

ОБЗОРЫ

УДК 639.2.03

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ БИОЛОГИЧЕСКОЙ И ПРОМЫСЛОВОЙ
ПРОДУКТИВНОСТИ ЦЕННЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ
КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА**

© 2019 г. Л. А. Зыков¹, Ю. В. Герасимов², М. И. Абраменко³, Т. Б. Лебедев⁴

¹Астраханский филиал Казахстанского института экологического проектирования,
Астрахань, 414048

²Институт биологии внутренних вод РАН, пос. Борок, Ярославская обл., 152742

³Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, 344006

⁴Казахстанский институт экологического проектирования, Республика Казахстан,
Алматы, 050057

E-mail: zikov_la@mail.ru

Поступила в редакцию 03.09.2018 г.

На основе литературных данных проведен сравнительный анализ биологической и промысловой продуктивности ценных волжско — каспийских осетровых и лососевых рыб, запасы которых в настоящее время находятся на критически низком историческом минимуме и нуждаются в восстановлении. Показано, что наибольший выход биомассы, продукции и улова от единицы пополнения (1,0 млн экз. молоди) отмечается для видов, характеризующихся наиболее высоким темпом роста на первом году жизни (размерами и массой тела годовиков), длиной, возрастом полового созревания и связанными с этими показателями коэффициентами естественной смертности.

Ключевые слова: Каспий, ценные рыбы, рост, половое созревание, продолжительность жизни, смертность, биологическая, промысловая продуктивность, уловы, сравнительный анализ.

При решении вопросов, связанных с восстановлением и направленным формированием рыбных запасов, важное значение приобретает задача определения биологической и промысловой продуктивности объектов рыбозаведения. Особый интерес в этом отношении представляют ценные промысловые рыбы, воспроизводство которых из-за высокой рыночной стоимости является наиболее рентабельным. В Волжско-Каспийском рыбохозяйственном бассейне к ценным промысловым рыбам относятся представители семейства осетровых — белуга *Huso huso*, шип *A. nudiventris*, русский осетр *A. gueldenstaedtii*, персидский осетр *A. persicus*, севрюга *A. stellatus*, стерлядь *A. ruthenus*, а также лососевые — каспийский лосось — кумжа *Salmo trutta aralensis* и белорыбца *Stenodus leucichthys leucichthys*. По своей

биологии и экологии эти виды, за исключением стерляди, относящейся к речным рыбам, ведут проходной образ жизни: их нерест происходит в реках, а нагул — в море.

В течение последних десятилетий в результате гидростроительства и интенсивного морского и речного браконьерства естественное воспроизводство ценных каспийских рыб существенно сократилось, а их запасы и вылов снизились до критически низких исторических значений. Низкая численность производителей стала основной причиной существенного сокращения масштабов их естественного и искусственного воспроизводства в последние годы (Беляева и др., 1989; Зыкова и др., 2000; Власенко, 2008). В наших предыдущих исследованиях (Зыков 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013) был опре-

делен промысловый возврат ценных каспийских осетровых и лососевых рыб от молодежи искусственного воспроизводства.

Цель наших исследований — проведение сравнительного анализа биологической и промысловой продуктивности ценных каспийских рыб, запасы которых в настоящее время находятся на грани исчезновения и нуждаются в восстановлении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для исследований послужили литературные данные по линейному и весовому росту, длине, возрасту, темпам полового созревания, периодичности нереста, максимальным биологическим размерам, продолжительности жизни, возрастному составу особей белуги, русского осетра, шипа, севрюги, нижеволжской стерляди, белорыбицы и каспийского лосося (Берг, 1948; Казанчев, 1981; Бабушкин, 1964; Беляева и др., 1989; Зыков, 2005, 2008, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013).

Численность и биомассу популяций исследуемых видов, образующихся от молодежи искусственного воспроизводства, рассчитывали с помощью модели, описывающей изменение численности поколений рыб в течение жизненного цикла (Зыков, 2005, 2008, 2011; Зыков, Распопов, 2007; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013):

$$N_t = R_{0,5} (1 - v_{m_1} - v_{f_1}) (1 - v_{m_2} - v_{f_2}) \dots (1 - v_{m_t} - v_{f_t}), \quad (1)$$

где N_t — численность поколения рыб в возрасте t ; $R_{0,5}$ — начальная численность поколения в возрасте сеголетки; $v_{m_1}, v_{m_2} \dots v_{m_t}, v_{f_1}, v_{f_2} \dots v_{f_t}$ — действительные коэффициенты годичной естественной и промысловой смертности поколения разных возрастов от 1 до t лет.

При проведении расчетов предполагалось, что в соответствии с требованиями рационального рыболовства (Тюрин, 1968, 1972) промысел этих рыб ведется только

в реках в период нерестовых миграций. При такой постановке и ведении промысла добыча рыб становится наименее затратной и наиболее рентабельной.

Понятия входящих в уравнение численности (1) действительных коэффициентов годичной естественной v_{m_t} , промысловой v_{f_t} и общей смертности v_{z_t} определяли исходя из соотношений (Борисов и др., 1980; Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013):

$$v_{m_t} = \frac{n_{m_t}}{N_t} \quad (2), \quad v_{f_t} = \frac{n_{f_t}}{N_t} \quad (3), \quad v_{z_t} = \frac{n_{m_t} + n_{f_t}}{N_t} = \frac{n_{z_t}}{N_t}, \quad (4)$$

где n_{m_t} — число особей поколения в возрасте t , погибающих в течение года от действия естественных причин; n_{f_t} — число особей поколения в возрасте t , попавших в годовой улов (включая официальный, неучтенный и браконьерский вылов); n_{z_t} — общее количество рыб возраста t , погибающих в течение года в результате совместного действия промысла и естественных причин.

Степень промыслового изъятия поднимающихся на нерест производителей определяли с помощью коэффициента промысловой смертности нерестового стада, величину которого рассчитывали как:

$$v_{fn_t} = \frac{n_{f_t}}{n_{s_t}}, \quad (5)$$

где n_{s_t} — численность зашедших в реку производителей возраста t ; v_{fn_t} — коэффициент промысловой смертности производителей в возрасте t .

