важным популяционным параметром, знание которого необходимо для моделирования динамики численности и оценки оптимального режима промыслового использования запасов. Смертность есть скорость уменьшения численности рыб, поэтому для ее оценки необходимо знание численности популяции в целом или отдельных возрастных групп в два смежных года. Вместе с тем определение численности сопряжено с существенными трудностями и обычно имеет большую систематическую ошибку. В связи с этим предложен ряд подходов для оценки смертности без знания численности. В настоящей работе анализируется возможность определения естественной смертности рыб по параметрам уравнения роста Л. Бергаланфи. Такой подход достаточно широко встречается в современных публикациях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящей работе с целью иллюстрации адекватности определения естественной смертности по параметрам уравнения Бергаланфи при вариабельности первичных данных использованы материалы автора по росту леща Чебоксарского водохранилища (Шибяев [Shibaev] 1986). Методической основой оценки смертности рыб является уравнение Ф.И. Баранова [Baranov] (1918), а описания роста – уравнение Л. Бергаланфи, коэффициенты которого легко рассчитываются на основе первичных данных по длине или массе рыб в различных возрастах. Процедура оценки размерно-весовых показателей является стандартной при проведении ихтиологических исследований, что обуславливает наличие большого первичного материала, который позволяет оценить необходимые параметры роста.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно уравнению Ф.И. Баранова [Baranov] (1918) естественная смертность  $M$  есть скорость уменьшения численности рыб под воздействием различных причин, кроме промысла:

$$N_t = N_0 e^{-Mt} \quad (1)$$

где:  $N_t$  – численность рыб в возрасте  $t$ , экз. (number of fishes at age  $t$ );

$M$  – мгновенный коэффициент естественной смертности, 1/время (instantaneous natural mortality rate, 1/year);

$N_0$  – начальная численность в возрасте (initial number of fishes at age  $t$ ).

В данном уравнении принимается, что коэффициент естественной смертности не зависит от возраста рыбы, тогда его величина может быть определена по соотношению численностей смежных возрастных групп:

$$M = -\ln \frac{N_{t+1}}{N_t} \quad (2)$$

где:  $N_t, N_{t+1}$  – численность смежных возрастных групп в возрасте  $t$  и  $t + 1$  (number of adjacent age groups at age  $t$  and  $t + 1$ ).

В том случае, когда смертность рассчитывается в целом для популяции в интервале возрастов от  $t_{min}$  до  $t_{max}$ , (minimal and maximal age), формула принимает вид:

$$M = -\ln \frac{\sum_{t_{min}+1}^{t_{max}} N_t}{\sum_{t_{min}}^{t_{max}-1} N_t} \quad (3)$$

Использование данных уравнений напрямую для оценки естественной смертности практически невозможно по двум причинам. Во-первых, ошибка определения численности рыб в два смежных года может достигать десятков процентов, и соотношение численностей дает совершенно неадекватное значение смертности. Во-вторых, популяция должна находиться в девственном неэксплуатируемом состоянии, в противном случае расчет дает не естественную, а общую смертность как сумму естественной и промысловой  $Z = M + F$ .

Альтернативный подход заключается в оценке коэффициента смертности через предельный возраст жизни рыбы  $t_n$ , который напрямую зависит от скорости гибели рыбы: чем больше смертность, тем меньше предельный возраст жизни рыбы. Эту закономерность впервые применил Ф.И. Баранов, предложив формулу расчета числа возрастных групп (по сути дела – предельного возраста рыбы)  $n$  в зависимости от величины

действительного коэффициента общей смертности (coefficient of total mortality)  $\phi_z$ , объема выборки (sample size)  $S_n$  и количества особей предельного возраста, обнаруженных в выборке (number of fishes at maximum age)  $a_n$ :

$$n = \frac{\ln \frac{a_n}{S_n \phi_z}}{\ln(1 - \phi_z)} + 1 \quad (4)$$

Данное уравнение является рекуррентным и решается численно, поэтому в качестве экспресс-метода была предложена таблица оценки смертности рыб по предельному возрасту в зависимости от объема выборки (Табл. 1).

Такой же принцип был заложен в методе Бивертон и Холта (Beverton and Holt 1957) оценки коэффициента смертности по среднему возрасту особи в улове (выборке):

$$Z = \frac{1}{T_Y - t_c} \quad (5)$$

где:  $Z$  – мгновенный коэффициент общей смертности, 1/время (instantaneous total mortality rate, 1/year);

$T_Y$  – средний возраст особи в улове, годы (average fish age in catch);

$t_c$  – возраст первой поимки, годы (age of first capture, years).

