

Methodological aspects of estimating natural mortality coefficients for Baikal omul: a case study of the Selenga population

Anoshko P.N.[✉], Makarov M.M.*[✉]

Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 3 Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, 664033, Russia

ABSTRACT. This article presents a critical analysis of methods for estimating the instantaneous natural mortality coefficient (M) of Baikal omul, *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775), in the context of managing its commercial stock. The von Bertalanffy growth equation was parameterized based on growth and age structure data. A comparative analysis of existing M estimates in the Total Allowable Catch (TAC) materials for 2017–2025 revealed their significant variability, leading to threefold discrepancies in the calculated population biomass under equal recruitment. An important factor that determines the dynamics of cohort abundance and biomass is the extremely high post-spawning mortality (>90%) in the Selenga population. We substantiate the applicability of theoretical models based on life history invariants for calculating average M values (Jensen, 1996) using the maximum age concept (Shibaev, 2023). The resulting estimate based on maximum age, $\bar{M} = 0.19 \text{ yr}^{-1}$, and the ratio $M/K \approx 1.5$ yield more realistic projections consistent with historical fishery data. Consistency with key population indicators, taking into account the spatial heterogeneity of the stock, should represent the reliability criterion for any M estimation method.

Keywords: Baikal omul, mortality coefficients, population dynamics

For citation: Anoshko P.N., Makarov M.M. Methodological aspects of estimating natural mortality coefficients for Baikal omul: a case study of the Selenga population // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 6. - P. 1367-1379. DOI: [10.31951/2658-3518-2025-A-6-1367](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-6-1367)

1. Introduction

The relevance of reliable assessment of commercial aquatic species populations is driven by increasing anthropogenic impact and the need to ensure sustainable resource reproduction. This task is particularly significant for Lake Baikal—a UNESCO World Heritage Site—where a balanced approach is required between conserving the unique ecosystem and the socio-economic needs of coastal regions, such as the development of fisheries and increasing employment (Anoshko et al., 2020; Sukhodolov et al., 2020; Sukhodolov et al., 2023).

Research demonstrates that the population of Baikal omul, a key commercial species, has experienced significant stock fluctuations for decades. After the fishing ban, which was introduced in 1969, and its subsequent lifting, catches stabilized at 2–3 thousand tons. Another decline in catches followed after 2003 (Sokolov and Peterfeld, 2011), which was predicted based on trawl-acoustic survey data and analysis of the

age structure of the feeding stock (Melnik et al., 2009). The subsequent increase in catches in 2009–2013 and a drop to 0.6 thousand tons in 2016 were officially attributed to changes in migration routes and stock reduction.

In the decade preceding the 2017 ban, virtual population analysis (VPA) was used to calculate total allowable catches (TAC). However, the lack of reliable fishery statistics and their complete absence after the industrial fishing ban make traditional biostatistical methods unsuitable for current conditions (Degtev, 2002). As an alternative, hydroacoustic surveys have been conducted since 2020, covering the entire lake area since 2024 (Bulatov et al., 2024). It is critically important for omul accounting, which inhabits depths down to 350 meters.

Because of the transition to new monitoring methods and the need for reliable forecasts, estimating the instantaneous natural mortality coefficient (M), which determines population dynamics, age structure,

*Corresponding author. E-mail address: mmmsoft@hlsrvr.lin.irk.ru (M.M. Makarov)

Received: November 10, 2025;

Accepted after revised: December 18, 2025;

Available online: December 25, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



and productivity (Beverton and Holt, 1957; Nikolsky, 1966), becomes a key task. Despite an extensive arsenal of methods based on age structure analysis and life history invariants (Pauly, 1980; Jensen, 1996; Shibaev, 2015; 2023), their applicability to specific populations with unique habitat conditions requires separate justification.

Three morpho-ecological groups (MEGs) are distinguished for Baikal omul: pelagic, coastal, and benthic-deepwater. The Selenga population is primarily composed of the pelagic MEG characterized by an extremely high level of post-spawning mortality (exceeding 90%) due to extensive spawning migrations (up to 580 km) (Bazov et al., 2022; 2024), as well as efficient utilization of the mesozooplankton stock in the lake's pelagic zone during its mass development. Unlike other MEGs, the pelagic group primarily spawns only in one river, the Selenga, and is the main stock component in the southern and central parts of the lake, making it an optimal object for this study.

The aim of this study is to conduct a comparative analysis of existing M estimates for Baikal omul and to assess the possibility of applying theoretical models based on life history invariants for subsequent use in stock forecasts.

2. Materials and methods

This study is based on literature sources and the personal materials of the authors. The fundamental equation by F.I. Baranov was the theoretical basis for mortality estimation, describing the exponential decline of a cohort over time: $N_t = N_0 e^{-Mt}$, where N_t is the number of fish at age t ; N_0 is the initial number; and M is the instantaneous natural mortality coefficient (Shibaev, 2015).

Data on the growth of Baikal omul were used to parameterize the models. Growth was described by the von Bertalanffy limited exponential growth equation: $L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$, where L_t is the length of an individual at age t ; L_∞ is the asymptotic length; K is the growth coefficient; and t_0 is the theoretical age at zero length. The equation coefficients were calculated based on the analysis of length frequency peaks for the first four age classes (Anoshko et al., 2024), as well as by synthesizing literature data (Smirnov and Shumilov, 1974; Volerman and Kontorin, 1983) and TAC justification materials on the age-length relationship determined from scales (Materials..., 2017; 2023; 2024).

The structure of the spawning stock was assessed from the long-term average age composition of the Selenga population (Bazov and Bazova, 2016). The

relationship between standard length (SL) and calculated M coefficients was taken from official TAC materials for 2016, 2023, and 2025.

Taking into account the significant diversity of indirect M estimation methods based on available biological parameters (Tyurin, 1972; Rikhter and Efimov, 1977; Pauly, 1980; Zykov and Slepokurov, 1982; Jensen, 1996), leading to variable results, the simplest and most theoretically substantiated formulas were applied at the first stage of analysis. As a basic approach, the ratios proposed by Jensen based on Beverton-Holt life history invariants were used. These formulas allow obtaining average M estimates through constants C_1 and C_2 , where $M_{t_m} = C_1$ and $M/K \approx C_2$:

$\bar{M} = 1.65/t_m$, where t_m is the mean age at sexual maturity, and

$\bar{M} = 1.5K$, where K is the von Bertalanffy growth coefficient (Jensen, 1996).

3. Results

We calculated the parameters of the von Bertalanffy equation based on our personal data from the length frequency peaks for the first four age classes of omul (Anoshko et al., 2024) (Table 1).

Calculations based on our data from the analysis of four age classes (1–4 years) yielded satisfactory results close to the average parameter values compiled from various literature sources. According to the formula in (Jensen, 1996) that relates M to growth, $\bar{M} = 1.5K$, the obtained value is $\bar{M} = 0.19 \text{ yr}^{-1}$.

Baikal omul, like most whitefish, is an autumn-spawning species. The long-term average age of the spawning stock of the Selenga population ranges from 5+ to 13+ years (Bazov and Bazova, 2016) (Fig. 1). We adopted the mean value of 8.8 years as the age at sexual maturity (t_m) due to the predominance

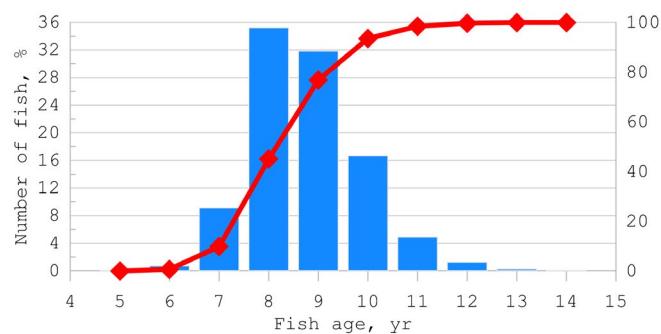


Fig.1. Age composition (a) and cumulative curve (b) of the spawning stock of the Selenga population of Baikal omul based on long-term average data.

