

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 597-152.6:597.553.2

ИЗУЧЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ СМЕРТНОСТИ У МУКСУНА И ПЕЛЯДИ р. ОБЬ ПУТЕМ ПОСТРОЕНИЯ ЗАВИСИМОСТЕЙ УБЫЛИ ЧИСЛЕННОСТИ ГЕНЕРАЦИЙ

© 2023 г. А. К. Матковский*

Тюменский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,
Тюмень, Россия

*e-mail: Matkovskiy@gosrc.ru

Поступила в редакцию 11.10.2021 г.

После доработки 08.11.2022 г.

Принята к публикации 14.11.2022 г.

Показана возможность определения естественной смертности рыб на примере муксуна и пеляди р. Обь путем построения зависимостей убыли численности генераций. Подтверждено, что динамика смертности имеет U-образный вид. Минимальные значения смертности приходятся на возраст, когда половой зрелости достигает >65% особей. Показано влияние на естественную смертность различных природных и антропогенных факторов. Отмечено, что периодически возникающий дефицит растворенного в воде кислорода оказывает существенное влияние на зимующую ихтиофауну в южной части Обской губы. Зарегистрировано увеличение смертности в периоды миграций рыб, что может служить одним из критериев периодичности нереста сегов. Установлено, что многочисленные поколения благоприятных лет нагула и воспроизводства отличаются более высокой выживаемостью особей.

Ключевые слова: численность, естественная смертность, генерация, выживаемость, популяция

DOI: 10.31857/S0320965223030154, **EDN:** POEWTT

ВВЕДЕНИЕ

Определение естественной смертности рыб имеет особое значение в сырьевых исследованиях. Без знания этого показателя нельзя точно рассчитать численность рыб, понять, что происходит с популяцией и как рационально использовать биоресурс (Тюрин, 1962).

До недавнего времени запасы сеговых рыб в Обь-Иртышском бассейне занимали одно из ведущих мест в мире. Однако в результате чрезмерного промысла, загрязнения, ухудшения условий нагула и воспроизводства численность этих видов стала сокращаться (Решетников и др., 2011; Тяп-тирдянов, 2016; Матковский, 2019а). Восстановление биоресурсов требует знаний особенностей функционирования популяций, что невозможно без изучения естественной смертности.

К сожалению, до настоящего времени надежные методы определения естественной смертности отсутствуют. Целый ряд методов (Колесник, 1970; Alverson, Carney, 1975; Pauly, 1980; Hoenig, 1983; Jensen, 1996; Then et al., 2015) для генерации

дают лишь единственную ее оценку. Чаще всего авторы определяют смертность для возраста наступления половой зрелости (Бевертон, Холт, 1958; Рихтер, Ефанов, 1977). Между тем, смертность в онтогенезе довольно существенно меняется, в том числе и в разрезе разных генераций (Pope et al., 2021). Мнения ученых по характеру функций, описывающих эту динамику, также различаются. Одни (Тюрин, 1962, 1972; Гулин, 1971; Зыков, Слепокуров, 1982; Третьяк, 1984; Gunderson, Dygert, 1988) предлагают использовать параболическую зависимость, другие (Peterson, Wroblewski, 1984; Chen, Watanabe, 1989; Lorenzen, 1996) – степенную. Поскольку результаты, полученные разными методами, могут существенно различаться, то неслучайно отдельные авторы (Ильин и др., 2013; Then et al., 2015) в когортных моделях используют некие усредненные величины. В связи с этим, актуальным становится получение значений смертности из зависимостей убыли генераций (Матковский, 2019б). Ранее предлагалось аппроксимировать текущие значения естественной смертности для нескольких возрастов, если эта информация достаточно надежна (Булгакова, Ефимов, 1982).

Сокращения: *lim* – пределы изменчивости; $A \pm m$ – средняя и ее ошибка, *t*-критерий – критерий Стьюдента; *p* – уровень значимости.

Цель работы – анализ зависимости естественной смертности от различных факторов у муксуна (*Coregonus muksun* Pallas) и пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) р. Обь. Для этого необходима апробация ранее рассмотренного подхода к определению естественной смертности (Матковский, 2019б), изучение изменения естественной смертности под воздействием заморных явлений и браконьерского вылова, а также анализ видовых и возрастных особенностей естественной смертности и сравнение смертности у разных по численности генераций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения естественной смертности строили зависимости убыли численности генераций муксуна и пеляди. В качестве отдельных реперных точек использовали возрастные группы, по которым существующими методами можно наиболее точно рассчитать численность. Расчеты проводили для возрастов максимальной продуктивности, наибольшего и последнего улова с учетом максимальной продолжительности жизни вида.

В возрасте максимальной продуктивности численность рассчитывали по уравнению Ф.И. Баранова (1918). При этом показатель общей смертности определяли по методу Бевертон и Холта (1958), естественной смертности – через удельную скорость роста массы с использованием метода Алверсона–Карни (Князев, Крохалевский, 1995; Князев, 2014; Матковский, 2014).

$$N_i = \frac{C_i Z_i}{F_i (1 - e^{-Z_i t})},$$

где N_i – численность генерации на начало года i , экз.; C_i – улов из той же генерации в i -й год, экз.; Z_i – мгновенный коэффициент общей смертности генерации в i -й год, 1/год; F_i – мгновенный коэффициент промысловой смертности генерации в i -й год, 1/год; t – временной интервал в долях года.

$$Z = \frac{K(L_\infty - l_{cp})}{l_{cp} - l_{min}},$$

где K , L_∞ – коэффициент роста и предельная длина рыб в уравнении Берталанфи; l_{min} – длина рыбы наименьшей размерной группы, полностью представленной в уловах; l_{cp} – средняя длина выловленных рыб, размер которых больше l_{min} .

Численность в возрасте максимального улова определяли по вероятностной когортной модели (Матковский, 2014, 2019в).

$$N_i = V_i + V_{i+1}(1 - P_{i+2}) + \dots + V_{k-1}(1 - P_k) + C_k + n_{mk+j},$$

где V_i – виртуальная численность генерации в i -й год, экз.; P_i – вероятность гибели от промысла в i -й год; n_{mk+j} – гибель рыб от естественных причин после года k за j последующих лет жизни генерации, экз.

$$P_i = \frac{C_i}{N_i}; \quad V_i = \sum_{j=i}^k C_j; \quad n_{mk+j} = N_k - C_k - n_{mk}.$$

Принимали допущение, что коэффициент промысловой смертности в год k равен 0.33, а $n_{mk} = C_k$. Данное допущение не оказывало существенного влияния на определяемые значения численности в возрастах максимального улова.

Стартовое значение численности для определения показателя P в возрасте максимального улова генерации рассчитывали методом восстановления запаса (Матковский, 2001, 2006)

$$N_j = \sum_{i=j}^{j+x-1} V_i,$$

где x – возраст, с которого происходит устойчивое снижение улова, годы.

