ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2010, том 50, № 4, с. 515–525

УДК 597.554.3.574.34

ДИНАМИКА СТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (CYPRINIDAE) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЗА ПЕРИОД 1954–2007 гг.

© 2010 г. Ю. В. Герасимов*, С. Ю. Бражник, А. С. Стрельников***

** Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок Ярославской области*

*** Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва*

** E-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 19.11.2008 г.;
переработанный вариант – 13.01.2010 г.

Обобщены данные по возрастной, размерной и половой структуре популяции леща *Abramis brama*, а также по его линейному и весовому росту, собранные в Рыбинском водохранилище за период с 1954 по 2007 г. Анализ динамики этих показателей выявил, что в последние годы высокая интенсивность промысла не только отражается на величине запасов, но и обуславливает изменения структурных показателей популяции леща. В настоящее время в промысловом стаде леща доминируют особи младших возрастов; доля особей старше 10 лет, составлявших ранее основную часть уловов, сейчас не превышает 10–15%, в результате чего довольно существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей в уловах. Наблюдавшееся ранее соотношение полов, близкое к 1 : 1, изменилось в сторону существенного преобладания самцов. Уменьшился возраст первого нереста производителей и средний возраст впервые нерестующих рыб. Все эти изменения свидетельствуют о том, что промысловая нагрузка превышает адаптационные возможности популяции леща.

Ключевые слова: лещ, промысел, ихтиомасса, возрастная структура, размерный состав, соотношение полов, возраст созревания, линейно-весовой рост.

Промысел рыб на Верхней Волге до её зарегулирования в основном базировался на запасах леща *Abramis brama* и плотвы *Rutilus rutilus* (63.6% общего улова). До образования Рыбинского водохранилища лещ имел промысловое значение в реках Молога, Шексна и Волга, составляя до 40% в уловах (Кулемин, 1944). После строительства Рыбинского водохранилища суммарная ихтиомасса увеличилась в 3–4 раза (Поддубный, 1987). В первую очередь, это стало следствием увеличения численности фитофильных карповых рыб (Cyprinidae).

Формирование стад леща в водохранилище началось сразу после зарегулирования стока рек. Первые урожайные поколения появились в 1942 и 1946 г. (Васильев, 1955; Остроумов, 1955). К 1947 г. в водоёме уже имелась довольно многочисленная популяция леща, и вылов его составил 440 т, или 17.6% общего вылова всех видов. Характерной особенностью распределения взрослых особей вида была приуроченность их основных скоплений к средним и эстуарным участкам речных плёсов (Поддубный, 1963а, 1971).

В начале 1950-х гг. после пополнения взрослой части популяции особями урожайных поколений 1942 и 1946 г. общая картина распределения леща в водоёме резко изменилась. Образовались значительные скопления леща в озёрном плёсе водохранилища, приуроченные к старым руслам рек в местах с развитой поймой, или там, где старые русла имели изгибы или принимали притоки. По сравнению со второй половиной 1940-х гг. площадь распространения леща увеличилась почти вдвое. В это время распределение и соотношение видов рыб в водохранилище уже соответствовали современным, и с 1954 г. (в этом году был зарегистрирован максимальный для водохранилища улов – 4303.8 т) началось интенсивное освоение запасов основных промысловых видов рыб. С этого времени динамика численности рыб и их популяционные показатели определялись совместным действием естественных и антропогенных факторов – изменением общей продуктивности водохранилища и развитием промысла. Значительная роль леща в экосистеме Рыбинского водохранилища и в промысле обусловливает научный и практический интерес к изменениям, происходящим в его популяции под воздействием указанных факторов.

Цель данной работы – анализ динамики популяционных показателей леща Рыбинского водохранилища за период с 1954 по 2007 гг.

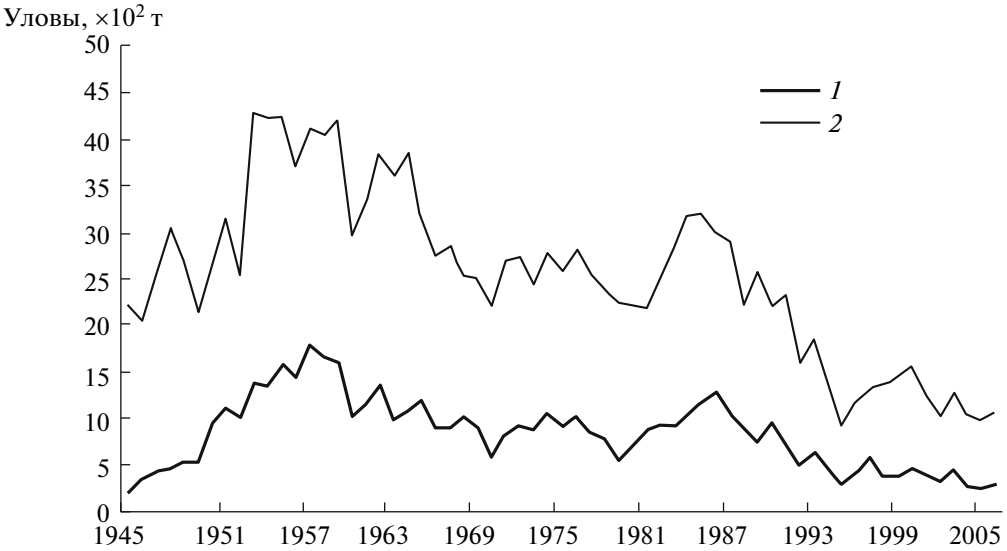

Рис. 1. Динамика промысловых уловов леща *Abramis brama* (*1*) и общих промысловых уловов (*2*) в Рыбинском водохранилище за период 1945–2007 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на многолетних материалах (1954–2007 гг.) лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН, включающих данные биологического анализа (более 45 тыс. экз.) и массовых промеров леща (более 15 тыс. экз.) из исследовательских траловых уловов. Для характеристики состояния запасов леща Рыбинского водохранилища использовали показатель улова исследовательского трала (пересчитанный на час траления), а также архивные данные промысловой статистики ИБВВ РАН и Управления "Верхневолжрыбвод" по уловам леща за 1954–2007 гг.