Table 1. Von Bertalanffy equation coefficients for Baikal omul.

Coefficients	Data source						
	Our Data	Smirnov, 1974	Volerman, 1983	TAC, 2008	TAC, 2017 (2001-2010)	TAC, 2017 (2011-2016)	Average
L_∞	52	52	76	37	45	47	51
K	0.125	0.120	0.044	0.180	0.130	0.130	0.122
t_0	-1.25	-1.30	-2.90	-1.30	-1.68	-1.15	-1.60

of first-time spawners in the spawning stock; repeat spawners are rare. Calculation using the second formula in (Jensen, 1996), $\bar{M} = 1.65/t_m$, gives a matching value of $\bar{M} = 0.19 \text{ yr}^{-1}$.

Taking into account the correction for high spawning mortality, and given that the proportion of the spawning stock in the population is $\sim 3.8\%$ (Maistrenko and Maistrenko, 2006), we adjusted the M values (Table 2). The obtained data contradict the widespread notion of minimal natural mortality in whitefish during sexual maturation.

4. Discussion

According to G.V. Nikolsky (1966), the main causes of fish mortality are: i) senescence mortality, including post-spawning; ii) mortality due to abiotic environmental conditions; iii) mortality from predators, parasites, and diseases; iv) mortality due to food shortage; v) mortality from fishing. The first four are generally due to natural causes.

The abundance of Baikal omul generations is primarily limited by the carrying capacity of the coastal-sor zone, which constitutes $<10\%$ of the lake's area.

4.1. Factors of natural mortality and their age specificity

Predation is the leading mortality factor in early ontogeny. First-year juveniles experience the main predation pressure (from perch, roach, dace, Amur sleeper, and coastal sculpins) in the coastal-sor zone. After migrating to the deep-water zone of the lake in the second half of summer, juveniles leave the habitat

of above species. For older age groups, mortality from predators (piscivorous fish and Baikal seal) is insignificant, and typically only diseased or weakened individuals fall victim.

The food base for adults is stable and not a limiting factor. Zooplankton biomass in the pelagic zone can support a significant increase in omul stocks, especially taking into account that juveniles of the abundant pelagic sculpins (Cottidae), whose biomass is up to 80% of the total fish biomass in the lake, are part of the omul's diet.

Abiotic factors, such as oxygen depletion, are not typical for the main Baikal water body due to its stable hydrochemical regime. Their role may increase locally, e.g. for juveniles isolated in floodplain water bodies during downstream migration or, subsequently, in areas of natural gas seepage (Granin et al., 2010).

Diseases and parasitic infestations in Lake Baikal are at a relatively stable level. There are no significant changes in the intensity of these factors depending on fish age.

4.2. Spawning stock structure and level of spawning mortality

The age structure of the spawning stock is formed during the gradual maturation of fish. There are no reliable hypotheses that explain what determines the probability of Baikal omul maturing at a certain age. The feeding stock is largely composed of immature fish, while spawners ready for reproduction are $\sim 3.8\%$ (Maistrenko and Maistrenko, 2006). According to data from 1982 to 2004, the number of the spawning stock was only 1.5–2.0% of the total stock abundance

Table 2. Instantaneous natural mortality coefficients (M , yr^{-1}) for Baikal omul.

Age, year	Our Data	TAC, 2017	TAC, 2023	TAC, 2025*
1	0.18	0.50**	0.50**	2.04**
2	0.18	0.40	0.40	1.20
3	0.18	0.30	0.30	0.87
4	0.18	0.24	0.24	0.67
5	0.18	0.21	0.21	0.54
6	0.18	0.21	0.21	0.45
7	0.22	0.22	0.47	0.34
8	0.36	0.25	0.73	0.26
9	0.34	0.29	0.82	0.17
10	0.26	0.33	0.91	0.21
11	0.20	0.4	0.95	0.24
12	0.18	0.53	1	
13	0.18			
14	0.18			
$\sum M$	3.02	3.88	6.74	7.00
Proportion surviving in cohort, $\exp(-\sum M) \cdot 100\%$	4.9	2.07	0.12	0.09

Note: *Values recalculated from actual mortality coefficients $\varphi = 1 - e^{-M}$ (Table 1.7 TAC (2025)).

**Values calculated based on extrapolation of regression models of M dependence on age using polynomials.

(Sokolov and Peterfeld, 2011). Based on the long-term average data (Bazov and Bazova, 2016), it is primarily composed of individuals aged 8+ to 9+ years (Fig. 1).

Spawning mortality. Spawning occurs in tributaries, where the Selenga River is key for the Selenga population. Post-spawning mortality in this population exceeds 90%. Extensive migrations lead to profound exhaustion of spawners. Most individuals cannot recover and die, while survivors enter a state of “reproductive death”, transitioning to a “senescent” stage. Such large individuals (over 1 kg) with gonads at early developmental stages (II-III) may occur in catches but are not part of the spawning stock, which consists of fish 28–41 cm long, weighing up to 900 g (Bazov and Bazova, 2016).

4.3. Senescence mortality and the concept of maximum age

Senescence death is a species-specific, genetically determined adaptive process where the probability of an individual's death approaches 100% upon reaching the limiting age. From a biological perspective, the death of old and reproductively senescent individuals frees up resources for subsequent generations.

The classic von Bertalanffy growth and Baranov mortality equations do not contain an explicit age limit. Therefore, Pauly (1980) proposed determining the maximum age T of a fish as the age at which its length reaches 95% of the asymptotic length L_∞ :

$$T = t_0 - \ln(1 - 0.95)/K.$$

For Baikal omul, according to the calculated growth parameters (Table 1), $T \approx 23$ years. A similar approach was applied to abundance (Shibaev, 2015). Assuming that $\sim 1\%$ of the cohort survives to age T , the average mortality coefficient \bar{M} for the period from age 1 to T can be estimated as:

$$\bar{M} = -\ln(0.01)/(T - 1).$$

We suggest that the maximum age determines the \bar{M} value with the limitation of cohort survival to 1%. If the mortality rate changes significantly during life, then $\sum M \approx \ln(0.01)$. The relationship between M and K can be considered a consequence of fundamental ecological links between life history parameters (Jensen, 1996) only through the prism of maximum age. Thus, the ratio $\bar{M} = 1.5K$ is a consequence of $\bar{M}/K \approx \ln(0.01)/\ln(0.05)$. Notably, the age at sexual maturity t_m , which was calculated by the formula in (Jensen, 1996), $t_m = \ln(3)/K \approx 8.8$ years, coincides with

the long-term average age composition of the spawning stock. It should also be noted that in the first years of life, mortality from predators is directly dependent on fish size, while in terminal life stages, the probability of senescence death increases with age.

Thus, for Baikal omul, significant changes in M throughout life are not sufficiently justified from an ecological perspective. The exception is the increase in mortality during the spawning period. Given that individuals older than 13 years practically do not participate in reproduction, and the proportion of surviving individuals to the theoretical limit of 23 years is negligible, incorporating special estimates of senescence mortality into population models for this species is not advisable.

4.4. Comparative analysis of population indicators based on alternative M estimates

To assess the practical consequences of applying different M values, the dynamics of a conditional cohort were modeled with an initial recruitment of 9 million individuals, calculated using dependencies presented in TAC materials (Materials..., 2024).