Для последней возрастной группы в улове численность рассчитывали, исходя из среднего коэффициента вылова, установленного по другим возрастным классам для расчетного года. В возрасте максимальной продолжительности жизни особей популяции численность генерации приравнивали к единице. Данную точку использовали только для муксуна, как вида с длинным жизненным циклом.

Таким образом, входной информацией для расчета численности рыб служили данные по уловам, росту и размерно-возрастной структуре популяций.

Расчетные значения численности муксуна наилучшим образом аппроксимировались полиномиальным уравнением, а у пеляди – степенным. Уравнения имели вид:

$$y = -dx^3 + cx^2 - bx + a; \quad y = ax^{-b},$$

где y – численность рыб, тыс. экз.; a , b , c , d – коэффициенты; x – возраст, годы.

Коэффициенты уравнений представлены в табл. 1.

На основе полученных зависимостей динамики численности генераций рассчитывали коэффициенты смертности.

$$Z_i = -\ln\left(\frac{N_{i+1}}{N_i}\right), \quad \varphi_{Zi} = 1 - e^{-Z_i t},$$

где φ_{Zi} – действительный коэффициент общей смертности генерации в i -й год, доли;

$$\varphi_{Fi} = \frac{C_i}{N_i},$$

Таблица 1. Коэффициенты уравнений для расчета численности муксуна (*Coregonus muksun* Pallas) и пеляди (*Coregonus peled* Gmelin)

Год рождения генерации	Коэффициент				R ²
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	
Муксун					
1996	3920.7	608.38	31.725	0.5588	0.999
1997	3327.8	516.60	27.842	0.5273	0.997
1998	4012.8	686.76	40.702	0.8351	0.993
1999	4671.6	831.81	51.131	1.0816	0.984
2000	5263.2	943.90	57.907	1.2117	0.994
Пелядь					
1998	3000000	4.634	–	–	0.986
1999	516763	2.999	–	–	0.990
2000	2000000	3.897	–	–	0.984
2001	6000000	4.916	–	–	0.953
2002	3000000	4.459	–	–	0.997

Примечание. “–” – коэффициент отсутствует. R – коэффициент детерминации.

где φ_{Fi} – действительный коэффициент промысловой смертности генерации в *i*-й год, доли;

$$\varphi_{Mi} = \varphi_{Zi} - \varphi_{Fi}$$

где φ_{Mi} – действительный коэффициент естественной смертности генерации в *i*-й год, доли;

$$M_i = \frac{\varphi_{Mi} Z_i}{\varphi_{Zi}}$$

где M_i – мгновенный коэффициент естественной смертности генерации в год *i*.

Объем выборки пеляди за период 1994–2017 гг. был 1750 экз., муксуна за период 1994–2015 гг. – 3618 экз.

Предельный возраст рассчитывали по зависимости между промысловой длиной и возрастом (Зыков, 2005). При этом предельную длину определяли по уравнению Бергаланфи.

Для построения зависимостей между длиной и возрастом рыб наряду с данными натурных измерений использовали сведения из различных литературных источников по предельным размерам рыб в Обском бассейне. В частности, для пеляди – 54 см, 2700 г и 15 лет (Бурмакин, 1953), для муксуна – 67 см, 6000 г и 22 года соответственно (Чаликов, 1931).

Перерасчет действительных коэффициентов естественной смертности, определенных методами П.В. Тюрина (1962) и Л.А. Зыкова, В.А. Слепокурова (1982), в мгновенные значения осуществлялся через соотношение коэффициентов (Матковский, 2014)

$$M = \frac{\varphi_M Z}{\varphi_Z}$$

Увеличение естественной смертности у пеляди от замора 2007 г. определяли разницей между естественной смертностью в год замора и ее среднегодовым значением за 2002–2006 и 2008–2011 гг.

Для понимания связи естественной смертности с возрастом достижения половой зрелости анализировали данные по состоянию гонад с апреля по июнь. Принимали, что к повторно созревающим относились рыбы, имеющие стадии зрелости гонад II–III и III (Крохалевский, 1983). По пеляди использовали материал за 2003 г. и 2007–2010 гг., по муксуну – 2000–2010 гг.

Сравнительный анализ естественной смертности, рассчитанной разными методами, проводили на примере 4-годовалых особей пеляди и 9-годовалых особей муксуна. По методу (Jensen, 1996) первый расчет выполнен по уравнению $M = 1.5K$, второй – по уравнению: $M = 1.65/t_m$, где t_m – возраст массовой половой зрелости (50%). Соответственно, по методу (Then et al., 2015): $M = 4.899t_{\max}^{-0.916}$ и $M = 4.118K^{0.73}L_{\infty}^{-0.33}$, где t_{\max} – продолжительность жизни.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Возрастную динамику наблюдаемой численности различных поколений пеляди 1998–2002 г.р. и муксуна 1996–2000 г.р. оценивали на основе уравнений аппроксимации (табл. 1).

У пеляди и муксуна прослеживается общая тенденция снижения относительной убыли рыб от малочисленных к более многочисленным генерациям. U-образный характер динамики кривой

Таблица 2. Достоверность различий действительного коэффициента естественной смертности у малочисленных и многочисленных поколений муксуна и пеляди

Возраст рыб, лет	Малочисленные поколения		Многочисленные поколения		<i>n</i>	<i>t</i> -критерий	<i>p</i>
	min–max	$A \pm m$	min–max	$A \pm m$			
Муксун							
5	0.34–0.40	0.375 ± 0.008	0.30–0.33	0.315 ± 0.005	11	5.43	0.001
6	0.21–0.25	0.238 ± 0.006	0.18–0.20	0.188 ± 0.003	11	6.07	0.001
7	0.20–0.27	0.244 ± 0.011	0.19–0.21	0.198 ± 0.003	11	3.26	0.009
8	0.19–0.28	0.231 ± 0.017	0.19–0.21	0.199 ± 0.002	11	1.55	0.144
9	0.18–0.30	0.231 ± 0.017	0.17–0.19	0.187 ± 0.004	11	2.07	0.065
10	0.16–0.25	0.189 ± 0.012	0.18–0.22	0.193 ± 0.008	11	0.26	0.771
11	0.25–0.38	0.324 ± 0.016	0.15–0.27	0.208 ± 0.020	11	4.06	0.003
12	0.35–0.70	0.547 ± 0.047	0.17–0.32	0.263 ± 0.024	11	4.60	0.001
13	0.41–0.70	0.539 ± 0.044	0.28–0.41	0.343 ± 0.022	11	3.37	0.008
14	0.45–0.63	0.523 ± 0.027	0.36–0.48	0.453 ± 0.033	11	1.48	0.168
15	0.47–0.71	0.525 ± 0.034	0.39–0.61	0.548 ± 0.060	10	0.31	0.772
В целом		0.360 ± 0.019		0.277 ± 0.017	120	2.45	0.012
Пелядь							
4	0.19–0.45	0.336 ± 0.042	0.28–0.51	0.370 ± 0.045	10	0.51	0.631
5	0.20–0.62	0.396 ± 0.071	0.29–0.38	0.311 ± 0.020	10	0.94	0.394
6	0.18–0.65	0.382 ± 0.068	0.13–0.24	0.194 ± 0.025	10	2.14	0.069
7	0.16–0.46	0.324 ± 0.047	0.11–0.32	0.219 ± 0.040	10	1.53	0.172
8	0.27–0.45	0.384 ± 0.030	0.10–0.36	0.238 ± 0.049	10	2.71	0.027
9	0.30–0.54	0.424 ± 0.037	0.17–0.28	0.220 ± 0.023	10	4.02	0.004
В целом		0.374 ± 0.020		0.257 ± 0.017	60	3.97	0.001

Примечание. *n* – лет.