Сбор материала из экспериментальных траловых уловов проводили во время ежегодных осенних учётных рейсов на 17–25 стандартных траловых станциях. Траловую съёмку выполняли с использованием разноглубинного трала с горизонтальным раскрытием 18 м, вертикальным – 2.5 м, размер ячеи в кутке – 20 мм. Основные параметры трала оставались неизменными на протяжении всего периода наблюдений. Каждое траление проводилось в течение 30 мин; общая протяжённость тралений за одну съёмку составляла около 75 км.

Основным недостатком траловой съёмки была и остаётся невозможность проведения тралений почти на 60% площади дна водохранилища в связи с наличием остатков затопленных лесов, не вырубленных при затоплении водохранилища. Даже на современном этапе они представляют собой местообитания, активно используемые рыбами, но практически недоступные промыслу. Все траловые станции расположены на руслах затопленных водохранилищем рек Молога, Шексна и Волга.

С 1980 г. при проведении тралений параллельно применяли гидроакустическую технику, с помощью которой определение обилия рыб стало возможным практически по всей акватории водохранилища, в том числе и на участках, недоступных для тралового лова. Гидроакустические съёмки выполняли в соответствии с инструкцией по их проведению (Юданов и др., 1984) и рекомендациями по обработке данных (Юданов, 1967).

Сбор и обработку первичного материала проводили в соответствии с общепринятыми методиками (Чугунова, 1959, Правдин, 1966). Длину рыб измеряли от конца рыла до заднего края средних лучей хвостового плавника (по Смитту). Возраст определяли по чешуе.

При статистической обработке данных использовали методы дисперсионного, корреляционного (по Спирмену) и регрессионного анализа (Урбах, 1964). Значения коэффициентов корреляции и регрессии приведены только для достоверных связей ($p < 0.05$). В таблицах и на рисунках указаны значения доверительных интервалов для уровня значимости 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика уловов. Более чем за 60 лет эксплуатации Рыбинского водохранилища общий официальный вылов рыбы колебался в значительных пределах (рис. 1). В период с 1945 г. до начала 1990-х гг. эту динамику во многом определяли естественные причины, характерные для крупных искусственных водоёмов на стадии формиро-

вания их биотической структуры. Так, биотический режим Рыбинского водохранилища формировался в соответствии с известными схемами (Баранов, 1961; Balon, 1974 – цит. по: Изменение структуры ..., 1982), пройдя несколько фаз: 1 – вспышки общей продуктивности, 2 – трофической депрессии, 3 – постепенного повышения продуктивности (по: Balon, 1974: фазе постепенного повышения продуктивности предшествует фаза стабилизации). В большинстве водохранилищ фаза вспышки общей продуктивности длилась от 5 до 20 лет и по мере истощения органического вещества в залитых почвах переходила в фазу трофической депрессии, когда количественные показатели развития гидробионтов снижались в 5–10 раз (Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубный, 1963б; Dussart et al., 1972; Keith, 1975; Nelson et al., 1978; Изменение структуры ..., 1982; Ривьер, Баканов, 1984; Решетников, 1994; Решетников, Шатуновский, 1997).

В период первой фазы – вспышки общей продуктивности – с 1954 по 1960 гг. в Рыбинском водохранилище наблюдались максимальные зарегистрированные промысловые уловы (до 4304 т/год) (рис. 1), при доле леща 32% общего улова. Максимальный промысловый вылов леща был зарегистрирован в 1958 г. – 1783.7 т или 43% общего улова.

Фаза трофической депрессии началась в середине 1960-х гг. Уменьшение биомассы планктона и бентоса происходило на фоне процесса формирования рельефа дна водохранилища, вследствие чего большинство мелководий превратились в песчаные пляжи (Курдин, 1976), зоны зарослей сократились до 1.3% площади водохранилища (Экзерцев, Довбня, 1974), что привело к ухудшению условий нереста фитофильных рыб. Эти процессы обусловили ухудшение условий обитания леща и в дальнейшем стали причиной постепенного снижения его уловов в 2.5 раза (рис. 1).

Наряду со снижением общей продуктивности, второй, и не менее важной, причиной сокращения запасов леща было воздействие промысла. Развитая промысловая база, сформировавшаяся на водохранилище в 1954–1960 гг., когда наблюдались максимальные уловы, продолжала воздействовать на снижающиеся в результате естественных причин запасы леща, значительно ускоряя и усугубляя этот процесс. За период с 1954 по 1981 гг. наблюдалось снижение числа рыбаков (в 5.8 раза), количества неводов (в 13.6 раз) и сетей (в 1.3 раза). Исследование связи промысловых уловов леща с этими показателями показало, что число рыбаков (коэффициент корреляции $r = 0.80$) и количество неводов ($r = 0.81$) имеют более сильную связь с промысловыми уловами леща, чем количество сетей ($r = 0.31$). Связь числа рыбаков ($r = 0.91$) и количества неводов ($r = 0.88$) с общими уловами рыб также сильнее, чем с количеством сетей ($r = 0.37$). Это объясняется тем, что снижение уловов вызывает изменения экономической обстановки, вследствие чего сокращается число рыбаков, что, в свою очередь, приводит к уменьшению количества неводов, обслуживание которых требует наличия больших бригад. Значительно медленнее уменьшается количество сетей, что объясняется желанием оставшихся рыбаков компенсировать снижение улова на одну сеть большим количеством сетей. Это подтверждается наличием отрицательной связи между числом рыбаков и количеством сетей на одного рыбака ($r = -0.72$) в исследуемый период. Если до 1967 г. на одного рыбака в среднем приходилось 19.2 сети, то в 1968–1980 гг. – уже 32.5.