Количество заходящих на нерест производителей n_{s_t} возраста t рассчитывали исходя из численности образующих запас поколений N_t , темпа их полового созревания и периодичности нереста:

$$n_{s_t} = \frac{\gamma}{\tau} N_t, \quad (6)$$

где γ — доля особей поколения, достигших половой зрелости и вошедших в состав нерестового стада (коэффициент полового со-

зревания поколений); τ — показатель периодичности нереста производителей: при $\tau = 1$ нерест рыб происходит ежегодно, при $\tau = 2$ один раз в два года, при $\tau = 3$ — один раз в три года и т.д.

Численность заходящего в реку производителей нерестового стада N_n рассчитывали как сумму численностей входящих в его состав отдельных поколений:

$$N_n = \sum_{t_p}^T n_{s_t}, \quad (7)$$

Выражения (3), (5), (6) показывают, что коэффициенты промысловой смертности поколений v_{f_t} и коэффициенты промыслового изъятия зашедших на нерест производителей v_{fn_t} связаны между собой соотношением:

$$v_{f_t} = \frac{\gamma}{\tau} v_{fn_t}, \quad (8)$$

Под промысловым возвратом в наших исследованиях понимается улов N_f , получаемый от поколения в течение периода его промысловой эксплуатации (Державин, 1922; Черфас, 1950; Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013):

$$N_f = \sum_{t_f}^{T_f} n_{f_t}, \quad (9)$$

где t_f и T_f — возраст начала и окончания периода промысловой эксплуатации поколения.

Улов n_{f_t} , получаемый от возрастной группы t нерестового стада, рассчитывали по формуле (5), исходя из ее численности n_{s_t} и заданной величины коэффициента промысловой смертности нерестового стада v_{fn_t} :

$$n_{f_t} = v_{fn_t} n_{s_t} \quad (10)$$

Улов рыб, получаемый от поколения N_t в период промыслового использования, рассчитывали исходя из соотношения (6) как:

$$n_{f_t} = v_{fn_t} \frac{\gamma}{\tau} N_t \quad (11)$$

Количество особей популяций, погибающих в течение года от действия естественных причин, рассчитывали исходя из формулы (2) как:

$$n_{m_t} = N_t v_{m_t} \quad (12), \quad N_m = \sum_{t_o}^{T_f} n_{m_t}, \quad (13)$$

где t_o — возраст первой возрастной группы популяции, N_m — число особей популяции, погибающих в течение года от действия естественных причин.

Аналогичным способом рассчитывали годовые общие потери численности особей условных популяций, которые согласно формуле (3), представляют собой сумму абсолютных годовых промысловых и естественных потерь:

$$N_z = \sum_{t_o}^{T_f} (n_{m_t} + n_{f_t}) = N_m + N_f, \quad (14)$$

Вместе с показателем промыслового возврата в наших исследованиях для оценки воспроизводительной способности популяций также использовалось понятие «условной популяции» N , образующейся от 1,0 млн экз. молоди (Зыков, 2005, 2011; Зыкова и др., 2013; Зыков и др., 2013, 2015, 2017):

$$N = \sum_{t=0.5}^{T_f} N_t. \quad (15)$$

Коэффициенты естественной смертности v_{m_t} , входящие в модель численности (1), рассчитывали с помощью уравнения, описывающего изменение их значений в зависимости от возраста (Зыков, Слепокуров, 1983; Зыков, 1986, 2005, 2011; Зыкова, Зыков, 1989; Зыкова, 1993; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013):

$$v_{m_t} = 1 - A t^k (T^k - t^k), \quad (16)$$

где A , k , T^k — константы.

Константы A , k , T^k уравнения естественной смертности (2) рассчитывали на основе констант уравнений линейного и векового роста Шмальгаузена (1935) и алло-

метрического соотношения длина — масса тела рыб:

$$l = qt^k \quad (17), \quad W = pt^c \quad (18), \quad W = \alpha l^\beta \quad (19),$$

где l , W — длина и масса тела рыб в возрасте t ; q , p , α — константы, численно характеризующие длину и массу тела годовиков, а также массу тела рыб при длине $l = 1$; k , c , β — константы, численно характеризующие относительную скорость линейного и весового роста рыб в возрасте t или при длине l (Мина, Клевезаль, 1976; Зыков, 1986, 2005; Зыкова, 1993).

Необходимо отметить, что константы уравнений линейного, весового и аллометрического роста (14) — (16) связаны между собой соотношениями:

$$p = \alpha q^\beta \quad (20), \quad C = \beta k \quad (21).$$

Константы A , T^k уравнения естественной смертности (13) рассчитывали исходя из значений констант q , k , c , β уравнений линейно-весового роста и размерно-возрастных характеристик полового созревания исследуемых рыб по формулам (Зыков, 1986, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013):

$$A = \frac{1 - v_{mp}}{t_p^{2k}} \quad (22),$$

$$v_{mp} = 1 - e^{-M_p} \quad (23),$$

$$M_p = \frac{\beta k}{t_p} = \frac{C}{t_p} \quad (24),$$

$$t_p = \left(\frac{l_p}{q}\right)^{\frac{1}{k}} \quad (25),$$

$$T^k = \frac{L}{q} = \frac{2l_p}{q} \quad (26),$$

$$T = \left(\frac{L}{q}\right)^{\frac{1}{k}} \quad (27),$$

$$T = 2^{\frac{1}{k}} t_p, \quad (28)$$

где v_{mp} — наименьшее значение коэффициента естественной смертности поколения рыб в возрасте полового созревания; l_p

и t_p — длина и возраст особей, при которых половой зрелости достигает 50% поколения; M_p — мгновенный коэффициент естественной смертности в возрасте полового созревания; L — максимальная биологическая длина рыб в популяции $L = 2l_p$; T — максимальный теоретический возраст особей (Зыков, 1986, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017).