смертности наиболее отчетлив у пеляди (рис. 1), как более короткоциклового вида, для муксуна этот эффект менее выражен (рис. 2). Однако, если сравнить многочисленное поколение муксуна для многоводного 1994 г. с малочисленным поколением маловодного 2004 г., то эти различия становятся более явными (рис. 3). Естественная смертность у многочисленных (1989, 1991–1994 г.р.) и малочисленных (1997, 1998, 2001–2004 г.р.) поколений достоверно различается в ряде возрастных групп (табл. 2). При этом численность 5-годовалых рыб у многочисленных генераций варьировала в пределах 1912–2549 тыс. экз., у малочисленных – 240–1398 тыс. экз.

У пеляди, в отличие от муксуна, отмечали заметное увеличение смертности в 2007 г., когда в Обской губе от зимнего замора погибло 9.7 тыс. т рыбы (Матковский и др., 2008). Основные места зимовки муксуна расположены в более северной части губы, где заморные процессы менее выражены. Поэтому результаты расчетов подтвердили, что замор 2007 г. сильнее сказался на численности пеляди. У всех анализируемых генераций пеля-

ди, за исключением 1998 г.р., в 2007 г. зарегистрирован всплеск увеличения смертности (табл. 3), нарушающий ее общую динамику. В наибольшей степени он прослеживался у поколений 2000–2001 г.р., которые после нереста или его пропуска зимовали в губе. В год замора смертность в отдельных возрастных группах возросла в 1.5–2.7 раза. В результате была утрачена ихтиомасса в 219 т (8.4%), аналогично снизилась и промысловая численность пеляди (табл. 3). Ранее по методу прямого учета данную потерю оценивали в размере 523 т (Матковский и др., 2008).

У пеляди, как и у муксуна, многочисленные генерации имели более низкую смертность (табл. 2). При этом в качестве таковых использовали поколения 1987–1989 и 1993 г.р. с численностью 4-годовалых особей равной 9355–15450 тыс. экз., а в качестве малочисленных поколений – 2002, 2003, 2006–2009 г.р. с численностью 1768–3732 тыс. экз.

Минимальные значения естественной смертности у пеляди и муксуна приходились на 4–7-годовалых и 9–12-годовалых особей соответственно, когда ~65–90% рыб находилось в состоянии

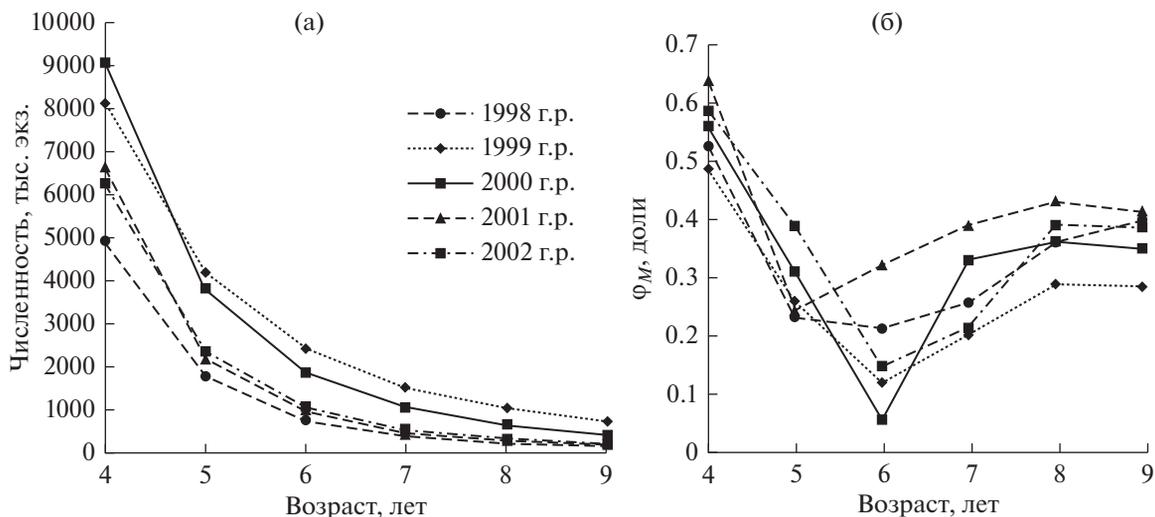


Рис. 1. Расчетные значения численности (а) и естественной смертности (б) отдельных поколений пеляди.

повторного созревания (табл. 4, табл. 5). При этом в период массового достижения половой зрелости (в возрасте четырех лет и восьми-девяти лет) смертность была на сравнительно высоком уровне (рис. 1, рис. 2, рис. 3б), особенно у пеляди.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные по оценке влияния замора на зимовальные скопления муксуна и пеляди в Обской губе свидетельствуют о допустимости использования рассматриваемого подхода для изучения естественной смертности рыб. Результаты подтвердили более существенное влияние замора на зимовальные скопления пеляди. Отмечаемое современное сокращение численности муксуна почти не связано с заморными явлениями в Обской губе. Исходя из зимнего распределения рыбы в губе, губительному воздействию заморы подвержены в основном ерш, корюшка, налим,

ряпушка, пелядь, а также молодь сига-пыжьяна, чира и муксуна, но, как показано далее, влияние на молодь рыб снижения растворенного в воде кислорода минимально.

Полученные данные (табл. 3) подтверждают разную восприимчивость разновозрастных рыб к дефициту растворенного в воде кислорода. Чем крупнее рыба, тем она чувствительнее к воздей-

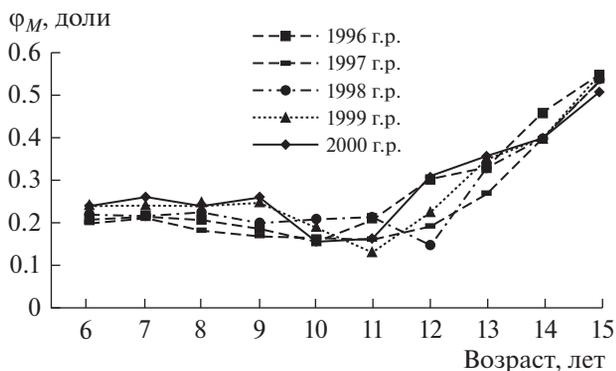


Рис. 2. Расчетные значения естественной смертности отдельных поколений муксуна.