Снижение запасов леща на фоне практически неизменного количества сетей привело к перелову. За период с 1954 по 1979 гг. средние промысловые уловы достоверно снизились (коэффициент регрессии $b = -0.78$): с 1390 ± 175 т в 1954–1964 гг. до 890 ± 85 т в 1967–1979 гг. (однофакторный дисперсионный анализ, $F = 35$, $p < 0.001$). Уменьшение средних уловов за час траления исследовательским тралом в эти же периоды (с 96 до 93 кг) было недостоверным ($F = 0.18$, $p = 0.85$). Однако при этом резко возросла амплитуда их колебаний – 95%-ный доверительный интервал для среднего улова увеличился в три раза: с ± 12 (60–119) до ±35 (25–167) кг. Подобные колебания уловов исследовательского трала в годы с низкой численностью леща, скорее всего, связаны с тем, что траления в водохранилище проводятся на ограниченной площади – в пределах затопленных русел рек. Плотность рыб на этих местообитаниях в значительной степени зависит от ряда внешних факторов, в первую очередь, от сезонных колебаний уровня воды и числа штормовых дней. В результате неблагоприятного воздействия волнения, которое усиливается при понижении уровня, рыбы с мелководных местообитаний уходят на более глубокие русловые участки. После окончания штормов начинается обратный процесс рассредоточения рыб по пойменным участкам (Герасимов, Поддубный, 1999). При низкой средней плотности рыб эти колебания становятся особенно заметными.

Снижение запасов и, соответственно, уловов привело к значительному сокращению промысловой базы и, как следствие, промысловой нагрузки, в том числе и на популяцию леща. В результате этого в 1970-е гг. и промысловые уловы, и уловы исследовательским тралом стабилизировались, но на более низком уровне, чем в 1954–1960 гг.

Фаза постепенного повышения трофического уровня в результате антропогенного эвтрофирования началась с 1970-х гг. (Ривьер, Баканов, 1984). Увеличилась площадь наиболее продуктивных серых илов, на которых биомасса кормовых

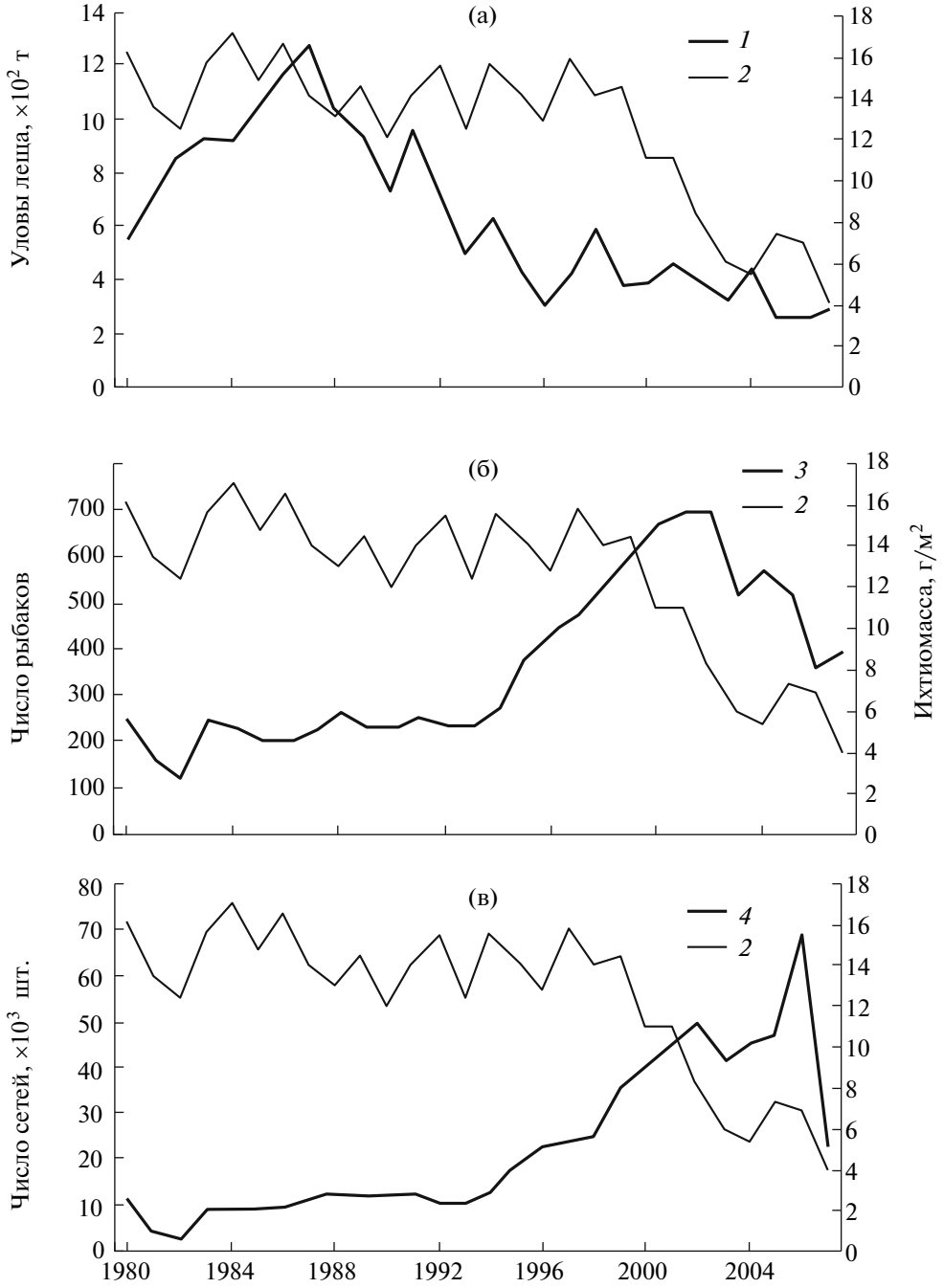

Рис. 2. Динамика показателей промысловой нагрузки и ихтиомассы (*2* – по данным гидроакустических съёмок) леща *Abramis brama* в Рыбинском водохранилище за период 1980–2007 гг.: а – промысловые уловы (*1*), б – число рыбаков (*3*), в – общее количество сетей (*4*).

