

Водные биологические ресурсы

УДК 639.2.03

Оценка объёмов воспроизводства, обеспечивающих формирование запасов белуги в соответствии с кормовой продуктивностью Каспийского моряЛ.А. Зыков¹, Н.П. Антонов², Ю.В. Герасимов³, М.И. Абраменко⁴

¹ Астраханский филиал Казахстанского института экологического проектирования, г. Астрахань

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва

³ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ФГБУН «ИБВВ им. И.Д. Папанина»), п. Борок

⁴ Федеральный исследовательский центр Южный Научный Центр РАН (ЮНЦ РАН), г. Ростов-на-Дону

E-mail: zykov_la@mail.ru

На основе модели, описывающей изменение численности и биомассы поколений рыб в течение жизненного цикла с учетом естественной смертности, зависящей от возраста генераций, рассчитана количественная структура условной популяции белуги, образующейся от ежегодного стабильного пополнения 1,0 млн экз. сеголеток. Расчёты численности, биомассы, годовой продукции и P/B -коэффициентов выполнены также для условных популяций волго-каспийских рыб, входящих в спектр питания белуги. Исследования показали, что численность и биомасса поколений и условных популяций, сформированных от сеголеток исследованных видов, зависят от скорости роста молоди на первом году жизни, а также от размеров и массы тела, при которой созревают 50% особей поколений. Среди изученных видов рыб наиболее продуктивна белуга. Самая низкая продуктивность поколений и высокая естественная смертность наблюдаются в популяциях короткоцикловых, рано созревающих рыб — каспийских килек, бычков, атерины и др. Численность поколений изучаемых видов изменяется в течение их жизни по убывающим кривым, биомасса — по одновершинным параболическим кривым с максимумом, приходящимся на возраст 50%-ного полового созревания. Наибольшая годовая продукция и P/B -коэффициенты наблюдаются у особей молодых возрастов. Индивидуальные и групповые кормовые коэффициенты рыб увеличиваются с возрастом. С помощью физиологического метода были рассчитаны индивидуальные и популяционные пищевые потребности условной популяции белуги с 20%-ным обловом нерестового стада. На основании полученных данных по абсолютной возрастной структуре условной популяции белуги, индивидуальным годовым пищевым потребностям и продукции потреблённой кормовой базы рассчитаны объёмы искусственного и естественного воспроизводства, обеспечивающие формирование запасов и получение уловов белуги в соответствии с её годовыми пищевыми потребностями и продукцией используемой кормовой базы.

Ключевые слова: Каспийские рыбы, белуга *Huso huso*, запасы, продуктивность, пищевые потребности, кормовая база, объёмы воспроизводства, возможный вылов.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-179-103-123

ВВЕДЕНИЕ

Белуга *Huso huso* (L., 1758) — один из ценных представителей семейства осетровых *Acipenseridae* Каспийского моря. В прошедшем столетии её уловы колебались от 0,8 до 7,9 тыс. т, в среднем составляя 3,2 тыс. т [Бабушкин, 1964; Беляева и др., 1989; Зыков, 2011].

Белуга — ценный промысловый вид, отличающийся быстрым ростом, крупными размерами, поздними сроками полового созревания, длительным жизненным циклом, низкой естественной смертностью, деликатесным мясом и высокоценной, самой дорогостоящей среди осетровых икрой.

После зарегулирования стока р. Волга около 90% нерестилищ осетровых, расположенных в верхнем и среднем течении реки, было утрачено и их естественное воспроизводство частично сохранилось лишь на некоторых участках русла, расположенных ниже бьефа плотины Волжской ГЭС.

Для компенсации ущерба, нанесённого осетровым гидростроительством, в 1950–е гг. в дельте р. Волга было построено 11 осетровых рыбоводных заводов, обеспечивающих ежегодное выращивание и выпуск в море 4,0–113,0, в среднем 66,1 млн экз. молоди осетровых рыб, включая 0,8–20,0, в среднем 7,8 млн экз. молоди белуги. Благодаря искусственному воспроизводству, уловы белуги в 1970–1980-е гг. поддерживались на уровне 2,7 тыс. т [Иванов, 2000; Зыков, 2011; Ходоревская и др., 2012].

В результате геополитических изменений, произошедших в 1991 году, на Каспии широкое распространение получили региональный морской и речной браконьерский промыслы, ставшие главной причиной катастрофического снижения запасов и вылова осетровых в последующие годы [Зыкова и др., 2000; Власенко, 2008; Зыков, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017, 2019]. В настоящее время уловы белуги и каспийских осетровых не превышают нескольких десятков тонн, их запасы находятся на грани исчезновения и нуждаются в срочном восстановлении. Из-за практически полного отсутствия естественных нерестилищ запасы белуги в условиях низкой численности за-

ходящих на нерест производителей могут быть восстановлены только искусственным путём, за счёт ежегодного выращивания и выпуска в море необходимого количества выращиваемой заводской молоди. Одним из главных условий задачи успешного восстановления запасов каспийских осетровых при этом является полное прекращение на Каспии прибрежного морского и речного браконьерства.

В предыдущих исследованиях [Зыков, 2005, 2011; Зыков и др. 2013, 2015, 2017, 2019] были разработаны научные основы и метод расчёта промыслового возврата от молоди каспийских осетровых по данным линейно-весового роста и размерно-возрастным характеристикам полового созревания.

Несмотря на объёмы искусственного воспроизводства, достигнутые в условиях зарегулированного стока, в период 1950–1970 гг., вопрос о количестве молоди, которую необходимо выращивать для восстановления запасов белуги и каспийских осетровых, специально не изучался и остаётся открытым.

Целью наших исследований было определение оптимальных объёмов искусственного и естественного воспроизводства, обеспечивающих формирование запасов и получение уловов белуги в соответствии с её популяционными пищевыми потребностями и продукцией имеющейся в Каспийском море кормовой базы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили литературные данные по линейному, весовому росту, размерам, срокам полового созревания, периодичности нереста, максимальным биологическим размерам, массе, продолжительности жизни, скорости физиологического обмена, структуре энергетического баланса и спектрам питания белуги [Берг, 1948; Казанчев, 1981; Беляева и др., 1989; Зыков, 2005, 2011]. В работе также использовались ихтиологические материалы по каспийским килькам, атерине, бычковым, каспийскому и большеглазому пузанку, долгинской сельди, вобле, лещу, судаку и сазану, собранные Л. А. Зыковым в исследовательских рей-

сах в Северном, Среднем, Южном Каспии и дельте р. Волга в период экспедиционных исследований 1987–2014 гг.

Индивидуальные суточные пищевые потребности белуги рассчитывали по методу Г.Г. Винберга [1956, 1968, 1979, 1986] и Г.Л. Мельничука [1973, 1975, 1978] с помощью уравнения баланса энергии рыб:

$$C_c = E_c + P_w + P_q + F_e. \quad (1)$$

В уравнение (1) входят суточные траты энергии потребляемой пищи на: обеспечение общего обмена, C_c ; энергетический обмен, E_c ; пластический обмен (индивидуальный суточный прирост массы тела особи), P_w ; генеративный обмен (рост и созревание половых продуктов), P_q , а F_e — неусвоенная часть рациона.

Суточные траты энергии потребленной пищи на энергетический обмен E_c рассчитывали с помощью уравнения (Мельничук, 1978, 1984):

$$E_c = \frac{24 \cdot 1,5 \cdot 4,86 \cdot E_e}{gE_p}, \quad (2)$$

где: 24 — количество часов в сутках; 1,5 — константа, характеризующая соотношение между скоростью активного и стандартного обмена; 4,86 — оксикалорийный коэффициент; E_e — скорость потребления кислорода одной особью (мл O_2 / экз.час); E_p — энергетический эквивалент сырого вещества рыбы (для осетровых равен 1100 кал / г сырого вещества); g — температурная поправка Крога, характеризующая соотношение между скоростью обмена в природных условиях и при температуре 20 °С;

Скорость почасового потребления белугой кислорода E_e определяли исходя из массы её тела, W_t , по уравнению скорости энергетического обмена Г.Г. Винберга [1956, 1968, 1979] и Г.Л. Мельничука [1978, 1984] для осетровых рыб:

$$E_e = 0,391W_t^{0,810}. \quad (3)$$

Температурная поправка Крога (g) при средней температуре нагула белуги в Каспийском море +17,0 °С [Байдин и др., 1986], составила $g = 1,21$.

Годичные траты энергии потребленной пищи на энергетический обмен E_p , с учётом длительности нагула 240 суток при температуре воды выше 10 °С [Байдин и др., 1986] рассчитывали как: $E_t = 240E_c$.

Годовые траты энергии на пластический обмен P_{wt} рассчитывали через величину годового индивидуального прироста массы тела особей [Мельничук, 1978, 1984; Зыкова, 1993; Зыков, 2005]:

$$P_{w_t} = W_{t+1} - W_t, \quad (4)$$

где W_p , W_{t+1} — масса тела рыб в начале и конце года.

Годичные траты энергии потребленной пищи на генеративный обмен P_q приняты равными 7% от массы тела особей [Мельничук, 1978, 1984]. Неусвоенная часть рациона F_R в соответствии с исследованиями Г.Л. Мельничука [1978, 1984] принята равной 20% от суммарного энергетического, пластического и генеративного обмена.

Годовые пищевые потребности популяции белуги рассчитывали по формулам:

$$C_N = \sum_{t_{0,5}}^T C_t N_t, \quad (5)$$

где C_N — годовые пищевые потребности популяции белуги; N_t — численность белуги в возрасте t ; C_t — годовые пищевые потребности особей поколения белуги в возрасте t , $C_t = 240C_c$; $t_{0,5}$ — начальный возраст популяции; T — максимальный возраст рыб.

Эффективность использования энергии потребляемой пищи на рост оценивали с помощью коэффициентов интенсивности пластического обмена K_1 и K_2 и кормового коэффициента KK [Мельничук, 1978, 1984]:

$$K_1 = \frac{P_w}{C_t}; \quad (6)$$

$$K_2 = \frac{P_w}{E_t + P_w}; \quad (7)$$

$$KK = \frac{C_t}{P_w} = \frac{1}{K_1}. \quad (8)$$

Численность популяций белуги и каспийских рыб, образующихся от молоди при ежегодном стабильном пополнении и заданных значениях коэффициентов промысловой и естественной смертности, рассчитывали с помощью модели [Зыков, 2005, 2008, 2011; Зыков и др., 2013; 2015; 2017, 2019; Зыкова и др., 2013; Zykov et al., 2018, 2019]:

$$N_t = R_{0,5}(1 - v_{m_1} - v_{f_1}) \times (1 - v_{m_2} - v_{f_2})(1 - v_{m_t} - v_{f_t}), \quad (9)$$

где N_t — численность поколения белуги в возрасте t ; $R_{0,5}$ — начальная численность поколения в возрасте сеголеток; $v_{m_1}, v_{m_2}, \dots, v_{m_t}, v_{f_1}, v_{f_2}, \dots, v_{f_t}$ — соответственно действительные коэффициенты годичной естественной и промысловой смертности поколений в возрасте t .