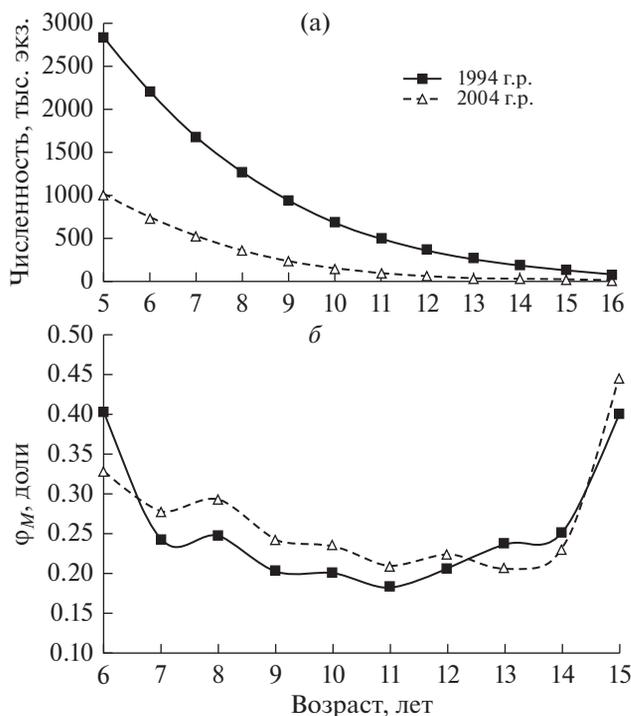


Рис. 3. Динамика численности (а) и естественной смертности (б) многочисленной (1994 г.р.) и малочисленной (2004 г.р.) генераций муксуна.

Таблица 3. Определение увеличения годового коэффициента естественной смертности (ГКЕС) и расчет потери ихтиомассы пеляди в результате замора в Обской губе в 2007 г.

Показатель	Возраст, лет						Итого
	4	5	6	7	8	9	
Смертность без замора*	0.56	0.25	0.12	0.25	0.37	0.35	
Смертность при заморе	0.61	0.38	0.31	0.32	0.27	0.39	
Величина увеличения (ГКЕС)	0.05	0.13	0.19	0.06	0.00	0.04	
Увеличение ГКЕС, %	9.71	52.75	168.11	25.24	0.00	11.97	
Численность рыб, тыс. экз.	2901	2293	897	1017	1011	114	8233
Число погибших рыб, тыс. экз.	157	299	173	65	0	5	699
Средняя масса особи, кг	0.247	0.311	0.348	0.381	0.417	0.445	
Ихтиомасса, т	717	714	312	387	422	51	2602
Потеря ихтиомассы, т	39	93	60	25	0	2	219
Убыль численности, %	5.40	13.06	19.33	6.37	0.00	4.13	8.42

* 2002–2006 гг., 2008–2011 гг.

Таблица 4. Процент неполовозрелых, впервые и повторно созревающих особей (в %) обской пеляди

Характеристика особей	Возраст, лет							
	2	3	4	5	6	7	8	9
Неполовозрелые	40.0	2.5	0.9	0.6	0.5	0.0	0.0	0.0
Впервые созревающие	60.0	24.1	18.0	13.3	10.7	9.7	7.7	0.0
Повторно созревающие	0.0	73.4	81.0	86.2	88.8	90.3	92.3	100.0
<i>n</i> , экз.	5	79	211	347	197	62	13	2

Примечание. Здесь и в табл. 5 *n* – количество особей

ствию замора (Семенченко, Смешливая, 2017), в наших расчетах исключением были лишь особи 7–9-годовалого возраста, что, по-видимому, связано с относительно невысокой их численностью в Обской губе, поскольку значительная часть производителей пеляди после нереста остается зимовать в реке (Венглинский и др., 1979). Исходя из динамики естественной смертности, можно предположить, что к концу своего жизненного цикла полупроходная пелядь в значительной мере переходит к жилному образу жизни. Однако этот аспект биологии требует дальнейшего изучения.

В целом гибель пеляди от заморов не превышает 20% численности, в отдельных генерациях (табл. 3), и хотя эта величина существенна, ее нельзя считать критичной для восстановления численности вида. При такой гибели относительно короткоциклового вида способен сравнительно быстро восстанавливаться. На примере пеляди становится очевидным, что наличие различных экологических форм и пространственное разобщение мест зимовки способствуют не только более эффективному воспроизводству и использованию кормовой базы водоемов (Венглинский, 1966, 1974; Венглинский и др., 1967, 1974), но и выживанию вида в условиях зимних заморов Обского бассейна.

Таблица 5. Процент неполовозрелых, впервые и повторно созревающих особей обского муксуна

Характеристика особей	Возраст, лет											
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Неполовозрелые	0.0	20.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Впервые созревающие	100.0	60.0	84.6	47.5	32.3	27.8	19.0	8.8	4.7	3.2	0.0	0.0
Повторно созревающие	0.0	20.0	15.4	51.8	67.7	72.2	81.0	91.2	95.3	96.8	100.0	100.0
<i>n</i> , экз.	1	5	39	139	297	385	374	377	232	126	37	3

Таблица 6. Мгновенная естественная смертность отдельных поколений муксуна и пеляди в возрасте массового наступления половой зрелости, рассчитанная разными методами

Мгновенная естественная смертность						Литературный источник метода расчета
Муксун					Средняя	
1996	1997	1998	1999	2000		
0.21	0.20	0.25	0.29	0.31	0.25	Данные автора
0.35	0.35	0.31	0.34	0.31	0.33	Тюрин, 1972
0.31	0.32	0.28	0.33	0.30	0.31	Зыков, Слепокуров, 1982
0.30	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30	Рихтер, Ефанов, 1977
0.52	0.53	0.58	0.37	0.40	0.48	Alverson, Carney, 1975
0.26	0.27	0.23	0.27	0.24	0.25	Hoening, 1983
0.32	0.32	0.31	0.33	0.33	0.32	Petersen, Wroblewski, 1984
0.20	0.20	0.26	0.14	0.17	0.19	Chen, Watanabe, 1989
0.21	0.21	0.28	0.15	0.18	0.20	Jensen, 1996
0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	То же
0.39	0.38	0.37	0.39	0.39	0.38	Lorenzen, 1996
0.25	0.25	0.22	0.25	0.23	0.24	Hewitt, Hoening, 2005
0.21	0.20	0.27	0.13	0.18	0.20	Gislason et al., 2010
0.23	0.22	0.30	0.15	0.20	0.22	Charnov et al., 2013
0.37	0.37	0.33	0.37	0.34	0.36	Then et al., 2015
0.26	0.26	0.31	0.20	0.23	0.25	То же
Пелядь					Средняя	
1998	1999	2000	2001	2002		
0.83	0.66	0.83	1.05	0.91	0.86	Данные автора
0.72	0.63	0.63	0.79	0.71	0.70	Тюрин, 1972
0.64	0.52	0.55	0.72	0.63	0.61	Зыков, Слепокуров, 1982
0.50	0.50	0.50	0.50	0.50	0.50	Рихтер, Ефанов, 1977
0.81	0.56	0.91	1.40	0.86	0.91	Alverson, Carney, 1975
0.38	0.36	0.35	0.42	0.38	0.38	Hoening, 1983
0.46	0.46	0.41	0.44	0.45	0.44	Petersen, Wroblewski, 1984
0.34	0.25	0.42	0.52	0.36	0.38	Chen, Watanabe, 1989
0.24	0.18	0.30	0.37	0.25	0.27	Jensen, 1996
0.41	0.41	0.41	0.41	0.41	0.41	То же
0.58	0.58	0.51	0.54	0.56	0.55	Lorenzen, 1996
0.36	0.34	0.34	0.40	0.37	0.36	Hewitt, Hoening, 2005
0.28	0.27	0.28	0.44	0.27	0.31	Gislason et al., 2010
0.29	0.28	0.29	0.45	0.29	0.32	Charnov et al., 2013
0.52	0.50	0.48	0.56	0.56	0.52	Then et al., 2015
0.32	0.25	0.37	0.43	0.43	0.34	То же