организмов возросла в 5 раз по сравнению с начальным периодом существования водохранилища (Баканов, Митропольский, 1982), и все имеющиеся данные указывают, что начиная с середины 1970-х гг. наблюдается практически полное соответствие между пространственным распределением леща и распространением этих илов (Экологические факторы ..., 1993). Кроме того, в конце 1970-х – начале 1980-х гг. зарегистрировано самое низкое за исследуемый период число рыбаков и используемых ими сетей (рис. 2б, 2в). Сочетание этих факторов способствовало увеличению численности леща и последовавшему за этим в 1980-х гг. повышению его промысловых уловов до 970 ± 129 т.

Этот процесс продолжался до конца 1990-х гг. Однако в дальнейшем естественные причины, во

многом определявшие динамику численности популяции леща Рыбинского водохранилища в предшествующие годы, перестали быть столь очевидными. Несмотря на благоприятные условия для нагула (повышение продуктивности водохранилища) и нереста (увеличение площади нерестилищ) (Экологические проблемы ..., 2001), в середине 1990-х гг. началось сокращение запасов леща (уловы снизились до уровня 620 ± 155 т), обусловленное исключительно антропогенным фактором – интенсивным промыслом.

За период с 1980 по 2002 г. число рыбаков возросло до наблюдавшегося в середине 1950-х гг. при максимальной численности популяции леща (рис. 2б), а количество сетей превысило показатель тех лет в 4 раза (рис. 2в). Когда в 2003–2005 гг. из-за снижения уловов число рыбаков стало уменьшаться, количество сетей на одного рыбака возросло до уровня (100 сетей), не наблюдавшегося за всё время существования Рыбинского водохранилища. Увеличение количества сетей происходило на фоне сокращения уловов леща – как промысловых ($b = -0.76$), так и уловов за час траления исследовательским тралом ($b = -0.52$). В настоящее время уловы леща упали до самого низкого уровня за все время существования водохранилища – 325 ± 56 т.

Рассматривая динамику уловов леща Рыбинского водохранилища в целом за весь период 1954–2007 гг., можно констатировать, что тенденция их уменьшения наблюдается с 1954 г. Снижаются как промысловые уловы леща ($b = -0.39$), так и его уловы за час траления исследовательским тралом ($b = -0.62$). О том, что эти изменения обусловлены общими причинами, свидетельствует наличие достоверной связи между динамикой промысловых уловов леща с уловами за час траления исследовательским тралом ($r = 0.48$), а также между общими промысловыми уловами и промысловыми уловами леща ($r = 0.87$).

Динамика ихтиомассы. В конце 1970-х гг. в исследованиях стала активно применяться гидроакустическая техника (Пермитин, Половков, 1978; Поддубный и др., 1981). В отличие от траловой съёмки, которая могла осуществляться только на затопленных руслах рек и ложах озёр, гидроакустическая съёмка проводилась практически по всей акватории водохранилища, что позволило с большей точностью определять ихтиомассу рыб.

Эти исследования показали, что в период 1980–1990-х гг. ихтиомасса оставалась относительно стабильной ($b = -0.036$, $p = 0.52$) и составляла в среднем 14.2 ± 1.1 г/м^2 (рис. 2а). Процесс быстрого снижения ихтиомассы начался в 2000-е гг. ($b = -0.85$). В 2002 г. впервые за всё время существования водохранилища средний показатель ихтиомассы опустился ниже отметки 10 г/м^2, а в настоящее время составляет 4.5 ± 1.9 г/м^2. Достоверность этого процесса подтверждается наличием значимой корреляции ($r = 0.47$) между ихтиомассой и уловами исследовательским тралом в период 1980–2007 гг.

Ихтиомасса в период с 1980 по 1999 г. не была достоверно связана с промысловыми уловами леща ($r = -0.04$). Это обусловлено тем, что в последние 15 лет промысел на водохранилище имеет практически нерегулируемый характер и отличается чрезвычайно интенсивным нелегальным изъятием рыбы. В результате этого показатель официального вылова перестал отражать величины реальных уловов, которые в настоящее время существенно превышают официальные данные. Например, снижение промысловых уловов леща в начале 1990-х гг. не является следствием снижения численности леща, а обусловлено сокрытием промысловиками значительной части уловов (рис. 2а).

В то же время, наблюдается значимая отрицательная связь между ихтиомассой и числом рыбаков ($r = -0.50$), а также количеством промысловых сетей ($r = -0.70$) (рис. 2б, 2в). Это позволяет сделать заключение, что снижение численности леща до значений, минимальных за всю историю существования водохранилища, является следствием перелова, это подтверждается и появлением достоверной связи между ихтиомассой и промысловыми уловами в 2000-е гг. ($r = 0.47$), когда началось реальное снижение уловов, обусловленное снижением ихтиомассы.

Динамика среднего возраста и длины. Динамика показателей среднего возраста (рис. 3) и средней длины леща Рыбинского водохранилища из уловов исследовательского трала, как и динамика промысловых уловов (рис. 4), включает два сходных последовательных периода – 1954–1978 и 1979–2007 гг. Каждый период, в свою очередь, складывается из трёх этапов. Из приведённых в табл. 1 данных видно, что для первых этапов каждого периода (I и IV этапы) характерны большие уловы и высокие значения показателей среднего возраста и длины; для вторых (II и V) – снижение уловов и низкие значения обоих показателей; для третьих (III и VI) – низкие уловы и промежуточные значения показателей, а также значительные колебания исследуемых параметров, что отражается в расширении границ доверительного интервала.

