

УДК 597.554.3

К оценке динамики смертности рыб в эксплуатируемых популяциях (случай селективного рыболовства)

В. Г. Костицын

Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ» (г. Пермь)

e-mail: kostitsyn.vg@gmail.com

В возрастном аспекте анализируются темпы смертности в популяциях рыб, подверженных селективному сетному промыслу (Камское и Воткинское водохранилища). Обнаружено повышение темпов смертности в средних и старших возрастах, наиболее интенсивно осваиваемых промысловыми орудиями лова. На примере популяции, для которой имеются оценки абсолютной численности (лещ), для модальных возрастных групп показано близкое соответствие коэффициентов смертности, получаемых на основе абсолютных и виртуальных численностей.

Ключевые слова: рыбы, популяции, водохранилища, промысел, смертность, селективность.

ВВЕДЕНИЕ

Оценка темпов смертности является ключевым моментом рыбопромысловых исследований, направленных на изучение динамики численности рыб и прогнозирование допустимых уловов [Никольский, 1965; Бивертон, Холт, 1969; Засосов, 1970; Бабаян и др., 1984; Рикер, 1979; Бабаян, 2000; Васильев, 2001; Зыков, 2005; Шибаев, 2007 и др.]. В зависимости от поставленных задач и характера исходных данных на практике могут применяться различные методы оценки смертности, основанные как на анализе возрастной структуры, так и на различных популяционных характеристиках [Баранов, 1918; Бойко, 1964; Гулин, 1969, 1971; Тюрин, 1972; Борисов, 1978; Малкин, 1983; Бабаян и др., 1984; Третьяк, 2000; Руденко, 1985, 2000; Бандура, Шибаев, 1986; Зыков, 1986, 2006; Печников, 1989; Булгакова, 2009; Beverton, Holt, 1957; Gundersen, 1980; Pauly, 1980;

Peterson, Wroblewski, 1984; Chen, Watanabe, 1989; Jensen, 1996 и др.]. В меньшей степени распространены способы вычисления коэффициентов смертности путём сравнения запаса и вылова в смежные годы, что является наиболее трудоёмким, но в ряде случаев позволяет произвести отдельную оценку промысловой и естественной убыли [Гулин, 1971; Шибаев, 1987; Костицын, 1995 и др.].

Цель настоящей статьи — исследовать темпы смертности в популяциях длиннокловых рыб, эксплуатируемых на протяжении нескольких десятилетий селективным сетным ловом. Перед автором стояли задачи: оценить распределение темпов смертности в возрастном и многолетнем аспектах, исходя из биологических характеристик популяций выявить основные факторы, влияющие на распределение значений коэффициентов в старших возрастах и сравнить оценки смертности, получаемые различными методами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходными данными послужили размерно-возрастные ряды, полученные в ходе ежегодных ихтиологических исследований на Камском и Воткинском водохранилищах, проводимые в последние десятилетия по общепринятым методам [Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Зиновьев, Мандрица, 2003]. Рассматриваемые объекты представлены длиннокловыми популяциями с невысоким темпом роста и созревания, предельный возраст рыб, как правило, не превышает 15 лет. Приводимые биопромысловые показатели рыб в основном характеризуют период трёх последних десятилетий. При анализе возрастных рядов в целях минимизации ошибок, связанных с определениями возраста у самых старых рыб, из рассмотрения исключены старшие возрастные группы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На Камском и Воткинском водохранилищах промысел рыбы осуществляется с момента их образования (1956 и 1964 г.), максимальные уловы составляли 737 т в первом водоёме (1960 г.) и 684 т (1988 г.) во втором. Основными орудиями лова как ранее, так и в настоящий период являются ставные жаберные сети с преобладающим размером ячеи 65–70 мм (для крупночастиковых видов), в меньшей степени используются сети с шагом ячеи 60 мм и 80–100 мм. Для лова мелкочастиковых рыб (чехонь, синец, плотва, густера, окунь и др.) ранее на Камском применялись в основном сети с ячеей от 32 до 36 мм, на Воткинском — от 30 до 34 мм. В последние годы в связи с введением «Правил рыболовства в водоёмах Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна» [2009] и изменением мер регулирования произошло расширение ассортимента сетей по шагу ячеи, в частности изменились промысловая мера на ряд видов (в том числе на леща промысловая мера снижена от 30 см до 25 см). Другие орудия лова использовались менее широко на различных этапах: плавные сети на Камском (в основном на верхнем участке для лова леща), донный трал (для лова леща на Воткинском), заколы и ставные ловушки на обоих водоёмах (для лова плотвы, окуня, налима и др.), в опытно-порядке применялся электротрал в нижней части Камского (в разноглубинном варианте),

закидные невода из-за засоренности ложа водохранилищ применялись только на некоторых участках, что в итоге давало лишь незначительную часть в общем вылове.

