

ВОЛЖСКО-КАСПИЙСКИЙ ФИЛИАЛ ФЕДЕРАЛЬНОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО НАУЧНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ» («КаспНИРХ»)

На правах рукописи



ЛЕВАШИНА НАТАЛЬЯ ВАДИМОВНА

**ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA*
(LINNAEUS, 1758) И ПРОМЫСЛОВОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЕГО ЗАПАСОВ
В ВОЛЖСКО-КАСПИЙСКОМ БАССЕЙНЕ**

03.02.06 «Ихтиология»

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор,
заслуженный работник рыбного хозяйства РФ
Иванов Владимир Прокофьевич

Астрахань – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	9
1.1. Физико-географическая характеристика дельты Волги и северной части Каспийского моря.....	9
1.2. История научных исследований по биологии и промыслу леща.....	18
1.3. Систематическое положение и основные сведения о биологии леща	28
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	41
2.1. Сбор и ихтиологический анализ биологического материала	41
2.2. Статистическая обработка данных	45
2.3. Методы определения численности и биомассы популяции леща	46
ГЛАВА 3. КАЧЕСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СОВРЕМЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕЩА.....	53
3.1. Возрастной состав популяции леща.....	53
3.2. Размерно-весовая структура популяции леща	56
3.3. Половая структура популяции леща. Половое созревание.....	63
3.4. Жирность и упитанность леща	69
3.5. Плодовитость леща	74
ГЛАВА 4. ФОРМИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ ЛЕЩА.....	84
4.1. Эффективность воспроизводства леща в дельте Волги и в северной части Каспийского моря.....	84
4.2. Распределение и нагульные миграции леща в северной части Каспийского моря.....	92
ГЛАВА 5. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ЛЕЩА	104
5.1. Оценка численности и биомассы популяции леща	104
5.2. Основные тенденции изменения численности и промысловых запасов.....	107
ГЛАВА 6. ПРОМЫСЛОВОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕЩА И МЕРЫ ПО УВЕЛИЧЕНИЮ ЕГО УЛОВОВ	113
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	126
ВЫВОДЫ	131
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	134
ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ.....	135
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ.....	136
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	137
ПРИЛОЖЕНИЯ	160

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. В начале прошлого столетия значение леща в астраханском рыбном промысле было невелико, основную массу вылова в этот период составляли вобла и сельди. С 1924 г. уловы леща начали возрастать и в 1935 г. достигли максимальной величины – 96,7 тыс. т (Гуревич, Лопатин, 1962; Сидорова, Алехина, 2001; Левашина, Иванов, 2014). В 1960-е гг. произошло значительное снижение объема вылова этого вида (до 20,0 тыс. т), что было обусловлено ухудшением условий воспроизводства в связи с зарегулированием стока р. Волги и снижением интенсивности морского промысла в результате его запрета (Сидорова, 1981). Однако лещ оставался наиболее массовым видом в эти годы промысла. Его лидирующее положение сохраняется и в уловах современного периода (2005–2016 гг.), несмотря на то, что астраханские рыбаки стали добывать его в меньшем количестве – около 10,0 тыс. т. Среди уловов полупроходных и речных видов рыб доля леща составляет 22–23 % (Левашина, Иванов, 2014).

Популяция леща формируется в условиях изменяющихся природно-климатических и антропогенных факторов. В современный период продолжают деформация объемов и характера весеннего стока Волги, эвтрофикация водоема, сохраняется напряженная гидрологическая и токсикологическая обстановка, наблюдается ухудшение кормовой базы леща в северной части Каспийского моря. Все это негативно влияет на формирование численности и выживаемость вида. Невосполнимый ущерб рыбным запасам бассейна наносит незаконный, несообщаемый и нерегулируемый промысел (ННН-промысел), масштабы которого в отдельные годы составляли более 50 % от официального промысла (Левашина, Иванов, 2014).

В Стратегии развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации на период до 2030 г. «предусматривается увеличение объемов добычи и сохранение водных биологических ресурсов для обеспечения национальной продовольственной безопасности РФ» (URL: http://www.vniro.ru/files/news/2019/20191128_strategia.pdf), что возможно только на научной основе, включающей знание структуры популяции вида, особенностей биологии, состояния запасов, а также влияния на них изменяющихся условий среды обитания. С учетом этого оценка численности и биомассы леща и разработка научно-обоснованных мер по рациональной эксплуатации его запасов является актуальной задачей.

Степень разработанности темы. За длительный период исследований в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах накоплена довольно обширная научная литература по изучению биологии леща и состоянию его запасов (Гримм, 1877, 1896; Сабанеев, 1892; Яковлева, 1874; Александров, 1932, 1936; Толстой, 1915; Терещенко, 1917; Киселевич, 1924; Зуссер, 1939; Земская, 1958, 1961; Дементьева, 1941, 1947, 1952, 1952, 1964, 1967, 1976; Танасийчук, 1951, 1952, 1957, 1958; Танасийчук, 1959; Кушнаренко, Сибирцев, 1978; Казанчеев, 1981; Белоголова, 1991; Сидорова, 1971, 1972, 1975, 1981, 1986, 1989, 2001, 2002, 2007, 2008). Представленная в этих работах информация относится в основном к периоду благоприятного состояния запасов леща и их активного промыслового освоения. Оценка промысловых запасов этого вида осуществлялась биостатистическим методом (Державин, 1922). В настоящее время разработаны другие модели оценки запасов промысловых рыб (Васильев, 2001; Методические рекомендации..., 2018).

