

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В.ЛОМОНОСОВА  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

*На правах рукописи*

Данилов Михаил Борисович

**ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ  
РЫБ ПСКОВСКО-ЧУДСКОГО ОЗЕРА**

Специальность 1.5.13 — ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук, профессор  
Криксунов Евгений Аркадьевич

Москва - 2023

## Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. Промыслово-биологическая характеристика Псковско-Чудского озера ...	9
1.1. Краткий исторический очерк.....	9
1.2. Характеристика Псковского-Чудского озера.....	10
1.3. Экологические факторы .....	12
Глава 2. Объекты и методы исследования.....	24
Глава 3. Демографические показатели и характеристики обилия исследованных видов рыб .....	31
3.1. Характеристики роста.....	31
3.2. Естественная смертность.....	33
3.3. Общая численность и биомасса популяций .....	35
3.4. Ретроспективная диагностика оценок обилия .....	39
Глава 4. Анализ естественного воспроизводства.....	40
4.1. Динамика пополнения .....	40
4.2. Модели пополнения .....	43
4.3. Связь изменчивости пополнения с условиями среды .....	52
Глава 5. Анализ промысла.....	58
5.1. Динамика и структура промыслового усилия.....	58
5.2. Анализ промысла отдельных видов рыб .....	67
5.3. Оценка современного состояния промысла .....	77
Глава 6. Обсуждение.....	84
Заключение .....	91
Выводы .....	92
Список литературы .....	94
Приложения .....	114

## Введение

### **Актуальность темы исследования и степень ее разработанности**

При исследовании динамики популяций промысловых рыб важно иметь всестороннюю картину популяционных изменений, которую можно получить, используя современные математические методы популяционного анализа.

Псковско-Чудское озеро является одним из наиболее продуктивных водоемов Северо-Западной Европы и имеет важное значение в региональной экономике и социальной жизни (Yurtseva et al., 2014).

В настоящее время вопросы управления промысловыми ресурсами Псковско-Чудского озера решаются Межправительственной комиссией по рыболовству в рамках Соглашения между Правительством Российской Федерации и Правительством Эстонской Республики о сотрудничестве в области сохранения и использования рыбных запасов в Чудском, Теплом и Псковском озерах от 4 мая 1994 года. Регулирование промысла основано на одновидовом подходе к оценке численности и биомассы промысловых видов по результатам площадных оценок получаемых в ходе экспериментальных траловых съемок (Saat et al., 2010).

С конца 1970-х гг. в экосистеме водоёма отмечаются следующие перемены: нарастающее эвтрофирование, изменения соотношений органического азота и фосфора (Nõges et al., 2003; Румянцев и др., 2006), увеличение температуры воздуха (Jaagus, 2006; Tarand et al., 2013), снижение уровня воды (Jans et al., 2007), рост температуры воды, снижение прозрачности воды, заморные явления (Kangur et al., 2013). Перечисленные изменения отразились на состоянии популяций рыб и промысла.

Претерпевают изменения режимы и формы хозяйственного использования биоресурсов озера, что также затрудняет сбор рыбопромысловых данных, снижает их надежность и, соответственно, осложняет прогнозирование динамики популяций (Pihu, Kangur, 2001; Kangur et al., 2002; Бобырев и др., 2013).

Несмотря на изменения методов промысла, популяции рыб Псковско-Чудского озера периодически подвергаются перелову (Kangur et al., 2007). Поскольку перелов ведет к увеличению чувствительности популяции рыб к флуктуациям климата, становится сложно разделить эффекты селективного рыболовства и изменения климата (Worm, Myers, 2004; Planque et al., 2010). В условиях изменения климата и интенсивной эксплуатации водных биологических ресурсов, вопрос изучения влияния промысла на состояние популяций рыб вызывает большой интерес (Ginter, 2015). Воздействие промысла является одним из основных видов антропогенного воздействия на рыбное население во многих озерах, включая Чудское озеро (Kangur et al., 2002; Tambets et al., 2003). В 1990-е гг., переход от экономической системы Советского Союза к рыночной экономике оказал влияние на рыболовство в Чудском озере. Пресс промысла значительно увеличился, становясь важным источником дохода для местного населения. В начале 1990-х гг. появилась возможность экспорта рыбы на европейский рынок, что резко увеличило спрос и обусловило пресс промысла на популяции рыб (Kangur et al., 2007).

Массовый вылов молоди рыб, а также итоговый дисбаланс в системе взаимоотношений «хищник-жертва» являются общими проблемами, связанными с промыслом в Псковско-Чудском озере на протяжении последних двух столетий. В то же время трудно применить на практике ограничения в рыболовстве поскольку это может вызвать потерю средств к существованию для местного населения (Tammiksaar, Kangur, 2020).

В водоеме обитает более 30 видов рыб, многие из которых имеют промысловое значение. Тем не менее, к началу 21 века основу промысла (более 80 % общего вылова) составляли рыбы 4-х видов: судак (*Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)), лещ (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758)), окунь (*Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758)), плотва (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)), динамика популяций которых и составляет предмет настоящего исследования.

Принимая во внимание существенные различия в гидрологических, гидрохимических и трофических условиях между отдельными частями Псковско-Чудского озера, а также разнонаправленные тренды в динамике уловов рассматриваемых видов в Псковском и Чудском озерах, относительную

автономность рыбодобывающих предприятий, действующих на акватории обоих озер – все перечисленные факторы создают предпосылку для попытки отдельного анализа динамики популяций рыб в Псковском и Чудском озерах.

Проблема комплексного исследования популяций рыб Псковско-Чудского озера рассматривалась в ряде публикаций (Pihu, 1996; Pihu, Kangur, 2001; Kangur et al., 2007; Saat et al., 2010; Бобырев и др., 2013). В том числе отдельные работы были посвящены судаку (Kangur, Kangur, 1996; Ginter et al., 2015), лещу (Kangur, 1996; Мельник, Концевая, 2005; Kangur et al., 2007; Концевая, 2009; Saat et al., 2010).

### **Цели и задачи исследования**

**Цель работы:** количественное исследование динамики популяций основных промысловых рыб Псковско-Чудского озера (судак (*Sander lucioperca*), лещ (*Abramis brama*), окунь (*Perca fluviatilis*), плотва (*Rutilus rutilus*)) на рубеже 20 и 21 веков.

### **Задачи работы:**

1. Получить оценки демографических характеристик 4-х видов рыб Псковско-Чудского озера - судака, леща, окуня, плотвы, и провести ретроспективный анализ динамики их общей численности, биомассы и пополнения на основе использования когортных моделей;
2. Идентифицировать модель пополнения, наиболее адекватно описывающую процессы формирования урожайности годовых классов. Проанализировать связь в системе «родители-потомки» у исследованных видов, провести реконструкцию динамики смертности рыб на первом году жизни;
3. Исследовать влияние внешних факторов на процессы формирования пополнения и оценить устойчивость воспроизводства рассматриваемых популяций;
4. Проанализировать состояние промысла исследуемых видов рыб, динамику промысловой смертности, определить оптимальные уровни промысловой

нагрузки с позиций устойчивой неистощительной эксплуатации биоресурсов.

### **Научная новизна**

Впервые выполнен количественный анализ отдельных субъединиц популяций судака, леща, окуня и плотвы в Псковском и Чудском озерах. Получены ретроспективные за период 1980-2009 гг. оценки смертности (естественной и промысловой), параметров роста, возрастной динамики относительной улавливаемости, общей численности и биомассы популяций, численности отдельных возрастных групп, коэффициентов эксплуатации.

Проведен анализ воспроизводства исследованных видов рыб, проанализирован характер связи в системе «родители-потомки» («запас-пополнение»); исследовано влияние различных факторов на формирование урожайности пополнения. Оценена возможность подрыва воспроизводства популяций по пополнению.

С использованием модели динамического запаса исследовано состояние промысла рыб в Псковско-Чудском озере. Применительно к отдельным видам проанализированы связи между возможной величиной равновесного вылова и промысловой смертностью. Охарактеризована роль промысла в динамике популяционного обилия исследуемых видов на рубеже 20 и 21 веков.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

Результаты исследования дают статистически обоснованные представления о факторах, влияющих на динамику популяций рыб Псковско-Чудского озера, раскрывают масштабы этой динамики в количественных оценках основных показателей популяционного обилия, определяют роль промысловой эксплуатации в наблюдаемых изменениях популяционных систем.

Полученные оценки служат основой для понимания причин популяционной динамики и прогнозирования возможных изменений в составе рыбного населения

Псковско-Чудского озера, являются объективным ориентиром для управления промыслом рыб и разработки мероприятий по сохранению биологических ресурсов этого водоема.

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Динамика общего обилия исследованных видов характеризуется следующими особенностями. В изменениях обилия судака просматривается период роста, продолжавшийся с 1980 г. по 2003 г., и период спада, приходящийся на начало нынешнего века. Динамика популяции окуня характеризуется слабым отрицательным трендом, леща - положительным. Популяция плотвы находится в относительно стабильном состоянии.
2. У всех рассмотренных видов связь в системе «родители-потомки» удовлетворительно описывается куполообразной моделью Рикера. Результаты статистического анализа, полученные с использованием обобщенных линейных моделей, позволяют определить комплекс условий, которые могут играть роль в процессах формирования пополнения. Общими факторами, положительно влияющими на урожайность пополнения, являются средняя температура воды и теплообеспеченность вод (число дней в году с температурой воды более +20 °С). Связь урожайности с прозрачностью воды положительная у леща и окуня, отрицательная у судака и плотвы.
3. Сложившийся к первому десятилетию 21 века режим эксплуатации промыслом популяций окуня Псковского озера и судака близок к оптимальному. Признаки превышения порогового уровня промысловой смертности характерны для окуня Чудского озера и леща. Популяция плотвы недоиспользуется промыслом. Характер колебаний величины пополнения относительно замещающего уровня в различные годы исследованного периода в целом свидетельствует об устойчивости воспроизводства популяций исследованных видов. В отдельные годы этого

периода величина пополнения леща оказывалась ниже замещающего уровня.

### **Апробация результатов**

Материалы работы были представлены на III Международном симпозиуме Бентологического общества Азии (г. Владивосток, 2016 г.), V, VI, VII Научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (г. Москва, 2017, 2018, 2019), V Международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (г. Новосибирск, 2019), Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2019» (г. Москва, 2019), Отраслевом методологическом семинаре по изучению современных методов оценки и рационального использования водных биологических ресурсов ФГБУ «ВНИРО» (г. Москва, 2021).

По теме работы опубликовано 3 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве науки и высшего образования Российской Федерации.

### **Благодарности**

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Криксунову Евгению Аркадьевичу. За помощь в обработке данных и ценные советы автор выражает благодарность - Бобыреву Александру Евгеньевичу, Бурменскому Владимиру Анатольевичу, Шереметьеву Александру Дмитриевичу, Мурзову Николаю Николаевичу, Чулковой Евгении, Чистову Сергею Владимировичу, Васильеву Павлу Валерьевичу. За помощь в предоставлении исходных данных, обработке материала и подготовке публикаций автор благодарит сотрудников Псковского отделения ГосНИОРХ (Псковского филиала ВНИРО) Мельник Марину Михайловну, Концевую Нину Яковлевну, Северина Сергея Олеговича, Тараканова Владимира Владиславовича. Огромная благодарность моей семье, родным и близким за помощь и поддержку.



# Глава 1. Промыслово-биологическая характеристика Псковско-Чудского озера

## 1.1. Краткий исторический очерк

Исследования ихтиофауны Псковско-Чудского озера начались в середине XIX века. В 1851–1852 годах академиком Карлом Максимовичем Бэрм были организованы четыре экспедиции, целью которых было выявить причины оскудения уловов основных промысловых рыб (в первую очередь леща). Тогда К. Бэр пришел к выводу, что чрезмерно интенсивный вылов леща мелкочейистыми сетями блокирует его доступ к естественным местам нереста (Таммиксаар, 2016; Tammiksaar, Kangur, 2020).

В течение 1912–1913 годов под руководством И.Д. Кузнецова было предпринято несколько экспедиций, направленных на исследование фито- и зоопланктона, численности и уловов корюшки, а также других промысловых рыб (Труды промыслово-научной..., 1912, 1913).

Статистика коммерческих уловов собиралась на относительно регулярной основе в период 1931-1940 гг. (Kint, 1940).

За период 1941-1945 данные о промысле отсутствуют из-за Великой Отечественной войны.

В периоды с 1918 по 1940 годы и с 1992 по настоящее время Чудское озеро разделено между двумя государствами – Республикой Эстония и Российской Федерацией, что усложняет проведение полноценного исследования Псковско-Чудское озера в целом.

В период с 1935 по 1941 гг. на водоеме проводились экспедиции Всесоюзным научно-исследовательским институтом озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ). С 1950 по 1951 гг. комплекс экспедиций был предпринят Государственным научно-исследовательским институтом озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга (ГосНИОРХ) под руководством П.В. Тюрина.

В 1969 году было основано Псковское отделение ГосНИОРХа.

С 1962 года сотрудники Института зоологии и ботаники (*Institute of Zoology and Botany*) Академии наук Эстонской ССР участвуют в проведении комплексных исследований озера.

Помимо перечисленных организаций ихтиофауна и рыболовство Псковско-Чудского озера исследуются Псковским педагогическим институтом, Лимнологическим центром (*Centre for Limnology*) Университета биологических наук Эстонии в г. Тарту (*Estonian University of Life Sciences*) и другими исследовательскими организациями.

## 1.2. Характеристика Псковского-Чудского озера

Псковско-Чудское озеро по площади водной поверхности принадлежит к числу наиболее крупных пресноводных водоемов Европы. Расположенное на границе Российской Федерации и Эстонии, относится к бассейну Финского залива Балтийского моря и соединяется с ним короткой (77 км) рекой Нарвой. Площадь водосбора в истоке р. Нарвы, включая площадь самого водоема, равна 47800 км<sup>2</sup>.

Площадь зеркала Псковско-Чудского озера в целом изменяется в зависимости от уровня воды от 3473 до 4328 км<sup>2</sup>, в среднем - 3558 км<sup>2</sup>. Наибольшая длина озера – 152 км, максимальная ширина – 47 км, средняя глубина – 7.1 м (Гидрометеорологический режим...,1983).

Водоем представляет собой систему из трех связанных между собой озер: Чудское озеро, Псковское и Теплое. Чудское озеро – находится в северной части водоема, имеет наибольшую площадь и наибольшие глубины. Псковское озеро – мелководное и находится в южной части водоема. Теплое озеро – имеет вид пролива, соединяющего обе части водоема. Согласно принятой системе ранжирования трофности водоёмов Чудское озеро принадлежит к эвтрофному типу (Kangur, Möls, 2008), Теплое и Псковское – к гипертрофному (Laugaste et al., 1996). Общая площадь Чудского озера составляет 2611 км<sup>2</sup>, средняя глубина 8.1 м, наибольшая глубина 12.9 м (Jaani, 2001), объем воды – 25.07 км<sup>3</sup> (Kangur et al., 2013). Общая площадь Псковского озера составляет 709 км<sup>2</sup>, средняя глубина

3.8 м, наибольшая глубина 5.3 м (Pihu, 1996), объем воды – 2.68 км<sup>3</sup> (Kangur et al., 2013).

В водоем впадает около 240 рек, ручьев и искусственных водотоков, из них можно выделить 30 наиболее крупных притоков. Наибольшую роль играют р. Великая, бассейн которой занимает 52% общей площади водосбора, р. Эмайыги (эст. *Emajõgi*, рус. Омóвжа), р. Выханду (эст. *Võhandu jõgi*) и р. Желча. Сток из озера осуществляется через р. Нарву, впадающей в Финский залив, принося в него 12 км<sup>3</sup> воды ежегодно, что составляет 3% (Pihu, Haberman, 2001) всего притока пресной воды в Балтийское море.

Современная береговая линия Псковско-Чудского озера характеризуется плавными очертаниями и расчленена слабо. Вся северная часть озера полностью лишена бухт и заливов.

Грунты водоема отличаются однообразием, основными являются пески и илы, распределение которых в основном зависит от морфометрии озерного ложа.

Средние годовые скорости ветра на побережье озера составляют 4-5 м/с. Самым штормовым месяцем является октябрь, самым тихим – июнь. Наибольшую повторяемость имеют ветры западного и южного направлений.

Коэффициент условного водообмена Псковского озера - 0.47, т. е. в среднем весь объем воды замещается водами рек, впадающих в озеро, в течение немногим более двух лет (Природные ресурсы ..., 1984).

Для температурного режима Псковско-Чудского озера характерен более быстрый прогрев и охлаждение Псковского и Тёплого озёр по сравнению с Чудским, что объясняется их морфометрическими особенностями. В конце весны – начале лета разница между температурами поверхностного слоя воды Псковского, Тёплого и Чудского озёр на одну и ту же дату может составлять 8-11°C. В конце летнего периода горизонтальная температурная неоднородность равна 1.0-1.5°C. Максимальное значение средней по глубине температуры воды в Псковском озере – +22.2°C, в Чудском - +20°C.

### 1.3. Экологические факторы

Экстремальные значения факторов окружающей среды и сопутствующая эвтрофикация могут вызывать радикальную перестройку рыбного сообщества в крупных мелководных озерах, подобных Псковско-Чудскому (Kangur et al., 2013).

**Эвтрофирование.** Результаты многолетнего мониторинга Чудского озера говорят о продолжающейся эвтрофикации, ухудшении качества воды и среды обитания рыб, что ведет к сдвигу в видовом составе и динамике фитоплантона, увеличению циано-бактериального цветения, заилению дна и заморам рыб (Kangur et al., 2003; Kangur et al., 2005; Kangur et al., 2013). В период 1985- 2010 гг. усилился градиент между озерами в содержании биогенных веществах: в Псковском озере концентрация общего фосфора практически удвоилась (с 61 до 115 мг/м<sup>3</sup>), концентрация хлорофилла *a* возросла с 3 раза (с 20.5 до 62.7 мг/м<sup>3</sup>). При этом в Чудском озере общий фосфор возрос с 30 до 37 мг/м<sup>3</sup>, концентрация хлорофилла *a* составила 23,7 мг/м<sup>3</sup>. Концентрация общего азота в 2009 г. составляла - в Псковском озере - 1143 мг/м<sup>3</sup>, в Чудском - 784 мг/м<sup>3</sup> (Kangur et al., 2013).

С 1949 по 2009 гг. в Чудском озере прозрачность воды в безледовый период (май-октябрь) значительно снижалась с 2.2 до 1.6 м (Рисунок 1.а). В Псковском озере прозрачность сохранялась на уровне 0.9-1.0 м (Оценить состояние..., 2010).

С 1950 по 2010 гг. средняя концентрация кислорода в придонном слое снизилась с 10.4 до 8.1 мг/л, а минимальная концентрация снизилась еще сильнее с 7.1 до 0.6 мг/л. Средний *pH* значительно увеличился с 8.17 до 8.45 (Kangur et al., 2013). Выявлена интенсификация процесса эвтрофирования водоема в период с начала 1990-х до начала 2000-х гг. (Черевичко, 2018).

**Уровень воды.** Для Чудского озера характерна специфическая цикличность в изменениях уровня воды (Jaani, 2001). В 1980-е и 1990-е гг. наблюдались значения уровня воды выше среднемноголетних значений, оставляющего 199 см для периода 1956-1998 гг., однако с середины 1990-х гг. и в 2000-е гг. наметился тренд на его снижение (Рисунок 1.б) (Оценить состояние..., 2010).

**Температура воздуха.** Температура воздуха возросла на 0.3–0.5°C в 1996–1998 гг. по сравнению с началом 1990-х гг., и наибольшие изменения (>1°C) наблюдались в марте (Jaagus, 1999).

В качестве общего тренда стоит отметить смещение на более ранний период начала климатической весны и лета. С 1946 по 1998 гг. начало растопления (таянья) льда в Чудском стало регистрироваться на 31 день раньше (Järvet, 2001). С 1962 по 1997 гг. продолжительность периода снежного покрова уменьшилась в среднем на 33 дня (Tooming, Kadaja, 1999).

**Температура воды.** Температурные условия в период открытой воды имеют высокую внутри- и межгодовую вариативность. Показано увеличение средней и максимальной температуры воды в безледный период, длительность периода с теплой водой (выше +20°C) (Kangur et al., 2007) (Рисунок 1 в, г). Года с высокими максимальными температурами воды и теплообеспеченностью (годовой суммой дней с температурой воды выше +20°C) совпадают с периодами высокой смертности рыб - года с заморными явлениями (Kangur et al., 2013).

**Фитопланктон.** Ход сезонной динамики фитопланктона определяется синезелеными и диатомовыми водорослями. Заметно меньшую роль играют зеленые и динофитовые. Среднемноголетняя (1970-2008 гг.) биомасса фитопланктона за вегетационный сезон (май-октябрь) составила в Чудском озере 12.86 г/м<sup>3</sup>, в Псковском – 19.14 г/м<sup>3</sup>. Динамика биомассы фитопланктона представлена на Рисунке 2.а (Разработать прогноз..., 1992; Оценить состояние..., 2000; Оценить состояние..., 2010).

**Зоопланктон.** Как указано в работе Черевичко (2018) в 1980-2017 гг. биомасса зоопланктона в Псковском озере, обычно, выше, чем в Чудском, что подтверждает его более высокий трофический статус. В 2000-е гг. максимальное количество зоопланктона отмечено в 2002 г., когда средняя биомасса зоопланктона была больше 5.5 г/м<sup>3</sup> в Псковском озере и близка к 3.0 г/м<sup>3</sup> в Чудском, что почти в два раза выше средней за весь период величины.

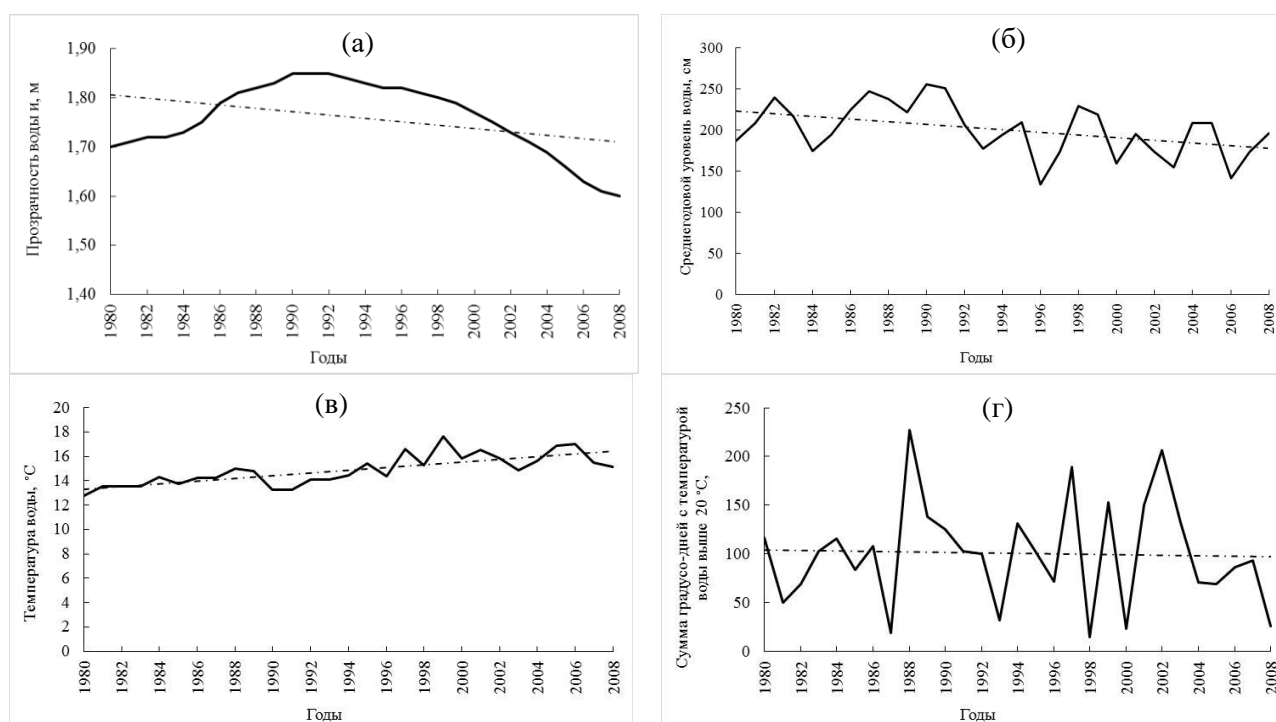


Рисунок 1. Прозрачность воды (по диску Секки) (а), среднегодовой уровень воды (б), среднесуточная температура воды в безледовый период (в), сумма градусо-дней с температурой воды выше +20°C (г) в Чудском озере. (- • - • -) – линия тренда. а, г – по Кангур с соавторами (Kangur et al., 2013); б, в – по данным ГосНИОРХ (Оценить состояние..., 2010)

В многолетней динамике средней за вегетационный период биомассы зоопланктона Псковско-Чудского озера наблюдалась тенденция ее увеличения в 1990-е гг., что свидетельствует о повышении трофического статуса водоема (Рисунок 2.б). В 2000-е гг. отмечено снижение этой величины, что принято считать показателем замедления процесса эвтрофирования (Андронникова, 1980). В работе Гинтера с соавторами (Ginter et al., 2018) более явно говорится о снижении биомассы и численности зоопланктона в Чудском озере в 2000-е гг., в особенности групп *Cladocera* и *Copepoda*, а также их средней индивидуальной массы. Изменения в структуре зоопланктонных сообществ, по всей вероятности, могут быть вызваны питанием ранней молодежи (сеголеток) рыб в года с высокоурожайными возрастными классами. Ювенильные особи потребляют

планктона гораздо больше, чем взрослые планктоядные рыбы (снеток, ряпушка) (Ginter et al., 2018).

**Макрзообентос.** Основную часть бентали Псковско-Чудского озера (до 80%) занимают пелофильные ценозы с доминированием хирономид *Chironomus phumusus* (Минина, 1982; Антипова, 1983; Мельник, 2000). Биотоп илистых грунтов является основным местом нагула бентосоядных рыб, в частности, наиболее ценного бентофага – леща (Антипова, 1986). К 2009 г. состояние кормовой базы рыб-бентофагов было весьма благоприятным (Оценить состояние..., 2010). В динамике общей биомассы зообентоса наблюдаются значительные флуктуации (Рисунок 2.в). В Чудском озере наблюдается слабый положительный тренд (Timm et al., 1996), в Псковском – слабый отрицательный.

**Заморные явления.** В мелководных озерах эффект теплой погоды проявляется особенно сильно, когда он сопряжен с низким уровнем воды. Синергетический эффект цианобактериального цветения, экстремально высоких температур воды (выше +28°C), снижения содержания кислорода (гипоксия) в придонных слоях, снижение уровня воды вызывают заморы рыб (Kangur et al., 2007). В Псковско-Чудском озере нерегулярные заморы регистрировались с 1959 г. в периоды интенсивного цианобактериального цветения, но в последующие года заморы регистрировались неоднократно - 1972, 1988, 2002 гг. (Kangur et al., 2013).

**Современное состояние водных биологических ресурсов.** Псковско-Чудское озеро относится к наиболее продуктивным внутренним водоемам северной Европы – годовая величина рыбопродукции варьирует в пределах 25-34 кг/га (Широкова, Пиху, 1966; Pihu, 1996). Чудское озеро дает 85-88% от общего вылова Эстонии в пресных водоемах (Vetema et al., 2001).

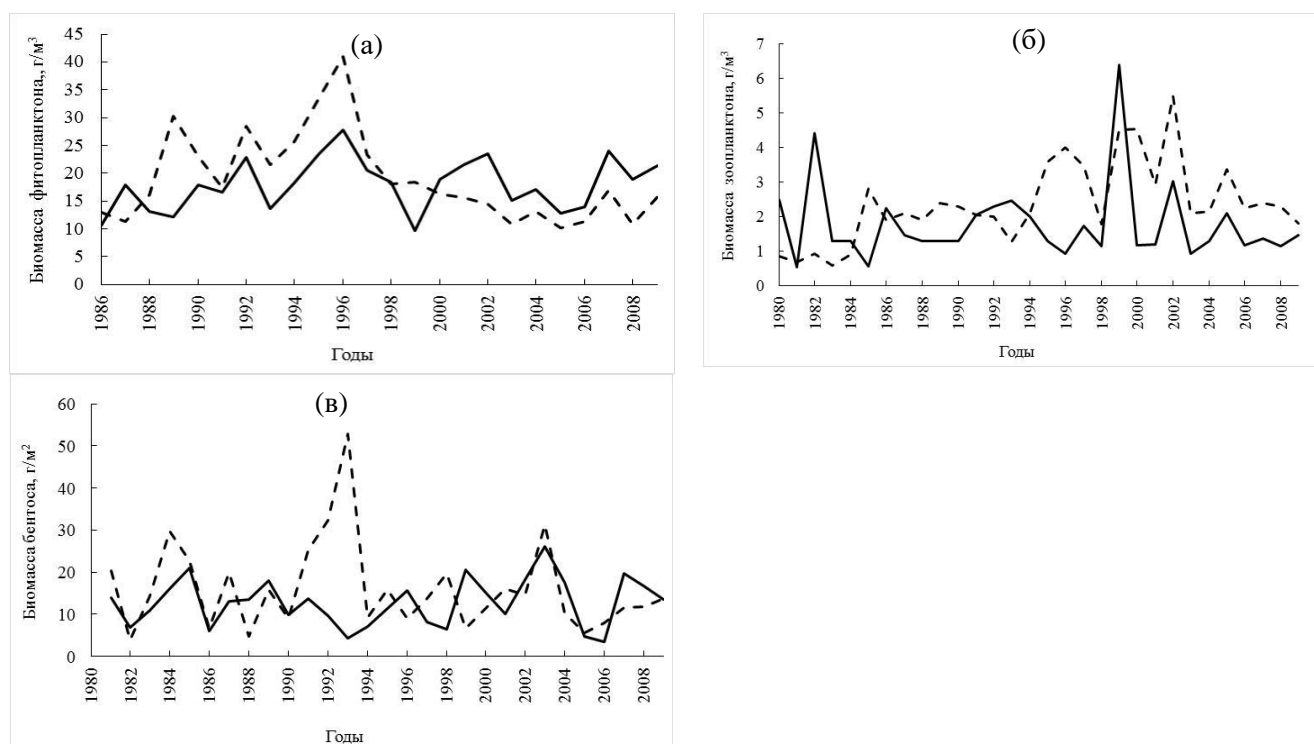


Рисунок 2. Средне-сезонная за вегетационный сезон (май – октябрь) биомасса фитопланктона (а) и зоопланктона (б), средняя биомасса макрозообентоса пелофильных ценозов (в) в Чудском (—) и Псковском (- - -) озёрах. (а), (б) – по данным ГосНОИРХ (Оценить состояние..., 2010) и Черевичко (2018); (в) – по данным ГосНОИРХ (Оценить состояние..., 2010) и работе Тимма с соавторами (Timm et al., 1996)

Подобно общему тренду, наблюдаемому в ряде озер в Европе в последние 30 лет (Cowx, 2015), в Псковско-Чудском озере промысловая статистика показывает общую тенденцию снижения улова с 11.650 т (33 кг/га) в 1931-1940 гг. до 5408 т (16 кг/га) в 2005-2010 гг. (Kangur et al., 2013), что главным образом обусловлено снижением улова снетка (корюшки), ранее являвшимся важным промысловым видом. Основу промысловых уловов в 1930 гг. составляли снеток (43%), плотва (16%), окунь (7%), лещ (7%); в 2005-2010 гг. - судак (27%), окунь (24%), лещ (20%), плотва (14%) (Kangur et al., 2013). Произошел сдвиг в пищевой цепочке – одновременное снижение доли планктоядных и увеличение доли хищных видов в уловах.

Помимо корюшки, также наблюдается снижение биомассы ряпушки, сига, ерша. Особенно сильно сократились популяций сига и ряпушки (Бобырев и др., 2013).



Изменения обилия в рыбных популяциях происходит в противоположных направлениях для холодолюбивых и теплолюбивых видов, что может являться диагностическим признаком влияния изменений климата (Parmesan, Yohe, 2003). Поскольку тренд на потепление становится более интенсивным (Parry et al., 2007), можно ожидать серьезных изменений в рыбном сообществе, например, сдвиг к повышению доминирования эвритермных видов (Jeppesen et al., 2010).

Псковско-Чудское озеро перестало быть пригодным местообитанием для снетка, ряпушки, сига, налима, которые предпочитают холодные олиготрофные водоемы богатые кислородом (Kangur et al., 2013). Нехватка кислорода в воде и заиление нерестилищ, характерные для мелководного Псковского озера, отрицательно влияют на развитие сиговых рыб (Концевая, 2000). После высоких температур и замора в 1988 г. произошло резкое снижение численности популяция ряпушки и она до сих пор не восстановилась до своего прежнего уровня. Снеток с 2007 г. исчез из промысловых уловов (Kangur et al., 2013).

Придонные виды рыб, такие как ерш, также подвержены негативному влиянию гипоксии в придонных слоях воды и субоптимальных высоких температур в периоды цианобактериального цветения и аномальных температур (Arend et al., 2011). В Чудском озере зарегистрировано существенное снижение обилия ерша после заморозов (Kangur et al., 2013).

Однако тепловодные и эвтрофные условия являются более подходящими для судака и леща (Lehtonen, 1996; Jeppesen et al., 2010). Плотва и лещ наименее затронуты воздействием высоких температур (Kangur, 2013). Поэтому в Чудском озере условия более благоприятны для карповых рыб, в ущерб сиговым, как это показано для многих озер в Европе (Lehtonen, 1996; Lammens, 2001).

Эвтрофикация может иметь следствием нестабильность пополнения в результате заиления нерестилищ (Winfield et al., 1996). Поскольку обилие молоди судака и окуня сильно снижается после заморозов, взрослая часть популяций хищных видов может быть подвержена серьезному воздействию, т.к. величина и структура их популяций строго зависит от успешности развития ранних жизненных стадий (van Densen, 1985; Persson, Bronmark, 2008; Ginter et al., 2011).

Параллельное снижение доли планктоядных видов и увеличение доли хищных видов в общем улове отображает сдвиг от холодолюбивых типичных олиготрофных видов, таких как снеток, ряпушка, сиг, налим, к теплолюбивым толерантным к эвтрофикации видам – судак и лещ, что обусловлено изменениями среды обитания (Kangur et al., 2013).

**Судак.** Судак (*Sander lucioperca*) является пелагическим хищником и играет ключевую роль во многих внутренних водоемах умеренной зоны, оказывая структурирующее воздействие на рыбные популяции нижних трофических уровней (Frankiewicz et al., 1997; Dörner et al., 2007). Он играет важную роль в рыбном сообществе Псковско-Чудского озера, являясь верхним (конечным) звеном в пищевой цепи (Kangur et al., 2002). В настоящее время судак стал одним из наиболее важных промысловых видов в Псковско-Чудском озере (Kangur, Kangur, 1996). Считается, что судак относится к тепловодным видам (Hokanson, 1977), предпочитающим эвтрофные водоемы (Jeppesen et al., 2000; Keskinen, Marjomäki, 2003). До первой половины XX века популяция судака была в угнетенном состоянии из-за интенсивного использования траловых орудий лова (близнецовый трал и мелкочейный снюрревод), который в большом количестве вылавливает молодь судака (Pihu, Kangur, 2000).

Самцы судака Псковско-Чудского озера созревают в возрасте 3+ - 4+ при средней длине 28.9 см и средней массе 330 г, самки - в возрасте 4+ - 5+, при 37.8 см и 740 г соответственно. Основные нерестилища расположены в южной части Чудского озера, в Теплом озере и вдоль восточного побережья Псковского озера, а также в дельте реки Великой. Нерестилища характеризуются твердыми грунтами и каменистыми грядами, а в Раскопельском заливе — торфяными ямами. Нерест начинается при температуре воды +13 – +14°C, заканчивается при +20°C. Этот период приходится обычно на середину мая – первую половину июня. Относительная плодовитость судака в северных озерах Европейской части России составляет в среднем 128 шт/г (Петрова, Попова, 1985).

В первые дни экзогенного питания личинки питаются зоопланктоном, в основном ювенильными стадиями кладоцер. С увеличением размеров личинок возрастает роль крупных кладоцер (Зарипова, Козлов, 1985).

По Н.Т. Негоновской (1974) на выживаемость молоди судака большое влияние оказывает пресс со стороны хищника – окуня, причем обеих его форм (прибрежного и пелагического).

**Лещ.** В Псковско-Чудском озере лещ является одним из основных промысловых видов. Он относится к теплолюбивым рыбам, в условиях данного водоема созревает довольно поздно. Самцы достигают половой зрелости в возрасте 6+, самки – 7+ - 8+. Размеры половозрелых самцов варьируют от 25 см и 300 г до 46 см при весе 2100 г, самок - от 30 см и 530 г до 59 см и 5000 г. Соотношение полов в нерестовом стаде близко 1:1 (Концевая, 1986; Ширкова, 1974).

Лещ имеет широкое географическое распространение и адаптирован к различным температурным условиям (Kucharczyk et al., 1997).

Места, пригодные для нереста леща, расположены в мелководных, защищенных от ветра участках, богатых мягкой растительностью. Такие условия имеются преимущественно на юго-западном, южном и юго-восточном берегах Псковско-Чудского озера, а также в северной, северо-западной и северо-восточной частях дельты реки Великой. Лещ откладывает икру на глубине 30–80 см на водную растительность. Относительная плодовитость у рыб длиной от 32 до 52 см колеблется от 76 до 164 экз/г. Начало нереста леща приходится на период максимального уровня воды. Обычно нерест начинается во второй половине мая и заканчивается в конце второй декады июня, когда происходит снижение уровня воды. Однако бывают годы, когда начало нереста сдвигается в ту или иную сторону на срок до двух недель. Считается, что уровень озера является важным фактором естественного воспроизводства леща, так как рыба обычно откладывает икру на пойменных лугах. Пороговая температура нереста +13 - +14°C. Нерест - единовременный (Ширкова, 1974).

Преобладающей пищей леща в возрасте 0+ - 2+ являются ветвистоусые ракообразные (Минина, Концевая, 1984; Антипова 1986). С четырехлетнего возраста лещ становится типичным бентофагом. Обеспеченность пищей сеголетков леща, вследствие низкой концентрации планктонных ракообразных, невысокая. Наиболее полно его пищевые потребности обеспечиваются при переходе на бентосное питание (Антипова, 1986).

Для леща свойственны нерестовые миграции – нагул и зимовка в открытой акватории Чудского озера, а нерест в южной части Чудского и в Псковском озерах (Pihu, 1996; Pihu, Kangur, 2001). В Псковском озере одно из основных нерестовых районов леща локализовано в дельте реки Великой (Лебедева, 2006). Миграция из Чудского озера в Псковское начинается в начале мая. Осенняя миграция из Псковского озера в Чудское длится с конца июля до середины сентября. Данные сроки определяются погодными условиями (Оценить состояние..., 2010).

**Окунь.** Интерес к популяции окуня возникает из-за его экологических особенностей. Первая - окунь является высоко-адаптивным видом, способным занимать одну из трех ниш, питаясь планктоном, бентосом, или быть хищником. Вторая – индифферентность к нерестовому субстрату, что делает его нерест очень эффективным (Вобугев, 2004).

В Псковско-Чудском водоеме обитают две экологические формы окуня - прибрежная и пелагическая. Медленно растущая прибрежная форма доминирует по численности, особенно в Псковском озере. Половая зрелость у самцов окуня наступает в возрасте 2–4 лет, у самок – в 3–5 лет. Нерест начинается сразу после ледохода либо спустя несколько дней после его окончания (Пиху, Пиху, 1974) - обычно во второй половине апреля при температуре +8 – +11°C и длится 6-8 дней (van Eerden et al., 2007). Окунь нерестится по всему побережью Псковского озера, однако в большей мере на южной части. Также нерест происходит в мелких водах Чудского озера, тоже преимущественно в южной части, где хорошо выражена водная растительность. Окунь может нереститься как на растительности, так и на песке, и на гравии на глубине от 3 до 8 метров. Иногда откладывает икру на

орудия лова, в частности на плоскости полотен кошельковых неводов (ризцов), использующихся для лова снетка. Относительная плодовитость составляет около 225 шт/г (Пиху, Пиху, 1974).

С использованием самоорганизующихся нейронных сетей выявлялись долговременные тренды в динамике рыбного населения Чудского озера - периоды низкого обилия окуня наблюдались в 1950 гг., высокого обилия - в 1973-1975 гг. (Kangur et al., 2007).

**Плотва.** Обычно плотва нерестится одиночными особями, нерест в группах встречается редко. Самцы достигают половой зрелости в возрасте 3+ - 4+ при длине 8-11 см. Самки созревают в возрасте 4+ - 5+ и длине 10-13 см. В Псковско-Чудском озере плотва начинает нереститься ранней весной - в конце апреля при температуре +8 - +10°C, массовый нерест происходит при +10 - +13°C (Pihu, Kangur, 2001). Нерест заканчивается во второй половине мая. Для плотвы отмечается достаточно короткая длительность нереста на конкретном месте – в среднем 5 дней, но очевидно из-за широкой пространственной вариабельности внешних условий в целом по водоему, нерестовый период растягивается до нескольких недель. В условиях увеличения температуры воды весной в Чудском озере в течение 40 лет (1951-1990 гг.) плотва стала нереститься при температуре на 3 градуса выше, при этом сроки нереста остались теми же. Также сроки нереста были связаны с уровнем воды: весной в годы с высоким уровнем воды в марте и апреле нерест начинался раньше (Nõges, Järvet, 2005).

В работе Джафри (Jafri, 1989) показано важность сочетания условий длительности фотопериода и теплой воды для успешного нереста плотвы. Длительность фотопериода – фактор, не подверженный воздействию изменений климата, что объясняет относительно постоянное время нереста плотвы несмотря на изменения температурных условий.

С использованием самоорганизующихся нейронных сетей выявлены долговременные тренды в динамике рыбного населения Чудского озера – высокое обилие плотвы показано в 1930-е гг. и низкое обилие в 1960-1980 гг. (Kangur et al., 2007).

**Факторы, влияющие на величину годовых классов.** Численность и структура годовых классов, как часто предполагают, является результатом сложных взаимодействий между абиотическими и биотическими факторами, влияющими на рост и смертность когорты. Вариабельность во взаимодействии данных факторов вызывает стохастические вариации в пополнении. Ранние жизненные стадии в целом наиболее чувствительны к резким изменениям факторов окружающей среды (Neuman et al., 1996).

Ряд авторов (Ware, 1975; Hendersson, Nepszy, 1994) отмечают, что физическая кондиция нерестящихся особей сильнее влияет на количество икры, чем количество нерестящихся особей. Согласно общей закономерности более крупные самки продуцируют более крупную икру с более высоким выживанием личинок. На выживание икры влияет качество и химический состав икры, особенно содержание жиров (Neuman et al., 1996).

Процессы пополнения рыб существенным образом зависят от внешних воздействий, и даже небольшие изменения условий внешней среды могут продуцировать значительные вариации в урожайности годовых классов (Hjort, 1914). Изменения времени появления пополнения может вызывать несовпадения с развитием зоопланктона и вести к каскадным эффектам по пищевой цепи, затрагивающими всю экосистему (Blenckner, 2001; Edward, Richardson, 2004). Важным фактором динамики пополнения рыб является благоприятные условия в момент перехода на внешнее питание (Cushing, 1975).

Биологические процессы, в том числе хищничество и качество мест обитания оказывают большое влияние на пополнение рыб и часто сильно взаимосвязаны с экологическими факторами (Alheit, Niquen, 2004; Leggett, Frank, 2008).

В частности, для окуня на величину годовых классов оказывают влияние следующие факторы (Neuman et al., 1996):

— каннибализм (Sumari, 1971; Craig, Kipling, 1983; Bobyrev, 2004);

- конкуренция за пищевые ресурсы для ювенильных особей (Persson et al., 1988; Bobyrev, 2004);
- величина родительского стада;
- влияние температуры на эмбриональное развитие, выживание икры и личинок (Vetemaа, Saat, 1996; Hokanson, 1977);
- качество икры: существуют свидетельства, что у окуня качество икры лучше в конце нерестового периода.