В простейшем случае, если принять тождественность кривых «населения» и улова для полностью облавливаемых возрастных групп при неселективном промысле, коэффициенты смертности могут оцениваться по показателям численности рыб в уловах в двух различных промежутках жизни особей рассматриваемой популяции [Баранов, 1918; Засосов, 1970]:

$$Z_t = -\ln(N_{t+1} / N_t) \quad (1)$$

В случае, когда на водоёме проводилась специальная оценка абсолютной численности популяции за ряд смежных лет (посредством тралового учёта или другими способами), коэффициенты смертности могут быть рассчитаны более точно по непосредственным изменениям численности рыб в поколениях:

$$Z_{t,x} = \ln(N_{t,x}) - \ln(N_{t+1,x+1}),$$

где x — год промысла; t — возраст особей в поколении.

Данным способом осуществлена оценка коэффициентов смертности леща с использованием показателей тралового учёта за три последовательных года [Костицын, 1992, 1995]. Коэффициенты смертности определялись перебором логарифмов численности каждой пары смежных возрастных групп:

$$Z_{t,x} = \ln(N_{t-1,x} + N_{t,x}) - \ln(N_{t,x+1} + N_{t+1,x+1}). \quad (2)$$

В случае, когда сведения об абсолютной численности отсутствуют, но изучение возрастного состава уловов промыслового объекта проводилось систематически на протяжении периода, равного или большего продолжительности жизни рассматриваемого поколения, оценку смертности можно произвести, используя численность виртуальной популяции как сумму численностей уловов рыб поколения [Засосов, 1970]. Предполагая равномерный характер интенсивности промысла во времени, на основе виртуальных численностей мгновенный коэффициент общей смертности (в нашем

случае он условно обозначен Z_v) рассчитывали как величину разности логарифмов численности виртуальной популяции, которую она имеет в конце года t (которая равна численности в начале следующего года), и численности виртуальной популяции в начале года t :

$$Z_v = \ln V_t - \ln V_{t+1}.$$

Для оценки Z_v могут быть использованы биопромысловые ряды наблюдений, включающие состав промысловых уловов и средние навески по возрастным группам, что является составной частью когортных методов [Терещенко, 1917; Державин, 1922; Бойко, 1964; Засосов, 1970; Рикер, 1979; Бабаян и др., 1984; Васильев, 2001; Шибаяев, 2007; Fry, 1949; Murphy, 1965; Schumacher, 1970; Pore, 1972 и др.]. Мгновенные коэффициенты смертности в данном случае могут быть рассчитаны из соотношения:

$$Z_{vt,x} = -\ln(V_{t+1,x+1} / V_{t,x}); \quad (3)$$

$$V_{t,x} = C_{t,x} + C_{t+1,x+1} + \dots + C_{u,z},$$

где Z_v — мгновенный коэффициент общей смертности; V — виртуальная численность рыб, $C_{t,x}$ — численность рыб в промысловом улове в возрасте t в год исследований x .

Лещ (*Abramis brama*) — лимнофильный эврибионтный вид, довольно быстро сформировавшийся промысловое стадо в Камском водохранилище (максимальный улов достигнут на 13-м году после его образования — 314 т)

и значительно медленнее в нижерасположенном Воткинском, где на 23-м году существования водоёма составлял менее 1/5 общего вылова и лишь на 25-м году занял первое место в уловах после чехони, когда вылов леща достиг 267 т. В Камском лещ является основной промысловой рыбой, составляющей до 3/4 и более годового улова. Для популяций леща характерна сложновозрастная структура с невысоким индивидуальным темпом роста (2–4 см в год) и поздним половым созреванием (в 7–12 лет). Отличительным свойством популяции является наличие в уловах рыб старших возрастов — максимальный возраст в Камском водохранилище равен 22–24 (26) лет, в Воткинском — 16–20 (до 23) лет, предельные размеры в том и другом достигают 51–52 см, масса — более 3,5 кг. В уловах преобладают рыбы в возрасте 7–12 лет (Камское) и 6–11 лет (Воткинское). В Камском водохранилище самки леща в массе (50% и более) созревают в возрасте 9+ лет (30–32 см), самцы — в 8+ лет (29–30 см), в Воткинском самцы созревают в 6–7 лет (30–33 см), самки — в 7–8 лет (32–35 см).

Мгновенные коэффициенты общей смертности (Z), рассчитанные с помощью тралового учёта в 1989–1991 гг. (рис. 1, А) [Костицын, 1992, 1995], имели максимальные значения в младших возрастах популяции, снижались к возрасту полового созревания, затем повышались с началом промысловой убыли, после ослабления которой понижались в 16–18 лет и вновь повышались в самых старших возрастах.