В последние десятилетия происходят существенные изменения экологических условий водоема, определяющие эффективность воспроизводства рыб, меняется характер их промысла. В связи с этим необходимы новые сведения об особенностях формирования и состоянии популяции вида в современных условиях и поиске наиболее перспективной модели эксплуатируемого запаса.

Цель работы – определение эффективности воспроизводства леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), оценка численности, промысловых запасов и разработка мер по увеличению запасов и уловов леща в Волжско-Каспийском бассейне.

Для достижения поставленной цели выполнялись следующие **задачи**:

- 1) установить качественную структуру современной популяции леща;
- 2) выяснить основные условия, определяющие формирование численности поколений леща;
- 3) определить численность и биомассу леща на различных этапах его жизненного цикла с использованием метода математического моделирования – когортного анализа Поупа, с настройкой ADAPT-методом;
- 4) дать характеристику современного состояния промысла леща и определить меры по увеличению его промысловых запасов и уловов.

Научная новизна. Впервые представлена качественная структура популяции леща в дельте Волги и в северной части Каспийского моря в современный период. Обобщены и систематизированы многолетние материалы, характеризующие пространственно-временное распределение леща и динамику его уловов, а также биологические показатели. Определены факторы, оказывающие ведущее влияние на формирование поколений вида в условиях интенсивной промышленной эксплуатации.

Впервые для расчета численности и промысловых запасов леща применен когортный анализ Поупа, для настройки модели был выбран ADAPT-метод, с учетом официального изъятия и величин ННН-промысла.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования ежегодно используются при оценке запасов леща и величины его общего допустимого улова (ОДУ). Материалы работы служат основой для разработки мер по повышению эффективности воспроизводства и рациональному использованию популяции леща. Результаты исследований внесут дополнительный вклад в фундаментальные вопросы адаптации рыб с широким ареалом распространения при изменяющихся условиях их существования, а также будут полезны для разработки теории динамики популяций. Полученные сведения об особенностях формирования популяции леща в изменившихся экологических условиях использованы в процессе

подготовки Правил рыболовства... 2009, 2014. Результаты работы способствуют решению природоохранных задач и могут применяться для оптимизации хозяйственной деятельности на акватории Волжско-Каспийского бассейна.

Методология и методы исследования. Разработана программно-целевая схема исследований, в основе которой лежат классические морфо-аналитические принципы изучения рыб с использованием современных математических моделей. В период исследований в дельте и авандельте р. Волги и в северной части Каспийского моря осуществлялись сбор и обработка ихтиологических показателей по классическим методикам (Правдин, 1966; Инструкция по сбору..., 2011). Собранный материал обработан статистически с помощью программ Microsoft Excel, Microsoft Access. При построении карт использовалась программа Arc View GIS 3.1. По результатам тралово-акустических съемок и современным методом когортного анализа определяли численность и биомассу популяции леща (Методики оценки запасов..., 2011; Методические рекомендации..., 2018).

Положения, выносимые на защиту

1. Качественная структура популяции леща в текущем столетии имеет тенденцию к ухудшению по основным показателям.
2. Формирование численности поколений леща обусловлено снижением выживаемости поколений в сложных изменяющихся гидрологических условиях в дельте Волги и в северной части Каспийского моря.
3. Динамика численности и запасов леща, определенных современным методом оценки, отражает их неблагоприятное состояние и вызывает необходимость принятия мер по улучшению условий воспроизводства и совершенствованию режима рыболовства.

Степень достоверности и апробация результатов исследования. Достоверность научных результатов и выводов подтверждается большим количеством наблюдений с 2005 по 2016 гг., объемом собранного биологического материала, корректной статистической обработкой полученных данных, использованием рекомендованных и общепринятых методик исследования с применением современных компьютерных программ. Методы, с помощью которых проводилось

исследование, соответствуют поставленным целям и задачам. Результаты исследований получены, проанализированы и интерпретированы автором диссертационной работы.

Материалы работы, составляющие основу диссертации, ежегодно заслушивались и получали положительную оценку на биологических секциях и заседаниях ученого совета Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (ФГУП, ФГБНУ «КаспНИРХ» – 2005–2016 гг.).

Основные положения диссертации были представлены: на международной конференции «Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне» (16–18 мая 2006 г., Астрахань); II международной конференции молодых ученых и специалистов «Комплексные исследования биологических ресурсов южных морей и рек» (11–13 апреля 2007 г., Астрахань); международной научно-практической конференции «Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна» (13–16 октября 2008 г., Астрахань); III, IV, V, VI международных научно-практических конференциях «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений» (2009, 2011, 2013, 2017 гг., Астрахань); X всероссийской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем в рамках проведения Года экологии в РФ (11–16 сентября 2017 г., Севастополь); всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию Астраханского государственного заповедника (2019).

Публикации по теме исследования. По теме диссертации опубликовано 17 научных работ, в том числе 7 – в изданиях, рекомендованных перечнем ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, практических рекомендаций, списка используемых сокращений, списка литературы и приложений. Работа изложена на 164 страницах, содержит 15 таблиц, 44 рисунка. Список литературы включает 218 наименований, из них 11 – иностранных авторов.