Продолжительность светового дня влияет на потребление пищи и соответствующий рост окуня (Toneys, Coble, 1980).

Для окуня балтийской популяции показатели роста и силы годового класса зависят от температуры и продолжительности светового дня (Karas, Thoresson, 1992).

Токсичные вещества могут вызывать задержку полового созревания, низкое качество эмбрионов и снижение выживаемости личинок окуня (Sandstorm, 1994).

Окунь менее чувствителен к токсическому эффекту кислот и металлов, чем другие рыбы. Снижение конкуренции делает умеренную эвтрофикацию преимуществом для окуня в озерах с карповыми рыбами (Neuman et al., 1996).

С помощью имитационных моделей (Меньшуткин, 1971; Меньшуткин, Жаков, 1964) на основе данных по озерам Тюленье и Раздельное в республике Карелия, в которых обитает только окунь, показано, что пополнение окуня зависит от доступности планктонных пищевых ресурсов.

Для окуня Балтийского моря снижение уловов в начале 1990-х и в 2000-е гг. в прибрежных водах юго-восточной Швеции связывают с низким пополнением, что в свою очередь обусловлено личиночной смертностью из-за дефицита пищи в начальные периоды экзогенного питания и поедание икры хищниками (Nilsson et al., 2004; Ljunggren et al., 2010).

### **Динамика озерных экосистем.**

Для изучения свойств популяционных систем могут использоваться различные модели. Так в работе Жакова (1984) с помощью «возраст-структурированных» имитационных моделей для озер северо-запада

СССР на примере сообществ из 7 видов рыб показано, что сукцессионный процесс сопровождается отчетливыми изменениями в структуре сообщества. Когда озеро становится эвтрофным, продуктивность рыбных сообществ возрастает в 1.5 раза в основном за счет возрастания продукции плотвы и карпа. На поздних стадиях сукцессии из сообщества исчезают налим и лещ. В ацидофильной (закисленной) среде в рыбном сообществе остались только окунь и плотва. Сложная природа трофических взаимоотношений становится более ясной, когда влияние промысла включается в модель. Для примера, тяжелый пресс хищничества как мера улучшения продуктивности рыбного сообщества приносит обратный результат – доля ценных видов (леща) снижается и сообщество на 70% состоит из окуня и плотвы.

Для озера Сямозеро в республике Карелия с помощью равновесной трофической модели *ESOPATH IV* (Криксунов и др., 2001) показано, что среди окунеобразных только ерш оказывает негативное влияние почти на все виды рыб. Другие хищники (взрослый окунь и судак) играют важную роль ограничителя роста численности снетка (корюшки), что положительно отражается на численности более ценных видов - ряпушки и сига.

Анализ роли трофических отношений в динамике популяций рыб Псковско-Чудского озера показал, что формируемой в сообществе биологической продукции достаточно для удовлетворения энергетических потребностей и поддержания биомассы (Бобырев и др., 2013).

## **Глава 2. Объекты и методы исследования**

Несмотря на то, что к настоящему времени разработан ряд сложно-организованных методов оценки обилия популяций (Quinn, Deriso, 1999), виртуальный популяционный анализ (далее - ВПА) является относительно простым методом и широко используется для оценки численности и биомассы популяций промысловых ресурсов в силу умеренных требований к исходным



данным и простому алгоритму (Megrey, 1989; de Valpine, 2002; Chatfield, 2003; Xiao, 2007).

Взаимодействия между нерестовой частью популяции и пополнением в рыбных популяциях является предметом многих исследований и некоторые из них вполне противоречивы, вплоть до того, что вообще подвергают сомнению вопрос существования сколь-нибудь значимой связи между этими двумя параметрами. Более конструктивным подходом будет признать существующие трудности в установлении взаимосвязи «родители-потомки» («запас-пополнение») на основании имеющейся информации, но все равно продолжать поиск лучшей интерпретации данных отвечающих целям исследования (Ples, 1994). Существует потребность найти приемлемое описание взаимодействий в системе «родители-потомки», чтобы определить общую форму зависимости и ориентировочный размах его параметров, как основу для оценки допустимых уловов и дальнейшего развития многовидовых моделей (Garrod, 1982). Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957) предположили асимптотическую форму зависимости «родители-потомки», тогда как другие исследователи (Ricker, 1954; Cushing, Horwood, 1977; Ware, 1980) показали, что куполообразная форма кривой пополнения может быть обусловлена допущением правдоподобных, но более сложных биологических моделей. Принципиально, каждый из существующих видов зависимости возможен, но для использования любой из этих моделей требуется ввести в качестве предположения специфичное биологическое обоснование для изучаемого набора данных, которое не всегда может быть валидным или может быть проверено (Garrod, 1982).

Для оценок обилия популяций была использована когортная модель *ADAPT-VPA* (версия 2.8) (Gavaris, 1988, 1993; Mohn, Cook, 1993; Patterson, Kirkwood, 1995), из пакета программ *Fisheries Toolbox* (NOAA / NMFS, США). Являясь модификацией виртуального популяционного анализа, данная модель на основе данных о возрастной структуре уловов дает ретроспективное восстановление величины численности и биомассы популяции, а также промысловой смертности. Преимуществом модели *ADAPT-VPA* является

возможность настройки модели благодаря включению в анализ дополнительных данных в виде индексов биомассы или численности. В настоящем исследовании использовались индексы уловов на единицу промыслового усилия: биомасса годового улова на одного рыбака при промысле, численность и биомасса уловов на час траления при научных съемках.

В настоящей работе анализируются данные за период 1980-2009 гг. Входными данными для модели ВПА служили временные ряды уловов (возрастной состав, биомасса), оценки естественной смертности, относительной улавливаемости, темпов полового созревания. Исходные данные о составе и динамике промысловых уловов получены из материалов публикаций и ежегодных отчетов Псковского отделения ГосНИОРХ (с 2015 г. - Псковское отделение ФГБНУ «ВНИРО») по оценке состояния сырьевой базы рыболовства и возможного вылова. Нелегальный, незаконный, неучтенный вылов не учитывался.

При подготовки исходных данных для моделирования произведена оценка численности каждой возрастной группы в общем годовом объеме добычи. В настоящем исследовании самой старшей возрастной группой для судака, окуня, плотвы был возраст 10+, для леща - 17+, поскольку уловы более старших возрастных групп не образуют представительную выборку и были объединены в так называемую плюс («+») группу.

Линейный рост описан с помощью функции Берталанффи, для оценки параметров которой проведена аппроксимация эмпирических данных о линейных размерах рыб из уловов.

Мгновенные коэффициенты естественной смертности ( $M$ ) оценены с помощью метода Чена–Ватанабе (Chen, Watanabe, 1989), в основе которого положена взаимосвязь темпов убыли с линейным ростом и созреванием:

$$M(t) = \begin{cases} \frac{k}{1 - e^{-k(t-t_0)}}; t \leq t_{mat} \\ \frac{k}{a_0 + a_1(t - t_{mat}) + a_2(t - t_{mat})^2}; t \geq t_{mat} \end{cases}; \quad (1)$$

$$\begin{cases} a_0 = 1 - e^{-k(t_{mat}-t_0)} \\ a_1 = k e^{-k(t_{mat}-t_0)} \\ a_2 = -\frac{1}{2} k^2 e^{-k(t_{mat}-t_0)} \end{cases}; \quad (2)$$

где  $t$  – возраст,  $k$  и  $t_0$  – параметры функции линейного роста Берталанффи скорость роста и теоретический возраст нулевой длины, соответственно,  $t_{mat}$  – возраст достижения половой зрелости.

Располагая данными о естественной и промысловой смертности и средней доле отдельных возрастных групп в составе промысловых уловов можно оценить коэффициенты относительной улавливаемости с помощью метода Южаковой–Снеткова (Южакова, Снетков, 1983; Криксунов, Концевая, 1987). Он характеризует изменения доступности рыб для промысла с возрастом – при достижении полной улавливаемости в определённом возрасте её величина остаётся постоянной, равной 1. Метод основан на последовательном решении уравнений следующего вида:

$$q_i \exp[M + F(q_i/2 + 1/2)] = p_i / p_{i+1}; \quad (3)$$

$$q_{i-1} / q_i \exp[M + F(q_{i-1}/2 + q_i/2)] = p_{i-1} / p_i; \quad (4)$$

где  $q_i$  – относительная улавливаемость особей возраста  $i$ ,  $p_i$  – доля в улове особей возраста  $i$ ,  $F$  – коэффициент промысловой смертности,  $M$  – коэффициент естественной смертности. Решая уравнения (3) методом касательных (Ньютона) мы получаем значение  $q$ , которое затем используем в ходе решения уравнения (4) и т.д.

Для статистической обработки данных использовался пакет прикладных программ *Statistica 6.0*.

Коэффициент эксплуатации рассчитывался как отношение общей массы вылова к общей биомассе популяции, полученной в ходе ВПА моделирования.

Анализ биомассы нерестового стада на единицу пополнения (*Spawning Stock Biomass/Recruits - SSB/R*), являющийся аналогом анализа улова на единицу пополнения, разработан на основе модели динамического запаса, может быть использован для разработки ориентиров для поддержания на стабильном уровне биомассы нерестового стада.

Прикладная программа *Yield per Recruit Model* версия 3.1 (*NOAA/NMFS*, США) основана на модели динамического запаса (Бивертон, Холт, 1969) и в настоящем исследовании применена для оценки равновесного улова (улов на единицу пополнения (*Yield per Recruit - Y/R*)) и соответствующего состояния промысла.

В качестве показателя достаточности пополнения для обеспечения стабильного состояния популяции при существующем режиме промысла рассматривалось распределение эмпирических точек в системе численность пополнения ( $R$ ) и биомасса порождающего ее нерестового стада ( $SSB$ ) относительно линии замещения (Gabriel et al., 1989). В качестве линии замещения рассматривается прямая, проходящая через начало координат и некоторую точку на кривой пополнения. Расположение точек выше линии замещения наблюдается в года, когда величины пополнения достаточно для сохранения стабильности биомассы нерестового стада при текущих значениях промысловой смертности. Обратная ситуация, когда точки расположены ниже линии замещения свидетельствует о недостаточности пополнения в рассматриваемые годы.

Анализ факторов, обуславливающих темп пополнения проводился в двух направлениях: определения вида модели, описывающей связь в системе «родители-потомки» («запас-пополнение») и выявление статистических связей между численностью пополнения и факторами внешней среды.

Выполнена параметризация моделей пополнения Рикера (Ricker, 1954), Бивертон–Холта (Бивертон, Холт, 1969), Шепарда (Shepherd, 1982), описывающих связь между величиной нерестового стада и численностью продуцируемого потомства (сеголетки). Модель Шепарда представляет собой формальное обобщение двух первых моделей и имеет вид:  $R = AS/(1 + (S/B)^K)$ , где  $R$  – величина пополнения,  $S$  – величина нерестовой части популяции (биомасса нерестового стада),  $A$ ,  $B$ ,  $K$  – параметры. Параметр формы ( $K$ ) придает модели более высокую гибкость при аппроксимации эмпирических данных. Так, при  $K < 1$  модель Шепарда может приобретать форму, аналогичную функции Бивертон–Холта; при  $K = 1$  – аналогичную функции Рикера; при  $K > 1$  становится монотонно возрастающей и не имеющей максимума.

Обобщённые линейные модели (*Generalized Linear Models – GLM*) (Nelder, Wedderburn, 1972) использовались при исследовании влияния факторов внешней среды на величину пополнения. Отсутствие ограничений на тип распределения данных является основным преимуществом указанного метода. В данном анализе зависимой переменной выступала численность пополнения, в качестве независимых переменных – среднегодовые уровень и прозрачность воды, температура воды в безледовый период, теплообеспеченность вод (сумма градусо-дней с температурой воды выше  $+20^{\circ}\text{C}$ ), биомасса нерестового стада в Чудском озере. Независимые переменные использованы по отдельности и в различных сочетаниях. Наилучшими признавались варианты моделей с минимальными величинами остаточной дисперсии и информационного критерия Акайке (*Akaike Information Criterium – AIC*). Анализ выполнен средствами языковой среды программирования  $R$  (версия 3.0).

С помощью линейной регрессии выполнено сопоставление временных рядов депенсаторной смертности ( $\beta$ ) молоди рыб, представляющей собой независимую от плотности компоненту смертности из модели пополнения Рикера, с рассмотренными выше условиями внешней среды и кормовой базой в Чудском озере.

Так называемая ретроспективная или историческая смещённость в полученных результатах моделирования ВПА оценивалась с помощью ретроспективного анализа (ретроспективная диагностика), в ходе которого из исходных рядов данных последовательно убирается информация последнего, предпоследнего и т.д. годов, делаются прогонки модели с использованием одних и тех же ключевых опций и проводится сравнение результатов (Бабаян и др., 2018). Под ретроспективной смещённостью понимается ситуация, когда кривые для укороченных временных рядов (ретроспективные кривые) отклоняются от кривой с полным временным рядом (истинная кривая).

Для оценки разброса в ретроспективных оценках использовались следующие критерии:

- Критерий ретроспективности Мона  $\rho$  (Mohn, 1999) означает сумму относительных вертикальных расстояний между терминальными значениями каждой ретроспективной кривой и истинной кривой;
- Модифицированный критерий Мона  $\rho'$  (Hurtado-Ferro et al., 2015) означает среднее относительное вертикальное расстояние между терминальными значениями каждой ретроспективной кривой и истинной кривой;
- Индекс дивергенции/конвергенции ( $k$ -статистика) – оценивает разницу относительно истинной кривой и предыдущей ретроспективной кривой (Hurtado-Ferro et al., 2015).

### Глава 3. Демографические показатели и характеристики обилия исследованных видов рыб

#### 3.1. Характеристики роста

В Таблицах 3.1.1. - 3.1.2. представлены оценки параметров роста исследованных видов рыб в Псковском и Чудском озерах. Соответствующие оценки отражают особенности линейного роста, характеризующегося коэффициентами уравнения Бергаланффи: предельной длиной ( $L_{max}$ ), скоростью ее достижения ( $k$ ), теоретическим возрастом нулевой длины ( $t_0$ ). Данные коэффициента оценены с относительной низкой стандартной ошибкой – от 2 до 10 %.

Минимальные значения коэффициента скорости роста характерны для окуня Псковского озера ( $0.084 \text{ год}^{-1}$ ) и леща (Чудское озеро –  $0.084 \text{ год}^{-1}$ , Псковское озеро -  $0.094 \text{ год}^{-1}$ ). У судака и плотвы Чудского озера данный параметр характеризуется сходством ( $0.156 \text{ год}^{-1}$ ).

В больших озерах, водохранилищах и дельтах крупных рек окунь образует две экологических группировки – прибрежную, представленную особями с медленным ростом и питающуюся преимущественно беспозвоночными, и глубинную, представленную хищными крупными быстрорастущими особями (Шатуновский, Рубан, 2013).

Заметим, что коэффициент скорости роста судака озера Сямозера (республика Карелия) ниже чем в Псковско-Чудском озере и составляет  $k = 0.09 \text{ год}^{-1}$  (Павлов, 1995).

В разных популяциях возраст полового созревания судака неодинаков, что может быть обусловлено разницей в темпе его роста (Lappalainen et al., 2009). На темп роста в последующие периоды жизни может влиять интенсивность питания и темп роста молоди судака в первый год жизни (Зыков, Иванов, 2008). На юге ареала созревание происходит на год раньше, в северной части ареала – на год позднее (Самойлов, 2017).

Во многих водоемах максимальный отмеченный возраст судака не уступает или даже превосходит зарегистрированный для Псковско-Чудского озера – 17 лет. В русловых участках р. Ахтубы максимальный возраст судака составляет – 15 лет (Самойлов, 2017), в Куршском заливе Балтийского моря - 17 лет (Голубкова, 2003), в водоемах Финляндии – 20 лет (Lind, 1977).

Скорость роста леща определяется сочетанием таких факторов, как средняя температура и продолжительность вегетационного сезона, размер водоёма и количество пищевых ниш для разных размерно-весовых группировок, многократная смена характера питания в онтогенезе, общая обеспеченность пищей взрослых особей. С севера на юг ареала изменчивость возраста достижения половой зрелости, скорости линейного и весового роста увеличиваются (Шатуновский и др., 2009).

Параметры линейного роста леща существенно варьируют от водоема к водоему, об этом свидетельствуют их сопоставление с данными по Вислинскому заливу Балтийского моря (Рябчун, 2011), а также по озеру Сямозеро (республика Карелия) (Павлов, 1995). По сравнению с указанными водоемами, в Псковско-Чудском озере отмечается более низкая скорость роста леща. Однако в озерах Ильмень (Новгородская область) и Белое (Вологодская область) наблюдается еще более низкий темп роста леща, что может объясняться невысокой кормовой базой (Печников, Савенкова, 2004; Печников, Коновалов, 2004).

Таблица 3.1.1. Значение параметров уравнения линейного роста Бергаланффи для рыб Чудского озера

Года	$L_{max}$ , см	$k$ , год <sup>-1</sup>	$t_0$
Судак	84.60	0.156	- 0.780
Лещ	72.38	0.084	- 0.794
Окунь	42.70	0.114	-1.230
Плотва	26.14	0.156	-1.380



Таблица 3.1.2. Значение параметров уравнения линейного роста Бергаланффи для рыб Псковского озера

Года	$L_{max}$ , см	$k$ , год <sup>-1</sup>	$t_0$
Судак	85.77	0.153	-0.74
Лещ	71.03	0.094	-0.796
Окунь	50.47	0.084	-1.41
Плотва	28.76	0.117	-1.67

### 3.2. Естественная смертность

Как и следовало ожидать, естественная смертность, представленная в виде мгновенных коэффициентов, имеет высокие значения у рыб младшего возраста. По этому показателю лидируют судак и лещ, за ними следуют окунь плотва (Рисунок 3.2; Приложение Таблицы П.21-П.24).

Примечательно, что в Чудском и Псковском озерах возрастная динамика мгновенных коэффициентов естественной смертности внутри одного вида практически не различима как для судака, так и для леща. Для судака средние оценки соответствующих параметров составили 0.40 и 0.41 год<sup>-1</sup>, соответственно, для леща в обоих озерах - 0.27 год<sup>-1</sup>. Это несколько выше по сравнению с аналогичными показателями, полученными для других водоемов. У судака озера Сямозеро этот параметр составляет 0.15 год<sup>-1</sup> (Павлов, 1995). У леща Вислинского залива - 0.15 год<sup>-1</sup> (Рябчун, 2011), озера Сямозеро - 0.24 год<sup>-1</sup> (Павлов, 1995), некоторых озер Финляндии - 0.15-0.33 год<sup>-1</sup> (Hilden, Lehtonen, 1982).

Естественная смертность окуня и плотвы в Чудском озере выше, чем в Псковском: для окуня Чудского и Псковского озер - 0.31 и 0.28 год<sup>-1</sup>, для плотвы - 0.32 и 0.28 год<sup>-1</sup>, соответственно.

На протяжении рассматриваемого периода для младших возрастов естественная смертность менялась в более широком диапазоне чем для средне- и старше-возрастных групп.

Для леща в обоих озерах в каждую декаду наблюдалось постепенное снижение естественной смертности младше-возрастных групп, что могло способствовать росту популяции.

Окунь и плотва имели сходные черты в динамике естественной смертности: в Чудском озере высокие значения наблюдались в 1980-е гг., затем произошло снижение, которое сохранялось в 1990-е и 2000-е гг.; в Псковском озере естественная смертность весьма слабо менялась по декадам.

Для судака в 1990-е гг. отмечалось повышение естественной смертности младшевозрастных групп, что могло ограничить или замедлить рост обилия популяции. Данная ситуация может говорить о том, что одни и те же внешние факторы по-разному влияют на смертность разных возрастных групп, а также о том, что на динамику численности популяции больше влияет смертность младшевозрастных групп.

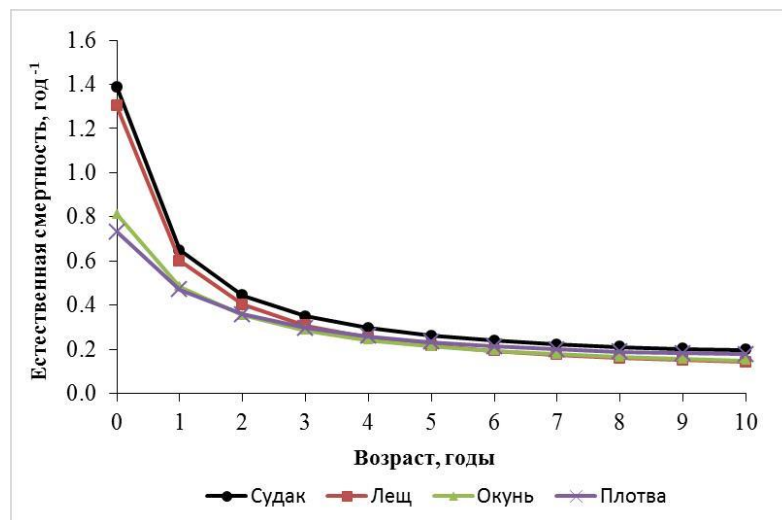


Рисунок 3.2. Возрастная динамика мгновенного коэффициента естественной смертности судака, леща, окуня и плотвы (среднее для Псковско-Чудского озера)

### 3.3. Общая численность и биомасса популяций

Ниже представлены результаты анализа промыслово-биологической статистики по видам, который позволил получить оценки обилия популяций рыб (в терминах численности и биомассы) на момент начала календарного года и проанализировать их динамику за период с 1980 по 2009 гг.

**Судак.** В Таблице П.1 Приложения представлены оценки общей численности и биомассы судака, а на Рисунках 3.3.а-б воспроизведена их динамика за исследованный период. Пределы варьирования соответствующих оценок очень велики. В Чудском озере максимальные оценки биомассы популяции (2002 г.) превосходят минимальные (1980 г.) в 134 раза; в Псковском – в 22 раза (1980 и 1989 гг. соответственно); средние значения составляют 4437 и 535 т соответственно.

Существенный рост биомассы популяции судака пришёлся на середину 1980-х гг. В Чудском озере этот рост продолжался вплоть до конца 2000-х гг., в Псковском озере он приостановился к началу 1990-х гг. и начал снижение. Динамика биомассы судака в целом повторяет динамику численности (Приложение, Рисунки П.1.а-б). Осреднённая оценка общей численности популяции (возрастные группы 1+ – 10+) составила для Чудского озера – 7.8 млн экз., для Псковского – 1.0 млн экз. Основной вклад в общую численность вносят сеголетки - доля самой младшей возрастной группы в Чудском озере варьирует от 6 до 92, составляя в среднем 64%, в Псковском - от 47 до 87 и в среднем составляя около 70%. Основной вклад в биомассу популяции вносят возрастные группы 1+ - 5+, их доля в среднем составляет 75% (Приложение, Рисунок П.2.а).

Как тенденцию можно отметить снижение доли средне- и старше-возрастных групп в общей биомассе в 2000-е гг. (Приложение, Рисунки П.3.а-б). Корреляция между изменениями популяционного обилия судака Псковского и Чудского озер слабая - для биомассы  $r = 0.28$  ( $p = 0.18$ ), для численности –  $r = 0.24$  ( $p = 0.19$ ).

**Лещ.** Оценки биомассы и численности популяции леща приведены на Рисунках 3.3.в-г и в Таблице П.2 Приложения.

В отличие от судака, размах колебаний биомассы леща не столь велик, в Чудском максимальная биомасса (2004 г.) превосходит минимальную (1980 г.) в 3 раза, в Псковском – в 4 раза (2009 и 1999 гг., соответственно), составляя в среднем 2713 и 859 т, соответственно.

Средняя численность леща (возрастные группы 1+ – 17+) в Чудском озере оценивается величиной 10.1 млн экз., в Псковском – 3.3 млн экз. Доля сеголеток в обоих озера варьирует от 32 до 72 % от общей численности. Динамика биомассы в целом повторяет динамику численности (Приложение, Рисунки П.1.в-г).

Наблюдается сопряженность в динамике между озерами – корреляция для биомассы составила -  $r = 0.77$ ,  $p = 0.000001$ , для численности -  $r = 0.76$ ,  $p = 0.000001$ . До середины 2000-х гг. наблюдалось увеличение численности и биомассы популяции, которая затем сменилась на противоположную, обусловив возврат к уровню 1980-х гг.

Основную биомассу популяции леща составляют особи возраста 4+ – 7+ (53–56%) (Приложение, Рисунок П.2.б).

В 2000-х гг. доля средне- и старше-возрастных групп в общей биомассе снизилась, что было обусловлено увеличением популяции за счет появления ряда высокоурожайных поколений (Приложение, Рисунки П.3.в-г).

**Окунь.** По сравнению с судаком и лещом численность окуня невелика. Осреднённая оценка для этого вида в Чудском озере (возрастные группы 1+ – 10+) составила – 64.8 млн. экз., в Псковском – 5.2 млн. экз. (Приложение, Рисунки П.1.д-е). Доля сеголеток варьирует от 24 до 80%, в среднем составляя около 50% от общей численности популяции.

В динамике биомассы окуня Чудского озера наблюдались снижения в начале 1990-х и 2000-х гг., однако сколько-нибудь четкого тренда не прослеживается и в среднем она составляла 3.5 тыс. т (Рисунки 3.3.д-е). В Псковском озере максимум биомассы (около 800 т) пришелся на первую

половину 1980-х гг., затем произошло ее снижение, и с начала 90-х по настоящее время биомасса стабилизировалась на уровне 250 т.

В динамике обилия окуня корреляции между озерами невелика: для биомассы –  $r = 0.42$  ( $p = 0.02$ ), для численности –  $r = 0.38$  ( $p = 0.037$ ). В Чудском озере наибольший вклад в общую биомассу окуня вносят возрастные группы 1+ - 5+, в Псковском озере - 2+ - 6+ (Приложение, Рисунок П.2.в). В популяции окуня Чудского озера доля младшевозрастных групп выше, чем в Псковском. Общей тенденцией для обоих озер является снижение доли старших возрастных групп в общей биомассе в 2000-е гг. (Приложение, Рисунки П.3.д-е).

**Плотва.** Согласно результатам модели ВПА среди исследованных видов плотва занимает первое место по численности и биомассе (Приложение, Таблица П.4). Об этом же свидетельствуют результаты картографической оценки обилия (Криксунов и др., 2020). Осреднённая для периода исследования оценка общей численности популяции плотвы Чудского озера (возрастные группы 1+ – 10+) составила 213.9 млн экз., в Псковского – 68.7 млн экз. (Приложение, Рисунки П.1.ж-з). Доля сеголеток в среднем составляет 40% от общей численности популяции.

В обоих озёрах наибольший вклад в общую биомассу плотвы вносят возрастные группы 3+ - 7+, их доля составляет в среднем 58% (Приложение, Рисунок П.2.г). В общей биомассе плотвы Чудского озера выделяется высокая доля старших возрастных групп - от 10+ и старше, поскольку она является сборной, так как плотва имеет длинный возрастной ряд (иногда до 17+), но в силу скудности исходных данных для целей моделирования они были объединены в одну так называемую «плюс» группу.

В динамике возрастного состава популяции плотвы практически не отмечается различий между декадами. В 2000-е гг. в общей биомассе незначительно возрастает доля средневозрастных (5-6 лет) и снижается доля старшевозрастных групп (10+ и старше) (Приложение, Рисунки П.3.ж-з).

Примечательно, что по сравнению с видами, рассмотренными выше, существенно уступающим плотве по показателям обилия, условия

воспроизводства в наибольшей степени обеспечивают устойчивый уровень ее популяции. Размах межгодовых колебаний обилия плотвы невелик. В Чудском озере биомасса изменялась не более чем в 1.3 раза, в Псковском – в 2 раза, в среднем составляя 11.2 и 3.1 тыс. т соответственно. В Чудском озере в динамике биомассы плотвы отмечается слабый отрицательный тренд (Рисунок 3.3.ж).

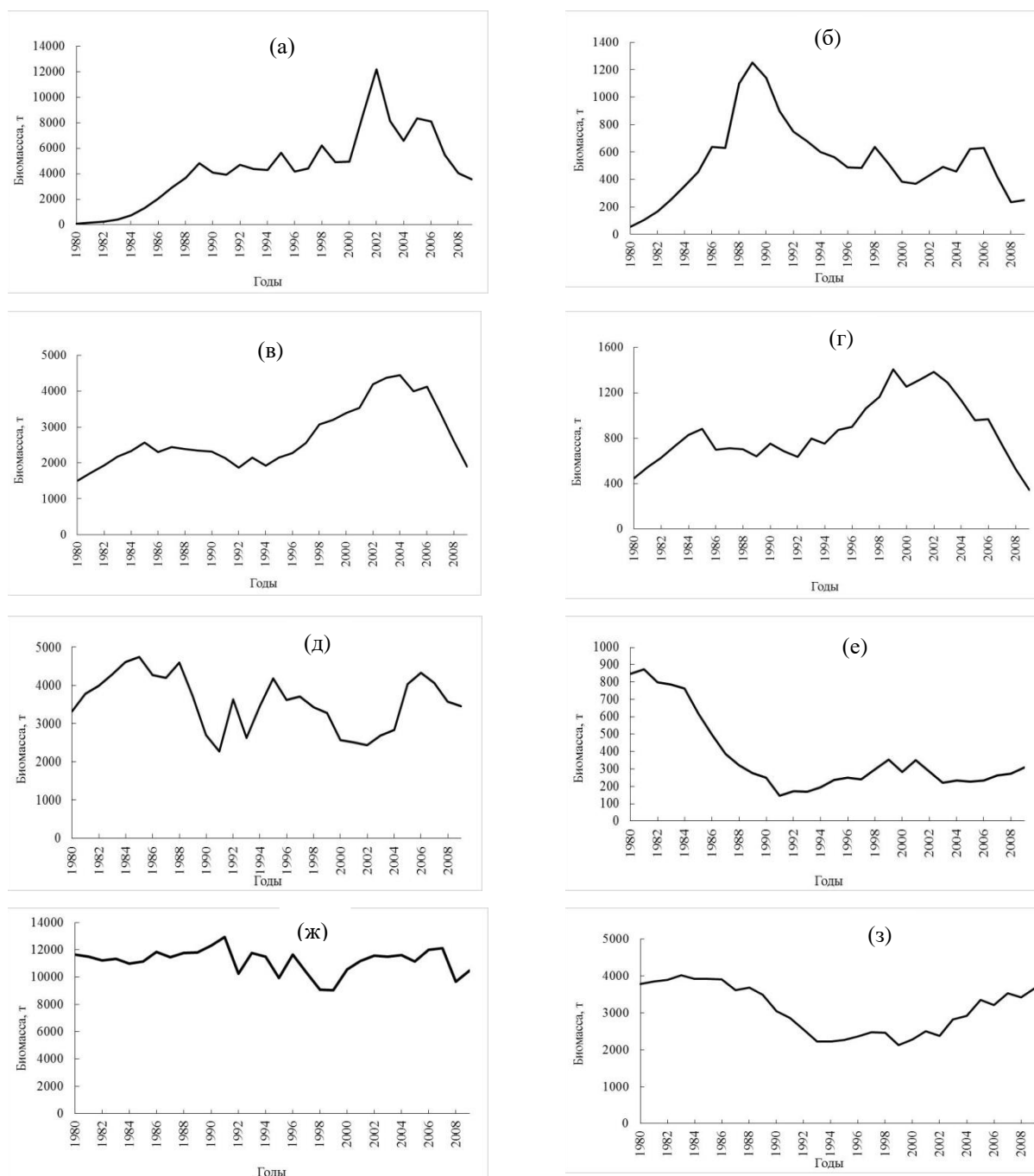


Рисунок 3.3. Биомасса популяций судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е), плотвы (ж, з) в Чудском (а, в, д, ж) и Псковском (б, г, е, з) озерах

В Псковском озере в 1990-е гг. наблюдалось снижение показателей обилия плотвы, затем в 2000-е гг. произошло их повышение до уровня 1980-х гг. (Рисунок 3.3.3).

Биомасса плотвы в Чудском озере выше чем в Псковском озере примерно в 3.5 раза. Взаимный анализ динамики показателей обилия плотвы в обоих озерах показал низкий уровень корреляции: для биомассы –  $r = 0.31$  ( $p = 0.099$ ), для численности –  $r = -0.11$  ( $p = 0.54$ ).

### 3.4. Ретроспективная диагностика оценок обилия

С помощью ретроспективного анализа на примере Чудского озера показано наличие ретроспективной смещённости в ВПА-оценках численности популяции и биомассы нерестового стада (Приложение, Рисунки П.4-П.5, Таблица П.5).

Для плотвы наблюдается систематическое смещение оценок в сторону завышения, для леща – в сторону занижения. Для остальных видов (судак, окунь) знак отклонений (положительный/отрицательный) кривых с неполным временным рядом от кривой с полным временным рядом изменяется по мере смещения по временной шкале в ретроспективном направлении, что указывает на отсутствие системных ошибок в полученных оценках численности и биомассы.

Ретроспективная смещённость проявляется в более широком диапазоне для численности и чуть слабее для биомассы; максимальная продолжительность наблюдаемой смещённости характерна для плотвы (последние 23 года анализируемого временного ряда), минимальная - для окуня (до 6 лет в ретроспективном направлении). При этом для плотвы наблюдается наименьший диапазон смещения (до 24%) и наименьшие значения критериев Мона ( $p$  и  $p'$ ) и  $k$ -статистики. Наибольшие аналогичные значения – для леща.

Для более поздних лет анализируемого временного ряда - первой половины второго и третьего десятилетий в ретроспективном направлении показано отсутствие ретроспективной смещённости, что может объясняться свойствами сходимости процедуры ВПА. Для указанных лет получаемые оценки популяционных характеристик являются более надежными.

## Глава 4. Анализ естественного воспроизводства

### 4.1. Динамика пополнения

Ниже рассмотрена динамика пополнения исследованных видов, в качестве оценки которого использована восстановленная (на момент завершения первого года жизни) численность возрастной группы 0+.

**Судак.** Пополнение судака Чудского озера варьируют в пределах почти двух порядков – 0.8–67.4 (среднее 16.1) млн экз. (Рисунок 4.1.а). В Псковском озере диапазон варьирования этого показателя существенно меньше – 1.0–6.0 (среднее 2.4) млн экз. (Рисунок 4.1.б). Примечательно, что генерации высокой численности судака в Псковском и Чудском озерах формируются примерно в одно и то же время, например, в 1985, 1991, 2001, 2005 гг. Хотя в целом корреляция между обилием молоди в этих озерах выражена слабо как в отдельные десятилетия (1980-1989 гг.:  $r = 0.55$  ( $p = 0.10$ ); 1990-1999 гг.:  $r = 0.47$  ( $p = 0.17$ ); 2000-2009 гг.:  $r = 0.50$  ( $p = 0.14$ ), так и в целом за исследуемый период (1980-2009 гг.:  $r = 0.26$  ( $p = 0.17$ )). В какой-то степени это объясняется разнонаправленностью трендов в динамике пополнения: положительным для Чудского озера и отрицательным - для Псковского.

**Лещ.** Представленная на Рисунках 4.1.в-г динамика пополнения леща демонстрирует почти полную синхронность изменений в Псковском и Чудском озерах ( $r = 0.75$ ;  $p < 0.001$ ). В обоих озёрах появление высокочисленных возрастных классов приходится на одни и те же годы - 1995–2003 гг. Средняя численность сеголеток в Псковском озере в 3 раза ниже по сравнению с таковой в Чудском. Полученные оценки для леща Чудского озера варьируют от 5.0 до 29.1 млн экз. составляя в среднем 13.2 млн экз., а для Псковского – от 0.9 до 10.1 млн экз. (средняя 4.2 млн экз.).

**Окунь.** В Чудском озере межгодовые изменения численности пополнения окуня варьируют в пределах от 28.1 (1988 г.) до 155.4 (1991 г.) (среднее – 65.1) млн экз. (Рисунок 4.1.д); в Псковском озере диапазон варьирования этого



показателя существенно меньше – от 1.2 (1989 г.) – до 9.3 (1980 г.) (среднее – 3.7) млн экз. (Рисунок 4.1.е). В Псковском озере высокочисленные генерации окуня регистрировались в начале 1980-х гг. прошлого века, затем, к концу 1980-х гг. произошел заметный спад, который сменился в последующие декады относительной стабилизацией на низком уровне. Динамика пополнения в обоих озёрах слабо связана  $r = 0.30$  ( $p = 0.113$ ). Наблюдаемые существенные различия в динамике пополнения могут указывать на относительную обособленность группировок окуня в этих озерах.

**Плотва.** В Чудском озере численность пополнения плотвы варьирует от 102 до 282 (среднее – 156) млн экз. (Рисунок 4.1.ж); в Псковском озере диапазон варьирования существенно меньше – 24.2 - 58.5 (среднее – 41.5) млн экз. (Рисунок 4.1.з). В динамика пополнения в обоих озёрах корреляция отсутствует ( $r = -0.008$ ,  $p = 0.99$ ). В Псковском озере высокие значения пополнения регистрируются в 1980-х и 2000-х гг.

#### **Ретроспективная диагностика ВПА-оценок пополнения**

С помощью ретроспективного анализа на примере Чудского озер показано наличие ретроспективной смещённости в ВПА-оценках численности пополнения.

Для леща наблюдается систематическое смещение оценок в сторону занижения, для остальных видов (судак, окунь, плотва) - знак отклонений изменяется несколько раз по мере смещения по временной шкале в ретроспективном направлении (Приложение, Рисунок П.6). Характер данного систематического смещение оценок отличается для разных видов: для плотвы наблюдается наиболее продолжительное смещение (последние 25 лет анализируемого временного ряда), наименее продолжительное - для окуня (до 6 лет в ретроспективном направлении).

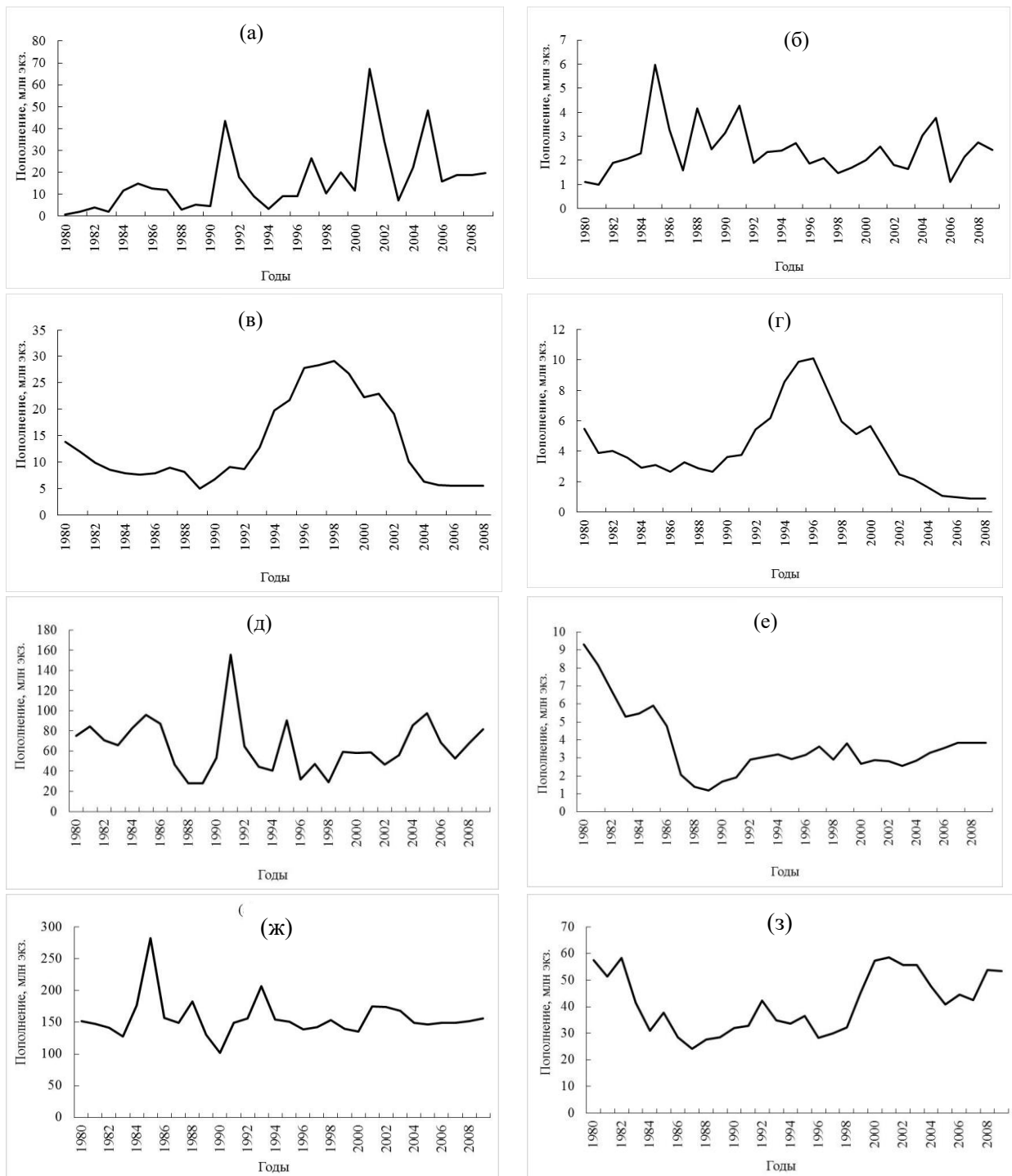


Рисунок 4.1. Динамика численности пополнения судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е) и плотвы (ж, з) в Чудском (а, в, д, ж) и Псковском (б, г, е, з) озерах

При этом для плотвы наблюдается наименьший диапазон смещения (не более 32%) и наименьшие значения критерия Мона ( $\rho$ ), модифицированного критерия Мона ( $\rho'$ ),  $k$ -статистики (Приложение, Таблица П.6). Наибольшие аналогичные значения – для леща, что говорит о наименьшей надежности полученных оценок численности и возможного наличия системных ошибок.

#### 4.2. Модели пополнения

Динамике пополнения принадлежит одна из ключевых ролей в общих изменениях популяционного обилия рыб и связанных с ними изменениями рыбохозяйственной продуктивности Псковско-Чудского озера. Поэтому особый интерес представляет вопрос о причинах межгодовой изменчивости урожайности молоди отдельных видов. Хорошо известно, что эффективность размножения у рыб определяется действием многих факторов различной природы. Среди этих факторов особая роль принадлежит внутренним механизмам популяционной регуляции, свойственных видам, у которых из-за избыточной продукции икры формируется особый механизм выживания, важную роль в котором играют плотностные эффекты. Анализ выживаемости таких организмов ставит на первый план требование чёткого разграничения внутренних и внешних факторов, оказывающих влияние на результаты размножения. Известно, что внутренними механизмами популяционной регуляции обеспечивается определенный тип количественной связи в системе «родители-потомки». Влияние внешних причин приводит к размыванию этой связи за счет случайных отклонений, которые (при наличии необходимых статистических данных) могут быть связаны с конкретными условиями размножения того или иного года (Бобырев, Криксунов, 1996; Garrod, 1983; Drapper, 1995).

Для изучения внутренних факторов, определяющих переменный темп пополнения, выполнен анализ связи в системе «родители-потомки». Мерой родительской части популяции явились оценки биомассы нерестового стада; мерой пополнения – оценки численности соответствующей генерации к концу первого года жизни.

В ходе анализа использованы модели пополнения Рикера, Бивертон–Холта и Шепарда. Критерием выбора той или иной модели явилось качество аппроксимации эмпирических данных. В качестве основных критериев качества аппроксимации использовались показатели статистической надежности оценок параметров аппроксимирующих функций с помощью следующих инструментов:

- $t$ -критерий Стьюдента (расчетный  $t$ -критерий должен быть больше критического значения  $t$ -критерия из справочной таблицы - при условии использования двусторонней критической области; приемлемый уровень значимости  $p < 0.05$ );
  - абсолютная стандартная ошибка;
  - относительная стандартная ошибка;
  - коэффициент детерминации ( $R^2$ );
  - нормальность распределения остатков:
    - гистограммы частот остатков (визуальная оценка подобия нормальному распределению);
    - критерий Хи-квадрат (критерий должен быть не значим –  $p > 0.05$ ). Если критерий значим, то гипотеза о соответствии наблюдаемых данных гипотетическому (предполагаемому) распределению отвергается;
    - критерий Колмогорова-Смирнова (критерий должен быть не значим –  $p > 0.05$ );
    - нормальный вероятностный график (наблюдаемые значения должны быть распределены линейно);
  - диаграмма рассеивания наблюдаемых и предсказанных значений в системе «родители-потомки» (точки должны быть распределены линейно).