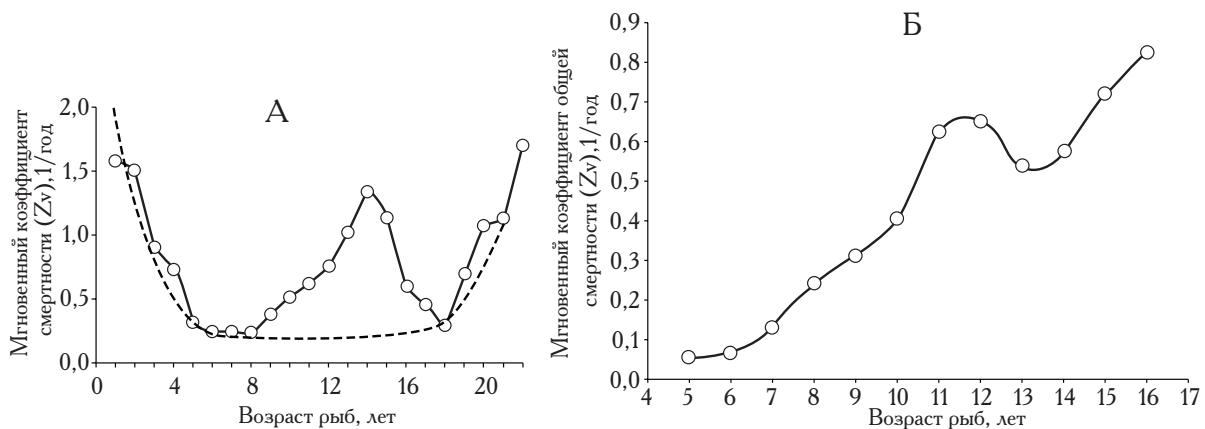


Рис. 1. Коэффициенты смертности леща, рассчитанные по индексам абсолютной (А, трал) и виртуальной численности (Б, ст. сети). Пунктир — естественная смертность

тах под воздействием естественных причин, последнее подчинено общей закономерности возрастной динамики смертности в популяциях рыб [Северцов, 1941; Тюрин, 1972; Рикер, 1979; Шибаев, 2007 и др.].

Кривая коэффициентов смертности, рассчитанных на основе виртуальных численностей (Z_v), характеризовалась плавной восходящей ветвью, начиная с возраста вступления рыб в промысел (рис. 1, Б). Наряду с этим в возрастных группах 10–13 лет обнаружен пик Z_v , обусловленный воздействием селективных свойств промысловых орудий лова (см. рис. 1, Б).

Сравнение оценок смертности, рассчитанных различными способами, показало, что использование виртуальных и абсолютных численностей для модальных возрастов дает близкие результаты (табл. 1).

Оценка Z_v во времени позволила получить кривые мгновенных коэффициентов общей смертности для пяти периодов промысла (рис. 2), при этом обнаружена тесная корреляция мгновенного коэффициента общей смертности со степенью промысловой эксплуатации популяции. Наиболее высокие значения Z_v характерны для периода максимального использования популяции в конце 1980-х — начале 1990-х гг. ($Z_v = 0,65$), наименьшие пришлось на фазу начала подъёма численности популяции и низких уловов в конце 1970-х — начале 1980-х гг. ($Z_v = 0,36–0,37$), средние и более высокие значения характерны для фазы популяционного спада конца 1990-х — первой половины 2000-х гг. ($Z_v = 0,58$) и роста численности популяции в последнее пятилетие ($Z_v = 0,62$) (рис. 3).

Таблица 1. Оценка мгновенного коэффициента общей смертности, полученная тремя способами

| Показатель | Способ оценки Z | | |
|--|-------------------|------------|--------------|
| | Z по (1) | Z по (2) | Z_v по (3) |
| Оценка общей смертности в модальной возрастной группе (11 лет) | 0,61 | 0,62 | 0,62 |
| Среднее значение общей смертности (8–12 лет) | | 0,45 | 0,46 |

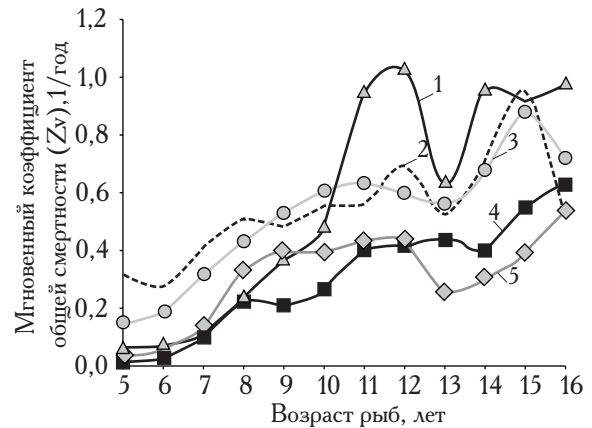


Рис. 2. Мгновенные коэффициенты общей смертности леща в Камском водохранилище по периодам: 1 — 1971–1978 гг. (ср. $Z_v = 0,37$); 2 — 1979–1987 гг. ($Z_v = 0,36$); 3 — 1988–1996 гг. ($Z_v = 0,70$); 4 — 1997–2005 гг. ($Z_v = 0,61$); 5 — 2006–2011 гг. ($Z_v = 0,62$)

Кривая с наиболее высоким пиком характеризует 1988–1996 гг., когда на водоёме активно применялся плавной лов, являющийся традиционным видом промысла, которым в отдельные годы в апреле на Камском водохранилище добывалось до четверти годового вылова леща [Костицын, 2001]. На плавном лове в те годы использовались плавные сети с шагом ячеи 70 мм, которые отбирали леща длиной 30–35 см в возрасте 10–13 лет.