Оценки среднего возраста леща на первом и втором этапах каждого периода достоверно различаются: на этапе I показатель выше, чем на этапе II (критерий Манна–Уитни – $U = 0.5$, $p < 0.01$), на этапе IV выше, чем на этапе V ($U = 22$, $p < 0.01$). Диапазон изменений показателя на третьем этапе каждого периода в значительной степени перекрывает разброс значений на первом и втором этапах, в связи с чем достоверные различия между

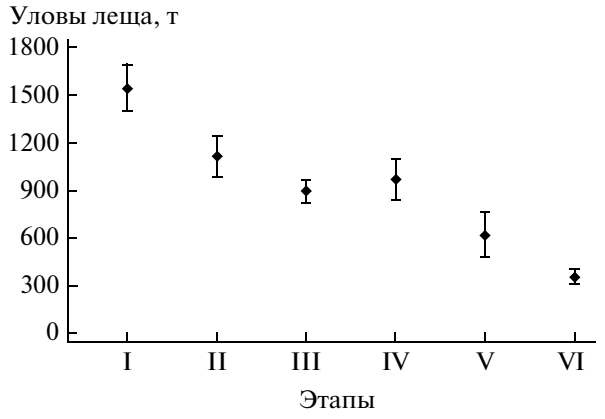

Рис. 3. Средние промысловые уловы леща *Abramis brama* в Рыбинском водохранилище на разных этапах: I – 1954–1957, II – 1958–1966, III – 1967–1978, IV – 1979–1986, V – 1987–1999, VI – 2000–2007 гг. Точками обозначены средние показатели, вертикальными линиями – доверительные интервалы для уровня значимости 0.05.

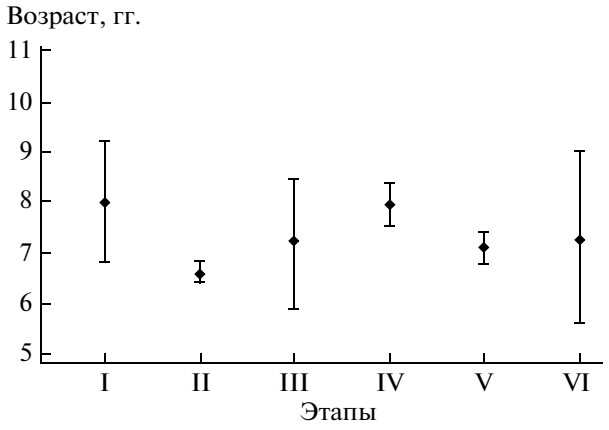

Рис. 4. Изменения среднего возраста леща *Abramis brama* Рыбинского водохранилища на разных этапах. Обозначения см. на рис. 3.

средними отсутствуют (табл. 1, рис. 4). Аналогичная картина наблюдается и в случае показателя средней длины: на первом этапе каждого периода значения показателя выше, чем на втором (в первом периоде критерий Колмогорова–Смирнова – $K–S = 1.44$, $p < 0{,}05$; во втором – $K–S = 1.4$, $p < 0.05$). На третьем этапе наблюдаются существенные колебания показателя, а его средняя достоверно не отличается от значений показателя на первых двух этапах.

Выделенные этапы каждого из периодов в динамике среднего возраста и размера леща совпадают по времени с этапами в динамике его промысловых уловов. Годы с высокими уловами характеризуются высокими значениями среднего возраста и размера. При низких уловах средний возраст и размер достоверно ниже. В период с 1954 по 1966 г. (этапы I и II) снижение среднего возраста ($b = -0.53$) и длины ($b = -0.54$) так же достоверно, как и снижение уловов ($b = -0.71$). На этапе III (1967–1978 гг.), когда уловы были самыми низкими за период с 1954 по 1978 г. (рис. 3), доля особей средних возрастов и размеров, прежде составлявших основу уловов (рис. 5а), в уловах исследовательского трала уже не превышала 15% (рис. 5б), что было обусловлено воздействием чрезмерной промысловой нагрузки. В облавливаемых скоплениях доминировали рыбы младших возрастных групп, имеющие непромысловые размеры. В это время в уловах из исследовательского трала и наблюдались значительные колебания средних показателей возраста и длины леща (рис. 4).

С повышением численности леща и, соответственно, его уловов в 1979–1986 гг., показатели среднего возраста и размера увеличились. Однако

Таблица 1. Промысловые уловы и показатели среднего возраста и длины леща *Abramis brama* из уловов исследовательского трала в период с 1954 по 2007 гг.

Этапы	Годы	Промысловые уловы, т/год	Возраст, гг.	Длина, мм	Характеристика показателей
			1954–1978 гг.		
I	1954–1957	1531 ± 177	8.0 ± 1.4	295 ± 26	Высокие значения
II	1958–1966	1120 ± 160	6.6 ± 0.3	269 ± 10	Низкие значения
III	1967–1978	874 ± 89	7.2 ± 1.3	276 ± 31	Промежуточные значения и существенные колебания
			1979–2007 гг.		
IV	1979–1986	946 ± 155	8.0 ± 0.5	281 ± 13	Высокие значения
V	1987–1999	565 ± 143	7.1 ± 0.3	256 ± 15	Низкие значения
VI	2000–2007	361 ± 70	7.3 ± 1.7	271 ± 54	Промежуточные значения и существенные колебания