When stabilization conditions are met, the Baranov equation describes not only the dynamics of a single cohort (Fig. 2) (survivorship curve) but also the age structure of a stable population (age pyramid) (Shibaev, 2015).

Cohort biomass change curves (Fig. 3) more clearly demonstrate the results of choosing alternative M estimates. Population indicators (Table 3) are equally informative. Adjusting mortality coefficients leads to significant changes in them. With identical recruitment

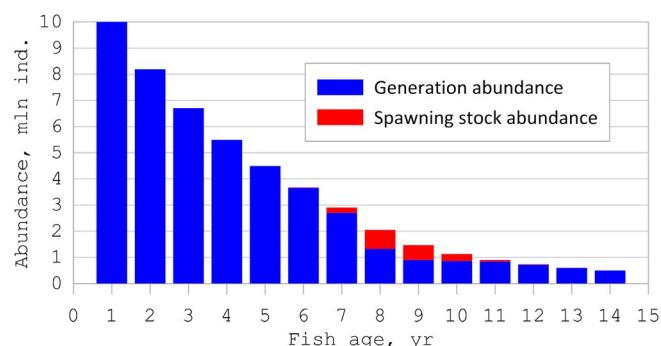


Fig.2. Change in cohort abundance calculated based on our M data with a recruitment of 10 million individuals.

Table 3. Comparison of key population indicators calculated from different M estimates.

Indicator	Our Data	TAC, 2017	TAC, 2023	TAC, 2025
Population abundance, million ind.*	57.3	48.9	45.7	83.7
Population biomass, thousand tons*	10.3	6.3	4.8	2.5
Average individual weight (\bar{W}), g	180	129	105	30
Spawning stock abundance, million ind. **	2.2	1.9	1.7	0.6
Proportion of spawning stock biomass, % **	8.2	10.5	13.2	7.9

Note: *Calculation based on recruitment of 9 million ind. at the age of two years.

**Calculation based on 3.8% spawning stock abundance relative to population abundance.

indicators using different M estimates leads to a two-fold difference in abundance and a threefold difference in biomass.

Our theoretical M estimates yield population indicators that are more consistent with historical fishery data. For example, between 1938 and 1944, the catch in the Selenga region reached 3.8–5.7 thousand tons without catastrophic consequences for the stock. The high M estimates used in recent TAC materials result in unrealistically low biomass indicators that require additional ecological justification.

An important limitation is that with our M estimates, the proportion of the spawning stock cannot exceed 11% of the population abundance; otherwise, spawning mortality would exceed the number of individuals in the corresponding age groups.

4.5. Accounting for population spatial structure

The migration of some individuals to the deep-water basins of Lake Baikal complicates direct M estimation from the age structure of catches in the Selenga Shallows. Research in 2003 revealed that up to 40% of omul biomass can concentrate in the deep-water area (Melnik et al., 2007). Consequently, the dynamics of the size-age composition in the coastal zone are determined not only by mortality M but also by the migration coefficient I , which must be taken into account in future models (Anoshko et al., 2023).

5. Conclusion

Adequate management of aquatic biological resources, including the Baikal omul population, should be based on comprehensive ecological and socioeconomic analysis. This is particularly important for the Lake Baikal areas, where fisheries are a key source of employment. Modeling results (Anoshko et al., 2020) demonstrate that at low recruitment levels, introducing bans on industrial and recreational fishing is ineffective for restoring commercial stocks. Accurate M estimation is a central task of fisheries research, determining the quality of forecasts for population dynamics and allowable catches. Analysis of recent TAC materials (Materials..., 2023; 2024) revealed significant discrepancies in M values for fish of different ages, resulting in a threefold difference in calculated population biomass under equal recruitment. This indicates high uncertainty in modern estimates and the need to revise assessment approaches.

The high post-spawning mortality, exceeding 90% is a key factor in the dynamics of cohort abundance for the Selenga omul population. The extreme exhaustion of spawners during extensive spawning migrations is the primary cause of death of mature fish independent of fishing and the main reason for the low proportion of the spawning stock. Taking into account this factor is a mandatory condition for correct modeling of stock change forecasts.

From an ecological perspective, significant fluctuations in M throughout the life of Baikal omul are

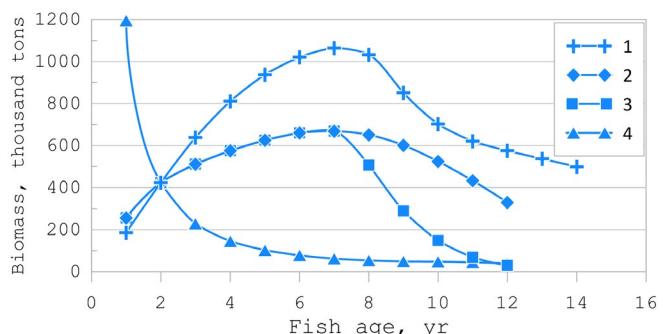


Fig.3. Change in cohort biomass calculated from M (1—our data; 2—TAC 2016; 3—TAC 2023; and 4—TAC 2025) and average weight per age class with a recruitment of 10 million individuals.

not justified. The main predation pressure occurs in the coastal zone during the first months of life. The absence of predators and food limitations for older individuals results in a stable mortality level. This confirms the feasibility of using theoretical M estimates based on life history invariants as benchmarks.

Applying the concept of maximum age T and the assumption of $\sim 1\%$ cohort survival to this age allows obtaining a theoretical average M value corresponding to the ratio $M/K \approx 1.5$ (Jensen, 1996). The theoretical mean age at sexual maturity ($t_m \approx 8.8$ years) coincides with long-term average estimates of the spawning stock age composition. The application of theoretical M estimates yields more realistic population dynamics projections that do not contradict historical fishery data, compared to the unreasonably high values presented in TAC materials.

The main difficulty in direct assessments of the age composition of Baikal omul populations is their spatial heterogeneity. Calculating M from the age structure of catches from the Selenga Shallows cannot be correct without taking into account the migration coefficient I , as up to 40% of the biomass may be fed in the deep-water areas of the lake.

Thus, the applicability of any theoretical M estimation method directly depends on its connection to the maximum age. Assessments based on age structure dynamics must account for the spatial distribution and migrations of individuals of different ages. The consistency with key population indicators, such as biomass, production, spawning stock abundance, and historical catch dynamics, should represent the reliability criterion for M estimates.

Acknowledgements

The work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, project No. 0279-2022-0004 (in the Unified State Information System for Research and Development, registration No. 122012600083-9).