В многолетнем аспекте кривая коэффициентов смертности леща обнаруживает циклические изменения с тенденцией к росту Z_v в последние десятилетия (см. рис. 3). Подобные циклические изменения Z_v по периодам промысла, по мнению некоторых исследователей, уже сами по себе косвенно свидетельствуют об увеличении промысловой нагрузки на водоёме [Засосов, 1970].

Судак (*Sander lucioperca*) — крупный прирусловой хищник, постепенно сформировавший промысловые запасы в условиях малочисленности пищевых конкурентов на глубоководных участках водохранилищ. Максимальные уловы судака были достигнуты в 1963 г. в Камском (46,8 т, до 14,4% в отдельные годы) и Воткинском (28 т, 9,5%). Предельный возраст судака равен 15+ годам в первом водоёме, и 16+ во втором. В том и другом водоёме в младших возрастах доля самцов выше, чем самок, в возрасте 6+ и старше возрастает

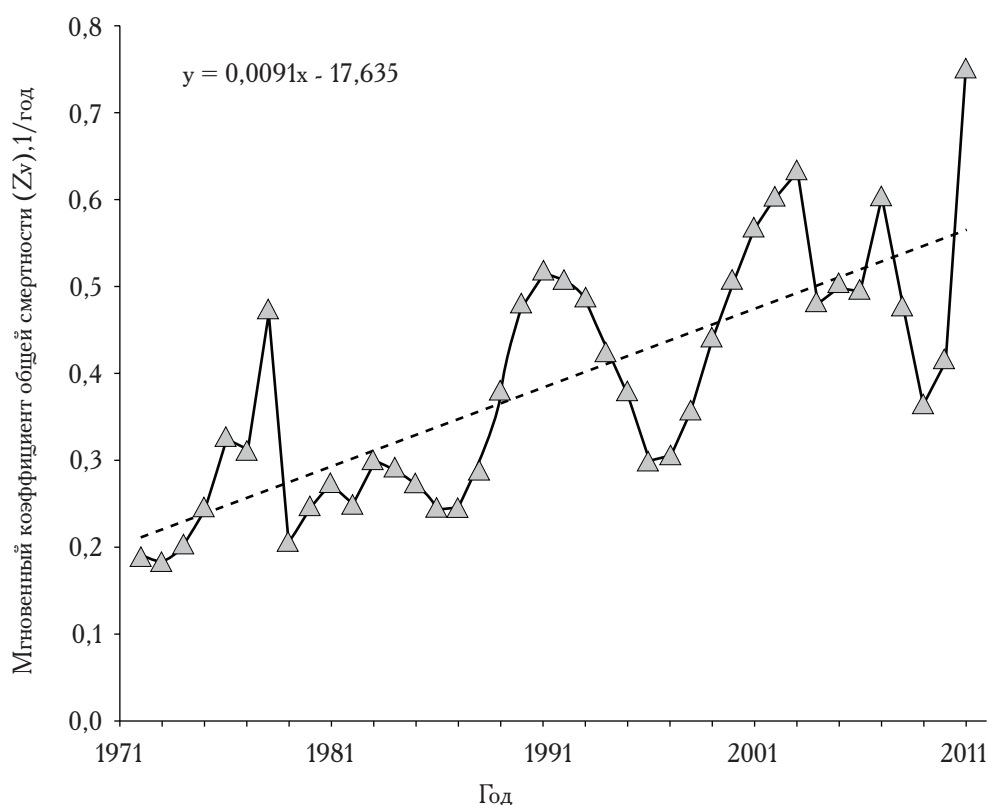


Рис. 3. Многолетняя динамика коэффициентов смертности леща в Камском водохранилище

доля самок. Возраст массового полового созревания самок равен 5+ в Камском и 4+ в Воткинском.

Возрастное распределение значений коэффициентов смертности судака в Камском водохранилище обнаружило два пика: первый пришелся на возраст 8 лет, второй — на 10 (рис. 4). Анализ данных о темпах созревания рыб и селективности ставных сетей, применяемых для лова судака, показал, что первое увеличение Z_v может быть объяснено посленерестовым стрессом и в наибольшей мере относится к естественной смертности, тогда как последующий рост Z_v обусловлен воздействием селективных орудий лова и большей частью должен быть отнесен на счёт промысловой смертности.