**Судак.** Рядом инструментов, такими как коэффициент детерминации, нормальность распределения остатков согласно критериям критерий Хи-квадрат и Колмогорова-Смирнова, подтверждена статистическая надежность параметров

функции Рикера, описывающей соотношение в системе «родители-потомки» в популяции судака Псковского и Чудского озер (Рисунки 4.2.1.а-б, Приложение, Таблицы П.8, П.7).

Параметр формы модели Шепарда (коэффициент  $K > 1$ ), также свидетельствует в пользу выбора для судака Псковского озера функции Рикера (Приложение, Таблица П.8). Однако только для функции Рикера Псковского озера значим  $t$ -критерий и относительная стандартная ошибка имеет низкие значения.

Тем не менее, эмпирические точки, относящиеся к отдельным годам, довольно сильно отклоняются от теоретической кривой.

Следует сказать, что не все рассмотренные инструменты подтверждают надежность аппроксимации функцией Рикера. Так, на диаграмме рассеивания наблюдаемых и предсказанных по этой модели значений пополнения признаки линейности паттерна отсутствуют (Приложение, Рисунки П.7.3.в-г). Признаки нормальности распределения остатков отсутствуют согласно гистограммам частот (Приложение, Рисунки П.7.2.а-б) и на нормальных вероятностных графиках остатков точки образуют не линейный, а  $S$ -образный паттерн (Приложение, Рисунки П.7.3.а-б).

Функции пополнения Бивертон–Холта и Шепарда оказались менее пригодными из-за низкого качества аппроксимации имеющихся данных (Приложение, Рисунки П.7.1, П.7.2, Таблицы П.7, П.8). Все или часть подобранных коэффициентов статистически ненадежны. Для их оценок характерны высокие абсолютные и относительные значения стандартной ошибки,  $t$ -критерий также оказался не значимым для всех или части параметров уравнений, не подтверждается нормальность распределения остатков.

**Лещ.** С помощью модели Рикера получено статистически значимое описание эмпирических данных о воспроизводства леща в Чудском озере. По мере достижения определённых значений дальнейшее увеличение родительского части популяции (нерестового стада) приводит к снижению численности потомства. Отсюда – относительно хорошее соответствие куполообразной зависимости численности пополнения от величины нерестового стада

(родительской части популяции) (Рисунок 4.2.1.в). Об этом же говорит высокое значение компенсаторной смертности (Таблица 4.2).

Для леща Чудского озера выбранным критериям надежности в наибольшей степени отвечает модель Рикера, характеризующаяся низкими значениями стандартной ( $s$ ) и относительной стандартной ошибок ( $s'$ ), значимым  $t$ -критерием, достаточно высоким коэффициентом детерминации (0.75) (Приложение, Таблица П.9).

Вместе с тем нормальность распределения остатков не подтверждается согласно гистограмме частот (Приложение, Рисунок П.9) и критерию Хи-квадрат (Приложение, Таблица П.10), что говорит о недостатках аппроксимации функцией Рикера для Чудского озера.

Показано низкое качество аппроксимации функцией Шепарда для Чудского озера (Приложение, Рисунок П.8.а), функцией Рикера (Рисунок 4.2.1.г) и Бивертон–Холта для Псковского озера (Приложение, Рисунок П.8.б; Приложение, Таблицы П.9, П.10).

Не удалось аппроксимировать моделью Бивертон–Холта данные о пополнении леща Чудского озера, моделью Шепарда – для Псковского озера.

Стоит еще раз обратить внимание на тот факт, что согласно большей части статистических критериев модель пополнения Рикера пригодна для леща Чудского озера и не пригодна для леща Псковского озера, хотя популяция проявляет черты единства, происходят нерестовые миграции между озерами. Псковское озеро вносит важный вклад в воспроизводство леща Чудского озера. Возможно, что миграции и смешение группировок затрудняют выделение характерных черт леща Псковского озера.

**Окунь.** Приемлемой моделью для описания связи «родители-потомки» в популяции окуня Псковского озера оказались модели Рикера и Бивертон–Холта, в то время как для популяции окуня Чудского озера – только модель Рикера (Рисунки 4.2.1.д-е). Обе модели дают сходные коэффициенты детерминации 0.86 - 0.92 (Приложение, Таблица П.11).

Параметр формы модели Шепарда ( $K > 1$ ) для Чудского озера также указывают, что исследуемая зависимость имеет вид, близкий к модели Рикера.

В дальнейшем, говоря об анализе воспроизводства Псковского озера, мы будем ориентироваться на модель Рикера, которая в наибольшей степени отвечает использованным статистическим критериям. В отношении окуня Псковского и Чудского озер для параметров моделей Рикера характерны низкие значения абсолютной ( $s$ ) и относительной стандартных ошибок ( $s'$ ),  $t$ -критерии значимы, критерий Хи-квадрат не значим (Приложение, Таблица П.12), что говорит об относительно хорошей аппроксимации эмпирических данных. Однако о недостатках аппроксимации функцией Рикера можно судить по диаграммам рассеивания наблюдаемых и предсказанных значений, на которых признаки линейности паттерна отсутствуют (Приложение, Рисунок П.11.2.в-г), в также, что нормальность распределения остатков не подтверждается рядом инструментов - гистограммами частот (Приложение, Рисунки П.11.1.а-б), нормальными вероятностными графиками (Приложение, Рисунок П.11.2.а-б).

Для функций Бивертон-Холта и Шепарда показано низкое качество аппроксимации (Приложение, Рисунки П.10, П.11.1.в-д, Таблицы П.11, П.12).

Полученные расчётным путем данные о системе «родители-потомки» у окуня Псковского озера не удалось аппроксимировать моделью Шепарда.

**Плотва.** При описании процессов пополнения плотвы наилучшие результаты также дает модель Рикера (Рисунки 4.2.1.ж-з).

Коэффициенты детерминации ( $R^2$ ) для Чудского и Псковского озер составляют, соответственно 0.94 и 0.96. Уровень значимости оценок параметров модели Рикера по  $t$ -критерию  $p < 0.01$ . Значения стандартной ( $s$ ) и относительной стандартной ошибки ( $s'$ ) низкие (Приложение, Таблица П.13), что говорит об относительно хорошей аппроксимации эмпирических данных моделью Рикера.

Нормальность распределения остатков, согласно критерию Хи-квадрат (Приложение, Таблица П.14) и гистограммам частот (Приложение, Рисунок П.13), подтверждена для Псковского озера. Для плотвы Чудского озера эмпирические точки распределены агрегированно, что затрудняет интерпретацию

связи между величиной родительского стада и численностью продуцируемого потомства.

Для плотвы Чудского озера функции Бивертон–Холта и Шепарда показали низкое качество аппроксимации (Приложение, Рисунки П.12, П.13; Таблицы П.13, П.14).

Полученные расчётным путем данные о системе «родители-потомки» для плотвы Псковского озера не удалось аппроксимировать моделями Бивертон–Холта и Шепарда.

**Оценка компенсаторной и депенсаторной смертности.** Как было показано выше, каноническая форма модели пополнения Рикера оказалась подходящим средством описания связи в системе «родители-потомки» для рассматриваемых видов и оценки её параметров делают возможным реконструкцию динамики отдельных компонент убыли, в первую очередь, физиологической, или не зависящей от плотности смертности молоди (депенсаторной) ( $\beta$ ) в течение первого года жизни. Этот параметр естественной убыли является наиболее лабильным, в то время как компенсаторная смертность ( $\alpha \cdot N(0)$ ), представляет собой консервативный компонент убыли, отражающий складывающуюся исторически систему биотических взаимоотношений молоди рыб.

В таблице 4.2. представлены оценки параметров канонической модели Рикера вида:

$$N(T) = R = N(0) \cdot e^{-\beta \cdot T} \cdot e^{-\alpha \cdot N(0) \cdot T}; \quad (5)$$

где  $T$  – возраст;  $N(T)$  – численность генерации в возрасте  $T$ .

Данная модель интерпретирует процессы формирования соотношений в системе «родители-потомки» как результат действия двух компонент смертности: не зависящей ( $\beta$  – депенсаторной) и зависящей ( $\alpha \cdot N(0)$  – компенсаторной) от начальной численности генераций и использованных для описания процессов формирования пополнения у исследованных видов рыб Чудского озера.



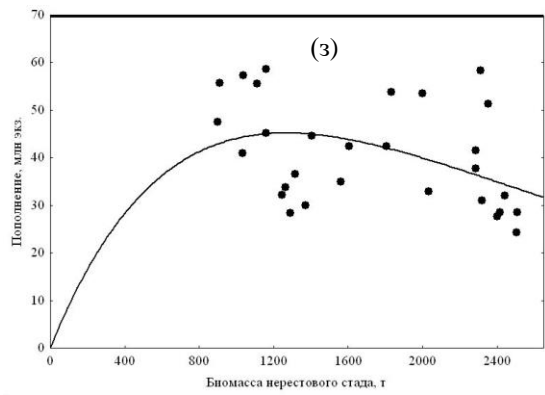
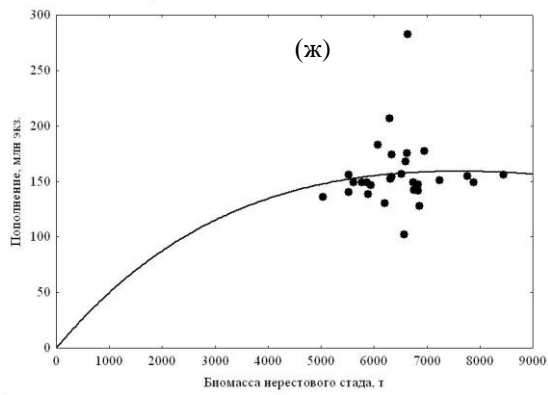
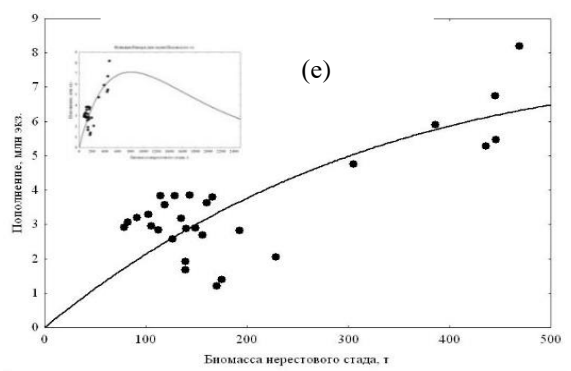
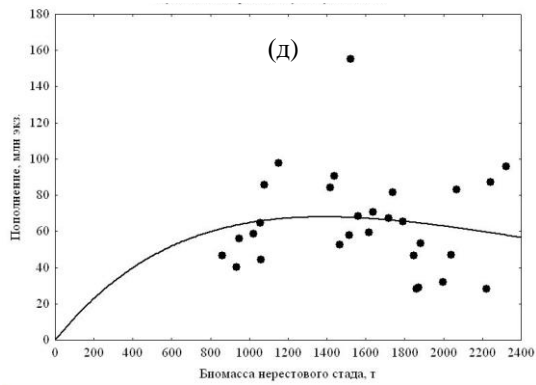
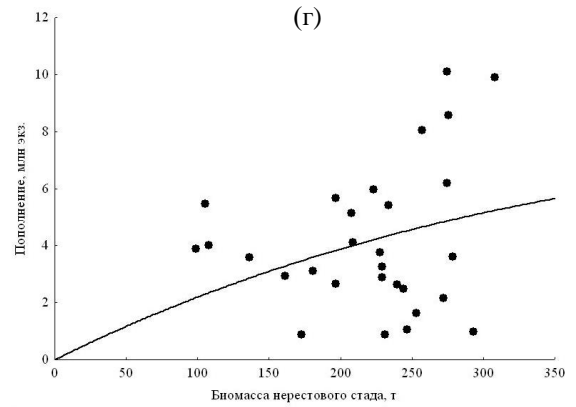
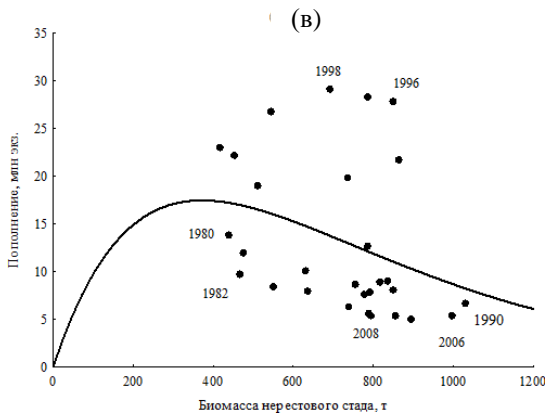
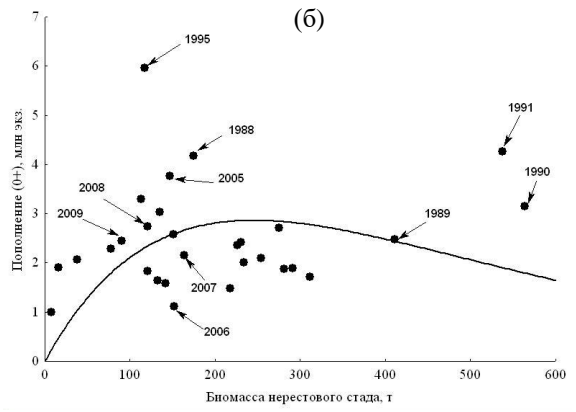
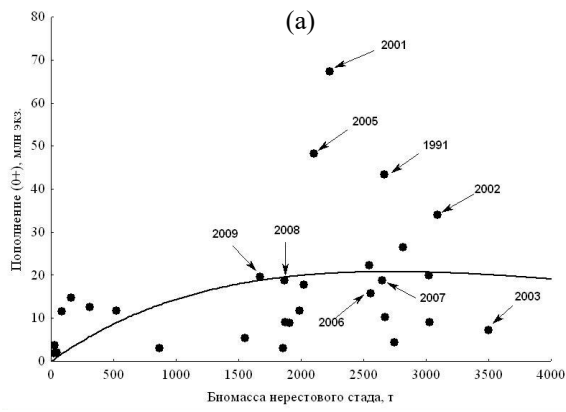


Рисунок 4.2.1. Аппроксимация связи «родители-потомки» функцией Рикера для судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е), плотвы (ж, з) Чудского (а, в, д, ж) и Псковского (б, г, е, з) озёр

Таблица. 4.2. Оценка компенсаторной и депенсаторной смертности рыб Чудского озера

Вид	$\alpha$ сут <sup>-1</sup> ·экз <sup>-1</sup>	$\frac{\beta_{min} - \beta_{max}}{\beta_{среднее}}$	Варьирование параметра $\beta$ , сут <sup>-1</sup>	Стандартное отклонение $\sigma$ для $\beta$
судак	$-2.7 \cdot 10^{-14}$	$\frac{0.018 - 0.037}{0.029}$	0.019	0.0056
лещ	$-7.3 \cdot 10^{-14}$	$\frac{0.024 - 0.035}{0.030}$	0.011	0.0031
окунь	$-2.5 \cdot 10^{-14}$	$\frac{0.018 - 0.032}{0.025}$	0.013	0.0033
плотва	$-0.48 \cdot 10^{-14}$	$\frac{0.023 - 0.026}{0.024}$	0.003	0.0007

Располагая оценками величины пополнения и соответствующей ему величины биомассы нерестового стада, а также полагая фиксированным параметр компенсаторной смертности ( $\alpha$ ), легко восстановить динамику депенсаторной смертности ( $\beta$ ).

В динамике депенсаторной смертности можно отметить ее возрастание для судака с середины 1980-х гг. и сохранение на высоком уровне (Рисунок 4.2.2). Для леща депенсаторная смертность имела высокие значения в конце 1980-х и во второй половине 2000-х гг. На протяжении исследуемого периода депенсаторная смертность окуня постепенно снижалась. Для плотвы данный показатель оставался относительно постоянным – со снижением диапазона варьирования.

Ниже на Рисунке 4.2.3 представлены результаты попарных сопоставлений временных рядов депенсаторной смертности для рассматриваемых видов рыб. Корреляция между значениями депенсаторной смертности остаётся невысокой и статистически недостоверной. Можно предположить, таким образом, что воспроизводство разных видов контролируется разными внешними факторами.

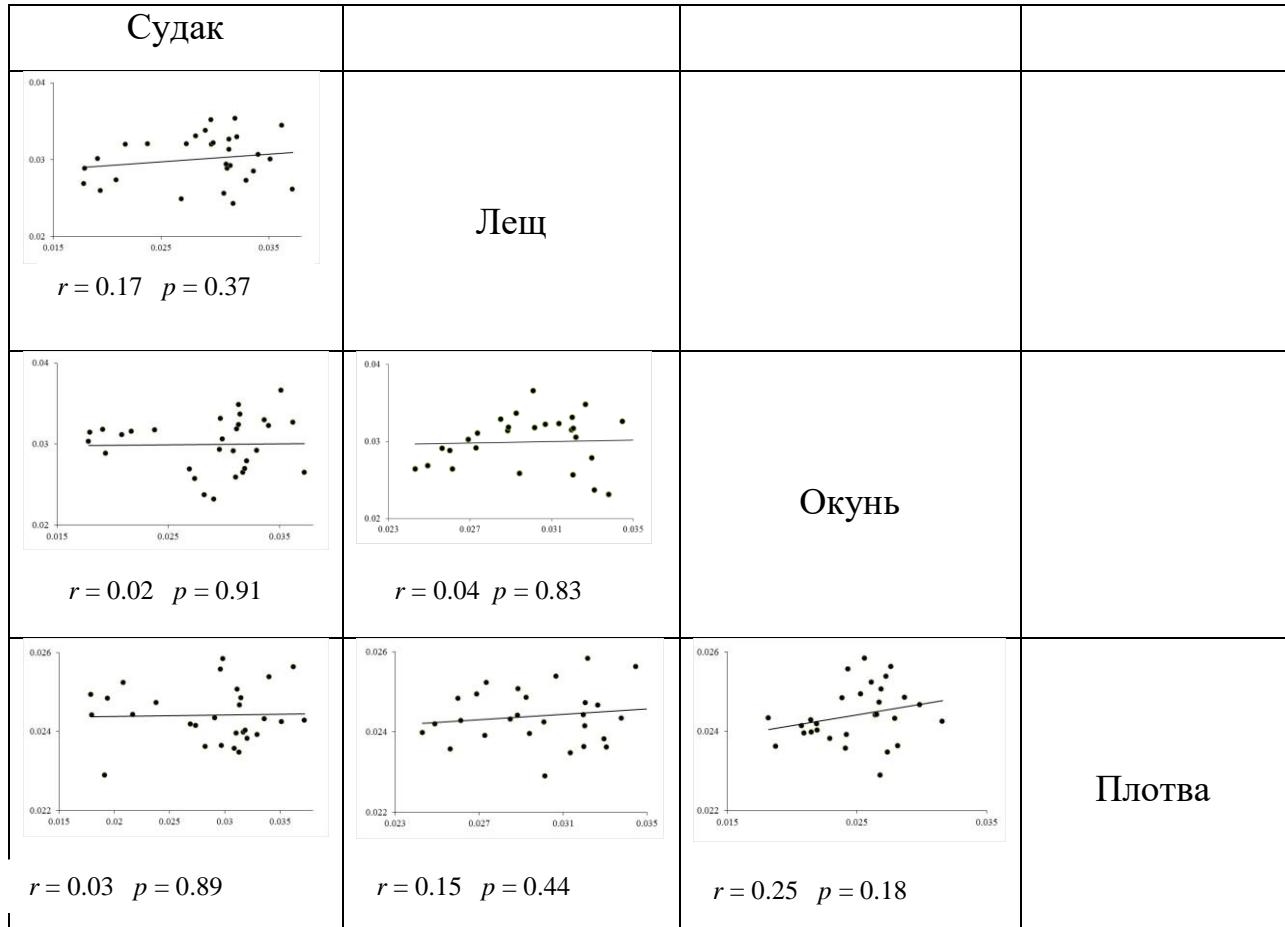


Рисунок 4.2.3. Попарные сопоставления временных рядов депенсаторной смертности молоди рыб Чудского озера ( $r$  – коэффициент корреляции,  $p$  – уровень значимости)

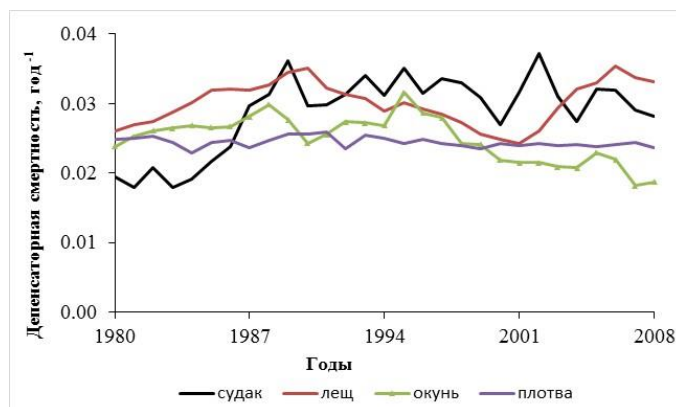


Рисунок.4.2.2. Депенсаторная смертность молоди судака, леща, окуня и плотвы в Чудском озере

### 4.3. Связь изменчивости пополнения с условиями среды

При формировании урожайности поколения существенное значение может быть уделено внешним условиям, чья изменчивость оказывает влияние на выживание и развитие рыб.

Высокая изменчивость факторов, влияющих на ход биологических процессов, и высокая неопределённость данного влияния, затрудняют анализ.

Соотнесение динамики обилия популяции и численности пополнения говорит в пользу того, что основную роль в общей популяционной динамике играют факторы, определяющие урожайность пополнения. Аналогичное утверждение справедливо для леща Вислинского залива Балтийского моря (Шибаетов и др., 2012).

Сводные результаты анализа сопряжённости динамики пополнения и условий внешней среды представлены в Таблице 4.3, а регрессионные уравнения и значения соответствующих статистических критериев приведены в Приложении (Таблицы П.15-П.18). Для целей анализа зависимая переменная преобразована к виду  $\ln(x)$ , т.к. распределение близко к логнормальному.

**Табл. 4.3.** Сопряжённость динамики пополнения и условий внешней среды в Чудском озере (по результатам *GLM*)\*

вид	среднегодовой уровень воды	среднесуточная температура воды в безледовый период	Теплообеспеченность (сумма градусо-дней с температурой воды выше +20 °С)	прозрачность воды
судак	-	+	+	-
лещ	-	+	+	+
окунь	-	+	+	+
плотва	-	+	+	-

\*Примечание: «+» положительная связь, «-» отрицательная связь.

Модели с одним фактором имеют примерно равную предсказательную способность, обладая сходными значениями информационного критерия Акайке и остаточной дисперсии. Для изучаемых видов общими чертами является наличие положительной связи пополнения с среднесуточной температурой воды

в безледовый период, теплообеспеченностью (суммой градусо-дней с температурой воды выше  $+20^{\circ}\text{C}$ ) и отрицательной связи для среднегодового уровня воды. Однако характер связи с прозрачностью имеет видовые особенности: положительная связь отмечена для окуня и леща, и отрицательная – для плотвы и судака.

Принимая во внимание экологические особенности нереста изучаемых видов, отрицательная связь с уровнем воды может показаться не состоятельной. Разобраться в ситуации помогает анализ временных рядов пополнения и гидрологических факторов, из которого следует, что отрицательная связь обилия пополнения с уровнем воды обусловлена наличием разнонаправленных трендов: положительным для пополнения и отрицательным для уровневого режима. Следовательно, несмотря на наблюдаемую тенденцию к понижению уровня воды, его локальные отклонения от основного тренда в сторону повышения способствуют появлению более мощных возрастных классов в пополнении рыб.

Повышение надежности моделей наблюдается при включении в анализ нескольких внешних факторов (Приложение, Таблицы П.15-П18).

Наблюдаемая картина может быть обусловлена сложностью процессов формирования урожайности возрастных классов, при условии одновременного влияния факторов величины родительского стада, температурного и уровневого режимами озера, а также рядом других гидрологических факторов.

Полученные выводы соотносятся с результатами исследованиями леща Азово–Черноморского, Волго–Каспийского, Балтийского бассейнов (Куцын, 2016; Васильченко, Пономарев, 2017; Белоголова, Солохина, 2017; Lappalainen, 2001; Millien et al., 2006; Daufresne et al., 2009; Lappalainen et al., 2009; Pekcan-Hekim et al., 2011; Ginter et al., 2011; Heikinheimo et al., 2014; Ginter et al., 2015; Vlabolil et al., 2016).

**Депенсаторная смертность и условия внешней среды.** Выше рассмотрены связи между динамикой пополнения и абиотическими условиями, складывающимися в периоды, когда происходит формирование урожайности молоди различных видов рыб Псковско-Чудского озера. Надо сказать, что связь

итоговых оценок обилия с гидрологическими факторами по своей природе весьма опосредована и осуществляется через механизмы, остающиеся за рамками рассмотрения. Действительно, ни температура, ни уровень, ни какой-либо иной гидрологический показатель не могут рассматриваться как фактор, непосредственно приводящий к увеличению или снижению численности молоди. В лучшем случае, они могут воздействовать на первичные физиологические процессы, такие как поведение, активность, рост или смертность отдельных организмов. Из числа перечисленных процессов наиболее важная роль принадлежит смертности. Её изменчивость непосредственно определяет показатели обилия нарождающихся возрастных классов, в то время как сама смертность может находиться под непосредственным контролем абиотического окружения (Никольский, 1974).

Показатели внешней среды могут рассматриваться как факторы, непосредственно влияющие на выживаемость молоди. Хотя и здесь необходимо учитывать, что их влияние может в значительной степени маскироваться характерными пороговыми эффектами или асимметричностью воздействия, проявляющейся в различии реакций организмов на положительные или отрицательные возмущения фактора.

Результаты сопоставления временных рядов депенсаторной смертности с условиями внешней среды и кормовой базой в Чудском озере выполненное с помощью линейной регрессии представлено на Рисунке 4.3.7 и в Таблице 4.4. О характере связи судили по знаку и абсолютной величине углового коэффициента уравнения регрессии, а также коэффициенту детерминации ( $R^2$ ).

Очевидно, что один и тот же фактор должен действовать в противоположных направлениях в отношении величины пополнения и в отношении депенсаторной смертности. Однако данное предположение не всегда выполняется, что может быть связано с спецификой используемых методов: обобщенные линейные модели (*GLM*) и линейная регрессия. Как упоминалось выше связь обилия пополнения с гидрологическими факторами опосредована и осуществляется через механизмы, которые могут видоизменять характер и силу

связи. Также наличие трендов в рядах данных может видоизменять характер зависимости, что также обсуждалось выше для результатов *GLM*.

Для депенсаторной смертности судака и окуня наибольшая положительная связь показана для прозрачности воды, что говорит о положительной роли менее прозрачной воды для выживания молоди, позволяющей более эффективно укрываться от хищников.

У судака связь смертности с температурой воды искажена из-за общих трендов в динамике данных факторов и самой смертности. Вправе ожидать снижения смертности в годы с более теплой водой, однако на диаграмме рассеивания наблюдаем обратную картину из-за положительных трендов в динамике смертности и температуры воды. Однако если в динамике смертности рассматривать только 1990-е и 2000-е гг., то тренд смертности меняется на отрицательный и характер связи с температурой становится закономерно отрицательным.

Депенсаторная смертность леща имеет весьма слабый уровень связи для всех рассматриваемых факторов.

Плотва - наибольшая сила связи показана для температуры и прозрачности.

Для леща и плотвы общий характер влияния внешних факторов на выживаемость молоди показанный на примере депенсаторной смертности соотносится с оценками, полученными для численности пополнения с помощью обобщенных линейных моделей (*GLM*).

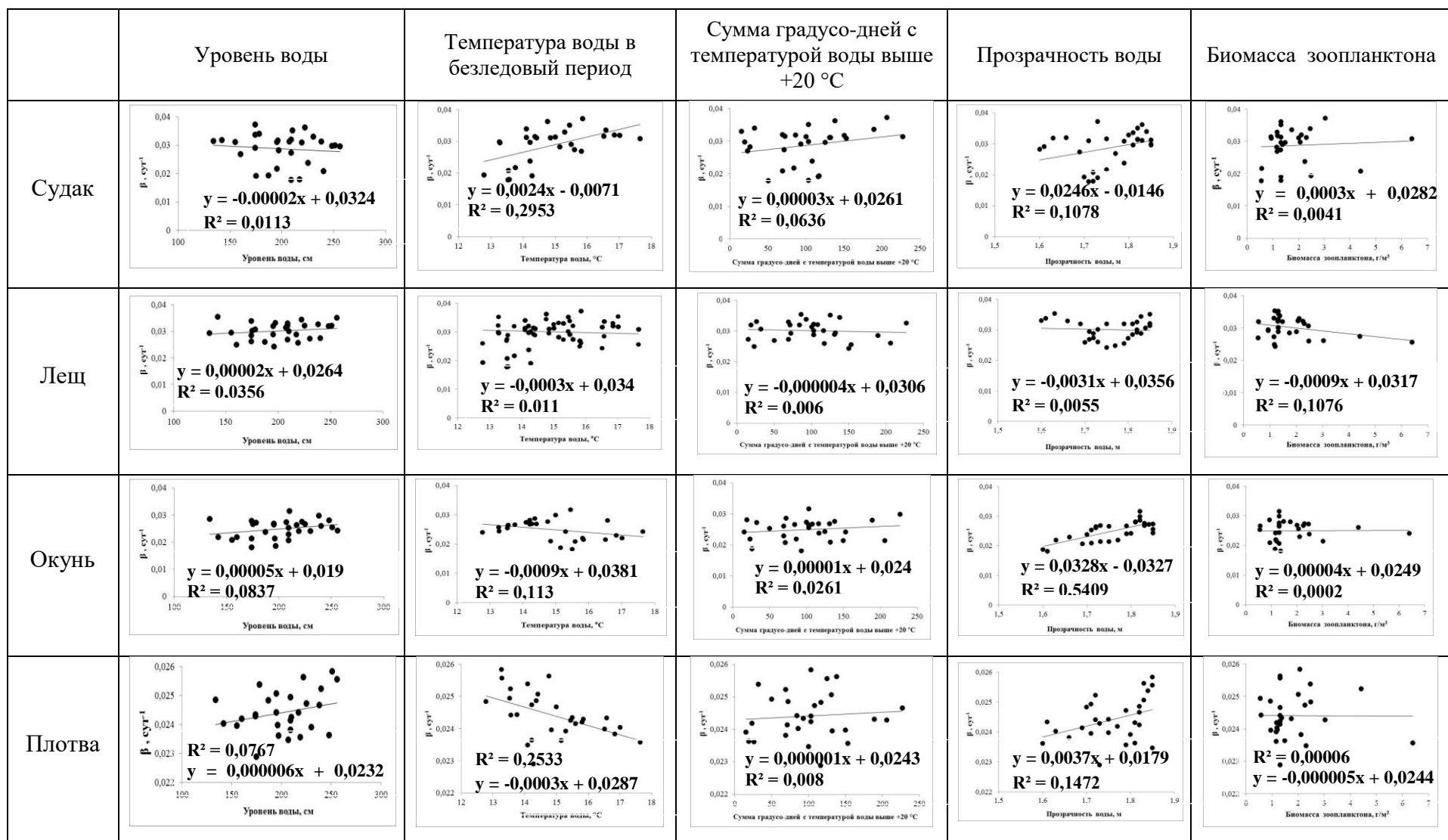
Таблица 4.4. Сопряжённость депенсаторной смертности с условиями внешней среды и кормовой базой в Чудском озере (с помощью линейной регрессии)

	среднегодовой уровень воды	температура воды в безледовый период	сумма градусо-дней с температурой воды выше +20 °С (теплообеспеченность)	прозрачность воды	биомасса зоопланктона
судак	-	+	+	+	+
лещ	+	-	-	-	-
окунь	+	-	+	+	+
плотва	+	-	+	+	-

\*Примечание: «+» положительная связь, «-» отрицательная связь

Для леща озера Сямозеро (республика Карелия) показана отрицательная связь депенсаторной смертности с уровнем и температурой воды. Для судака - положительная связь с теми же факторами (Павлов, 1995).





**Рисунок 4.3.7.** Сопоставления временных рядов депенсаторной смертности ( $\beta$ ) молоди рыб с условиями внешней среды и кормовой базой в Чудском озере

## Глава 5. Анализ промысла

### 5.1. Динамика и структура промыслового усилия

В 1980-2009 гг. общий вылов рыб в Чудском озере, включая уловы Российской Федерации и Эстонии, испытывал периодические колебания, изменяясь от 2.9 до 9.9 тыс. т, в среднем составляя 6 тыс. т. В целом, его динамика имеет отрицательный тренд (Рисунок 5.1.1.а). Это снижение было во многом обусловлено сокращением запасов снетка, ряпушки, ерша, каждый из которых в отдельные годы обеспечивал до 60, 40, 30% годовой добычи, соответственно. При этом суммарный улов судака, леща, окуня и плотвы имел положительный тренд.

В период с 1990-х гг. до 2000-х гг. число участвующих в промысле рыбаков возросло почти в 3 раза (Рисунок 5.1.1.в), что вероятно явилось следствием изменений социально-экономических условий, связанных с распадом СССР, и, соответственно, подходов к управлению промыслом. Начиная с 1992 г. произошли заметные изменения (в сторону сокращения) улова на одного рыбака (Рисунок 5.1.1.д).

В Псковском озере вылов рыбы варьировал от 0.4 до 2.8 тыс. т, в среднем составляя 1.3 тыс. т. (Рисунок 5.1.1.б). Наиболее заметные изменения общего вылова происходили с начала 1990-х годов, его объемы снизились почти в 5 раз, что также было обусловлено сокращением запасов снетка, ерша, каждый из которых в отдельные годы обеспечивал до 60% годовой добычи. С конца прошлого века уловы снетка непрерывно снижались по всему Псковско-Чудскому озеру, и с 2007 года этот вид исчез из промысла (Kangur et al., 2007). В Псковском озере суммарный улов судака, леща, окуня и плотвы также показывал положительную динамику.

Изменения числа рыбаков в Псковском озере носили локальный характер и были менее выраженными, чем в Чудском озере: минимальные значения наблюдались в 1992-1993 гг., максимальные – в 2000-е гг. (Рисунок 5.1.1.г).

Динамика уловов на одного рыбака в значительной мере повторяла динамику общего вылова (Рисунок 5.1.1.е).

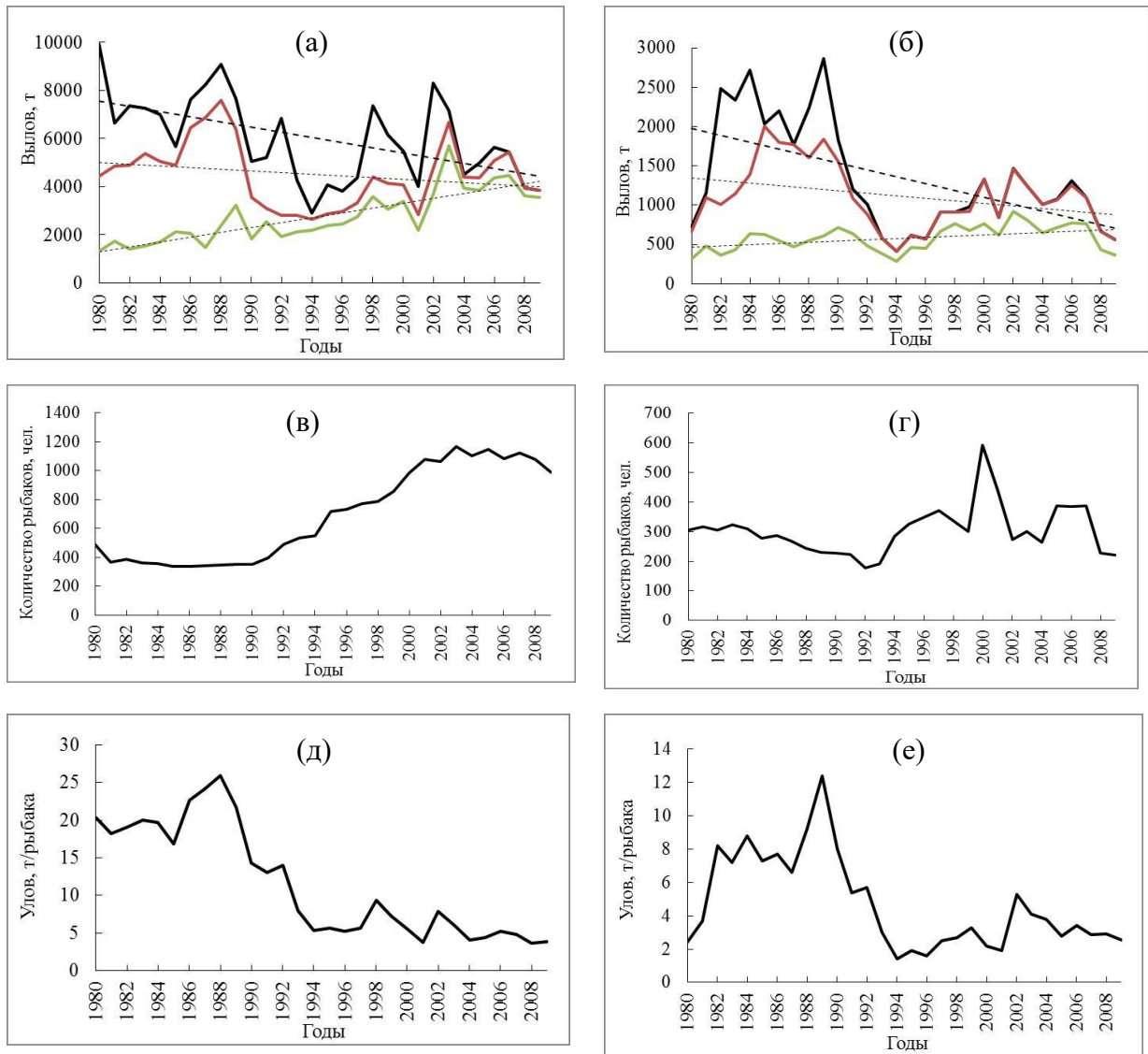


Рисунок 5.1.1. Общий улов по всем промысловым видам («—» черный цвет), общий улов без снетка («—» красный), общий улов 4 видов рыб (судак, лещ, окунь, плотва) («—» зеленый) в Чудском (а) и Псковском (б) озерах; (---) – линия тренда; количество рыбаков в Чудском (в) и Псковском (г) озерах; улов на одного рыбака в Чудском (д) и Псковском (е) озерах

В составе промысла, ведущегося на Псковско-Чудском озере, участвуют различные орудия лова. Основными из них являются ставные сети, обеспечивающие около 9% от общего вылова, заколы (16%), сетковые ризцы (36%), механизированные мутники (24.6 %). В Псковском озере мутники не

используются. В отдельные годы доли вылова, полученные разными орудиями лова значительно варьируют.

Количество мехмутников оставалось более или менее постоянным; лишь в 1986-1994 гг. наблюдалось их снижение почти на четверть (Рисунок 5.1.2.в). Количество мехмутников в Чудском озере с 1996 г. ограничено решением Межправительственной российско-эстонской комиссией по рыболовству на Чудском, Теплом и Псковском озерах – не более 40 единиц, не считая 2 научно-исследовательских орудий.

Количество заколов и крупноячейных ставных сетей в обоих озерах имело отрицательный тренд. В Чудском озере к середине 1990-годов данное снижение прекратилось, достигнув определённого, относительно постоянного уровня (Рисунок 5.1.2.а-б). Межправительственной российско-эстонской комиссией по рыболовству на Чудском, Теплом и Псковском озерах в 2000-е гг. ограничено количество крупноячейных ставных сетей (с ячейей не менее 65 мм) – в Чудском всего 6100 единиц (Российская Федерация и Эстония), в Псковском - 2050 единиц.

Число мелкочейных сетей в Чудском озере варьировало по декадам: их минимум пришелся на 1990-е гг., в 2000-е гг. их число вернулось к уровню 1980-х гг. (Рисунок 5.1.2.г). В Псковском озере на промысле мелкочейные сети начали использовать с 1989 г. почти в том же количестве, что и в Чудском. С середины 1990-х гг. был разрешен лицензионный лов для населения мелкочейными ставными сетями с минимальной промысловой нагрузкой на одно разрешение (лицензию) - 10 единиц ставных сетей. Промысловые организации также стали использовать ставные сети более широко, что отразилось на возрастании их роли в общем вылове. Так, например, в Псковском озере в 2000-е гг. мелкочейные и крупноячейные ставные сети вместе давали до 40-60% от общего вылова. В 2000-е гг. в Псковском и Чудском озерах мелкочейные сети использовались почти в равном количестве. Количество сетковых рицзов в Чудском озере имеет слабый положительный тренд, а в

Псковском озере наоборот их число резко снизилось после 1992 года (Рисунок 5.1.2.д).

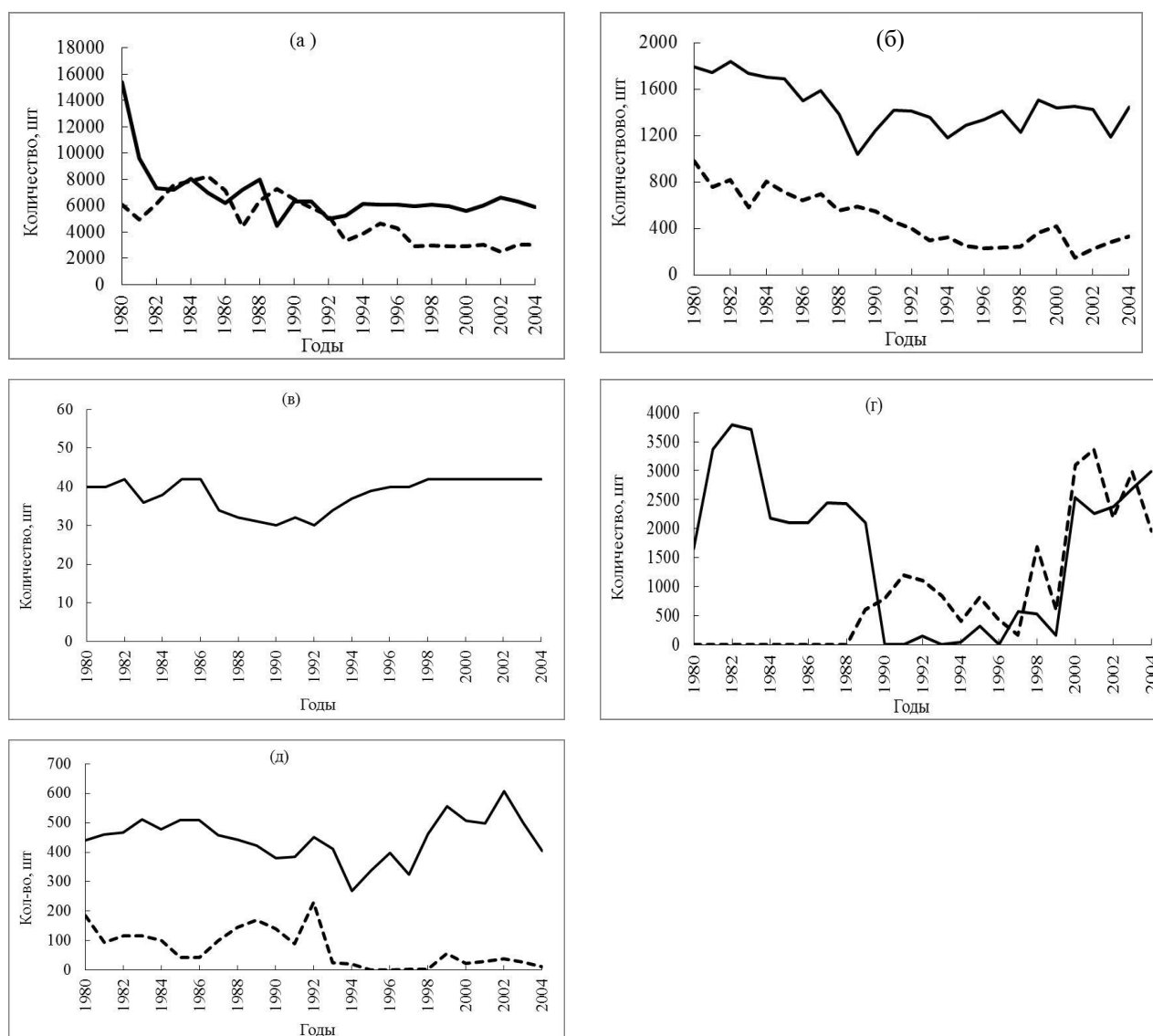


Рисунок 5.1.2. Общее количество орудий лова: (а) крупноячейных сетей, (б) заколов, (в) мехмутников, (г) мелкоячейных сетей, (д) ризцов сетковых в Чудском (—) и Псковском (- -) озёрах

На рисунке 5.1.3 представлена динамика уловов на единицу промыслового усилия относительно каждого из перечисленных видов промысла. Как видно, для заколов и крупноячейных сетей имеется выраженная тенденция, указывающая на возрастания этого показателя в течение всего анализируемого периода. Ризцы показывают обратную картину - снижения улова на единицу промыслового усилия, которое может быть обусловлено исчезновением из улова сетка .