Conflict of Interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Anoshko P.N., Makarov M.M., Zorkaltsev V.I. et al. 2020. Harvest restrictions for the Baikal omul *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) and probable ecological consequences. South of Russia: Ecology, Development [Yug Rossii: ekologiya, razvitiye] 15(3): 132–143. DOI: [10.18470/1992-1098-2020-3-132-143](https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-3-132-143) (in Russian)
- Anoshko P.N., Dzyuba E.V., Kucher K.M. et al. 2023. Acoustic-trawl studies of *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) in the Selenga shallow water zone of Lake Baikal. Limnology and Freshwater Biology 4: 126–136. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-4-126](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-4-126)
- Anoshko P.N., Dzyuba E.V., Khanaev I.V. et al. 2024. Hydroacoustic studies of the structure of the Baikal omul feeding stock in the Selenga shallows of Lake Baikal. Limnology and Freshwater Biology 5: 1302–1317. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302)
- Bazov A.V., Bazova N.V. 2016. The Selenga Population of the Baikal Omul: Past, Present, Future. Ulan-Ude: Buryat Scientific Center. (in Russian)
- Bazov A.V., Bazova N.V., Frolova N.L. 2022. Influence of water discharge on the extent of spawning migration of the Baikal omul *Coregonus migratorius* (Coregonidae) in the Selenga River based on long-term data. Proceedings of Irkutsk State University. Series: Biology. Ecology 41: 66–84. DOI: [10.26516/2073-3372.2022.41.66](https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.41.66) (in Russian)
- Bazov A.V., Bazova N.V., Frolova N.L. 2024. The extent of spawning migration of the Baikal omul *Coregonus migratorius* (Salmonidae: Coregoninae) in the Selenga River (Lake Baikal basin). Journal of Ichthyology 64(3): 294–311. DOI: [10.31857/S0042875224030044](https://doi.org/10.31857/S0042875224030044) (in Russian)
- Bevertton R.J.H., Holt S.J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Fisheries Investigations, Series II, Vol. 19. London: Her Majesty's Stationery Office.
- Bulatov O.A., Goncharov S.M., Popov S.B. et al. 2024. State of the stocks of omul *Coregonus migratorius* in Lake Baikal and forecast until 2030. Questions of Modern Science and Practice. Vernadsky University 5: 74–86. DOI: [10.36038/0131-6184-2024-5-74-86](https://doi.org/10.36038/0131-6184-2024-5-74-86) (in Russian)
- Degtev A.I. 2002. Results of hydroacoustic research on quantitative assessment of fish resources in Lake Baikal using the ASKOR-2 complex. In: Second International Symposium "Ecologically Equivalent and Exotic Species of Aquatic Organisms in the Great and Large Lakes of the World", pp. 3–6. (in Russian)
- Granin N.G., Makarov M.M., Kucher K.M. et al. 2010. Gas seeps in Lake Baikal—detection, distribution, and implications for water column mixing. Geo-Marine Letters 30(3–4): 399–409. DOI: [10.1007/s00367-009-0179-x](https://doi.org/10.1007/s00367-009-0179-x)
- Jensen A.L. 1996. Bevertton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53(4): 820–822. DOI: [10.1139/f95-233](https://doi.org/10.1139/f95-233)
- Maistrenko S.G., Maistrenko M.A. 2006. Biology and structural features of the artificially reproduced Posolsk omul stock. Fisheries [Rybnoe khozyaistvo] 5: 94–99. (in Russian)
- Materials Substantiating the Total Allowable Catch (TAC) of Aquatic Biological Resources in Lake Baikal (with its Inflowing Rivers) for 2018 (with Environmental Impact Assessment) (for Public Hearings). 2017. URL: <http://olxhonkiy-rayon.ru/tinybrowser/files/novosti/oduna-2018-god-dlya-obschestvennyhslushaniy.pdf> (accessed: 19.12.2025) (in Russian)
- Materials Substantiating the Total Allowable Catch (TAC) of Aquatic Biological Resources in Lake Baikal (with its Inflowing Rivers) for 2024 (with Environmental Impact Assessment) (for Public Hearings). 2023. URL: http://baikal.vniro.ru/images/байкал_оду_2024_для_ос.pdf (accessed: 19.12.2025) (in Russian)
- Materials Substantiating the Total Allowable Catch (TAC) of Aquatic Biological Resources in Lake Baikal (with its Inflowing Rivers) for 2025 (with Environmental Impact Assessment) (for Public Hearings). 2024. URL: http://baikal.vniro.ru/images/байкал_оду_2024_для_ос.pdf (accessed: 29.09.2023) (in Russian)
- Melnik N.G., Degtyarev V.A., Dzyuba E.V. et al. 2007. Distribution of Baikal omul (*Coregonus autumnalis migratorius*) during the 2003 acoustic survey. Advances in Limnology 60: 231–236.
- Melnik N.G., Smirnova-Zalumi N.S., Smirnov V.V. et al. 2009. Hydroacoustic Assessment of Baikal Omul Resources. Novosibirsk. (in Russian)
- Nikolsky G.V. 1966. Theory of Fish Population Dynamics as a Biological Basis for Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 39(2): 175–192. DOI: [10.1093/icesjms/39.2.175](https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.175)
- Rikhter V.A., Efanson V.N. 1977. On one approach to estimating natural mortality in fish populations. Proceedings of AtlantNIRO LXXIII: 77–85. (in Russian)
- Shibaev S.V. 2015. F.I. Baranov's formal theory of fish life and its significance in the development of fishery science. Proceedings of VNIRO 157: 127–142. (in Russian)
- Shibaev S.V. 2023. On the adequacy of using von Bertalanffy equation parameters for estimating natural mortality in fish. Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences 327(3): 490–495. DOI: [10.31610/trudyzin/2023.327.3.490](https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.3.490) (in Russian)
- Smirnov V.V., Shumilov I.P. 1974. Omuls of Baikal. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Sokolov A.V., Peterfeld V.A. 2011. Methodological aspects of fishery monitoring of the state of Baikal omul stocks. Izvestiya of Kaliningrad State Technical University 22: 182–189. (in Russian)
- Sukhodolov A.P., Fedotov A.P., Makarov M.M. et al. 2020. Prospects for fishery use of the Maloye More fishing area: economic assessment and justification. Bulletin of Baikal State University 30(2): 233–244. DOI: [10.17150/2500-2759.2020.30\(2\).233-244](https://doi.org/10.17150/2500-2759.2020.30(2).233-244) (in Russian)
- Sukhodolov A., Anoshko P., Sukhodolov Ya. et al. 2023. Fishing industry in the Irkutsk Region: resource potential, development, current situation. *Ural Environmental Science Forum "Sustainable Development of Industrial Region" (UESF-2023)*. E3S Web of Conferences 389: 03028. DOI: [10.1051/e3sconf/202338903028](https://doi.org/10.1051/e3sconf/202338903028)
- Tyurin P.V. 1972. "Normal" survival curves and rates of natural mortality in fish as a theoretical basis for fisheries regulation. Izvestiya of GosNIORKh 71: 71–128. (in Russian)
- Volerman I.B., Kontorin V.V. 1983. Biological Communities of Fish and the Seal in Lake Baikal. Novosibirsk: Nauka. 248 p. (in Russian)
- Zykov L.A., Slepokurov V.A. 1982. An equation for estimating natural mortality in fish (using the example of Lake Yendyr) Fisheries [Rybnoe khozyaistvo] 3: 36–37. (in Russian)

Методические аспекты оценки коэффициентов естественной смертности байкальского омуля: на примере селенгинской популяции

Аношко П.Н.[✉], Макаров М.М.*[✉]

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033, Россия

АННОТАЦИЯ. Научная статья посвящена критическому анализу методов оценки мгновенного коэффициента естественной смертности (МКЕС) байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) в контексте управления его промысловым запасом. На основе данных по росту и возрастной структуре была проведена параметризация уравнения Берталанфи. Сравнительный анализ существующих оценок МКЕС, используемых в материалах ОДУ за 2017–2025 гг., выявил их значительную вариативность, приводящую к расхождениям в расчётной биомассе популяции в три раза при равном пополнении. Важным фактором, определяющим динамику численности и биомассы поколений, является экстремально высокая посленерестовая смертность (> 90%) у селенгинской популяции. Обоснована применимость теоретических моделей, основанных на инвариантах жизненного цикла в расчетах средних значений МКЕС (Jensen, 1996) исходя из концепции максимального возраста (Шибаев, 2023). Полученная на базе максимального возраста оценка $M = 0.19$ год⁻¹ и соотношение $M/K \approx 1.5$ дают более реалистичные прогнозы, согласующиеся с историческими данными промысла. Критерием достоверности любых методов оценки МКЕС должна выступать их согласованность с ключевыми популяционными показателями с учётом пространственной гетерогенности стада.