Значения биомассы условных популяций и слагающих ее отдельных компонентов рассчитывали путем перемножения численности на среднюю массу особей отдельных возрастных групп:

$$B_t = N_t W_t, \quad (29)$$

$$B_{n_t} = n_t W_t, \quad (30)$$

$$B_{f_t} = n_{f_t} W_t, \quad (31)$$

$$B_{m_t} = n_{m_t} W_t, \quad (32)$$

$$B_{z_t} = n_{m_t} W_t + n_{f_t} W_t = B_{m_t} + B_{f_t}, \quad (33)$$

$$Q = \sum_{t_0}^T B_t, \quad (34)$$

$$Q_n = \sum_{t_f}^T B_{n_t}, \quad (35)$$

$$Q_f = \sum_{t_f}^T B_{f_t}, \quad (36)$$

$$Q_m = \sum_{t_0}^T B_{m_t}, \quad (37)$$

$$Q_z = Q_m + Q_f, \quad (38)$$

где B_t — биомасса поколения рыб в возрасте t ; B_{n_t} — биомасса поколения производителей нерестового стада в возрасте t ; B_{f_t} — вылов возрастной группы, выраженный в весовых единицах; B_{m_t} — биомасса поколения рыб в возрасте t , погибающих от естественных причин; B_{z_t} — биомасса поколения рыб в возрасте t , погибающих в результате общей смертности; Q — общая биомасса условной популяции; Q_n — биомасса нерестового стада условной популяции; Q_f — получаемый от условной популяции годовой улов (промысловый возврат) в весовых единицах;

Q_m — биомасса особей популяции, погибающих в течение года от действия естественных причин; Q_z — биомасса особей популяции, погибающих от общей смертности.

Для проведения расширенного анализа биологической и промысловой продуктивности исследуемых видов в наших исследованиях было использовано понятие «популяция равновесного улова» — N_c и Q_c . Это — численность N_c и биомасса Q_c популяций, обеспечивающая получение улова Q_{ic} , равного 0,1 тыс. т при одинаковом значении коэффициента промысловой смертности v_{fi} . Этот показатель является частным значением биомассы условных популяций и рассчитывается по формулам (1) и (34) методом итераций.

Продукцию P_i , или годовой прирост биомассы особей отдельных поколений, рассчитывали общепринятыми методами (Винберг и др., 1986; Зыкова, 1993; Зыков, 2005) по формуле:

$$P_i = \frac{(N_i + N_{i+1})}{2} (W_{i+1} - W_i), \quad (39)$$

где N_i , N_{i+1} — численность поколений рыб в начале и конце года; W_i , W_{i+1} — средняя масса тела особей смежных возрастов.

Валовую продукцию условных популяций Q_p рассчитывали, суммируя величины продукции поколений отдельных возрастов:

$$Q_p = \sum_{t_0}^T P_i, \quad (40)$$

Значения P/B — коэффициентов отдельных возрастных групп — рассчитывали как отношение валового прироста P_i к биомассе поколений B_i :

$$\frac{P_i}{B_i} = \frac{P_i}{N_i W_i}, \quad (41)$$

Величину P/B — коэффициентов популяции определяли как отношение ее годовой продукции Q_p к биомассе Q :

$$\frac{Q_p}{Q} = \frac{\sum P_i}{\sum B_i}, \quad (42)$$

Значения констант и параметров роста, полового созревания и продолжительности жизни исследуемых видов, полученные теоретическим путем, близки их фактической величине в реальных популяциях (Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значения констант и параметров уравнений роста (17) — (19) и естественной смертности (16), (22) — (28) исследованных видов, используемые в расчетах, приведены в табл. 1.

Анализ данных табл. 1, показывает, что наиболее быстрым ростом на первом году жизни отличается белуга, у которой длина годовиков $q = 57,5$ см, а масса тела $p = 677,9$ г. Самый медленный рост отмечается у годовиков стерляди: $q = 15,6$ см, $p = 23,8$ г. Остальные виды по темпу линейного и весового роста на первом году жизни занимают промежуточное положение. Необходимо отметить, что значения включенных в табл. 1 констант и параметров уравнений роста и полового созревания рыб не остаются постоянными и могут изменяться в зависимости от условий существования на индивидуальном, групповом, популяционном и географическом уровне (Зыков, 2005).

По мере снижения размеров годовиков относительная скорость роста длины k , массы тела рыб C и наименьшие коэффициенты естественной смертности v_{mp} увеличиваются, а длина l_p , возраст полового созревания t_p , максимальные размеры L и возраст T снижаются. При этом, максимальная биологическая длина L связана с размерами полового созревания l_p соотношением Фультона—Дрягина (Fulton, 1904; Дрягин, 1934), согласно которому, между этими показателями сохраняется равенство $L = 2l_p$ (табл. 1). Возраст полового созревания поколений t_p и максимальный возраст T согласно выра-

Таблица 1. Значения констант и параметров уравнений роста и естественной смертности ценных волжско-каспийских осетровых и лососевых рыб*

Константы, параметры	Осетровые					Лососевые	
	Белуга	Шип	Русский осетр	Севрюга	Стерлядь	Каспийский лосось	Белорыбица
q , см	57,52	45,55	33,64	37,02	15,56	27,27	25,08
k	0,452	0,438	0,479	0,494	0,687	0,758	0,656
α	0,0011	0,0026	0,0074	0,0016	0,0048	0,0090	0,0094
β	3,290	3,151	3,000	3,167	3,100	3,0546	3,029
p , г	677,9	437,3	281,8	143,6	23,81	218,5	236,6
C	1,488	1,381	1,438	1,563	2,129	2,289	1,788
l_p , см	200	135	105	115	50	70	65
$L=2l_p$, см	400	270	210	230	100	140	130
t_p , лет	15,72	11,94	10,75	9,94	5,47	3,52	4,27
T , лет	72,80	58,10	45,64	40,50	15,01	8,87	12,29
M_p	0,095	0,116	0,134	0,157	0,389	0,651	0,465
v_{mp} , ед.	0,090	0,109	0,125	0,145	0,322	0,478	0,372
T^k	6,954	5,928	6,243	6,213	6,425	5,135	5,1834
A	0,0752	0,1014	0,0898	0,0886	0,0657	0,0791	0,0935

***Примечание.** Данные таблицы взяты из литературных источников (Берг, 1948; Бабушкин 1964; Казанчеев, 1981; Беляева и др., 1989; Зыков, 2005, 2008, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др. 2013). При сравнении данных следует учитывать, что размеры годовиков севрюги из-за наличия в строении головы удлиненного рострума выше, чем у близких по массе осетровых рыб (Берг, 1948).