Анализ распределения темпов роста коэффициента общей смертности судака по периодам промысла свидетельствует об увеличении Z_v на протяжении последних трёх десятилетий (рис. 5). Высокий рост данного коэффициента наблюдался в начальной фазе формирования популяции, когда численность судака в водо-

хранилище была низка. К первой половине 1980-х гг. Z_v снизился, что было обусловлено ростом численности судака в водохранилище и слабым освоением запасов промыслом в условиях реорганизации производственной базы Пермского рыбокомбината в те годы [Кости-

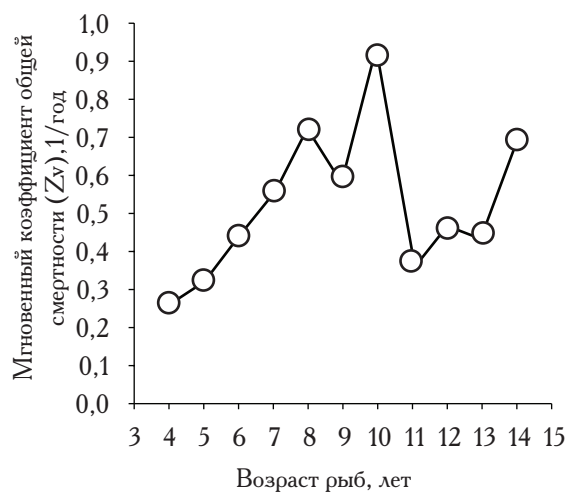


Рис. 4. Возрастная динамика мгновенного коэффициента общей смертности судака в Камском водохранилище (для периода 1979–2011 гг.)

цын, 1992, 1995]. Впоследствии коэффициенты смертности судака существенно колебались по годам, при этом наблюдалось увеличение амплитуды колебаний в последние десятилетия в зависимости от численности поколений и применяемой на водоёме промысловой базы (рис. 5).

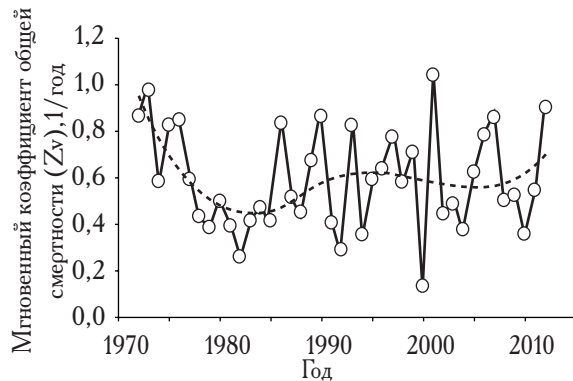


Рис. 5. Динамика темпов смертности судака в Камском водохранилище

В Воткинском водохранилище при анализе возрастного распределения темпов смертности судака в средней части возрастного ряда обнаружился пик, приходящийся на 7–8 лет, которые являются модальными возрастными группами в промысловых уловах (рис. 6).

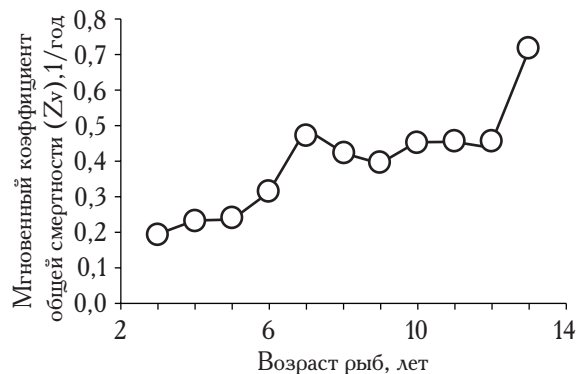


Рис. 6. Возрастная динамика мгновенного коэффициента общей смертности судака в Воткинском водохранилище

Щука (*Esox lucius*) — хищник прибрежной зоны, давший вспышку численности на начальных этапах формирования камских водохранилищ, которая проявилась в меньшей степени в Воткинском (уловы щуки достигали

150 т на 5-м году после затопления, доля в общем вылове 46%), чем в других водохранилищах, в том числе в Камском, где максимальный улов щуки получен на 4-м году после затопления (394,9 т, 64,6% общего вылова).

Предельный возраст щуки в Камском водохранилище равен 17 годам, в Воткинском — 15 лет, длина 108 см, вес — 12,5 кг. Самцы созревают на 3-м году жизни по достижении длины свыше 30 см, самки — на год позднее. Самцы щуки по численности преобладают в младших возрастах (2+ — 3+), составляя 52,4–52,9% от всех рыб в Воткинском, самки щуки обычно крупнее самцов, преобладают в популяции в возрасте 4+ и старше (50,5% и более).

При анализе возрастного распределения коэффициентов смертности щуки обнаружен пик, приходящийся на модальные возрастные группы в уловах (4–7 лет). В более старших возрастах, когда воздействие орудий лова на рыб ослабевает, происходит некоторое снижение темпов смертности, а их увеличение вновь наблюдается в самых старших возрастных группах — уже под воздействием естественных причин (рис. 7).

