

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА  
(ГосНИОРХ)

---

На правах рукописи

КОСТИЦЫН  
Виктор Геннадьевич

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПАРАМЕТРОВ  
ЛЕЩА (*Abramis brama*, L) КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

ОЗ. ОО. 10 - ихтиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ - 1994

Работа выполнена в Пермском отделении Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ)

Научный руководитель - кандидат биологических наук  
Е. А. Зиновьев

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Г. В. Федорова

кандидат биологических наук  
Г. Л. Травкина

Ведущая организация: Пермский государственный педагогический институт.

Защита диссертации состоится "31" мая 1994г. в 13 часов на заседании специализированного совета К 117.03.01 при Государственном научно-исследовательском институте озерного и речного рыбного хозяйства по адресу: 199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГосНИОРХ.

Автореферат разослан "9" апреля 1994г.

Ученый секретарь  
специализированного совета  
кандидат биологических наук

М. А. Дементьева



## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Усиление разнообразных воздействий на водные экосистемы обуславливает необходимость непрерывного мониторинга сырьевой базы внутренних водоемов. Его важнейшей составной частью является оперативная оценка изменений в популяциях рыб и определение путей их рационального использования, невозможное без знания закономерностей функционирования эксплуатируемого стада.

Как и во многих континентальных водоемах умеренных широт, в камских водохранилищах лещ является ценной промысловой рыбой, обеспечивающей более 60 % объема общей добычи. В соответствии с прогнозами развития рыбного хозяйства в регионе на долю данного вида будет приходиться значительная часть вылова и в перспективе. Это предопределяет актуальность исследования динамики параметров популяций леща в связи с изменениями факторов различной природы, включая промысел. Несмотря на изученность популяций леща в бассейне Камы, на сегодняшний день остаются не исследованными их такие важнейшие характеристики как численность и биомасса, степень промысловой эксплуатации и темпы смертности, не определены продукционные возможности, не выявлены тенденции в изменении запасов и не раскрыты причины многолетних колебаний уловов.

**Цель настоящей работы** - установление закономерностей динамики морфобиологических параметров популяций камского леща, оценка запасов и выявление путей их рационального использования на современном этапе. Соответственно были сформулированы и решались **задачи**:

1. Определение места леща в икhtiоценозе водохранилищ на основе данных из активных орудий лова.
2. Анализ морфометрической изменчивости леща на популяционном и видовом уровнях (в половом, размерно-возрастном, пространственном и временном аспектах).
3. Исследование и математическое описание биологических параметров популяций, необходимых для анализа функционирования промыслового стада:
  - роста;
  - размерно-возрастной и половой структуры;
  - темпа полового созревания и плодовитости.
4. Характеристика распределения и расчет абсолютной численности.
5. Оценка темпов смертности в возрастной динамике, анализ влияния колебаний численности популяции на вычисляемые коэффициенты смертности.

6. Исследование продукционных возможностей популяций и оценка оптимальности существующих параметров промысла с помощью математических моделей.

7. Описание многолетней динамики популяций с установлением факторов, в наибольшей мере определяющих колебания запасов и уловов леща и лимитирующих рыбопродуктивный потенциал водоемов.

**Теоретическое значение и научная новизна.** Впервые установлена возрастная динамика сопряженности фенотипа у рыб, обнаружившая коррелированность с темпами наступления полового созревания. Выявлена согласованность в клинальной пространственной и временной изменчивости морфобиологических признаков леща, носящая экологический характер. Определено положение камских популяций леща в структуре вида. Установлено проявление подверженности популяций промыслу по ряду биологических параметров. Показана обусловленность пространственной изменчивости средневозрастных длин леща неравномерным промысловым воздействием. Впервые в исследуемых водоемах применен метод прямого учета для оценки абсолютной численности леща. Дана характеристика его макромасштабного распределения в прибрежных и глубоководных зонах, описана сезонная динамика плотности рыб в русловом биотопе. Расчитана степень эксплуатации запасов промыслом дискретно по 14 участкам водохранилищ. Установлен специфичный W-образный характер возрастной динамики смертности леща, показано влияние долговременных колебаний популяции на вычисляемые коэффициенты смертности. С позиций концепции эвметрического рыболовства произведена оценка параметров интенсивности и селективности промысла, проанализированы направления возможных путей его интенсификации. В качестве критерия регулирования предложена характеристика стоимостного улова, исследованная при анализе динамики эксплуатируемого стада. Выявлена многолетняя динамика популяции леща в Камском водохранилище, установлены обуславливающие ее факторы. Расчитаны эмпирические и теоретические параметры кривых пополнения леща для различных фаз популяционной динамики. Раскрыт двойственный характер воздействия уровня режима на рыбопромысловую обстановку, выявлены многолетние тенденции в его изменении.

**Практическое значение.** Результаты работы явились составной частью разделов НИР "Определить оптимальные параметры рыбохозяйственной эксплуатации водохранилищ Волжско-Камского каскада" (1986 -1988 гг.), "Разработать прогноз вылова рыбы во внутренних водоемах России... Раздел: Камское и Воткинское водохранилища"(1986-1992 гг.), "Рыбохозяйственная эксплуатация водоемов Пермской области." (1986-1992 гг.), проект N 6.2.16. "Разработка стратегии оптимизации

функционирования экосистем зарегулированных рек с целью сохранения и восстановления их биоресурсов. Раздел: Влияние хозяйственной деятельности на экосистемы Камского и Воткинского водохранилищ". Использование результатов работ в прогностических целях позволило снизить ошибку прогнозирования вылова рыбы в камских водохранилищах с 27.6-42% в 1986-1988гг. до 3.2-7.3% в 1991-1992гг.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации доложены на VIII конференции молодых ученых ИБВВ АН СССР "Естественные процессы в экосистемах внутренних водоемов" (Борок, 1987), на IV региональном совещании гидробиологов Урала (Оренбург, 1989), на региональной научно-практической конференции "Вопросы интенсификации охотничьего и рыбного хозяйства"(Алма-Ата, 1989), на заседаниях Пермского отделения ЕГБО (Пермь, 1989), лаборатории сырьевой базы водохранилищ ГосНИОРХ (Ленинград, 1990; Санкт-Петербург, 1994), совместном заседании кафедры зоологии позвоночных Пермского университета и научно-технического совета Пермского отделения ГосНИОРХ (Пермь, 1994).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 6 работ и 2 находятся в печати.