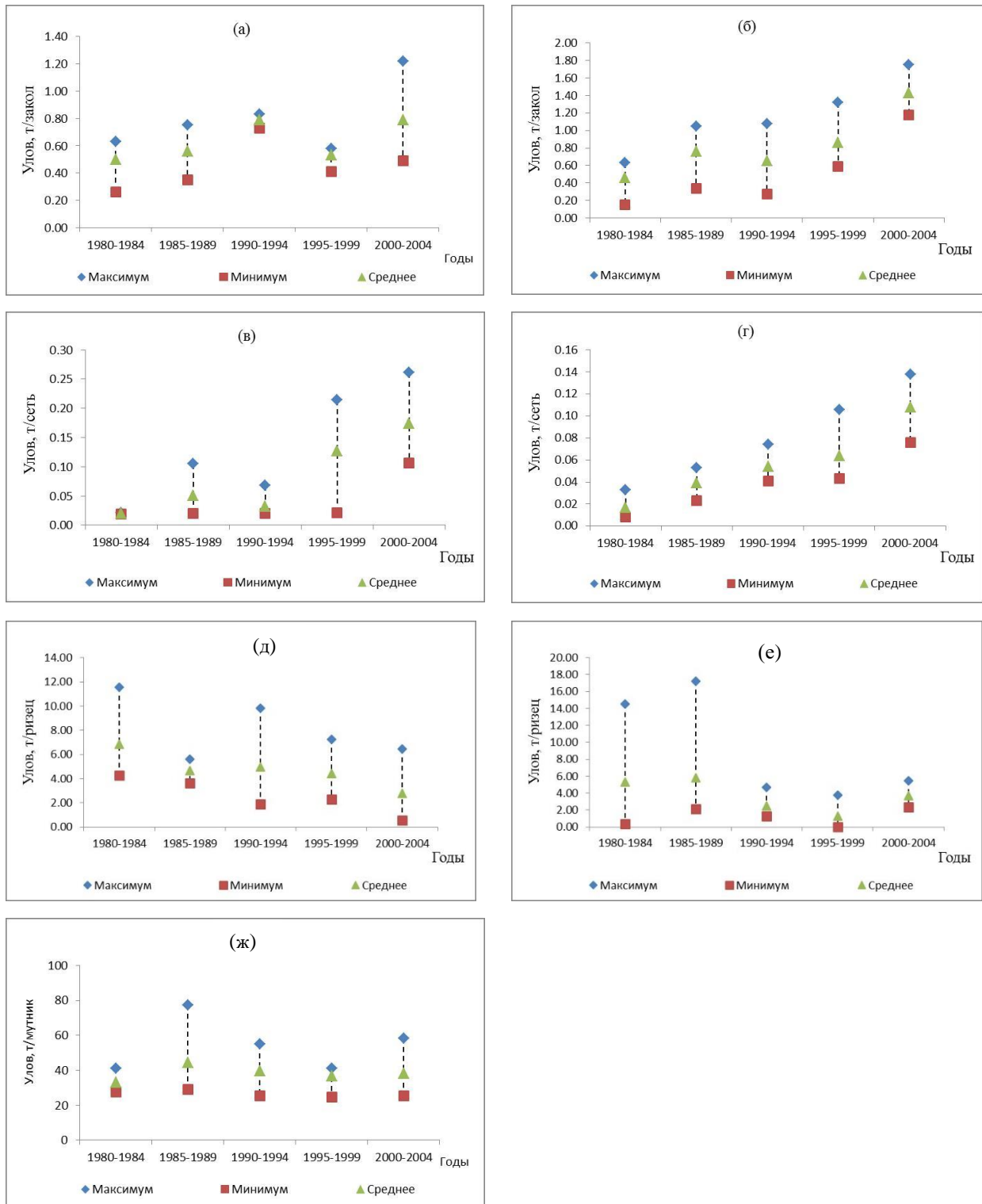


Рисунок 5.1.3. Улов на одно орудие лова: закол (а, б), крупноячейную сеть (в, г), ризец (д,е), механизированный мутник (ж) в Чудском (а, в, д, ж) и Псковском (б, г, е) озерах: (♦)максимальное, (▲)среднее, (■) минимальное значения

Исключение составляют лишь уловы, обеспечиваемые использованием механизированных мутников, для которых характерен более или менее постоянный уровень улова на одно орудие лова (Рисунок 5.1.3.ж).

Как видно из приведенных выше данных, динамика основных характеристик промысла имеет разнонаправленные тренды. Наблюдается возрастание промысловой нагрузки (количество рыбаков и некоторых орудий лова) (Рисунок 5.1.1.-5.1.2) и одновременный рост уловов на единицу промыслового усилия (одно орудие лова), что, по всей видимости, обусловлено ростом запасов основных промысловых рыб – судака, леща, окуня, плотвы (раздел 3.3).

Наблюдаемый рост числа таких орудий лова как мелкочейные ставные сети и ризцы, наиболее ярко выраженный в Чудском озере, обуславливает рост числа рыбаков, их обслуживающих. Увеличение количества рыбаков также обусловлено разрешением лицензионного лова сетями с середины 1990-х гг. Поскольку при лицензионном лове ограничено количество сетей на одного рыбака (владельца лицензии), следовательно, более широкое использование ставных сетей, в том числе мелкочейных, обусловило увеличению числа рыбаков на водоеме, регистрируемых промысловой статистикой.

Обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на общий рост числа занятых на промысле работников, уловы на единицу усилия в отношении большинства промысловых орудий демонстрируют тенденцию к возрастанию. Известно, что улов на усилие рассматривается обычно в качестве надежного индекса общего обилия рыб в водоеме. Динамика этого индекса может иметь различный характер и обуславливаться как собственно возрастанием популяционного обилия (Hilborn, Walters, 1992), так и повышением эффективности промысла (связанным, например, с совершенствованием орудий и техники лова). Однако такому совершенствованию редко сопутствует увеличение числа занятых на промысле рыбаков. К тому же, перечень используемых орудий ограничивается их традиционным набором. Иными словами, тенденции к росту

улова на единицу усилия могут свидетельствовать о возрастании запасов тех видов, которые формируют заметную долю в уловах.

Стоит упомянуть еще о некоторых факторах, влияющих на динамику характеристик промысла. Возможно варьирование в продолжительности использования орудий лова, т.е. не все орудия лова могут использоваться на протяжении всего промыслового сезона. Не следует забывать о возможном искажении промысловой статистики, которая по экспертным оценкам может составлять до нескольких десятков процентов (Оценить состояние..., 2010). В определённой степени это определяется товарной ценностью вида, которая оказывает существенное влияние на корректность статистического учета его добычи.

Рассмотренные выше факторы создают немалые трудности в интерпретации и оценке тех изменений хозяйственного использования биоресурсов водоема, которые имели место при переходе к новым формам ведения хозяйственной деятельности в 1990-е гг. Их причинами являются не только постоянные изменения объема и структуры разнородного промыслового усилия (практически не поддающегося стандартизации), но и выраженная естественная динамика сырьевой базы рыболовства, сопровождающаяся изменениями соотношения видов, по-разному улавливаемых теми или иными промысловыми орудиями.

В этом смысле в отношении анализа промысла целесообразно рассмотреть подходы, позволяющие получать его оценки на основе анализа хозяйственного использования отдельных видов рыб.

Суммарная доля видов, рассматриваемых в настоящей работе (судак, лещ, окунь, плотва) в общем вылове варьировала в Чудском озере от 13 до 92% (в среднем – 51%), в Псковском озере - от 15 до 84% (в среднем – 53%). Во второй половине 2000-х гг. отдельные виды занимали в уловах следующие положения: судак (27%), окунь (24 %) и лещ (20%), плотва (14%) (Kangur et al, 2013). Более детальные характеристики уловов представлены на Рисунках 5.2.1-5.2.2 и в Таблицах П.1-П-4 в Приложении.



Высокая и значимая корреляция в динамике уловов между Псковским и Чудским озерами обнаруживается только для плотвы и леща. Уловы судака коррелируют слабо (Таблица 5.1.1). Для уловов окуня корреляция отсутствует.

Таблица 5.1.1. Корреляция в динамике уловов в Псковском и Чудском озерах

Вид	Коэффициент корреляции ( $r$ )	Уровень значимости ( $p$ )
судак	0.38	0.040
лещ	0.75	0.000002
окунь	0.19	0.325
плотва	0.63	0.0002

Заслуживает внимание связность зарегистрированного вылова с оценками величины запасов тех или иных видов. Такая связность может отражать степень контроля состояния запасов вида со стороны органов, осуществляющих управление промыслом. Интересно, что в этом случае высокий уровень связи показан для окуня Псковского озера, а также судака и леща; у окуня Чудского озера эта связь выражена слабее, а у плотвы она вовсе отсутствует (Таблица 5.1.2), что может свидетельствовать о недоиспользовании промыслом ее запаса.

Таблица 5.1.2. Корреляция в динамике уловов и биомассы популяции

Вид	Чудское озеро		Псковское озеро	
	Коэффициент корреляции ( $r$ )	Уровень значимости ( $p$ )	Коэффициент корреляции ( $r$ )	Уровень значимости ( $p$ )
судак	0.80	0.00000015	0.69	0.000025
лещ	0.77	0.000001	0.76	0.000001
окунь	0.39	0.031	0.89	$0.004 \cdot 10^{-8}$
плотва	-0.14	0.47	-0.25	0.17

### **Действующие подходы по оценке запасов и управлению промыслом.**

До начала 1990-х гг. для целей управления промыслом величина запаса (обилия популяции) оценивалась ГосНОИРХ по методу Тюрина (1972), который основывался на оценках общей и естественной смертности, полученным по результатам анализа возрастного состава промысловых уловов. На основании работ П.В. Тюрина (1963, 1972) величина допустимого изъятия близка к величине естественной смертности рыб средних возрастов (Небольсина, 1975, 1980). При управлении запасами доля изъятия запаса (коэффициент эксплуатации) принималась около 20-25 % от численности каждой возрастной группы в составе промыслового стада. По сравнению с ВПА, метод Тюрина давал более заниженные оценки запаса - разница составляла 68 % по массе и 27 % по численности. Наибольшая разница в оценках наблюдалась для младшевозрастных групп с неполной улавливаемостью (с неполным вхождением в состав промыслового стада).

Начиная с 1990-х гг. Псковским отделением ГосНИОРХ прогноз общедопустимого улова (ОДУ) с заблаговременностью в два года рассчитывался методом прямого учета (Методические указания ..., 1990). В результате учетных траловых съемок получали величину улова на усилие по зонам плотности распределения рыб на момент осенних съемок (Оценить состояние..., 2010).

По сравнению с методом Тюрина, методом прямого учета с помощью траловых съемок лучше учитываются младше-возрастные группы рыб. Однако при этом тралом не облавливаются прибрежные мелководные участки водоема. По сравнению с ВПА, метод прямого учета давал более завышенные оценки величин запаса - в 3 раза по массе и в 2.5 раза по численности. Наибольшая разница в оценках также наблюдалась для младшевозрастных групп с неполной улавливаемостью.

При управлении запасами в рамках Межправительственной комиссией между Россией и Эстонией величина ОДУ определялась исходя из установления доли изъятия по численности каждой возрастной группы промыслового запаса, которая в отдельные годы составляла: для судака в 2008-2009 гг. - 20%; для леща

в 2009 г. – 21%; для окуня в 1999–2009 гг. – 25-36%; для плотвы в 2008-2009 гг. – 32-34%.

Однако если рассмотреть соотношение общей величины ОДУ (без разбивки по возрастам) к общей биомассе запаса, то доля изъятия (коэффициент эксплуатации) меняется в большую сторону. Общая величина ОДУ в 2000-е гг. составляла 40-70% от биомассы промыслового и 58-70% от общего запаса для судака, 28% - для леща, 57% - для окуня, 38% - для плотвы.

## **5.2. Анализ промысла отдельных видов рыб**

**Судак.** В Чудском озере минимальный улов судака (8.2 т) отмечен в начале 1980-х гг., максимальный (3154.2 т) - в 2003 г. и в среднем находился на уровне 876.1 т. В Псковском озере аналогичные значения наблюдались в 1981 и 1991 г., соответственно (Рисунок 5.2.1.а-б; Приложение, Таблица П.1). Стремительный рост уловов судака пришёлся на середину 1980-х гг., когда его уловы выросли более чем на два порядка. В Чудском озере этот рост продолжался вплоть до начала 2000-х гг.; в Псковском озере он приостановился раньше, к началу 1990-х гг., после чего уловы постепенно снижались. Абсолютные значения уловов судака в Чудском озере превышает аналогичные значения в Псковском почти на порядок.

**Лещ.** Минимальный улов леща в Чудском озере (190.3 т) наблюдался в 1980 г., максимальный (1027.0 т) - в 2007 году, и в среднем составил 504.9 т (Рисунок 5.2.1.в-г; Приложение, Таблица П.2). В Псковском озере уловы леща в среднем составляли 163.2 т и варьировали от 52.8 (1980 г.) до 322.0 т (2002-2003 гг.).

Максимальный рост вылова леща пришёлся на вторую половину 1990-х гг. Причем в Чудском озере он продолжался до конца 2000-х гг., в Псковском - приостановился в начале 2000-х гг.

**Окунь.** Минимальный улов окуня в Чудском озере (334.5 т) зарегистрирован в 2002 году, а максимальный (1768.6 т) - в 1989 году. В среднем улов окуня в этом озере составил 898.8 т (Рисунки 5.2.1.д-е; Приложение,

Таблица П.3). В Псковском озере уловы окуня варьировали от 18 (1995 г.) до 267.1 т (1984 г.), в среднем составляет 86.9 т.

В динамике уловов окуня Чудского озера не прослеживается какого-либо отчетливого тренда. Непродолжительные периоды роста сменяются периодами спада. В Псковском озере пик уловов окуня пришелся на первую половину 1980-х годов прошлого века, затем уловы упали до минимальных уровней в середине 1990-х гг., на котором находятся вплоть до начала 21 века.

**Плотва.** Минимальный улов плотвы в Чудском озере (299.9 т) зарегистрирован в 1985 году, а максимальный (742.3 т) - в 2003 году; средний улов составил 495 т (Рисунок 5.2.1.ж-з; Приложение, Таблица П.4). В Псковском озере уловы плотвы варьировали от 58.4 (1994 г.) до 410.4 т (1998 г.) и в среднем составляет 214.2 т. Уловы плотвы в Чудском озере выше чем в Псковском озере в 2.5 раза. В обоих озерах в динамике уловов наблюдается слабый положительный тренд. Высокие уловы регистрировались с конца 1990-х и в 2000-е гг.

В обоих озёрах наибольший вклад в биомассу уловов вносят возрастные группы: судак – 2+ – 4+; лещ – 5+ – 9+; окунь – 3+ - 5+; плотва – 4+ - 8+ (Рисунок 5.2.2).

В Чудском озере соотношение возрастных групп, вносящих основной вклад в биомассу уловов окуня и плотвы в разные декады практически не меняется. Однако в Псковском озере в общей биомассе уловов окуня в 1990-е гг. возросла доля средневозрастных (5+ - 7+), в 2000-е гг. - младшевозрастных групп (3+ - 4+) (Рисунок 5.2.2.г); для плотвы в 2000-е гг. незначительно возрастает доля средневозрастных (5+ - +6) и снижается доля старшевозрастных групп (10+ и старше) (Рисунок 5.2.2.е).

Как уже упоминалось выше (раздел 3.3), в Чудском озере в общей биомассе уловов плотвы присутствует высокая доля старшевозрастной группы - 10+. Ввиду недостатка исходных данных для модели по старшевозрастным группам, исходные данные по возрастам 10+ и старше были объединены в одну так называемую «плюс» группу.

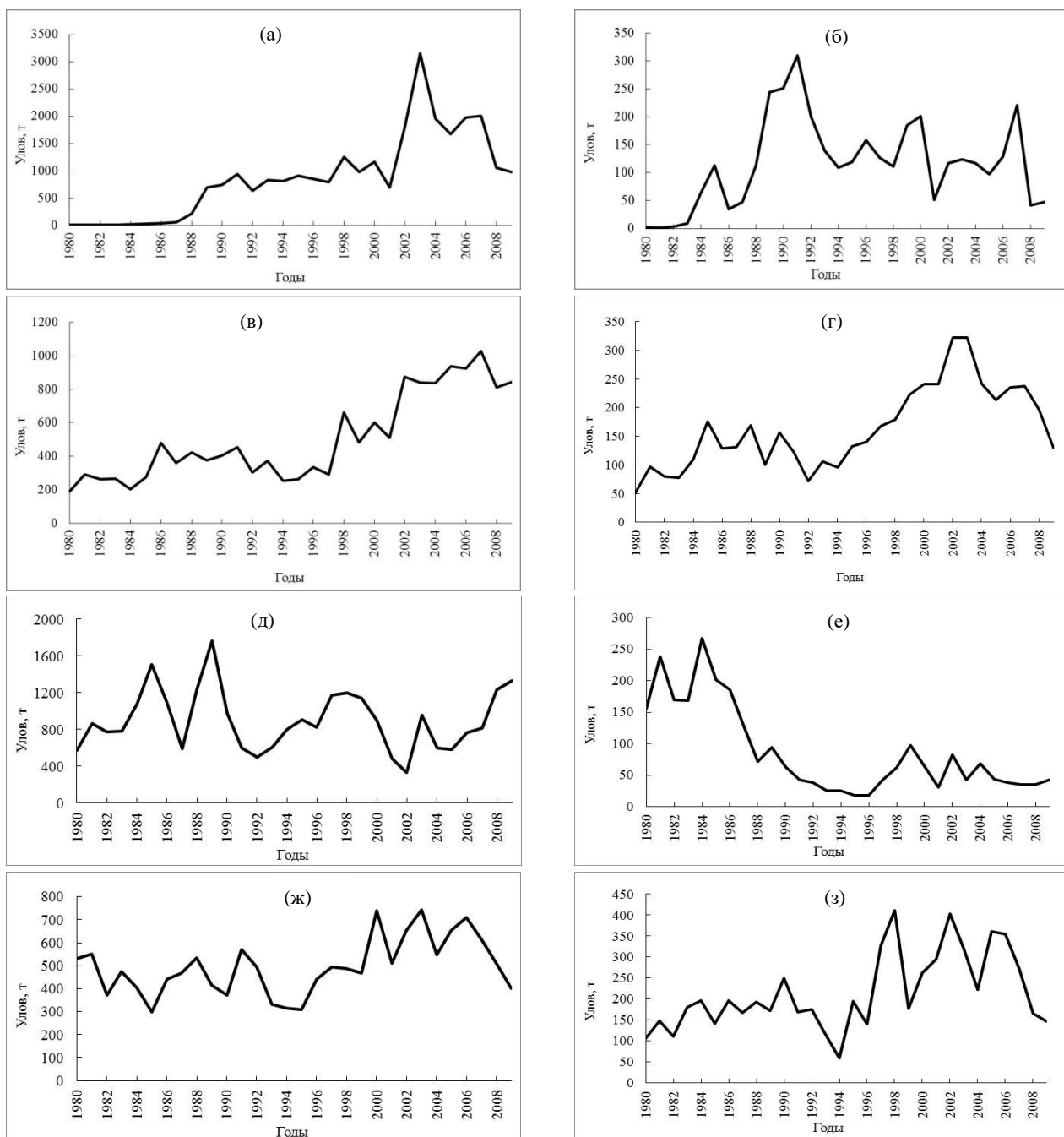


Рисунок 5.2.1. Динамика уловов судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е), плотвы (ж, з) в Чудском (а, в, д, ж) и Псковском (б, г, е, з) озёрах

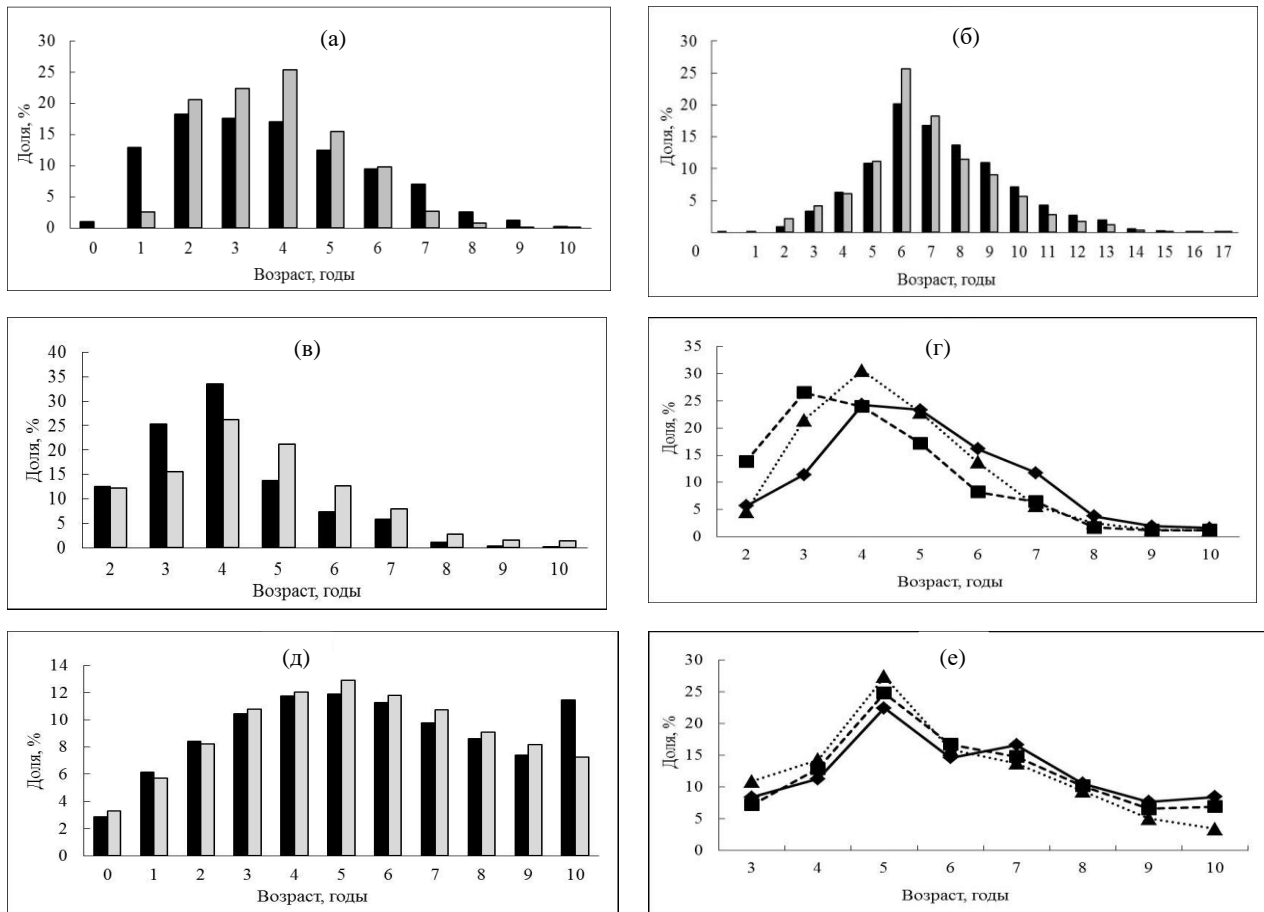


Рисунок 5.2.2. Соотношение возрастных групп в общей биомассе уловов судака (а), леща (б), окуня (в), плотвы (д) в Чудском (■) и Псковском (▒) озерах; динамика возрастного состав уловов (по биомассе) для окуня (г) и плотвы (е) по декадам в Псковском озере в 1980-х (- ■ -), 1990-х (-◆-) и 2000-х гг. (···▲···)

**Возрастная динамика относительной улавливаемости.** Имеющиеся данные указывают на то, что молодые особи судака начинают пополнять промысловое стадо в возрасте 1 года, леща и окуня – в возрасте 2-х лет, плотвы – в 3-х годовалом возрасте. Начиная с возраста 7 лет, все особи судака Чудского озера становятся одинаково доступными используемым орудиям лова. В Псковском озере особи судака достигают этого состояния в возрасте 6 лет. У остальных видов процессы пополнения промыслового стада завершаются: у леща в возрасте 10 лет, у окуня - в возрасте 5 лет, у плотвы Чудского и Псковского озер - в 6 и 7 лет, соответственно.

Графики возрастной динамики полученных оценок коэффициентов относительной улавливаемости представлены на Рисунке 5.2.3.

Различия между озерами в данном показателе обусловлены разным перечнем и соотношением основных промысловых орудий. Механизированные мутники применяются только в Чудском озере.

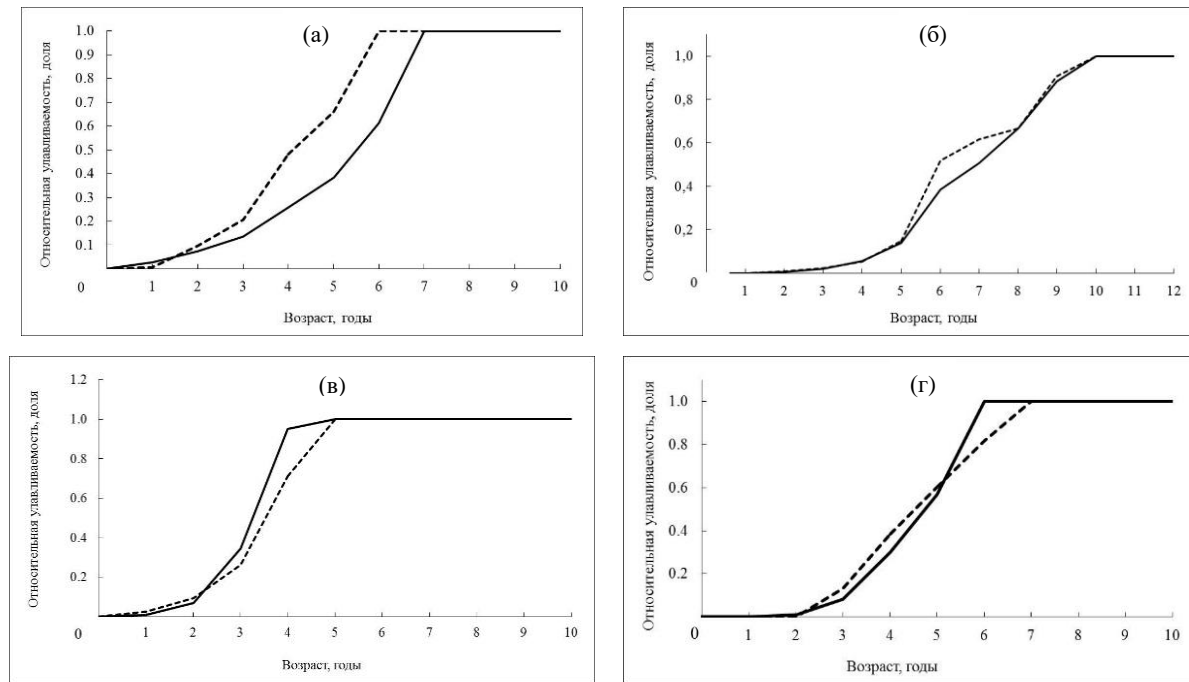


Рисунок 5.2.3. Коэффициенты относительной улавливаемости судака (а), леща (б), окуня (в), плотвы (г) в Чудском (—) и Псковском (- - -) озёрах

**Динамика промысловой смертности.** С помощью программного комплекса *ADAPT-VPA* получены оценки мгновенных коэффициентов промысловой смертности у разновозрастных рыб в различные годы исследованного периода. В качестве оценок среднегодовых коэффициентов промысловой смертности использованы оценки соответствующих коэффициентов, взвешенные по численности уловов каждой возрастной группы, что позволяет оценить динамику интенсивности промысла.

**Судак.** Мгновенный коэффициент промысловой смертности судака в Чудском озере варьировал от 0.06 до 0.75, в среднем составляя  $0.3 \text{ год}^{-1}$

(Рисунок 5.2.4.а). В Псковском озере промысловая смертность была выше – в среднем  $0.48 \text{ год}^{-1}$ , варьируя от  $0.06$  до  $1.25 \text{ год}^{-1}$  (Рисунок 5.2.4.б). И в том, и в другом озерах отмечается положительный тренд в динамике данного показателя. Наибольшие значения промысловой смертности регистрируются для старших возрастов –  $6+$  –  $10+$ . К первому десятилетию 21 века возрастает эксплуатации младших возрастных групп –  $2+$  –  $4+$  (Рисунок 5.2.4.в-г).

Динамика промысловой смертности судака в разных озерах имеет средние значения корреляции ( $r = 0.64$ ;  $p = 0.0001$ ).

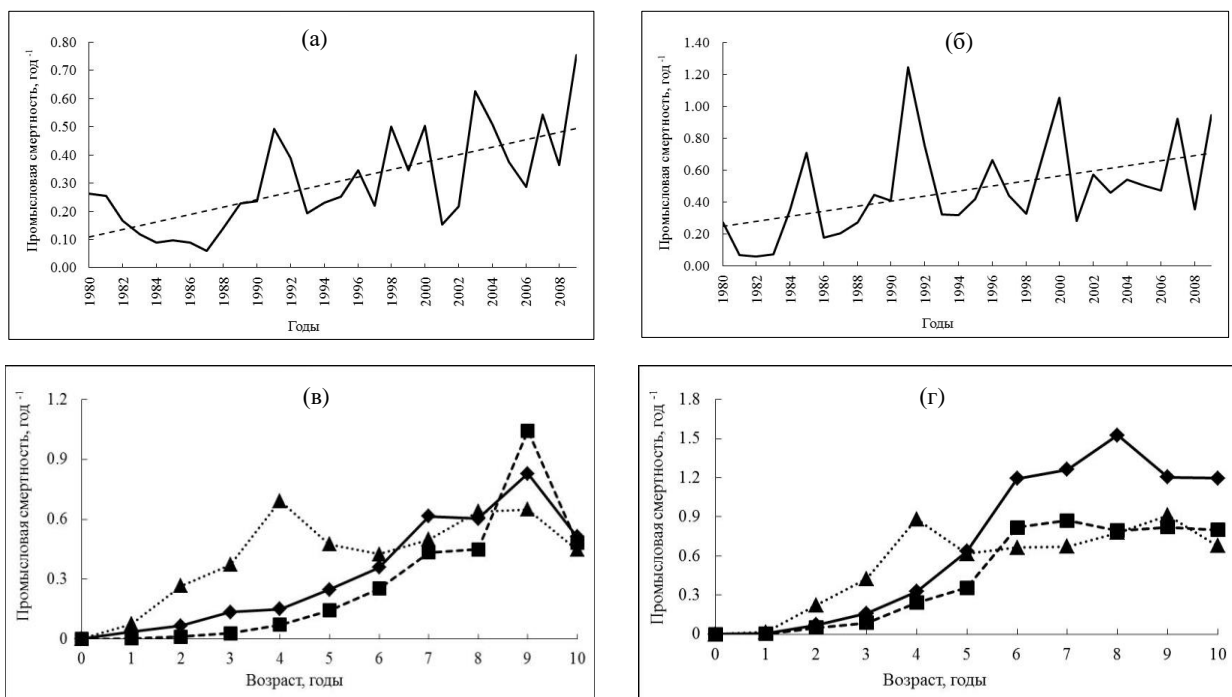


Рисунок 5.2.4. Динамика среднего коэффициента промысловой смертности судака: (—) - расчетный данные, (---) - линейный тренд; коэффициент промысловой смертности разных возрастных групп судака по декадам: в 1980-х (- ■ -), 1990-х (-◆-) и 2000-х гг. (···▲···) в Чудском (а, в) и Псковском (б, г) озерах

**Лещ.** В Чудском озере промысловая смертность леща имела положительный тренд и менялась в пределах  $0.20 - 0.86$  (среднее –  $0.35$ )  $\text{год}^{-1}$  (Рисунок 5.2.5.а). Такая же картина характерна для Псковского озера (среднее –  $0.35 \text{ год}^{-1}$ ), при несколько меньших пределах изменений ( $0.19 - 0.62 \text{ год}^{-1}$ ) (Рисунок 5.2.5.б). Наиболее высокие значения регистрируются в начале 1980-х



и в конце 2000-х гг. В разных озерах взаимная динамика промысловой смертности имеет средний уровень корреляции -  $r = 0.65$  ( $p = 0.00009$ ). Наибольшие значения промысловой смертности регистрируются для старших возрастов 10+ – 17+, и они возрастают к первому десятилетию 21 века (Рисунок 5.2.5.в-г).

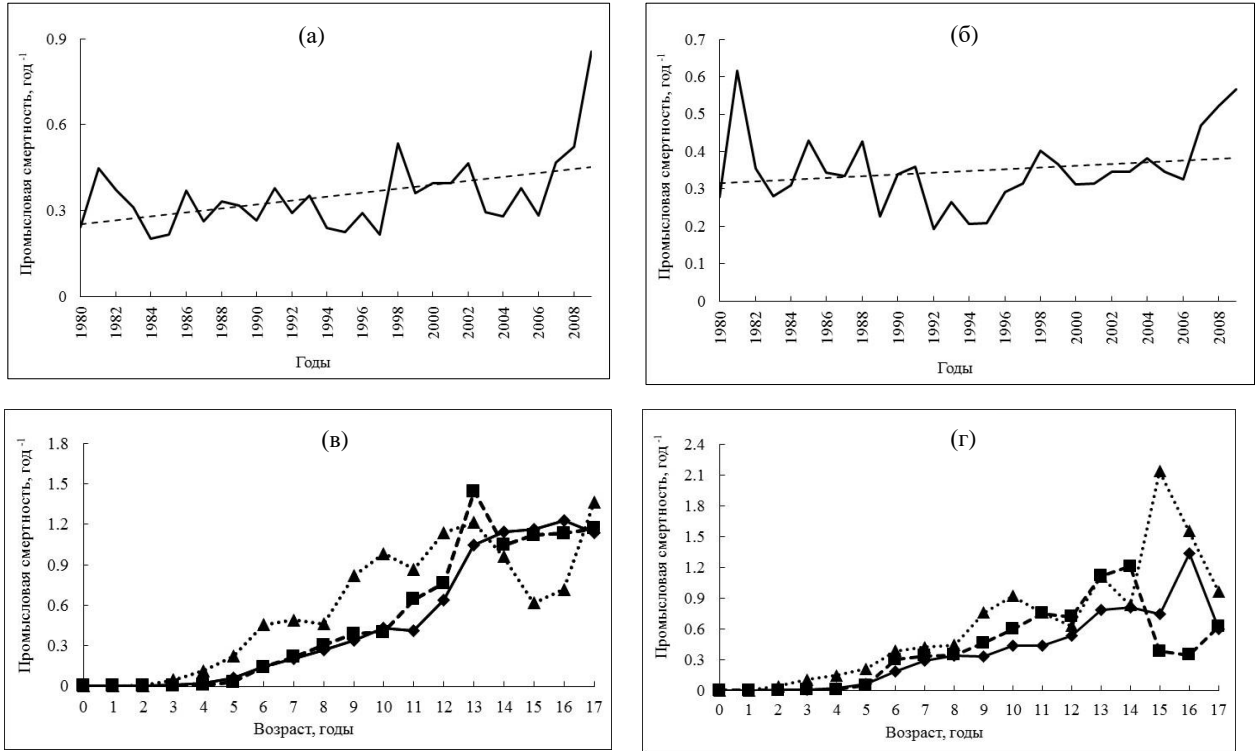


Рисунок. 5.2.5 Динамика среднего коэффициента промысловой смертности леща в Чудском (а) и Псковском (б) озёрах: (—) - расчетный данные, (---) - линейный тренд; коэффициент промысловой смертности разных возрастных групп леща в 1980-х (- ■ -), 1990-х (-◆-) и 2000-х гг. (···▲···) в Чудском (в) и Псковском (г) озёрах.

**Окунь.** Промысловая смертность окуня в Чудском озере варьировала от  $0.27-1.02$  год<sup>-1</sup> (среднее -  $0.53$  год<sup>-1</sup>), в Псковском - от  $0.14-0.60$  год<sup>-1</sup> (среднее -  $0.36$  год<sup>-1</sup>) (Рисунок 5.2.6.а-б). Изменения соответствующих показателей в разных озерах имеют низкую корреляцию ( $r = 0.21$ ,  $p = 0.26$ ) и показывают разные тренды: в Чудском озере - слабый положительный, в Псковском озере - слабый отрицательный.

Максимальные значения промысловой смертности окуня приходятся на средневозрастные группы - 5+ - 7+ (Рисунок 5.2.6.в-г). И в том, и в другом озере для этого показателя характерны резкие колебания, слабо согласующиеся

между собой. В Псковском озере высокие значения промысловой смертности могли обусловить снижение обилия и уловов в конце 1980-х гг. и не позволить популяции восстановиться в 1990-е и 2000-е гг.

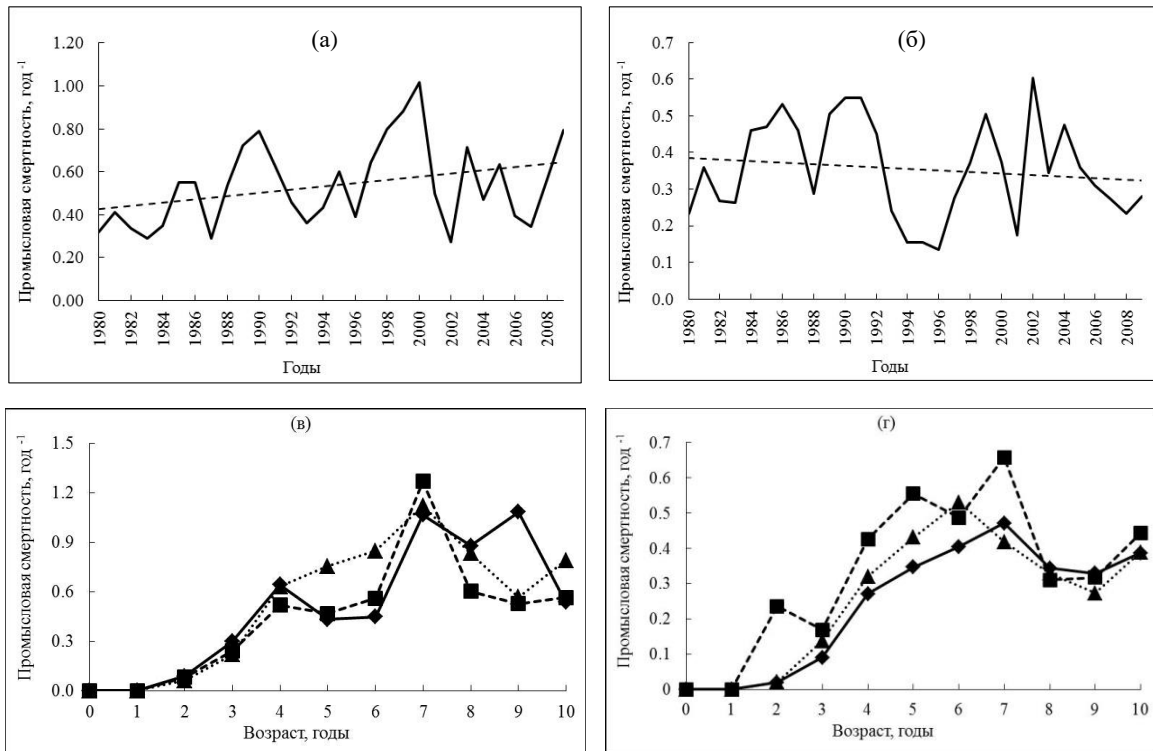


Рисунок 5.2.6. Динамика среднего коэффициента промысловой смертности окуня в Чудском (а) и Псковском (б) озёрах: (—) - расчетный данные, (---) - линейный тренд; коэффициент промысловой смертности разных возрастных групп окуня в 1980-х (- ■ -), 1990-х (-◆-) и 2000-х гг. (···▲···) в Чудском (в) и Псковском (г) озерах

**Плотва.** Промысловая смертность плотвы невелика. В Чудском озере она варьирует от 0.039 до 0.117 год<sup>-1</sup> (среднее – 0.076 год<sup>-1</sup>); в Псковском озере – от 0.04 до 0.41 год<sup>-1</sup> (среднее - 0.13 год<sup>-1</sup>) (Рисунок 5.2.7.а, б). Плотва не относится к ценным рыбам, тем не менее, в динамике ее добычи и промысловой смертности прослеживается четкая тенденция к возрастанию, наиболее выраженная для Псковского озера. Статистическая связь между изменениями промысловой нагрузки на этот вид в обоих озерах невелика –  $r = 0.56$  ( $p = 0.0013$ ). Максимальные значения промысловой смертности плотвы

приходятся на средние и старшие возрастные группы – старше 5-10 лет и возрастают в 2000-е гг. (Рисунки 5.2.7.в-г).

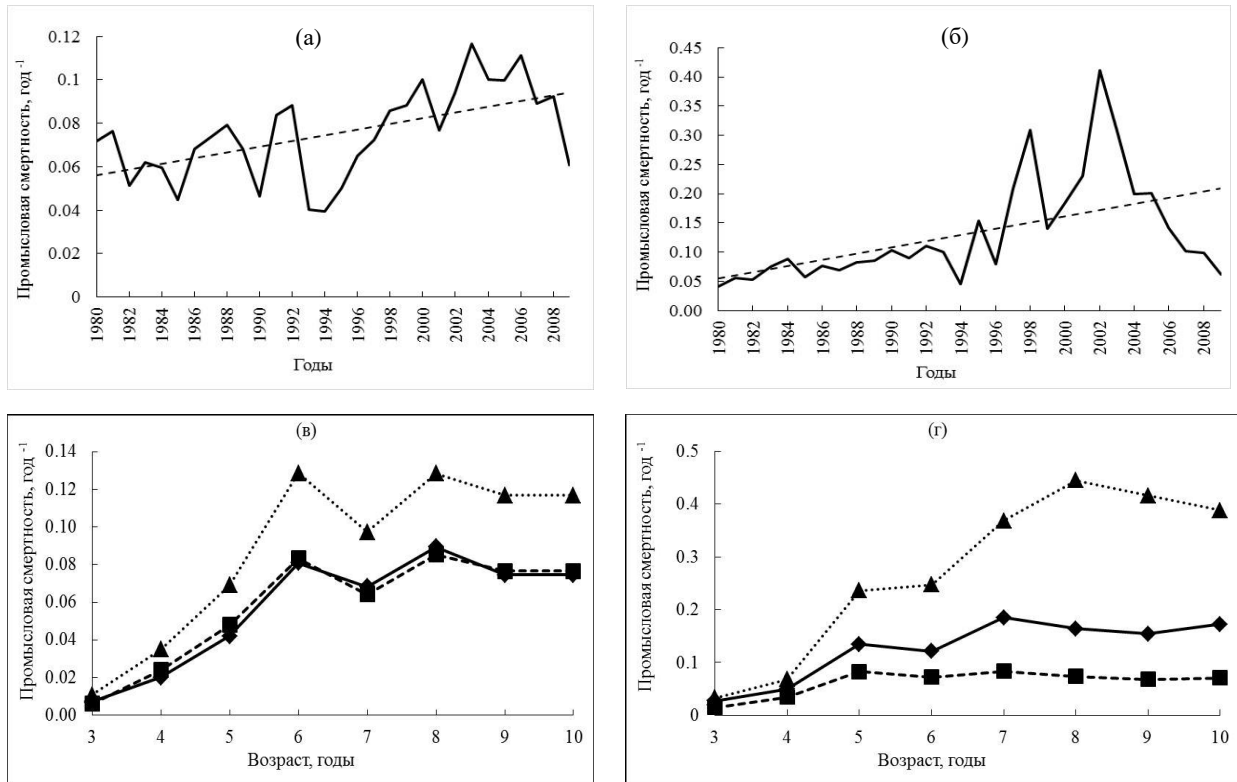


Рисунок 5.2.7. Динамика среднего коэффициента промышленной смертности плотвы в Чудском (а) и Псковском (б) озёрах: (—) - расчетный данные, (---) - линейный тренд; коэффициент промышленной смертности разных возрастных групп плотвы в 1980-х (- ■ -), 1990-х (-◆-) и 2000-х гг. (···▲···) в Чудском (в) и Псковском (г) озерах

**Ретроспективная диагностика.** В оценках промышленной смертности, полученным по результатам ВПА моделирования, наблюдается ретроспективная смещённость (Приложение, Рисунок П.14). Для промышленной смертности данная смещённость проявляется в наименьшем диапазоне и наименьшая по продолжительности чем для других популяционных показателей.