При проведении исследований использовалось также понятие «условной популяции», которая образуется при ежегодном стабильном пополнении $R_{0,5} = 1,0$ млн экз. сеголеток.

Понятия действительных коэффициентов годичной естественной v_{m_t} , промысловой v_{f_t} и общей смертности v_{z_t} входящих в уравнении численности (9), определяли по формулам [Борисов и др., 1980; Борисов, 1988; Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017, 2019; Зыкова и др., 2013; Zykov et al., 2018, 2019]:

$$v_{m_t} = \frac{n_{m_t}}{N_t}; \quad (10)$$

$$v_{f_t} = \frac{n_{f_t}}{N_t}; \quad (11)$$

$$v_{z_t} = \frac{n_{m_t} + n_{f_t}}{N_t} = \frac{n_{z_t}}{N_t}, \quad (12)$$

где n_{m_t} — число особей поколений в возрасте t , погибающих в течение года от действия естественных причин; n_{f_t} — количество особей поколения возраста t , выловленных промыслом (включая официальный, неучтённый и браконьерский вылов); n_{z_t} — общее коли-

чество особей поколения в возрасте t , погибающих в течение года в результате вылова и естественных причин: $n_{z_t} = n_{m_t} + n_{f_t}$.

При проведении исследований предполагалось, что в соответствии с требованиями рационального рыболовства [Тюрин, 1968, 1974], промысел белуги в море не ведётся и осуществляется только в реках, в период нерестового хода производителей. Степень промыслового изъятия (коэффициент промысловой смертности) идущих на нерест производителей определяли как:

$$v_{fn_t} = \frac{n_{f_t}}{n_{n_t}}, \quad (13)$$

где: n_{n_t} — численность зашедших в реку производителей возраста t ; v_{fn_t} — коэффициент промысловой смертности (промыслового изъятия) производителей в возрасте t .

Количество производителей N_n , зашедших в реку для совершения нерестовой миграции, рассчитывали по формулам:

$$N_n = \sum_{t_p}^T n_{n_t}; \quad (14)$$

$$n_{n_t} = \frac{\gamma}{\tau} N_t, \quad (15)$$

где: γ — доля особей поколения, достигших половой зрелости (коэффициент полового созревания поколений); τ — показатель периодичности нереста производителей: если их нерест происходит ежегодно, то $\tau = 1$, если 1 раз в 2 года — $\tau = 2$, если 1 раз в 3 года — $\tau = 3$ и т. д.

Значение коэффициента полового созревания поколений γ изменяется от 0 до 1 и с возрастом рыб увеличивается [Зыков, 2005, 2011].

Из формул (11), (13), (15) следует, что коэффициенты промысловой смертности поколений v_{f_t} и степень облова нерестового стада v_{fn_t} (13) связаны между собой соотношением:

$$v_{f_t} = \frac{\gamma}{\tau} v_{fn_t}. \quad (16)$$

Сведения о темпах полового созревания γ и периодичности нереста τ исследованных видов рыб получены из литературных данных [Берг, 1948; Бабушкин, 1964; Беляева и др., 1989; Казанчеев, 1981; Зыков, 2005, 2011].

Улов n_{f_t} , получаемый от возрастной группы зашедших на нерест производителей, рассчитывали по формулам:

$$n_{f_t} = v_{fn_t} n_{n_t}; \quad (17)$$

$$n_{f_t} = v_{fn_t} \frac{\gamma}{\tau} N_t = v_{f_t} N_t. \quad (18)$$

При расчёте численности и биомассы не используемых промыслом, но потребляемых белугой популяций (каспийские морские сельди, черноморско-каспийская тюлька, бычковые и др.) принималось, что $v_{fn_t} = 0$ и убыль особей в поколениях происходит только под действием естественных причин со скоростью, определяемой значениями коэффициентов естественной смертности v_{m_t} . Исходя из этого, количество особей поколения возраста t , погибающих в течение года от действия естественных причин, рассчитывали исходя из формулы (10) как:

$$n_{m_t} = v_{m_t} N_t. \quad (19)$$

Общую численность образующейся от молоди условной популяции, определяли по формуле:

$$N = \sum_{t_{0,5}}^{T_f} N_t. \quad (20)$$

Величину коэффициентов естественной смертности рыб v_{m_t} , входящих в модель численности (9), рассчитывали с помощью уравнения, описывающего изменение их значений в течение жизни поколений в зависимости от возраста рыб [Зыков, 1986, 2005, 2008, 2011; Зыков и др., 1983, 2007, 2013, 2015, 2017, 2019; Зыкова и др., 1989, 2013; Zykov et al., 2018, 2019]:

$$v_{m_t} = 1 - At^k(T^k - t^k), \quad (21)$$

где A, k, T^k — константы.

Значения констант A, k, T^k уравнения естественной смертности (22) рассчитыва-

ли исходя из значений констант уравнений линейного и весового роста рыб степенного типа [Шмальгаузен, 1935; Мина и др., 1976; Зыков, 1986, 2005, 2011; Зыков, и др., 2013, 2015, 2017, 2019; Zyikov et al., 2018, 2019] и аллометрического соотношения длина-масса тела рыб:

$$l = qt^k; \quad (22)$$

$$W = pt^c; \quad (23)$$

$$W = \alpha l^\beta, \quad (24)$$

где: l, W — длина и масса тела белуги в возрасте t ; q, p, α — константы, численно характеризующие длину и массу тела рыб в возрасте $t = 1$ или при длине $l = 1$; k, c, β — константы, характеризующие относительную скорость линейного и весового роста рыб [Мина и др., 1976; Зыков, 2005; Зыкова, 1993].

Константы уравнений роста (22–24) находятся между собой в соотношениях:

$$p = \alpha q^\beta; \quad (25)$$

$$c = \beta k. \quad (26)$$

Значения констант уравнений линейного и весового роста (23–25) рассчитывали методом наименьших квадратов по фактическим данным длины и массы тела рыб в разных возрастах [Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017; Зыкова и др., 2013] с помощью статистических приложений пакета электронных таблиц Excel.

Константы A, T^k уравнения естественной смертности (21) рассчитывали исходя из значений констант $\ll\text{Eqn070050.eps}\gg$, k, c, β уравнений роста и характеристик полового созревания рыб (табл. 1) по формулам [Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017, 2019; Зыкова и др., 2013; Zykov et al., 2018, 2019]:

$$A = \frac{1 - v_{mp}}{t_p^{2k}}; \quad (27)$$

$$v_{mp} = 1 - e^{-M_p}; \quad (28)$$

$$M_p = \frac{\beta k}{t_p} = \frac{c}{t_p}; \quad (29)$$

$$t_p = \left(\frac{l_p}{q}\right)^{\frac{1}{k}}; \quad (30)$$

$$T^k = \frac{L}{q} = \frac{2l_p}{q}; \quad (31)$$

$$T = 2^{\frac{1}{k}} t_p, \quad (32)$$

где: v_{mp} — наименьшее значение коэффициента естественной смертности рыб в возрасте полового созревания; l_p , t_p — длина и возраст, при которых половозрелыми становятся 50% особей поколений; M_p — мгновенный коэффициент естественной смертности рыб в возрасте полового созревания; L — максимальная биологическая длина рыб в популяции, отвечающая соотношению $L=2l_p$ [Fulton, 1906; Дрягин, 1934, 1948]; T^k — константа; T — максимальный биологический возраст особей популяции, рассчитанный по формуле (32).

Оптимальные объёмы воспроизводства $R_{0,5opt}$ обеспечивающие формирование запасов белуги в соответствии с её годовыми пищевыми потребностями и продукцией используемой кормовой базы, рассчитывали по формуле:

$$R_{0,5opt} = \frac{Q_{pk}}{C_N}, \quad (33)$$

где: Q_{pk} — потенциальная годовая продукция потребляемой белугой кормовой базы; C_N — годовой рацион условной популяции белуги, образующейся от 1,0 млн экз. сеголеток.

Потенциальную продукцию Q_{pk} , которую в течение года образуют виды рыб, входящие в спектр питания белуги, рассчитывали по формулам [Алимов и др., 1986, 1979, 2013; Алимов, 1989]:

$$Q_{pk} = \sum Q_k \frac{Q_p}{Q}; \quad (34)$$

$$Q_p = \sum_{t_{0.5}}^T B_p; \quad (35)$$

$$B_p = 0,5(N_{t+1} + N_t)(W_{t+1} - W_t), \quad (36)$$

где: Q_k — фактическая биомасса популяций волго-каспийских рыб, входящих в спектр питания белуги; Q , Q_p — общая биомасса и продукция условной популяции вида, входящего в состав питания белуги; B_p — продукция условной популяции отдельного потребляемого белугой вида.

Переход к показателям биомассы осуществляли перемножением количественных характеристик запасов на соответствующие навески возрастных групп.

Следует отметить, что отношение Q_p/Q , входящее в формулу (34), аналогично понятию P/B -коэффициента популяции, характеризующего скорость относительного увеличения её биомассы во времени.

Оптимальные объёмы искусственного и естественного воспроизводства $R_{0,5r}$, обеспечивающие формирование запасов и получение уловов белуги в соответствии с её пищевыми потребностями и продукцией Q_{pk} осваиваемой кормовой базы, рассчитывали по формулам:

$$R_{0,5r} = \frac{Q_{pr}}{C_N}; \quad (37)$$

$$Q_{pr} = K_r Q_{pk}, \quad (38)$$

где: Q_{pr} — часть потенциальной продукции кормовой базы, предназначенная для потребления белугой с учётом пищевых потребностей видов-конкурентов, в рацион которых также входят рыбные корма; K_r — коэффициент, характеризующий степень освоения потенциальной продукции используемой белугой кормовой базы, $0 < K_r < 1$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значения констант и параметров уравнений роста и естественной смертности белуги и входящих в спектр её питания рыб, приведены в табл. 1.