В целом построенные зависимости выявили три характерные черты изменения естественной смертности. Во-первых, в онтогенезе естественная смертность имеет U-образный характер, что отмечали и ранее (Тюрин, 1972; Борисов, 1976; Зыков, Слепокуров, 1982; Третьяк, 1984). Во-вторых, далеко не всегда смертность минимальна в возрасте массового наступления половой зрелости. В-третьих, для каждой генерации присущи свои особенности динамики смертности. Можно предположить, что выявленная специфика изменения смертности у разных генераций зависит и от условий их формирования, и от силы воздействующих природных и антропогенных факторов.

Возраст максимальной продуктивности у пеляди приходится на четырехгодовалых рыб и совпадает с массовой половой зрелостью (Дрягин, 1948; Москаленко, 1958; Венглинский и др., 1967; Шишмарев, 1979; Крохалевский, 1983). Исходя из теоретических положений П.В. Тюрин (1972), в возрасте наступления массовой половой зрелости естественная смертность должна быть минимальной (Соколовский, 1973; Зыков, Слепокуров, 1982; Третьяк, 1984). Однако в приведенных нами примерах эти значения приходятся на шестой год жизни, т.е. на верхнюю границу достижения половой зрелости (Бурмакин, 1953; Крохалевский, 1983), когда >80% особей были половозрелыми (табл. 4). Ранее данную особенность никогда не отмечали. Аналогичная ситуация по минимальным значениям смертности выявлена и у муксуна. Возраст особей с максимальной продуктивностью у этого вида в основном варьирует в пределах 5–6 лет, а достижение половой зрелости – от 6 до 12 лет (Москаленко, 1958). Возраст массового наступления половой зрелости приходится на девятый год жизни. В приведенных нами примерах, хотя на протяжении всего периода наступления половой зрелости естественная смертность действительно низкая, минимальные ее значения, как правило, наблюдаются у 9–12-годовалых рыб, когда доля впервые созревающих рыб снижается с 48 до 8%, а повторно созревающих превышает 65% (табл. 5).

Таким образом, в рассматриваемых примерах минимальные значения естественной смертности не совпадают ни с возрастом максимальной продуктивности (кульминации ихтиомассы), ни с достижением массовой половой зрелости и, наиболее вероятно, связаны с завершением активного участия генераций в нересте. По факту, это наиболее сильные особи, которые смогли выжить после нерестовых миграций и еще готовы к дальнейшему воспроизводству.

В период миграций смертность возрастает от браконьерства, от воздействия хищников (Матковский и др., 1990; Матковский, 1995), а также в результате нерестового истощения организма ры-

бы (Решетников и др., 1970; Шатуновский, 1980). Поэтому у муксуна из-за растянутого созревания и периодичности нереста выделяются отдельные пики смертности. Интервал между этими пиками составляет, как правило, 2–3 года, что соответствует периоду пропуска нереста (Москаленко, 1958; Воинов, 1963; Селюков, 2002; Исаков, Селюков, 2003). В 90-х годах прошлого столетия и в начале 2000-х возраст муксуна в нерестовом стаде варьировал в пределах 7+ ...13+ (Еньшина, 1996). В возрасте до 9+ это были в основном впервые созревающие особи (табл. 5), т.е. за жизнь муксун успевал 2–3 раза принять участие в нересте.

Кривые естественной смертности муксуна и пеляди существенно различаются, что связано с разной продолжительностью жизни видов. Следует отметить, что характер изменения естественной смертности пеляди имеет сходство с зависимостями от воздействия хищников (Pore et al., 2021). Действительно, пелядь как более мелкий вид сильнее подвержен такому влиянию. Для муксуна основной причиной смертности, по-видимому, служит браконьерский вылов.

Таким образом, приведенные значения смертности отражают не только естественную, но и антропогенную составляющую. Однако вычлнить степень воздействия браконьерства из общей смертности сложно, поскольку, как показано, влияние природных факторов по годам также меняется.

Полученные оценки по смертности муксуна в период миграций вполне сопоставимы с ранее проведенными исследованиями. Так, по нашим данным, в этот период действительный коэффициент естественной смертности возрастает от 0.01 до 0.06. По результатам мечения суточный мгновенный коэффициент естественной смертности определен в размере 0.0011 (Польмский, 1986), а учитывая, что миграция муксуна длится ~80 сут, суммарный мгновенный коэффициент равен ~0.088. Выявленная специфика изменения смертности у различных генераций может быть связана с особенностями формирования поколений, находящихся в зависимости от условий преднерестового нагула и процессов жиронакопления (Белянина, Макарова, 1965; Решетников, 1966, 1967; Решетников и др., 1971). Полученные данные подтверждают, что выживаемость потомства зависит от условий нагула производителей (Владимиров и др., 1965; Шатуновский, 1980).

Многочисленные генерации сегов появляются в благоприятные годы водности (Замятин, 1977; Богданов, Агафонов, 2001; Matkovskiy, 2014). Положительное влияние обеспеченности пищей на формирование нерестовых стад и выживаемость рыб, особенно на ранних этапах онтогенеза, отмечали многие исследователи (Дехник и др., 1985; Желтенкова и др., 1985). Именно поэтому

динамика водности во многих бассейнах определяет периодичность появления урожайных поколений (Никольский, 1965).

Разная скорость убыли многочисленных и малочисленных поколений объясняет часто наблюдаемую ситуацию, когда многочисленная генерация на протяжении ряда лет составляет основу промысла. При этом, когда повторно возникают благоприятные условия нагула, подобным генерациям отводится ключевая роль в формировании новых многочисленных поколений. В условиях нестабильного гидрологического режима р. Обь наличие поколений с более высокой численностью и выживаемостью важно для сохранения сложившегося ритма функционирования популяций.