жениям (25), (27) рассматривается как период времени, необходимый особям для достижения соответствующих размеров l_p и L . В соответствии с формулой (28) константа k определяет соотношение между возрастом полового созревания t_p и максимальным возрастом T , а также степень асимметрии кривых естественной смертности (16).

Значения коэффициентов естественной смертности поколений рыб v_{m_i} , рассчитанные по уравнению (16), в течение их жизни изменяются по U-образным кривым с минимумом v_{mp} , приходящимся на возраст полового созревания t_p (табл.1, 2).

Самый высокий коэффициент естественной смертности в возрасте полового созревания ($v_{mp} = 0,478$) отмечается для

каспийского лосося, который характеризуется самым ранним половым созреванием ($t_p = 3,5$ года) и коротким жизненным циклом ($T = 8,8$ лет), а самый низкий ($v_{mp} = 0,09$) — у белуги с наиболее поздним половым созреванием ($t_p = 15,7$ года) и максимальной продолжительности жизни ($T = 72,8$ года) (табл.1). Константы A и T^k уравнения естественной смертности (16) согласно (22) — (26), определяются значениями констант q , k , C уравнений роста, а также размерами, возрастом полового созревания l_p и t_p , максимальной длиной L и возрастом T рыб.

Пример расчета численности, биомассы, смертности, биологической и промысловой продуктивности условной популяции белорыбицы, образующейся от 1,0 млн

экз. сеголеток, выполненный по модели (1), приведен в табл. 2.

Анализ результатов выполненных расчетов показывает, что важнейшие биолого-продукционные, промысловые и количественные характеристики поколений белорыбицы в течение жизни изменяются неоднозначно. С увеличением возраста повышаются только длина и масса тела рыб, а абсолютная численность, годовая общая и естественная убыль, продукция и P/B -коэффициенты возрастных групп снижаются (табл. 2). Коэффициенты естественной смертности белорыбицы в течение жизни изменяются по U -образным кривым с минимумом $v_{mp} = 0,372$, приходящимся на возраст полового созревания $t_p = 4,72$ года, (табл. 1, 2). Степень асимметрии кривых естественной смертности при этом, согласно уравнению (28), определяется отношением $t_p/T = 0,5^{1/k}$. При снижении коэффициента k

их асимметрия увеличивается. Естественная смертность при этом оказывает на годовичную убыль поколений наиболее сильное влияние (табл. 2).

Биомасса популяции и нерестового стада, ее абсолютные годовичные промысловые и общие потери изменяются по одновершинным куполообразным кривым с максимумом, приходящимся на возраст полового созревания (табл. 2).

В популяции белорыбицы, находящейся в устойчивом и сбалансированном по численности и биомассе состоянии, величина годовичных общих потерь N_z равна годовому пополнению $R_{0,5} = 1000$ тыс. экз., а валовый годовой прирост биомассы Q_p — ее общей годичной убыли Q_z (табл. 2).

Как показали исследования (Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013), на численность, биомассу и биолого-промысловую продук-

Таблица 2. Структура численности, биомассы, биологическая и промысловая продуктивность условной популяции белорыбицы*

Возраст t , лет	Длина l , см	Масса W , кг	Коэффициент естественной смертности v_m , ед.	Условная популяция		Доля половозрелых рыб, γ , ед.	Нерестовое стадо	
				N_p , тыс. экз.	Q_p , тыс. т		N_n , тыс. экз.	Q_n , тыс. т
0,12	6,2	0,002	0,696	1000,000	0,103	0	0	0
1,12	27,0	0,204	0,511	304,300	0,141	0	0	0
2,12	41,1	0,724	0,419	148,800	0,170	0	0	0
3,12	52,9	1,561	0,378	86,460	0,185	0,20	17,290	0,037
4,12	63,5	2,711	0,374	50,280	0,173	0,50	25,140	0,087
5,12	73,2	4,174	0,396	26,470	0,134	0,75	19,850	0,100
6,12	82,3	5,950	0,441	12,01	0,084	1,00	12,010	0,084
7,12	90,9	8,037	0,506	4,307	0,040	1,00	4,307	0,040
8,12	99,0	10,430	0,587	1,268	0,015	1,00	1,268	0,015
9,12	106,9	13,140	0,682	0,271	0,004	1,00	0,271	0,004
10,12	114,4	16,160	0,791	0,032	0,001	1,00	0,032	0,001
11,12	121,7	19,480	0,912	0,007	0	1,00	0,007	0
—	—	—	—	0,001	0	—	0	—
Всего	—	—	—	1634,300	1,050	—	80,180	0,367

Продолжение табл. 2

Вылов		Естественная смертность		Общая смертность		Продукция Q_p , тыс. т	P/B -коэффициент, ед.
N_f , тыс. экз.	Q_f , тыс. т	N_m , тыс. экз.	Q_m , тыс. т	N_z , тыс. экз.	Q_z , тыс. т		
0	0	695,700	0,072	695,700	0,072	0,131	1,953
0	0	155,500	0,072	155,500	0,072	0,118	1,121
0	0	62,380	0,071	62,380	0,071	0,098	0,732
3,458	0,007	32,730	0,070	36,180	0,077	0,079	0,539
5,028	0,017	18,780	0,065	23,810	0,082	0,056	0,425
3,970	0,020	10,490	0,053	14,460	0,073	0,034	0,351
2,402	0,017	5,301	0,037	7,703	0,054	0,017	0,298
0,861	0,008	2,178	0,020	3,039	0,028	0,007	0,260
0,254	0,003	0,744	0,009	0,997	0,012	0,002	0,230
0,054	0,001	0,185	0,003	0,239	0,003	0	0,206
0	0	0,025	0	0,025	0	0	0,187
0	0	0,006	0	0,006	0	0	0,171
0	0	0	0	0	0	0	0
16,030	0,073	984,000	0,472	1000,000	0,545	0,543	0,517