Анализ полученных результатов показал, что значения биологических параметров и констант, характеризующих рост и естественную смертность потребляемых белугой рыб, широко варьируют. Так, длина годовиков исследованных видов колеблется от 3,5 до 57,5 см, масса от 1,1 до 677,9 г,

Таблица 1. Константы и параметры уравнения роста и естественной смертности белуги и входящих в спектры питания речных, морских и полупроходных волго-каспийских рыб

Вид рыб	Константы, параметры											
	q	k	a	β	p	c	l_p	t_p	T	v_{mp}	A	T^k
Бычок песочник	3,5	0,650	0,043	2,595	1,1	1,687	6,0	2,3	6,6	0,523	0,1634	3,418
Бычок кругляк	4,3	0,525	0,044	2,525	1,8	1,326	6,0	1,9	6,9	0,511	0,2560	2,765
Атерина	5,5	0,502	0,019	2,707	1,9	1,566	8,0	2,0	7,3	0,541	0,2159	2,916
Тюлька черноморско-каспийская	5,5	0,409	0,019	2,707	1,9	1,359	7,5	1,9	7,4	0,518	0,2582	2,733
Килька анчоусовидная	6,7	0,458	0,032	2,380	3,0	1,090	8,5	1,7	7,6	0,477	0,3250	2,537
Вобла	7,5	0,650	0,024	3,010	10,3	1,950	17,0	3,5	10,2	0,425	0,1119	4,533
Большеглазый пузанок	8,7	0,606	0,017	3,060	12,6	1,854	18,0	3,3	10,5	0,426	0,1331	4,152
Густера	9,8	0,460	0,054	2,720	27,0	1,251	14,0	2,2	9,80	0,438	0,2754	2,857
Каспийский пузанок	10,1	0,450	0,043	2,595	17,3	1,168	15,0	2,4	11,2	0,384	0,2792	2,970
Краснопёрка	10,4	0,477	0,019	3,050	23,6	1,455	18,0	3,2	13,5	0,369	0,2106	3,462
Лещ	12,1	0,550	0,029	2,950	45,4	1,623	27,0	4,3	15,2	0,314	0,1380	4,460
Карась серебряный	13,4	0,423	0,026	3,020	64,6	1,277	22,0	3,2	16,6	0,327	0,2498	3,284
Сельдь долгинская	14,0	0,487	0,018	3,050	56,4	1,485	25,0	3,3	13,7	0,363	0,1996	3,571
Судак	15,0	0,727	0,017	3,050	65,7	2,217	50,0	5,2	13,6	0,245	0,0589	6,667
Сазан	16,0	0,646	0,025	2,910	79,8	1,880	45,0	5,0	14,5	0,316	0,0865	5,625
Белуга	57,5	0,452	0,001	3,290	677,9	1,488	200,0	15,8	73,0	0,090	0,0752	6,956
Средний	12,5	0,530	0,027	2,851	68,1	1,542	30,4	3,8	14,8	0,392	0,1898	3,932

Примечание: q — длина годовиков; k — константа относительной скорости линейного роста; α, β — константы аллометрического соотношения длина-масса тела рыб; p, c — масса тела годовиков и константа относительной скорости роста массы тела рыб; l_p, t_p — длина и возраст, при которых половозрелыми становится 50% особей поколений; T — максимальный возраст особей, соответствующий максимальной биологической длине L ; v_{mp} — наименьшее значение коэффициента естественной смертности рыб в возрасте полового созревания; A, T^k — константы уравнения естественной смертности (21).

длина и возраст полового созревания — от 6 до 200 см и от 1,7 до 15,7 лет, продолжительность жизни — от 6,6 до 73,0 лет, наименьшие значения коэффициента естественной смертности, v_{mp} — от 0,09 до 0,523 (табл. 1).

С увеличением размеров годовиков, длина l_p , возраст полового созревания t_p и продолжительность жизни рыб T увеличиваются, а наименьшие значения коэффициентов естественной смертности v_{mp} снижаются (табл. 1). Самые низкие размеры годовиков $q = 3,5 \div 6,7$ см, ранние сроки полового созревания $t_p = 1,9 \div 2,3$ года и высокая естественная смертность $v_{mp} = 0,511 \div 0,541$ наблюдаются у короткоцикловых видов — бычковых, атерины и килек. Самая большая длина годовиков $q = 57,5$ см, поздние сроки полового

созревания $t_p = 15,7$ лет и низкая естественная смертность $v_{mp} = 0,09 \div 0,125$ отмечаются у долгоживущей белуги (табл. 1).

Уравнения энергетического и общего обмена, рассчитанные по формулам (1–5) для массы тела и возраста белуги, имеют вид:

— уравнения индивидуального суточного энергетического и общего обмена белуги:

$$E_c = 0,0138W_t^{0,81}; \quad (39)$$

$$C_c = 0,0171W_t^{0,7806}; \quad (40)$$

$$E_c = 0,0106t_t^{1,1885}; \quad (41)$$

$$C_c = 0,01167t_t^{1,1449}. \quad (42)$$

— уравнения годовичного индивидуального энергетического и общего обмена белуги, рассчитанные для периода нагула 240 суток:

$$E_t = 3,312W_t^{0,81}; \quad (43)$$

$$C_t = 4,104W_t^{0,7806}; \quad (44)$$

$$E_t = 2,544t_t^{1,1885}; \quad (45)$$

$$C_t = 2,8008t_t^{1,1449}, \quad (46)$$

где: E_c, E_t — суточные и годовые индивидуальные траты энергии пищи на энергетический обмен (локомоторные функции, дыхание, пищеварение, кровообращение и др.); C_c, C_t — суточные и годовые индивидуальные траты энергии потреблённой пищи на общий обмен (энергетический, пластический, генеративный, неусвоенную часть рациона).

Результаты расчёта численности, биомассы, продукции и естественной смертности условной популяции белуги, образующейся от пополнения $R_{0,5} = 1,0$ млн экз. сеголеток, приводятся в табл. 2.

Выполненные расчёты показали, что с возрастом численность поколений, годовые естественные потери, общая смертность, продукция, уровень общего обмена, $P/B, K_p, K_z$ — коэффициенты использования пищи на рост снижаются, а кормовые коэффициенты KK увеличиваются, потребление корма на единицу прироста массы тела белуги также повышается.

Возрастные изменения биомассы популяции, а также структура численности и биомассы нерестового стада и получаемого улова описываются одновершинными асимметричными параболическими кривыми (табл. 2). Максимум кривой ихтиомассы популяции приходится на период полового созревания поколений $t_p = 10,0$ – $15,0$ лет, что обеспечивает максимальный выход икры (генерационной плодовитости) от впервые и повторно созревающих самок. Коэффициенты естественной смертности белуги с возрастом изменяются по U — образной асимметричной параболической кривой с минимумом $v_{mp} = 0,09$, приходящимся на возраст 50%-ного полового созревания поколений $t_p = 15,8$ года (табл. 1, 2).

При трёхлетней периодичности нереста $t = 3$ и коэффициенте промыслового изъятия нерестового стада $v_{fnt} = 0,2$ (20%), от пополнения $R_{0,5} = 1,0$ млн экз. образуется условная популяция белуги общей численностью 2175,4 тыс. экз. и биомассой 11,74 тыс. т (табл. 2). Численность заходящих на нерест производителей, при этом, составляет 28,64 тыс. экз., биомасса — 1,544 тыс. т, вылов 5,73 тыс. экз. и 0,309 тыс. т, годовичная естественная убыль — 994,3 тыс. экз. и 2,375 тыс. т, общая убыль — 1000,0 тыс. экз и 2,684 тыс. т, продукция — 2,674 тыс. т. Вылов составляет 0,26% численности, 2,63% биомассы и 20% нерестового стада условной популяции. В составе годичной общей убыли популяции $N_z = 1000,0$ тыс. экз. и $Q_z = 2,684$ тыс. т на долю вылова приходится 0,57% численности и 11,5% биомассы. При уровне промысловой эксплуатации $\ll Eqn070081.eps \gg = 0,2$ (20%), годовичные естественные потери численности многократно превышают промысловую смертность. Однако, как показали исследования, высокоинтенсивный речной промысел способен влиять на вылов, естественную смертность, структуру численности и запасы каспийских осетровых довольно существенно [Зыков, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017, 2019; Зыкова и др. 2013]. В сбалансированной по численности и биомассе условной популяции белуги общая годовичная убыль $N_m = 1,0$ млн экз., соответствует величине годового пополнения $R_{0,5} = 1,0$ млн экз., а продукция $Q_p = 2,684$ тыс.т — годичной общей убыли ихтиомассы $Q_z = 2,674$ (табл. 2). Балансовое равенство между показателями годичного прироста и убылью численности и биомассы популяции белуги свидетельствует о корректности используемых в наших исследованиях методов расчета запасов.

Биомасса половозрелой части популяции, включающая нерестовое стадо и пропускающих нерест производителей, при этом составляет 4,632 тыс.т или 40% от общей биомассы популяции, что соответствует нормальному соотношению между этими показателями при заданных режимах эксплуатации [Зыков, 2005, 2011; Зыков и др., 2013, 2015, 2017, 2019; Зыкова и др., 2013; Zыkov et al., 2018, 2019].