Ключевые слова: Байкальский омуль, коэффициенты смертности, динамика популяций

Для цитирования: Аношко П.Н., Макаров М.М. Методические аспекты оценки коэффициентов естественной смертности байкальского омуля: на примере селенгинской популяции // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 6. - С. 1367-1379. DOI: [10.31951/2658-3518-2025-A-6-1367](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-6-1367)

1. Введение

Актуальность достоверной оценки состояния популяций промысловых гидробионтов обусловлена растущим антропогенным воздействием и необходимостью обеспечения устойчивого воспроизводства биоресурсов. Особую значимость эта задача приобретает в отношении озера Байкал – Объекта Всемирного Наследия, где требуется сбалансированный подход между сохранением уникальной экосистемы и социально-экономическими потребностями прибрежных регионов, такими как развитие рыбохозяйственной деятельности и повышение занятости населения (Аношко и др., 2020; Суходолов и др., 2020; Sukhodolov et al., 2023).

Исследования показывают, что популяция байкальского омуля, ключевого промыслового вида, на протяжении десятилетий испытывает

значительные колебания запасов. После введения запрета на вылов в 1969 г. и последующей его отмены, уловы стабилизировались на уровне 2–3 тыс. тонн. Очередное снижение уловов последовало после 2003 года (Соколов и Петерфельд, 2011), которое было спрогнозировано на основе данных тралово-акустической съемки и анализа возрастной структуры нагульного стада (Мельник и др., 2009). Последующий рост уловов в 2009–2013 гг. и падение до 0,6 тыс. тонн в 2016 году, в официальных материалах связывалась с изменением путей миграций и сокращением запасов.

В последнее десятилетие перед запретом 2017 г. для расчётов общих допустимых уловов (ОДУ) применялся виртуально-популяционный анализ (ВПА). Однако отсутствие достоверной промысловой статистики и её полное отсутствие после введения запрета на промышленный лов делают

*Автор для переписки. Адрес e-mail: [mmsoft@hlserv.lin.irk.ru](mailto:mmmsoft@hlserv.lin.irk.ru) (М.М. Макаров)

Поступила: 10 ноября 2025;

Принята после доработки: 18 декабря 2025;

Опубликована online: 25 декабря 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



традиционные биостатистические методы малопригодными для современных условий (Дегтев, 2002). В качестве альтернативы с 2020 года проводятся гидроакустические съёмки, которые с 2024 года охватывают всю акваторию озера (Булатов и др., 2024), что критически важно для учёта омуля, обитающего на глубинах до 350 метров.

В связи с переходом на новые методы мониторинга и необходимостью формирования надёжных прогнозов, оценка мгновенного коэффициента естественной смертности (МКЕС), определяющего динамику численности, возрастную структуру и продуктивность популяции (Beverton and Holt, 1957; Никольский, 1966), становится ключевой задачей. Несмотря на обширный арсенал методов, основанных на анализе возрастной структуры и инвариантах жизненного цикла (Pauly, 1980; Jensen, 1996; Шибаев, 2015; 2023), их применимость к конкретным популяциям с уникальными условиями обитания требует отдельного обоснования.

У байкальского омуля выделяют пелагическую, прибрежную и придонно-глубоководную морфо-экологические группы (МЭГ). Основу Селенгинской популяции составляет пелагическая МЭГ, которая характеризуется экстремально высоким уровнем посленерестовой смертности (превышающим 90%), обусловленным протяжёнными нерестовыми миграциями (до 580 км) (Базов и др., 2022; 2024), а также эффективным освоением запасы мезозоопланктона в пелагиали озера в период его массового развития. В отличие от других МЭГ пелагическая в массе заходит на нерест только в одну нерестовую реку Селенгу и является основным компонентом запаса в южно и средней частях озера, что делает её оптимальным объектом для исследования.

Цель работы – провести сравнительный анализ существующих оценок МКЕС для байкальского омуля и оценить возможность применения теоретических моделей на основе инвариантов жизненного цикла для последующего использования в прогнозах запаса.

2. Материалы и методы

В основу работы легли литературные и собственные материалы авторов. Теоретической основой для оценки смертности послужило фундаментальное уравнение Ф.И. Баранова, описывающее экспоненциальное снижение численности когорты во времени: $N_t = N_0 e^{-Mt}$, где N_t – численность рыб

в возрасте t , N_0 – начальная численность, а M – мгновенный коэффициент естественной смертности (Шибаев, 2015).

Для параметризации моделей использовались данные по росту байкальского омуля. Рост описывался уравнением ограниченного экспоненциального роста Берталанфи: $L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$, где L_t – длина особи в возрасте t , L_∞ – асимптотическая длина, то есть теоретическая максимальная длина особи в данной популяции, K – коэффициент роста, t_0 – теоретический возраст при нулевой длине. Коэффициент уравнения были рассчитаны на основе анализа пиков численности по длине для первых четырёх возрастных классов (Anoshko et al., 2024), а также путём обобщения литературных данных (Смирнов и Шумилов, 1974; Волерман и Конторин, 1983) и материалов, обосновывающих общие допустимые уловы, по зависимости длины от возраста, определяемого по чешуе (Материалы..., 2017; 2023; 2024).

Структура нерестового стада оценивалась по среднемноголетнему возрастному составу Селенгинской популяции (Базов и Базова, 2016). Соотношение между стандартной длиной (SL) и расчётными коэффициентами M взято из официальных материалов ОДУ за 2016, 2023 и 2025 годы.

Учитывая значительное разнообразие косвенных методов оценки M , основанных на доступных биологических параметрах (Тюрин, 1972; Рихтер и Ефанов, 1977; Pauly, 1980; Зыков и Слепокуров, 1982; Jensen, 1996) и приводящих к вариативным результатам, на первом этапе анализа были применены наиболее простые и теоретически обоснованные формулы. В качестве базового подхода использованы соотношения, предложенные Jensen на основе инвариантов жизненного цикла Бевертона–Холта.: Данные формулы позволяют получить усреднённые оценки МКЕС через константы C_1 и C_2 , где $Mt_m = C_1$ и $M/K \approx C_2$:

$M = 1,65/t_m$, где t_m – средний возраст достижения половой зрелости и

$M/K \approx 1,5$, где K – коэффициент роста фон Берталанфи (Jensen, 1996).

3. Результаты

Нами были рассчитаны параметры уравнения Берталанфи на основе собственных данных, полученных по пикам численности стандартной длины омуля для первых четырёх возрастных классов (Anoshko et al., 2024) (Таблица 1).

Таблица 1. Коэффициенты уравнения Берталанфи для байкальского омуля

Коэффициенты уравнения	Источник данных						
	Наши данные	Смирнов, 1974	Волерман, 1983	ОДУ, 2008	ОДУ, 2017 (2001-2010)	ОДУ, 2017 (2011-2016)	Среднее
L_∞	52	52	76	37	45	47	51
K	0,125	0,120	0,044	0,180	0,130	0,130	0,122
t_0	-1,25	-1,30	-2,90	-1,30	-1,68	-1,15	-1,60

Расчёты по нашим данным, основанным на анализе четырёх возрастных классов (1–4 года), дали удовлетворительные результаты, близкие к средним значениям параметров, обобщённым из различных литературных источников. В соответствии с формулой (Jensen, 1996), связывающей МКЕС с ростом $\bar{M} = 1,5K$, получено значение $\bar{M} = 0,19 \text{ год}^{-1}$.