К сожалению, исходя из того, что выживаемость у муксуна снижается в 2000-х годах (табл. 2) и в благоприятные для нагула и воспроизводства годы (2001, 2002 гг.) (Матковский, Красноперова, 2022), можно предположить, что качество производителей зависит не только от водности и температурного режима, но и от других факторов. В частности, таким отрицательным фактором может служить многолетний интенсивный селективный плавной промысел, изымающий наиболее быстро растущих особей, а также тех рыб, которые могли второй раз принять участие в нересте. Эволюция рыб, индуцированная промыслом (Мина, 2015), явно идет не на пользу популяции муксуна.

Хотя выполненное тестирование по году мощного замора в Обской губе позволило отследить происходящие изменения в численности рыб, остался вопрос: насколько верно были определены сами значения смертности? Частично на него можно ответить, сопоставив наши результаты с другими методами расчета.

Поскольку в наибольшей степени проработан вопрос определения смертности в средних размерных группах, соответствующих, как правило, возрасту наступления половой зрелости (Дрягин, 1934), такой анализ выполним для этого периода жизни рыбы. В качестве теста воспользуемся уже рассмотренными примерами по муксуну и пеляди (табл. 6). Видно, что расхождения в оценках, полученных разными методами, довольно существенные. Кратность различий достигает 2.6–3.4 раза, причем методы, дающие близкие результаты для обоих видов рыб, также различаются. По муксуну наименьшее отклонение с нашими результатами по степени сходства отмечено с методами Hoenig (1983), Hewitt, Hoenig (2005), Then et al. (2015), Jensen (1996), Зыкова, Слепокурова (1982), Рихтера, Ефанова (1977) и Chen, Watanabe (1989), по пеляди – с методами Alverson, Carney (1975), Тюрина (1972) и Зыкова, Слепокурова (1982).

Расхождения в оценках разных методов связаны с различиями применяемых уравнений и биологии видов. Например, для муксуна как относительно длинноциклового вида, имеющего сравнительно продолжительный период наступления половой зрелости, эти отклонения оказались ниже, чем для пеляди. По всем использованным методам получена более высокая смертность у пеляди. Ранее по муксуну Л.А. Зыковым (1996) дана близкая к нашим результатам оценка действительного коэффициента естественной смертности, равная 0.192.

В отличие от муксуна пелядь в большей степени испытывает воздействие хищников и заморных вод. Гибель рыбы в Обской губе от заморных вод происходит почти ежегодно, но в разных масштабах. В целом, полученные результаты по определению естественной смертности муксуна и пеляди р. Обь оказались сопоставимы с другими методами ее изучения.

Поскольку установлен U-образный характер изменения естественной смертности рыб, возникает вопрос о целесообразности использования иных видов зависимостей и применения неких постоянных значений этого показателя (Борисов, 1985; Pope et al., 2021). Применение постоянных и неверных коэффициентов может приводить к существенному искажению реальной численности рыб и рекомендуемых объемов вылова (Булгакова, Ефимов, 1982; Бабаян и др., 1984; Lee et al., 2011; Thorson et al., 2015; Hamel, 2015; Jacobsen et al., 2019; Punt et al., 2021). Определение естественной смертности через показатели роста, по-видимому, удобно только с позиции формализации расчетного процесса в различных моделях динамики численности (Ильин и др., 2012; Pope et al., 2021).

Относительно показателей роста, которые часто используются для определения смертности рыб, следует заметить, что большинство из них далеко не всегда изменяются пропорционально численности рыб (Kenchington, 2014). На примере пеляди видно, что при наличии мощного природного фактора смертность может существенно возрастать. При этом дефицит кислорода может угнетать рост. Из всей совокупности рассмотренных методов исключение, по-видимому, составляет лишь определяемая смертность для возраста максимальной продуктивности, когда убыль биомассы уравновешивается ростом массы особей. Поэтому, выражая биомассу как произведение численности на среднюю массу особей, получаем, что скорость убыли становится равной скорости роста массы.

Выводы. Построение зависимостей динамики численности отдельных генераций рыб можно использовать для определения естественной смертности. Для построения таких зависимостей достаточно минимального набора биолого-про-

мысловой информации. Не претендуя на абсолютную точность получаемых оценок смертности, рассмотренный способ позволяет проанализировать происходящие в популяциях рыб изменения под влиянием различных природных и антропогенных факторов, что важно для понимания особенностей их функционирования. Полученные результаты подтверждают, что естественная смертность в онтогенезе имеет U-образную динамику, и это необходимо учитывать при моделировании численности популяций. Выявлены четыре важные особенности функционирования обских популяций сиговых рыб: 1) многочисленные генерации, появляющиеся после благоприятных лет нагула и воспроизводства, характеризуются более высокой выживаемостью; 2) в период нерестовых миграций естественная смертность может существенно возрастать; в этом случае возможно присутствие и браконьерской составляющей; 3) минимальные значения смертности приходятся на возраст, когда половой зрелости достигает >65% особей; 4) динамика смертности каждой генерации имеет свои особенности, исходя из условий их формирования и воздействующих факторов. Наличие поколений с разной степенью выживаемости особей имеет важное адаптивное значение в саморегуляции численности популяций. Не менее важной адаптацией служит и наличие у сиговых различных экологических форм и пространственное разобщение мест зимовки рыбы. В условиях Обь-Иртышского бассейна это снижает гибель рыбы от зимних заморозов и способствует более быстрому восстановлению популяций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Госзадания Тюменского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии ("Госрыбцентр"), номер темы 076-00007-22-01 (часть II, раздел 4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаян В.К., Булгакова Т.Н., Бородин Р.Г., Ефимов Ю.Н.* 1984. Методические рекомендации. Применение математических методов и моделей для оценки запасов рыб. М.: ВНИРО.
- Баранов Ф.И.* 1918. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Известия отделения рыбоводства и научно-промысловых исследований. Т. 1. Вып. 1. С. 84.
- Бевертон Р.Дж.Х., Холт С.Дж.* 1958. Обзор методов определения смертности облавливаемых популяций рыбы. Источники возникновения ошибок при взятии проб из уловов. М.: Мосгорсовнархоз. (Bevertton R.J.H., and Holt S.J. 1956. A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special references to sources of bias in catch sampling // Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 140. P. 67).
- Белянина Т.Н., Макарова Н.П.* 1965. Некоторые закономерности распределения жира в организме рыб в связи с созреванием // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 42.
- Богданов В.Д., Агафонов Л.И.* 2001. Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология. № 1. С. 50.
- Борисов В.М.* 1976. Результаты применения метода П.В. Тюрина для определения естественной смертности аркто-норвежской трески *Gadus morhua morhua* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 5. С. 889.
- Борисов В.М.* 1985. Естественная смертность как фактор динамики численности промысловых популяций рыб // Теория формирования численности и рациональное использование стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 158.
- Булгакова Т.И., Ефимов Ю.Н.* 1982. Метод определения величины возможного улова с учетом зависимости естественной смертности рыб от возраста // Вопр. рыболовства. Т. 22. Вып. 2. С. 200.
- Бурмакин Е.В.* 1953. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди // Тр. Барабинского отделения ВНИОРХ. Новосибирск. Т. 6. Вып. 1. С. 25.
- Венглинский Д.Л.* 1966. Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов. Биология промысловых рыб Нижней Оби // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. СО АН СССР. Свердловск: УФ СО АН СССР. Вып. 49. С. 17.
- Венглинский Д.Л.* 1974. Приспособления сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера // Зоологическое исследование Сибири и Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточ. науч. центр АН СССР. С. 159.
- Венглинский Д.Л., Добринская Л.А., Амтиславский А.З.* 1967. Особенности биологии некоторых промысловых рыб Обского Севера // Проблемы Севера. М.: Наука. Вып. 11. С. 194.
- Венглинский Д.Л., Шишмарев В.М., Мельниченко С.М., Паракецов И.А.* 1979. Экологические аспекты естественного воспроизводства и охраны сиговых рыб // Морфологические особенности рыб Бассейна реки Северной Сосьвы. Свердловск: Уральск. науч. центр АН СССР. С. 3.
- Владимиров В.И., Семенов К.И., Жукинский В.Н.* 1965. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых видов рыб // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 19.
- Вотинов Н.П.* 1963. Муксун как объект искусственного разведения и акклиматизации // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне // Тр. Обь-Тазовского отд. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Нов. серия. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во. Т. 3. С. 115.
- Гулин В.В.* 1971. Теоретическое обоснование и практическая разработка методов оценки общей промысловой и естественной смертности рыб во внутренних водоемах // Изв. ГосНИОРХ. Т. 73. С. 33.
- Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г.* 1985. Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений // Теория формирования