Таблица 2. Численность, биомасса, биологическая, промысловая продуктивность и пищевые потребности условной популяции белуги ($R_{0,5} = 1,0$ млн экз. $\tau = 3$; $v_{\text{пт}} = 0,2$).

t , лет	l , см	W_p , кг	v_{m_t} ед.	Популяция		γ , ед.	Нерестовое стадо		Вылов		Естественная смертность		
				N_t , тыс. экз.	B_t , тыс. т		n_{nt} , тыс. экз.	B_{nt} , тыс. т	n_{ft} , тыс. экз.	B_{ft} , тыс. т	n_{mt} , тыс. экз.	B_{mt} , тыс. т	
0,1	20,30	0,022	0,632	1000,0	0,022	0	0	0	0	0	0	632,1	0,254
1,1	60,05	0,781	0,468	367,9	0,287	0	0	0	0	0	0	172,1	0,243
2,1	80,46	2,045	0,372	195,8	0,400	0	0	0	0	0	0	72,91	0,208
3,1	95,95	3,651	0,306	122,9	0,448	0	0	0	0	0	0	37,56	0,173
4,1	108,9	5,534	0,256	85,29	0,472	0	0	0	0	0	0	21,81	0,144
5,1	120,2	7,658	0,217	63,48	0,486	0	0	0	0	0	0	13,77	0,122
6,1	130,3	9,996	0,186	49,71	0,497	0	0	0	0	0	0	9,257	0,104
7,1	139,6	12,53	0,162	40,45	0,507	0	0	0	0	0	0	6,543	0,091
8,1	148,2	15,24	0,142	33,91	0,517	0	0	0	0	0	0	4,822	0,080
9,1	156,2	18,13	0,127	29,09	0,527	0	0	0	0	0	0	3,685	0,072
10,1	163,7	21,17	0,115	25,40	0,538	0	0	0	0	0	0	2,910	0,066
11,1	170,9	24,36	0,105	22,49	0,548	0,1	0,750	0,018	0,150	0,004	0,004	2,369	0,062
12,1	177,6	27,70	0,099	19,97	0,553	0,2	1,331	0,037	0,266	0,007	0,007	1,968	0,058
13,1	184,1	31,17	0,094	17,74	0,553	0,3	1,774	0,055	0,355	0,011	0,011	1,667	0,055
14,1	190,4	34,78	0,091	15,72	0,547	0,4	2,095	0,073	0,419	0,015	0,015	1,435	0,053
15,1	196,4	38,51	0,090	13,86	0,534	0,5	2,310	0,089	0,462	0,018	0,018	1,252	0,051
16,1	202,1	42,37	0,091	12,15	0,515	0,6	2,430	0,103	0,486	0,021	0,021	1,104	0,049
17,1	207,7	46,34	0,093	10,56	0,489	0,7	2,464	0,114	0,493	0,023	0,023	0,980	0,047
18,1	213,1	50,43	0,096	9,086	0,458	0,8	2,423	0,122	0,485	0,024	0,024	0,872	0,046
19,1	218,4	54,63	0,100	7,730	0,422	0,9	2,319	0,127	0,464	0,025	0,025	0,775	0,044
20,1	223,5	58,94	0,106	6,491	0,383	1,0	2,164	0,128	0,433	0,026	0,026	0,686	0,042
21,1	228,5	63,36	0,112	5,372	0,340	1,0	1,791	0,113	0,358	0,023	0,023	0,602	0,039
22,1	233,3	67,88	0,119	4,412	0,300	1,0	1,471	0,100	0,294	0,020	0,020	0,526	0,037
23,1	238,0	72,50	0,127	3,592	0,260	1,0	1,197	0,087	0,239	0,017	0,017	0,457	0,034
24,1	242,6	77,22	0,136	2,896	0,224	1,0	0,965	0,075	0,193	0,015	0,015	0,394	0,031
25,1	247,1	82,04	0,146	2,309	0,189	1,0	0,770	0,063	0,154	0,013	0,013	0,336	0,028
26,1	251,5	86,95	0,156	1,818	0,158	1,0	0,606	0,053	0,121	0,011	0,011	0,283	0,025
27,1	255,8	91,95	0,167	1,414	0,130	1,0	0,471	0,043	0,094	0,009	0,009	0,236	0,022
28,1	260,1	97,04	0,178	1,084	0,105	1,0	0,361	0,035	0,072	0,007	0,007	0,193	0,019
29,1	264,2	102,2	0,190	0,819	0,084	1,0	0,273	0,028	0,055	0,006	0,006	0,156	0,016
30,1	268,3	107,5	0,203	0,608	0,065	1,0	0,203	0,022	0,041	0,004	0,004	0,123	0,014
31,1	272,3	112,9	0,216	0,445	0,050	1,0	0,148	0,017	0,030	0,003	0,003	0,096	0,011
32,1	276,2	118,3	0,229	0,319	0,038	1,0	0,106	0,013	0,021	0,003	0,003	0,073	0,009
33,1	280,1	123,8	0,243	0,225	0,028	1,0	0,075	0,009	0,015	0,002	0,002	0,055	0,007
34,1	283,8	129,4	0,257	0,155	0,020	1,0	0,052	0,007	0,010	0,001	0,001	0,040	0,005
35,1	287,6	135,1	0,272	0,105	0,014	1,0	0,035	0,005	0,007	0,001	0,001	0,029	0,004
36,1	291,3	140,9	0,287	0,069	0,010	1,0	0,023	0,003	0,005	0,001	0,001	0,020	0,003
37,1	294,9	146,7	0,303	0,045	0,007	1,0	0,015	0,002	0,003	0,0	0,0	0,014	0,002
38,1	298,4	152,7	0,319	0,028	0,004	1,0	0,009	0,001	0,002	0,0	0,0	0,009	0,001
39,1	302,0	158,7	0,335	0,017	0,003	1,0	0,006	0,001	0,001	0,0	0,0	0,006	0,001

Продолжение табл. 2

t, лет	l, см	W _p , кг	v _{m_p} , ед.	Популяция		*γ, ед.	Нерестовое стадо		Вылов		Естественная смертность	
				N _i , тыс. экз.	B _p , тыс. т		n _{n_p} , тыс. экз.	B _{n_p} , тыс. т	n _{f_p} , тыс. экз.	B _{f_p} , тыс. т	n _{m_t} , тыс. экз.	B _{m_t} , тыс. т
40,1	305,4	164,7	0,351	0,010	0,002	1,0	0,003	0,001	0,001	0,0	0,004	0,001
41,1	308,9	170,9	0,368	0,006	0,001	1,0	0,002	0	0	0	0,002	0
42,1	312,2	177,1	0,385	0,003	0,001	1,0	0,001	0	0	0	0,001	0
43,1	315,6	183,4	0,403	0,002	0	1,0	0,001	0	0	0	0,001	0
44,1	318,9	189,8	0,420	0,001	0	1,0	0	0	0	0	0	0
45,1	322,1	196,2	0,438	0,001	0	1,0	0	0	0	0	0	0
-	-	-	-	2175,4	11,74	-	28,64	1,544	5,73	0,309	994,3	2,375
Общая смертность		Продуктивность		Структура общего обмена					Эффективность использования пищи на рост		Кор- мовой коэф- фици- ент КК, ед.	
n _{z_p} , тыс. экз.	B _{z_p} , тыс. т	Продук- ция P _p , тыс. т	P/B-коэф- фициент ед.	Энерге- тический E _p , тыс. т	Пласти- ческий P _p , тыс. т	Генера- тивный E _q , тыс. т	Неусво- енная часть F _e , тыс. т	Общий C _e , тыс. т	K ₁ ед.	K ₂ ед.		
632,1	0,254	0,519	1,890	1,082	0,519	0	0,400	2,001	0,259	0,324	3,9	
172,1	0,243	0,356	0,894	1,235	0,356	0	0,398	1,989	0,179	0,224	5,6	
72,91	0,208	0,256	0,564	1,231	0,256	0	0,372	1,859	0,138	0,172	7,3	
37,56	0,173	0,196	0,410	1,185	0,196	0	0,345	1,726	0,114	0,142	8,8	
21,81	0,144	0,158	0,322	1,135	0,158	0	0,323	1,616	0,098	0,122	10,2	
13,77	0,122	0,132	0,265	1,094	0,132	0	0,306	1,532	0,086	0,108	11,6	
9,257	0,104	0,114	0,225	1,061	0,114	0	0,294	1,469	0,078	0,097	12,9	
6,543	0,091	0,101	0,195	1,037	0,101	0	0,284	1,422	0,071	0,089	14,1	
4,822	0,080	0,091	0,173	1,019	0,091	0	0,278	1,388	0,065	0,082	15,3	
3,685	0,072	0,083	0,155	1,006	0,083	0	0,272	1,362	0,061	0,076	16,4	
2,910	0,066	0,076	0,140	0,997	0,076	0	0,268	1,342	0,057	0,071	17,5	
2,519	0,065	0,071	0,128	0,985	0,071	0,039	0,274	1,368	0,052	0,067	19,3	
2,235	0,065	0,066	0,118	0,966	0,066	0,039	0,268	1,338	0,049	0,063	20,4	
2,021	0,066	0,060	0,109	0,940	0,060	0,039	0,260	1,299	0,046	0,060	21,5	
1,854	0,067	0,055	0,102	0,905	0,055	0,038	0,250	1,248	0,044	0,057	22,6	
1,714	0,068	0,050	0,095	0,862	0,050	0,037	0,237	1,186	0,042	0,055	23,7	
1,590	0,070	0,045	0,090	0,811	0,045	0,035	0,223	1,114	0,040	0,053	24,7	
1,472	0,070	0,040	0,085	0,753	0,040	0,033	0,207	1,033	0,039	0,051	25,7	
1,356	0,070	0,035	0,080	0,689	0,035	0,031	0,189	0,944	0,037	0,049	26,7	
1,239	0,069	0,031	0,076	0,621	0,031	0,028	0,170	0,849	0,036	0,047	27,7	
1,118	0,067	0,026	0,072	0,550	0,026	0,025	0,150	0,752	0,035	0,045	28,7	
0,960	0,062	0,022	0,069	0,480	0,022	0,022	0,131	0,656	0,034	0,044	29,7	
0,820	0,057	0,018	0,066	0,415	0,018	0,020	0,113	0,566	0,033	0,043	30,6	
0,697	0,052	0,015	0,063	0,354	0,015	0,017	0,097	0,483	0,032	0,041	31,6	
0,587	0,046	0,013	0,060	0,299	0,013	0,015	0,081	0,407	0,031	0,040	32,5	
0,490	0,041	0,010	0,058	0,248	0,010	0,012	0,068	0,339	0,030	0,039	33,4	

Общая смертность		Продуктивность		Структура общего обмена				Эффективность использования пищи на рост		Кормовой коэффициент KK , ед.	
n_{zr} , тыс. экз.	B_{zr} , тыс. т	Продукция P_p , тыс. т	P/B -коэффициент ед.	Энергетический E_p , тыс. т	Пластический P_p , тыс. т	Генеративный E_q , тыс. т	Неусвоенная часть F_e , тыс. т	Общий C_e , тыс. т	K_1 ед.		K_2 ед.
0,405	0,036	0,008	0,056	0,204	0,008	0,010	0,056	0,278	0,029	0,038	34,3
0,330	0,031	0,006	0,054	0,165	0,006	0,008	0,045	0,224	0,028	0,037	35,2
0,265	0,026	0,005	0,052	0,131	0,005	0,007	0,036	0,178	0,028	0,036	36,1
0,210	0,022	0,004	0,050	0,102	0,004	0,005	0,028	0,139	0,027	0,035	37,0
0,164	0,018	0,003	0,049	0,079	0,003	0,004	0,021	0,107	0,026	0,035	37,9
0,126	0,014	0,002	0,047	0,059	0,002	0,003	0,016	0,081	0,026	0,034	38,8
0,094	0,011	0,002	0,046	0,044	0,002	0,002	0,012	0,060	0,025	0,033	39,6
0,070	0,009	0,001	0,044	0,032	0,001	0,002	0,009	0,043	0,025	0,032	40,5
0,050	0,007	0,001	0,043	0,023	0,001	0,001	0,006	0,031	0,024	0,032	41,3
0,036	0,005	0,001	0,042	0,016	0,001	0,001	0,004	0,021	0,024	0,031	42,2
0,025	0,004	0	0,041	0,011	0	0,001	0,003	0,014	0,023	0,031	43,0
0,017	0,002	0	0,040	0,007	0	0	0,002	0,009	0,023	0,030	43,8
0,011	0,002	0	0,039	0,005	0	0	0,001	0,006	0,022	0,029	44,7
0,007	0,001	0	0,038	0,003	0	0	0,001	0,004	0,022	0,029	45,5
0,004	0,001	0	0,037	0,002	0	0	0	0,002	0,022	0,028	46,3
0,003	0	0	0,036	0,001	0	0	0	0,001	0,021	0,028	47,1
0,002	0	0	0,035	0,001	0	0	0	0,001	0,021	0,028	47,9
0,001	0	0	0,034	0	0	0	0	0	0,021	0,027	48,7
0	0	0	0,033	0	0	0	0	0	0,020	0,027	49,5
1000,0	2,684	2,674	0,223	22,842	2,674	0,475	6,498	32,488	0,082	0,105	12,2

*Коэффициент полового созревания поколений $0 < \gamma < 1$.