**Объем и структура работы.** Диссертация изложена на 281 стр. машинописного текста, состоит из введения, восьми глав, выводов, практических рекомендаций и списка литературы, включает 37 таблиц, 42 рисунка и 16 приложений. Список литературы состоит из 399 наименований отечественных и зарубежных авторов.

## ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом для выполнения настоящей работы послужили ихтиологические сборы автора на Камском и Воткинском водохранилищах в 1985-1993 гг. (таблица 1).

Место леща в ихтиоценозе водохранилищ определено по уловам 12-м малькового невода, 8-м бортового поверхностного и 25-м донного тралов. В качестве сравнительных использованы данные по ставным сетям.

Морфометрический анализ выполнен на свежем материале по стандартной схеме признаков (Правдин, 1966). Структура осевого скелета исследована с учетом рекомендаций фенетического метода (Яковлев, Изюмов, Касьянов, 1981).

Анализ изменчивости по комплексу признаков производился с помощью ряда методов информатики и многомерной статистики. Структура и связность матриц корреляций признаков исследована с помощью алгоритмов кластерного анализа (Джурэн, Оделл, 1978; Жамбу, 1990). Кластери-

зация матриц осуществлялась в ходе иерархических агломеративных процедур с применением правила ближайшего соседа (Айвазян с соавт., 1974).

Таблица 1  
Характер и объем исследованного первичного материала

Методы исследований	: Объем материала	
	: по водохранилищам	
	Камское	Воткинское
-----		
1. Определение видового состава уловов:		
- количество особей (тыс. экз.)	122.5	236.4
- мальковый невод (число тоней)	53	47
- экспериментальный трал(число трал.)	268	222
2. Морфометрический анализ (экз.)	422	383
3. Определение возраста и роста (экз.)	4925	1891
4. Массовые промеры (тыс. экз.)	45.8	33.1
5. Зависимость "длина-масса" (экз.)	2158	2077
6. Оценка половой структуры стада и стадий зрелости гонад (экз.)	2896	2519
7. Определение плодовитости (экз.)	208	144
8. Оценка распределения и численности (число тралений):		
- экспериментальный трал	301	182
- промысловый трал	-	3112
-----		

Проявление размерно-возрастной изменчивости в различных популяциях вида рассмотрено посредством анализа главных компонент, рассчитанных на основе корреляционных матриц (Андерсон, 1963). Видовая структура леща исследована с помощью процедуры минимального покрывающего дерева, реализующей алгоритм Краскала (Енюков, 1986).

Возраст определен с использованием различных регистрирующих структур (Чутунова, 1959). Темп роста расчислен с применением эмпирической зависимости между каудальным радиусом чешуи и длиной рыбы (Брюкгин, 1978). Размерно-возрастная структура восстанавливалась стратифицированным методом (Морозов, 1929; Ketchen, 1950; Тюрин, 1963; Шибанев, 1986). Репродукционные возможности популяций оценивались методом Шибанева (1987). Соотношение возрастной динамики биомассы и темпов полового созревания устанавливалось по типологии популяций промысловых рыб Кудерского (1983).

Оценка абсолютной численности леща произведена методом площадей с учетом рекомендаций, разработанных для равнинных водохранилищ (Лапицкий, 1970; Шибаев, 1986; Сечин, 1990 и др.). В качестве основного орудия лова использован 25-м трал двухпластный неравноподборный донный стандартной конструкции и оснастки (Сечин, 1990).

При исследовании темпов смертности и продукционных возможностей популяций исходили из теоретических представлений Баранова (1918), Бивертонна и Холта (1969), Засосова (1976). Для установления закономерностей функционирования популяций реализована интегральная модель динамики эксплуатируемого стада Баранова-Бивертонна-Холта (Баранов, 1918; Бивертон, Холт, 1969) в интерпретации Бандуры и Шибаева (Бандура, Шибаев, 1986). Стойменная характеристика улова рассчитывалась как функция его размерно-возрастного состава при дискретно заданных стоимостных коэффициентах.

Долгопериодные колебания запасов леща исследованы с помощью виртуального популяционного анализа (Schumacher, 1970; Гасиков с соавт., 1990). При этом для рассмотрения наиболее продолжительного временного интервала промысловая убыль ряда поколений остатка прогнозировалась в соответствии с современными темпами эксплуатации стада (Юдович с соавт., 1982). Достоверность и степень воздействия абиотических и биотических факторов на многолетнюю динамику запасов и уловов леща рассчитана дисперсионным анализом по Снедекору (1961) и Плохинскому (1970).

Статистическая обработка выполнена на IBM PC/XT, AT с помощью стандартных пакетов STATGRAFICS, DIASSTAT, а также оригинальных модулей, реализованных в среде TURBO-PASCAL 5.0.

## ГЛАВА II. КАМСКОЕ И ВОТКИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ И МЕСТО ЛЕЩА В СОВРЕМЕННОЙ ИХТИОФАУНЕ

Дана краткая современная характеристика климата Камского бассейна, приведены сведения по химическому составу и гидрологическому режиму Камского и Воткинского водохранилищ, отмечены особенности развития и формирования в них фауны беспозвоночных и рыб, охарактеризовано место леща в ихтиофауне водохранилищ на основе данных из активных орудий лова.

## ГЛАВА III. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛЕЩА

Представлен обзор основных морфометрических и фенетических исследований леща в пределах естественного ареала и зон акклиматизации.

Рассмотрены спорные вопросы по различным аспектам морфометрической изменчивости леща, отмечена сложная структура периферийных камских популяций.

**Половой диморфизм** леща в Камском водохранилище статистически достоверно проявляется в более высоких значениях у самок числа ветвистых лучей в анальном плавнике (26.45 у самок и 25.55 у самцов), числа прободенных чешуй в боковой линии (55.00 и 54.18), индексов длины заглазничного отдела головы (11.81 и 11.50%), нижней челюсти (8.85 и 8.51%) и длины головы (23.23 и 22.63%). Вместе с тем у самок меньше высота анального плавника (17.66 и 18.33 %), длина грудного (21.59 и 22.49 %) и брюшного (18.02 и 18.66 %) плавников. В Воткинском водохранилище у самок и самцов статистически различается количество чешуй ниже боковой линии (6.89 у самок и 6.25 у самцов), индексы антеанального (64.71 и 63.61%) и постдорсального (34.51 и 35.30 %) расстояний.