- численности и рациональное использование стад промысловых рыб. М.: Наука С. 56.
- Дрягин П.А. 1934. Размеры рыб при наступлении половозрелости // Рыб. хоз-во. № 4. С. 27.
- Дрягин П.А. 1948. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. НИИ оз. и реч. хоз-ва. Л.: НИИ оз. и реч. хоз-ва. Т. 25. Вып. 2. С. 3.
- Еньшина С.А. 1996. К вопросу о влиянии промысла ценных полупроходных видов рыб в Томской области на их запасы / Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири // Тез. докл. Всерос. конф. (17–18 сентября 1996 г., Тюмень). Тюмень: СибрыбНИИпроект. С. 40.
- Желтенкова М.В., Коган А.В., Попова О.А., Шатуновский М.И. 1985. Трофологические аспекты динамики популяций рыб // Теория формирования численности и рациональное использование стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 83.
- Замятин В.А. 1977. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы р. Оби // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отд. СибрыбНИИпроект. Нов. серия. Свердловск: Средне-Уральское книж. изд-во. Т. 4. С. 76.
- Зыков Л.А. 2005. Биологические и рыбохозяйственные аспекты теории естественной смертности рыб. Астрахань: Изд. дом “Астраханский университет”.
- Зыков Л.А., Слепокуров В.А. 1982. Уравнение для оценки естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь) // Рыб. хоз-во. № 3. С. 36.
- Зыков Л.А. 1996. Рост и естественная смертность основных промысловых рыб Обь-Иртышского бассейна. Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири // Тез. докл. Всерос. конф. (17–18 сентября 1996 г., Тюмень). Тюмень: СибрыбНИИпроект. С. 56.
- Ильин О.И., Трофимов И.К., Золотов А.О. и др. 2013. Оценка естественной смертности тресковых рыб (Gadidae) прикамчатских вод // Матер. отчетной сессии ФГУП “КамчатНИРО” по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 283.
- Исаков П.В., Селюков А.Г. 2003. Половое созревание и половые циклы обского муксуна *Coregonus muksun* (Coregonidae, Salmoniformes) // Тр. Междунар. форума по проблемам науки, техники и образования. М. Т. 2. С. 149.
- Князев И.В., Крохалевский В.Р. 1995. Ретроспективный анализ изменения темпа роста промысловых рыб Обь-Иртышского бассейна // Гидробионты Обского бассейна в условиях антропогенного воздействия: Сб. науч. тр. ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. СПб: ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. Вып. 327. С. 79.
- Князев И.В. 2014. Биомасса серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) в эвтрофном озере Западной Сибири // Сибирский вестн. сельхоз. науки. № 1(236). С. 76.
- Колесник Ю.А. 1970. Метод определения мгновенного коэффициента естественной смертности минтая залива Петра Великого // Вопр. ихтиологии. Вып. 6(65). С. 1116.
- Крохалевский В.Р. 1983. Половое созревание и периодичность нереста обской пеляди // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 93.
- Кудерский Л.А. 1986. Типы популяций промысловых рыб // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука. С. 231.
- Матковский А.К. 1995. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб Средней Оби в осенний период // Сб. науч. тр. ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. СПб: ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. Вып. 327. С. 92.
- Матковский А.К. 2001. Алгоритмы метода “восстановленного запаса рыб” для изучения изменения промыслового запаса и прогнозирования общедопустимых уловов (ОДУ) на примере обского чира (*Coregonus nasus*). Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб // Матер. шестого Всерос. научно-производственного совещания. Тюмень: СибрыбНИИпроект. С. 95.
- Матковский А.К. 2006. Апробация метода восстановления запаса рыб по тесту ИКЕС и совершенствование метода для определения численности пополнения // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 2(26). С. 332.
- Матковский А.К. 2014. Определение смертности и численности рыб с использованием стандартизованного улова, данных по селективности и интенсивности промысла // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 1. № 4(4). С. 35.
- Матковский А.К. 2019а. Причины сокращения запасов полупроходных сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 6. № 1(21). С. 27.
- Матковский А.К. 2019б. Построение зависимостей для расчета коэффициентов естественной смертности рыб // Современное состояние водных биоресурсов. Матер. V Междунар. конф. (27–29 ноября 2019 г., г. Новосибирск). Новосибирск: Новосибирский гос. аграрный университет. С. 97.
- Матковский А.К. 2019в. Ограничения и возможности использования вероятностной когортной модели для определения численности рыб // Вопр. рыболовства. Т. 20. № 2. С. 253.
- Матковский А.К., Убаськин А.В., Кочетков П.А. 1990. Влияние хищных рыб реки Оби на численность нерестовых стад сиговых рыб // Тез. докл. четвертого Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (ноябрь 1990 г., г. Вологда). Л.: ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. С. 53.
- Матковский А.К., Степанов С.И., Вылежинский А.В. 2008. Зимний замор рыбы в Обской губе // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 12. С. 36.
- Матковский А.К., Красноперева Т.А. 2022. Рост муксуна *Coregonus muksun* в различных условиях водности р. Обь // Биология внутр. вод. № 3. С. 278. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030147>
- Мина М.В. 2015. Эволюционные аспекты рыбохозяйственных исследований // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 106.
- Москаленко Б.К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отд. ВНИОРХ. Нов. серия. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во. Т. 1.
- Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука.