***Примечание.** Нерест — ежегодный, $\tau = 1$; коэффициент промысловой смертности нерестового стада $v_{fn_t} = 0,2$; N_t , Q_t — абсолютная численность и биомасса особей условной популяции в возрасте t ; N_n , Q_n — численность и биомасса зашедших в реку производителей; N_f , Q_f — количество и биомасса особей, попавших в годовой улов; N_m , Q_m — количество и биомасса особей, погибающих в течение года от действия естественных причин; N_z , Q_z — общее количество и биомасса особей, погибающих в течение года в результате совместного воздействия промысла и естественных причин; Q_p — продукция, или суммарный годовой прирост биомассы популяции, образующийся за счет индивидуальных годовых приростов массы тела входящих в ее состав особей; P/B — коэффициент — показатель, характеризующий относительную скорость увеличения биомассы особей в возрасте t ; коэффициенты естественной v_{m_t} и промысловой v_{fn_t} смертности, коэффициент полового созревания поколений γ и P/B — коэффициенты измеряются в долях единицы (ед.).

тивность рыб существенное влияние оказывает промысел. По мере роста промысловых нагрузок запасы рыб сокращаются, а вылов в соответствии с коэффициентом промысловой смертности v_{fn_t} увеличивается.

Важнейшие биолого-продукционные и промысловые характеристики условных популяций исследуемых рыб, рассчитанные по аналогии с данными табл. 2, приведены в табл. 3.

Выполненные расчеты показали, что самый высокий выход биомассы условной

популяции, образующейся от 1,0 млн экз. сеголеток наблюдается у белуги (13,4 тыс. т), самый низкий — у стерляди (0,189 тыс. т) (табл. 3). Различия значений биомассы образующихся от сеголеток условных популяций этих видов достаточно велики и достигают 70-кратной величины (табл. 3). Каспийский лосось и белорыбица по биомассе условных популяций — 0,241 и 0,361 тыс. т близки между собой и занимают промежуточное положение между севрюгой (2,604 тыс. т) и стерлядью (0,189 тыс. т) (табл. 3). При

Таблица 3. Сравнительная характеристика биологической и промысловой продуктивности ценных волжско-каспийских осетровых и лососевых рыб*

Вид	Условная популяция		Нерестовое стадо		Вылов	
	N , тыс. экз.	Q , тыс. т	N_n , тыс. экз.	Q_n , тыс. т	N_f , тыс. экз.	Q_f , тыс. т
	Осетровые					
Белуга	2191,4	13,370	32,96	1,729	6,593	0,346
Шип	2578,1	9,020	64,21	1,213	12,840	0,243
Русский осетр	2326,3	4,795	53,03	0,645	10,610	0,129
Севрюга	2225,0	2,604	43,66	0,350	8,731	0,070
Стерлядь	1563,7	0,189	57,07	0,066	11,410	0,013
Лососевые						
Каспийский лосось	1361,3	0,784	52,61	0,241	10,51	0,048
Белорыбица	1634,3	1,050	80,18	0,367	16,03	0,073

Продолжение табл. 3

Вид	Естественная смертность		Общая смертность		Продукция Q_p , тыс. т	P/B -коэф- фициент, ед.
	N_m , тыс. экз.	Q_m , тыс. т	N_z , тыс. экз.	Q_z , тыс. т		
	Осетровые					
Белуга	993,4	2,394	1000,0	2,740	2,740	0,206
Шип	987,2	1,630	1000,0	1,873	1,872	0,207
Русский осетр	989,4	0,990	1000,0	1,119	1,118	0,233
Севрюга	991,3	0,581	1000,0	0,651	0,650	0,249
Стерлядь	988,6	0,078	1000,0	0,091	0,091	0,481
	Лососевые					
Каспийский лосось	989,5	0,479	1000,0	0,527	0,527	0,672
Белорыбица	984,0	0,472	1000,0	0,545	0,544	0,517

***Примечание.** В расчетах принято, что нерест у белуги, шипа, русского осетра и севрюги происходит один раз в три года ($\tau = 3$), у стерляди, каспийского лосося и белорыбицы — нерест ежегодный ($\tau = 1$). Ежегодное пополнение условных популяций составляет $R_{0,5} = 1000$ тыс. экз.; коэффициент промыслового изъятия нерестовых стад — $v_{ft} = 0,2$; обозначения приведенных в таблице параметров аналогичны обозначениям табл. 2.

этом общая годовичная убыль популяций N_z (вылов + естественная смертность) равна величине годового пополнения $R_{0,5} = 1,0$ млн экз., а общая убыль биомассы Q_z — ее годовой продукции Q_p (табл. 3). Баланс-ное соотношение между этими показателями свидетельствует о корректности выполненных расчетов (Зыков, 2005). В соответствии с величиной общих запасов изменяется численность и биомасса

нерестовых стад, годовой улов, естественная и общая смертность, а также продукция биомассы исследованных видов (табл. 3). Поскольку нерест белуги, шипа, русского осетра и севрюги происходит один раз в три года ($\tau = 3$), биомасса их нерестовых стад составляет около $1/3$ половозрелой части. У стерляди, белорыбицы и каспийского лосося нерест ежегодный, поэтому на долю их нерестовых стад приходится около 50% общей биомассы популяций. Если бы у проходных осетровых нерест проходил ежегодно, их вылов был бы в 1,6–1,8 раза выше, чем при 3-летней периодичности (Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013). В соответствии с величиной биомассы используемых промыслом нерестовых стад изменяется величина получаемого улова, составляющая 20% ($v_{f_{n_i}} = 0,2$) от численности и биомассы зашедших в реки производителей (табл. 3).