Байкальский омуль, как и большинство сиговых, является осеннерестующим видом. Среднемноголетний возраст нерестового стада Селенгинской популяции варьирует от 5+ до 13+ лет (Базов и Базова, 2016) (Рис. 1). В качестве возраста достижения половой зрелости t_m нами принято среднее значение — 8,8 лет, что обусловлено преобладанием в нерестовом стаде впервые созревающих особей; повторннерестующие встречаются единично. Расчёт по второй формуле (Jensen, 1996) $\bar{M} = 1,65/t_m$ даёт совпадающее значение $\bar{M} = 0,19 \text{ год}^{-1}$.

С учётом поправки на высокую нерестовую смертность, учитывая, что доля нерестового стада от численности популяции составляет $\sim 3,8\%$ (Майстренко и Майстренко, 2006) значения МКЕС были откорректированы (Таблица 2). Полученные данные противоречат распространённому представлению о минимальных значениях естественной смертности у сиговых рыб в период полового созревания.

4. Обсуждение

В основе анализа причин смертности рыб согласно взглядам Г.В. Никольского (1966) выделяются следующие: 1) смертность от старости, включ

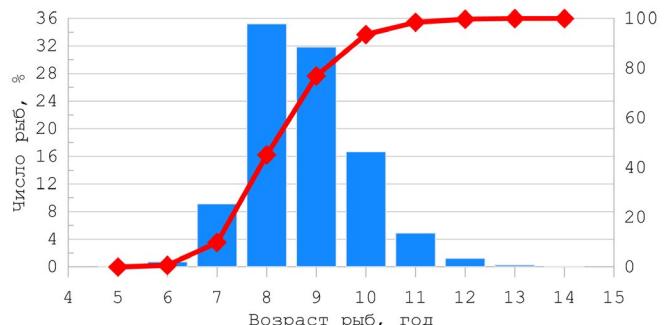


Рис.1. Возрастной состав (а) и кумулятивная кривая (б) нерестового стада селенгинской популяции байкальского омуля по среднемноголетним данным.

чая посленерестовую; 2) гибель под воздействием абиотических условий среды; 3) смертность от хищников, паразитов и болезней; 4) гибель из-за нарушения обеспеченности пищей; 5) смертность в результате промысла (вылова). Первые четыре, как правило, обусловлены естественными причинами.

Численность поколений байкальского омуля лимитируется преимущественно приемной емкостью прибрежно-соровой зоны, площадь которой составляет менее 10% акватории озера.

4.1. Факторы естественной смертности и их возрастная специфика

Хищничество является ведущим фактором смертности на ранних этапах онтогенеза. Основной пресс хищников (окунь, плотва, елец, ротан, прибрежные виды керчаковых) испытывает молодь первого года жизни в прибрежно-соровой зоне. После миграции во второй половине лета в глубоководную часть озера молодь выходит из зоны обитания этих

Таблица 2. МКЕС (M , год $^{-1}$) байкальского омуля

Возраст, год	Наши данные	ОДУ, 2017	ОДУ, 2023	ОДУ, 2025*
1	0.18	0.50**	0.50**	2.04**
2	0.18	0.40	0.40	1.20
3	0.18	0.30	0.30	0.87
4	0.18	0.24	0.24	0.67
5	0.18	0.21	0.21	0.54
6	0.18	0.21	0.21	0.45
7	0.22	0.22	0.47	0.34
8	0.36	0.25	0.73	0.26
9	0.34	0.29	0.82	0.17
10	0.26	0.33	0.91	0.21
11	0.20	0.4	0.95	0.24
12	0.18	0.53	1	
13	0.18			
14	0.18			
$\sum M$	3.02	3.88	6.74	7.00
Доля выживших в поколении $\exp(-\sum M) \cdot 100\%$	4.9	2.07	0.12	0.09

Примечание:

* - значения пересчитанные из коэффициентов действительной смертности $\varphi = 1 - e^{-M}$ (Табл. 1.7 ОДУ (2025));

** - значения, рассчитанные на основании экстраполяции регрессионных моделей зависимости МКЕС от возраста с использованием полиномов.

видов. Для старших возрастных групп смертность от хищников (рыбоядные рыбы, байкальская нерпа) незначительна и, как правило, жертвой становятся больные или ослабленные особи.

Кормовая база для взрослых особей стабильна и не является лимитирующим фактором. Биомасса зоопланктона в пелагиали может обеспечить значительное увеличение запасов байкальского омуля, особенно с учётом того, что молодь массовых пелагических керчаковых рыб *Cottidae*, чья биомасса составляет до 80% от общей ихтиомассы озера, входит в рацион омуля.

Абиотические факторы, такие как заморные явления, для основной акватории Байкала не характерны из-за стабильного гидрохимического режима. Их роль может возрастать локально, например, для молоди, изолированной в пойменных водоёмах в период ската или, в последующем, в местах выхода природных газов (Granin et al., 2010).

Заболевания и паразитарные инвазии в условиях Байкала имеют относительно стабильный уровень. Существенных изменений в интенсивности этих факторов в зависимости от возраста рыб не выявлено.

4.2. Структура нерестового стада и уровень нерестовой смертности

Возрастная структура нерестового стада формируется в процессе постепенного созревания рыб. Достоверных гипотез о том, чем обусловлена вероятность созревания байкальского омуля в определенном возрасте нет. Нагульное стадо в значительной степени сформировано неполовозрелыми рыбами, тогда как, готовые к нересту особи составляют около 3,8% (Майстренко и Майстренко, 2006). По данным за 1982–2004 гг., численность нерестового стада оценивалась всего в 1,5–2,0 % от общей численности запаса (Соколов и Петерфельд, 2011). По среднемноголетним данным (Базов и Базова, 2016) его основу представляют особи в возрасте 8 + - 9 + лет (Рис. 1)

Нерестовая смертность. Нерест происходит в притоках, причём для селенгинской популяции ключевым является русло реки Селенга. Посленерестовая смертность у этой популяции превышает 90%. Протяжённые миграции приводят к глубокому истощению производителей. Большинство особей не способны к восстановлению и погибают, а выжившие в состояние «репродуктивной смерти» переходят к стадии «дожития». Такие крупные особи (более 1 кг) с гонадами на ранних стадиях развития (II–III) могут встречаться в уловах, но не входят в состав нерестового стада, который представлен рыбами длиной 28–41 см и массой до 900 г (Базов и Базова, 2016).

4.3. Смертность от старости и концепция максимального возраста

Смерть от старости — видоспецифичный, генетически обусловленный адаптивный процесс, при котором вероятность гибели особи стремится к

100% по достижении предельного возраста. С биологической точки зрения гибель старых, утративших репродуктивную функцию особей освобождает ресурсы для следующих поколений.

Классические уравнения роста Берталанфи и смертности Ф.И. Баранова не содержат явного ограничения по возрасту. В связи с чем, Pauly (1980) было предложено определять максимальный возраст жизни T рыбы как возраст, при котором длина рыбы составляет 95% от асимптотической длины L_∞ :

$$T = t_0 - \ln(1 - 0,95)/K.$$

Для байкальского омуля, согласно рассчитанным параметрам роста (Таблица 1), $T \approx 23$ года. Аналогичный подход был применён для численности (Шибаев, 2015). Если принять, что к возрасту T выживает около 1% поколения, то средний коэффициент смертности \bar{M} за период от 1 года до T может быть оценён как:

$$\bar{M} = -\ln(0,01)/(T - 1).$$

Именно максимальный возраст, по нашему мнению, определяет значение $M_{\text{ср}}$ при его ограничении численностью поколения в 1 %. Если уровень смертности значительно меняется в течение жизни то $\sum M \approx \ln(0,01)$. Соотношение между M и K можно считать следствием фундаментальных экологических связей между параметрами жизненного цикла (Jensen, 1996) только через призму максимального возраста. Таким образом, соотношение $M = 1,5K$ является следствием того, что $\bar{M}/K \approx \ln(0,01)/\ln(0,05)$. Следует отметить, что возраст достижения половой зрелости t_m , рассчитанный по формуле (Jensen, 1996) $t_m = \ln(3)/K \approx 8,8$ года, совпадает со среднемноголетним значением возрастного состава нерестового стада. Следует отметить, что в первые годы жизни смертность от хищников напрямую зависит от размеров рыб, а на терминальных стадиях жизни вероятность смерти от старости повышается с возрастом.