- Польмский В.Н.* 1986. Естественная и промысловая смертность полупроходных сиговых рыб Обского бассейна в период анадромной миграции // Сб. науч. тр. ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. Вып. 243. С. 30.
- Решетников Ю.С.* 1966. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука. С. 93.
- Решетников Ю.С.* 1967. Периодичность размножения у сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 6(47). С. 1019.
- Решетников Ю.С., Паранюшкина Л.П., Кияшко В.И.* 1970. Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови и жирности сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 6(65). С. 1065.
- Решетников Ю.С., Беянина Т.Н., Паранюшкина Л.П.* 1971. Характер жиронакопления и созревание сигов // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 60.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А.* 2011. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях среды обитания (на примере оз. Имандра) // Рыб. хоз-во. № 6. С. 48.
- Рихтер В.А., Ефанов В.Н.* 1977. Об одном из подходов к оценке естественной смертности рыбных популяций // Тр. АтлантНИРО. Вып. 73. С. 75.
- Селюков А.Г.* 2002. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. 2. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 2. С. 225.
- Семенченко С.М., Смешливая Н.В.* 2017. О причинах летних локальных заморозов в старицах Иртыша // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 4. № 2(14). С. 14.
- Соколовский А.С.* 1973. К методике определения естественной смертности у рыб // Тр. ТИНРО. Вып. 4. С. 142.
- Третьяк В.Л.* 1984. Метод оценки коэффициентов естественной смертности рыб в разном возрасте (на примере арктонорежеской трески). Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое использование // Сб. науч. тр. ПИНРО Мурманск: ПИНРО. С. 85.
- Тюрин П.В.* 1962. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 3. С. 403.
- Тюрин П.В.* 1972. "Нормальные" кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства // Тр. ГосНИИ оз. и реч. хоз-ва. Т. 71. С. 71.
- Тяттиргянов М.М.* 2016. Изменение рыбного населения пресноводных водоемов Якутии в условиях антропогенного загрязнения. М.: Изд-во ООО "Полиграф-плюс".
- Чаликов Б.Г.* 1931. Из биологии муксуна бассейна р. Оби в связи с вопросом его охраны. Томск: Биол. факультет Томск. гос. ун-та. Т. 3. С. 316.
- Шатуновский М.И.* 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука.
- Шишмарев В.М.* 1979. Морфологическая характеристика некоторых видов рыб бассейна реки Северной Сосьвы // Морфологические особенности рыб Бассейна реки Северной Сосьвы. Свердловск: Уральск. науч. центр АН СССР. С. 38.
- Alverson D., Carney M.* 1975. A Graphic Review of the Growth and Decay of Population Cohorts // Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. V. 36(2). P. 133.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/36.2.133>
- Chen S., Watanabe S.* 1989. Age Dependence of Natural Mortality Coefficient in Fish Population Dynamics // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55. P. 205.
- Charnov E.L., Gislason H., Pope J.G.* 2013. Evolutionary assembly rules for fish life histories // Fish and Fishery. V. 14. P. 213.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2012.00467.x>
- Gislason H., Daan N., Rice J.C., Pope J.G.* 2010. Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish // Fish and Fisheries. V. 11. № 2. P. 149.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2009.00350.x>
- Gunderson D.R., Dygert P.H.* 1988. Reproductive Effort as a Predictor of Natural Mortality Rate // Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. V. 44. P. 200.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/44.2.200>
- Hamel O.S.* 2015. A method for calculating a meta-analytical prior for the natural mortality rate using multiple life history correlates // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 62.
- Hewitt D., Hoenig J.* 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity // Fish. Bull. V. 103. P. 433.
- Hoenig J.* 1983. Empirical Use of Longevity Data to Estimate Mortality Rates // Fish. Bull. V. 81. P. 893.
- Jacobsen N.S., Thorson J.T., Essington T.E.* 2019. Detecting mortality variation to enhance forage fish population assessments // ICES J. Mar. Sci. V. 76. № 1. P. 124.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy160>
- Jensen A.* 1996. Beverton and Holt Life History Invariants Result from Optimal Trade-Off of Reproduction and Survival // Can. J. Fish and Aquat. Sci. V. 53. P. 820.
<https://doi.org/10.1139/f95-233>
- Kenchington T.J.* 2014. Natural mortality estimators for information-limited fisheries // Fish and Fisheries. V. 41. № 1. P. 31.
<https://doi.org/10.1111/faf.12027>
- Lee H.H., Maunder M.N., Piner K.R., Methot R.D.* 2011. Estimating natural mortality within a fisheries stock assessment model: an evaluation using simulation analysis based on twelve stock assessments // Fisheries Res. V. 109. P. 89.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.01.021>
- Lorenzen K.* 1996. The Relationship between Body Weight and Natural Mortality in Juvenile and Adult Fish: A Comparison of Natural Ecosystems and Aquaculture // J. Fish Biol. V. 49. P. 627.
- Matkovskiy A.K.* 2014. The influence of the hydrological regime on populations of whitefish in the Ob basin // 12th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid fishes (25–30 August, 2014, Irkutsk, Listvyanka, Russia). P. 50.
- Pauly D.* 1980. On the Interrelationships between Natural Mortality, Growth Parameters, and Mean Environmental Temperature in 175 Fish Stocks // Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. V. 39(2). P. 175.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.175>
- Peterson I., Wroblewski J.* 1984. Mortality Rate of Fishes in the Pelagic Ecosystem // Can. J. Fish and Aquat. Sci.

- V. 41. P. 1117.
<https://doi.org/10.1139/f84-131>
- Pope J.G., Gislason H., Rice J.C., Daan N. 2021. Scrabbling around for understanding of natural mortality // Fisheries Res. V. 240.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.105952>
- Punt A.E., Castillo-Jordán C., Hamel O.S. et al. 2021. Consequences of error in natural mortality and its estimation in stock assessment models // Fisheries Res. V. 233.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105759>
- Then A.Y., Hoenig J.M., Hall N.G., Hewitt D.A. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 82.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu136>
- Thorson J.T., Monnahan C.C., Cope J.M. 2015. The potential impact of time-variation in vital rates on fisheries management targets for marine fishes // Fisheries Res. V. 169. P. 8.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.007>

Study of the Features of Natural Mortality in Muksun and Peladi of the Ob River by Constructing Dependences of the Number of Their Generations

A. K. Matkovskiy*

Tyumen Branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("Gosrybtsentr"), Tyumen, Russia

*e-mail: Matkovskiy@gosrc.ru

It is shown that it is possible to determine the natural mortality of fish, using the example of muksun (*Coregonus muksun*) and peled (*Coregonus peled*) of the Ob River, by constructing dependences of the decrease in the number of generations. It is established that the dynamics of mortality has a U-shaped form. The minimum mortality rates are at the age when sexual maturity reaches more than 70% of individuals. The influence of various natural and anthropogenic factors on natural mortality is shown. It is noted that periodically occurring deficiency of dissolved oxygen has a significant impact on the wintering fish in the southern part of the Gulf of Ob. There was an increase in mortality during fish migrations and this fact can serve as one of the criteria for the periodicity of whitefish spawning. It is established that numerous generations of favorable years of feeding and reproduction are characterized by a higher survival rate of individuals. The presence of generations with different degrees of survival is an important adaptive property of populations.

Keywords: number, natural mortality, generation, survival, population