Благодарности. Автор выражает особую благодарность научному руководителю – заслуженному работнику рыбного хозяйства РФ, д. б. н., почетному профессору АГТУ Иванову Владимиру Прокофьевичу за организационно-методическую помощь и ценные советы при подготовке диссертации.

Автор признателен руководству Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ») за возможность использования материалов исследования, поддержку в выполнении работы.

Автор также благодарит: коллег лаборатории полупроходных и речных рыб за помощь в сборе биологического материала и ценные советы; сотрудников лабораторий гидробиологии, водных проблем и токсикологии, естественного воспроизводства, оказавших консультативную помощь и предоставивших дополнительный материал, а также работников научно-исследовательского флота КаспНИРХа. Глубокая признательность выражается к. б. н. Сидоровой Майне Александровне за обучение и помощь в исследованиях.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Физико-географическая характеристика дельты Волги и северной части Каспийского моря

Дельта р. Волги. Устьевая область р. Волги – одна из крупнейших в мире (Полонский, 1995). Она занимает примерно 49 000 км² и состоит из дельты (более 11 000 км²) и устьевого взморья (около 38 000 км²) (Устьевая область..., 1998). Дельта Волги представляет собой равнину, пересеченную водотоками. Ее протяженность от вершины до морского края – около 115 км. Морской край дельты Волги имеет протяженность около 200 км. Основными рукавами – банками дельты в порядке их расположения с запада на восток являются: Главный, Гандуринский, Кировский, Белинский, Карайский, Иголкинский (Ходоревская и др., 2007). Банк – выходной в море участок крупного протока, имеющий на общем мелководье взморья продолжение русла, выработанного речным течением (Каналы-рыбоходы..., 2012).

По водотокам банков осуществляются весенняя и осенняя миграции леща и происходит скат производителей и молоди рыб (Каналы-рыбоходы..., 2012).

Главный банк – это мощный по водному стоку банк, является основной «артерией» дельты Волги. Концентрации леща здесь всегда бывают высокими. Весенние и осенние миграции вида в наибольшем количестве проходят по Главному банку.

В систему водотоков Кировского банка входят Рытый, Кулагинский, Никитинский, Каралатский, Белужий, Гандуринский банки. В этом районе расположен Дамчикский участок Астраханского заповедника. С конца 1970-х гг. из-за ухуд-

шения экологической обстановки, обусловленной снижением водности Волги и падением уровня моря, концентрации полупроходных и речных видов рыб в этих районах уменьшились. Общая протяженность Кировского банка составляет 19 км. Его русло ровное, с небольшими изгибами. Глубина изменяется от 0,7 до 1 м (Ходоревская и др., 2007).

Гидрографическая сеть центрального района дельты включает крупные водотоки: Белинский, Мало-Белинский, Тишковский канал-рыбоход. В этом районе расположен Трехизбинский участок Астраханского заповедника. Глубина Белинского банка – менее 1 м (Ходоревская и др., 2007).

Восточный угол дельты Волги включает Иголкинский, Васильевский, Карайский банки. На территории этого района расположен Обжоровский участок Астраханского биосферного заповедника (Ходоревская и др., 2007).

Распределение стока воды по сезонам зависит в основном от режима попусков воды с Волгоградской ГЭС и работы вододелителя в дельте (Каспийское море..., 1986).

Сток Волги и ее притоков зарегулирован плотинами ГЭС. Создание водохранилищ существенно изменило сезонное распределение стока в р. Волге (Природные условия..., 1967).

Годовой объем стока р. Волги в настоящее время незначительно отличается от периода до зарегулирования реки. Так, в 1930–1955 гг. он составлял в среднем 236 км^3 , в 1960–1985 гг. – $234,6 \text{ км}^3$, а в последние годы – 254 км^3 . Однако изменилось внутригодовое распределение стока (Ходоревская и др., 2007).

Если до гидростроительства объем зимнего стока р. Волги составлял 30 км^3 (12,5 % годового стока), то после он увеличился вдвое – $64,1 \text{ км}^3$ (25 % годового стока), а в 1984–1985 гг. составил 80 км^3 , превысив весенний паводок ($70,9 \text{ км}^3$) (Ходоревская и др., 2007). В этом случае происходит частичное затопление дельты и Волго-Ахтубинской поймы, что ухудшает условия зимовки рыб, приводит к гибели субстрата на нерестилищах.

Уровенный режим регулируется гидротехническими сооружениями. Строительство плотин существенно изменило скорость течения Волги. В целом ско-

рость течения реки снизилась. До строительства гидроузла волжская вода проходила от Рыбинска до Волгограда за 50 сут (в половодье за 30 сут), а теперь – за 1,5 года (400–500 сут) (Ходоревская и др., 2007).

В результате эксплуатации Волжско-Камского каскада ГЭС объем весеннего половодья в дельте значительно сократился, деформировался внутригодовой сток Волги, уменьшились продолжительность заливания полей и площадь нерестилищ, что отрицательно повлияло на эффективность воспроизводства водных биоресурсов. За счет уменьшения объема весенних попусков воды резко возросли зимние энергетические (декабрь – март) (Ходоревская и др., 2007).