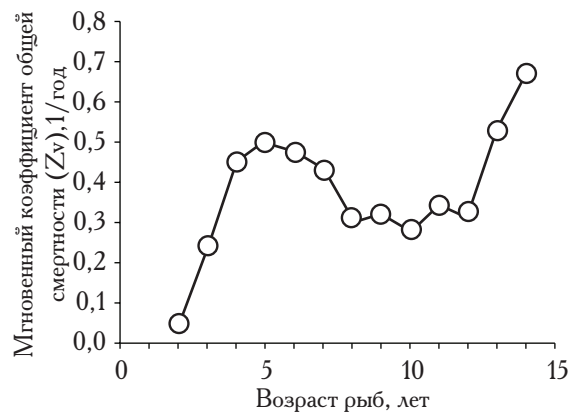


Рис. 7. Возрастная динамика мгновенного коэффициента общей смертности щуки в Камском водохранилище

В Воткинском водохранилище наблюдается аналогичное распределение коэффициентов смертности у щуки с увеличением возраста, с тем отличием, что максимум кривой приурочен к более старшим возрастам (6–8 лет) (рис. 8), что обусловлено применением при промысле расширенного набора сетей по ячее

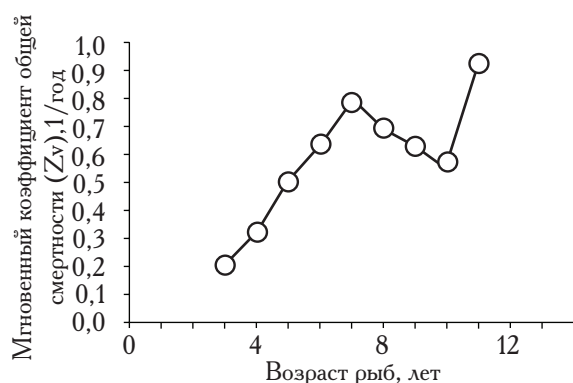


Рис. 8. Возрастная динамика мгновенного коэффициента смертности щуки в Воткинском водохранилище

(на лову используются как крупноячейные, так и мелкоячейные сети). Максимум значений Z_v приходится на возраст 7 лет, в котором рыбы в наибольшей степени представлены в сетных уловах. К 10 годам происходит снижение темпов смертности и их последующий рост в самых старших возрастах под влиянием естественной смертности.

Синец (*Abramis ballerus*) — единственный в камских водохранилищах облигатный планктофаг рода *Abramis*. Предельный возраст синца в Камском водохранилище равен 14+, длина — 35 см, масса — 720 г и более. Возраст массового полового созревания синца в последние десятилетия снизился и сейчас приходится на 4–5 лет. Максимальный улов составлял 23,1 т (1993 г.), доля в уловах достигала 6,6% (2000 г.). Синец при промысле

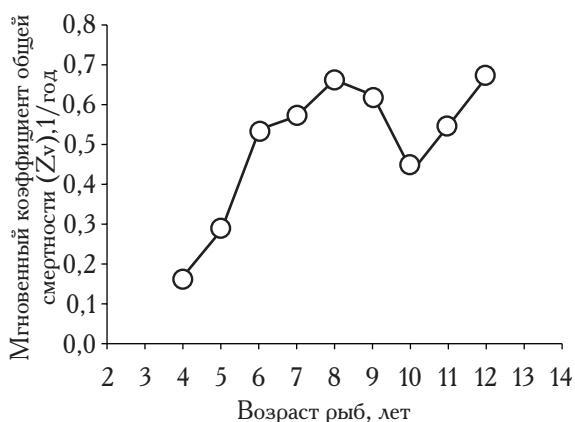


Рис. 9. Возрастная динамика мгновенного коэффициента смертности синца в Камском водохранилище (для периода 1979–2011 гг.)

изымается ставными сетями с ячейей 36–45 мм, основу уловов составляют 5–9-годовики.

Анализ возрастного распределения коэффициентов смертности синца (рис. 9) свидетельствует о наличии отчетливо выраженного максимума, приходящегося на возрастные группы 6–9 лет, которые являются модальными в промысловых орудиях лова. В возрасте 10 лет происходит снижение Z_v и последующее его увеличение в самых старших возрастах под воздействием естественных причин.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние селективных свойств орудий лова на структуру облавливаемых популяций рыб ранее исследовано на эмпирическом уровне [Никольский, 1958, 1961, 1975; Пушкин, 1963; Борисов, 1978 и др.], а также при моделировании динамики эксплуатируемого стада [Трещев, 1974; Шибаев, 1986, 2007 и др.]. В то же время в литературе практически отсутствуют факты о непосредственном влиянии селективного промысла на характер смертности рыб в эксплуатируемых популяциях и изменения коэффициентов смертности в возрастном и многолетнем аспектах.

Как оказалось на примере камских популяций, при продолжительном использовании однотипного набора орудий лова промысел может оказывать существенное влияние на структуру популяций рыб и в конечном итоге на коэффициенты смертности, обуславливая их повышение в интенсивно облавливаемых возрастных группах.