Проявление полового диморфизма на межпопуляционном уровне исследовано по данным 22 авторов из 25 точек ареала леща. После устранения эффекта межпопуляционной изменчивости, статистически достоверные различия обнаружались в индексах наибольшей высоты тела, антедорсального, пектоцентрального, вентроанального расстояний (значения выше у самок), ширины лба, минимальной высоты тела, постдорсального расстояния, длины грудного, брюшного и обеих лопастей хвостового плавников, длины и высоты спинного и анального плавников (значения выше у самцов).

**Размерно-возрастная изменчивость и действие отбора** у леща Камского водохранилища в интервале длин 6-52 см статистически достоверны в 58.3% меристических (7 из 12) и в 92% (23 из 25) пластических признаков, проявляющих, главным образом, однонаправленные и двунаправленные изменения. Среди счетных признаков в 9 размерно-возрастных группах однонаправленные изменения обнаруживают число чешуй в боковой линии (54.00-55.08), число ветвистых лучей в анальном плавнике (25.25-26.50), общее число позвонков (43.86-44.63), а также число позвонков в переходном (3.39-3.88) и хвостовом (19.14-19.75) отделах; двунаправленные - число жаберных тычинок (21.50-25.78-25.00) и число позвонков в грудном отделе (14.32-13.89-14.38). Анализ матриц корреляций 26 пластических признаков и рассчитанных по ним дендрограмм показал, что максимальный уровень сопряженности фенотипа приходится на самые младшие и, в меньшей степени, на старшие возраста, тогда как минимальный - на возраст массового полового созревания (9 полных лет), в котором фенотип леща подвержен наиболее существенным функциональным

перестройкам (рис. 1).

Для установления видовых закономерностей в характере размерно-возрастной изменчивости леща было исследовано распределение векторов средних значений индексов 18 пластических признаков 6 популяций из различных точек ареала на плоскости главных компонент. При описании 1 -й и 2-й ГК 49 % суммарной дисперсии обнаруживается, что: 1) во всех исследованных популяциях происходит смена направленности изменчивости фенотипа с возрастом; 2) степень изменений фенотипа с возрастом в исследованных популяциях различна; 3) минимальные морфологические различия между популяциями наблюдаются в младших возрастах,

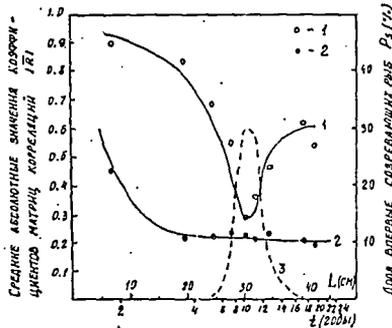


Рис. 1. Возрастная динамика сопряженности развития морфотипа леща (1 и 2) относительно с темпами полового созревания (3). По оси абсцисс - длина (см) и возраст рыб (годы). По оси ординат - средние абсолютные значения коэффициентов матриц корреляций, рассчитанных по 26-ти пластическим признакам (1) и их индексам в % длины тела (2); доля впервые созревающих рыб (3), выраженная в % общего числа половозрелых особей в возрастной группе.

при длине рыб более 10-17 см происходит развертывание межпопуляционных различий, достигающих максимума после периода полового созревания; 4) в самых старших возрастах намечается тенденция к уменьшению различий между популяциями, проявляющаяся в сближении соответствующих участков кривых в пространстве ГК; 5) уровень внутрипопуляционной размерно-возрастной изменчивости превышает уровень межпопуляционной; 6) использованный набор пластических признаков в значительной мере отражает экологический характер изменчивости, о чем свидетельствует сравнительная близость всех водоохранилищных популяций в пространстве ГК и обособленность от них проходного леща из Аграханского залива

Каспийского моря и речных популяций.

**Клиальная пространственная изменчивость** в пределах Камского водохранилища статистически достоверно проявляется в возрастании от речной зоны к приплотинному участку числа чешуй в боковой линии (54.14-55.17), относительной длины заглазничного отдела головы (11.32-11.77%), ширины лба (8.41-8.78%), длины нижней челюсти (8.32-8.84%), наименьшей высоты тела (9.90-10.24%), длины грудных плавников (21.44-22.41%); в Воткинском - в возрастании числа чешуй ниже боковой линии (6.77-7.72%), относительной высоты спинного (24.23 - 25.66%) и анального (17.86-18.50%) плавников, снижении числа ветвистых лучей в последнем (25.96-25.33) и индексов постдорсального расстояния (35.43-34.19%).

**Временная изменчивость** изучена путем сопоставления морфометрических описаний леща в речной (Соловьева, 1954), ранний водохранилищный (Зиновьев, 1971) и современный (Костицын, 1988) периоды существования Камского водохранилища. Выявлены существенные однонаправленные изменения признаков - возрастают значения индексов максимальной высоты тела, длин грудных плавников, заглазничного расстояния, ширины лба, антедорсального и постдорсального расстояний, высоты анального плавника. Согласованность в пространственной и временной направленности изменений в ряду "река-водохранилище" обнаружена по 21.4% общего числа признаков. Это позволяет характеризовать данные изменения как экологические и свидетельствует о продолжающихся микроэволюционных процессах в водохранилищных популяциях рыб, не прекратившихся в фазе стабилизации экосистемы.

**Географическая изменчивость и положение камских популяций в структуре вида** исследованы на основе данных 76 авторов по 83 популяциям леща. Полярные морфологические дистанции рассчитаны с использованием векторов средних значений 9 популяционных систем и 9 выборок камского леща. Результаты автоматической классификации свидетельствуют, что их отношения являются географически более упорядоченными по 5 счетным признакам, чем по 22 пластическим. На уровне обособленности  $D = 1.0$  и выше в минимальном покрывающем дереве взаимосвязей выделилось 6 кластеров, состоящих из групп популяций: 1) Северо-Западная и Прибалтийская; 2) Понтийская; 3) бассейна Волги и Каспия включая Камское водохранилище; 4) Воткинское водохранилище; 5) Арал и 6) популяции-акклиматизанты. Закономерны связи между популяциями Камы и Волги через средневолжскую популяционную систему, а также между лещем бассейна Камы и восточными популяциями-акклиматизантами, для многих из которых он является источником расселения.