При ретроспективном анализе промышленной смертности для судака наблюдается систематическое смещение оценок в сторону завышения, для остальных исследованных видов – в сторону занижения.

Наибольшая продолжительность ретроспективной смещённости отмечена для плотвы (последние 20 лет анализируемого временного ряда), наименьшая

длительность - для окуня (до 5 лет в ретроспективном направлении). При этом для плотвы наблюдается наименьший диапазон варьирования (не более 21%). Наименьшие абсолютные значения обоих критериев Мона ( $\rho$  и  $\rho'$ ) и  $k$ -статистики показаны для судака, наибольшие – для леща (Приложение, Таблица П.19).

**Коэффициенты эксплуатации.** Итоговые значения коэффициентов эксплуатации (отношение массы улова к общей биомассе запаса) представлены в Таблице 5.2.1 и на Рисунке 5.2.8.

Для рассматриваемых видов промыслом изымается из популяции около пятой части общей биомассы (от 16 до 25%), в отдельные года этот показатель достигает 40-50%. Как и следовало ожидать, запас плотвы существенно недоиспользуется – изымается только 4-17% запаса, несмотря на возрастание эксплуатации данного вида в Псковском озере с середины 1990-х гг. Отчётливые тенденции к возрастанию степени промысловой эксплуатации проявляются в отношении более ценных видов, таких как судак и лещ. Интенсивность эксплуатации окуня (более высокая по сравнению с остальными видами) остается на постоянном уровне. То же самое можно отнести и к плотве Чудского озера (Таблица 5.2.1).

Динамика коэффициента эксплуатации в обоих озерах сопряжена для всех видов, кроме окуня.

Таблица 5.2.1. Значения коэффициента эксплуатации

	<u>min — max</u> среднее		Коэффициент корреляции и уровень значимости ( $r(p)$ )
	Чудское озеро	Псковское озеро	
Судак	$\frac{0.02 - 0.39}{0.16}$	$\frac{0.02 - 0.53}{0.21}$	0.65 (0.000096)
Лещ	$\frac{0.11 - 0.38}{0.19}$	$\frac{0.09 - 0.44}{0.18}$	0.85 (0.02*10 <sup>-7</sup> )
Окунь	$\frac{0.14 - 0.48}{0.25}$	$\frac{0.07 - 0.37}{0.22}$	0.13 (0.48)
Плотва	$\frac{0.03 - 0.07}{0.04}$	$\frac{0.03 - 0.17}{0.07}$	0.62 (0.0002)

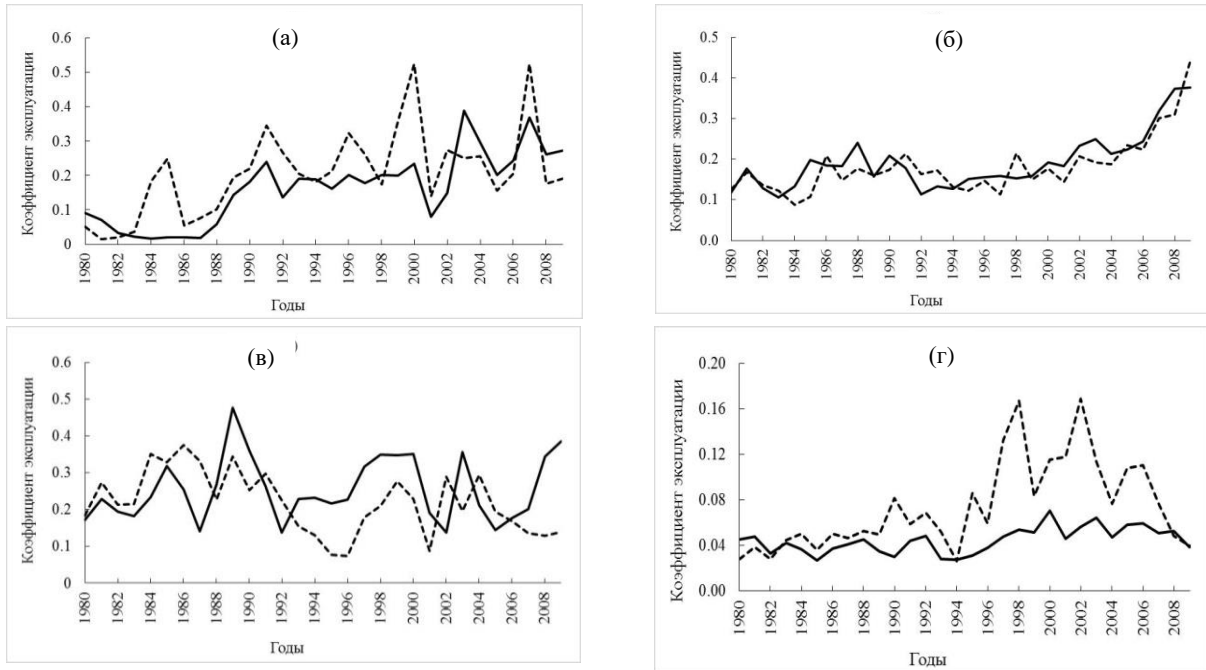


Рисунок 5.2.8. Динамика коэффициента эксплуатации судака (а), леща (б), окуня (в) и плотвы (г) в Чудском (—) и Псковском (- - -) озёрах

### 5.3. Оценка современного состояния промысла

Оценка современного состояния промысла проведена на основе модели динамического запаса Бивертон-Холта, с помощью прикладной программы *Yield per Recruit Model* версия 3.1 (NOAA/NMFS, США) при параметризации которой использовались данные, относящиеся к последней декаде исследованного периода (вторая половина первого десятилетия 21 века) (Приложение, Таблица П.20).

Модели данного типа применяются при анализе систем, отвечающих условиям равновесности, обеспечиваемых постоянством демографических процессов и неизменностью промысловой нагрузки. Заметим, что поскольку одновременное сочетание таких условий весьма редко встречается в естественных популяциях, то полученные с использованием равновесной модели оценки следует рассматривать как ориентировочные, дающие общие представления о режиме промыслового использования.

Дополнительным средством оценки состояния промысла являлся замещающий уровень пополнения по методу, предложенному Габриэлом с соавторами (Gabriel et al., 1989).

### Судак.

**Оценка равновесного вылова.** В Чудском и Псковском озерах во второй половине первого десятилетия 21 века при интенсивности промысла ( $F$ ) 0.43 и 0.46 год<sup>-1</sup>, обеспечивается равновесный улов, 288 и 275 г/рекрута, соответственно, (Рисунок 5.3.1; Приложение Таблица П.20) близкий к максимальному (304 и 277.4 г/рекрута, соответственно). Это означает, что эффективность промысла почти достигла максимальных значений (Данилов и др., 2018).

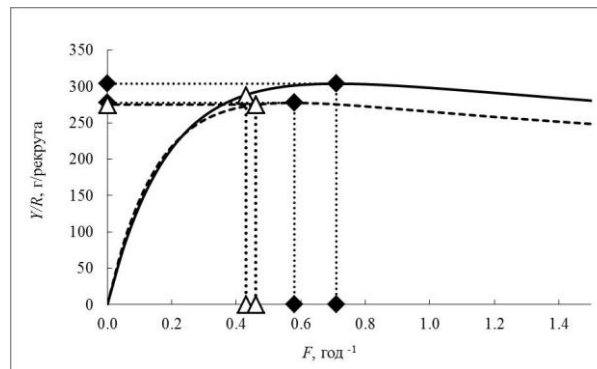


Рисунок 5.3.1. Зависимость равновесного улова ( $Y/R$ ) судака от промысловой смертности ( $F$ ) в Чудском (—) и Псковском (- - -) озёрах в пересчёте на одного рекрута: (♦) —  $F_{max}$ , (Δ) —  $F_{2005-2009}$  гг.

Сложившийся режим промысловой эксплуатации судака обеспечивает величину вылова, близкую к максимальной. В пользу этого говорят существенный пресс промысла на младшевозрастные группы и близость оценок текущего и максимального равновесного уловов (Данилов и др., 2018).

**Замещающий уровень пополнения.** Отношение биомассы нерестового стада ( $SSB$ ) к численности рекрутов ( $R$ ) (возрастная группа 1+) судака Чудского и Псковского озер определено для разных декад (Рисунок 5.3.2.а-б).

На диаграммах рассеивания для соотношения между величиной нерестового стада и численностью рекрутов (возраст 1+) подавляющее число точек относящихся к 2000-х гг., расположены выше, чем точки в 1980-х и 1990-х гг. и часть их них расположена над линией замещения, что говорит о достаточности пополнения для поддержания биомассы на стабильном уровне при текущем режиме промысла.

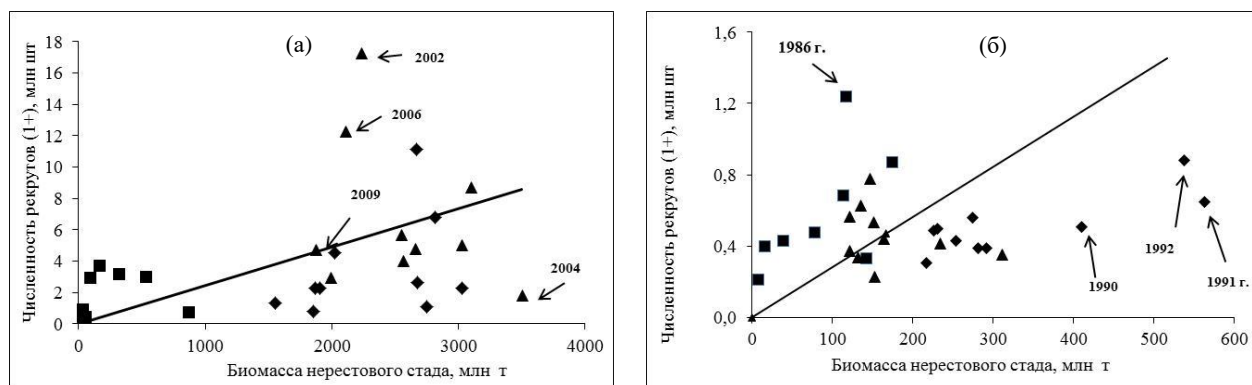


Рисунок 5.3.2 Соотношение между биомассой нерестового стада и численностью рекрутов судака в 1980-х (-- ■ --), 1990-х (-◆-) и 2000-х гг. (···▲···) в Чудском (а) и Псковском (б) озерах

### Лещ.

**Оценка равновесного вылова.** В Чудском и Псковском озерах во второй половине 2000-х гг. наблюдаемая интенсивность промысла леща ( $F$ ) (0.68 и 0.66 год<sup>-1</sup>, соответственно), почти вдвое превышает интенсивность промысла ( $F_{max}$ ), обеспечивающую максимальный равновесный улов (0.36 и 0.35 год<sup>-1</sup>, соответственно). При этом наблюдаемый равновесный улов всего на 5% ниже максимального (Рисунок 5.3.3, Приложение Таблица П.20). Интенсивность промысла превысила пороговые значения и его эффективность начала снижаться. Популяция леща оказалась в состоянии перелова с точки зрения эффективности промысла. Наблюдаемый равновесный улов может быть достигнут при гораздо меньшей интенсивности промысла (Данилов и др., 2020).

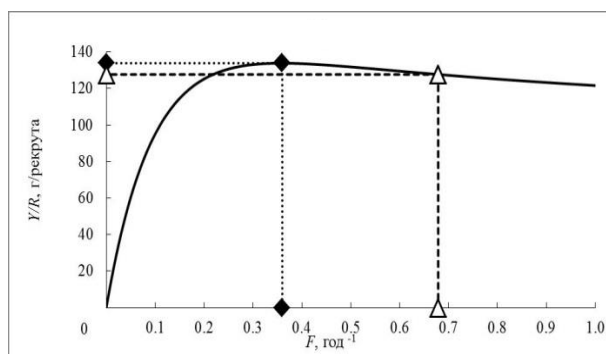


Рисунок 5.3.3. Зависимость равновесного улова ( $Y/R$ ) леща от промысловой смертности ( $F$ ) в Псковско-Чудском озере в пересчёте на одного рекрута:

(◆) –  $F_{max}$ , (Δ) –  $F$  2005–2009 гг.

**Замещающий уровень пополнения.** На диаграммах рассеивания для соотношения между величиной нерестового стада и численностью рекрутов леща (возраст 2+) в 2000-х гг. отдельные точки на диаграммах рассеивания расположены ниже линии замещения, что говорит о недостаточности пополнения для воспроизводства популяции при текущем режиме промысла (Рисунок 5.3.4) (Данилов и др., 2020).

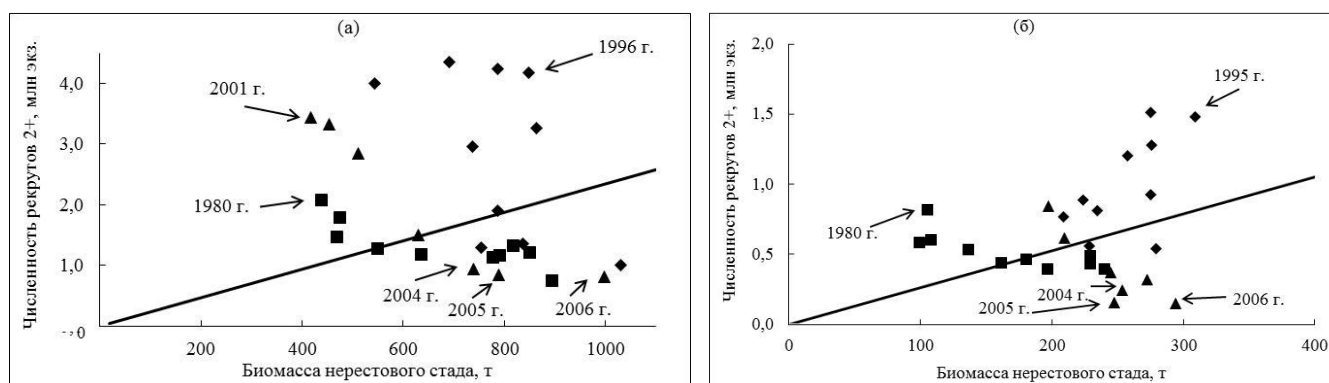


Рисунок 5.3.4. Соотношение между биомассой нерестового стада и численностью рекрутов леща (возраст 2+) в 1980-х (-- ■ --), 1990-х (-◆-) и 2000-х гг. (···▲···) в Чудском (а) и Псковском (б) озерах



### **Окунь и плотва.**

**Оценка равновесного вылова.** Для окуня Чудского озера интенсивность промысла во второй половине 2000-х гг. была выше  $F_{max}$  в полтора раза (Рисунок 5.3.5.а; Приложение Таблица П.20). Поэтому соответствующие равновесные уловы были ниже максимально возможного, и могли бы быть достигнуты при значительно меньшей промысловой смертности.

По сравнению с Чудским озером, для окуня в Псковском озере промысловая смертность была ниже, а равновесный улов выше и составил 38.2 г/рекрута (двухгодовик). Полученные оценки равновесного улова на 5% ниже максимально возможного – 40.4 г/рекрута.

Как видно из кривой равновесного улова, при наращивании интенсивности промысла окуня в Псковском озере равновесный улов увеличится слабо, а затем начнет снижаться. Поэтому превышение порогового уровня промысловой смертности, хоть и не оказывает большого влияния на улов, чревато экономическими потерями, связанными с поддержанием неоправданно высокого уровня промыслового усилия.

Для плотвы Чудского озера при характерной для 2000-х годов промысловой смертности ( $0.08 \text{ год}^{-1}$ ) обеспечивается вылов, составляющий всего 6 г в пересчёте на одного рекрута (трехгодовика) (Рисунок 5.3.5.б; Приложение Таблица П.20). Данная оценка в 2.7 раза ниже максимально возможной – 17 г/рекрута, которая достигается при значительно более высокой промысловой смертности ( $F_{max} = 1.27 \text{ год}^{-1}$ ). В Псковском озере наблюдается практически аналогичная картина. Таким образом, равновесный улов плотвы может быть значительно увеличен при возрастании интенсивности ее изъятия.

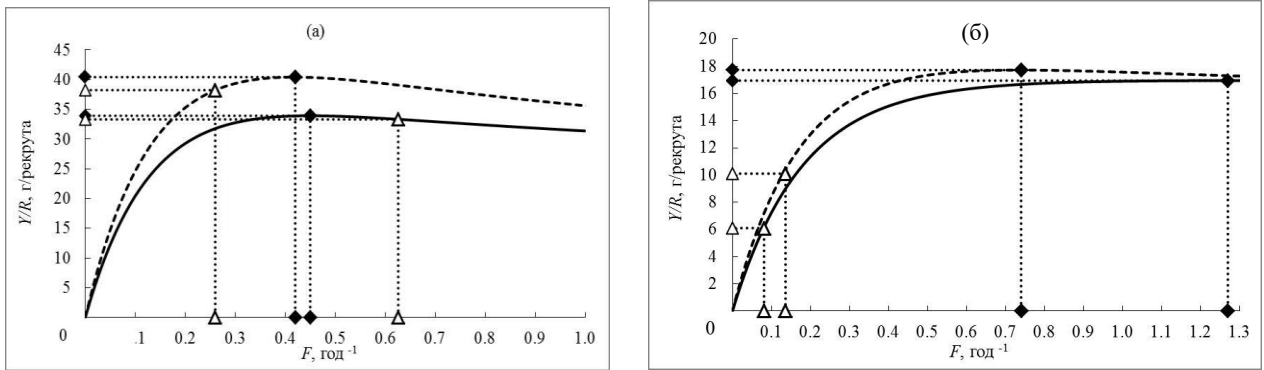


Рисунок 5.3.5. Зависимость равновесных уловов ( $Y/R$ ) окуня (а) и плотвы (б) от промысловой смертности ( $F$ ) в Чудском (—) и Псковском (- - -) озёрах в пересчёте на одного рекрута: (◆) —  $F_{max}$ , (Δ) —  $F_{2005-2009гг.}$

**Замещающий уровень пополнения.** О достаточности величины пополнения для поддержания стабильного уровня биомассы при сложившемся режиме промысла в 2000-е гг. свидетельствует расположение на диаграммах рассеивания подавляющего числа точек выше линии замещения. Как видно из приведенных диаграмм (Рисунок 5.3.6), требованию поддержания стабильного запасов отвечают ситуации, сложившиеся в отношении окуня, плотвы в начале нынешнего столетия. Полученные картины в целом свидетельствуют об отсутствии сколько-нибудь заметных рисков перелома, указывают на достаточность пополнения для замещения запаса.

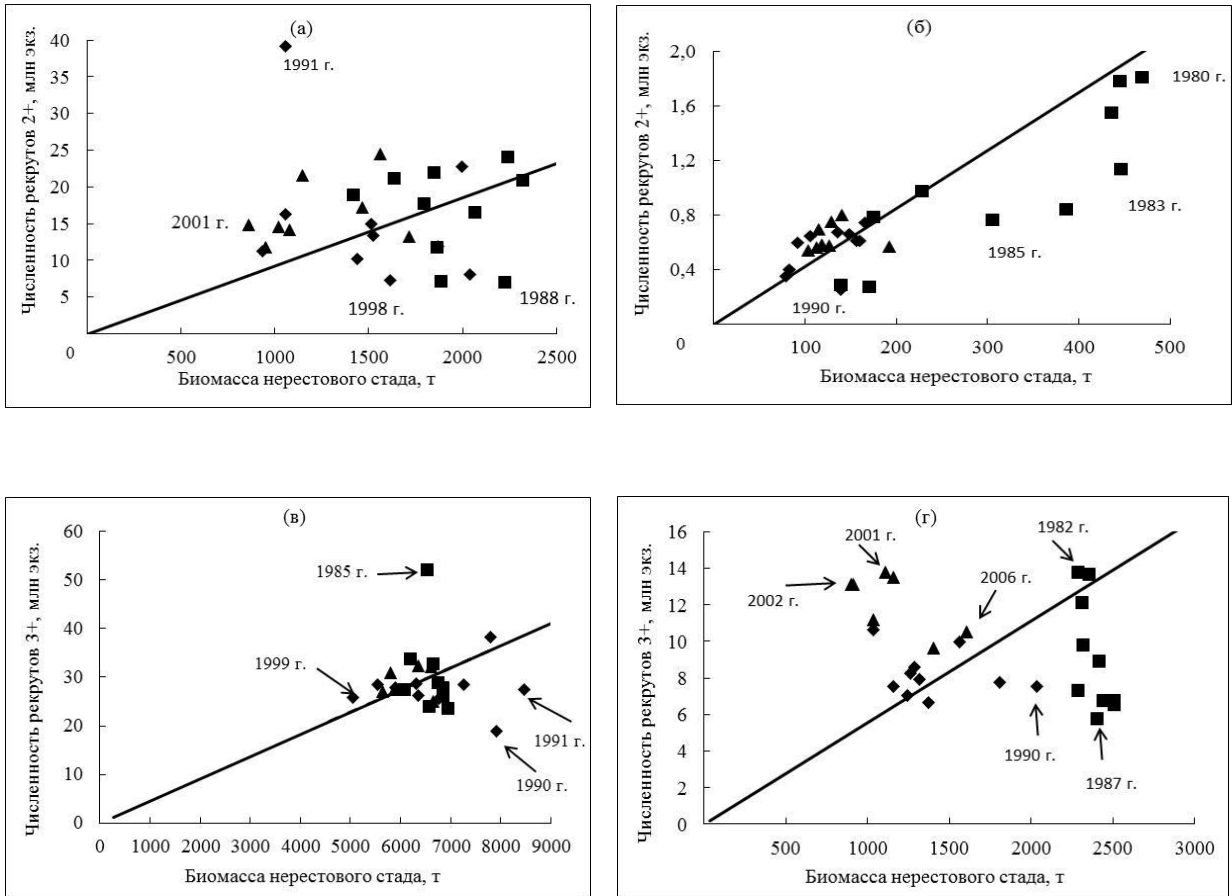


Рисунок 5.3.6. Соотношение между биомассой нерестового стада и численностью рекрутов окуня (а, б) и плотвы (в, г) в 1980-х (-- ■ --), 1990-х (—◆—) и 2000-х гг. (···▲···) в Чудском (а, в) и Псковском (б, г) озерах

## Глава 6. Обсуждение

Долговременные изменения в составе рыбного сообщества Псковско-Чудского озера достаточно цикличны и в определённой степени обратимы (Tammiksaar, Kangur, 2020).

При анализе динамики промысловых видов рыб центральным является вопрос о факторах этого процесса, в качестве которых обычно рассматривается промысловая деятельность (Kangur et al., 2007; Концевая, 2009; Saat et al., 2010), изменение экологического режима водоема (например, загрязнение или эвтрофирование (Winfield et al., 1996; Pihu, Kangur, 2001)), гидроклиматические изменения (Kangur et al., 2007; Lappalainen et al., 2009; Pekcan-Hekim et al., 2011; Heikinheimo et al., 2014, Ginter et al., 2015).

Традиционно промысел рассматривается в качестве основного фактора, оказывающего как прямое, так опосредованное воздействие на популяции рыб – влияя на состав сообщества и трофические отношения между видами. Подобные утверждения встречаются в ряде публикаций, посвященных Псковско-Чудскому озеру, а именно в работах Кангур с соавторами (Kangur et al., 2007; Концевая, 2009).

Попарные сопоставления рядов промысловой смертности отдельных видов не подтвердили наличие сопряжённости в их динамике, следовательно, промысловый фактор не несет главенствующую роль в динамике обилия популяций. Можно предполагать, что данная динамика связана преимущественно с экосистемными изменениями (Бобырев и др., 2013).

В качестве основных черт, свойственных динамике обилия, следует отметить следующее. Среди исследованных видов наиболее яркие изменения обилия характерны для судака. В рассмотренный период его биомасса увеличилась более чем на порядок. Очевидно лишь то, что его начало совпало с существенными изменениями форм управления водными биоресурсами озера и особенностей их хозяйственного использования, связанными с приобретением Псковско-Чудским озером статуса международного водоема. Эти изменения

коснулись, прежде всего, размещения и величины промыслового усилия, что, видимо в наибольшей степени отразилось на обилии популяций рыб.

До 1980-х гг. промысел мог препятствовать росту популяции судака в Псковско-Чудском озере (Ширкова, 1966; Pihu, Kangur, 2000). В последующие года ужесточение правил для снюрреводного лова способствовало уменьшению пресса промысла на молодь судака (Kangur et al., 2007; Saat et al., 2010).

В динамике популяции судака промыслу отводится не первостепенная роль. В исследуемый период регистрировался рост промысловой смертности младшевозрастных групп. В рассматриваемой ситуации промысловая смертность судака увеличивается почти вслед за увеличением численности, то есть промысел следует за динамикой обилия (Бобырев и др., 2013).

Урожайные поколения судака наблюдаются синхронно в обоих озерах, что указывает о возможном наличии определённой связи между его группировками.

Некоторая цикличность в возникновении урожайных генераций судака может говорить о роли плотностной регуляции в динамике пополнения. Можно полагать что возможным типом эндогенных ритмов будет затухание автоколебаний численности при её отклонении от равновесного уровня, как, например, было показано для судака озера Сямозеро в республике Карелия (Павлов, 1995).

Наблюдаемые тренды в условиях внешней среды (повышение температуры и снижение уровня и прозрачности воды) являются в большей мере благоприятными для судака и плотвы, в меньшей степени для леща и окуня. Однако при этом возрастает риск заморных явлений и массовой гибели рыб. Несмотря на общий тренд по снижению уровня воды, годы с высоким уровнем воды будут благоприятны для пополнения.

Многочисленность факторов, выводящих популяцию из равновесия, нерегулярность их проявлений, а также пороговый характер ответных реакций, затрудняют идентификацию универсальных механизмов популяционной динамики. По причине сравнительно непродолжительных рядов наблюдений

результаты *GLM*-моделирования позволяют наметить набор условий, обуславливающих урожайность пополнения.

Как и с промыслом, влияния изменений экологического режима на динамику популяций рыб не всегда однозначно.

Развитие цианобактерий, изменения в фитопланктоне, заиление дна, с одной стороны, могут обуславливать деградацию нерестилищ судака (Winfield et al., 1996; Kangur et al., 2005), с другой стороны – благоприятно влиять на нагул и выживание молоди, посредством снижения прозрачности воды и способствуя развитию низших звеньев трофической цепи (Neuman et al., 1996; Pihu, Kangur, 2001), что показано для озёр центральной и северной Европы (van Densen, Grimm, 1988).

Эвтрофикация в водоемах многих европейских стран результировалась в изменениях рыбных сообществ от щуки и окуня как основных хищников к одному доминирующему хищнику - судаку (Lammens, 2001). Росту обилия популяции окуневых может способствовать умеренная эвтрофикация (Leach et al., 1977).

Учитывая вышесказанное, в Псковско-Чудском озере эвтрофирование также способствовало росту популяции судака.

В дополнении к указанному выше фактору, снижение обилия окуня в результате промысла, могло создать благоприятные условия для роста популяции судака (Бобырев и др., 2013).

В вопросе оценки влияния изменений экологического режима на состояние популяций рыб может помочь использование подходов, учитывающих взаимодействия элементов в трофической сети биотического сообщества. Так, например, с помощью балансовой модели типа *ЕСОРATH* было показано, что к середине первого десятилетия 21 века величина популяции судака достигла определённого уровня, который не может поддерживаться доступным ему пищевым ресурсом (Бобырев и др., 2013), что в определённой степени способно объяснить наметившееся в указанный период снижение обилия и уловов данного вида.

О достижении предельных объемов добычи судака можно судить исходя из анализа модели улова на единицу пополнения, указывающего, что уровень промысловой смертности судака второй половины 2000-х гг. обеспечивает равновесный улов, близкий к максимальному.

Одновременно с возрастанием численности судака, произошло увеличение популяции леща – одного из наиболее ценных видов добычи. Научные организации, ведущие мониторинг состояния биоресурсов Псковско-Чудского озера, исходят из представлений о единстве популяций леща в этом водоеме, состоящем из 2-х связанных озер. По этой причине под популяциями леща Псковского и Чудского озер подразумевается лишь отдельные части (группировки) общей популяции, населяющей водоем в целом. Это не противоречит подходу, при котором ретроспективный расчет численности ведется по отдельным промысловым районам. Общее обилие популяции в этом случае может быть представлено как сумма величин, определенных для отдельных частей озера.

Рост обилия популяции леща – характерная черта начала 1980-х и 2000-х гг. К концу первой декады нынешнего столетия величина популяции начала снижаться, но ее средний уровень продолжал оставаться высоким.

Несмотря на различия условия обитания между озерами и в подходах России и Эстонии по организации промысла, сходство динамики обилия популяции леща может отражать общность популяции в Псковском и Чудском озерах.

Соотнесение между собой динамики обилия популяции леща и величины пополнения свидетельствует в пользу того, что основную роль в динамике популяции играют факторы, обуславливающие урожайность пополнения. Данные факторы могут включать в себя как внешние воздействия, так и внутренние механизмы популяционной регуляции, способные оказывать влияние на темпы формирования пополнения. Описанная связь между величиной родительского стада леща и численностью потомства только подтверждает наличие таких механизмов. С позиции отношений в системе «родители-потомки», можно

предположить, что усиление темпов эксплуатации может приводить к снижению величины нерестового стада (родительской части популяции), а, следовательно, и к снижению плотности появляющихся генераций и последующему ослаблению компенсаторных реакций, выражающихся в виде плотностного контроля роста и выживания рыб. Следовательно, интенсификация промысла может приводить к более отчетливому проявлению эффектов внешних воздействий. Набор показателей, используемый нами при анализе динамики пополнения, не дает однозначного ответа относительно о главном из них. Можно в общих чертах говорить, что локальные повышения уровня воды способствуют появлению более мощных возрастных классов.

По всей видимости, появлению урожайных генераций леща способствует тот факт, что продукция зообентоса, являющегося его основным пищевым ресурсом, недоиспользуется в трофической сети (Kangur, 1996). Исследованиями балансовой трофической модели биотического сообщества Псковско-Чудского озера подтверждаются указанные предположения (Бобырев и др., 2013). В отдельные годы с высокой обеспеченность теплом и низкой ветровой активностью формируются условия, способствующие обильному развитию кормовых организмов. Так, например, особенно высокие биомассы бентоса в обоих озерах фиксировались в 1999 и 2003 гг. (Мельник, Концевая, 2005). Именно в эти годы наблюдается появление высокочисленных генераций, за которым следует общий рост популяционного обилия леща.

Среди рассмотренных видов к чрезмерно эксплуатируемым видам относится лещ. Анализ модели динамического запаса говорит о том, что уровень промысловой смертности леща первого десятилетия 21 века не обеспечивает максимальный равновесный улов и превышает оптимальный уровень промысловой нагрузки. Динамика промысловой смертности леща демонстрирует общую тенденцию к возрастанию, однако при этом не повторяет в точности динамику биомассы популяции.



Во второй половине первого десятилетия 21 века урожайность пополнения снизилась ниже уровня необходимого для поддержания стабильности популяции леща при сложившемся режиме промысла.

К концу первого десятилетия 21 века, наблюдавшееся снижение «нерестовой» части популяции и сокращение доли старшевозрастных групп являются ожидаемыми при усилении эксплуатации и могут считаться обратимыми (Концевая, 2009).

В состоянии популяций окуня и плотвы прослеживается определенная изменчивость, являющаяся, видимо, следствием естественных изменений экологических условий водоема. Популяция окуня оказалась более чувствительной к изменениям, происходившим на рубеже 1980-х и 1990-х годов, вызвавшим падение ее численности и биомассы, которое, однако, нельзя считать значительным. Некоторую отрицательную динамику демонстрирует лишь популяция окуня Псковского озера. При этом промысел окуня в Псковском озере никак нельзя интерпретировать как чрезмерный, в отличие от Чудского, где общий показатель промысловой смертности превосходит уровень, обеспечивающий получение максимального равновесного улова.

Обращает на себя внимание низкая корреляция уловов и обилия плотвы, что свидетельствует о недоиспользовании промыслом популяции плотвы и существующих возможностях для увеличения вылова.

Полученные оценки популяционного обилия указывают на то, что среди рассмотренных доминирующим по численности и биомассе видом рыб является плотва. Популяция этого вида демонстрирует удивительную устойчивость, на которой практически не сказываются ни формы и способы промысла, ни изменения состояния экологического состояния водоема, отмечаемые в ряде публикаций (Jans et al., 2007; Kangur et al., 2007; Kangur et al., 2013).

Плотва в озерах, питаясь преимущественно детритом, перифитомом и макрофитами, нашла собственную пищевую нишу и избегает конкуренции с другими видами (Жаков, 1984), что, по всей видимости, обеспечивает относительную устойчивость популяции плотвы.

Несмотря на то, что увеличение размера ячеи орудий лова для увеличения равновесного улова является малоэффективным средством, данная мера может быть рассмотрена для всех видов, поскольку наблюдается повышение пресса промысла на младшевозрастные группы и снижение обилия средне- и старшевозрастных групп (Данилов и др., 2018).

Можно констатировать, что при сложившемся режиме промысла отсутствуют риски подрыва воспроизводства популяций по пополнению в отношении таких видов как окунь, плотва и судак.

Следует учитывать также, что основным инструментом анализа промысла явилась модель динамического запаса, исходящая из условия близости системы «родители-потомки» к состоянию равновесия. Такое ограничение способно повлиять лишь на обнаруженные соотношения наблюдаемого и максимального равновесного вылова, но не затрагивает иные характеристики промысла, восстановленные с использованием ретроспективных методов. Представляется, что развитие подходов, основанных на балансовых соотношениях в биотическом сообществе водоема, дополненных современными методами мониторинга, включая картографию, способно существенно расширить возможности анализа популяций, управления и сохранения биологических ресурсов водоема.

## Заключение

На рубеже 20 и 21 вв. динамика обилия популяций исследованных видов в Псковско-Чудском озере характеризовалась разнонаправленными тенденциями. В целом, эта динамика имеет нерегулярный характер, хотя и не является полным отражением действия случайных факторов. Об этом свидетельствуют результаты анализа естественного воспроизводства исследованных видов, указывающие на нелинейность количественных соотношений в системе «родители-потомки», способную порождать эндогенные ритмы в изменениях численности и биомассы рыб.

Результаты исследований не создают предпосылки для тревожных ожиданий и свидетельствуют не столько об угрозе популяциям со стороны промысла, сколько о способности последнего достигать оптимального баланса между продукционными характеристиками популяций и интенсивностью промысла, обусловленной сложившимися техниками добычи.

Данное исследование не претендует на исчерпывающее объяснение факторов и механизмов динамики популяции рассмотренных видов рыб. Главным результатом проведённого анализа можно считать получение количественных оценок характеризующих динамику популяций основных промысловых рыб в Псковском и Чудском озерах на рубеже 20-21 веков.

## Выводы

1. Среди исследованных видов первое место по обилию принадлежит плотве (средняя биомасса в Чудском и Псковском озерах – 11.2 и 3.1 тыс. т, соответственно; средняя численность (без сеголетков) – 213.9 и 68.7 млн. экз., соответственно); на втором месте находится популяция судака (биомасса – 4.4 и 0.5 тыс. т; численность – 7.8 и 1.0 млн. экз., соответственно); на третьем месте – окунь (биомасса – 3.5 и 0.4 тыс. т; численность – 64.8 и 5.2 млн. экз., соответственно); на четвёртом – лещ (биомасса – 2.7 и 0.8 тыс. т; численность – 10.1 и 3.3 млн. экз., соответственно).
2. В динамике обилия судака наблюдался период роста, продолжавшийся с 1980 г. по 2002 г., и период спада, приходящийся на начало нынешнего века. Популяция судака занимает первое место по размаху колебаний биомассы, который превышает 2 порядка. В целом динамика популяции окуня характеризуется слабым отрицательным трендом, леща – положительным. Пределы колебаний показателей обилия плотвы минимальны, что указывает на то, что ее популяция пребывает в состоянии, близком к равновесному.
3. У всех рассмотренных видов связь в системе «родители-потомки» наилучшим образом отображается моделью пополнения Рикера, которая отвечает выбранным критериям применимости и подтверждается рядом статистических инструментов: стандартной ошибкой, критерием Стьюдента, коэффициентами детерминации, нормальностью распределения остатков.
4. Общими положительными факторами, влияющими на урожайность пополнения исследованных видов рыб, является температура воды и теплообеспеченность вод. Связь урожайности с прозрачностью воды положительная у леща и окуня, отрицательная – у судака и плотвы.

5. Характерный для начала 21 века уровень пополнения популяций судака, окуня и плотвы был достаточным для поддержания устойчивого воспроизводства данных видов. В отдельные годы этого периода величина пополнения леща оказывалась ниже замещающего уровня.
6. Степень эксплуатации окуня Псковского озера и судака, определенная на основе модели динамического запаса, обеспечивает величину годового вылова близкую к максимальной. Популяции окуня Чудского озера и леща в первом десятилетии 21 века находились в состоянии близком к перелову. Запас плотвы недоиспользуется.

### Список литературы

1. Андронникова И.Н. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // В кн.: Андронникова И.Н. (ред.) / Эвтрофирование мезотрофного озера. - Л.: Наука. – 1980. – С. 78-99.
2. Антипова Л. Ф. Продукция массовых форм бентоса илистых грунтов Псковско-Чудского водоема // Тез. докл. XXI науч. конф. по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии, Псков. – 1983. – Т. 1. – С. 67-69.
3. Антипова Л.Ф. Пищевые потребности и обеспеченность пищей леща Псковско-Чудского озера // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. – 1986. – № 249. – С. 64-70.
4. Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И., Васильев Д.А., Ильин О.И., Ковалев Ю.А., Михайлов А.И., Михеев А.А., Петухова Н.Г., Сафаралиев И.А., Четыркин А.А., Шереметьев А.Д. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО. - 2018. - 312 с.
5. Белоголова Л.А., Солохина Т.А. Численность сеголеток воблы, леща и судака в западной части Северного Каспия в 2012–2016 годах // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. – 2017. – № 3. – С. 9-16.
6. Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб // М.: Пищ. пром-сть. – 1969. – 248 с.
7. Бобырев А.Е., Криксунов Е.А. Математическое моделирование динамики популяций рыб с переменным темпом пополнения. - 1996. - М.: Наука. – 131 с.
8. Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Медвинский А.Б., Мельник М.М., Нуриева Н.И., Русаков А.В. Анализ колебаний численности популяций промысловых рыб Псковско-Чудского озера // Биофизика. - 2012. - Т. 57. – № 1. – С. 140-145.

9. Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Мурзов Н.Н., Данилов М.Б., Мельник М.М., Концевая Н.Я., Северин С.О., Тараканов В.В. Состояние запасов и современные тенденции в динамике популяций промысловых рыб Псковско–Чудского водоёма // *Вопр. ихтиологии.* – 2013. – Т. 53. – № 1. – С. 44-56.
10. Васильченко О.М., Пономарев С.В. Об особенностях естественного воспроизводства леща (*Abramis brama orientalis*. 1758) на нерестилищах низовой реки Волги в многоводном 2013 и маловодном 2015 годах // *Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство.* – 2017. – № 3. – С.17-28.
11. Васильев П.В., Чистов С.В., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. Картографическое моделирование пространственно–временной динамики рыб Псковского озера // *Материалы Международной конференции «ИнтерКарто/ИнтерГИС».* – 2018. – Т. 24. – Ч. 2. – С. 292-305.
12. Голубкова Т.А. Эколого-биологическая характеристика и динамика запаса судака Куршского залива Балтийского моря: автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.10 / Голубкова Татьяна Алексеевна. - Калининград, 2003. - 23 с.
13. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Чудско-Псковское озеро / под ред. проф. А. А. Соколова // Л.: Гидрометиздат. – 1983. – 162 с.
14. Данилов М.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Шереметьев А.Д., Мельник М.М., Северин С.О. Динамика популяции судака *Sander lucioperca* Псковско-Чудского озера // *Вопросы ихтиологии.* - 2018. - Т. 58. - № 4. - С. 450-463.
15. Данилов М.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Шереметьев А.Д., Мельник М.М., Северин С.О., Васильев П.В., Чистов С.В. Динамика популяции леща *Abramis brama* Псковско-Чудского озера // *Вопросы ихтиологии.* – 2020. - Т. 60. - № 4. - С. 426-441.
16. Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР // *Наука.* – 1984. – 144 с.

17. Зарипова Р.С., Козлов В.А. Питание и пищевые взаимоотношения личинок судака и окуня Псковско-Чудского озера // Сб.науч. тр. ГосНИОРХ. – 1985. – Вып. 236. – С. 36-45.
18. Криксунов Е.А., Концевая Н.Я. Анализ состояния запаса и промысла чудского сига // Вестн. МГУ. Сер.16. Биология. – 1987. – № 4. – С. 43-49.
19. Криксунов Е.А., Куга Т.И., Бурменский В.А., Бобырев А.Е. Балансовая модель экосистемы мезотрофного озера // Тезисы докладов VIII съезда гидробиологического общества при РАН, г. Калининград. – 2001. – С.16-23.
20. Криксунов Е.А., Чистов С.В., Васильев П.В., Бурменский В.А., Бобырев А.Е., Мельник М.М. Пространственно-временная динамика рыб Псковского озера // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81. – № 1. – С. 3-19.
21. Концевая Н.Я. Современное состояние плодovitости леща Псковско-Чудского озера // Биологические ресурсы и продуктивность разнотипных водоемов Псковской области: сб. науч. трудов ГосНИОРХ. - Л.: Промрыбвод. – 1986. – Вып. 249. – С. 33-40.
22. Концевая Н.Я. Состояние запасов ряпушки и факторы их определяющие // В кн.: Слинчак А.И. (ред.) / Социальные и экологические проблемы Балтийского региона: Материалы обществ.-науч. конф., часть 1. – Псков: ПГПИ им. С.М. Кирова. – 2000. – С. 103-106.
23. Концевая Н.Я. Состояние запасов и промысла леща в Чудском озере // Вестник Псковского государственного университета. Сер. Естественные и физико–математические науки. – 2009. – № 8. – С. 34–38.
24. Куцын Д.Н. Структура популяций и рост леща *Abramis brama* (L. 1758) и плотвы *Rutilus rutilus* (L. 1758) Азовского моря в условиях антропогенного преобразования гидрологического режима// Автореф. дис. кандидата биол. наук. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. – 2016. – 26 с.
25. Лебедева О.А. Экосистема дельты реки Великой и ее влияние на Псковско–Чудское озеро // Псковский регионологический журнал. – 2006. – № 1. – С. 107-121.



26. Меншуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. - Ленинград: Наука. Ленингр. отд-ние. – 1971. – 196 с.
27. Меншуткин В.В., Жаков Л.А. Опыт математического определения характера динамики численности окуня в заданных экологических условиях // Биологические основы рыбного хозяйства в водоемах Прибалтики. Минск. – 1964. – С. 218-229.
28. Меншуткин В.В., Лютикова Н.А. Модельный подход к управлению рыбным промыслом во внутренних водоемах // ГосНИОРХ: Санкт-Петербург. Сетевое издание. ([www.evol.nw.ru](http://www.evol.nw.ru)). – 2015 URL: <http://nfss.evol.nw.ru/lab38/wp-content/uploads/2018/05/Модельный-подход-к-упр-рыбным-промыслом.pdf> (дата обращения: 22.11.2022).
29. Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоемах // М. Изд-во ВНИИПРХ. – 1990. – 50 с.
30. Мельник М.М. Современное состояние макрозообентоса Псковско-Чудского озера: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18. / Мельник Марина Михайловна. – СПб, 2000. – 163 с.
31. Мельник М.М., Концевая Н.Я. Состояние кормовой базы и рост леща в Псковско-Чудском озере // Сборник матер. IV (XXVII) междунардн. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского севера» Ч. 2. Вологда: Изд-во Вологодского государственного педагогического института. – 2005. – С. 5-7.
32. Минина Н.Г. Сезонные и годовые изменения зообентоса Псковско-Чудского озера // Многолетние наблюдения за зообентосом крупных озер Эстонии. – Тарту. – 1982. – С. 79-109.
33. Минина Н.Г., Концевая Н.Я. Питание леща (*Abramis brama* L.) Псковско-Чудского озера // Сб. НИИ озер. и реч. рыб. Хоз-ва. – 1984. – Вып. 209. – С. 83–96.
34. Небольсина Т.К. Волгоградское водохранилище // Изв. ГосНИИ озер. и рыб. хоз-ва. - 1975. - Т. 102. - С. 130-147.

35. Небольсина Т.К. Экосистема Волгоградского водохранилища и пути создания рационального рыбного хозяйства : дис.... док. биол. наук.: 03.00.10 / Небольсина Татьяна Капитоновна. - Саратов, 1980. – 434 с.
36. Негоновская И.Т. Судак Псковско-Чудского водоёма // Изв. ГосНИОРХ. – 1974. – Т. 83. – С. 101-110.
37. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. – 1974. - Москва: Пищевая промышленность. – 447 с.
38. Разработать прогноз вылова рыбы на 1992-1993 гг. во внутренних водоемах подведомственного региона. Биологическое обоснование к прогнозам уловов рыбы в Псковско-Чудском озере и малых озерах Псковской области на 1993 г. - Псков: Псковское отделение ГосНИОРХ. – 1992. – 154 с.
39. Оценить состояние сырьевой базы рыболовства во внутренних водоемах подведомственного региона. Определить ОДУ и объемы производства товарной рыбы в 2001 году. Раздел: Оценить состояние сырьевой базы рыболовства в Псковско-Чудском озере и малых озерах Псковской области. Определить ОДУ и объемы производства товарной рыбы в 2001 году. - Псков: Псковское отделение ГосНИОРХ. – 2000. – 258 с.
40. Оценить состояние запасов водных биологических ресурсов, разработать рекомендации по их рациональному использованию, подготовить материалы, обосновывающие объемы ОДУ и возможного вылова на 2011 г. в пресноводных водоемах зоны ответственности ФГНУ «ГосНИОРХ». Биологическое обоснование прогноза ОДУ (ВУ) на 2011 год по основным рыбохозяйственным водоемам, объектам промысла и субъектам РФ в зоне ответственности Псковского отделения ФГНУ «ГосНИОРХ» (Псковско-Чудское озеро и озера Псковской области). Этап №2.6: отчет о НИР. - Псков: Псковское отделение ФГНУ «ГосНИОРХ». – 2010. – 154 с.
41. Павлов В.Н. Изучение динамики промысловой ихтиофауны озера мезотрофного типа таёжной зоны методами математического

- моделирования: автореф дис. ... канд. биол. наук.: 03.00.10 / Павлов Владимир Николаевич. - Москва, 1995. - 24 с.
42. Петрова Л.П., Попова Э.К. Особенности размножения судака (*Lucioperca lucioperca* L.), акклиматизированного в озерах Карелии // Сб. науч. тр. ГосНИИ оз. и реч. рыб. х-ва. – 1985. – Вып. 239. – С. 95-104.
43. Печников А.С., Коновалов А.Ф. Озеро Белое // Современное состояние рыбного хозяйства на внутренних водоёмах России. - СПб.: ГосНИОРХ. – 2004. – С. 26-43.
44. Печников А.С., Савенкова Т.П. Озеро Ильмень // Современное состояние рыбного хозяйства на внутренних водоемах России. - СПб.: ГосНИОРХ. – 2004. – С. 109-127.
45. Пиху Э.Х., Пиху Э.Р. Питание основных хищных рыб Псковско-Чудского водоема // Известия ГосНИИ озерного и речного рыбного хозяйства. – 1974. – Т. 83. – С. 136-143.
46. Природные ресурсы больших озер СССР и вероятные их изменения // Л.: Наука. – 1984. – 86 с.
47. Румянцев В.А., Кондратьев С.А., Басова С.Л., Шмакова М.В., Журавкова О.Н., Савицкая Н.В. Чудско–Псковский озерный комплекс: мониторинг и моделирование фосфорного режима // Водные ресурсы. – 2006. – Т. 33. – № 6. – С. 711–720.
48. Рябчун В.А. Промыслово-биологическая характеристика и перспективы оптимизации использования продукционных свойств популяции леща (*Abramis brama* (L.)) Вислинского залива Балтийского моря: автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 03.02.06 / Рябчун Вероника Андреевна; - Калининград, 2011. - 24 с.
49. Самойлов К.Ю. Структура популяции и фенетическое разнообразие судака *Sander lucioperca* (L.) Волго-Ахтубинской системы нижней Волги: автореф дис. ... канд. биол. наук.: 03.02.06 / Самойлов Константин Юрьевич. - Москва, 2017. - 24 с.

50. Таммиксаар Э. У истоков рыбопромысловых исследований в России: Карл Бэр и его экспедиция на Чудское и Псковское озёра в 1851–1852 гг. // Историко-биологические исследования. - 2016. - Т. 8. - № 1. – С.10-28.
51. Труды промыслово-научной экспедиции по изучению Псковского водоема (бассейн Псковского, Теплового и Чудского озер): Отдел 1. Отчет о текущих работах экспедиции. Вып.1 / Департамент земледелия и Псковское земство. - Псков: Типография Псковского губернского земства. - 1912. - 70 с.
52. Труды промыслово-научной экспедиции по изучению Псковского водоема (бассейн Псковского, Теплового и Чудского озер): Отдел 2. Материалы, собранные экспедицией. Вып.1 / Департамент земледелия и Псковское земство. - Псков: Типография Псковского губернского земства. - 1913. - 62 с.
53. Тюрин П.В. Биологические обоснования оптимального коэффициента вылова и допустимого предела прилова молоди ценных рыб // Труды ВНИРО. - 1967. – 62 с.
54. Тюрин П.В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. – 1972. – Т. 71. – С. 71-128.
55. Шатуновский М.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Бобырев А.Е., Соколова Е.Л., Усатый М.А., Крепис О.И., Усатый А.М., Чебану А.С. Некоторые закономерности изменчивости структуры и динамики популяций леща *Abramis brama* водоёмов восточной Европы // Вопросы ихтиологии. – 2009. – Т. 49. – № 4. – С. 495-507.
56. Шатуновский М.И., Рубан Г.И. Внутривидовая изменчивость репродуктивных стратегий у речного окуня (*Perca fluviatilis*) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2013. – № 1. – С. 79-87.
57. Шibaев С.В., Голубкова Т.А., Рябчун В.А. Когортный анализ динамики численности леща (*Abramis brama* L.) Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря // Известия КГТУ. – 2012. – № 24. – С. 95-102.

58. Ширкова А.П. Судак Псковско-Чудского водоема // Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин: Валгус. – 1966. – С. 213-220.
59. Ширкова А.П. Лещ Псковско-Чудского водоема // Изв.ГосНИОРХ. – 1974. – Т. 83. – С. 89-100.
60. Ширкова А.П., Пиху Э.Р. Рыбы Псковско-Чудского водоема и их промысловое значение // Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин: Валгус. – 1966. – С. 119-127.
61. Черевичко А.В. Зоопланктон и трофическое состояние Чудско-Псковского озера // Трансформация экосистем. – 2018. – Т. 1. – № 2. – С.65-72.
62. Фёрстер Э., Рёнц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика. – 1981. – 302 с.
63. Южакова Г.Г., Снетков М.А. Анализ промысла сига в озере Севан методами теории динамического запаса // Вопросы ихтиологии. – 1983. – Т. 23. – № 5. – С. 858-859.
64. Alheit J., Niquen M. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem // Progress in Oceanography. – 2004. – V. 60. – № 2-4. – P. 201-222.
65. Arend K.K., Beletsky D., Depinto J.V., Ludsins A., Roberts J.J., Rucinski D.K., Scavia D., Schwab D.J., Höök T.O. Seasonal and interannual effects of hypoxia on fish habitat quality in central Lake Erie // Freshwater Biology. – 2011. – V. 56. – № 2. – P. 366-383
66. Blabolil P., Logez M., Ricard D., Prchalová M., Říha M., Sagouis A., Peterka J., Kubečka J., Argillier C. An assessment of the ecological potential of Central and Western European reservoirs based on fish communities // Fisheries research. – 2016. – V. 173. – P. 80-87.
67. Beverton R.J.H., Holt S.H. On the dynamics of exploited fish populations // Fishery Investigations. Series II. Marine Fisheries. Great Britain Ministry of Agriculture. Fisheries and Food. Vol. XIX. – 1957. – 533 p.

68. Brämick U., Diekmann M., Lemcke R., Mehner T. Assessing shifts in fish assemblages of German large lakes by literature data and commercial catch statistics // *Fundam. Appl. Limnol.* – 2008. – V. 171. – P. 87-103.
69. Blenckner T. Climate related impacts on a lake. From physics to biology. *Acta Universitatis Upsaliensis // Comprehensive summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology.* – 2001. – 674 p.
70. Bobyrev A. Quantitative aspects of percids ecology: an overview of Russian studies. // In: Barry T.P., Malison J.A. (eds.) / *Proceedings of PERCIS III: The Third International Percid Fish Symposium.* – 2003. – P. 63-64.
71. Chatfield C. *The analysis of time series, an introduction.* 6th edn. London: Chapman & Hall. CRC Press. - 2003. - 352 p.
72. Chen S., Watanabe S. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics // *Nippon Suisan Gakkaishi.* – 1989. – V. 55. – P. 205-208.
73. Cowx I.G. Characterisation of inland fisheries in Europe // *Fish. Manage. Ecol.* – 2015. – V. 22. – P.78-87.
74. Craig J.F., Kipling C. Reproduction effort versus the environment; case histories of Windermere perch, *Perca fluviatilis* (L.), and pike, *Esox lucius* (L/) // *Journal of Fish Biology.* – 1983. – V. 22. – № 6. – P. 713-727.
75. Cushing D.H. *Marine Ecology and Fisheries* // Cambridge Univ. Press, Cambridge. – 1975. – 278 p.
76. Cushing D.H., Horwood J.W. Development of a model of stock and recruitment // In: Steele J.H. (Eds.) / *Fisheries Mathematics.* - London and New York: Academic Press. - 1977. - P. 21-36.
77. Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* – 2009. – V. 106. – № 31. – P. 12788-12793.
78. De Valpine P. Review of methods for fitting time-series models with process and observation errors and likelihood calculations for nonlinear, non-Gaussian state-space models // *Bull. Mar. Sci.* - 2002. - V. 70. - P. 455–471.

79. Dobiesz N.E., Hecky R.E., Johnson T.B., Sarvala J., Dettmers J.M., Lehtiniemi M., Rudstam L.G., Madenjian C.P., Witte F. Metrics of ecosystem status for large aquatic systems - a global comparison // *Journal of Great Lakes Research*. – 2010. – V. 36. – P. 123-138.
80. Dörner H., Hülsmann S., Hölker F., Skov C., Wagner A. Size-dependent predator–prey relationships between pikeperch and their prey fish // *Ecol. Freshw. Fish*. – 2007. – V. 16. – P. 307-314.
81. Draper D. Assessment and propagation of model uncertainty (with discussion) // *J. Roy. Statist. Soc. Ser. B*. - 1995. - V. 57. - P. 45–97.
82. Edwards M., Richardson A.J. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch // *Nature*. – 2004. – V. 430. – P. 881-884.
83. Frankiewicz P., Zalewski M., Schiemer F., Dabrowski K. Vertical distribution of planktivorous 0+ pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in relation to particulate or filter feeding // *Fisheries Management and Ecology*. – 1997. – V. 4. – № 2. – P. 93-101.
84. Heikinheimo O., Pekcan-Hekim Z., Raitaniemi J. Spawning stock–recruitment relationship in pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in the Baltic Sea, with temperature as an environmental effect // *Fisheries Research*. – 2014. – V. 155. – P. 1-9.
85. Hilborn R., Walters C.J. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. New York: Chapman and Hall. - 1992. - 570 p.
86. Hilden M., Lehtonen H. Management of the bream, *Abramis brama* (L.), stock in the Helsinki sea area // *Finnish Fisheries Research (Finland)*. – 1982. – V. 4. – P. 46-61.
87. Hjort J. Fluctuations in the Great Fisheries of Northern Europe Viewed in the Light of Biological Research // *Rapp. et Proc. — Verb. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. Rapp. and Proc. Verb* 20. - Copenhagen. –1914. – 228 p.
88. Hokanson K.E.F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // *J. Fish. Res. Board Can.* – 1977. – V. 34. – P. 1524-1550.

89. Henderson B.A., Nepszy S.J. Reproductive tactics of walleye (*Stizostedion vitreum*) in Lake Erie // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1994. – V. 51. – P. 986-997.
90. Gabriel W.L., Sissenwine M.P., Overholtz W.J. Analysis of spawning stock biomass per recruit: an example for Georges bank haddock // North American Journal of Fisheries Management. – 1989. – V. 9. – P. 383-391.
91. Garrod D.J. Stock and recruitment – again // Fish. Res. Tech. Rep. MAFF Direct. Fish. Res. Lowestoft. - 1982. - № 68. – P. 22.
92. Garrod D.J. On the variability of year-class strength // J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. - 1983. - V. 41. - P. 63–66.
93. Gavaris S. An adaptive framework for the estimation of population size // CAFSAC Res. Doc. – 1988. – V. 88. – 12 p.
94. Gavaris S. Analytical estimates of reliability for the projected yield from commercial fisheries // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. - 1993. - V. 120. - P. 185–191.
95. Ginter K., Kangur K., Kangur A., Kangur P., Haldna M. Diet patterns and ontogenetic diet shift of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.) fry in lakes Peipsi and Võrtsjärv (Estonia) // Hydrobiologia. – 2011. – V. 660. – P. 79-91.
96. Ginter K., Kangur A., Kangur P., Kangur K. Consequences of size-selective harvesting and changing climate on the pikeperch *Sander lucioperca* in two large shallow north temperate lakes // Fish. Res. – 2015. – V. 165. – P. 63-70.
97. Ginter K., Blank K., Haberman J., Kangur A., Kangur K. Fish predation pressure on zooplankton in a large northern temperate lake: impact of adult predators versus juvenile predators // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. – 2018. – V. 67 - № 4. – P. 356-367.
98. Hurtado-Ferro F., Szuwalski C.S., Valero J.L., Anderson S.C., Cunningham C.J., Johnson K.F., Licandeo R., McGilliard C.R., Monnahan C.C., Muradian M.L., Ono K., Vert-Pre K.A., Whitten A.R., Punt A.E. Looking in the rear-view mirror: bias and retrospective patterns in integrated, age-structured stock assessment models // ICES Journal of Marine Science. – 2015. – V. 72. – № 1. – P. 99-110.



99. Iles T.C. A review of stock-recruitment relationships with reference to flatfish populations // *Netherlands Journal of Sea Research*. - 1994. - V. 32. - № 3/4. - P. 399-420.
100. Jaagus J. Uusi andmeid Eesti kliimast // *Publicationes Institutu Geographici Universitatis Tartuensis*. – 1999. – V. 85. – P. 28-40.
101. Jaagus J. Climatic changes in Estonia during the second half of the 20th century in relationship with changes in large-scale atmospheric circulation // *Theor. Appl. Climatol.* – 2006. – V. 83. – P. 77-88.
102. Jaani A. The location, size and general characterization of Lake Peipsi and its catchment area // *Lake Peipsi. meteorology, hydrology, hydrochemistry*. – 2001. – P. 10-17.
103. Jafri S.I.H. The effect of photoperiod and temperature manipulation on reproduction in the roach, *Rutilus rutilus* (L.) (Teleostei) // *Pakistan J. Zool.* – 1989. – V.21. – P. 289-299.
104. Jans L., Kangur K., Melnik M., Borisov V. Water level fluctuation and developments in aquatic vegetation // In Van Eerden M., Bos H., van Hulst L. (eds/) / *The mirror of a Lake Peipsi and Ijsselmeer for mutual reference*. - Lelystad: Rijkswaterstaat. – 2007. – P. 183–193.
105. Järvet A. Veekogude kliimaatilised aastaajad. // *Publicationes Institutu Geographici Universitatis Tartuensis*. – 2001. – V. 90. – P. 48-81.
106. Jeppesen E., Jensen J.P., Søndergaard M., Lauridsen T., Landkildehus F. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient // *Freshw. Biol.* –2000. – V. 45. – P. 201-218.
107. Jeppesen E., Meerhoff M., Holmgren K., González-Bergonzoni I., Teixeira-de Mello F., Declerck S.A.J., Meester L.D., Søndergaard M., Lauridsen T.L., Bjerring R., Conde-Porcuna J.M., Mazzeo N., Iglesias C., Reizenstein M., Malmquist H.J., Liu Z., Balayla D., Lazzaro X. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function // *Hydrobiologia*. – 2010. – V. 646. - № 1. – P. 73-90.

108. Kangur A., Kangur P. The condition, length and age distribution of pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) in Lake Peipsi // *Hydrobiologia*. – 1996. – V. 338. – P. 179-183.
109. Kangur A., Kangur P., Pihu E. Long-term trends in the fish communities of Lake Peipsi and L. Vortsjarv (Estonia) // *Aquat. Ecos. Health Manage.* – 2002. – V. 5. – P. 379-389.
110. Kangur K., Kangur A., Kangur P., Laugaste R. Fish kill in Lake Peipsi in summer 2002 as a synergistic effect of a cyanobacterial bloom, high temperature, and low water level // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* – 2005. – V. 54. – P. 67-80.
111. Kangur K., Park Y-S., Kangur A., Kangur P., Lek S. Patterning long-term changes of fish community in large shallow Lake Peipsi // *Ecol. Modell.* – 2007. – V. 203. – P. 34-44.
112. Kangur K., Kangur P., Ginter K., Orru K., Haldna M., Möls T., Kangur A. Long-term effects of extreme weather events and eutrophication on the fish community of Lake Peipsi (Estonia/Russia) // *J. Limnol.* – 2013. – V. 72. – P. 376-387.
113. Kangur K., Möls T. Changes in spatial distribution of phosphorus and nitrogen in the large north-temperate lowland Lake Peipsi (Estonia/Russia) // *Hydrobiologia*. – 2008. – V. 599. – P. 31-39.
114. Kangur P. On the biology of bream *Abramis brama* (L.) in Lake Peipsi in 1994 // *Hydrobiologia*. – 1996. – V. 338. – P. 173-177.
115. Kangur P., Kangur A., Kangur K., Möls T. Condition and growth of ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in two large shallow lakes with different fish fauna and food resource // *Hydrobiologia*. – 2003. – V. 506-509. – P. 435-441.
116. Karås P., Thoresson G. An application of a bioenergetics model to Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) // *Journal of fish biology*. – 1992. – V. 41. - № 2. – P. 217-230.

117. Keskinen T., Marjomäki T.J. Growth of pikeperch in relation to lake characteristics: total phosphorus, water colour, lake area and depth // J. Fish Biol. – 2003. – V. 63. – P. 1274-1282.
118. Kint P. Kalandus 1939 // Eesti kalandus. – 1940. – V. 4. – № 5. – P. 85-102.
119. Kriksunov E., Kuga T., Burmensky V., Bobyrev A. A balance model of the mesotrophic lake ecosystem // Proc. 8 Symposium of the Hydrobiological Society of RAS. Kaliningrad. – 2001. – V.1. – P. 16-18.
120. Kucharczyk D, Kujawa R, Mamcarz A, Wyszomirska E (1997c) Artificial spawning in bream (*Abramis brama* L.) // Pol Arch Hydrobiol. – 1997. – V. 44. – P. 201-205.
121. Ladanov Y. Investigation of the ichthyocenosis of Lake Beloye (the Vologda Region) using modeling methods // Transactions of GosNIORKh. – 1990. – V. 316. – P. 55-58.
122. Lammens E. H. R. R. Consequences of biomanipulation for fish and fisheries. - FAO, Fisheries Circular. № 952. – 2001. – 23 p.
123. Lappalainen J. Effects of environmental factors, especially temperature, on the population dynamics of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)). – 2001. - Helsinki: Univ. Helsinki. - 28 p.
124. Lappalainen J., Milardi M., Nyberg K., Venäläinen A. Effects of water temperature on year-class strengths and growth patterns of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) in the brackish Baltic Sea // Aquat. Ecol. - 2009. - V. 43. - P. - 181–191.
125. Laugaste R., Jastremluj V.V., Ott I. Phytoplankton of Lake Peipsi-Pihkva: species composition, biomass and seasonal dynamics // Hydrobiologia. – 1996. – V. 338. – P. 49-6.
126. Laugaste R., Haberman J., Krause T., Salujõe J. Significant changes in phyto- and zooplankton in L. Peipsi in recent years: what is the underlying reason? // Proc. Eston. Acad. Sci. Biol. Ecol. – 2007. – V. 56. - № 2. – P. 106-123.

127. Leach J.H., Johnson M.G., Kelso J.R.M., Hartmann J., Nümann W., Entz B. Responses of percid fishes and their habitats to eutrophication // Journal of the Fisheries Board of Canada. – 1977. – V. 34. – № 10. – P. 1964-1971.
128. Lehtonen H. Potential effects of global warming on Northern European freshwater fish and fisheries // Fisheries Management and Ecology. – 1996. – V. 3(1). – P. 59-71.
129. Leggett W. C., Frank K. T. Paradigms in fisheries oceanography // Oceanography and marine biology. – 2008. – P. 337-370.
130. Lind E.A. A review of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), and ruff (*Gymnocephalus cernus*) in Finland // Journal of the Fisheries Board of Canada. – 1977. – V. 34. – № 10. – P. 1684-1695.
131. Ljunggren L., Sandström A., Bergström U., Mattila J., Lappalainen A., Johansson G., Sundblad G., Casini M., Kaljuste O., Eriksson B.K. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift // ICES Journal of Marine Science. – 2010. – V. 67. - № 8. – P. 1587-1595.
132. Mäemets H., Laugaste R., Palmik K., Haldna M. Response of primary producers to water level fluctuations of Lake Peipsi // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. – 2018. – V. 67 - № 3. – P. 231-245.
133. Megrey B.A. Review and comparison of age-structured stock assessment models from theoretical and applied points of view // Am. Fish. Soc. Symp. - 1989. - V. 6. - P. 8–48.
134. Mohn R. The retrospective problem in sequential population analysis: an investigation using cod fishery and simulated data // ICES Journal of Marine Science. – 1999. – V. 56. – № 4. – P. 473-488.
135. Mohn R.K., Cook R. Introduction to sequential population analysis // NAFO Sci. Council Studies. – 1993. – V. 17. – 110 p.
136. Nelder J. A., Wedderburn R. W. M. Generalized linear models // Journal of the Royal Statistical Society: Series A (General). – 1972. – V. 135. – № 3. – P. 370-384.

137. Neuman E., Roseman E., Lehtonen H. Determination of year-class strength in percid fishes // *Annales Zoologici Fennici*. – Finnish Zoological and Botanical Publishing Board. – 1996. – V. 33. - № 3/4. – P. 315-319.
138. Nilsson J., Andersson J., Karås P., Sandström O. Recruitment failure and decreasing catches of perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in the coastal waters of southeast Sweden // *Boreal Environment Research*. – 2004. – V. 9. - № 4. – P. 295-306.
139. Nõges T., Laugaste R., Loigu E., Nedogarko I., Skakalski B., Nõges P. Is the destabilization of Lake Peipsi ecosystem caused by increased phosphorus loading or decreased nitrogen loading? // *Proc. 7–th int. conf.: Diffuse pollution and basin management*. - 2003. – P. 8.1–8.7.
140. Nõges P., Järvet A. Climate driven changes in the spawning of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and bream (*Abramis brama* (L.)) in the Estonian part of the Narva River basin // *Boreal environment research*. – 2005. – V. 10. – P. 45-55.
141. Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. – 2003. – V. 421. – P. 7–42.
142. Parry M.L., Canziani O.F., Palutikof J.P., Van der Linden P.J., Hanson C.E. (eds.) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. – Cambridge: Cambridge University Press. - 2007. – 982 p.
143. Patterson K.R., Kirkwood G.P. Comparative performance of ADAPT and Laurec–Shepherd methods for estimating fish population parameters and in stock management // *ICES J. Mar. Sci.* – 1995. – V. 52. – P. 183-196.
144. Pekcan-Hekim Z., Urho L., Auvinen H., Heikinheimo O., Lappalainen J., Raitaniemi J., Söderkultalahti P. Climate warming and pikeperch year-class catches in the Baltic Sea // *Ambio*. – 2011. – V. 40. – № 5. – P. 447-456.
145. Persson A., Brönmark C. Pikeperch *Sander lucioperca* trapped between niches: foraging performance and prey selection in a piscivore on a planktivore diet // *Journal of Fish Biology*. – 2008. – V. 73. – P. 793-808.

146. Persson L., Andersson G., Hamrin S. F., Johansson L. Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems // Complex interactions in lake communities. – Springer, New York, NY. – 1988. – P. 45-65.
147. Pihu E. Fishes, their biology and fisheries management in Lake Peipsi // Hydrobiologia. – 1996. – V. 338. – P. 163-172.
148. Pihu E., Kangur A. Main changes in the ichthyocoenosis of Lake Peipsi since the 1950s // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. – 2000. – V. 1. – P. 81-90.
149. Pihu E., Kangur A. Fishes and fisheries management // In Pihu E., Haberman J. (Eds.) / Lake Peipsi. Flora and fauna. - Tartu: Sulemees Publ. – 2001. – P. 100-111.
150. Pihu E., Haberman J. (eds). Lake Peipsi. Flora and Fauna. - Tartu: Sulemees Publishers. – 2001. – 151 p.
151. Planque B., Fromentin J.M., Cury P., Drinkwater K.F., Jennings S., Perry I., Kifani S. How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? // J. Mar. Syst. – 2010. – V. 79. – P. 403-417.
152. Quinn T.J., Deriso R.B. 1999. Quantitative fish dynamics. Oxford University Press, Inc. New York. – 542 p.
153. Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // Journal of Plankton Research. – 2002. – V. 24. - № 5. – P. 417-428.
154. Ricker W.E. Stock and recruitment // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. – 1954. – V. 11. – P. 559-623.
155. Rochet M-J. A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish // ICES Journal of Marine Science. – 2000. – V. 57. - № 2. – P. 228-239.
156. Saat T., Vaino V., Afanasiev E., Koncevaya N. Effects of fisheries management on fish community of Lake Peipsi–Pihkva // Peipsi Vesikonna. Kalad Ja Kalandus / Ed. Saat T. Tartu: Keskkonnainvesteeringute Keskus. – 2010. – P. 58-69.

157. Sandström O. Incomplete recovery in a coastal fish community exposed to effluent from a modernized Swedish bleached kraft mill // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1994. – V. 51. - № 10. – P. 2195-2202.
158. Shepherd J.G. A versatile new stock–recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves // ICES J. Mar. Sci. – 1982. – V. 40. – P. 67-75.
159. Sumari O. Structure of the perch populations of some ponds in Finland // Ann. Zool. Fennici. – 1971. – V. 8. – P. 406-421.
160. Tambets M., Jarvalt A., Tamberts J. Migration of bream *Abramis brama* L. in Lake Peipsi basin: new management approach need // EIFAC Symposium of Inland Fisheries and the Aquatic Environment. – 2002. – V. 22. – P. 23.
161. Tammiksaar E., Kangur K. Fish and fishing in Lake Peipsi (Estonia/Russia) since 1851: Similarities and differences between historical and modern times // Journal of Great Lakes Research. – 2020. – V. 46. - № 4. – P. 862-869.
162. Tarand A., Jaagus J., Kallis A. Estonia's climate in the past and today // Tartu: Tartu Univ. Press. – 2013. – 632 p.
163. Timm T., Kangur K., Timm H., Timm V. Macrozoobenthos of Lake Peipsi-Pihkva: long-term biomass changes // Hydrobiologia. – 1996. – V. 338. – P. 155–162.
164. Tooming H., Kadaja J. Lumikate ja aluspinna albeedo Eestis // Publicationes Institutu Geographici Universitatis Tartuensis. – 1999. – V. 85. – P. 61-73.
165. Toney M.L., Coble D.W. Mortality, hematocrit, osmolality, electrolyte regulation, and fat depletion of young-of-the-year freshwater fishes under simulated winter conditions // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1980. – V. 37. - № 2. – P. 225-232.
166. Van Densen W.L.T. Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, the Netherlands) // Zeitschrift für angewandte Ichthyologie. – 1985. – V.1. – P. 49-70.

167. Van Densen W.L.T., Grimm M.P. Possibilities for stock enhancement of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in order to increase predation on planktivores // *Limnology and Oceanography*. – 1988. – V. 19. – P. 45-49.
168. Van Eerden M., Jans L., Borisov V., Kuresoo A., Luigujõe L. Floodplain and shoreline habitat for amphibians, reptiles and mammals: the role of landscape completeness and connections // In: van Eerden M., Bos H., van Hulst L. (Eds.) / *The mirror of the lake Peipsi and IJsselmeer for mutual reference*. - Lelystad: Rijkswaterstaat. - 2007. - P. 171–181.
169. Vetemaa M., Saat T. Effects of salinity on the development of fresh-water and brackish-water ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) embryos January 1996 // *Annales Zoologici Fennici*. – 1996. – V. 33. - № 3. – P. 687-691.
170. Vetemaa M., Vaino V., Saat T., Kuldin S. Co-operative fisheries management of the cross border Lake Peipsi-Pihkva // *Fisheries management and ecology*. – 2001. – V. 8. - № 4-5. – P. 443-451.
171. Ware D.M. Growth, metabolism, and optimal swimming speed of a pelagic fish // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. – 1975. – V. 32. - № 1. – P. 33-41.
172. Ware D.M. Bioenergetics of stock and recruitment // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* - 1980. - V. 37. - P. 1012-1024.
173. Winfield I.J., Adams C.E., Fletcher J.M. Recent introductions of the ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) to three United Kingdom lakes containing *Coregonus* species // *Ann. Zool. Fenn.* – 1996. – V. 3-4. – P. 459-466.
174. Worm B., Myers R.A. Meta-analysis of cod-shrimp inter-actions reveals top-down control in oceanic food webs // *Ecology*. – 2003. – V. 84. – P. 162-173.
175. Xiao Y. The fundamental equations of multi-species virtual population analysis and its variants // *Ecol. Model.* - 2007. - V. 201. - P. 477–494.
176. Yurtseva A., Salmina E., Galik A., Lajus D. How a millennium of fishing changed fish populations: a case study of Lake Peipus and the Velikaya River (NW Russia) // *Aquat. Sci.* – 2014. – V.77. - № 3. – P. 325-336.



177. Zeller D., Pauly D. Good news, bad news: Global fisheries discards are declining, but so are total catches // *Fish and Fisheries*. – 2005. - V. 6 - № 2. - P. 156–159.

## Приложения

**Таблица П.1.** Уловы и обилие популяции судака в 1980-2009 гг.

	Улов, т			Биомасса популяции, т			Численность популяции (1+-10+), млн. шт		
	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее
Чудское озеро	8.2	3 154.2	876.1	91	12 193	4 437	0.3	21.5	7.8
Псковское озеро	1.5	310	116.2	55	1 253	535	0.2	1.7	1.0

**Табл. П.2.** Уловы и обилие популяции леща в 1980-2009 гг.

	Улов, т			Биомасса популяции, т			Численность популяции (1+-17+), млн. шт		
	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее
Чудское озеро	190	1027	505	1510	4445	2713	4.9	18.9	10.1
Псковское озеро	53	322	163	345	1408	859	0.8	6.2	3.3

**Табл. П.3.** Уловы и обилие популяции окуня в 1980-2009 гг.

	Улов, т			Биомасса популяции, т			Численность популяции (1+-10+) (без сеголетков), млн. шт		
	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее
Чудское озеро	334.5	1768.6	898.8	2275	4741	3565	37.6	88.1	64.8
Псковское озеро	18	267.1	86,9	145	872	371	2.0	12.1	5.2

**Табл. П.4.** Уловы и обилие популяции плотвы в 1980-2009 гг.

	Улов, тонн			Биомасса популяции, тыс. тонн			Численность популяции (1+-10+) (без сеголетков), млн. шт		
	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее	Минимум	Максимум	Среднее
Чудское озеро	299.9	742.3	495	9.1	12.9	11.2	194.6	269.5	213.9
Псковское озеро	58.4	410.4	214.2	2.1	4.0	3.1	51.2	90.9	68.7

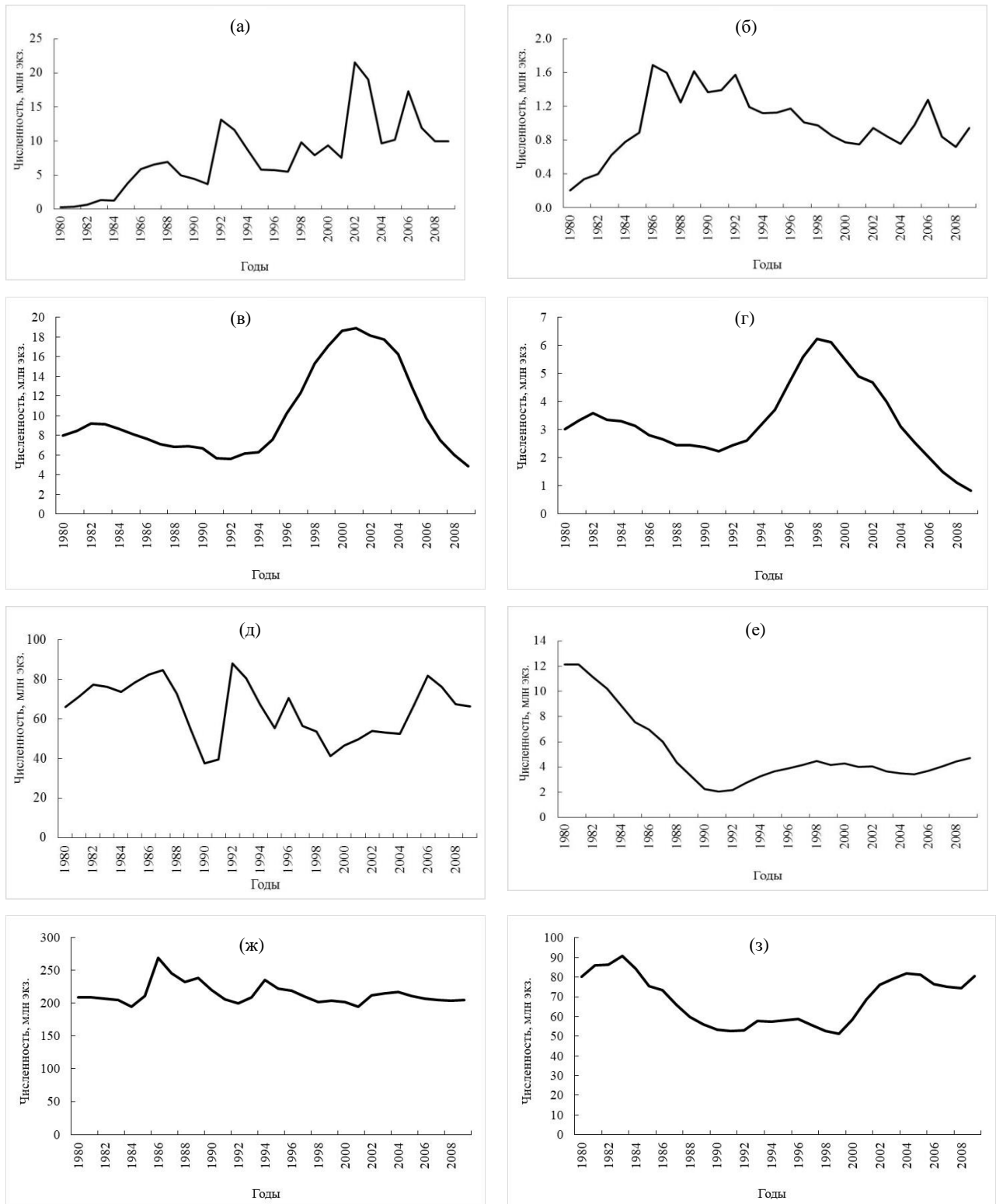


Рисунок. П.1. Численность популяции (возрастные группы 1+ - 10+) судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е), плотвы (ж, з) в Чудском (а, в, д, ж) и Псковском (б, г, е, з) озерах

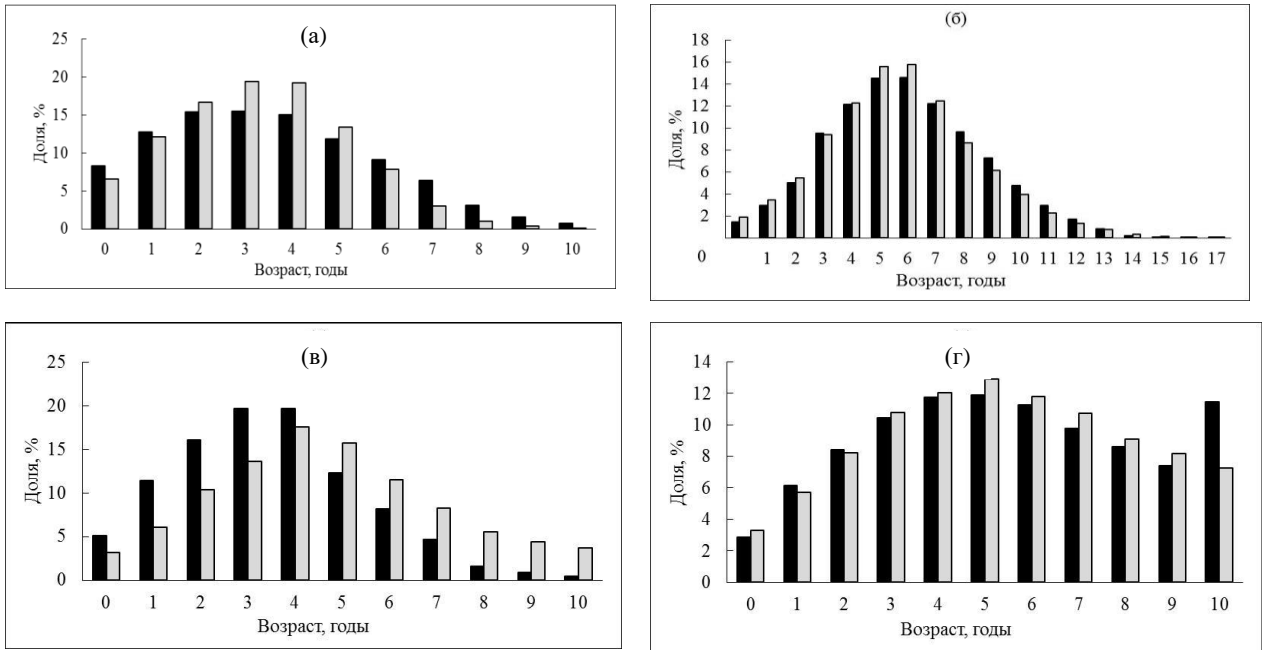


Рисунок. П.2. Возрастной состав популяции (доля по биомассе) судака (а), леща (б), окуня (в), плотвы (г) в Чудском (■) и Псковском (▒) озерах

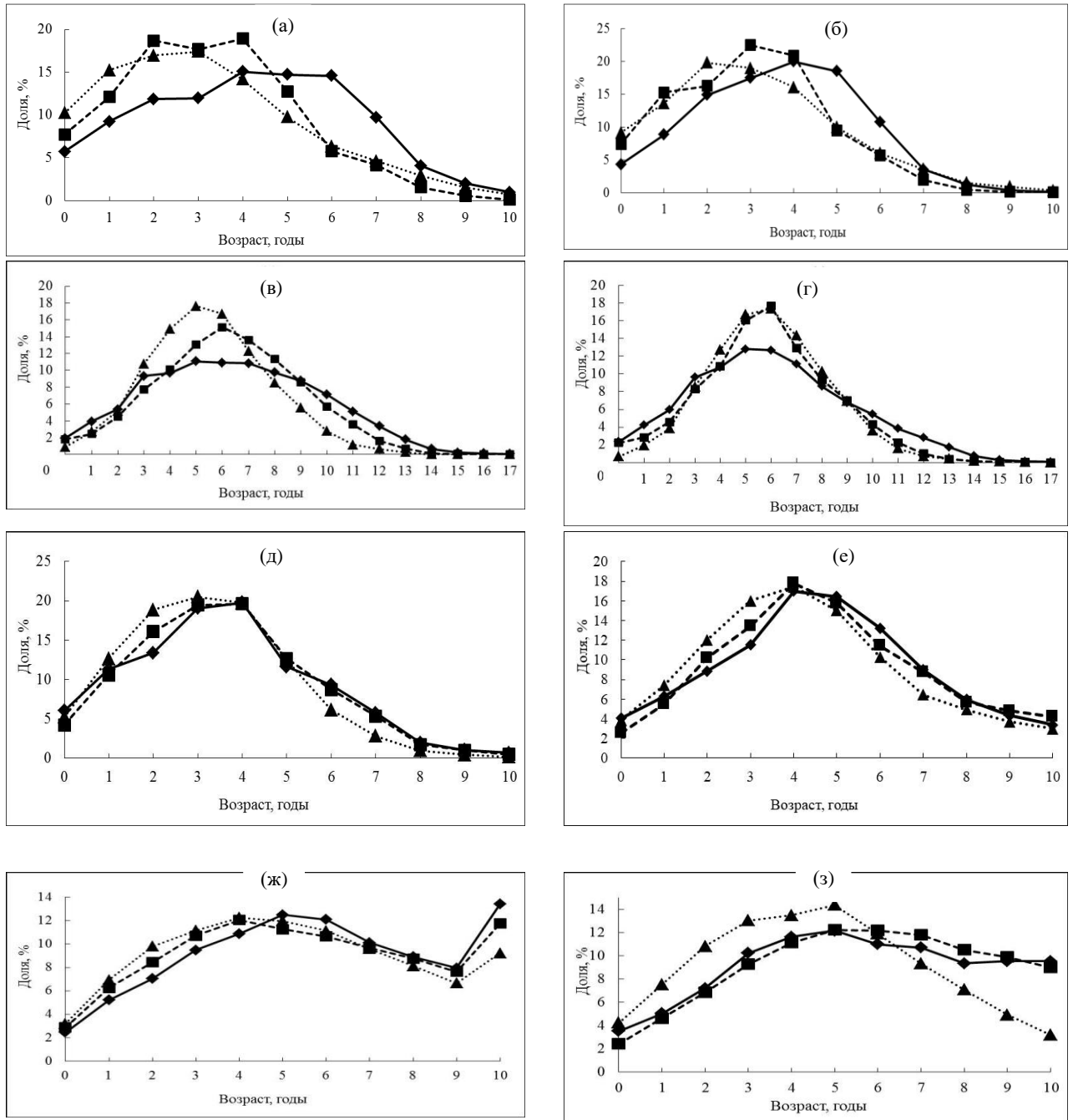


Рисунок П.3 Возрастной состав (по биомассе) популяции судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е), плотвы (ж, з) в Чудском (а, в, д, ж) и Псковском (б, г, е, з) озерах по декадам: в 1980-х (- ■ -), 1990-х (-◆-) и 2000-х гг. (···▲···)