В состав устьевого взморья Волги входит обширная отмелая зона площадью около 10 000 км², примыкающая к морскому краю дельты (МКД). Протяженность этой зоны от МКД до свала глубин отмелой зоны составляет 35–50 км. Площадь расположенной южнее приглубной зоны устьевого взморья – около 28 000 км². Длина границы между отмелой и приглубной зонами устьевого взморья – около 180 км (Проблемы качества вод..., 2013).

Положение МКД Волги определяется многими факторами, одним из которых является уровень моря: при его понижении морской край дельты смещается в сторону моря, в период трансгрессии – в сторону суши (Русловые процессы..., 1997).

Северная часть Каспийского моря. Каспийское море – самый большой внутренний водоем в мире. Его длина составляет приблизительно 1 030 км, максимальная ширина – 435 км, минимальная – 196 км. Общая длина побережья Каспия равна почти 7 тыс. км, площадь поверхности – 386,400 км². Объем воды в море – 78 700 км³ (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1992).

Уровень Каспийского моря подвержен значительным колебаниям, обусловленным изменениями водного баланса и, прежде всего, стока р. Волги. Вековые колебания уровня могут превышать 3 м. Размах внутригодовых колебаний составляет 30–35 см (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1992).

Колебания уровня моря можно разделить на несколько периодов. До 1930 г. отмечаются естественный сток Волги и устойчивое положение уровня моря; 1930–1941 гг. характеризуются понижением его уровня на 1,8 м и началом регу-

лирования стока; 1941–1958 гг. – период стабилизации уровня моря; с 1959 по 1977 гг. сток Волги был зарегулирован и уровень моря понизился до самой критической отметки –29,0 м БС; с 1978 г. стал резко повышаться, и в 1995 г. его отметка достигла –26,6 м БС; 1996–2005 гг. – период стабилизации уровня моря. Увеличение уровня моря способствовало нарастанию водных масс в дельте Волги и в северной части Каспия. В современный период (2006–2016 гг.) уровень моря снижается и уже достиг отметки –27,99 м БС. Непостоянство уровня поверхности моря сказывается на изменениях гидролого-гидрохимического режима и влияет на целый ряд структурных перестроек биосистемы (Катунин, 2014).

Каспийское море условно делится на три части: северную, среднюю и южную. Северная часть занимает около 25 % общей площади моря, средняя и южная – примерно по 37,0 %. Однако объем вод северной части составляет только 0,5 %, средней – 33,9 %, а южной – 65,6 % от общего объема моря (Каспийское море, 1986).

Для нашего исследования интересна северная часть Каспия, т. к. она является основным районом нагула полупроходного леща. Северная часть отличается от остальных частей Каспийского моря пониженной соленостью и обширной мелководной зоной со средними глубинами менее 5 м (Лепилина и др., 2010). Фактически она представляет собой устьевое взморье Волги. Здесь происходит интенсивное смешение пресных речных и соленых морских вод, что играет важную роль в процессах переноса и накопления органических и неорганических соединений, поступающих со стоком Волги. На северную часть Каспия приходится основная доля (более 85 %) поверхностного стока воды в море. В многоводные годы объем речного стока составляет 75 % от объема северной части моря (Лепилина и др., 2010; Проблемы качества вод..., 2013).

В силу своей мелководности средняя глубина и площадь акватории северной части Каспийского моря существенно зависят от колебаний уровня, размах которых в XX столетии составил 3 м. При уровне моря –27,0 м БС площадь северной части моря составляла 105 тыс. км², а объем вод – 442 км³ (Каспийское море..., 1986).

Северная часть Каспийского моря является основным районом нагула молоди и взрослых особей леща. В данном аспекте необходима информация о состоянии условий среды обитания вида в летний и осенний периоды, как наиболее благоприятные для нагула рыбы.

Температура воды северной части Каспийского моря. Теплозапас северной части Каспия мал из-за его мелководности, поэтому зимой он покрывается льдом, а летом сильно прогревается. Летний размах температуры воды – от 20 °С в глубоководных до 30 °С в мелководных районах. В аномальные годы абсолютный рекорд зафиксирован на устьевом взморье Волги – 35–37 °С (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1992).

Сезонная динамика данного района отличается интенсивным прогревом в июне, который в середине летнего периода достигает максимума. Вместе с тем для начала осени характерно сохранение сравнительно высоких температурных величин, что благоприятно влияет на продолжительность нагула леща в море (Лепилина и др., 2010; Проблемы качества вод..., 2013).

Соленость воды северной части Каспийского моря. Каспийское море – солоноватоводный бассейн, соленость которого в 3 раза меньше средней солености вод Мирового океана. На границе с северной и средней частями Каспия среднегодовая соленость воды не превышает 13–14 ‰. Межгодовые и сезонные изменения солености северной части моря в основном обусловлены колебаниями волжского стока и водообменом со средней частью Каспия. Условной границей между северокаспийской и поверхностной среднекаспийской водными массами принята соленость 11,5 ‰. В специфических условиях северной части Каспия, представляющего собой обширную область смешения речных и морских вод, соленость является не только одной из важнейших физико-химических характеристик, но и во многом определяет биологическую продуктивность моря, развитие отдельных комплексов гидробионтов (Лепилина и др., 2010). Например, повышение солености до 9–10 ‰ и более отрицательно сказывается на количественном развитии организмов пресноводного и слабосоленатоводного комплексов гидробионтов, входящих в состав кормовой базы бентосоядных рыб (Виноградов, 1959; Каспийское море..., 1985).