#### ГЛАВА IV. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПОПУЛЯЦИИ

**Темп роста** льда в пределах камских водохранилищ обнаруживает отчетливую коррелированность с распределением промысловой нагрузки. Установлено достоверное снижение средневозрастных длин льда на участках с максимальной интенсивностью вылова (Орел-Городище, Оханск-Оса), более всего проявляющееся в самых эксплуатируемых возрастных группах (в Камском - 9+, 10+, в Воткинском - 8+ лет).

Анализ данных по 86-ти популяциям ареала свидетельствует о том, что в скорости роста льда камских водохранилищ уступает большинству популяций южных водоемов, включая водохранилища Волжского каскада, а также многим популяциям из водоемов близких и более северных широт. В силу этого темп роста льда обеих камских популяций значительно ниже средневидового уровня. О невысоком темпе роста камского льда свидетельствуют и параметры уравнения Берталанфи, вычисленные по средневозрастным длинам в траловых уловах в 1989-1991 гг. (табл. 2).

**Размерно-возрастная структура** популяций воссоздана по уловам экспериментального трала, в которых были репрезентативно представлены особи в возрасте 1 год и старше. Для обеих популяций характерен классический вогнуто-выпуклый характер кривых переживания с точкой перегиба, приходящейся на средние возраста. В обоих водохранилищах число когорт максимально в верхних участках (24 в Камском и 16 в Воткинском) и минимально в нижнем плесе (15 в Камском и 12-13 в Воткинском).

В районе интенсивного тралового промысла в Воткинском водохранилище (Нытва-Оханск) исследовалось его воздействие на структуру популяции льда. В период с 1985 по 1991 гг. тангенс угла наклона кривых траловых уловов ( $Z$ ) увеличился с 0.40 до 0.55, наряду с этим длина возрастного ряда льда на данном участке водоема сократилась с 15-16 лет в 1983-1985 гг. до 12-13 лет в 1990-1992 гг.

**Половая структура** популяций характеризуется в среднем примерно равным соотношением самок и самцов (особенно в интервале от 16 до 26 см), но по мере увеличения длины и возраста рыб относительная численность самок в каждой размерной и возрастной группе постепенно увеличивается.

**Темп полового созревания** льда исследовался одновременно с половой структурой. Установлено, что в настоящий период в Камском водохранилище массовая половозрелость наступает у самок и самцов при длине 32 и 31 см в возрасте 10 и 9 полных лет, в Воткинском водохранилище рыбы в массе становятся половозрелыми при длине самок 30, самцов - 28 см в возрасте, равном 8 полным годам. Массовое созревание рыб обеих

полов в среднем наступает на 1 год раньше в Воткинском водохранилище - в 8 лет (29 см), чем в Камском - в 9 лет (32 см) и в обоих водоемах

Таблица 2

Уравнения, характеризующие размерно-возрастные соотношения основных биологических параметров камского леща в современный период

Вид зависимости:	Уравнение	s(%)
	3.113	
"Вес-длина"	A. $W(L) = 0.0154 L$	1.9
"--"	2.995	
"--"	B. $W(L) = 0.0217 L$	2.5
"Длина-возраст"	A. $L(t) = 47.4(1 - \exp(-0.123(t-1.041)))$	1.9
"--"	E. $L(t) = 50.3(1 - \exp(-0.113(t-0.519)))$	1.2
	3	
"Вес-возраст"	A. $W(t) = 2589(1 - \exp(-0.116(t-1.117)))$	5.9
"--"	B. $W(t) = 3222(1 - \exp(-0.105(t-0.635)))$	3.9
	2	
"S-возраст"	A. $S(t) = 1/(1 + \exp(0.0043t^2 - 0.055t + 0.696))$	9.9
"--"	E. $S(t) = 1/(1 + \exp(0.0127t^2 - 0.019t + 0.483))$	9.5
	3	
"Ss-возраст"	A. $Ss(t) = 1 - \exp(-1455.5(1 - \exp(-0.016(t-4.47))))$	12.8
"--"	B. $Ss(t) = 1 - \exp(-3.6(1 - \exp(-0.235(t-4.16))))$	8.2
	1.055	
"АИП-вес"	A. $G(W) = 0.058 W$	5.7
	1.150	
	B. $G(W) = 0.038 W$	10.9
	3.164	
"АИП-возраст"	A. $G(t) = 224.1(1 - \exp(-0.098(t+0.978)))$	
	3.449	
	B. $G(t) = 445.5(1 - \exp(-0.091(t+1.443)))$	

Примечание. А и В - лещ Камского и Воткинского водохранилищ, S - относительная доля самок, Ss - доля половозрелых самок от их общего числа, АИП - абсолютная индивидуальная плодовитость, s - средняя ошибка аппроксимации.

происходит позднее, чем в большинстве популяций ареала. В период с

1986 по 1992гг. обнаружено снижение размеров впервые нерестующих рыб.

**Плодовитость** на всем протяжении размерного ряда более высока у воткинского леща как в абсолютных (АИП), так и в относительных (ОИП) показателях. Анализ данных по различным популяциям ареала показал, что у одноразмерных особей обеих популяций камского леща АИП и ОИП значительно ниже средневидового уровня. Исследование временных изменений АИП и ОИП показало их существенное снижение у одноразмерных рыб в Воткинском водохранилище сравнительно с ранним периодом (Забелин, 1983).

Количественные оценки половой структуры стада, темпов созревания и плодовитости самок позволили рассчитать продуктивность популяций по икре (E):

$$E = \sum_{ts}^{t1} N(t)S(t)Ss(t)G(t),$$

где  $t_s$  - теоретический возраст начала созревания,  $t_1$  - предельный возраст жизни леща,  $N$  - численность рыб, находящаяся в соответствии с оценками темпов смертности в популяции,  $S$  - относительная доля самок,  $S_s$  - доля половозрелых самок,  $G$  - их абсолютная индивидуальная плодовитость (Шибяев, 1987). Результаты свидетельствуют о том, что наибольший вклад в популяционную плодовитость вносят самки леща в возрасте 12 лет в Камском и 10 лет в Воткинском водохранилищах. Продуктивность по икре первой популяции равна 8.46 тыс. икр., тогда как второй 13.88 тыс. икр. на условный экземпляр пополнения в возрасте 3 года. Это значительно ниже аналогичного показателя леща из Чебоксарского водохранилища, равного 20 тыс. икр. (Шибяев, 1987) и объясняется низкой индивидуальной плодовитостью и замедленными темпами полового созревания камского леща.