Белуга, относящаяся к категории проходных видов рыб, основную часть жизни проводит в море, а в реку заходит только её нерестовое стадо, составляющее 1,3% общей численности и 13,2% биомассы популяции (табл. 2). Эти данные показывают, что белуга отличается высокой воспроизводительной способностью, позволяющей поддерживать численность за счёт сравнительно небольшого количества участвующих в размножении производителей.

Величина P/B — коэффициента, равная 0,223 показывает, что за счёт индивидуального роста входящих в популяцию особей, её биомасса в течение года увеличивается на 22,3%. Когда на водоёме ведётся промысел, продукция популяции компенсирует годич-

ную общую (промысловую + естественную) убыль биомассы. Если популяция промыслом не используется — её продукция расходуется на годичную убыль биомассы от естественной смертности и полностью потребляется экосистемой [Зыков, 2005].

Проведённые расчёты показали, что условная популяция белуги общей численностью 2175,4 тыс. экз. и ихтиомассой 11,74 тыс.т в течение года потребляет 32,5 тыс. т рыбного корма, или 2,77 т пищи на одну тонну биомассы (табл. 2). Наибольшее количество потребляемой белугой пищи $E_t = 22,84$ тыс.т, или 70,3% годового рациона, расходуется на энергетический обмен (табл. 2). Меньшее количество пищи $F_e = 6,5$ тыс.т, или 20%, теряется с неусво-

енной частью. На пластический обмен (продукцию) расходуется 2,674 тыс. т, или 8,2% рациона, на генеративный обмен — 0,475 тыс. т или 1,5% общего количества потреблённой пищи. В популяции белуги наибольшее количество пищи потребляют особи младших возрастных групп (табл. 2). Как показывают коэффициенты K_1 и K_2 , на прирост биомассы популяция расходует 8,2–10,5% пищевого рациона. Наиболее эффективно энергию потреблённой пищи на рост используют младшие возрастные группы. Самые низкие значения кормовых коэффициентов KK наблюдаются в младших возрастах, с возрастом их величина существенно увеличивается (табл. 2).

Белуга по образу питания является хищником, потребляющим широкий спектр морских, речных, проходных и полупроходных рыб Каспийского бассейна [Берг, 1948; Казанчеев, 1981; Беляева и др., 1989]. Расчёт количественных и биологических характеристик условных популяций потребляемых белугой рыб, выполненный по аналогии с методикой расчёта её запасов (табл. 2), приведены в табл. 3.

Расчёты показали, что биологическая и промысловая продуктивность потребляемых белугой видов связана с показателями их роста и полового созревания. Самая высокая популяционная продуктивность отмечается у длинноциклового вида — белуги

Таблица 3. Константы и параметры уравнений роста, естественной смертности, биологическая продуктивность условных популяций волго-каспийских рыб, входящих в спектр питания белуги.

Виды рыб	Рост, половое созревание, естественная смертность						Био-масса, Q , тыс. т	Про-дукция, Q_p , тыс. т	Смертность, тыс. т			P/B-коэф-фициент, ед.
	q , см	k , ед.	l_p , см	t_p , ед.	T , лет	$v_{тр}$, ед.			Вылов, Q_f	Естес-венная, Q_m	Общая, Q_z	
Бычок-песочник	3,5	0,650	6,0	2,3	6,6	0,523	0,002	0,002	0,000	0,002	0,002	1,100
Бычок-кругляк	4,3	0,525	6,0	1,9	6,9	0,511	0,003	0,003	0,000	0,003	0,003	0,938
Атерина	5,5	0,502	8,0	2,0	7,3	0,541	0,002	0,003	0,000	0,003	0,003	1,046
Тюлька черноморско-каспийская	5,5	0,409	7,5	1,9	7,4	0,518	0,003	0,003	0,000	0,003	0,003	0,975
Килька анчоусовидная	6,7	0,458	8,5	1,7	7,6	0,477	0,004	0,004	0,000	0,004	0,004	0,946
Вобла	7,5	0,650	17,0	3,5	10,2	0,425	0,030	0,028	0,004	0,025	0,029	0,955
Большеглазый пузанок	8,7	0,606	18,0	3,3	10,5	0,426	0,050	0,039	0,000	0,039	0,039	0,771
Густера	9,8	0,460	14,0	2,2	9,80	0,438	0,052	0,046	0,006	0,041	0,046	0,888
Каспийский пузанок	10,1	0,450	15,0	2,4	11,2	0,384	0,056	0,036	0,000	0,036	0,036	0,642
Краснопёрка	10,4	0,477	18,0	3,2	13,5	0,369	0,079	0,058	0,010	0,050	0,059	0,742
Лещ	12,1	0,550	27,0	4,3	15,2	0,314	0,208	0,136	0,024	0,114	0,137	0,655
Карась серебряный	13,4	0,423	22,0	3,2	16,6	0,327	0,241	0,154	0,026	0,128	0,154	0,641
Сельдь долгинская	14,0	0,487	25,0	3,3	13,7	0,363	0,277	0,164	0,000	0,166	0,166	0,593
Судак	15,0	0,727	50,0	5,2	13,6	0,245	0,301	0,235	0,031	0,205	0,235	0,781
Сазан	16,0	0,646	45,0	5,0	14,5	0,316	0,390	0,264	0,037	0,227	0,265	0,677
Белуга	57,5	0,452	200,0	15,7	72,8	0,090	11,74	2,674	0,309	2,375	2,684	0,228
Средний	12,5	0,530	30,4	3,8	14,8	0,392	0,840	0,240	0,028	0,214	0,242	0,282

с самыми крупными размерами годовиков, поздними сроками полового созревания и низкой естественной смертностью, самая низкая — у короткоцикловых, рано созревающих видов — бычковых и килек с малой длиной годовиков и высокой естественной смертностью (табл. 3). Годичная общая убыль биомассы Q_z соответствует величине годовой продукции Q_p популяций. С увеличением размеров годовиков биомасса, продукция, вылов, естественная, общая убыль биомассы условных популяций исследованных видов увеличиваются, а P/B — коэффициенты — снижаются.

Из всех использованных в расчётах параметров роста и естественной смертности исследованных видов наиболее тесная корреляционно-регрессионная зависимость ($r^2 = 0,951$) была выявлена между значениями P/B коэффициентов и максимальной продолжительностью жизни рыб T :

$$P / B = 3,8054T^{-0.663}. \quad (47)$$

Это уравнение позволяет рассчитывать P/B — коэффициенты популяций разных видов рыб исходя из показателя продолжительности их жизни T .

Расчёт продукции используемой белугой кормовой базы приведён в табл. 4.

Проведённые расчёты показали, что при 47% — от освоении потенциальной продукции используемой белугой кормовой базы реальный пищевой ресурс популяции белуги в Каспийском море составляет 1140,4 тыс. т рыбных кормов. Зная величину реально потребляемой продукции кормовой базы, $Q_{pr} = 1140,4$ тыс. т (табл. 4) и годовые пищевые потребности условной популяции белуги $C_c = 32,5$ тыс.т, образующейся от пополнения $R_{0,5} = 1,0$ млн экз., по формуле (33) можно рассчитать оптимальные объёмы воспроизводства $R_{0,5r}$, обеспечивающие формирова-

Таблица 4. Биомасса, P/B — коэффициенты, потенциальная и реальная продукция популяций рыб, входящих в спектр питания белуги

Вид рыб	Фактическая биомасса Q_k , тыс. т	P/B -коэффициент популяции, ед.	Потенциальная продукция популяции Q_{pk} , тыс. т	Степень потребления белугой потенциальной продукции кормовой базы K_r ед.	Продукция реально потребляемой белугой кормовой базы Q_{pr} , тыс.т	Источник данных
Бычок –песочник	25,0	1,100	27,5	0,7	19,3	Беляева и др.,1989
Бычок–кругляк	25,0	0,938	23,4	0,7	16,4	Беляева и др., 1989
Атерина	400,0	1,046	418,2	0,7	292,7	Наши данные, 2010–2014 гг.
Тюлька черноморско–каспийская	406,0	0,975	395,8	0,8	316,6	Седов и др., 2001
Килька анчоусовидная	944,0	0,946	892,6	0,1	89,3	Седов и др., 2001
Вобла	120,0	0,955	114,6	0,7	80,2	Беляева и др.,1989
Большеглазый пузанок	76,0	0,771	58,6	0,7	41,0	Седов и др., 2001
Густера	10,0	0,888	8,9	0,5	4,5	Кушнарченко и др., 2001
Каспийский пузанок	180,0	0,642	115,5	0,5	57,8	Шубина, 2001
Красноперка	8,0	0,742	5,9	0,5	3,0	Кушнарченко и др., 2001
Лещ	140,0	0,655	91,7	0,6	55,0	Сидорова, 2001
Карась серебряный	11,0	0,641	7,1	0,3	2,1	Кушнарченко и др., 2001
Сельдь долгинская	302,0	0,593	179,1	0,7	125,4	Седов и др., 2001
Судак	12,6	0,781	9,8	0,3	2,9	Кушнарченко, 2001
Сазан	30,0	0,677	20,3	0,3	6,1	Кушнарченко и др., 2001
Прочие	200,0	0,282	56,4	0,5	28,2	Наши данные, 2010–2014 гг.
Всего	2889,6	0,839	2425,4	0,470	1140,4	–

ние запасов белуги в соответствии с продукцией реально используемой кормовой базы:

$$R_{0,5r} = \frac{1140,4}{32,49} = 35,1 \text{ млн экз.} \quad (48)$$

Таким образом, согласно полученным по формуле (48) результатам, если ежегодный выпуск заводской молоди белуги будет составлять $R_{0,5r} = 35,1$ млн экз. сеголеток, искусственно сформированная популяция белуги будет потреблять 47% продукции осваиваемой кормовой базы, ее пищевые потребности будут полностью удовлетворяться количеством имеющихся кормов, а сформированные запасы и получаемые уловы — соответствовать кормовой продуктивности Каспийского моря.