Таким образом, для байкальского омуля значительные изменения МКЕС на протяжении жизни, с экологической точки зрения, не имеют достаточных оснований. Исключение составляет рост смертности в период нереста. Учитывая, что особи старше 13 лет практически не участвуют в воспроизводстве, а доля доживающих до теоретического предела 23 лет ничтожна, включение специальных оценок смертности от старости в популяционные модели для данного вида нецелесообразно.

4.4. Сравнительный анализ популяционных показателей на основе альтернативных оценок M

Для оценки практических последствий применения различных значений МКЕС была смоделирована динамика условного поколения при начальном пополнении в 9 млн экз., рассчитанном по зависимостям, представленным в материалах ОДУ (Материалы..., 2024).

В том случае, когда соблюдаются условия стабилизации, уравнение Баранова опишет не только

динамику численности одного поколения (Рис. 2) (кривую выживания), но и возрастную структуру стабильной популяции (кривую населения) (Шибаев, 2015).

Кривые изменения биомассы (Рис. 3) поколений более наглядно демонстрируют результаты выбора альтернативных оценок M . Не менее информативными являются популяционные показатели (Таблица 3). Корректировка коэффициентов смертности приводит к их значительным изменениям. При одинаковых показателях пополнения использование разных оценок МКЕС приводит к разнице численности в 2 раза, а биомассы в 3 раза.

Полученные нами теоретические оценки МКЕС дают популяционные показатели, более соглашающиеся с историческими данными о промысле. Например, в период 1938–1944 гг. в Селенгинском районе вылов достигал 3,8–5,7 тыс. т без катастрофических последствий для запаса. Высокие оценки МКЕС, используемые в последних материалах ОДУ, приводят к нереалистично низким показателям биомассы, которые требуют дополнительного экологического обоснования.

Важным ограничением является то, что при наших оценках МКЕС доля нерестового стада не может превышать 11% от численности популяции, иначе нерестовая смертность превысит численность особей в соответствующих возрастных группах.

4.5. Учёт пространственной структуры популяции

Прямая оценка МКЕС по возрастной структуре уловов на Селенгинском мелководье затруднена из-за миграций части особей в глубоководные котловины Байкала. Исследования 2003 г. показали, что на глубоководной акватории может концентрироваться до 40% биомассы омуля (Melnik et al., 2007). Следовательно, динамика размерно-возрастного состава в прибрежной зоне определяется не только смертностью M , но и коэффициентом миграции I , что необходимо учитывать в будущих моделях (Anoshko et al., 2023).

5. Заключение

Рациональное управление водными биоресурсами, включая популяцию байкальского омуля, должно основываться на комплексном экологиче-

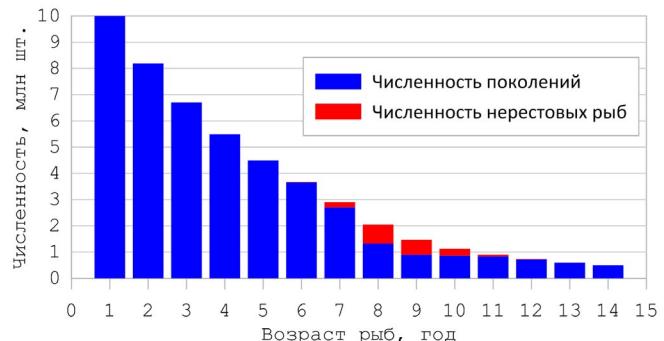


Рис.2. Изменение численности поколения, рассчитанной на основании МКЕС (наши данные) исходя из пополнения 10 млн шт.

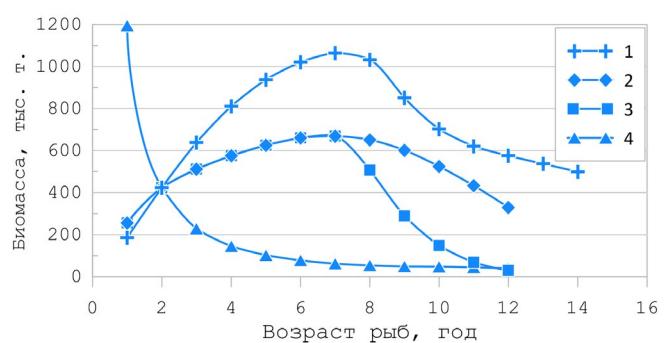


Рис.3. Изменение биомассы поколения, рассчитанной на основании M (1-наши данные; 2 – ОДУ 2016; 3 – ОДУ 2023; 4 – ОДУ, 2025) и средней навески в возрастном классе, исходя из пополнения 10 млн шт.

ском и социально-экономическом анализе. Особую важность это приобретает для районов озера Байкал, где рыбное хозяйство ключевым источником занятости. Результаты моделирования (Аношко и др., 2020) показывают, что при низком уровне пополнения введение запретов на промышленный и любительский лов мало эффективно для восстановления промысловых запасов. Точная оценка МКЕС является центральной задачей рыбохозяйственных исследований, определяющей качество прогнозов динамики численности и допустимых уловов. Анализ последних материалов ОДУ (Материалы..., 2023; 2024) выявил значительные расхождения в значениях МКЕС для рыб разного возраста, которые при равном пополнении приводят к трёхкратному расхождению в расчётной биомассе популяции. Это свидетельствует о высокой неопределённости современных оценок и необходимости пересмотра подходов их оценки.

Таблица 3. Сравнение ключевых популяционных показателей, рассчитанных на основе различных оценок МКЕС

Расчетные показатели	Наши данные	ОДУ, 2017	ОДУ, 2023	ОДУ, 2025
Численность популяции, млн. шт.*	57.3	48.9	45.7	83.7
Биомасса популяции, тыс. тонн*	10.3	6.3	4.8	2.5
Средняя масса особи (\bar{W}), г	180	129	105	30
Численность нерестового стада, млн. шт. **	2.2	1.9	1.7	0.6
Доля биомассы нерестового стада, %**	8.2	10.5	13.2	7.9

Примечание: * - расчет на пополнение в 9 млн экз. в возрасте 2 лет.