**Соотношение возрастной динамики биомассы и темпов наступления половой зрелости** камского леща является отличным от популяций большинства крупных водоемов, включая водохранилища Волжского каскада. Возраст доминирования биомассы в 1989-1991гг. совпадал с возрастом массового полового созревания, равным в Камском водохранилище 9, в Воткинском - 8 полным годам. В то же время, в поколениях обнаруживается тенденция более раннего накопления максимума биомассы, вследствие чего камского леща следует отнести к типу, переходному между II и III типами популяций промысловых рыб (Кудерский, 1983).

ГЛАВА V. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ

Оценка распределения и абсолютной численности леща в 1989-1992 гг. произведена в результате макромасштабных траловых и неводных съёмов водохранилищ (Костицын, 1992 а, б).

**Макромасштабное распределение** молоди леща в целом однотипно в обоих водоемах. Численность сеголетков максимальна в верхней части водохранилищ (0.290 экз/ м<sup>2</sup> в Камском и 0.356 экз/м<sup>2</sup> в Воткинском), минимальна - в нижней зоне Камского (0.075 экз/м<sup>2</sup>) и в зоне выклинивания Воткинского (0.002 экз/ м<sup>2</sup>). Показатели средней численности сеголетков в прибрежье ниже в первом водоеме (0.132 экз/м<sup>2</sup>), чем во втором (0.141 экз/м<sup>2</sup>).

Осевое распределение леща по данным тралового учета в русловом биотопе Камского водохранилища имеет двувёршинный характер, обусловленный низкой плотностью рыб в районе интенсивного промышленного загрязнения (г. Березники). Кривая осевого распределения плотности леща в Воткинском водохранилище имеет одну вершину.

Сезонная динамика плотности леща исследована в русловом биотопе Воткинского водохранилища. Кривая распределения биомассы леща характеризуется максимумом, который приходится на посленерестовый нагульный период (июнь). Кривая численности имеет пик, приходящийся на осенние месяцы (сентябрь-октябрь), что обусловлено массовым перемещением в русловую часть младшевозрастных особей леща.

**Численность и биомасса.** Прямой учет показал, что периодом исследований охвачена фаза максимальной численности леща (это подтвердилось результатами ВПА; гл. VIII). За счет более низких темпов индивидуального роста в Камском водохранилище максимальная биомасса запаса леща здесь наблюдалась в 1990г. (при средней концентрации 33.9 кг/га), тогда как в Воткинском - в 1989г. (24.1 кг/га). В 1991г. средняя концентрация рыб снизилась до 22.9 кг/га в первом водоеме и до 12.0 кг/га во втором. В настоящее время наблюдается спад популяций леща, особенно проявляющийся в Камском водохранилище. Об этом свидетельствуют показатели экспериментальных траловых уловов в его русловых участках:

Показатели	Год исследований				
	1989	1990	1991	1992	1993
Улов за 1 час траления (кг)	104.3	115.9	114.4	83.6	45.8
Число тралений	46	67	49	40	38

*Степень эксплуатации промысловых запасов* определена дискретно по 14 участкам водохранилищ. Установлено, что наиболее интенсивно популяции леща эксплуатируются в верхних участках сбоях водохранилищ, наименее - в средней части Камского и в нижней части Воткинского. Интенсивность вылова была более высока в момент снижения запасов (в 1991/1992гг. 22.7% от биомассы запаса в Камском и 21.1% в Воткинском) и понижена в годы их максимума (11.9% в 1990/1991гг. в Камском и 10.1% в 1989/1990гг. в Воткинском).

## ГЛАВА VI. ТЕМПЫ СМЕРТНОСТИ

При оценке смертности леща использованы два подхода, различающиеся исходными предположениями относительно характера темпа пополнения. Первый предполагает, что соотношение рыб в разных возрастных группах на кривых улова отражает динамику численности рыб в поколениях, т.е. пополнение от года к году является постоянным и мгновенное приращение численности ( $dN$ ) за бесконечно малый промежуток времени ( $dt$ ) пропорционально самой численности ( $N$ ):

$$dN/dt = -ZN.$$

Тогда мгновенный коэффициент смертности ( $Z$ ) может быть определен как тангенс угла наклона кривой улова (Баранов, 1918), либо аналитически из уравнения:

$$N(t) = N_0 \exp(-Zt),$$

(Бивертон, Холт, 1969). Производная этого выражения по времени дает оценку искомого мгновенного коэффициента общей смертности:

$$Z(t) = -(\ln N'(t) - \ln N(t+1)).$$

Второй подход не требует стабильности популяции, поскольку предусматривает непосредственную оценку изменений ее численности во времени и сопряжен с известными трудностями (Гулин, 1971; Шибзаев, 1987). Для расчета темпов смертности данным способом были использованы показатели абсолютной численности леща в три смежных года (1989-1991). При этом для сглаживания выборочных ошибок вычисление мгновенных коэффициентов общей смертности, дифференцированных по возрастам, производилось путем полного перебора логарифмов численности каждой пары смежных возрастных групп:

$$Z(t) = -(\ln((x)N(t-1)+(x)N(t)) - \ln((x+1)N(t)+(x+1)N(t+1))),$$

где  $N$  - численность рыб возраста  $t$  в год исследований  $x$ .

Рассчитанная кривая возрастной динамики общей смертности имеет специфичный W-образный характер (рис. 2). Анализ литературных данных

показал, что резкое повышение темпов смертности в средней части возрастного ряда имеет место в популяциях рыб и объясняется одними факторами нерестовым стрессом (Левасту, Ларкина, 1987), другими - присутствием промысла (Kennedi, 1954; Войко, 1964; Руденко, 1967; Бандура с соавт., 1987; Шibaев с соавт., 1989). Последним обусловлен W-образный характер кривой динамики смертности и у камского леща из-за подверженности его селективному сетному промыслу, изымающему в наибольшей степени рыб в возрасте 8-14 лет.