Расчёт запасов белуги, выполненный по уравнениям (9–32), по аналогии с табл. 2, показал, что при ежегодном пополнении $R_{0,5r} = 35,1$ млн экз. и степени промысловой эксплуатации нерестового стада $v_{fnt} = 0,2$ (20%), в море сформируется популяция белуги, общая численность которой составит $N = 76,4$ млн экз., биомасса — $Q_r = 11,7$ тыс. т, численность и биомасса нерестового стада — $N_n = 1,0$ млн экз. и $Q_n = 54,2$ тыс. т, получаемый улов $N_f = 0,2$ млн экз. и $Q_f = 10,8$ тыс. т, годовые естественные потери — $N_m = 34,9$ млн экз. и $Q_m = 83,1$ тыс. т, общая убыль — $N_z = 35,1$ млн экз. и $Q_z = 94,2$ тыс. т, годовая продукция $Q_p = 94,1$ тыс. т. При таких объёмах воспроизводства средний вылов белуги может быть увеличен в среднем, от 3,2 до 10,8 тыс. т, или в 3,3 раза.

Необходимо отметить, что если бы белуга потребляла не 47%, а всю потенциальную продукцию кормовой базы — $Q_{pk} = 2889,6$ тыс. т (табл. 4), оптимальные объёмы воспроизводства, согласно формуле (33) составили бы $R_{0,5k} = 88,9$ млн экз. Биомасса популяции белуги, образующейся от такого пополнения, составит $Q_k = 1,04$ млн т, биомасса нерестового стада при трёх-летней периодичности нереста — $Q_n = 137,7$ тыс. т, продукция $Q_p = 237,4$ тыс. т, ежегодный вылов — $Q_f = 27,5$ тыс. т, который в 8,6 раза выше среднеемноголетнего значения.

Согласно приведённым выше данным, в условиях зарегулированного стока р. Волга, при ограниченном естественном воспроизводстве и средних объёмах искусственного воспроизводства 7,8 млн экз., вылов белуги составлял около 2,7 тыс. т [Иванов, 2000]. Расчёты, выполненные в соответствии с применяемой в наших исследованиях методикой, показали, что при среднемноголетних объёмах искусственного воспроизводства $R_{0,5} = 7,8$ млн экз. и 20% — ном изъятии нерестового стада от выращенной молоди образуется популяция белуги биомассой $Q = 91,5$ тыс. т с нерестовым стадом $Q_n = 12,0$ тыс. т, дающим годовой вылов $Q_f = 2,4$ тыс. т, что близко соответствует его фактическим значениям, отмеченным до 1991 года, для периода зарегулированного стока. Близкое соответствие расчётных и фактических значений улова, получаемых от молоди искусственного воспроизводства, свидетельствует о надёжности применяемых в наших исследованиях методов оценки запасов, а также полученных показателей биологической и промысловой продуктивности каспийской белуги.

Необходимо также отметить, что значения используемых в наших исследованиях биологических параметров и констант не остаются постоянными и могут изменяться во времени в зависимости от изменчивости роста и полового созревания рыб в разных экологических условиях существования. Поэтому, полученные в наших исследованиях результаты не являются окончательными, в определённой степени носят предварительный характер и могут быть откорректированы с учётом современных значений используемых в расчётах биологических констант и параметров. Существенное внимание должно быть уделено изучению питания белуги в различные сезоны года, на разных этапах жизненного цикла и местах сезонного нагула с определением современных запасов и биологической продуктивности морских, речных и полупроходных волго-каспийских рыб, входящих в спектры её питания.

Из-за низкой численности заходящих на нерест производителей, искусственное вы-

рашивание молоди белуги и других осетровых рыб можно осуществлять интенсивными бассейновыми методами, позволяющими сочетать плотные посадки с низкими отходами выращиваемой молоди, при этом, вопрос об интенсивных высокоэффективных способах выращивания большого количества посадочного материала в условиях недостатка производителей требует специального изучения и обсуждения.

ВЫВОДЫ

1. Исследования показали, что от одного миллиона поступающей в море молоди белуги формируется условная популяция общей численностью 2175,4 тыс. экз. и биомассой 11,74 тыс. т, включающей биомассу нерестового стада 1,5 тыс. т, и улов на уровне 0,31 тыс. т.

2. Условная популяция белуги биомассой 11,74 тыс. т в течение года потребляет 32,5 тыс. т рыбы, или 2,77 т рыбного корма на одну тонну биомассы.

3. Потенциальная продукция кормовой базы белуги в границах нагульного ареала по полученным в наших исследованиях результатам составляет $Q_{pk} = 2425,4$ тыс. т. Продукция кормовой базы, допустимая для освоения белугой на уровне 47%, составляет $Q_r = 1140,4$ тыс. т.

4. Оптимальные объёмы воспроизводства, обеспечивающие формирование запасов белуги на уровне, соответствующем её пищевым потребностям и кормовой продуктивности Каспийского моря, должны составлять около 35,1 млн экз.

5. Оптимальные объёмы искусственного воспроизводства на уровне 35,1 млн экз. позволят сформировать популяцию белуги, общая численность которой составит $N = 76,4$ млн экз., биомасса — $Q = 411,7$ тыс. т, годовые естественные потери — $N_m = 34,9$ млн экз. и $Q_m = 83,1$ тыс. т, годовая общая убыль — $N_z = 35,1$ млн экз. и $Q_z = 94,2$ тыс. т, продукция $Q_p = 94,1$ тыс. т, численность и биомасса нерестового стада $N_n = 1,0$ млн экз. и $Q_n = 54,2$ тыс. т, получаемый улов $N_f = 0,2$ млн экз. и $Q_f = 10,8$ тыс. т.

6. Для уточнения оптимальных объёмов искусственного и естественного воспроиз-

водства, обеспечивающих формирование её запасов в соответствии с пищевыми потребностями и продукцией используемой кормовой базы, необходимо провести дополнительные ихтиологические исследования по изучению её современного линейного и весового роста, темпов полового созревания, запасов и биологической продуктивности волго-каспийских рыб — объектов её питания.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф., Умнов А. А., Норенко Д. С. 1986. Продуктивность и рациональное использование озёр Еравно-Харгинской системы // Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озёр Забайкалья. Л.: Наука. 230 с.
- Алимов А. Ф. 1989. Введение в продукционную биологию. Л.: Гидрометеоиздат. 144 с.
- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. 2013. Продукционная гидробиология. Л.: Наука. 258 с.
- Андреанова С. Б. 2001. Биология и запасы большого пузанка в Каспийском море // Состояние запасов и промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 225–238.
- Бабушкин Н. Я. 1964. Биология и промысел каспийской белуги // Труды ВНИРО. Т. 52. С. 183–258.
- Байдин С. С., Косарев А. Н. 1986. Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. М.: Наука. 261 с.
- Беляева В. Н., Казанчиев Е. Н., Распопов В. М. 1989. Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука. 234 с.
- Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.: Изд-во АН СССР. 488 с.
- Борисов В. М. 1988. Ретроспективная оценка численности промысловых рыб на основе условных и действительных коэффициентов смертности // Вопросы ихтиологии. Т. 28. Вып. 6. С. 915–926.
- Борисов В. М., Залеских Л. М. 1980. Оценка состояния запасов и степени промысловой эксплуатации печорской наваги // Труды ВНИРО. Т. 140. С. 75–84.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во БГУ. 248 с.
- Винберг Г. Г. 1968. Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа. С. 9–19.
- Винберг Г. Г. 1979. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. 271 с.
- Власенко А. Д. 2008. Проблемы воспроизводства запасов осетровых в Волге // Тез. докл. конф. «Комплексный подход к проблеме сохранения биоресурсов Каспийского бассейна». Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 72–77.
- Дрягин П. А. 1934. Размеры рыб при наступлении половой зрелости // Рыбное хозяйство. № 4. С. 27–29.