Анализ данных табл. 1, 3 показывает, что на биологическую и промысловую продуктивность исследованных видов оказывают влияние значения используемых в расчетах исходных биологических параметров и констант. В частности, биомасса условных популяций и связанные с ней компоненты понижаются, если снижаются размеры q , масса тела годовиков p , длина l_p , возраст t_p полового созревания, максимальные биологические размеры L и возраст T рыб. Относительная скорость линейного k и весового C роста, а также коэффициенты естественной смертности в возрасте полового созревания v_{mp} при этом увеличиваются. Все эти биологические параметры функционально связаны между собой через уравнения роста (17)–(21) и естественной смертности (22)–(28) и отвечают теоретическим представлением об их соотношении (Тюрин, 1972; Зыков, 1986, 2005, 2011; Максименко и др., 2003; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013). Корреляционно-регрессионный анализ показал, что наиболее сильное влияние на биомассу образующихся от молоди условных популяций и ее компонентов оказывают размеры годовиков q и длина полового созревания l_p . (рисунок).

Согласно формулам (22)–(27), размеры годовиков q и длина полового созревания l_p вместе с относительной скоростью линейного k и весового C роста влияют на сроки полового созревания t_p , максимальную продолжительность жизни T и их соотношение, а также на величину коэффициента естественной смертности v_{mp} . Естественная смертность при этом остается наиболее важным фактором, влияющим на изменение численности и биомассы поколений во времени и величину формирующихся запасов. В частности, согласно данным табл. 3, в результате естественной смертности условная популяция белуги в течение года теряет 2,394 тыс. т, от вылова — 0,346 тыс. т, популяция русского осетра соответственно — 0,990 и 0,129 тыс. т, стерляди — 0,078 и 0,013 тыс. т.

На основе модели численности (1) были рассчитаны «популяции равновесного улова» N_c и Q_c исследованных видов, обеспечивающие получение вылова в размере $Q_{fc} = 0,1$ тыс. т при 20%-ном изъятии нерестового стада ($v_{f_{n_i}} = 0,2$) (табл. 4).

Расчеты показали, что количество сеголеток $R_{0,5}$, необходимое для формирования «популяции равновесного улова», обеспечивающей получение вылова на уровне $Q_{fc} = 0,1$ тыс. т, у исследованных видов различно и широко варьирует. Так, самая высокая величина годового пополнения — 7,85 млн экз. отмечается для популяции равновесного улова стерляди, самая низкая — у белуги — 0,29 млн экз. (табл. 4). Численность популяции N_c , обеспечивающая получение равновесного вылова, наиболее высока у стерляди — 12,17 млн экз., самая низкая — у белуги — 0,635 млн экз. При этом величина годового пополнения $R_{0,5}$ популяций равновесного улова у исследованных видов различается в 27 раз, их общая численность — в 19 раз (табл. 4). Шип, русский осетр, севрюга, каспийский лосось и белорыбица по численности популяций равновесного улова занимают промежуточное положение между белугой и стерлядью (табл. 4). Выявленные различия в численности популяций равновесного выло-

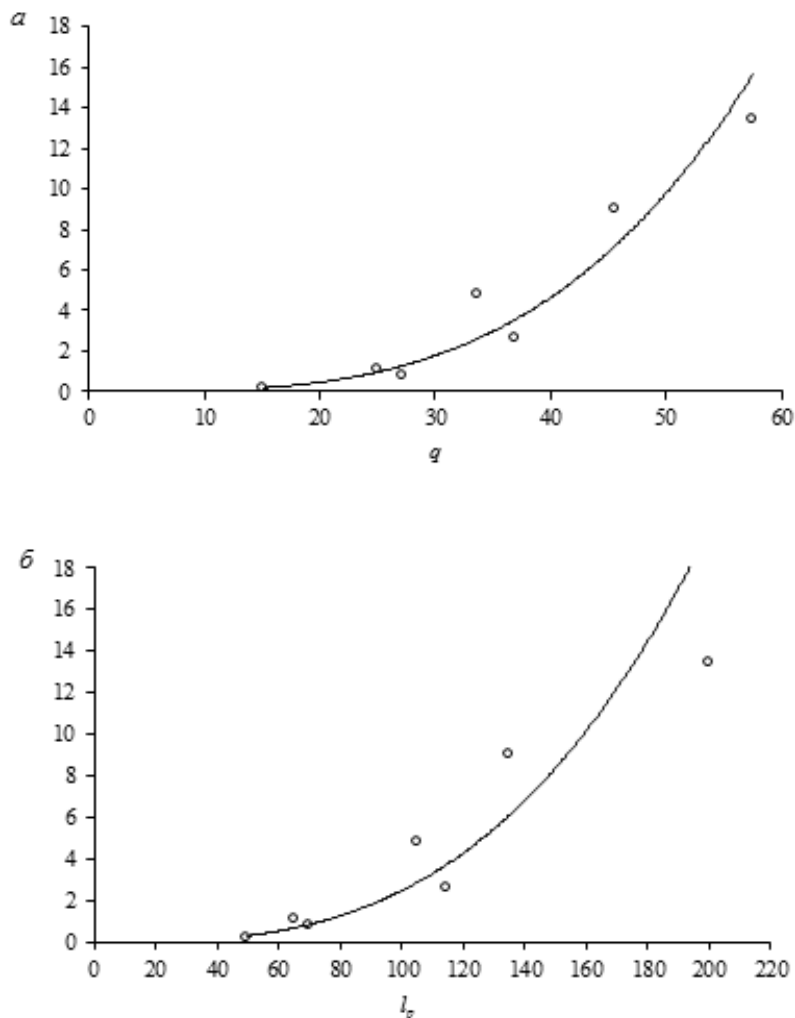


Рисунок. Зависимость величины биомассы условных популяций ценных промысловых каспийских рыб от: *a* — размера годовиков *q*, *б* — длины особей *l_p*, при которой половой зрелости достигает 50% поколений.

ва обусловлены видовыми различиями в росте, размерах, массе, половом созревании, продолжительности жизни и связанными с этими параметрами естественной смертностью исследованных ценных видов (табл. 1). Как следует из полученных результатов, наибольшей эффективностью воспроизводства отличаются виды, характеризующиеся ускоренным ростом молоди на первом году жизни и поздними сроками полового созревания (белуга) (табл. 1).