Сопоставление результатов оценок темпов смертности, полученных двумя способами, свидетельствует, что уменьшение численности популя-

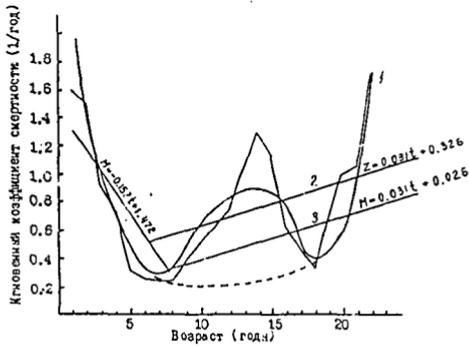


Рис. 2. Возрастная динамика смертности леща в Камском водохранилище. 1 - эмпирическая кривая мгновенных коэффициентов общей смертности, 2 и 3 - гипотетические кривые динамики мгновенных коэффициентов общей (Z) и естественной (M) смертности соответственно. По оси абсцисс - возраст рыб (годы), по оси ординат - значения мгновенных коэффициентов смертности (1/год).

ции вызывает занижение коэффициентов смертности, рассчитанных по наклону кривых уловов. В первом случае экспоненциальное приближение кривой возрастного ряда, осредненного за 1989-1991 гг., дало оценку Z, равную 0,55, тогда как тангенс угла наклона кривой переживания, рассчитанной в соответствии с фактическими коэффициентами общей смертности, оказался равным 0,72.

Обобщение данных по различным популяциям свидетельствует, что параметры кривой естественной смертности леща в пределах вида ограничиваются интервалами значений: минимальный уровень естественной смертности - 12-18%, соответствующий ему возраст - 5-10 лет, предельная продолжительность жизни - до 26-30 лет.

Исходя из установленного характера кривых переживания леща, при их теоретическом описании естественная смертность интерпретировалась как линейная функция возраста (Бивертон, Холт, 1969; Бандура, Шibaев, 1986). При этом с целью адекватного описания кривых переживания ларой параболических уравнений была разработана процедура итеративного поиска значения возраста, в котором сочетание двух частей популяционного ряда давало бы наименьшую ошибку аппроксимации. Нахождение первой производной изменения численности рыб по времени дало уравнения возрастной динамики общей и естественной смертности (рис. 2). Совместное решение уравнений, описывающих изменения естественной смертности в младших и старших возрастах, позволило получить параметры, необходимые в модели эксплуатируемого стада, учитывающей возрастную динамику смертности ( $m$  - минимальный уровень естественной смертности в воз-

расте  $t$ ,  $m_1$  и  $m_2$  - темп ее изменения в младших и старших возрастах популяции):

Популяция	Параметры			
	$t$ м	$m$ 0	$m$ 1	$m$ 2
Камское в-ще	7.93	0.127	0.152	0.031
Воткинское в-ще	6.39	0.030	0.162	0.106

## ГЛАВА VII. МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЭКСПЛУАТИРУЕМОГО СТАДА

Согласно современным положениям теории рыболовства, четыре фактора определяют величину и продуктивность эксплуатируемой популяции - численность пополнения, темп роста, естественная смертность особей и степень промысловой эксплуатации. Характер воздействия на популяцию промысла определяется в свою очередь его интенсивностью ( $F$ ) и возрастом начала эксплуатации стада ( $t_0$ ). В интегральной модели эксплуатируемой популяции (Баранов, 1918; Бивертон, Холт, 1969; Бандура, Шibaев, 1986) исследовано влияние двух данных факторов на динамику стада леща с целью поиска путей оптимизации промысла. В модели учитывалась возрастная динамика естественной смертности в соответствии с ее фактическими параметрами (гл. VI), а также использованы характеристики темпа роста, половой структуры популяций, темпа полового созревания и

плодовитости (табл. 2).

В соответствии с результатами моделирования, обе популяции леща в настоящий период находятся в состоянии слабо выраженного какометрического недолова (рис. 3). Об этом свидетельствует тот факт, что точка, соответствующая существующим параметрам промысла, на изоплетных

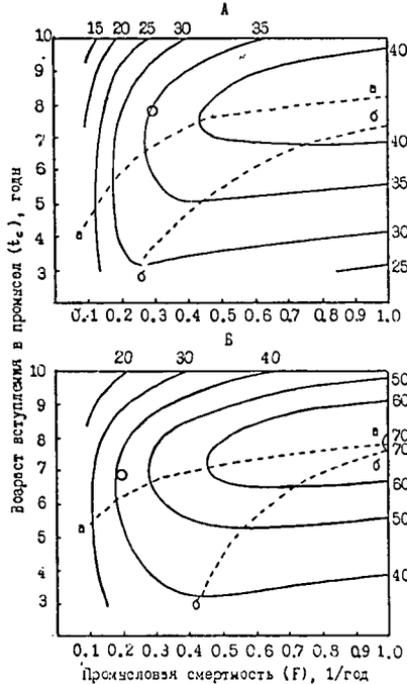


Рис. 3. Изоплетные диаграммы уравновешенного вылова ( $Y_e/R_e$ ) леща в Камском (А) и Зоткинском (Б) водохранилищах. Цифры при изоплетях - величины равновеликих уловов в граммах в расчете на условный экземпляр популяции в возрасте 3 года. Точка на диаграммах соответствует существующим параметрам промысла.

диаграммах весового и стоимостного улова расположена выше эвметрической кривой, которая в свою очередь лежит намного выше возраста пополнения, условно принятого равным 3 годам. Последнее обстоятельство существенно отличает камского леща от леща других водоемов

(Чебоксарского, Горьковского водохранилищ и оз. Ильмень), у которого эвметрическая кривая приходится как правило на младшие возраста (Бандура, Шibaев, 1986).

На изоплетных диаграммах стоимостного улова сравнительно с уловом в весовом выражении эвметрическая кривая приходится на область более высоких значений возраста начала эксплуатации. Таким образом, при ориентации на эвметрическую кривую улова в стоимостном и весовом выражении параметры оптимального уровня эксплуатации будут различаться. Выбор между двумя критериями может быть произведен в зависимости от целей, которые преследует рыбодобывающая промышленность - получение улова, максимального по массе, либо получение более высокой прибыли за счет наиболее выгодной структуры улова в расчете на одну и ту же единицу затраченного промыслового усилия.

Динамика других параметров стада находится в рамках общих закономерностей: при увеличении  $F$  улов в численном выражении возрастает, а средняя масса ловимой рыбы, численность стада, его биомасса и продуктивность по икре падают. При росте значений  $t_0$  наблюдается обратное.