Главными факторами, формирующими режим солености северной части

Каспийского моря, являются: речной сток, динамика вод (течения, волнение) и водообмен со средней частью Каспия. По мере увеличения половодья соленость понижается и достигает своего минимума в июле. Максимальное опреснение северной части моря наблюдается примерно через месяц после прохождения пика расходов Волги у г. Астрахани. Продолжительность максимального опреснения составляет почти два месяца. После прохождения половодья и установления летне-осенней межени соленость опять постепенно возрастает. В маловодные годы максимальное опреснение северной части Каспия происходит в июне, а в многоводные – в июле (Катунин, 2006, 2014; Основные особенности..., 2007).

По особенностям сезонного хода солености в северной части Каспия можно выделить следующие зоны: где происходит устойчивая адвекция речных вод (устьевое взморье Волги до глубины 1,5 м); где воздействие речного стока велико, максимум опреснения в июне – августе; где влияние речных вод нивелируется воздействием ветровых течений. Площадь первой зоны составляет 8–8,5 тыс. км² (9–12 % площади северной части Каспийского моря). Вторая зона охватывает остальную акваторию западной части моря и значительную часть восточной (70–75 % всей площади северной части моря). Третья зона расположена в восточной части моря, охватывает часть северного побережья между дельтами Волги и Урала, а также северную часть Уральской бороздины (Гидрометеорология и гидрохимия ..., 1992).

По величине солености и ее пространственному распределению на взморье Волги выделяются три основные зоны: пресных или почти пресных вод (0,3–2 ‰); смешанных речных и морских вод (2–12 ‰); морских вод (>12 ‰). Границы этих зон и их площади изменяются во времени в зависимости от речного стока и ветра. Сток реки определяет среднее положение границы смешения вод. Ветровые течения – основной динамический фактор, влияющий на интенсивность перемешивания вод и вносящий существенное изменение в пространственное распределение солености, сформировавшееся под влиянием стока реки. Кроме того, распределение солености по акватории устьевого взморья Волги зависит от местных факторов: глубины и рельефа дна, местоположения района относительно каналов

и устьев водотоков дельты и удаленности от средней части Каспия. Изогалины обычно располагаются параллельно изобатам (Влияние природных и антропогенных факторов..., 2016; Катунин, 2014).

Соленость вод нарастает от 0 до 13 ‰ с удалением от дельты Волги. Внутри области моря с соленостью от 2 до 10 ‰ градиенты солености обычно существенно выше, чем за ее пределами. Эта область получила название гидрофронта, его ширина составляет 20–60 км, иногда больше (Влияние природных и антропогенных факторов..., 2016).

Течения в северной части Каспийского моря. На формирование качества вод морских акваторий большое влияние оказывают процессы переноса загрязняющих веществ течениями. В северной части моря выделяются стоковые, плотностные, ветровые и компенсационные течения. Стоковые течения, обусловленные стоком рек, прослеживаются только в пределах их устьевых областей (в случае Волги – до глубин 12–15 м) и заметны лишь при устойчивом штиле. Поскольку повторяемость штиля мала (6–8 ‰), основное значение имеют ветровые течения. Мелководность северной части моря и особенности донного рельефа усиливают роль ветра в формировании течений. При переменном или ослабевающем ветре эти зависимости не выполняются, поскольку в данном случае начинают доминировать компенсационные (градиентные) течения (Проблемы качества вод..., 2013).

В северной части Каспия скорость течения может составлять 100 см/с, средняя скорость течений – 14–18 см/с (Валлер, Егоров, 1980). Влияние стока Волги сказывается на том, что в многоводные годы в период половодья усиливается перенос вод от дельты на юг в поверхностном слое, а поток морских вод создает противотечение на север в придонном слое. В маловодные годы эти процессы выражены слабее (Катунин, 2006, 2014; Основные особенности..., 2007).

Гидрохимические условия. Гидрохимические условия северной части Каспия отличаются сезонной и межгодовой изменчивостью, определяемой стоком Волги и водообменом со средней частью Каспия (Катунин, 2014).

Сезонные изменения биогенных веществ зависят как от количества поступ-

ления их с речным стоком, так и от интенсивности потребления, скорости регенерации и процессов обмена между грунтом и водой. Определенное значение в сезонной динамике биогенных элементов имеет также водообмен между северной и средней частями Каспия (Эколого-токсикологическая обстановка..., 2005; Катунин, 2014).

Сложившийся статус моря в последние десятилетия находится под воздействием сохраняющегося серьезного пресса хозяйственной деятельности и ряда неблагоприятных природных факторов. Первым из них является маловодье в бассейне р. Волги, сток которой определяет приходную часть водного «бюджета» Каспия (в среднем 85 % материкового притока воды в Каспийское море). В 2001–2005 гг. уровень моря сохранялся на отметке, близкой к –27,0 м БС. С 2006 г. до 2012 г. в результате маловодных лет произошло понижение уровня моря до –27,57 м БС. В 2013 и 2016 гг. наблюдался повышенный сток Волги, годовая величина которого составляла 265–271,4 км³, однако уровень Каспийского моря понизился до –27,99 м БС в 2016 г. (Абиотические и биотические факторы..., 2014).