Принципиальным является тот факт, что данные методы базируются на данных по численности или возрастной структуре популяций, которая действительно зависит от величины смертности (Шибаев [Shibaev] 2014, 2015). Понятно, что все они дают оценку естественной смертности только в том случае, когда выборка относится к неэксплуатируемой популяции.

В настоящее время девственных популяций не существует, а если они есть, то это значит, что данный вид не имеет промыслового значения. Поэтому рядом авторов были предложены подходы, базирующиеся на других популяционных параметрах, на которые промысел не влияет. Наиболее распространенным является использовании параметров уравнения линейного и весового роста  $L$ . Бергаланфи.

Уравнение Бергаланфи (*von Bertalanffy Equation VBE*) широко применяется в ихтиологических исследованиях для описания линейного

**Таблица 1.** Зависимость предельного возраста от коэффициента смертности при различном объеме выборки.

**Table 1.** Dependence of maximum fish age on mortality rate for different size of samples.

Смертность Mortality $\phi_z, \%$	Объем пробы $S_n$ , экз. Number of specimens		
	250	500	1000
Предельный возраст Maximum age			
10	32	39	45
20	19	22	25
30	13	15	17
40	10	11	13
50	8	9	10
60	6.5	7	8
70	5.5	6	6.5
80	4.5	4.5	5
90	3.5	3.5	4

и весового роста рыб в течение жизни. В основу его положено следующее предположение: рост рыбы происходит непрерывно на протяжении всей жизни, но с возрастом его скорость уменьшается. Существует некоторая предельная длина или масса, при достижении которой рост останавливается. Чем ближе фактическая длина или рыбы к максимальной, тем меньше скорость роста:

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}), \quad (6)$$

$$W_t = W_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})^3. \quad (7)$$

В ихтиологической литературе имеются многочисленные попытки «биологической» интерпретации параметров уравнения Бергаланфи. Так,  $L_\infty$  отождествляют с некоторой «теоретической максимальной длиной, которой может достигать рыба  $L_\lambda$ ; возраст  $t_0$  обозначают как начальный возраст, т.е. возраст, при котором длина рыбы равна нулю. Полагая, что при вылуплении из икры длина особи уже заведомо больше нуля, следует ожидать, что величина  $t_0$  всегда должна быть отрицательна. Если принять, что предельные размеры рыбы соответствуют предельному возрасту жизни  $t_\lambda$  и (при пересчете) среднему возрасту особей в популяции, то оказывается возможным применить описанные выше подходы Ф.И. Баранова и Р. Бивертон и С. Холта для определения естественной смертности по параметрам уравнения Бергаланфи.

Наиболее известным является метод Д. Паули (Pauly 1980), который принял, что естественная смертность определенным образом связана с предельным возрастом жизни рыбы. Учитывая, что достижение предельного возраста сопровождается линейным и весовым ростом рыбы, можно определить его по параметрам уравнения Бергаланфи. Кроме того, Паули принял во внимание тот факт, что для роста рыб как пойкилотермных организмов важное значение имеет температура среды ( $T$ ). Используя такую интерпретацию, Паули попытался установить регрессионную зависимость между естественной смертностью, определенной независимым методом для 175 популяций в различных водоемах мира, и параметрами уравнения Бергаланфи:

$$\log M = -0.0066 - 0.279 \log L_{\infty} + 0.6543 \log K + 0.4634 \log T \quad (8)$$

$$\log M = -0.2107 - 0.0824 \log W_{\infty} + 0.6757 \log K + 0.4627 \log T \quad (9)$$

Паули показал, что данная аппроксимация имеет достаточно высокий коэффициент корреляции:  $R = 0.845$  для параметров уравнения линейного и  $R = 0.847$  – весового роста рыб. Это позволяет использовать предлагаемые коэффициенты как экспресс-оценку естественной смертности.

В этой же работе предлагается определять максимальный возраст жизни ( $t_{max}$ ) рыбы как возраст, при котором длина рыбы составляет 95% от предельного. Тогда, исходя из уравнения Бергаланфи, этот возраст будет равен:

$$t_{max} - t_0 = -\frac{1}{K} \ln \left( 1 - \frac{L_{max}}{L_{\infty}} \right), \quad (10)$$

$$t_{max} - t_0 = -\frac{1}{K} \ln(1 - 0.95), \quad (11)$$

$$t_{max} - t_0 \approx -\frac{3}{K} \quad (12)$$

Еще более простой подход предложил Йенсен (Jensen 1996), который на основе данных по популяциям, примененных Д. Паули, показал, что естественная смертность достаточно хорошо коррелирует с константой роста:

$$M = 1.5K \quad (13)$$

По сути дела оказалось, что смертность как скорость изменения численности рыб можно

определять, не зная самой численности, что значительно облегчило оценки и обусловило широкое применение данного подхода.