Биомассы популяций равновесного улова Q_c белуги, шипа, русского осетра и севрюги существенно не различаются и на-

ходятся на близком уровне. Биомассы популяций равновесного улова у стерляди, каспийского лосося и белорыбицы также имеют близкие значения, но они в 2,5 раза ниже, чем у проходных осетровых (табл. 4). Такие различия биомассы популяций равновесного улова объясняются пропусками нереста у проходных видов осетровых ($\tau = 3$) и более низкой долей биомассы их нерестовых стад в популяциях. Самая низкая численность нерестового стада, обеспечивающая получение равновесного улова, отмечается у белуги — 9,56 тыс. экз., самая высокая у стерляди — 434,7 тыс. экз. Биомасса нерестовых

Таблица 4. Численность и биомасса «популяций равновесного улова» ценных волжско-каспийских рыб*

Вид рыб	$R_{0,5}$ тыс. экз.	Популяция		Нерестовое стадо		Вылов	
		N_c тыс. экз.	Q_c тыс. т	N_n тыс. экз.	Q_n тыс. т	N_{f_c} тыс. экз.	Q_{f_c} тыс. т
	Осетровые						
Белуга	290,0	635,5	3,877	9,6	0,500	1,9	0,100
Шип	412,0	1062,2	3,713	26,5	0,500	5,3	0,100
Русский осетр	775,0	1802,9	3,716	41,1	0,500	8,2	0,100
Севрюга	1430,0	3181,7	3,724	62,4	0,500	12,5	0,100
Стерлядь	7850,0	12169,5	1,425	434,7	0,500	86,9	0,100
	Лососевые						
Каспийский лосось	2080,0	2831,6	1,631	109,3	0,500	21,9	0,100
Белорыбица	1363,5	2228,3	1,431	109,2	0,500	21,9	0,100

Продолжение табл. 4

Вид рыб	Естественная смертность		Общая смертность		Продукция, Q_p , тыс. т	P/B -ко- эффици- ент, ед.
	N_m , тыс. экз.	Q_m , тыс. т	N_z , тыс. экз.	Q_z , тыс. т		
	Осетровые					
Белуга	288,1	0,694	290,0	0,794	0,795	0,202
Шип	406,7	0,672	412,0	0,772	0,771	0,205
Русский осетр	766,8	0,767	775,0	0,867	0,867	0,233
Севрюга	1417,5	0,8 31	1430,0	0,931	0,933	0,248
Стерлядь	7763,1	0,592	7850,0	0,692	0,691	0,485
	Лососевые					
Каспийский лосось	2058,1	0,996	2080,0	1,096	0,527	0,323
Белорыбица	1341,6	0,644	1363,5	0,744	0,740	0,517

***Примечание.** В таблице: $R_{0,5}$ — количество сеголеток, обеспечивающих формирование популяции равновесного улова; обозначения приведенных в таблице других параметров аналогичны обозначениям табл. 2, 3; в расчетах принято, что нерест у белуги, шипа, русского осетра и севрюги происходит один раз в три года ($\tau = 3$), у стерляди, каспийского лосося и белорыбицы — нерест ежегодный ($\tau = 1$); коэффициент промысловой смертности нерестовых стад — $v_{fn_t} = 0,2$.

ВЫВОДЫ

популяций Q_n , обеспечивающих равновесный вылов, у всех исследованных видов постоянна и составляет 0,5 тыс. т. Равновесный улов $Q_f = 0,1$ тыс. т при этом равен 20% биомассы нерестовых стад (табл. 4).

1. Исследованные виды осетровых и лососевых рыб характеризуются широким диапазоном изменчивости показателей линейного и весового роста, сроков полово-

го созревания, продолжительности жизни и естественной смертности.

2. На численность, биомассу, биологическую, промысловую продуктивность и естественную убыль влияют биологические параметры роста и полового созревания, связанные между собой.

3. Численность и биомасса образующихся от молоди условных популяций зависят от размеров и массы тела годовиков, относительной скорости линейного и весового роста, длины и возраста полового созревания, максимальной длины и возраста особей в популяциях, коэффициентов естественной смертности и степени промыслового изъятия промысловых стад.

4. Самый высокий выход биомассы от единицы пополнения (1,0 млн экз. молоди) наблюдается у белуги и шипа, отличающихся самыми большими размерами годовиков, длиной и возрастом полового созревания и низкими значениями коэффициентов естественной смертности.

5. Максимальная биологическая продуктивность отмечается у длинноцикловых видов с ускоренным линейно-весовым ростом на первом году жизни (белуга, шип, русский осетр). Самая высокая относительная популяционная P/B -продуктивность наблюдается у видов с коротким жизненным циклом и высокой скоростью относительного весового роста особей (стерлядь, каспийский лосось, белорыбица).

6. Самые высокие уловы на единицу пополнения дают виды с поздним половым созреванием и высоким темпом роста годовиков — белуга, шип, русский осетр. Промысловая продуктивность популяций повышается при сокращении периодичности нереста и увеличении степени облова запасов.

7. В сбалансированных по численности и биомассе популяциях годовичная общая убыль численности равна величине годового пополнения, а общая убыль биомассы — ее годовой продукции.

8. Потребности молоди, обеспечивающей получение равновесного улова, у исследованных видов различны. Самое низкое ко-

личество молоди, необходимой для получения равновесного улова, требуется для белуги, которая отличается ускоренным ростом годовиков, наибольшими размерами, возрастом полового созревания и продолжительностью жизни.

9. Лососевые виды — каспийский лосось (кумжа) и белорыбица по своей биологической и промысловой продуктивности занимают промежуточное положение между севрюгой и стерлядью и заслуживают внимания как объекты марикультуры.