** - расчет на 3.8 % численности нерестового стада от численности популяции

Ключевым фактором динамики численности поколений для Селенгинской популяции омуля является высокая посленерестовая смертность, превышающая 90%. Экстремальное истощение производителей в ходе протяжённых нерестовой миграций является основой причиной гибели полновозрелых рыб без учета вылова и главной причиной низкой доли нерестового стада. Учёт этого фактора — обязательное условие корректного моделирования прогнозов изменения запасов. С экологической точки зрения, значительные колебания МКЕС на протяжении жизни байкальского омуля не обоснованы. Основной пресс хищников реализуется в прибрежной зоне в первые месяцы жизни. Отсутствие хищников и ограничений по кормовой базе для старших особей обуславливает стабильный уровень смертности. Это подтверждает целесообразность использования теоретических оценок M , основанных на инвариантах жизненного цикла в качестве ориентиров. Применение концепции максимального возраста T и допущения о выживании $\sim 1\%$ поколения к этому возрасту, позволяет получить теоретическое среднее значение \bar{M} , соответствующее соотношению $M/K \approx 1,5$ (Jensen, 1996). Теоретический средний возраст полового созревания ($t_m \approx 8,8$ года) совпадает со среднемноголетними фактическими оценками возрастного состава нерестового стада. Применение теоретических оценок МКЕС даёт более реалистичные и, не противоречащие историческим данным промысла, прогнозам динамики популяции, чем необосновано высокие значения, представленные в материалах ОДУ. Основная сложность прямых оценок возрастного состава популяций байкальского омуля является пространственная неоднородность популяции. Расчёт МКЕС по возрастной структуре уловов с Селенгинского мелководья не может быть корректирован без учёта коэффициента миграции I , так как до 40% биомассы может накапливаться в глубоководных районах озера.

Таким образом, применимость любого теоретического метода оценки МКЕС напрямую зависит от его связи с максимальным возрастом. Оценки на базе динамики возрастной структуры должны учитывать пространственное распределение и миграции особей разного возраста. Критерием достоверности оценок МКЕС должна служить их согласованность с ключевыми популяционными показателями: биомассой, продукцией, численностью нерестового стада и исторической динамикой вылова.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках проекта № 0279-2022-0004 (в Единой государственной информационной системе учёта научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения, регистрационный № 122012600083-9).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Аношко П.Н., Макаров М.М., Зоркальцев В.И. и др. 2020. Ограничение на вылов байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) и вероятные экологические последствия. Юг России: экология, развитие 15(3): 132–143. DOI: [10.18470/1992-1098-2020-3-132-143](https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-3-132-143)

Базов А.В., Базова Н.В. 2016. Селенгинская популяция байкальского омуля: прошлое, настоящее, будущее. Улан-Удэ: Бурятский научный центр.

Базов А.В., Базовы Н.В., Фролова Н.Л. 2022. Исследования влияния расхода воды на протяжённость нерестовой миграции байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Coregonidae) в реке Селенге на базе многолетних данных. Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология 41: 66–84. DOI: [10.26516/2073-3372.2022.41.66](https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.41.66)

Базов А.В., Базовы Н.В., Фролова Н.Л. 2024. Протяжённость нерестовой миграции Байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Salmonidae: Coregoninae) в реке Селенга (бассейн озера Байкал). Вопросы ихтиологии 64(3): 294–311. DOI: [10.31857/S0042875224030044](https://doi.org/10.31857/S0042875224030044)

Булатов О.А., Гончаров С.М., Попов С.Б. и др. 2024. Состояние запасов омуля *Coregonus migratorius* озера Байкал и прогноз до 2030 года. Рыбное хозяйство 5: 74–86. DOI: [10.36038/0131-6184-2024-5-74-86](https://doi.org/10.36038/0131-6184-2024-5-74-86)

Волерман И.Б., Конторин В.В. 1983. Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале. Новосибирск: Наука.

Дегтев А.И. 2002. Результаты гидроакустических исследований, по количественной оценке, рыбных ресурсов озера Байкал с использованием комплекса АСКОР-2. В: Второй международный симпозиум «Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов великих и больших озер мира», С. 3–6.

Зыков Л.А., Слепокуров В.А. 1982. Уравнение для оценки естественной смертности рыб (на примере оз. Ендыры). Рыбное хозяйство 3: 36–37.

Мельник Н.Г., Смирнова-Залуми Н.С., Смирнов В.В. и др. 2009. Гидроакустический учет ресурсов байкальского омуля. Новосибирск.

Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками) на 2018 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду) (для общественных слушаний). 2017. URL: <http://ольхонский-район.рф/tinybrowser/files/novosti/odu-na-2018-god-dlya-obschestvennyhslushaniy.pdf> (дата обращения: 19.12.2025)

Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками) на 2024 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду) (для общественных слушаний). 2023. URL: http://baikal.vniro.ru/images/байкал_оду_2024_для_ос.pdf (дата обращения: 19.12.2025).

Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками) на 2025г. (с оценкой воздействия на окружающую среду) (для общественных слушаний). 2024. URL: http://baikal.vniro.ru/images/байкал_оду_2024_для_ос.pdf (дата обращения: 29.09.2023).

Майстренко С.Г., Майстренко М.А. 2006. Биология и структурные особенности искусственно воспроизведенного стада посольского омуля. Рыбное хозяйство 5: 94–99.

Никольский Г.В. 1966. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. Москва: Наука.

Рихтер В.А., Ефанов В.Н. 1977. Об одном из подходов к оценке естественной смертности рыбных популяций. Труды АтлантНИРО LXXIII: 77–85.

Соколов А.В., Петерфельд В.А. 2011. Методические аспекты рыбохозяйственного мониторинга состояния запасов омуля озера Байкал. Известия КТГУ 22: 182–189.

Суходолов А.П., Федотов А.П., Макаров М.М. и др. 2020. Перспективы рыбохозяйственного использования Маломорского рыбопромыслового района: экономическая оценка и обоснование. Известия байкальского государственного университета 30(2): 233–244. DOI: [10.17150/2500-2759.2020.30\(2\).233-244](https://doi.org/10.17150/2500-2759.2020.30(2).233-244)

Смирнов В.В., Шумилов И.П. 1974. Омули Байкала. Новосибирск: Наука.

Тюрик П.В. 1972. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства. Изв. ГосНИОРХ 71: 71–128.

Шибаев С.В. 2015. Формальная теория жизни рыб Ф.И. Баранова и её значение в развитии рыбохозяйственной науки. Труды ВНИРО 157: 127–142.

Шибаев С.В. 2023. К вопросу об адекватности использования параметров уравнения Берталанфи для оценки естественной смертности рыб. Труды Зоологического института РАН 327(3): 490–495. DOI: [10.31610/trudyzin/2023.327.3.490](https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.3.490)

Anoshko P.N., Dzyuba E.V., Khanaev I.V. et al. 2024. Hydroacoustic studies of the structure of the Baikal omul feeding stock in the Selenga shallows of Lake Baikal. Limnology and Freshwater Biology 5: 1302–1317. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302)

Anoshko P.N., Dzyuba E.V., Kucher K.M. et al. 2023. Acoustic-trawl studies of the *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) in the Selenga shallow water zone of Lake Baikal. Limnology and Freshwater Biology 4: 126–136. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-4-126](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-4-126)

Beverton R.J.H., Holt S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fisheries Investigations 19: 1–533.

Granin N.G., Makarov M.M., Kucher K.M. et al. 2010. Gas seeps in Lake Baikal-detection, distribution, and implications for water column mixing. Geo-marine letters 30(3-4): 399–409.

Jensen A. 1996. Beverton and Holt Life History Invariants Result from Optimal Trade-Off of Reproduction and Survival. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 820–822.

Melnik N.G., Degtyarev V.A., Dzyuba E.V. et al. 2007. Distribution of Baikal omul (*Coregonus autumnalis migratorius*) during the 2003 acoustic survey. Advances in Limnology 60: 231–236.

Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. Journal of the International Council for the Exploration of the Sea 39(2): 175–192.

Sukhodolov A., Anoshko P., Sukhodolov Ya. et al. 2023. Fishing industry in the Irkutsk Region: resource potential, development, current situation. Ural Environmental Science Forum “Sustainable Development of Industrial Region” (UESF-2023) 389(3028): 1–17. DOI: [10.1051/e3sconf/202338903028](https://doi.org/10.1051/e3sconf/202338903028)