- Дрягин П. А. 1948. Об определении потенциально-го роста и потенциальных размеров рыб // Изв. ГосНИОРХ. С. 56–64.
- Засосов А. В. 1976. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-ть. 312 с.
- Зыков Л. А. 1986. Метод оценки естественной смертности, дифференцированной по возрасту рыб // Труды ГосНИОРХ. Вып. 243. С. 14–21.
- Зыков Л. А. 2005. Биоэкологические и рыбохозяйственные аспекты теории естественной смертности рыб. Астрахань: Изд-во АГТУ. 373 с.
- Зыков Л. А. 2008. Определение объёмов искусственного воспроизводства каспийского лосося, обеспечивающих формирование его запасов в соответствии с кормовой продуктивностью Каспийского моря // Мат. Межд. конф. «450 лет Астрахани». Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 355–358.
- Зыков Л. А. 2011. Оценка промыслового возврата каспийской белуги *Huso huso* (L) от молоди искусственного воспроизводства // Вопросы рыболовства. Т. 12. № 2(46). С. 64–86.
- Зыков Л. А., Распопов В. М. 2007. Опыт оценки перспективных объектов искусственного воспроизводства на основе биолого-продукционных характеристик популяций // Тр. Межд. симп. «Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоёмов аридного комплекса». Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 263–268.
- Зыков Л. А., Слепокуров В. А. 1983. Уравнение для оценки коэффициентов естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь-Согомский) // Рыбное хозяйство. № 3. С. 36–37.
- Зыков Л. А., Герасимов Ю. В., Абраменко М. И. 2017. Оценка промыслового возврата стерляди *Acipenser ruthenus* Нижней Волги от молоди искусственного воспроизводства // Вопросы рыболовства. Т. 18. № 4. С. 422–437.
- Зыков Л. А., Герасимов Ю. В., Абраменко М. И., Лебедев Т. Б. 2019. Сравнительный анализ биологической и промысловой продуктивности ценных промысловых рыб Каспийского моря // Вопросы рыболовства. Т. 20. № 3. С. 137–131.
- Зыков Л. А., Зыкова Г. Ф., Абраменко М. И. 2013. Оценка промыслового возврата русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* от молоди искусственного воспроизводства // Вопросы рыболовства. Т. 14 № 3(55). С. 460–477.
- Зыков Л. А., Казанский А. Б., Абраменко М. И. 2015. Расчёт промыслового возврата шипа Каспийского моря *Acipenser nudiiventris* от молоди искусственного воспроизводства // Вопросы рыболовства. Т. 16. № 2. С. 148–159.
- Зыкова Г. Ф. 1993. Продукция сибирской плотвы реки Обь // Вопросы ихтиологии. Т. 33. Вып. 6. С. 799–803.
- Зыкова Г. Ф., Журавлева О. Л., Красиков Е. В. 2000. Оценка неучтённого и браконьерского вылова русского осетра в р. Волге и Каспийском море // Мат. Межд. конф. «Осетровые на рубеже XXI в.». Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 54–56.
- Зыкова Г. Ф., Зыков Л. А., Климов Ф. В. 2013. Оценка промыслового возврата каспийской севрюги *Acipenser stellatus* от молоди искусственного воспроизводства // Вопросы рыболовства. № 2. С. 303–320.
- Иванов В. П. 2000. Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. 100 с.
- Казанчиев Е. Н. 1981. Рыбы Каспийского моря. М.: Лег. и пищ. пром-сть. 167 с.
- Кушнарченко А. И., Кузнецов Ю. А., Родионова О. В., Ермилова Л. С., Ветлугина Т. А., Коротенко Г. М. 2001. Современное состояние запасов пресноводных рыб Волго-Каспийского района // Состояние запасов и промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 257–272.
- Кушнарченко А. И. 2001. Современное состояние запасов волжского судака и перспективы его промысла // Состояние запасов и промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 272–280.
- Мельничук Г. Л. 1973. Пищевые потребности и баланс энергии молоди леща, плотвы, густеры синца и судака Кременчугского водохранилища. Киев: Наукова думка. С. 50–119.
- Мельничук Г. Л. 1975. Экология питания, пищевые потребности и баланс энергии молоди рыб водохранилищ Днепра. Изд. ГосНИОРХ. 246 с.
- Мельничук Г. Л. 1978. Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчёта рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоёмах. Изд-во ГосНИОРХ. 21 с.
- Мина М. Ф., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука. 1976. 291 с.
- Рикер У. Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-ть. 408 с. (Ricker W. E. 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Population. Publishing Centre, Supply and Services Canada).
- Седов С. И., Парицкий Ю. А. 2001. Биология и промысел морских рыб // Состояние запасов и промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 280–293.
- Сидорова М. А., Алехина Р. П. 2001. Динамика численности волго-каспийского леща // Состояние запасов и промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 280–293.
- Тюрин П. В. 1968. Биологические обоснования правил регулирования рыболовства во внутренних водоёмах // Вопросы ихтиологии. Т. 8. Вып. 3(50). С. 248–295.
- Тюрин П. В. 1974. Теоретические основания рационального регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. Т. 86. Вып. 24. С. 7–25.

- Ходоревская Р.П., Калмыков В.А., Жилкин А.А.* 2012. Современное состояние запасов каспийских осетровых и меры по их сохранению // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хоз-во. № 1. С. 99–106.
- Шмальгаузен И.И.* 1935. Определение, основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Биомедгиз. С. 8–60.
- Шубина Л.И.* 2001. Современное состояние биологии, и промысла и запасов каспийского пузанка // Состояние запасов и промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХа. С. 238–246.
- Fulton T. W.* 1906. The rate of growth of fishes // Annu. Rept. Fish. Board Scotland. V. 22, № 3. P. 141–241.
- Zykov L. A., Kurochkina T. F., Nasibulina B. M., Attaala M. A., Popov N. N.* 2018. Comparative Assessment of Biological and Fisheries Productivity of Caspian Sturgeons Species // Annual Research & Review in Biology 25(1). 1–20.
- Zykov L. A., Kurochkina T. F., Nasibulina B. M., Attaala M. A., Popov N. N., Shalgymbaeva M. S.* 2019. Theoretical estimate of energy balance and nutritional needs of the population of russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* in the Caspian Sea // Croatian J. of Fisheries, 77, 63–76.

Поступила в редакцию 07.06.2019 г.
Принята после рецензии 13.06.2020 г.

Aquatic biological resources

Assessment of reproduction volumes ensuring the formation of beluga reserves in accordance with the Caspian Sea fodder productivity

L.A. Zykov¹, N.P. Antonov², Yu. V. Gerasimov³, M.I. Abramenko⁴

¹ Astrakhan branch of the Kazakhstan Institute of environmental design (LLP «Kazecoproject»), Astrakhan, Russia

² Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow, Russia

³ I.D. Papanin' Institute for Biology of Inland Waters RAS (FSBIS «IBIW RAS»), Borok, Russia

⁴ Federal research center Southern Scientific Center of RAS (SSC RAS), Rostov-on-Don, Russia

Based on a model describing changes in the number and biomass of fish generations during the life cycle with natural mortality depending on the age of fish, quantitative characteristics of the conditional population of the Caspian Beluga, which is formed with an annual replenishment of 1.0 million copies, are calculated. young of the year. Calculations of the number, biomass, annual production and P/B — coefficients were also performed for conditional populations of Volga-Caspian fish included in the Beluga food spectrum. Studies have shown that the number and biomass of generations formed from fingerlings and conditional populations of the studied species depends on the growth rate of their young in the first year of life, as well as on the size and body weight at which 50% of the individuals of the generations Mature. Among the studied fish species, Beluga is the most productive. The lowest generation productivity and high natural mortality are observed in populations of short-cycle, early-maturing fish-Caspian keels, gobies, aterines, etc. The number of generations of the studied species changes during their life according to decreasing curves, the biomass-according to single-vertex parabolic curves with a maximum occurring at the age of 50% of puberty. The highest annual output and P/B coefficients are observed in individuals of younger age. Individual and group feed ratios of fish increase with age. Using a physiological method, individual and population nutritional needs of a conditional Beluga population with a 20% catch of spawning stock were calculated. Based on the obtained data on the absolute age structure of the conditional Beluga population, individual annual food needs and products of the consumed feed base, the volumes of artificial and natural reproduction are calculated, which ensure the formation of reserves and obtaining catches in accordance with its annual food needs and the products of the used feed base.

Keywords: Caspian fish, Beluga, stocks, productivity, food needs, forage base, the volume of reproduction, it is possible to catch.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-179-103-123

REFERENCES

- Alimov A. F., Umnov A. A., Norenko D. S. 1986. Produktivnost' i ratsional'noe ispol'zovanie ozer Eravno-Harginskoj sistemy [Productivity and rational use of lakes of the Eravno-Kharga system] // Issledovanie vzaimosvjazi kormovoj bazy i ryboproduktivnosti na primere ozer Zabajkal'ja. L.: Nauka. 230 s.
- Alimov A. F. 1989. Vvedenie v produkcijonuju biologiju [Introduction to production biology]. L.: Gidrometeoizdat. 144 s.
- Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. 2013. Produkcionnaja gidrobiologija. [Production Hydrobiology]. L.: Nauka. 258 s.
- Andrianova S. B. 2001. Biologija i zapasy bol'sheglazogo puzanka v Kaspijskom more [Biology and stocks of big-eyed shad in Caspian Sea] // Sostojanie zapasov i promyslovych ob'ektov na Kaspii i ih ispol'zovanie. Astrahan'. Izd-vo KaspNIRH. S. 225–238.
- Babushkin N. Ja. 1964. Biologija i promysel kaspijskoj beluga [Biology and fisheries of the Caspian Beluga] // Trudy VNIRO. T. 52. S. 183–258.
- Bajdin S. S., Kosarev A. N. 1986. Kaspijskoe more. Gidrologija i gidrohimiya [Caspian Sea. Hydrology and hydrochemistry]. M.: Nauka. 261 s.
- Beljaeva V. N., Kazancheev E. N., Raspopov V. M. 1989. Kaspijskoe more. Ihtiofauna i promyslovyje resursy [Caspian Sea. Ichthyofauna and fishing resources]. M.: Nauka. 234 s.
- Berg L. S. 1948. Ryby presnyh vod SSSR i sopredel'nyh stran [Fresh water fish of the USSR and neighboring countries]. Ch. 1. M.: Izd-vo AN SSSR. 488 s.
- Borisov V. M. 1988. Retrospektivnaja otsenka chislennosti promyslovych ryb na osnove uslovnih i dejstvitel'nyh koefitsientov smertnosti [Retrospective estimation of the number of commercial fish based on conditional and actual mortality rates] // Voprosy ihtologii. T. 28. Vyp. 6. S. 915–926.
- Borisov V. M., Zalesskih L. M. 1980. Otsenka sostojanija zapasov i stepeni promyslovoj ehkspluatatsii pecherskoj navagi [Assessment of the state of reserves and the degree of commercial exploitation of the Pechora navaga] // Trudy VNIRO. T. 140. S. 75–84.
- Vinberg G. G. 1956. Intensivnost' obmena i pishchevye potrebnosti ryb [The intensity of metabolism and food requirements of fishes]. Minsk. Izd-vo BGU. 248 s.
- Vinberg G. G. 1968. Metody opredeleniya produkcii vodnyh zhivotnyh [Methods for determining the production of aquatic animals]. Minsk: Vysshaya shkola. S. 9–19.
- Vinberg G. G. 1979. Obshchie osnovy izucheniya vodnyh ekosistem [General principles for studying aquatic ecosystems]. L.: Nauka. 271 s.
- Vlasenko A. D. 2008. Problemy vosproizvodstva zapasov osetrovych v Volge [Problems of reproduction of sturgeon stocks in the Volga] // Tez. dokl. konf. «Kompleksnyj podhod k probleme sohraneniya bioresursov Kaspijskogo bassejna». Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. S. 72–77.
- Drjagin P. A. 1934. Razmery ryb pri nastuplenii polovoj zrelosti [Size of fish at the onset of puberty] // Rybnoe Hozyajstvo. № 4. S. 27–29.
- Drjagin P. A. 1948. Ob opredelenii potentsial'nogo rosta i potentsial'nyh razmerov ryb [About determining the potential growth and potential size of fish]. Izv. GosNIORH. S. 56–64.
- Zasosov A. V. 1976. Dinamika chislennosti promyslovych ryb [Dynamics of the number of commercial fish]. M.: Pisch. Prom-t', 312 s.
- Zykov L. A. 1986. Metod otsenki estestvennoj smertnosti, differentsirovannoj po vozrastu ryb [Method for estimating natural mortality differentiated by age of fish] // Trudy GosNIORH. Vyp. 243. S. 14–21.
- Zykov L. A. 2005. Bioehkologicheskie i rybohozajstvennye aspekty teorii estestvennoj smertnosti ryb [Bio-ecological and fisheries aspects of the theory of natural fish mortality]. Astrahan': Izd-vo AGTU. 373 s.
- Zykov L. A. 2008. Opredelenie ob'emov iskusstvennogo vosproizvodstva kaspijskogo lososja, obespechivajuschih formirovanie ego zapasov v sootvetstvii s kormovoj produktivnost'ju Kaspijskogo morja [Determining the volume of artificial reproduction of Caspian salmon, ensuring the formation of its reserves in accordance with the feed productivity of the Caspian Sea] // Mat. Mezhd. konf. «450 let Astrahani». Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. S. 355–358.
- Zykov L. A. 2011. Otsenka promyslovogo vozvrata kaspijskoj belugi *Huso huso* (L) ot molodi iskusstvennogo vosproizvodstva [Estimation of commercial return of Caspian Beluga *Huso huso* (L) from artificial reproduction juveniles] // Voprosy rybolovstva. T. 12. № 2(46). S. 64–86.
- Zykov L. A., Raspopov V. M. 2007. Opyt otsenki perspektivnyh ob'ektov iskusstvennogo vosproizvodstva na osnove biologo-produkcionnyh harakteristik populjatsij // Tr. Mezhd. simp. «Teplovodnaja akvakul'tura i biologicheskaja produktivnost' vodoemov aridnogo kompleksa». Astrahan': S. 263–268.
- Zykov L. A., Slepokurov V. A. 1983. Uravnenie dlja otsenki koefitsientov estestvennoj smertnosti ryb (na primere peljadi oz. Endyr'-Sogomskij), [Equation for estimating the coefficients of natural mortality of fish (for example, lake peladi. Indir — Zoromski)] // Rybnoe hozyajstvo. № 3. S. 36–37.
- Zykov L. A., Gerasimov Ju. V., Abramenko M. I. 2017. Otsenka promyslovogo vozvrata sterljadi *Acipenser ruthenus* Nizhnej Volgi ot molodi iskusstvennogo vosproizvodstva [Estimation of commercial return of the lower Volga sterlet *Acipenser ruthenus* from artificial reproduction juveniles] // Voprosy rybolovstva. T. 18. № 4. S. 422–437.