**Эвметрические параметры промысла** леща в соответствии с полученными результатами могут быть достигнуты только при наращивании интенсивности промысла без снижения существующего уровня его селективности. Для леща Камского и Воткинского водохранилищ таковыми являются: промысловая смертность - 0,4 и 0,3, возраст начала эксплуатации - 8 и 7 лет соответственно.

#### ГЛАВА VIII. МНОГОЛЕТНИЕ ТЕНДЕНЦИИ В ДИНАМИКЕ ЗАПАСОВ И УЛОВОВ ЛЕЩА В СВЯЗИ С КОЛЕБАНИЯМИ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Приведены сведения о влиянии гидростроительства на леща Ср. Камы. Отмечено резкое увеличение доли данного вида в икhtiоценозе водохранилищ и промысловой добыче. В Камском водохранилище сравнительно с речными условиями доля леща в уловах увеличилась с 3-30,8% (1939-1953гг.) до 74,8% (1992г.), показатели промысловой продуктивности по лещу возросли в 2 раза (с 0,73 до 1,49 кг/га), тогда как суммарная промысловая рыбопродуктивность участков затопления снизилась в 1,4 раза (с 2,65 до 1,92 кг/га).

**Динамика популяции** леща исследована в Камском водохранилище на временном интервале с 1973 по 1992гг. после завершения биопродукционного эффекта подпора и формирования водохранилищного стада.

- Согласно результатам ВПА, отчетливо проявилось наличие фаз спада (1973-1977гг.) и роста (1981-1988 гг.) популяции леща с выраженными

периодами минимума (1978-1980гг.) и максимума (1989-1991 гг.). Это подтвердилось распределением показателей уловов на промысловое усилие (39.9 ц на 1 рыбака в год в начале фазы спада, 12.5 ц в фазе минимума и 39.1 ц в конце фазы подъема). Данные тралового учета подтвердили наметившееся снижение запасов леща в настоящий период (с 1990 по 1993 гг.; гл. V). Коэффициенты промысловой смертности имели максимальные значения в фазе спада, минимальные - в фазе подъема популяции из-за инерции рыбодобывающей базы, не успевавшей перестроиться в соответствии с динамикой запасов леща в водоеме. Различия в механизме изменения биомассы популяции в противоположных фазах ее динамики заключаются в том, что рост биомассы происходит преимущественно за счет индивидуального роста особей, тогда как снижение вызывается элиминацией старшевозрастных рыб, численность которых частично компенсируется поступающим пополнением. Сопоставление распределения величин уловов и запаса леща по годам показало значительную согласованность в их динамике в период последнего двадцатилетия ( $r=+0.70$ ,  $p>0.05$ ).

**Зависимость "запас-пополнение"** леща имеет куполообразный характер, сходный с характером кривых воспроизводства Рикера (Ricker, 1954), типичным для многих морских видов рыб. Кривизна зависимости наиболее выражена в фазе роста популяции (8.1) и наименее - в фазе популяционного спада (8.2):

$$R = 0.0091 B \exp(-0.00111 B), \quad (8.1)$$

$$R = 0.0030 B \exp(-0.00154 B), \quad (8.2)$$

где R - численность пополнения в возрасте 1 год, B - биомасса стада. Согласно параметрам данных кривых, наибольшая эффективность пополнения стада леща обеспечивалась при его величине, равной 1/2 максимального значения, зафиксированного в 1973-1992гг.

**Взаимосвязи абиотических и биотических факторов**, характеризующих развитие экосистемы Камского водохранилища, исследовались с помощью многомерного корреляционного анализа. Исходными данными послужили временные ряды 28 факторов (уровень солнечной активности, водность, температурный и уровенный режим водохранилища, показатели развития фауны беспозвоночных, статистика уловов основных промысловых видов рыб, параметры популяции леща, данные о рыбодобывающей базе в 1973-1992гг. и др.). Аппроксимация матрицы парных корреляций факторов процедурой минимального покрывающего дерева показала закономерный характер связи между численностью годовиков леща и уловами судака ( $r = -0.36$ ), налима ( $r = -0.21$ ) и жереха ( $r = -0.39$ ). Из абиотических факторов с параметрами популяции леща наиболее коррелирует фактор "минимальный уровень воды" (с биомассой стада  $r = +0.51$ , с уловами  $r =$

0.59). В то же время установлено, что наметившееся с начала 90-х гг. снижение запасов приходится на максимум вековых изменений уровня солнечной активности.

**Уровеньный режим как лимитирующий фактор.** Определение степени воздействия уровеньного режима на запасы и уловы леща осуществлено с помощью дисперсионного анализа. Как оказалось, на фактор "минимальный уровень воды" пришлось 68.9 % суммарной дисперсии факторов, определявших динамику промысловых уловов леща в 1973-1992гг. Установлено, что воздействие сезонной сработки уровня воды на рыбопромысловую обстановку имеет ярко выраженный двойственный характер, проявляющийся в прямо противоположном влиянии на уловы леща в сезонном ( $r=-0.80$ ) и многолетнем ( $r=+0.59$ ) аспекте. Это подтверждается тем, что во втором случае зависимость уловов леща от минимального уровня воды с наибольшей силой обнаруживается при ретроспективном сдвиге в 1 год ( $r=+0.65$ ) и свидетельствует о специфичности механизма формирования численности и функционирования камских популяций леща.

**Многолетняя тенденция в изменении уровеньного режима.** Установлено, что с самого момента создания водохранилищ (1954г. Камское и 1964 г. Воткинское) по настоящее время происходило строго однонаправленное смещение момента начальной сработки уровня воды. С периода развития ранней молодежи леща (6-я пятидневка июня) момент максимального наполнения сдвинулся на период его икротетания и более ранний (5-я-6-я пятидневки мая). Наряду с этим характер наполнения и сезонной сработки водоемов стал более реактивным. При сохранении данных тенденций в перспективе это может отрицательно отразиться на процессе формирования численности поколений рыб.

## ВЫВОДЫ

1. В ихтиоценозе Камского и Воткинского водохранилищ лещ занимает сходное доминирующее место, несмотря на то, что на разных глубинах, биотопах и участках его доля существенно варьирует. В глубоководной части водоемов на данный вид приходится меньшая доля суммарной ихтиомассы в Камском водохранилище (87.4 %), чем в Воткинском (91.5%). На заливной пойме наблюдается обратное соотношение (85.6 % в Камском и 78.9% в Воткинском). В прибрежных зонах доля леща ниже в первом водоеме (5.6%), чем во втором (7.6%). В обоих водохранилищах лещ занимает 6-е место в уловах молодежи в прибрежье и 4-е место в пелагиали (до 5.3%).