10. Быстрорастущие, но поздно-созревающие виды из-за высокой биологической продуктивности являются наиболее перспективными объектами искусственного и естественного воспроизводства, однако для сохранения биологического разнообразия необходимо восстановление запасов всех ценных промысловых каспийских рыб, находящихся в настоящее время на грани исчезновения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабушкин Н.Я. Биология и промысел каспийской белуги // Тр. ВНИРО. 1964. Т. LII. С. 183–258.

Беляева В.Н., Казанцев Е.Н., Распопов В.М и др. Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 1989. 234 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 488 с.

Борисов В.М., Залесских Л.М. Оценка состояния запасов и степени промысловой эксплуатации печерской наваги // Сб. науч. тр. ВНИРО. 1980. Т. 140. С. 75–84.

Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Уминов А.А., Норенко Д.С. Продуктивность и рациональное использование озер Еравно-Харгинской системы // Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л.: Наука, 1986. 230 с.

Власенко А.Д. Проблемы воспроизводства запасов осетровых в Волге // Тез.

докл. конф. «Комплексный подход к проблеме сохранения биоресурсов Каспийского бассейна». Астрахань, 2008. С. 72–77.

Державин А.Н. Севрюга *Acipenser stellatus*. Биологический очерк // Изв. Бакин. ихтиол. лаб. 1922. Т. 1. 393 с.

Дрягин П.А. Размеры рыб при наступлении половой зрелости // Рыб. хоз-во. 1934. № 4. С. 27–29.

Зыков Л.А. Метод оценки естественной смертности, дифференцированной по возрасту рыб // Сб. науч. Тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 243. С. 14–21.

Зыков Л.А. Биоэкологические и рыбохозяйственные аспекты теории естественной смертности рыб. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2005. 373 с.

Зыков Л.А. Определение объемов искусственного воспроизводства каспийского лосося, обеспечивающих формирование его запасов в соответствии с кормовой продуктивностью Каспийского моря // Матер. Междунар. конф. «450 лет Астрахани». Астрахань, 2008. С. 355–358.

Зыков Л.А. Оценка промыслового возврата каспийской белуги *Huso huso* (L) от молоди искусственного воспроизводства // Вопр. рыболовства. 2011. № 2. С. 64–86.

Зыков Л.А., Распопов В.М. Опыт оценки перспективных объектов искусственного воспроизводства на основе биолого-продукционных характеристик популяций // Тр. Междунар. симп. «Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного комплекса». Астрахань, 2007. С. 263–268.

Зыков Л.А., Слепокуров В.А. Уравнение для оценки коэффициентов естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь-Согомский) // Рыб. хоз-во. № 3. С. 36–37.

Зыков Л.А., Герасимов Ю.В., Абраменко М.И. Оценка промыслового возврата стерляди *Acipenser ruthenus* Нижней Волги от молоди искусственного воспроизводства // Вопр. рыболовства. 2017. Т. 18. № 4. С. 422–437.

Зыков Л.А., Зыкова Г.Ф., Абраменко М.И. Оценка промыслового возврата русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* от молоди искусственного воспроизводства // Там же. 2013. № 3. С. 460–477.

Зыков Л.А., Казанский А.Б., Абраменко М.И. Расчет промыслового возврата шипа Каспийского моря *Acipenser nudiiventris* от молоди искусственного воспроизводства // Там же. 2015. Т. 16, № 2. С. 148–159.

Зыкова Г.Ф. Продукция сибирской плотвы реки Обь // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. Вып. 6. С. 799–803.

Зыкова Г.Ф., Зыков Л.А. К методике определения промыслового возврата сиговых, выращиваемых в магистральных рыбопитомниках р. Оби // Изв. ГосНИОРХ. 1989. Т. 302. С. 38–47.

Зыкова Г.Ф., Журавлева О.Л., Красиков Е.В. Оценка неучтенного и браконьерского вылова русского осетра в р. Волге и Каспийском море // Матер. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI в.». Астрахань, 2000. С. 54–56.

Зыкова Г.Ф., Зыков Л.А., Климов Ф.В. Оценка промыслового возврата каспийской севрюги *Acipenser stellatus* от молоди искусственного воспроизводства // Вопр. рыболовства. 2013. № 2. С. 303–320.

Казанцев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 167 с.

Максименко В.П., Антонов Н.П. Оценка естественной смертности у морских промысловых популяций рыб Камчатского шельфа // Вопр. рыболовства. 2002. № 3. С. 450–463.

Мина М.Ф., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Тюрин П.В. Биологические обоснования правил регулирования рыболовства во внутренних водоемах // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8. Вып. 3(50). С. 248–295.

Тюрин П.В. Нормальные кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболов-

ства // Изв. ГосНИОРХ. 1972. Т. 71. С. 71–127.

Черфас Б.И. Рыбоводство в естественных водоемах. М.: Пищ. пром-сть, 1950. 215 с.

Шмальгаузен И.И. Рост животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 8–60.

Fulton T.W. The rate of growth of fishes // Annu. Rept. Fish. Board Scotland. 1904. V. 22, № 3. p. 141–241.

COMPARATIVE ANALYSIS OF BIOLOGICAL AND FISHING PRODUCTIVITY OF VALUABLE FISHERIES OF THE CASPIAN BASIN

© 2019 y. L. A. Zykov¹, Y. V. Gerasimov², M. I. Abramenko³, T. B. Lebedev⁴

¹Astrakhan branch of the Kazakh Institute of Environmental Design, Astrakhan, 414041

²I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl region, 152742

³Southern Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, 344006

⁴Kazakh Institute of Environmental Design, Republic of Kazakhstan, Almaty, 050057

Based on the literature data, a comparative analysis of the biological and commercial productivity of valuable commercial Caspian sturgeon and salmon fish has been carried out, the reserves of which are currently at a historical minimum and need to be restored. It is shown that the greatest yield of biomass, products and catch from the replenishment unit (1.0 million juveniles) is noted for species characterized by the highest rate of growth in the first year of life (size and body weight of yearlings), length, age of puberty and associated with these indicators of the coefficients of natural mortality of fish.

Key words: Caspian, valuable fish, growth, puberty, life expectancy, mortality, biological productivity, catches, comparative analysis.