- Zykov L.A., Gerasimov Ju.V., Abramenko M.I., Lebedev T.B. 2019. Sravnitel'nyj analiz biologicheskoj i promyslovoj produktivnosti tsennyh promyslovyh ryb Kaspijskogo morja [Comparative analysis of biological and commercial productivity of valuable commercial fish of the Caspian Sea]. *Voprosy rybolovstva*. T. 20. № 3. S. 137–131.
- Zykov L.A., Zykova G.F., Abramenko M.I. 2013. Otsenka promyslovogo vozvrata russkogo osetra *Acipenser gueldenstaedtii* ot molodi iskusstvennogo vosproizvodstva [Estimation of commercial return of Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* from artificial reproduction juveniles] // *Voprosy rybolovstva*. T. 14. № 3(55). S. 460–477.
- Zykov L.A., Kazanskij A.B., Abramenko M.I. 2015. Raschet promyslovogo vozvrata shipa Kaspijskogo morja *Acipenser nudiiventris* ot molodi iskusstvennogo vosproizvodstva [Calculation of commercial return of the Caspian sea thorn *Acipenser nudiiventris* from artificial reproduction juveniles] // *Voprosy rybolovstva*. T. 16. № 2. S. 148–159.
- Zykova G.F. 1993. Produktsija sibirskoj plotvy reki Ob' [Products of Siberian roach of the Ob river] // *Voprosy ihtologii*. T. 33. Vyp. 6. S. 799–803.
- Zykova G.F., Zhuravleva O.L., Krasikov E.V. 2000. Otsenka neuchtennogo i brakon'erskogo vylova russkogo osetra v r. Volge i Kaspijskom more [Assessment of unaccounted for and poached catch of Russian sturgeon in the Volga river and the Caspian Sea] // *Mat. Mezhd. konf. «Osetrovye na rubezhe XXI v.»*. Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. S. 54–56.
- Zykova G.F., Zykov L.A., Klimov F.V. 2013. Otsenka promyslovogo vozvrata kaspijskoj sevrjugi *Acipenser stellatus* ot molodi iskusstvennogo vosproizvodstva [Assessment of commercial return of the Caspian sea sevrjugi *Acipenser stellatus* from artificial reproduction juveniles] // *Voprosy rybolovstva*. № 2. S. 303–320.
- Ivanov V.P. 2000. Biologicheskie resursy Kaspijskogo morja. Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. 100 s.
- Kazancheev E.N. 1981. Ryby Kaspijskogo morja [Fish of the Caspian Sea]. M.: Leg. i pishch. prom-st'. 167 s.
- Kushnarenko A.I., Kuznetsov Ju.A., Rodionova O.V., Ermilova L.S., Vetlugina T.A., Korotenko G.M. 2001. Sovremennoe sostojanie zapasov presnovodnyh ryb Volgo-Kaspijskogo rajona [Current state of freshwater fish stocks in the Volga-Caspian region] // *Sostojanie zapasov i promyslovyh ob'ektov na Kaspii i ih ispol'zovanie*. Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. S. 257–272.
- Kushnarenko A.I. 2001. Sovremennoe sostojanie zapasov volzhskogo sudaka i perspektivy ego promysla [Current state of Volga walleye stocks and prospects for its fishing] // *Sostojanie zapasov i promyslovyh ob'ektov na Kaspii i ih ispol'zovanie*. Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. S. 272–280.
- Mel'nichuk G.L. 1973. Pischevye potrebnosti i balans `energii molodi lescha, plotvy, gustery sintsa i sudaka Kremenchugskogo vodohranilisha [Nutritional needs and balance of 'energy' of bream, roach, Bluegill and walleye of Kremenchug vodohranilisha]. Kiev: Naukova dumka. S. 50–119.
- Mel'nichuk G.L. 1975. Ehkologija pitaniya, pischevye potrebnosti i balans `energii molodi ryb vodohranilisch Dnepra [Ecology of feeding, feeding needs and energy balance of juvenile fish of the Dnieper reservoirs]. Izd. GosNIORH. 246 s.
- Mel'nichuk G.L. 1978. Metodicheskie rekomendatsii po primeneniju sovremennyh metodov izuchenija pitaniya ryb i rascheta rybnoj produktsii po kormovoj baze v estestvennyh vodoemah [Methodological recommendations for the application of modern methods for studying fish nutrition and calculating fish products based on the feed base in these reservoirs]. Izd-vo GosNIORH. 21 s.
- Mina M.F., Klevezal G.A. 1976. Rost zhivotnyh [Animal growth]. M.: Nauka. 291 s.
- Riker U.E. 1979. Metody otsenki i interpretatsiya biologicheskikh pokazatelej populyatsij ryb. M.: Pishch. prom-t', 408 s. (Ricker W.E. 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Population. Publishing Centre, Supply and Services Canada)
- Sedov S.I., Paritskij Ju.A. 2001. Biologija i promysel morskikh ryb [Marine fish biology and fisheries] // *Sostojanie zapasov i promyslovyh ob'ektov na Kaspii i ih ispol'zovanie*. Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. S. 280–293.
- Sidorova M.A., Alehina R.P. 2001. Dinamika chislennosti volgo-kaspijskogo lescha [Dynamics of the number of Volga-Caspian bream] // *Sb. Sostojanie zapasov i promyslovyh ob'ektov na Kaspii i ih ispol'zovanie*. Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. S. 258–221.
- Tjurin P.V. 1968. Biologicheskie obosnovanija pravil regulirovanija rybolovstva vo vnutrennih vodoemah [Biological justification of rules for regulating fishing in inland waters] // *Voprosy ihtologii*. T. 8. Vyp. 3(50). S. 248–295.
- Tjurin P.V. 1974. Teoreticheskie osnovanija ratsional'nogo regulirovanija rybolovstva [Theoretical foundations of rational fisheries management] // *Izv. GosNIORH*. T. 86. Vyp. 24. S. 7–25.
- Hodorevskaja R.P., Kalmykov V.A., Zhilkin A.A. 2012. Sovremennoe sostojanie zapasov kaspijskikh osetrov i mery po ih sohranenyu [Current status of Caspian sturgeon stocks and measures for their conservation] // *Vestnik AGTU. Ser. Rybnoe hozjajstvo*. № 1. S. 99–106.
- Shmal'gauzen I.I. 1935. Definition, basic concepts and methods of growth research [Definition, basic concepts and methods of growth research] // *Growth of animals*. M.: Biomedgiz. P. 8–60.

- Shubina L.I.* 2001. Sovremennoe sostojanie biologii, i promysla i zapasov kaspijskogo puzanka [The modern state of fishery biology and stock of Caspian shad] // Sostojanie zapasov i promyslovyh ob"ektov na Kaspii i ih ispol'zovanie. Astrahan': Izd-vo KaspNIRH. S. 238–246.
- Fulton T.W.* 1906. The rate of growth of fishes // Annu. Rept. Fish. Board Scotland. V. 22, № 3. P. 141–241.
- Zykov L.A., Kurochkina T.F., Nasibulina B.M., Attaala M.A., Popov N.N.* 2018. Comparative Assessment of Biological and Fisheries Productivity of Caspian Sturgeons Species // Annual Research & Review in Biology 25(1). 1–20.
- Zykov L.A., Kurochkina T.F., Nasibulina B.M., Attaala M.A., Popov N.N., Shalgymbaeva M.S.* 2019. Theoretical estimate of energy balance and nutritional needs of the population of russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* in the Caspian Sea // Croatian J. of Fisheries, 77, 63–76.

TABLE CAPTIONS

- Table 1.** Constants and parameters of the equation of growth and natural mortality of Beluga and river, sea and semi — passable Volga-Caspian fish included in its nutrition spectrum.
- Table 2.** Number, biomass, biological, commercial productivity and food needs of the conditional Beluga population ($R_{0,5} = 1,0$ million copies $\tau = 3$; $v_{int} = 0,2$).
- Table 3.** Constants, parameters of growth equations, natural mortality, and biological productivity of conditional populations of Volga-Caspian fish included in the Beluga food spectrum.
- Table 4.** Biomass, P/B -coefficients, potential and actual production of fish populations included in the Beluga food spectrum.