2 Половой диморфизм леща статистически достоверно обнаруживает-

ся как на популяционном, так и на видовом уровнях после устранения во втором случае эффекта межпопуляционной изменчивости.

3. Сопряженность фенотипа леща, оцениваемая по уровню взаимосвязей морфометрических признаков, в онтогенезе подвержена существенной динамике. Ее минимальный уровень приходится на период полового созревания, тогда как максимальный - на самые младшие и, в меньшей степени, - на старшие возрастные группы.

4. По обширному комплексу морфометрических признаков и ряду биологических параметров отчетливо прослеживается согласованность в климатической пространственной и временной изменчивости в ряду "река-водохранилище", что свидетельствует об ее экологической природе.

5. Относительно средневидового уровня исследованные популяции леща характеризуются низкими темпами роста и полового созревания, низкой индивидуальной и популяционной плодовитостью, более сложной возрастной структурой, замедленной скоростью наращивания биомассы в поколениях. Возраст массового полового созревания совпадает с возрастом, доминирующим по биомассе. Низкие продукционные показатели камских популяций не соответствуют зональному расположению водоемов и объясняются неблагоприятными локальными условиями среды. Приведение их в соответствие с потенциальными возможно после осуществления известных мелиоративных и природоохранных мероприятий.

6. Подверженность популяций воздействию промысла обнаруживается в наиболее эксплуатируемых участках водохранилищ и проявляется в снижении средневозрастных длин леща, увеличении наклона кривых уловов, сокращении длины возрастного ряда, снижении плотности скоплений рыб.

7. Распределение леща характеризуется приуроченностью максимальной плотности молоди и взрослых особей к верхне-средней части водохранилищ, минимальной - к приплотинным участкам (Камское) и к зоне выклинивания подпора (Воткинское). Двухвершинный характер кривой осевого распределения леща в русле Камского водохранилища обусловлен резким снижением плотности рыб в его верхней части в зоне интенсивного промышленного загрязнения.

8. Для леща Камского водохранилища присущ сложный W-образный характер возрастной динамики смертности, обусловленный воздействием на рыб средних и, частично, старших возрастных групп высокоселективного промысла.

9. С позиций концепции энетрического рыболовства современное состояние промысла леща соответствует слабо выраженному асимметричному недолову. С этой точки зрения резервы в получении улова могут быть изысканы только по пути наращивания интенсивности промысла без

снижения существующего уровня его селективности. Оптимальными параметрами промысла леща Камского и Воткинского водохранилищ при современном развитии добывающей базы являются: промысловая смертность - 0.4 и 0.3, возраст начала эксплуатации - 8 и 7 полных лет соответственно.

10. Популяция леща в Камском водохранилище подвержена существенной многолетней динамике. Отчетливо проявилось наличие фаз спада (1973-1977гг.) и роста (1981-1988гг.) с выраженными периодами минимальной (1978-1980гг.) и максимальной (1989-1991гг.) численности.

11. Кривая зависимости "запас-пополнение" леща имеет куполообразный характер с меньшей степенью кривизны в фазе спада и с большей - в фазе роста популяции. Наиболее эффективное пополнение популяции леща обеспечивается размером стада, равным 1/2 его максимальной зафиксированной величины.

12. Резкая динамика уловов леща в Камском водохранилище в 1973-1992 гг. явилась следствием изменения величины популяции и была на 68.9% обусловлена неблагоприятным уровнем режимом. Данный фактор на современном этапе в наибольшей степени определяет рыбопромысловую обстановку на водоеме, что предполагает необходимость оптимизации режима пусков воды в подледный период.

#### ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

В целях поддержания численности и уловов леща в камских водохранилищах на стабильном уровне рекомендуется:

1. Регулирование годового вылова леща на основе биологически обоснованных лимитов, которые в соответствии с произведенными оценками его запасов в настоящий период для Камского водохранилища составляют 625т, для Воткинского - 350т.

2. В связи с низкой эффективностью и существенным воздействием на популяцию леща тралового промысла переместить его из верхней части Воткинского водохранилища в нижнюю зону.

3. Не допускать сработки уровня воды ниже отметок, являющихся критическими для выживания рыб в подледный период - в Камском водохранилище более чем на 6.6 м (ниже 101.9м), в Воткинском - более чем на 3.4 м (ниже 85.6м) относительно НПУ. Об ущербе, наносимом рыбным ресурсам, довести до сведения заинтересованных водопользователей и контролирующих организаций.

Список работ по теме диссертации

1. Костицын В. Г. Внутрипопуляционная пространственная и временная морфологическая изменчивость леща Камского водохранилища//Экология гидробионтов водоемов Западного Урала. Пермь, 1988. С. 89-102.
2. Костицын В. Г. Состояние промысла и биологическая характеристика леща Воткинского водохранилища//Сборн. научн. трудов ГосНИОРХ. 1988. Вып. 281. С. 45-59.
3. Костицын В. Г. Траловый промысел леща на Воткинском водохранилище//Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование: Теа. докл. Свердловск, 1989. С. 63.
4. Костицын В. Г., Малов С. Г. К оценке роста и точности возрастных определений у рыб//Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональнее использование: Теа. докл. Свердловск, 1989. С. 64-65.
5. Костицын В. Г. Исследование внутрипопуляционной структуры, пространственного распределения и численности леща в Камском водохранилище//Биологические ресурсы камских водохранилищ и их использование. Пермь, 1992. С. 28-44.
6. Костицын В. Г. Оценка запаса и степени промысловой эксплуатации леща в Камском водохранилище//Биологические ресурсы камских водохранилищ и их использование. Пермь, 1992. С. 53-61.
7. Костицын В. Г. Оценка темпов смертности в эксплуатируемой популяции леща (*Abramis brama*, L) с нестабильным уровнем пополнения//Вопросы ихтиологии (в печати).
8. Костицын В. Г. Возрастная динамика смертности в популяции леща (*Abramis brama*, L) Камского водохранилища//Вопросы ихтиологии: (в печати).

Подписано в печать 24.03.94. Формат 60 x 84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Печать  
офсетная. Усл. печ. л. 1,4. Тираж 100 экз. Заказ 85.

614000, г. Пермь, ул. Букирева, 15. Типография ПГУ.