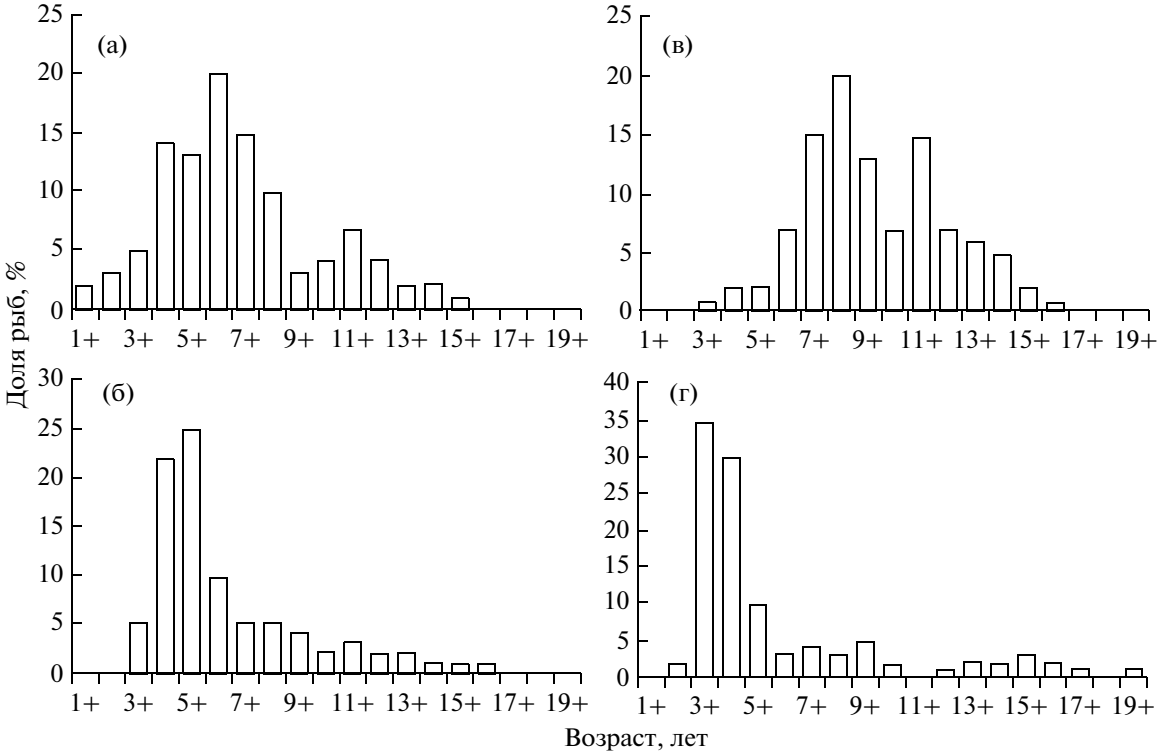

Рис. 5. Возрастной состав уловов леща *Abramis brama* в Рыбинском водохранилище в разные периоды, гг.: а – 1950-е, б – конец 1960-х – начало 1970-х, в – конец 1970-х – начало 1980-х, г – 2000-е.

в 1987–1999 гг. в результате постепенного увеличения промысловой нагрузки и сокращения численности леща показатели среднего возраста и размера снова упали (соответственно $b = -0.76$ и $b = -0.68$) (табл. 1). Дальнейшее увеличение промысловой нагрузки в 2000–2007 гг. привело к ещё большему снижению численности леща и, как следствие, к падению уловов (рис. 3). В это время, как и в 1967–1978 гг., доля особей средних возрастов и размеров, составлявших основу уловов на IV и V этапах (рис. 5в), в уловах исследовательского трала составляли не более 10% (рис. 5г). При этом показатели среднего возраста (рис. 4) и длины леща из уловов исследовательского трала характеризовались резкими колебаниями с высокой амплитудой, то есть в 1979–2007 гг. повторилась та же ситуация, что и в 1954–1978 гг.

Появление в 2000-е гг. старших возрастных групп (17+ и 19+), не встречавшихся в уловах в предыдущие годы исследований (рис. 5), очевидно, связано с отсутствием промысловых тральщиков, которые прежде облавливали скопления на русловых участках, где в основном и встречались крупные экземпляры. Преобладающий в настоящее время сетной лов главным образом приурочен к пойменным участкам. Русловые же участки облавливаются не столь интенсивно, что позволило части особей дожить до 19-летнего возраста.

Причиной резких межгодовых колебаний показателей среднего возраста и размера в уловах исследовательского трала на III и VI этапах (т.е. при низкой численности леща), с одной стороны, может служить чередование урожайных и неурожайных поколений, поскольку значительное снижение численности особей среднего возраста делает возрастную структуру более зависимой от доминирования разновозрастных поколений молоди. С другой стороны, неравномерность пространственного распределения молоди и рыб старших возрастных групп, зависящая от ряда внешних факторов, может приводить к изменению соотношения возрастных и размерных групп леща на облавливаемых исследовательским тралом русловых участках (Герасимов, Поддубный, 1999), что подтверждается отмеченными на этом же этапе резкими колебаниями уловов исследовательского трала.

Половой состав. Соотношение полов в популяциях рыб может служить ориентировочной оценкой силы неблагоприятного, как правило, антропогенного воздействия на экосистему (Bortone, Davis, 1994). Считается, что соотношение 1 : 1 является для большинства видов оптимальным в отношении обеспечения максимальных продукционных показателей (Аведиктова, 1972; Пономаренко 1984; Володин, Гречанов, 1985). Подобное или близкое соотношение полов у леща Рыбин-

Таблица 2. Доля (%) самцов в разных возрастных группах леща *Abramis brama* Рыбинского водохранилища

Периоды	Возраст, лет									
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+
1979–1984	85	70	62	60	47	52	50	45	42	40
2001–2006	82	63	61	64	57	58	63	68	66	69

Таблица 3. Показатели весового и линейного роста половозрелых особей леща *Abramis brama* в 1950-е и 2000-е гг. на примере половозрелых особей в возрасте 8+

Показатели роста	Годы		Достоверность различий	
	1950-е	2000-е	*K–S*	*p*
Абсолютный прирост:				
– длины, мм/год	22.9 ± 7.2	21.8 ± 5.2	0.78	0.56
– массы, г/год	112 ± 38	110 ± 27	0.78	0.56
Удельная скорость (за год):				
– линейного роста	0.073 ± 0.040	0.073 ± 0.030	0.58	0.87
– весового роста	0.28 ± 0.14	0.25 ± 0.09	0.61	0.84

Примечание. *K–S* – критерий Колмогорова–Смирнова, *p* – уровень значимости.

ского водохранилища наблюдалось с 1950-х по 1970-е гг., когда самцы составляли в среднем соответственно 45.8 ± 1.8 и 49.9 ± 1.7%. Начиная со второй половины 1980-х гг. и до настоящего времени доля самцов в уловах составляет в среднем 64.7 ± 2.7%. Возможной причиной могло стать изменение возрастной структуры под воздействием промысла. Основу уловов в 1990-е и 2000-е гг. составляют особи младших возрастных групп (рис. 5г), а среди них численно преобладают самцы.

Изменилась и динамика соотношения полов в зависимости от возраста. Так, в 1979–1984 гг. преобладание самцов в возрастных группах 4–6 лет сменялось равновесным соотношением полов среди особей в возрасте 8–11 лет, а в старших возрастных группах уже доминировали самки (табл. 2), то есть с возрастом наблюдалось постепенное снижение доли самцов ($b = -0.92$). Подобная закономерность была отмечена и для других видов рыб (Денисов, 1970). Это обусловлено разной продолжительностью жизни самцов и самок: преобладание самцов в младших возрастных группах постепенно сглаживается вследствие большей их естественной смертности, и в дальнейшем наблюдается преобладание самок (Константинов, Невинский, 1969).