Вместе с тем ближайшее рассмотрение метода показывает, что заложенные в него исходные положения во многом несостоятельны. Можно выделить несколько пунктов, которые подтверждают этот вывод.

1. Между предельными размерами и предельным возрастом рыбы не существует причинно-следственной связи, иначе придется признать, что чем быстрее рыба достигает предельных размеров, тем быстрее она гибнет. Не доказано, что темп линейного и весового роста рыбы определяет естественную смертность рыб. Согласно приведенным уравнениям, улучшение условий обитания или повышение уровня развития кормовой базы должно приводить к ускорению роста и, следовательно, увеличению естественной смертности. Такое положение является неверным, так как скорее всего должна наблюдаться обратная связь: ускорение роста, например, в результате лучшего развития кормовой базы, должно снижать естественную смертность.

2. Параметры уравнения Бергаланфи никак не связаны со смертностью, а являются лишь некоторыми константами, которые рассчитываются на основании первичных данных по размерно-возрастному показателю рыбы в данной популяции. В зависимости от набора данных, точности определения возраста, коэффициенты VBE могут принимать самые разные значения, что, в свою очередь, приводит и к получению различных коэффициентов естественной смертности.

В качестве иллюстрации последнего пункта рассмотрим следующий пример (Табл. 2). Предположим, что линейный рост рыбы происходит в соответствии с уравнением Бергаланфи с коэффициентами  $L_{\infty} = 60$  см,  $K = 0.1$  1/год,  $t_0 = 0.3$  года. Эти параметры приблизительно соответствуют росту леща в Чебоксарском водохранилище (Шибаетов [Shibaev] 1986). Предельный возраст рыбы, обнаруженный в экспериментальных уловах в период отсутствия промысла, составил 17 лет, а минимальное значение естественной смертности в средних возрастах – 0.22 1/год. Средняя температура в течение вегетационного сезона равна 12°C.

**Таблица 2.** Значения параметров уравнения Бергаланфи, коэффициентов естественной смертности и предельного возраста рассчитанных для разных вариантов первичных данных по росту.

**Table 2.** Parameters of von Bertalanffy's equation, natural mortality rate and maximum fish age, calculated for some variants of primary growth data.

$t$	$L, \text{см}$ $L, \text{cm}$	Исходные данные для различных вариантов аппроксимации ( $L, \text{см}$ ) Input data for different approximation options ( $L, \text{cm}$ )				
		Вариант 1 Case 1	Вариант 2 Case 2	Вариант 3 Case 3	Вариант 4 Case 4	Вариант 5 Case 5
1	4.1		<b>2.0</b>	4.1	4.1	4.1
2	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4	9.4
3	14.2	14.2	14.2	14.2	14.2	14.2
4	18.6	18.6	18.6	18.6	18.6	18.6
5	22.5	22.5	22.5	22.5	22.5	22.5
6	26.1	26.1	26.1	26.1	<b>29.0</b>	26.1
7	29.3	29.3	29.3	29.3	29.3	29.3
8	32.2	32.2	32.2	32.2	32.2	32.2
9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
10	37.3	37.3	37.3	<b>38.0</b>	37.3	<b>42.0</b>
Исходные данные Initial data		Расчетные значения / Estimated parameters				
$L_{\infty}$	60.0	45.4	50.7	66.3	54.1	209.3
$K$	0.10	0.18	0.14	0.09	0.12	0.02
$t_0$	0.30	1.04	0.70	0.22	0.41	-0.19
$M$	0.222	0.358	0.292	0.198	0.259	0.059
$t_{max}$	30	17	22	35	25	132

**Примечание.** Жирным шрифтом выделены отклонения длины от истинных значений, связанные с ошибками в определении возраста.

**Note.** Bold font indicates length deviations from the true values associated with errors in age determination.

Эти параметры были использованы для расчета мгновенного коэффициента естественной смертности по уравнению (8) и максимального возраста по уравнению (12). Они оказались равными соответственно  $M = 0.222$  и  $t_{max} = 30$  лет. Таким образом оказалось, что естественная смертность соответствует не среднепопуляционной, а минимальной, приходящейся на возраст  $tm$ , близкий к возрасту созревания. Предельный возраст по расчетам превысил наблюдаемый почти в два раза.