На фоне маловодья развивается тенденция к осолонению практически всей акватории моря, в особенности его северной части. В среднем соленость северокаспийских вод в 2006–2012, 2014, 2015 гг. составляла 8,87 ‰ по сравнению с 7,08 ‰ в 2005 г. В многоводные 2013 и 2016 гг. режим средней солености составил 8,22 ‰ за предшествующие маловодный (2014 г.) и экстремально маловодный (2015 г.) периоды (9,36 ‰). В условиях возросшего волжского стока и продолжительности половодья произошло снижение солености северокаспийских вод (Катунин, 2014).

Кормовая база водоема и его рыбопродуктивность находятся в зависимости от химического состава воды и, в первую очередь, от содержания в ней биогенных элементов, поступление которых в северную часть Каспия с волжскими водами является одним из главных факторов высокой биологической продуктивности в этой части моря. К важнейшим биогенным элементам относятся азот, фосфор и кремний. Значительную роль играют сезонное соотношение продукционно-деструкционных процессов, ледовые условия в зимнее время в северной части

моря и процессы зимней вертикальной циркуляции в глубоководных районах исследуемой акватории моря. Доля органических форм биогенных веществ в 2006–2016 гг. значительно превышала процент минеральных. Пространственное распределение органических форм биогенных элементов характеризовалось их повышенным содержанием в зоне влияния волжского стока и в северной части центрального приглубого района, что указывает на наиболее высокую продуктивность вод в этих частях акватории исследования. Сохранение значительных величин минеральных форм фосфора и азота свидетельствует о высокой степени эвтрофности вод мелководной северной части Каспия (Катунин, 2014).

На фоне усиления эвтрофирования в условиях активной антропогенной нагрузки и интенсификации нефтедобычи особую важность приобретает изучение содержания в окружающей природной среде загрязняющих веществ, особенно таких высокотоксичных, как нефтепродукты (НП), хлорорганические пестициды, тяжелые металлы. Органическое и неорганическое загрязнение водных биоценозов способно нарушить их гомеостаз и негативно повлиять на воспроизводство биоресурсов. Среди органических токсикантов НП продолжают оставаться основными загрязнителями морской среды. Актуальность исследования их содержания в Каспийском море связана с высоким нефтегазоносным потенциалом и большим количеством источников загрязнения. С 2007 г. уровень содержания НП в северо-каспийских водах нарастал, максимум зарегистрирован в 2011 г. В последующие годы он заметно уменьшился (в 3 раза), а в 2017 г. не превышал среднемноголетних показателей. В целом степень нефтяного загрязнения северной части Каспия в период исследований была высокой, значения концентрации НП в разных районах изучаемой акватории варьировали, но в 67–90 % случаев превышали предельно-допустимые показатели (Карыгина, 2019). Содержание токсичных металлов в водах северной части моря не превышало допустимых значений. Содержание пестицидов продолжает оставаться на высоком уровне, что свидетельствует о значительном загрязнении северо-каспийских вод пестицидами и вероятности их применения вопреки запрету.

Сложившаяся экологическая ситуация в северной части Каспийского моря могла оказывать негативное влияние на среду обитания и жизнедеятельность гидробионтов, несмотря на то, что уровень содержания загрязняющих веществ в водной среде не выходил за пределы среднемноголетних величин (Оценка современного эколого-токсикологического состояния..., 2012).

1.2. История научных исследований по биологии и промыслу леща

Начало исследований каспийской ихтиофауны относится ко второй половине XVIII в., когда российская наука только зарождалась и работы носили экспедиционный характер. Академики Паллас П. С. (1786) и Гмелин С. Г. (1777) осуществили первые научные экспедиции, в которых были собраны биологические материалы о фауне и флоре ряда провинций России, в том числе Волжско-Каспийского бассейна. В ходе их экспедиций получены первые сведения о многих волжских рыбах. Исследования продолжили выдающиеся ученые Бэр К. М. (1860), Кесслер К. Ф. (1877), Книпович Н. М. (1921). Результаты их экспедиций использовались для рационального ведения рыбного промысла на Каспии.

Кесслер К. Ф. (1877) разделил рыб Волжско-Каспийского бассейна в соответствии с их образом жизни: на морских, солоноватоводных, разноводных, проходных, полупроходных и пресноводных. Данная классификация позднее совершенствовалась. Так, Мейснер В. И. (1933) разделил все промысловые виды рыб на 10 самостоятельных групп. К полупроходным он отнес рыб, обитающих в низовьях рек с прилегающим к ним участком моря. Большую часть жизни эти рыбы проводят в море, где нагуливаются, растут и достигают половой зрелости. Для зимовки и размножения они заходят в дельты рек. Часть популяций полупроходных рыб (включая леща) постоянно обитает в реках и миграций в море не совершает.

Изучению основных моментов жизненного цикла леща: биологии размножения, питания, динамики уловов, колебанию запасов – всегда уделялось много внимания. Развитие промышленности и рыбного хозяйства требовало более углубленного изучения сырьевых ресурсов Каспийского моря. С этого периода и началось регулярное наблюдение за важными этапами жизненного цикла леща.