Подводя итоги анализа возрастного распределения коэффициентов смертности, следует сделать вывод о более интенсивном влиянии селективных свойств орудий лова на популяции в Камском водохранилище по сравнению с Воткинским. Главным образом это обусловлено узким ассортиментом применяемых орудий лова (по ячейе) на первом водоеме, высокой интенсивностью промысла, низкими темпами роста и созревания рыб, а также более длинным возрастным рядом популяций.

Коэффициенты смертности в популяциях варьируют по периодам промысла, причём у леща и судака обнаружен циклический характер временной динамики Z_v , что само по себе может указывать на рост интенсивности промысла. В целом у основных видов проя-

вилась тенденция увеличения коэффициентов смертности в последние десятилетия, что связано с развитием рыболовства.

Коэффициенты смертности в эксплуатируемых популяциях варьируют в зависимости от величины применяемой промысловой нагрузки и флуктуаций численности поколений. Анализ изменений коэффициентов смертности у леща, судака и щуки по периодам промысла свидетельствует о том, что наиболее высокие значения Z_V приходились на фазу падения численности популяции, в то время как наиболее низкие — на фазы роста и популяционного максимума.

Выявленный характер динамики смертности в некоторых случаях позволяет произвести оценку естественной смертности в эксплуатируемых возрастах. В тех случаях, когда известно, что повышение темпов смертности обусловлено селективными свойствами применяемых орудий лова, путём экстраполяции значений коэффициентов можно ориентировочно оценить уровень естественной смертности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. В популяциях рыб камских водохранилищ, подверженных селективному сетному лову, происходит повышение коэффициентов смертности в старших возрастах. Селективность промысла, при продолжительном использовании однотипных орудий лова, оказывает влияние на структуру популяций рыб и на коэффициенты смертности, в наибольшей степени обуславливая повышение Z_V в интенсивно эксплуатируемых возрастных группах.

В последние десятилетия среди коммерческих видов рыб наблюдается тенденция роста коэффициентов смертности, что обусловлено увеличением количества рыбаков и сетей на водоёме. Рост рыболовных усилий обуславливает циклический характер динамики Z_V , что отчётливо прослеживается на примере леща и судака.

При резких колебаниях популяции по периодам промысла наблюдается увеличение Z_V в фазах снижения численности, и уменьшение коэффициента смертности в фазах роста численности промыслового стада.

Мгновенный коэффициент общей смертности, рассчитанный на основе виртуальных численностей (Z_V), приемлемо описывает динамику смертности в возрастном и многолетнем аспектах в том случае, если промысел на водо-

ёме достаточно интенсивен. Сравнение оценок коэффициентов смертности, полученных на основе виртуальной и фактической численностей, определённых траловым учётом, показало их близкое соответствие для модальных возрастных групп.

Характеристика Z_V может применяться в практических целях при исследовании популяций, в которых промысловая убыль является существенной.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабаян В.К. 2000. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). М.: Изд-во ВНИРО. 192 с.
- Бабаян В.К., Булгакова Т.И., Бородин Р.Г., Ефимов Ю.Н. 1984. Применение математических методов и моделей для оценки запасов рыб. Методические рекомендации. М.: Изд-во ВНИРО. 155 с.
- Баранов Ф.И. 1918. К вопросу о биологических обоснованиях рыбного хозяйства // Изв. отд. рыбоводн. и научн. — пром. иссл. 1 (2). С. 84–128.
- Бивертон Р., Холт С. 1969. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищевая промышленность. 248 с.
- Бойко Е.Г. 1964. К оценке естественной смертности азовского судака // Тр. ВНИРО. Т. 50. С. 143–161.
- Борисов В.М. 1978. Селекционное влияние промысла на структуру популяции длинноцикловых рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 18. Вып. 6. С. 1010–1019.
- Булгакова Т.И. 2009. Регулирование многовидового рыболовства на основе математического моделирования. М.: Изд-во ВНИРО. 252 с.
- Васильев Д.А. 2001. Когортные модели и анализ промысловых биоресурсов при дефиците информационного обеспечения. М.: Изд-во ВНИРО. 110 с.
- Гулин В.В. 1969. Половая дифференциация коэффициентов естественной смертности и соотношение половозрелых самцов и самок в различных возрастных группах промыслового стада рыб // Изв. ГосНИОРХ. Т. 65. С. 71.
- Гулин В.В. 1971. Теоретическое обоснование и практическая разработка методов оценки общей, промысловой и естественной смертности у рыб // Изв. ГосНИОРХ. Вып. 73. С. 239–251.
- Державин А.Н. 1922. Севрюга *Acipenser stellatus*: биологический очерк // Изв. Бакинск. ихтиол. лабор. Т. 1. 393 с.
- Засосов А.В. 1970. Теоретические основы рыболовства. М.: Пищевая промышленность. 291 с.
- Зиновьев Е.А., Мандрица С.А. 2003. Методы исследования пресноводных рыб. Пермь: Пермский ун-т. 113 с.