Анализ уловов леща из экспериментального трала на Рыбинском водохранилище в 2001–2007 гг. показал, что в условиях интенсивного промысла данная закономерность нарушается: численное преобладание самцов, обычно наблюдающееся только в младших возрастных группах, не только сохраняется для старших возрастов, но и усиливается по мере увеличения возраста (табл. 2). Вероятнее всего, причина подобных изменений заключается в том, что самки вследствие их более крупных размеров по сравнению с одновозрастными самцами более уязвимы для промысла, и поэтому их численность в результате высокой промысловой смертности снижается быстрее.

Рост. Анализ данных по размерно-весовым показателям леща Рыбинского водохранилища из уловов исследовательского трала за период 1954–2007 гг. свидетельствует, что в разные периоды формирования водохранилища они оставались сходными (табл. 3). Характер кривых линейного и весового роста леща за 6 десятилетий практически не изменился. Всё это указывает на относительное постоянство основных факторов, определяющих темп роста леща в Рыбинском водохранилище.

Вместе с тем, в динамике линейных и весовых показателей одновозрастных групп леща за весь период исследований отмечается чёткая тенденция к снижению средних размеров особей младшего возраста – 3+–7+ (коэффициент регрессии разных возрастных классов варьирует от –0.52 до –0.64, $p < 0.01$). У особей в возрасте 8+–12+ достоверные изменения не отмечены, в то время как у возрастных групп 12+ и старше наблюдалась относительно слабая, но достоверная тенденция к увеличению линейных и весовых показателей роста ($r = 0.33$, $p < 0.05$).

Причина указанных разнонаправленных трендов в динамике изучаемых показателей одновозрастных групп леща, скорее всего, заключается в различных кормовых условиях. При относительно стабильных и благоприятных условиях воспроизводства и слабом использовании промыслом особи младших возрастных групп достигают в водохранилище высокой численности, что обусловливает напряжённость внутривидовых трофических отношений. Кроме того, они вступают в конкурентные трофические отношения с такими многочисленными видами, как плотва и густера *Blicca bjoerkna*. В то же время, малочисленные старшие особи в настоящее время не имеют напряжённых внутривидовых и межвидовых трофических отношений.

Сроки созревания. По данным Захаровой (1955), в начале 1950-х гг. у леща Рыбинского водохранилища первые половозрелые особи появлялись в возрасте 7+, составляя не более 3% общего числа 7-летних особей в уловах (табл. 4). В неводных уловах на нерестилищах до 80% составляли производители в возрасте от 9+ до 13+ лет (Володин, 1982), доминировали особи в возрасте 11+–13+. Средний возраст производителей в 1950-е гг. составлял 11.3 года, а предельный возраст неполовозрелых особей достигал 14+.

В 1970-е гг. появление первых половозрелых особей также отмечалось в возрасте 7+, однако их доля увеличилась в 6 раз, а впервые созревающих в 8+ производителей – в 4 раза (Володин, 1982). При этом средний возраст производителей снизился до 10.2 года (табл. 4), а максимальный возраст незрелых особей – до 13+.

В конце 1980-х и в 1990-е гг. половозрелые особи встречались уже в 4-летнем возрасте и составляли до 60% общего числа 4-летних рыб в уловах. В 5-летнем возрасте доля половозрелых рыб достигала уже 75%, в 6-летнем – 85%, а в 11-летнем возрасте неполовозрелые особи в уловах уже не встречались. На нерестилищах в этот период доминировали особи от 8+ до 13+, а старшие особи составляли в уловах не более 3–6%.

В 2000-е годы половозрелые особи отмечаются в 3-летнем возрасте, они составляют до 21% общего числа 3-летних особей в уловах, а в 8-летнем возрасте все особи в уловах половозрелые. В неводных уловах на нерестилищах доминируют производители в возрасте от 5+ до 8+. Особи среднего возраста (10+–13+), доминировавшие в 1970–1980-е гг., в настоящее время составляют не более 10%. Средний возраст производителей сократился до минимальных значений за весь период наблюдений – 6.9 года.

Сдвиг сроков наступления половой зрелости на младшие возрастные группы в данном случае, вероятно, является следствием повышенной элиминации более крупных поздно созревающих особей в результате их высокой промысловой смертности.

Таблица 4. Доля половозрелых рыб (%) в разных возрастных классах и средний возраст производителей леща *Abramis brama* Рыбинского водохранилища в разные годы

Возраст, лет	Годы			
	1950-е	1970-е	1990-е	2000-е
3+	0	0	0	21
4+	0	0	57	30
5+	0	0	75	43
6+	0	0	79	68
7+	3	20	82	72
8+	12	50	84	100
9+	20	70	88	100
10+	45	80	94	100
11+	70	96	100	100
12+	78	99	100	100
13+	96	100	100	100
14+	100	100	100	100
Средний возраст производителей	11.3	10.2	8.2	6.9

Возможно, что снижение возраста производителей послужило причиной изменений и в соотношении полов. Так, по данным Гомельского и Фетисова (1977), группы особей, различающиеся темпом полового созревания, различаются и по соотношению полов в потомстве – в группах рано созревающих особей доля самцов выше.

За весь исследуемый многолетний период запас леща в Рыбинском водохранилище изменялся в широких пределах в зависимости от стадии формирования экосистемы водохранилища. Соответственно изменялась и величина промысловой нагрузки. Однако начиная с 1990-х гг. промысловая нагрузка стала расти непропорционально существующим запасам, что к началу 2000-х гг. привело к их подрыву и резкому снижению уловов. Усугубил ситуацию высокий уровень неконтролируемого вылова, затрудняющего оценку состояния популяции и возможность регулирования промысловой нагрузки. В результате, общая ихтиомасса водохранилища снизилась более чем в 3 раза.