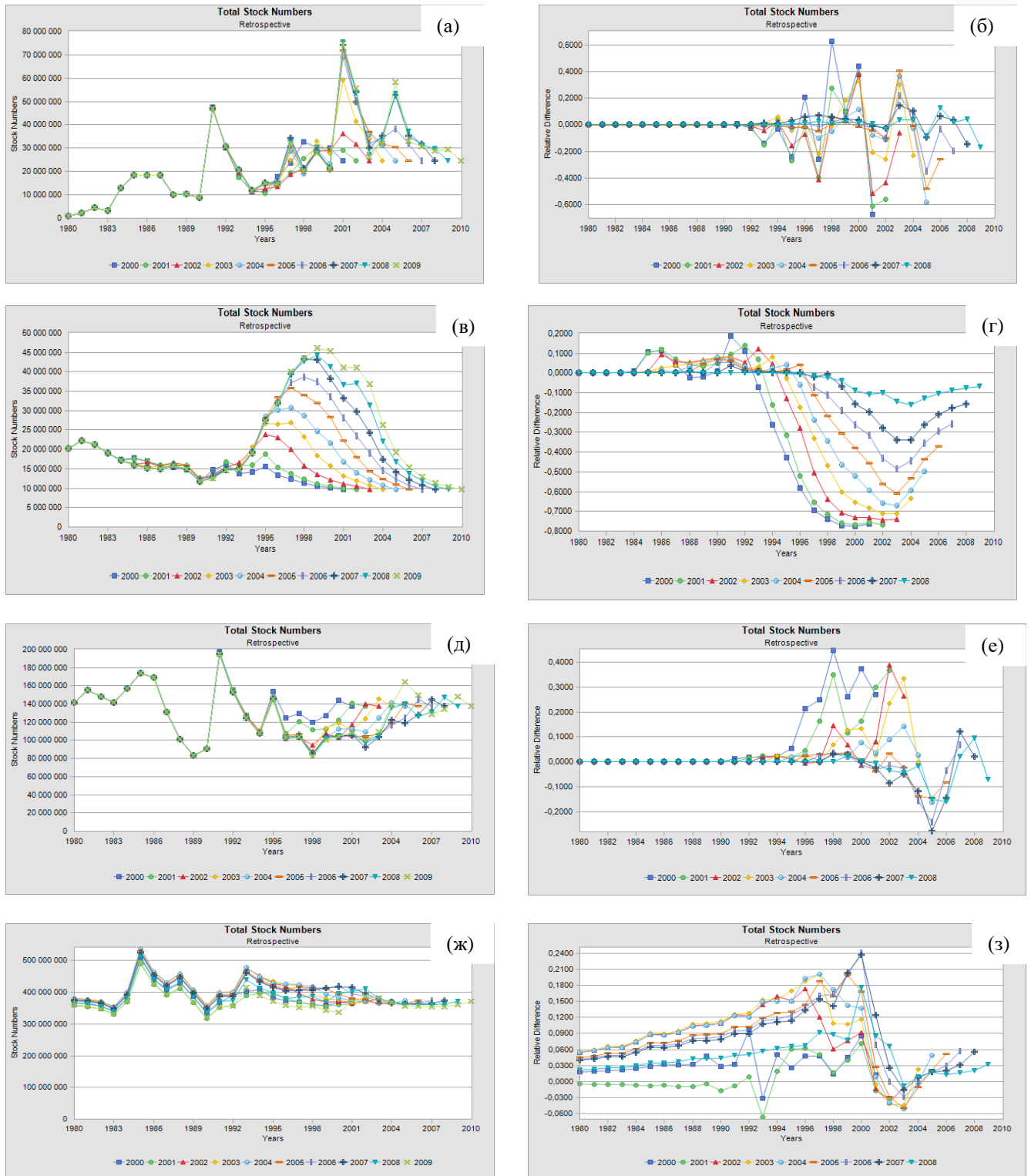


Рисунок П.4. Ретроспективный анализ общей численности популяции (в экз.) (а, в, д, ж) и относительная разница в значениях общей численности популяции при ретроспективном анализе (в долях) (б, г, е, з) для судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е) и плотвы (ж, з) Чудского озера

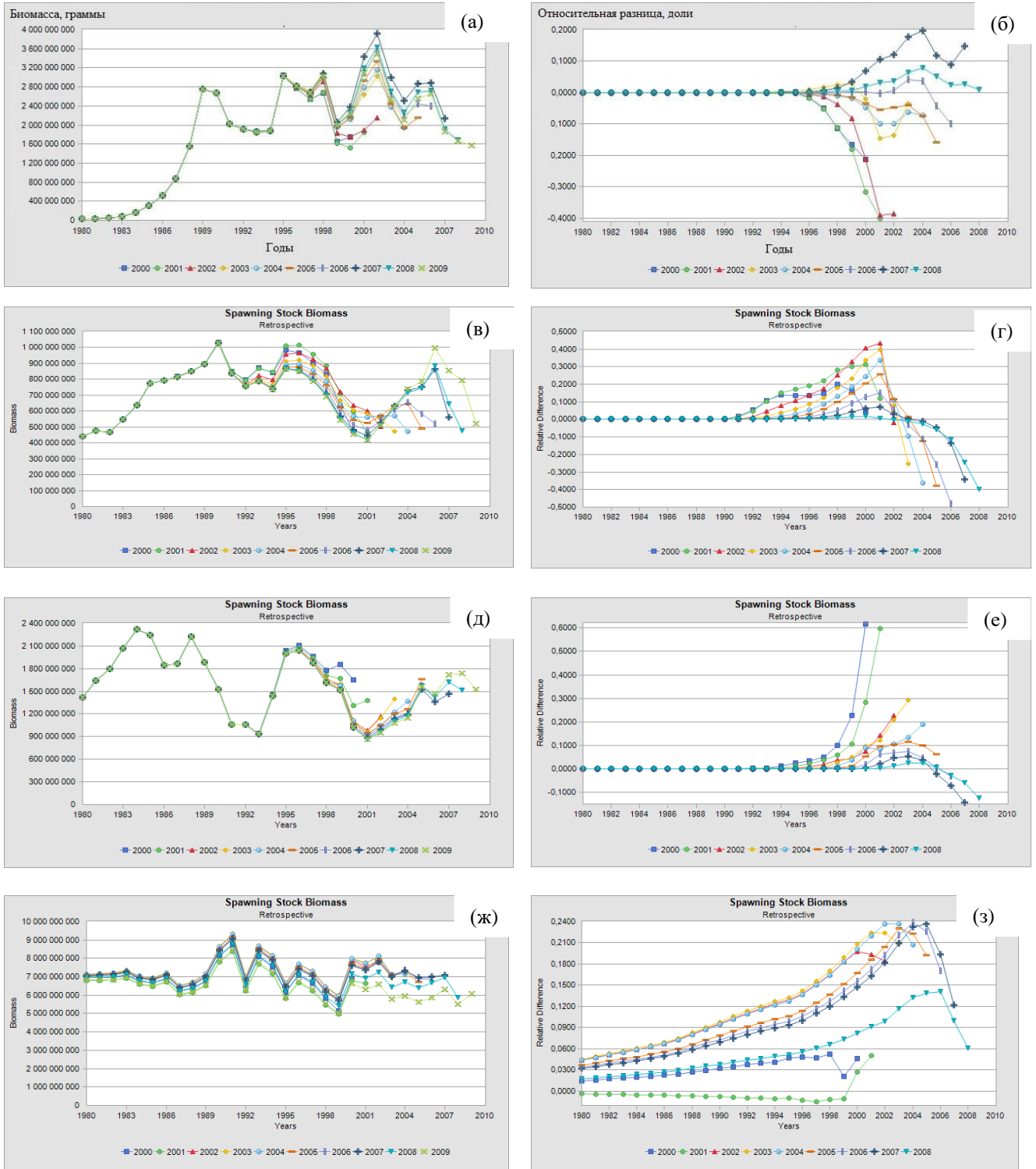


Рисунок П.5. Ретроспективный анализ биомассы нерестового стада (в граммах) (а, в, д, ж) и относительная разница в значениях биомассы нерестового стада при ретроспективном анализе (в долях) (б, г, е, з) для судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е) и плотвы (ж, з) Чудского озера



Таблица П.5. Результаты ретроспективного анализа оценок биомассы и численности популяции рыб Чудского озера

	Количество лет в которые наблюдается ретроспективная смещённость (с диапазоном более 5%)	Диапазон смещения, %	Критерий Мона $\rho$	Модифицированный критерий Мона $\dot{\rho}$	Индекс дивергенции $k$
<b>СУДАК</b>					
Биомасса нерестового стада	2-8	-40/+20	-1.21	-0.13	-0.03
Общая численность популяции	6-11	-61/+63	-0.76	-0.08	-0.05
<b>ЛЕЩ</b>					
Биомасса нерестового стада	5-10	-48/+44	-2.07	-0.23	0.04
Общая численность популяции	10-17	-78/+19	-4.56	-0.51	-0.09
<b>ОКУНЬ</b>					
Биомасса нерестового стада	2-6	-13 / +62	1.69	0.19	-0.06
Общая численность популяции	2-6	-28 / +45	1.46	0.16	-0.03
<b>ПЛОТВА</b>					
Биомасса нерестового стада	5-23	-1 / +24	1.24	0.14	0.002
Общая численность популяции	3-21	-7 / +24	0.09	0.01	-0.01

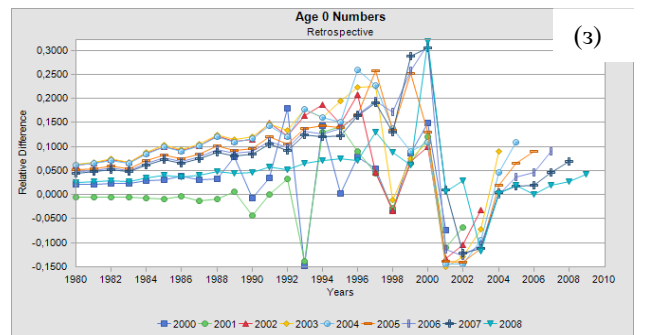
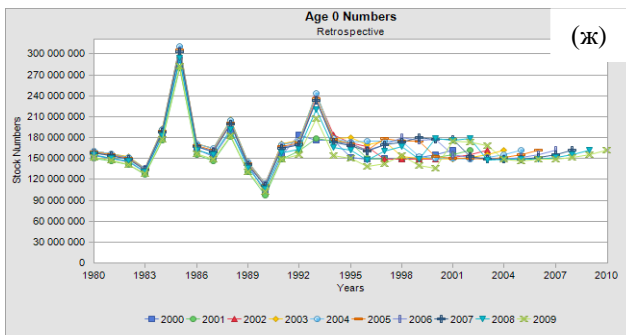
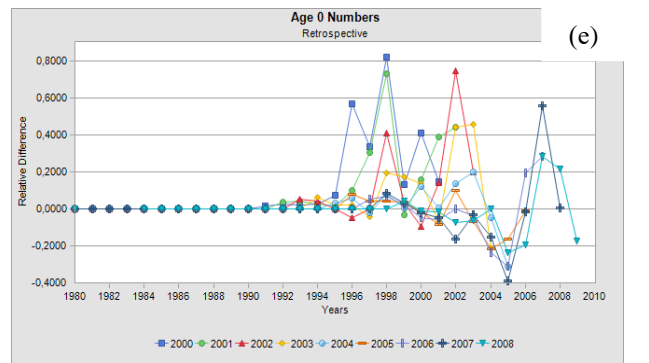
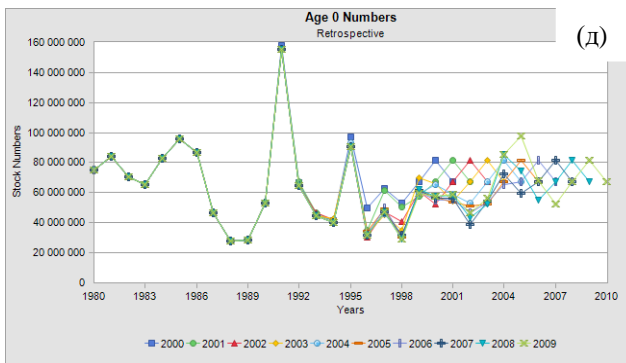
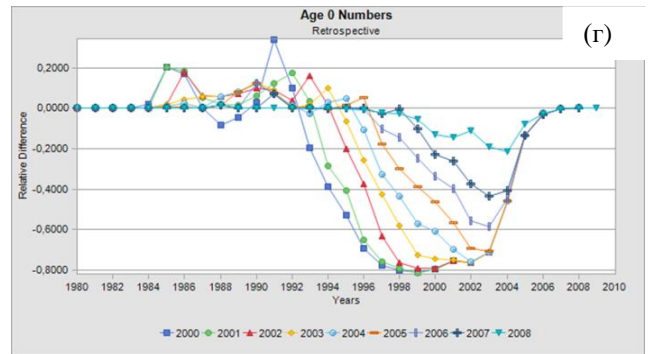
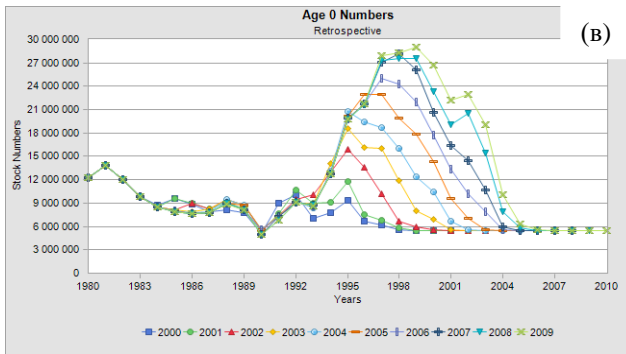
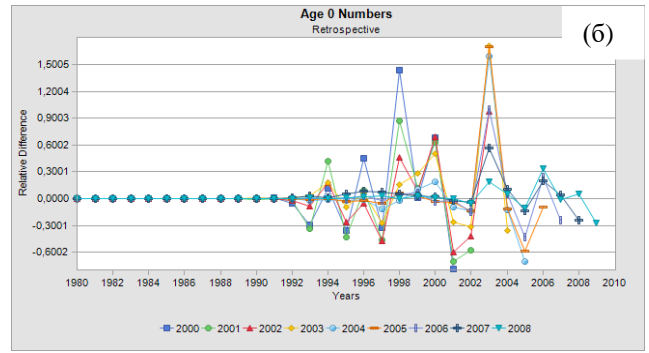
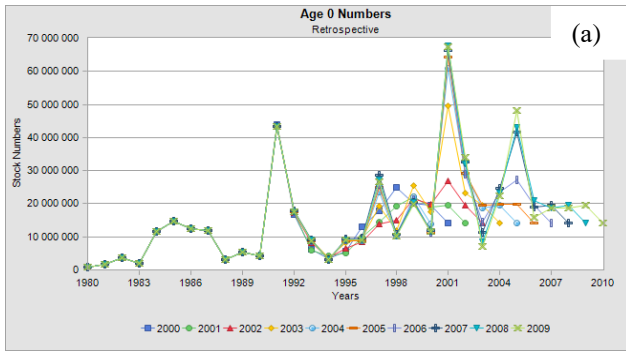


Рисунок П.б. Ретроспективный анализ численность пополнения (в граммах) (а, в, д, ж) и относительная разница в значениях численности пополнения при ретроспективном анализе (в долях) (б, г, е, з) для судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е) и плотвы (ж, з) Чудского озера

Таблица П.6. Результаты ретроспективного анализа численности пополнения (возраст 0+) промысловых рыб Чудского озера

	Количество лет в которые наблюдается ретроспективная смещённость (с диапазоном более 5%)	Диапазон смещения, %	Критерий Мона ( $\rho$ )	Модифицированный критерий Мона ( $\hat{\rho}$ )	Индекс дивергенции ( $k$ )
Судак	7-13	-71/+172	0.9	0.1	-0.08
Лещ	3-9	-81/ +27	2.34	0.26	0.02
Окунь	2-6	-39 / +82	2.76	0.31	-0.02
Плотва	7-25	-15 / +32	0.09	0.01	-0.02

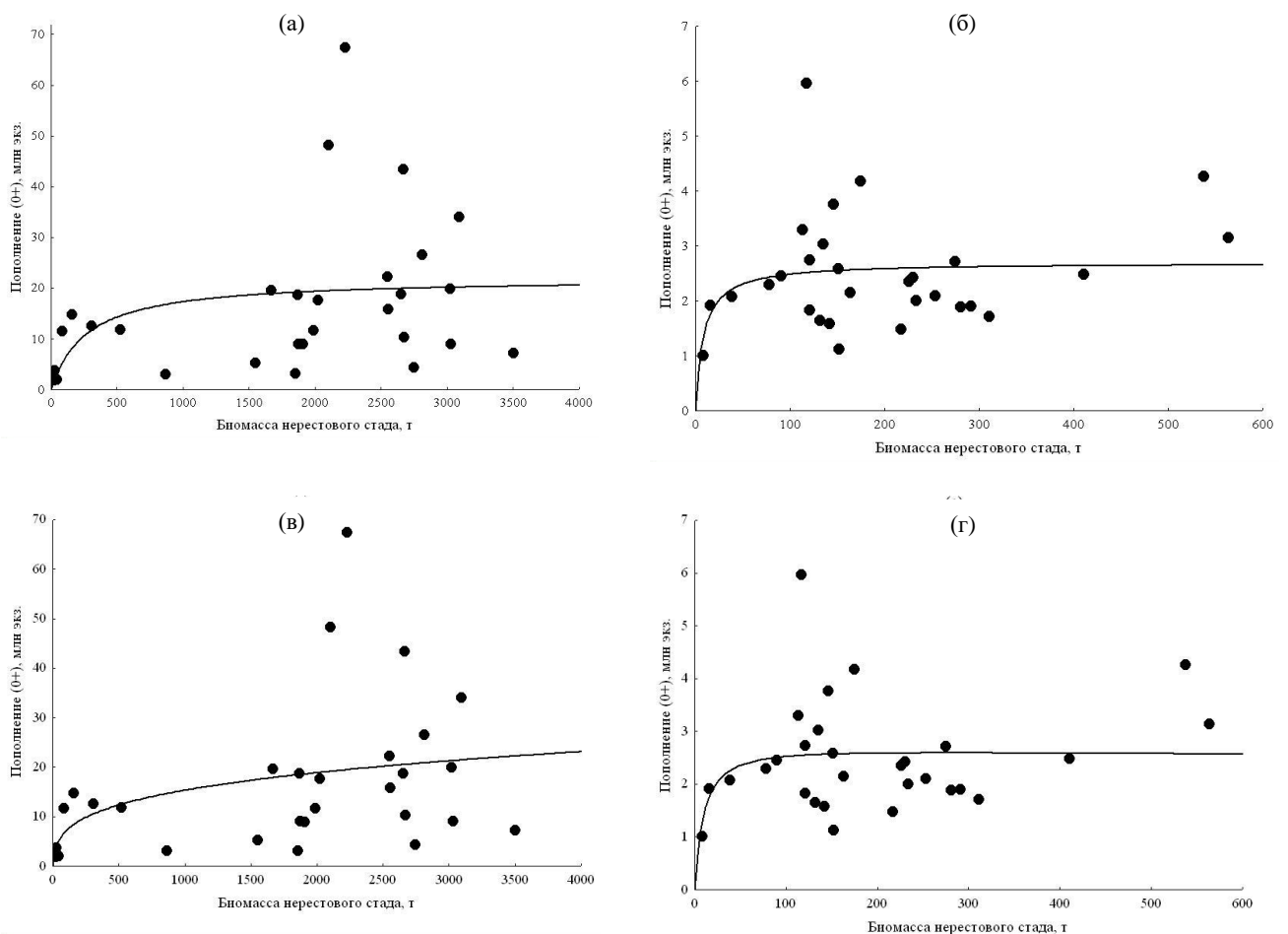


Рисунок П.7.1. Аппроксимация связи «родители-потомки» для судака Чудского (а, в) и Псковского (б, г) озёр моделями Бивертон-Холта (а, б) и Шепарда (в, г)

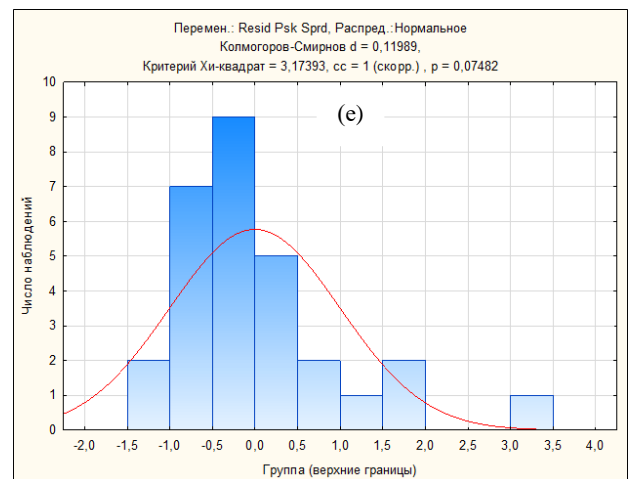
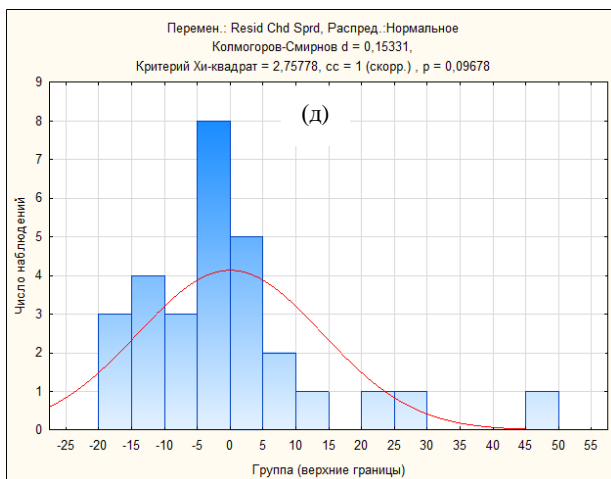
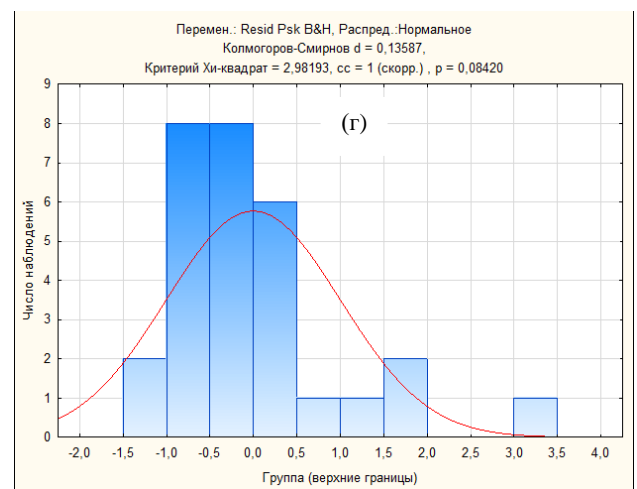
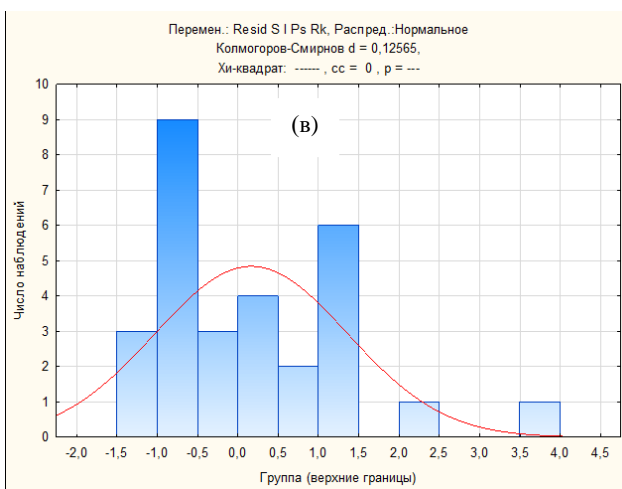
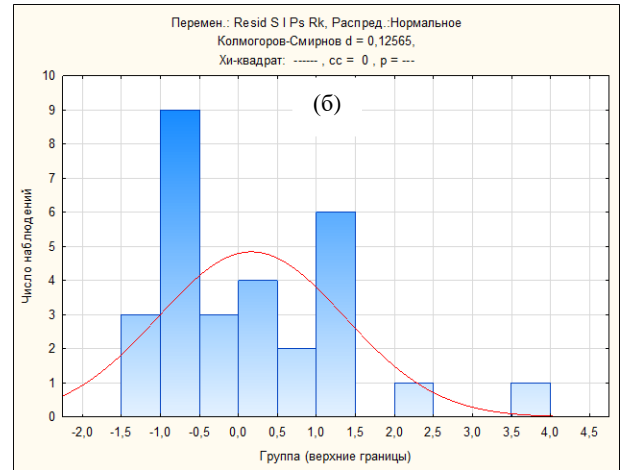
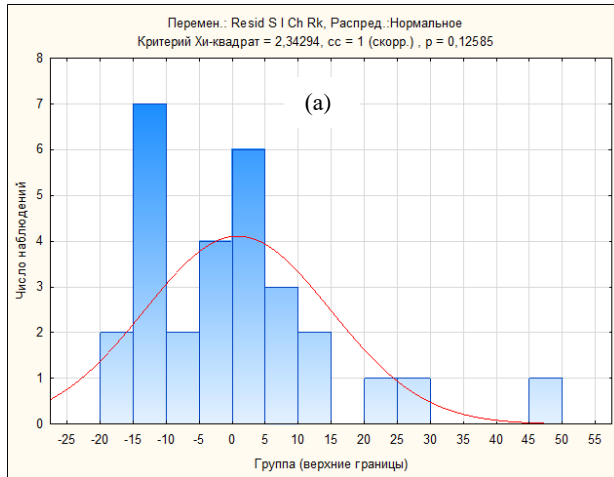


Рисунок П.7.2. Гистограмма частот для остатков с ожидаемой нормальной кривой для функций Рикера (а, б), Бивертон–Холта (в, г), и Шепарда (д, е) для судака Чудского (а, в, д) и Псковского (б, г, е) озер

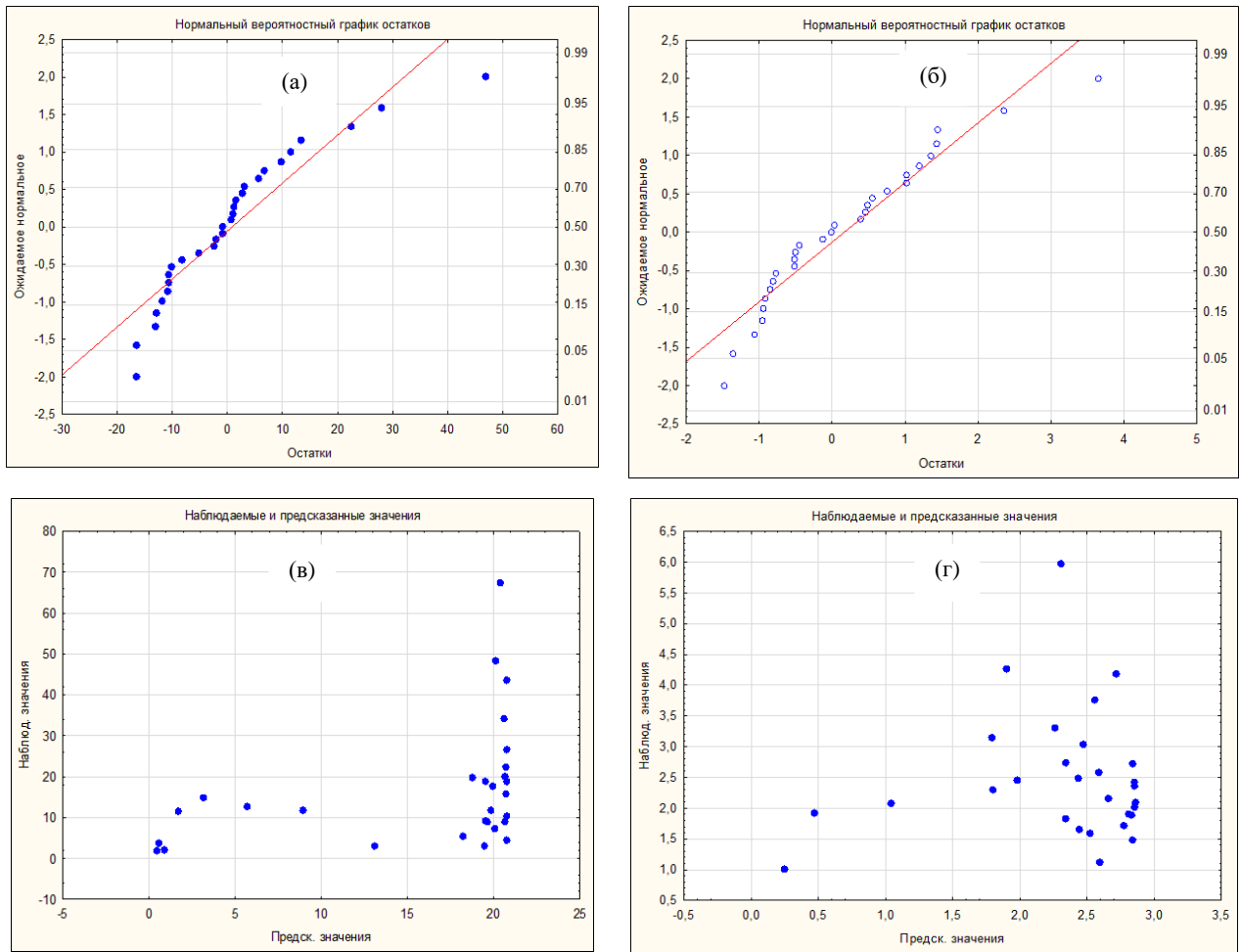


Рисунок П.7.3. Нормальный вероятностный график для остатков (а, б), диаграмма рассеивания наблюдаемых и предсказанных значений (в, г) для функции Рикера для судака Чудского (а, в) и Псковского (б, г) озер

Таблица П.7. Проверка на нормальность распределения остатков для моделей пополнения судака

Параметр уравнения	Значение критерия	Уровень значимости $p$
Функция Рикера - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	2.34	0.13
Критерий Колмогорова-Смирнова $d$	0.16	> 0.20
Функция Рикера - Псковское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	-	-
Критерий Колмогорова-Смирнова $d$	0.14	> 0.20
Функция Бивертон-Холта - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	2.38	0.12
Критерий Колмогорова-Смирнова $d$	0.13	< 0.05
Функция Бивертон-Холта - Псковское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	2.98	0.08
Критерий Колмогорова-Смирнова $d$	0.14	< 0.05
Функция Шепарда - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	2.76	0.09
Критерий Колмогорова-Смирнова $d$	0.20	> 0.15
Функция Шепарда - Псковское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	3.17	0.07
Критерий Колмогорова-Смирнова $d$	0.18	$p > 0.20$

Таблица П.8. Оценка статистической значимости параметров моделей пополнения судака

Параметр уравнения	Значение параметра	Стандартная ошибка ( $s$ )	Относительная стандартная ошибка ( $s'$ )*, доли	$t$ -критерий ( $df$ ) **	Уровень значимости $p$	Критические значения $t$ -критерия (при $p=0.05$ )
Функция Рикера - Чудское озеро ( $R^2= 0.60$ )						
a	0.0208	0.0129	0.62	1.61 (27)	0.12	2.05
b	0.0004	0.0003	0.69	1.45 (27)	0.16	2.05
Функция Рикера - Псковское озеро ( $R^2 = 0.81$ )						
a	0.0317	0.0069	0.22	4.59 (27)	0.0001	2.05
b	0.0041	0.0009	0.23	4.45 (27)	0.0001	2.05
Функция Бивертон-Холта - Чудское озеро ( $R^2= 0.62$ )						
a	21.94	5.67	0.26	3.87 (27)	0.0006	2.05
b	267.40	440.22	1.65	0.61 (27)	0.55	2.05
Функция Бивертон-Холта - Псковское озеро ( $R^2= 0.87$ )						
a	2.69	0.27	0.10	9.81 (27)	$0.2 \cdot 10^{-9}$	2.05
b	8.33	9.65	1.16	0.86 (27)	0.40	2.05
Функция Шепарда - Чудское озеро ( $R^2= 0.62$ )						
a	0.5	6.3	11.69	0.09 (26)	0.93	2.06
b	7.2	151.6	21.07	0.05 (26)	0.96	2.06
k	0.7	0.5	0.74	1.35 (26)	0.19	2.06
Функция Шепарда - Псковское озеро ( $R^2= 0.87$ )						
a	0.27	0.38	1.41	0.71 (26)	0.49	2.06
b	11.04	21.07	1.91	0.52 (26)	0.60	2.06
k	1.04	0.20	0.20	5.06 (26)	0.00003	2.06

\* ( $s'$ ) рассчитывается как отношение стандартной ошибки ( $s$ ) к значению оцениваемого параметра функции

\*\* $df$  – степень свободы

Таблица П.9. Оценка статистической значимости параметров моделей пополнения  
леща

Параметр уравнения	Значение параметра	Стандартная ошибка ( $s$ )	Относительная стандартная ошибка ( $s'$ )*, доли	$t$ -критерий ( $df$ )*	Уровень значимости $p$	Критические значения $t$ -критерия (при $p=0.05$ )
Функция Рикера - Чудское озеро ( $R^2 = 0.7501$ )						
a	0.13	0.05	0.38	2.32 (27)	0.03	2.05
b	0.003	0.0006	0.20	4.19 (27)	0.003	2.05
Функция Рикера - Псковское озеро ( $R^2 = 0.7365$ )						
a	0.025	0.016	0.64	1.6 (27)	0.12	2.05
b	0.001	0.003	2.09	0.48 (27)	0.63	2.05
Функция Шепарда - Чудское озеро ( $R^2 = 0.7368$ )						
a	0.06	0.08	1.33	0.72 (26)	0.47	2.06
b	537.6	551.4	1.03	0.97 (26)	0.34	2.06
k	2.84	2.74	0.96	1.04 (26)	0.31	2.06
Функция Бивертон-Холта - Псковское озеро ( $R^2 = 0.7368$ )						
a	7.70	6.59	0.86	1.17 (27)	0.25	2.05
b	180	345.6	1.91	0.52 (27)	0.61	2.05

\*так же как в Таблице П.8



Таблица П.10. Проверка на нормальность распределения остатков для моделей пополнения леща

Параметр уравнения	Значение критерия	Уровень значимости $p$
Функция Рикера - Чудское озеро		
Критерий Колмогорова-Смирнова ( $d$ )	0.23	<0.10
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	14.84	<0.001
Функция Рикера - Псковское озеро		
Критерий Колмогорова-Смирнова ( $d$ )	0.06	>>0.1
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	0.63	0.43
Функция Шепарда - Чудское озеро ( $R^2 = 0.7494$ )		
Критерий Колмогорова-Смирнова ( $d$ )	0.27	<0.05
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	20.3	<0.001
Функция Бивертон-Холта - Псковское озеро		
Критерий Колмогорова-Смирнова ( $d$ )	0.06	>>0.1
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	0.59	0.44

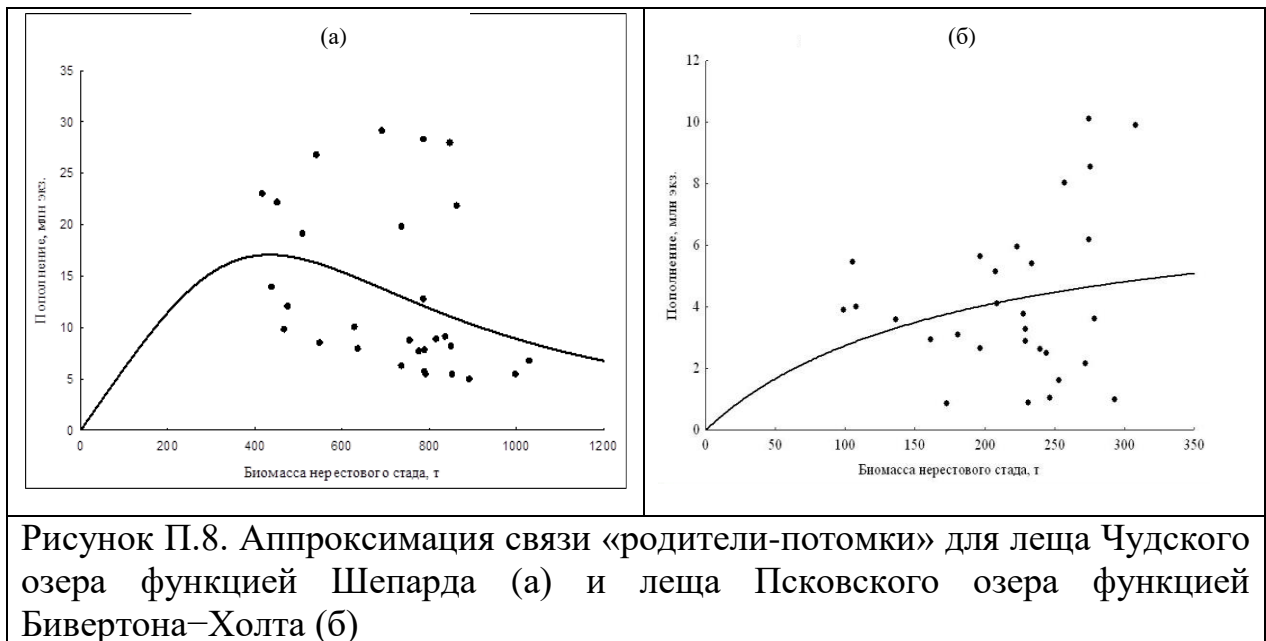
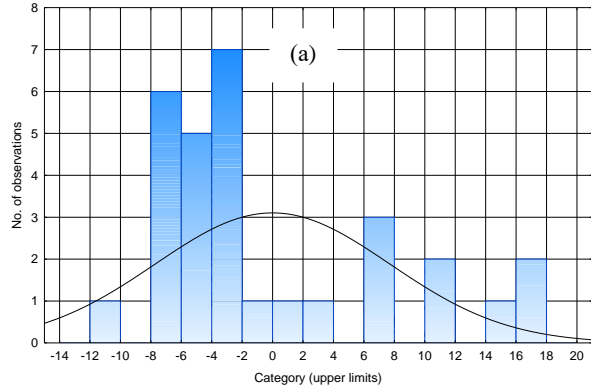
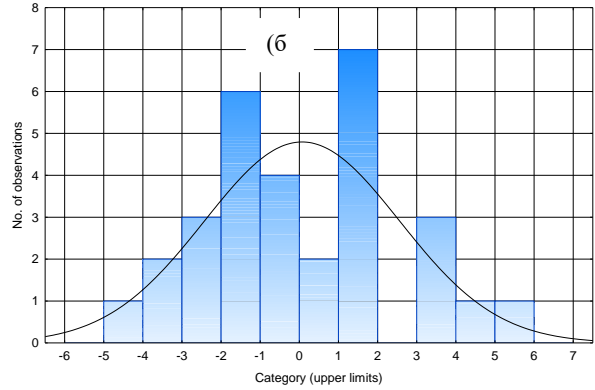


Рисунок П.8. Аппроксимация связи «родители-потомки» для леща Чудского озера функцией Шепарда (а) и леща Псковского озера функцией Бивертон-Холта (б)

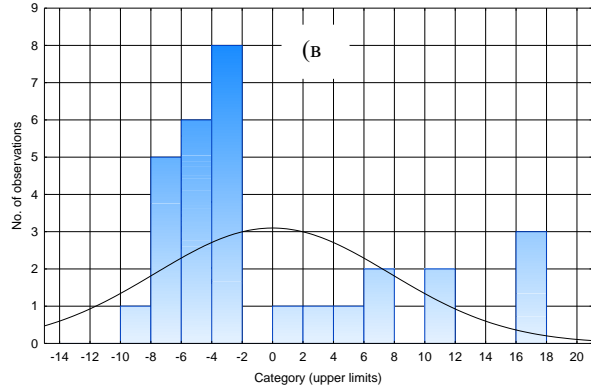
Variable: Resids Chd Rikr, Distribution: Normal  
 Kolmogorov-Smirnov d = 0,23536, p < 0,10  
 Chi-Square test = 14,84163, df = 2 (adjusted), p = 0,00060



Variable: Resids Psk Rikr, Distribution: Normal  
 Kolmogorov-Smirnov d = 0,06568,  
 Chi-Square test = 0,63071, df = 1 (adjusted), p = 0,42709



Variable: Resids Chd Shprd, Distribution: Normal  
 Kolmogorov-Smirnov d = 0,26851, p < 0,05  
 Chi-Square test = 20,31273, df = 2 (adjusted), p = 0,00004



Variable: Resids Psk B&H, Distribution: Normal  
 Kolmogorov-Smirnov d = 0,06288,  
 Chi-Square test = 0,59467, df = 1 (adjusted), p = 0,44062

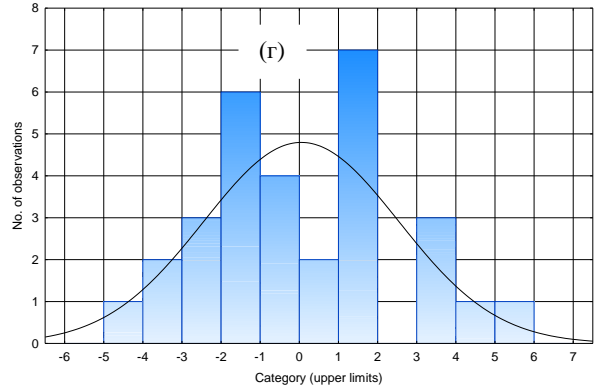


Рисунок П.9. Гистограмма частот для остатков с ожидаемой нормальной кривой для функций Рикера (а, б), Шепарда (в) и Бивертон–Холта (г) для леца Чудского (а, в) и Псковского (б, г) озер

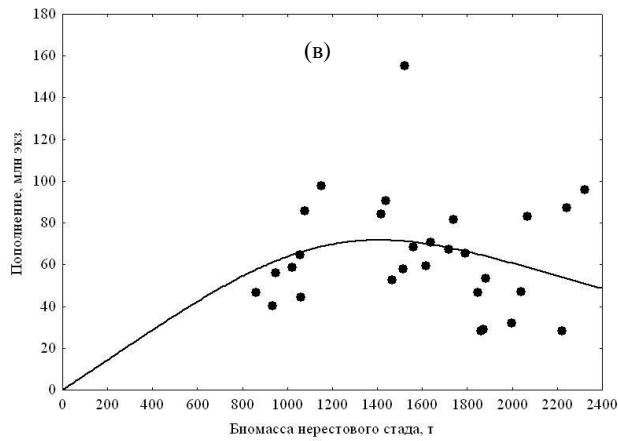
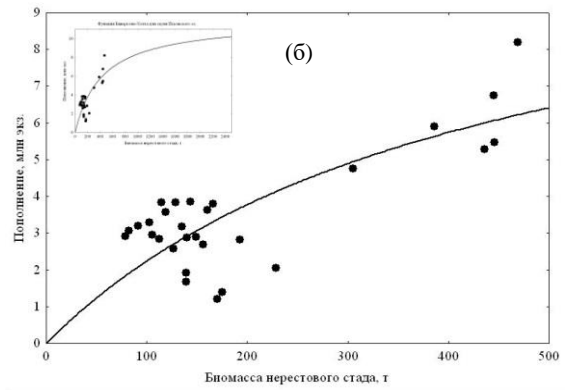
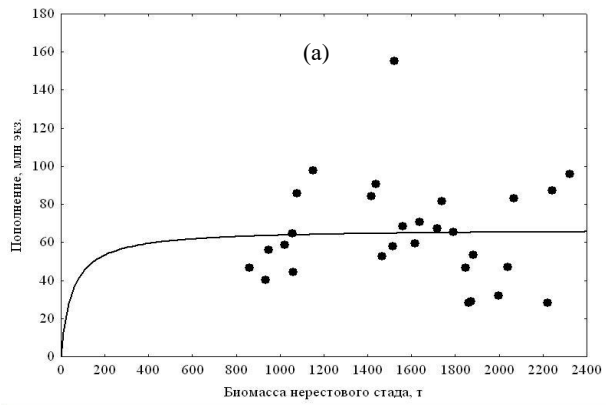