Первые сведения о биологии, динамике численности и промысле каспийского леща стали встречаться среди описания других промысловых рыб низовьев р. Волги (Гримм, 1877, 1896; Сабанеев, 1892; Яковлева, 1874; Александров, 1932, 1936; Толстой, 1915; Терещенко, 1917; Киселевич, 1924; Зуссер, 1939). Монография Терещенко К. К. (1917) содержит первые подробные сведения о промысле, миграциях, размножении, определении возраста, половом составе, плодовитости леща. Благодаря осуществленным исследованиям стали впервые известны основные черты и биологические особенности вида.

В начале XX в. главными задачами рыбохозяйственной науки являлись изучение и рациональное использование водных биоресурсов. Терещенко К. К. с помощью Баранова Ф. И. (1918) произвел первую попытку определения запаса взрослого леща и количества нерестующих производителей. Баранов Ф. И. попытался математически интерпретировать динамику популяции рыб, выявить закономерности влияния рыболовства на стадо рыбы и определить величину мгновенной смертности. Модель оценки численности, основанную на анализе возрастного состава уловов, первым в России разработал Державин А. Н. (1922).

Большинство методов не учитывало изменения популяций под влиянием других факторов, кроме тех, на пропорциональности которых они базируются. Метод Баранова Ф. И. является исключением. Несмотря на то, что он учитывает только результаты промысла, метод теоретически позволяет учитывать все биологические изменения стада через понятие мгновенной смертности. Поэтому данный метод приобрел широкую известность в трудах многих ученых, и в настоящее время основные принципиальные положения теории рыболовства Баранова Ф. И. не потеряли своего значения (Трещев, 1974).

До 2005 г. промысловые запасы леща оценивали биостатистическим методом, который позволяет при помощи возрастного распределения уловов рассчитывать промысловую численность отдельных поколений с момента их вступления в промысел до полного промыслового изъятия (Державин, 1922). Биостатистический метод основан только на фактическом материале и не содержит условно принятых коэффициентов смертности, полученные с его помощью многолетние запасы ниже на величину естественной смертности. Результаты оценки запасов

биостатистическим методом наиболее достоверны в стабильных условиях среды и промысла (Методы оценки запасов..., 2006).

Монастырский Г. Н. (1940, 1952) разрабатывал метод абсолютных изменений промыслового стада. Проанализировав существующие методики определения запасов, он впервые среди отечественных ихтиологов показал, что главными факторами, обуславливающими изменения запасов рыб, являются величина поколений, рост, пополнение и убыль. Именно в работе Монастырского Г. Н. «Динамика численности промысловых рыб» впервые изложены принципы учета рыбных запасов и составление промысловых прогнозов. Значительный вклад в совершенствование оценок запасов леща внесла Дементьева Т. Ф. (1941, 1947, 1952а, 1952б, 1964, 1967, 1976). Она применила разработанную Монастырским Г. Н. методику для оценки запасов леща в северной части Каспийского моря, выявила закономерности их колебания, совершенствовала методику составления промысловых прогнозов.

В 1930–1940-х гг. начаты первые работы по определению запасов рыб в северной части моря под руководством Месяцева И. И., в которых предложено использовать для оценки запасов метод площадей на примере воблы (Запасы рыб..., 1935).

В 1934 г. была организована научно-промысловая разведка, осуществлявшая наблюдения в море и обеспечившая сбор данных о миграции и распределении рыб. С этого времени становится регулярным учет молоди и взрослых промысловых рыб в северной части Каспийского моря. По материалам морских исследований за ряд лет (1934–1936 гг.) был издан первый «Атлас карт распределения промысловых рыб в Северном Каспии» (Бердичевский, 1940).

Морские исследования, во время которых проводился сбор обширного материала по гидрологии и гидрохимии, позволяли решать вопросы, связанные с динамикой запасов промысловых рыб в изменяющихся абиотических условиях среды обитания.

Первые результаты учетных съемок в море были изложены Чугуновым Н. Л. (1928), затем – Рассом Т. С. (1938). Все мелководное пространство они разделили

на несколько учетных зон, или зон с одинаковыми средними уловами. В дальнейшем данные работы совершенствовались (Казанова, 1940; Танасийчук, 1940, 1947, 1950, 1951, 1952, 1957; Кушнарченко и др., 1976; Строганов, 1979). При этом уточнялось два фактора – ареал распространения и время проведения траловых съемок. До 1974 г. урожайность молоди рыб оценивалась по методу Танасийчук В. С., согласно которому северная часть Каспийского моря была условно разделена на девять районов и определено конкретное время лова. За показатель урожайности молоди был принят средний вылов на один час траления в учетных зонах северной части моря. Работы Танасийчук В. С. позволили получить новые данные по морскому периоду жизни леща и установить влияние факторов среды на пополнение промыслового запаса.

Во второй половине XX в. (с 1955 и 1958 гг.) строительство гидроэлектростанций (Куйбышевской и Волгоградской) нанесло огромный ущерб рыбному хозяйству Волго-Каспийского района. В 1960 г. на фоне ухудшения условий захода производителей на нерест и ската молоди в море вследствие понижения его уровня было предложено построить каналы-рыбоходы, что позволило существенно улучшить условия естественного воспроизводства рыбных запасов. К концу 1967 г. построено семь основных и шесть вспомогательных каналов-рыбоходов. Каналы-рыбоходы на продолжении основных водотоков дельты р. Волги служат для прохода вверх на нерест производителей рыб, ската молоди и взрослых рыб обратно в море, привлечения проходных и полупроходных видов рыб в зону промысла. Участки каналов-рыбоходов требуют проведения периодических дноуглубительных работ (Каналы-рыбоходы..., 2012).