- Зыков Л.А. 2005. Биоэкологические аспекты теории естественной смертности рыб. Астрахань: Изд-во Астр. ун-та. 373 с.
- Костицын В.Г. 1992. Оценка запаса и промысловой эксплуатации леща в Камском водохранилище // Биологические ресурсы камских водохранилищ и их использование. Межвуз. сб. научн. тр. Пермь: Пермский ун-т. С. 54–67.
- Костицын В.Г. 1995. Оценка темпов естественной смертности в эксплуатируемой популяции леща *Abramis brama* с нестабильным уровнем пополнения // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 5. С. 586.
- Костицын В.Г. 2001. Влияние плавного лова на рыбные запасы и его регламентирование в фазе снижения численности // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Пермь: Пермский ун-т. С. 73–77.
- Малкин Е.М. 1983. Эмпирический анализ основных теоретических методов оценки смертности рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 23. Вып. 3. С. 381–395.
- Никольский Г.В. 1958. О влиянии вылова на структуру популяции промысловой рыбы // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 1. С. 41–56.
- Никольский Г.В. 1961. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяции и свойства особей облавливаемого стада промысловой рыбы // Тр. Совещания по динамике численности рыб. С. 21–23.
- Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука. 376 с.
- Никольский Г.В. 1975. О генетических аспектах селективности рыболовства // Вопросы биологии. Томск: Изд-во Томского ун-та. С. 65–70.
- Печников А.С. 1989. Анализ метода П.В. Тюрина для определения коэффициентов смертности промысловых рыб и возможности его формализации // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Вып. 291. С. 28–43.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность. 375 с.
- Пушкин Ю.А. 1963. О селективном действии на рыбу ставных сетей в условиях Камского водохранилища // Изв. ЕНИ. Пермь: Пермский ун-т. Т. 14. Вып. 6. С. 115–118.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность. 408 с.
- Северцов С.А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.: Изд-во АН СССР. 315 с.
- Тереженко К.К. 1917. Лещ (*Abramis brama*, L.) Каспийско-Волжского региона, его промысел и биология // Тр. Астрах. ихтиол. лабор, 4 (2). С. 1–159.
- Третьяк В.И. 2000. Моделирование мгновенных коэффициентов естественной смертности рыб в зависимости от возраста (на примере северо-восточной арктической трески *Gadus morhua*, L.). Автореф. дисс. канд. биол. наук. Мурманск: ВНИРО. 18 с.
- Трещев А.И. 1974. Научные основы селективного рыболовства. М.: Пищевая промышленность. 448 с.
- Тюрин П.В. 1972. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. Т. 71. С. 71–127.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. 164 с.
- Шибяев С.В. 2007. Промысловая ихтиология. СПб: Проспект науки. 400 с.
- Beverton R.J.H., Holt S.J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations // Fish. Invest. London. Ser. II. 19. 533 p.
- Chen S., Watanabe S. 1989. Age Dependence of Natural Mortality Coefficient in Fish Populations Dynamics // Nippon Suisan Gakkaishi. № 55. P. 205–208.
- Fry F.E.J. 1949. Statistics of a Lake Trout Fishery // Biometrics. № 5. P. 27–67.
- Jensen A.L. 1996. Beverton and Holt Life History Invariants Result from Optimal Tradeoff of Reproduction and Survival // Can. J. Fish. Aquat. Sci. № 53. P. 820–822.
- Gunderson D.R. 1980. Using rK Selection Theory to Predict Natural Mortality // Can. J. Fish. Aquat. Sci. № 37. P. 2266–2271.
- Murphy G.I. 1965. A Solution of the Catch Equation // J. Fish. Res. Board Can. № 22 (1). P. 191–202.
- Pauly D. 1980. On the Interrelationships between Natural Mortality, Growth Parameters, and Mean Environmental Temperature in 175 Fish Stocks // J. Cons. Int. Explor. Mer. № 39. P. 175–192.
- Peterson I., Wroblewski J.S. 1984. Mortality Rate of Fishes in the Pelagic Ecosystem // Can. J. Fish. Aquat. Sci. № 41. P. 1117–1120.
- Pope J.G. 1972. An Investigation of the Accuracy of Virtual Population Analysis Using Cohort Analysis // ICNAF, Res. Bull. V. 9. P. 65–74.
- Schumacher A. 1970. Bestimmung der fischereilichen Sterblichkeit beim Kabeljaubenstand vor Westgronland // Ber. Dtsch. Komm. Meereaforsch. 21 (1–4). P. 284–259.

Assessment of the Dynamics of Fish Mortality in Exploited Populations (Cases of Selective Fisheries)

V. G. Kostitsyn

Perm department «GosNIORKh» (Perm)
e-mail: kostitsyn.vg@gmail.com

Dynamics of mortality estimates in fish populations exposed to selective fishing netting (Kama and Votkinsk reservoirs) is analysed. It is found that mortality rates increase in middle and older age groups which are fished most strongly. On the example of a population for which there are estimates of absolute abundance (bream), near correspondence of mortality rates obtained on the basis of absolute abundance and by virtual calculations for modal age groups is demonstrated.

Key words: fish, populations, reservoirs, fishing, mortality, selectivity.