Рисунок П.10. Аппроксимация связи «родители-потомки» функциями Бивертон–Холта (а, б) и Шепарда (в) для окуня Чудского (а, в) и Псковского (б) озер

**Таблица П.11.** Оценка статистической значимости параметров моделей пополнения окуня

Параметр уравнения	Значение параметра	Стандартная ошибка ( $s$ )	Относительная стандартная ошибка ( $s'$ )*, доли	$t$ -критерий ( $df$ )*	Уровень значимости $p$	Критическое значение $t$ -критерия (при $p=0.05$ )
Функция Рикера - Чудское озеро ( $R^2=0.86$ )						
a	0.133	0.0410	0.31	3.26 (27)	0.003	2.05
b	0.001	0.0002	0.26	3.81 (27)	0.001	2.05
Функция Рикера - Псковское озеро ( $R^2 = 0.92$ )						
a	0.024	0.0031	0.13	7.67 (27)	$0.3 \cdot 10^{-8}$	2.05
b	0.001	0.0004	0.32	3.14 (27)	0.004	2.05
Функция Бивертон-Холта - Чудское озеро ( $R^2=0.86$ )						
a	67.0	18.9	0.28	3.55 (27)	0.001	2.05
b	50.6	411.9	8.14	0.12 (27)	0.90	2.05
Функция Бивертон-Холта - Псковское озеро ( $R^2=0.92$ )						
a	12.0	3.4	0.28	3.56 (27)	0.001	2.05
b	434	192	0.44	2.26 (27)	0.03	2.05
Функция Шепарда - Чудское озеро ( $R^2= 0.87$ )						
a	0.07	0.03	0.36	2.81 (26)	0.01	2.06
b	1 819.4	434.8	0.24	4.18 (26)	0.0003	2.06
k	3.4	2.3	0.67	1.50 (26)	0.15	2.06

\*так же как в Таблице П.8

Таблица П.12. Проверка на нормальность распределения остатков для моделей пополнения окуня

Параметр уравнения	Значение критерия	Уровень значимости $p$
Функция Рикера - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	1.70	0.19
Функция Рикера - Псковское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	-	-
Колмогорова-Смирнова ( $d$ )	0.13	>0.20
Функция Бивертон-Холта - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	1.05	0.30
Функция Бивертон-Холта - Псковское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	0.18	0.67
Функция Шепарда - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	4.52	0.03

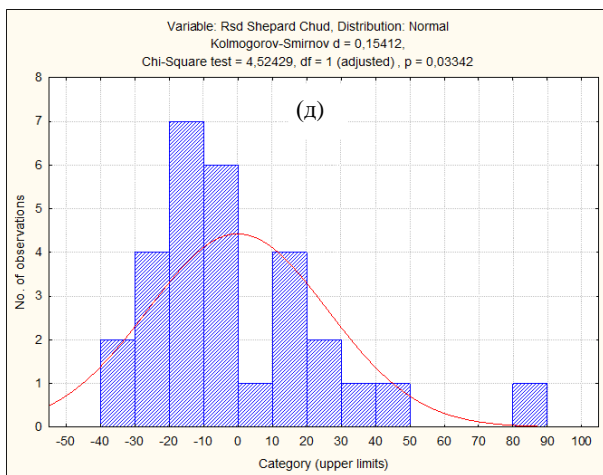
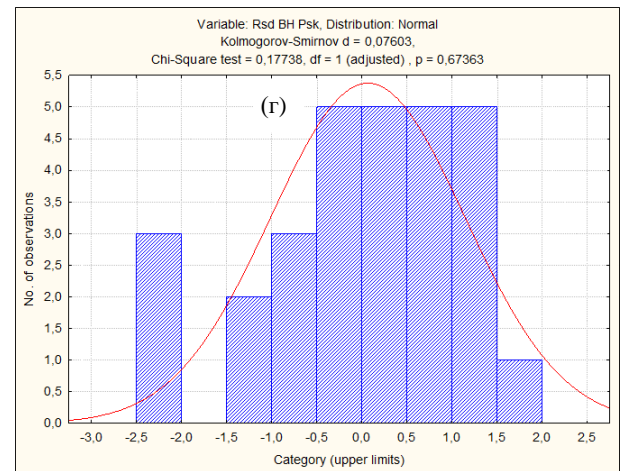
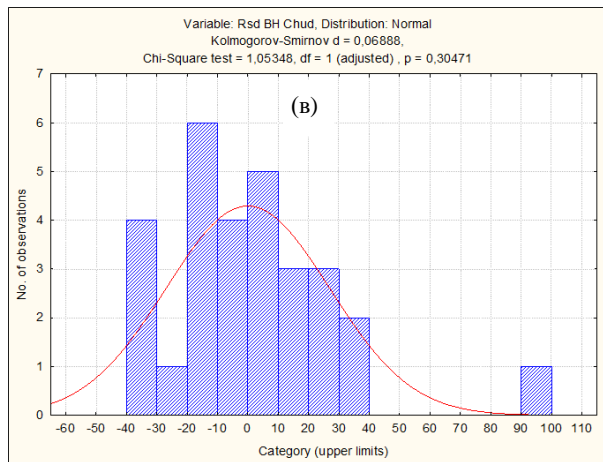
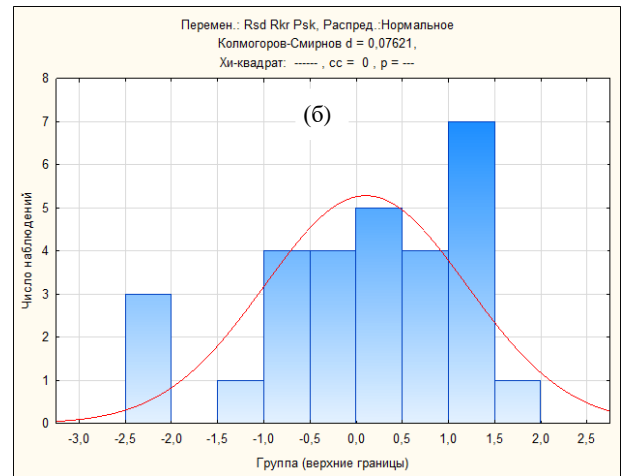
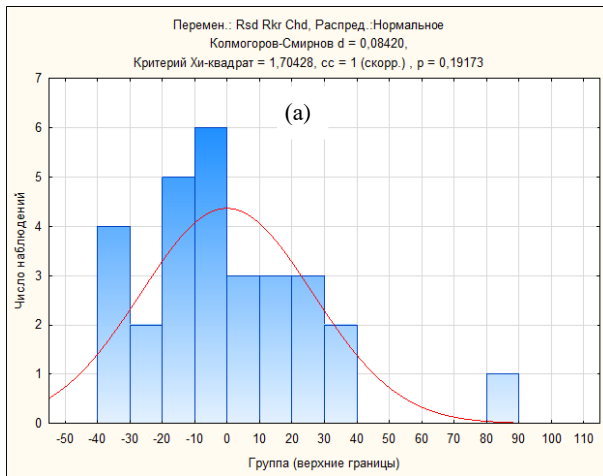


Рисунок П.11.1. Гистограмма частот для остатков с ожидаемой нормальной кривой для функций Рикера (а, б), Бивертон–Холта (в, г) и Шепарда (д) для окуня Чудского (а, в, д) и Псковского (б, г) озер

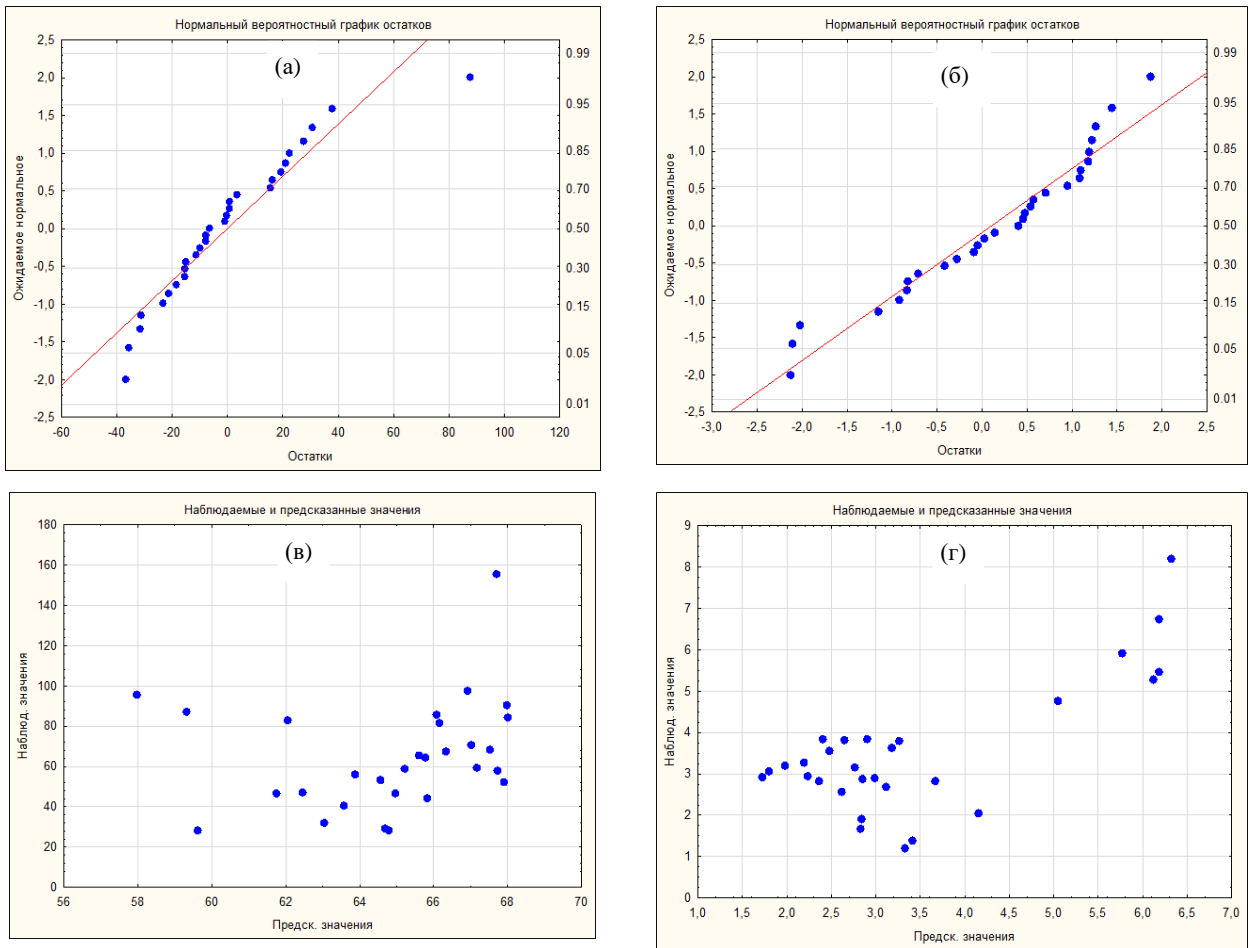


Рисунок П.11.2. Нормальный вероятностный график (а, б) и диаграмма рассеивания наблюдаемых и предсказанных значений (в, г) для функции Рикера для окуня Чудского (а, в) и Псковского (б, г) озер

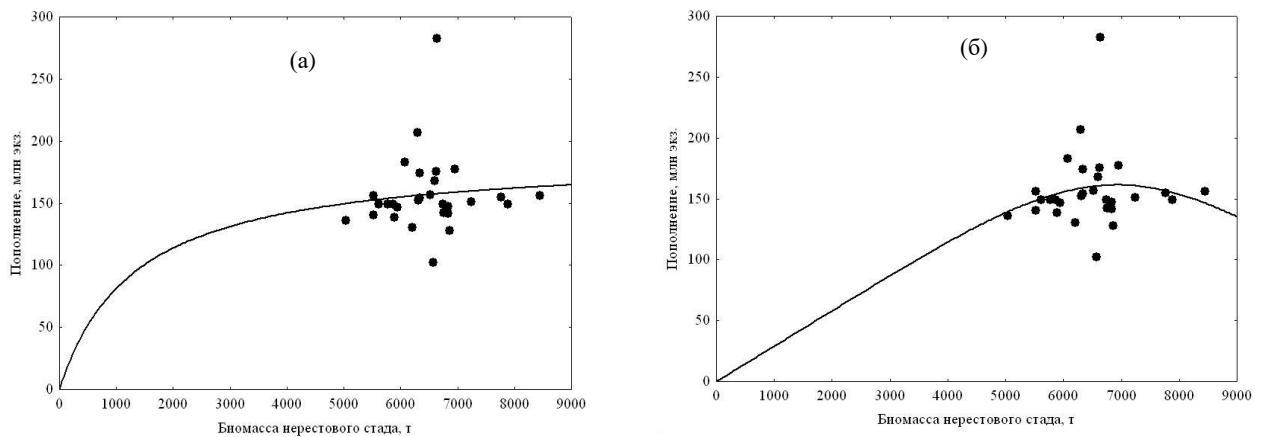


Рисунок. П.12. Аппроксимация связи «родители-потомки» функциями Бивертон–Холта (а) и Шепарда (б) для плотвы Чудского озера

Таблица П.13. Оценка статистической значимости параметров моделей пополнения плотвы

Параметр уравнения	Значение параметра	Стандартная ошибка ( $s$ )	Относительная стандартная ошибка ( $s'$ )*, доли	$t$ -критерий ( $df$ )*	Уровень значимости $p$	Критические значения $t$ -критерия (при $p=0.05$ )
Функция Рикера - Чудское озеро ( $R^2 = 0.96$ )						
a	0.06	0.02	0.33	3.00 (27)	0.01	2.05
b	0.00013	0.00005	0.39	2.59 (27)	0.02	2.05
Функция Рикера - Псковское озеро ( $R^2 = 0.94$ )						
a	0.10	0.01	0.15	6.53 (27)	$0.05 \cdot 10^{-5}$	2.05
b	0.001	0.0001	0.11	8.76 (27)	$0.02 \cdot 10^{-7}$	2.05
Функция Бивертон–Холта - Чудское озеро ( $R^2 = 0.96$ )						
a	189	77	0.41	2.45 (27)	0.02	2.05
b	1 311	3 153	2.41	0.42 (27)	0.68	2.05
Функция Шепарда - Чудское озеро ( $R^2 = 0.96$ )						
a	0.03	0.01	0.26	3.85 (26)	0.0007	2.06
b	9132	932	0.10	9.79 (26)	$0.03 \cdot 10^{-8}$	2.06
k	5.07	5.52	1.09	0.92 (26)	0.37	2.06

\*так же как в Таблице П.8.



Таблица П.14. Проверка на нормальность распределения остатков для моделей пополнения плотвы

Параметр уравнения	Значение критерия	Уровень значимости $p$
Функция Рикера - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	22.86	<0.001
Функция Рикера - Псковское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	0.83	0.36
Функция Бивертон-Холта - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	23.09	<0.001
Функция Шепарда - Чудское озеро		
Критерий Хи-квадрат ( $\chi^2$ )	19.14	0.0001

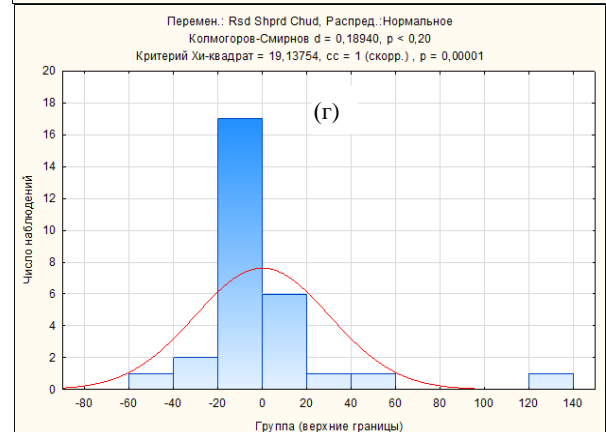
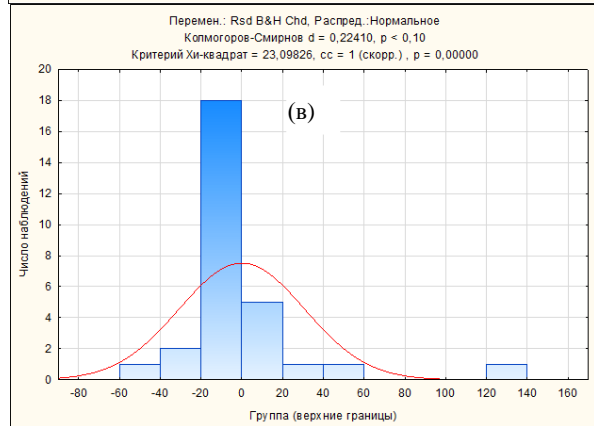
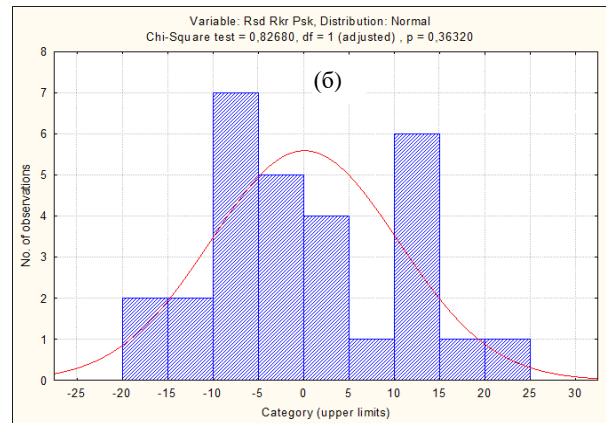
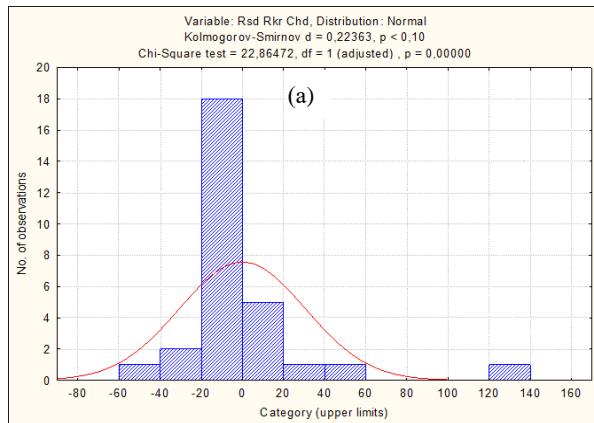


Рис. П.13. Гистограмма частот для остатков с ожидаемой нормальной кривой для функций Рикера (а, б), Бивертон-Холта (в) и Шепарда (г) для плотвы Чудского (а, в, г) и Псковского (б) озер

Таблица П.15. Регрессионные модели для судака Чудского озера, тестированные методом обобщённых линейных моделей (*GLM*)

№	Модель	Остаточная дисперсия*	AIC*
1	$\ln(R) \sim 15.93 + 0.00028 SSB$	12.89	64.79
2	$\ln(R) \sim 13.36 + 0.21 T$	13.99	67.16
3	$\ln(R) \sim 18.470 - 1.12 Sd$	15.76	70.61
4	$\ln(R) \sim 17.54 - 0.0051 H$	15.17	69.51
5	$\ln(R) \sim 16.66 + 0.00026 SSB - 0.0034 H$	12.56	66.03
6	$\ln(R) \sim 14.70 + 0.000229 SSB + 0.089 T$	12.65	66.24
7	$\ln(R) \sim 20.05 + 0.000323 SSB - 2.391 Sd$	12.07	64.88
8	$\ln(R) \sim 14.27 - 0.00280 H + 0.188 T$	13.79	68.74
9	$\ln(R) \sim 18.10 - 0.0049 H - 0.350 Sd$	15.16	71.48
10	$\ln(R) \sim 13.74 + 0.208 T - 0.191 Sd$	13.98	69.15
11	$\ln(R) \sim 15.64 + 0.000230 SSB - 0.0029 H + 0.0656 T$	12.44	67.75
12	$\ln(R) \sim 19.89 + 0.000312 SSB - 0.0014 H - 2.13 Sd$	12.03	66.77
13	$\ln(R) \sim 19.88 + 0.000318 SSB + 0.0066 T - 2.34 Sd$	12.07	66.88
14	$\ln(R) \sim 13.94 - 0.0029 H + 0.189 T - 0.188 Sd$	13.78	70.73
15	$\ln(R) \sim 19.81 + 0.0003 SSB - 0.0014 H + 0.0033 T - 2.105 Sd$	12.03	68.77

Примечание: AIC – информационный критерий Акайке;  $R$  – величина пополнения, экз.;  $SSB$  – биомасса нерестового стада, т;  $H$  – среднегодовой уровень воды, по данным станции наблюдения Раскопель, см;  $T$  – средняя температура воды в безледовый период, по данным станции наблюдения Раскопель, °C;  $Sd$  – прозрачность воды в Чудском озере по диску Секки, м (по: Kangur et al., 2013); \*желтым цветом – отмечены несколько минимальных значений.

Таблица П.16. Регрессионные модели для леща Чудского озера, тестированные методом обобщённых линейных моделей (GLM)

№	Модель	Остаточная дисперсия*	AIC*
1	$\ln R \sim 17.29 - 0.001485 SSB$	7.707	49.87
2	$\ln R \sim 16.22 - 0.0046 H$	8.993	54.34
3	$\ln R \sim 16.22 + 0.22 T$	8.589	53.01
4	$\ln R \sim 16.091 + 0.001359 D$	9.353	55.48
5	$\ln R \sim 10.50 + 3.26 Sd$	7.873	50.49
6	$\ln R \sim 17.21 - 0.00137 SSB - 0.0028 H$	7.522	51.16
7	$\ln R \sim 17.17 - 0.00132 SSB + 0.16 T$	7.228	50.01
8	$\ln R \sim 17.15 - 0.0014 SSB + 0.0012 D$	7.573	51.36
9	$\ln R \sim 10.31 - 0.0018 SSB + 4.11 Sd$	5.218	40.56
10	$\ln R \sim 16.22 - 0.0046 H + 0.22 T$	8.072	53.21
11	$\ln R \sim 16.095 - 0.0046 H + 0.0013 D$	8.852	55.89
12	$\ln R \sim 9.506 - 0.0067 H + 3.82 Sd$	6.853	48.46
13	$\ln R \sim 16.209890 + 0.218139 T + 0.000176 D$	8.586	55.00
14	$\ln R \sim 10.7262 + 0.2058 T + 3.1288 Sd$	7.092	49.46
15	$\ln R \sim 0.1057 + (4.617 \cdot 10^{-4}) D + 3.191 Sd$	7.856	52.42
16	$\ln R \sim 17.08 - 0.0011 SSB - 0.0031 H + 0.17 T$	7.010	51.12
17	$\ln R \sim 17.08 - 0.0013 SSB - 0.0028 H + 0.0012 D$	7.392	52.66
18	$\ln R \sim 9.61 - 0.0016 SSB - 0.0049 H + 4.44 Sd$	4.698	39.51
19	$\ln R \sim 17.13 - 0.0013 SSB + 0.153 T + 0.00046 D$	7.214	51.95
20	$\ln R \sim 10.47 - 0.0017 SSB + 0.12 T + 3.96 Sd$	4.937	40.95
21	$\ln R \sim 10.33 - 0.0018 SSB + 0.00011 D + 4.093 Sd$	5.217	42.55
22	$\ln R \sim 16.21 - 0.0046 H + 0.22 T + 0.00011 D$	8.071	55.21
23	$\ln R \sim 9.74 - 0.0067 H + 0.20 T + 3.68 Sd$	6.086	47.02
24	$\ln R \sim 10.62 + 0.22 T - 0.00076 D + 3.23 Sd$	7.052	51.29
25	$\ln R \sim 17.05 - 0.0012 SSB - 0.0031 H + 0.16 T + 0.00039 D$	6.999	53.07
26	$\ln R \sim 9.75 - 0.0015 SSB - 0.005 H + 0.13 T + 4.31 Sd$	4.389	39.54
27	$\ln R \sim 9.61 - 0.0016 SSB - 0.0049 H - 0.000027 D + 4.45 Sd$	4.698	41.51
28	$\ln R \sim 10.38 - 0.0016 SSB + 0.14 T - 0.00063 D + 4.05 Sd$	4.909	42.79
29	$\ln R \sim 9.58 - 0.0068 H + 0.22 T - 0.001 D + 3.83 Sd$	6.016	48.68
30	$\ln R \sim 9.62 - 0.0015 SSB - 0.0051 H + 0.15 T - 0.00084 D + 4.42 Sd$	4.341	41.22

Примечание: - D – число дней в году с температурой водс выше +20 °С, дни; остальные обозначения такие же как в Таблице П.15.

Таблица П.17. Регрессионные модели для окуня Чудского озера, тестированные методом обобщённых линейных моделей (GLM)

№	Модель	Остаточная дисперсия*	AIC*
1	$\ln R \sim 17.29 - 0.0014 \text{ SSB}$	7.707	49.87
2	$\ln R \sim 16.22 - 0.0046 \text{ H}$	8.993	54.34
3	$\ln R \sim 16.22 + 0.22 \text{ T}$	8.589	53.01
4	$\ln R \sim 16.091 + 0.0013 \text{ D}$	9.353	55.48
5	$\ln R \sim 10.50 + 3.26 \text{ Sd}$	7.873	50.49
6	$\ln R \sim 17.21 - 0.0013 \text{ SSB} - 0.0028 \text{ H}$	7.522	51.16
7	$\ln R \sim 17.17 - 0.0013 \text{ SSB} + 0.16 \text{ T}$	7.228	50.01
8	$\ln R \sim 17.15 - 0.0014 \text{ SSB} + 0.0012 \text{ D}$	7.573	51.36
9	$\ln R \sim 10.31 - 0.0018 \text{ SSB} + 4.11 \text{ Sd}$	5.218	40.56
10	$\ln R \sim 16.22 - 0.0046 \text{ H} + 0.22 \text{ T}$	8.072	53.21
11	$\ln R \sim 16.09 - 0.0046 \text{ H} + 0.0013 \text{ D}$	8.852	55.89
12	$\ln R \sim 9.506010 - 0.006747 \text{ H} + 3.822803 \text{ Sd}$	6.853	48.46
13	$\ln R \sim 16.209890 + 0.218139 \text{ T} + 0.000176 \text{ D}$	8.586	55
14	$\ln R \sim 10.72 + 0.21 \text{ T} + 3.12 \text{ Sd}$	7.092	49.46
15	$\ln R \sim 0.11 + 0.00046 \text{ D} + 3.19 \text{ Sd}$	7.856	52.42
	$\ln R \sim 17.08 - 0.0011 \text{ SSB} - 0.0031 \text{ H} + 0.17 \text{ T}$	7.01	51.12
16	$\ln R \sim 17.08 - 0.0013 \text{ SSB} - 0.0028 \text{ H} + 0.0012 \text{ D}$	7.392	52.66
17	$\ln R \sim 9.61 - 0.0016 \text{ SSB} - 0.0049 \text{ H} + 4.44 \text{ Sd}$	4.698	39.51
18	$\ln R \sim 17.13 - 0.0013 \text{ SSB} + 0.15 \text{ T} + 0.00046 \text{ D}$	7.214	51.95
19	$\ln R \sim 10.47 - 0.0017 \text{ SSB} + 0.12 \text{ T} + 3.96 \text{ Sd}$	4.937	40.95
20	$\ln R \sim 10.33 - 0.0018 \text{ SSB} + 0.00011 \text{ D} + 4.09 \text{ Sd}$	5.217	42.55
21	$\ln R \sim 16.21 - 0.0046 \text{ H} + 0.22 \text{ T} + 0.00011 \text{ D}$	8.071	55.21
22	$\ln R \sim 9.74 - 0.0067 \text{ H} + 0.21 \text{ T} + 3.68 \text{ Sd}$	6.086	47.02
23	$\ln R \sim 10.62 + 0.22 \text{ T} - 0.00076 \text{ D} + 3.23 \text{ Sd}$	7.052	51.29
24	$\ln R \sim 17.05 - 0.0012 \text{ SSB} - 0.003 \text{ H} + 0.16 \text{ T} + 0.00039 \text{ D}$	6.999	53.07
25	$\ln R \sim 9.75 - 0.0015 \text{ SSB} - 0.005 \text{ H} + 0.13 \text{ T} + 4.3 \text{ Sd}$	4.389	39.54
26	$\ln R \sim 9.609 - 0.0016 \text{ SSB} - 0.0049 \text{ H} - 0.000027 \text{ D} + 4.45 \text{ Sd}$	4.698	41.51
27	$\ln R \sim 10.38 - 0.0016 \text{ SSB} + 0.14 \text{ T} - 0.00063 \text{ D} + 4.05 \text{ Sd}$	4.909	42.79
28	$\ln R \sim 9.58 - 0.0068 \text{ H} + 0.22 \text{ T} - 0.0011 \text{ D} + 3.83 \text{ Sd}$	6.016	48.68
29	$\ln R \sim 9.62 - 0.0015 \text{ SSB} - 0.0051 \text{ H} + 0.15 \text{ T} - 0.00084 \text{ D} + 4.42 \text{ Sd}$	4.341	41.22

Примечание: - обозначения такие же как в Таблице П.15

Таблица П.18. Регрессионные модели для плотвы, тестированные методом обобщённых линейных моделей

№	Модель	Остаточная дисперсия*	AIC*
1	$\ln R \sim 5.14 - 0.000016 \text{ SSB}$	0.8269	-14.87
2	$\ln R \sim 5.036 - 0.0017 \text{ H}$	0.7623	-17.22
3	$\ln R \sim 5.036 + 0.0085 \text{ T}$	0.8297	-14.77
4	$\ln R \sim 5.021 + 0.00015 \text{ D}$	0.829	-14.79
5	$\ln R \sim 5.24 - 0.11 \text{ Sd}$	0.8289	-14.8
6	$\ln R \sim 5.06 - 0.017 \text{ Z}$	0.8185	-15.16
7	$\ln R \sim 4.96 - 0.0003 \text{ SSB} - 0.0018 \text{ H} - 0.0092 \text{ T} + 0.00016 \text{ D} + 0.14 \text{ Sd}$	0.7526	-9.597
8	$\ln R \sim 5.17 - 0.00002 \text{ SSB} - 0.0016 \text{ H} + 0.0021 \text{ T} + 0.0002 \text{ D} - 0.012 \text{ Z}$	0.7496	-9.713
9	$\ln R \sim 4.95 - 0.000025 \text{ SSB} - 0.0017 \text{ H} + 0.0033 \text{ T} + 0.15 \text{ Sd} - 0.011 \text{ Z}$	0.7499	-9.702
10	$\ln R \sim 4.98 - 0.000027 \text{ SSB} - 0.0016 \text{ H} + 0.00017 \text{ D} + 0.13 \text{ Sd} - 0.012 \text{ Z}$	0.7476	-9.789
11	$\ln R \sim 5.25 - 0.000012 \text{ SSB} + 0.01063 \text{ T} + 0.00023 \text{ D} - 0.064 \text{ Sd} - 0.023 \text{ Z}$	0.8055	-7.626
12	$\ln R \sim 5.029 - 0.0015 \text{ H} + 0.013 \text{ T} + 0.00013 \text{ D} + 0.01 \text{ Sd} - 0.013 \text{ Z}$	0.754	-9.541
13	$\ln R \sim 4.980 - 0.000028 \text{ SSB} - 0.0016 \text{ H} - 0.0018 \text{ T} + 0.00018 \text{ D} + 0.13 \text{ Sd} - 0.012 \text{ Z}$	0.7476	-7.79

Примечание: Z - биомасса зоопланктона средне-сезонная (май - октябрь), г/м<sup>3</sup>, остальные обозначения такие же, как для таблицы П.15

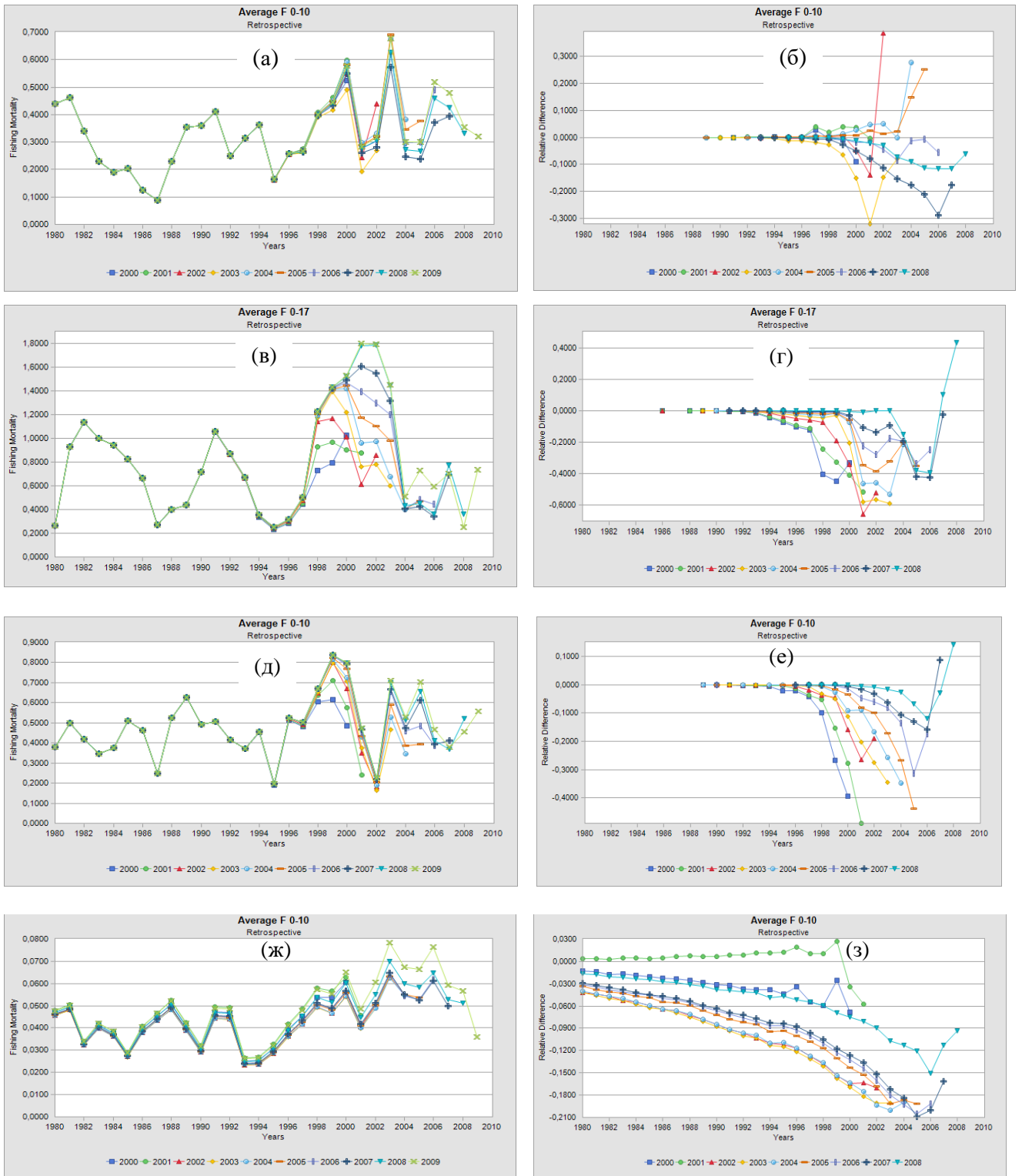


Рисунок П.14. Ретроспективный анализ промысловой смертности (год<sup>-1</sup>) (а, в, д, ж) и относительная разница в значениях промысловой смертности при ретроспективном анализе ( доли) (б, г, е, з) для судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е) и плотвы (ж, з) Чудского озера

Таблица П.19. Результаты ретроспективного анализа промысловой смертности рыб Чудского озера

	Количество лет в которые наблюдается ретроспективная смещённость (с диапазоном более 5%)	Диапазон смещения, %	Критерий Мона $\rho$	Модифицированный критерий Мона ( $\dot{\rho}$ )	Индекс дивергенции $k$
Судак	2-8	-32 / +38	0.45	0.005	-0.004
Лещ	5-7	-66 / +43	-2.35	-0.26	0.013
Окунь	2-5	-49 / +14	-2.15	-0.24	-0.03
Плотва	3-20	-21 / +3	-1.31	-0.15	0.003

Таблица П.20. Зависимость равновесного улова (улов на пополнение  $-Y/R$ ) от промысловой смертности ( $F$ ), оцененная с помощью модели динамического запаса

	Чудское озеро		Псковское озеро	
	$F_{max}$ , год <sup>-1</sup>	$Y/R$ , г/рекрута	$F_{max}$ , год <sup>-1</sup>	$Y/R$ , г/рекрута
Судак				
$F=0$	0	0	0	0
$F_{2005-2009 \text{ гг}}$	0.43	288	0.46	275
$F_{Max}$	0.71	304	0.58	277.4
Лещ				
$F=0$	0	0	0	0
$F_{2005-2009 \text{ гг}}$	0.68	127.7	0.66	125.6
$F_{Max}$	0.36	133.9	0.35	131.6
Окунь				
$F=0$	0	0	0	0
$F_{2005-2009 \text{ гг}}$	0.63	33.3	0.26	38.2
$F_{Max}$	0.45	33.9	0.42	40.4
Плотва				
$F=0$	0	0	0	0
$F_{2005-2009 \text{ гг}}$	0.08	6	0.13	10
$F_{Max}$	1.27	17	0.74	18

Таблица П.21. Коэффициенты естественной смертности судака

Возраст	1980-1989 гг.	1990-1999 гг.	2000-2009 гг.	1980-2009 гг.
Чудское озеро				
0	1.25	1.41	1.24	1.36
1	0.62	0.64	0.62	0.64
2	0.43	0.43	0.43	0.44
3	0.34	0.33	0.34	0.35
4	0.29	0.28	0.29	0.30
5	0.26	0.24	0.26	0.26
6	0.24	0.22	0.23	0.24
7	0.22	0.20	0.22	0.22
8	0.21	0.19	0.20	0.21
9	0.20	0.18	0.20	0.20
10	0.20	0.17	0.19	0.20
<b>Среднее</b>	<b>0.39</b>	<b>0.39</b>	<b>0.38</b>	<b>0.40</b>
Псковское озеро				
0	1.25	1.41	1.24	1.42
1	0.62	0.64	0.61	0.65
2	0.43	0.43	0.43	0.45
3	0.34	0.33	0.34	0.35
4	0.29	0.28	0.29	0.30
5	0.26	0.24	0.26	0.26
6	0.23	0.22	0.23	0.24
7	0.22	0.20	0.22	0.22
8	0.21	0.19	0.20	0.21
9	0.20	0.18	0.20	0.20
10	0.19	0.17	0.19	0.20
<b>Среднее</b>	<b>0.38</b>	<b>0.39</b>	<b>0.38</b>	<b>0.41</b>



Таблица П.22. Коэффициенты естественной смертности леща

Возраст	1980-1989 гг.	1990-1999 гг.	2000-2009 гг.	1980-2009 гг.
Чудское озеро				
0	1.63	1.38	1.14	1.30
1	0.65	0.62	0.57	0.60
2	0.42	0.41	0.39	0.40
3	0.32	0.31	0.30	0.31
4	0.26	0.26	0.25	0.25
5	0.22	0.22	0.21	0.22
6	0.19	0.20	0.19	0.19
7	0.17	0.18	0.17	0.17
8	0.16	0.17	0.16	0.16
9	0.15	0.15	0.15	0.15
10	0.14	0.15	0.14	0.14
11	0.13	0.14	0.13	0.14
12	0.12	0.13	0.13	0.13
13	0.12	0.13	0.13	0.13
14	0.12	0.13	0.12	0.12
15	0.11	0.13	0.12	0.12
16	0.11	0.12	0.12	0.12
17	0.11	0.12	0.12	0.12
<b>Среднее</b>	<b>0.28</b>	<b>0.28</b>	<b>0.25</b>	<b>0.27</b>
Псковское озеро				
0	1.48	1.35	1.17	1.30
1	0.63	0.61	0.58	0.60
2	0.41	0.41	0.39	0.40
3	0.31	0.31	0.30	0.31
4	0.26	0.26	0.25	0.25
5	0.22	0.22	0.22	0.22
6	0.19	0.20	0.19	0.19
7	0.17	0.18	0.18	0.18
8	0.16	0.17	0.16	0.16
9	0.15	0.15	0.15	0.15
10	0.14	0.15	0.14	0.14
11	0.13	0.14	0.14	0.14
12	0.13	0.13	0.13	0.13

Возраст	1980-1989 гг.	1990-1999 гг.	2000-2009 гг.	1980-2009 гг.
13	0.12	0.13	0.13	0.13
14	0.12	0.13	0.13	0.12
15	0.12	0.13	0.12	0.12
16	0.12	0.12	0.12	0.12
17	0.11	0.12	0.12	0.12
<b>Среднее</b>	<b>0.28</b>	<b>0.27</b>	<b>0.26</b>	<b>0.27</b>

Таблица П.23. Коэффициенты естественной смертности окуня

Возраст	1980-1989 гг.	1990-1999 гг.	2000-2009 гг.	1980-2009 гг.
Чудское озеро				
0	1.26	0.82	0.92	0.87
1	0.61	0.49	0.53	0.51
2	0.42	0.36	0.39	0.37
3	0.32	0.29	0.31	0.30
4	0.27	0.24	0.27	0.25
5	0.24	0.21	0.24	0.22
6	0.21	0.19	0.22	0.20
7	0.20	0.18	0.20	0.19
8	0.18	0.17	0.19	0.18
9	0.17	0.16	0.18	0.17
10	0.17	0.15	0.18	0.16
<b>Среднее</b>	<b>0.37</b>	<b>0.29</b>	<b>0.33</b>	<b>0.31</b>
Псковское озеро				
0	0.83	0.74	0.72	0.75
1	0.48	0.45	0.44	0.46
2	0.34	0.34	0.33	0.34
3	0.27	0.27	0.26	0.27
4	0.22	0.23	0.22	0.23
5	0.19	0.20	0.19	0.20
6	0.17	0.18	0.17	0.18
7	0.16	0.17	0.16	0.17
8	0.14	0.16	0.15	0.15
9	0.13	0.15	0.14	0.14
10	0.12	0.14	0.13	0.14
<b>Среднее</b>	<b>0.28</b>	<b>0.27</b>	<b>0.27</b>	<b>0.28</b>

Таблица П.24. Коэффициенты естественной смертности плотвы

Возраст	1980-1989 гг.	1990-1999 гг.	2000-2009 гг.	1980-2009 гг.
Чудское озеро				
0	1.46	0.79	0.74	0.81
1	0.69	0.49	0.48	0.50
2	0.48	0.37	0.38	0.38
3	0.39	0.30	0.32	0.32
4	0.34	0.26	0.28	0.27
5	0.31	0.24	0.25	0.25
6	0.28	0.22	0.23	0.23
7	0.27	0.20	0.22	0.21
8	0.26	0.19	0.21	0.20
9	0.25	0.18	0.21	0.20
10	0.25	0.18	0.20	0.19
<b>Среднее</b>	<b>0.45</b>	<b>0.31</b>	<b>0.32</b>	<b>0.32</b>
Псковское озеро				
0	0.69	0.61	0.69	0.66
1	0.45	0.41	0.45	0.44
2	0.35	0.32	0.35	0.34
3	0.29	0.26	0.29	0.28
4	0.25	0.23	0.25	0.24
5	0.22	0.20	0.23	0.22
6	0.21	0.19	0.21	0.20
7	0.19	0.17	0.19	0.18
8	0.18	0.16	0.18	0.17
9	0.17	0.15	0.18	0.17
10	0.17	0.15	0.17	0.16
<b>Среднее</b>	<b>0.29</b>	<b>0.26</b>	<b>0.29</b>	<b>0.28</b>