Не останавливаясь на вопросе о том, насколько полученные результаты отражают реальную картину, рассмотрим, каким образом исходные данные по росту влияют на оценку смертности. Материалы по росту собирают в процессе полевых исследований и камеральной

обработки регистрирующих структур, поэтому неизбежно появляются те или иные отклонения, которые могут повлиять на оценки. Рассмотрим несколько вариантов, характеризующих вариабельность исходных данных.

Вариант 1. Типичным случаем является отсутствие данных по размерно-весовым показателям молоди рыб на первом году жизни, т.к. они обитают в иных биотопах и отлов их требует специальных орудий.

Вариант 2. Другим примером вариабельности исходных данных является занижение размеров рыбы на первом году жизни, когда мальковое кольцо принимается за годовое.

Вариант 3. Неточное определение длины старшей возрастной группы, что часто бывает в связи с недостатком материала.

Вариант 4. Неточное определение средней длины в середине возрастного ряда, в данном случае – шестилетних особей.

Вариант 5. Ошибка определения возраста старшей возрастной группы. Это обычно связано с тем, что в связи с замедлением роста у старших рыб годовые кольца на регистрирующих структурах сближены, и их пропускают. В результате у крупных рыб возраст оказывается заниженным, а длина завышена.

Как видно из таблицы, ошибка определения возраста только одной возрастной группы, в то время как все другие соответствуют истинным, приводит к существенным изменениям расчетных значений естественной смертности и предельного возраста. Так, в варианте 1 смертность оказывается в 1.5 раза выше, а предельный возраст – почти в 2 раза ниже, чем при исходных показателях. В последнем варианте естественная смертность оказывается чрезвычайно маленькой, а предельный возраст увеличивается в 10 раз по сравнению с исходным.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, параметры уравнения Бергаланфи являются очень вариабельными в зависимости от набора исходных данных по росту, и нет гарантии, что они отражают действительную динамику численности рыб, связанную со смертностью.

Несомненно, предложенные Паули уравнения связи естественной смертности рыб с параметрами уравнения Бергаланфи отражают какие-то интересные биологические зависимости, однако не факт, что это есть естественная смертность. Не доказано, что существуют причинно-следственные связи между темпом роста рыбы и естественной смертностью, а, следовательно, не доказано, что можно решить обратную задачу – для любой популяции определить естественную смертность по уравнению роста рыбы.

Широкое распространение анализируемого метода связано с его простотой, т. к. не надо определять ни возрастную структуру популяции, ни численность, которые изначально отражают величину смертности. Достаточно только оценить темп роста и получить искомый коэффициент

смертности. Заметим, что такую же популярность в свое время получил метод П.В. Тюрина [Tyurin] (1972), основанный на определении естественной смертности с использованием некоторых биологических параметров популяции. Критический анализ его был проведен А.С. Печниковым [Pechnikov] (1989), который показал несостоятельность исходных положений и примененного математического аппарата.

Таким образом представляется, что единственным способом определения величины естественной смертности рыб является анализ динамики численности. Никакие биологические параметры, в том числе темп роста, напрямую со смертностью не связаны, а потому не могут быть использованы для ее оценки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Baranov F.I.** 1918. On the question of the biological basis of fisheries. *Izvestiya Otdela Rybovodstva i Nauchno-Promislovikh Issledovaniy*, 1(2): 81–128. [In Russian].
- Beverton R.J.H. and Holt S.J.** 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries Investigations*, 19: 1–533.
- Jensen A.L.** 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal tradeoff of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 820–822. <https://doi.org/10.1139/f95-233>
- Pauly D.** 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 39(2): 175–192. <https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.175>
- Pechnikov A.S.** 1989. Analysis of P.V. Tyurin's method for assessment of mortality rates of commercial fishes and possibilities of its formalization. *Sbornik Nauchnikh Trudov GosNIORH*, 291: 44–52. [In Russian].
- Shibaev S.V.** 1986. Regularities of functioning and ways of rational use of the bream population of the Cheboksary reservoir. Candidate of Biological Sciences Thesis. GosNIORH, Leningrad, 210 p. [In Russian].
- Shibaev S.V.** 2014. Fishery ichthyology. 2nd edition. Axios LLC, Kaliningrad, 535 p. [In Russian].
- Shibaev S.V.** 2015. Practice for fishery ichthyology. Axios LLC, Kaliningrad, 320 p. [In Russian].
- Tyurin P.V.** 1972. "Normal" survival curves and rates of natural mortality of fishes as a theoretical basis of regulation of fishery. *Izvestiya GosNIORH*, 71: 71–128. [In Russian].