Подобный уровень промысловой нагрузки, помимо подрыва запасов, привёл и к значительным изменениям всех структурных показателей популяции леща. Существенно снизились показатели среднего возраста и длины особей в исследовательских уловах. Возрастные группы старше 7–10 лет, составлявшие в прежние годы значительную часть уловов, сейчас представлены край-

не незначительным количеством особей, а основу промыслового стада леща в настоящее время составляют особи младших возрастов. Сроки появления первых половозрелых особей сместились с 7- на 3-летний возраст, средний возраст производителей на нерестилищах снизился с 11.3 до 6.9 года. Наблюдавшееся ранее соотношение полов, близкое к 1 : 1, изменилось в сторону существенного преобладания самцов.

Считается, что особи средних и старших возрастных групп характеризуются более высокой индивидуальной плодовитостью и обладают половыми продуктами наиболее высокого качества, обеспечивающего большее генетическое разнообразие и повышенную выживаемость молоди. Отсутствие или значительное уменьшение численности особей этих возрастов в популяции, особенно в сочетании с существенным сокращением доли самок, ставит под угрозу сохранение устойчивости популяции и её воспроизводительного потенциала.

Все описанные выше изменения свидетельствуют о том, что существующая в настоящее время промысловая нагрузка превышает адаптационные возможности популяции. Отсутствие заметных изменений в показателях популяционного роста свидетельствует о том, что основные естественные факторы среды в водохранилище не претерпели существенных изменений, способных отрицательно сказаться на условиях существования популяции леща. Все перечисленные негативные изменения популяционных показателей леща вызваны исключительно влиянием антропогенных факторов, а именно, воздействием высокой промысловой нагрузки, характеризующейся отсутствием реального регулирования и большой долей неучтённого вылова.

Работа выполнена в рамках программы “Биологические ресурсы России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аведиктова Т.М. 1972. О темпе полового созревания и соотношении полов у азовской тарани // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. LXXXIX. С. 227–244.

Баканов А.И., Митропольский В.И. 1982. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука. С. 211–228.

Баранов И.В. 1961. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 50. С. 279–322.

Васильев Л.И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Тр. биол. ст. Борок. Вып. 2. С. 142–168.

Володин В.М. 1982. Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 2. С. 246–252.

Володин В.М., Гречанов И.Г. 1985. Влияние температуры на развитие половых желез и соотношение полов в потомстве одной пары производителей густеры *Blicca bjoerkna* (L.) (Cyprinidae) // Там же. Т. 25. Вып. 4. С. 639–647.

Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. 1999. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 171 с.

Гомельский Б.И., Фетисов А.Н. 1977. Соотношение полов на разных стадиях онтогенеза меченосца *Xiphophorus helleri* (Heckel) (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) в связи с передифференцировкой пола // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 4(105). С. 639–647.

Денисов Л.И. 1970. Необходимость учета половой дифференциации при организации рационального использования рыбного стада // Рыб. хоз-во. № 10. С. 77–80.

Захарова Л.К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. Борок. Вып. 2. С. 200–265.

Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. 1982. М.: Наука, 248 с.

Константинов К.Г., Невинский М.М. 1969. Соотношение полов у атлантической трески // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 4(57). С. 758–759.

Кулемин А.А. 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна р. Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища // Уч. зап. Ярославск. пед. ин-та. Вып. 2. С. 64–100.

Курдин В.П. 1976. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидрологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Изд-во Ярославск. политехн. ин-та. С. 23–41.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1955. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища) // Зоол. журн. Т. 34. Вып. 5. С. 120–125.

Остроумов А.А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. Борок. Вып. 2. С. 166–183.

Пермитин И.Е., Половков В.В. 1978. Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука. С. 78–106.

Поддубный А.Г. 1963а. О значении затопленных лесов для рыбного населения водохранилищ // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л.: Наука. С. 178–183.

Поддубный А.Г. 1963б. О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л.: Наука. С. 184–194.

Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.

Поддубный А.Г. 1987. Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования водохранилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 5. С. 729–743.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Стрельников А.С. 1981. Роль гидроакустических методов в объективизации оценки численности рыб во внутренних водоемах // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 61–63.

Пономаренко И.Я. 1984. Доля половозрелых особей и соотношение полов в разных возрастных и размерных группах лофотено-баренцевоморской трески в 60–70-е годы // Экологическая биология рыб Северного бассейна и их промысловое использование. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 70–84.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 446 с.

Решетников Ю.С. 1994. Биологическое разнообразие и изменение экосистем // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М.: Наука. С. 77–85.

Решетников Ю.С., Шатуновский М.И. 1997. Теоретические основы и практические аспекты мониторинга пресноводных экосистем. Мониторинг биоразнообразия. М.: Наука, 158 с.

Ривьер И.К., Баканов А.И. 1984. Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука. С. 100–132.

Урбах В.Ю. 1964. Биометрические методы. Статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине. М.: Наука, 416 с.

Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.

Экзерцев В.А., Довбня И.В. 1974. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Волга–2. Ярославль: Изд-во Ярослав. политехн. ин-та. С. 24–28.

Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 427 с.

Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. 1993. СПб.: Гидрометеоиздат, 333 с.

Юданов К.И. 1967. Расшифровка эхограмм гидроакустических рыбопоисковых приборов. М.: ВНИРО, 166 с.

Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. 1984. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: ВНИРО, 124 с.

Bortone S.A., Davis W.P. 1994. Fish intersexuality as indicator of environmental stress // BioScience. V. 44. № 3. P. 165–171.

Dussart B.H., Lagler K.F., Larkin P.A. et al. 1972. Man-made lakes as modified ecosystems. Sci. Comm. Probl. Environm. (SCOPE). Rept. 2. Int. Council Sci. Unions. Paris, France. 76 p.

Keith W.E. 1975. Management by water level manipulation // Black bass biology and management. Washington, DC: Sport Fishing Inst. P. 489–497.

Nelson R.W., Horak G.C., Olson J.E. 1978. Western reservoir and stream habitat improvement handbook. Washington, DC: Fish Wildl. Serv., 250 p.