После зарегулирования стока р. Волги условия обитания рыб в море изменились, и Яновский Э. Г. (1975) пересмотрел сроки и районы учета сеголеток и взрослых полупроходных рыб. В дальнейшем было принято считать учетным месяц наибольшей концентрации рыб, когда скат молоди и производителей уже закончился и они распределились по всей северной части Каспия. Ученый также разделил молодь волжского и уральского происхождения, что позволило более точно установить ее относительную численность. Белоголова Л. А. (1989) при оценке абсолютной численности молоди в море использовала метод подсчета

мальков по оконтуренным площадям с одинаковыми уловами, предложенный Рассом Т. С. (1938) и видоизмененный Строгоновым А. А. (1979). Основным показателем при количественной оценке молодежи и взрослых рыб являлся средний улов на одно усилие (час траления), его использовали длительный период времени (Сидорова, Белоголова, 1986; Белоголова, 1987). Однако объективная оценка численности рыб с применением орудий лова невозможна без знания их улавливающей способности. Установлено влияние на уловистость трала таких факторов, как скорость траления и плотность рыб в водоеме (Кушнарченко, 2003).

В 1970-х гг. Кушнарченко А. И. и Сибирцевым Г. Г. (1978) проводились исследования по распределению и поведению рыб. Выяснилось, что лещ в большей степени избегает орудия лова, что обуславливает его меньшие уловы тралом по сравнению с воблой. При встрече с орудием лова лещ приподнимается над дном. В силу этого улов верхнего (пелагического) слоя разногоризонтным тралом составляет в среднем 81 %, а нижнего – 19 %, уловистость донным тралом тоже различна, что подтверждается количеством леща в нижней части трала – 19 % и воблы – 61 %.

При изучении уловистости орудия лова исследователи учитывали видовую принадлежность, возраст, состояние рыб, их концентрацию и другие факторы. В ряде случаев использовали условный коэффициент уловистости. Игнорирование этого показателя, как и его необоснованное использование, приводило к весьма относительным значениям при оценке численности рыб (Кушнарченко, 2003).

При оценке общей численности популяции леща необходимо знание абсолютной численности рыб в море. Такие расчеты не выполнялись из-за отсутствия данных по уловистости используемых тралов. В 1989 г. Кушнарченко А. И., Сидорова М. А. и Белоголова Л. А. попытались восполнить этот пробел и определить коэффициенты уловистости для всех возрастных групп леща по материалам траловых съемок 1974–1985 гг. Эта работа была выполнена успешно. Так в дальнейшем стала вычисляться абсолютная численность популяции леща в море с учетом коэффициентов уловистости (Кушнарченко и др., 1989). Определение численности сеголеток, годовиков, двух- и трехлеток леща в море позволяет уточнить их про-

мысловые запасы, численность поколений и более точно прогнозировать будущие уловы (Белоголова, 1991).

Из всего объема исследований прошлых лет о леще следует также остановиться на работах по его изучению на ранних этапах развития.

По сведениям Казанского В. И., была организована специальная «мальковая комиссия» во главе с проф. Книповичем Н. М., а также Арнольдом И. Н. и Бородиным Н. А. Первым организатором этих работ стал заведующий Астраханской лабораторией Каврайский Ф. Ф., поручивший в 1913 г. Казанскому В. И. приступить к изучению личинок волжских рыб. В результате были выделены морфологические сходства и различия личинок рыб. В 1920-х гг. публикуются две классические работы: «Этюды по морфологии и биологии личинок рыб Нижней Волги» Казанского В. И. (1925) и «Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района» Чугунова Н. Л. (1928). Данные работы послужили основой для подробного изучения биологии и строения леща и других видов рыб р. Волги на всех этапах их жизненного цикла и были логически завершены Коблицкой А. Ф. и Казанчевым Е. Н., опубликовавшими определители личинок (1966, 1981) и взрослых рыб (1981).

Кожин Н. И. (1951) констатировал, что в результате смещения нерестилищ леща в низовье современной дельты и авандельту нерестовый ареал вида в тот период значительно увеличился, и в промысловую зону дельты его проходило относительно меньше, чем наблюдалось раньше.

Впоследствии интерес к естественному воспроизводству леща возрастал. Урожайность полупроходных рыб на нерестилищах дельты р. Волги оценивается с 1974 г. В этот период в КаспНИРХе сформировалось направление по учету молоди на нерестилищах дельты. Изучалось нерестовое значение различных зон дельты и авандельты. Определены сроки, места нереста, его продолжительность, состояния нерестилищ и, как следствие, эффективность воспроизводства.

Численность молоди леща на нерестилищах дельты подвержена значительным флуктуациям. Выяснилось, что формирование численности популяции вида определяется результатом сложного взаимодействия абиотических и биотических факторов. Для эффективного размножения леща первостепенное значение имеют

объем и продолжительность половодья. В условиях повышенного объема весеннего половодья и оптимального режима обводнения нерестилищ наблюдается увеличение урожайности леща. Для размножения полупроходных и речных рыб большое значение имеет залитие полоев за неделю до установления в р. Волге нерестовой температуры ($+8^{\circ}\text{C}$). В период зарегулирования стока начало половодья либо существенно опережало, либо задерживалось относительно нерестовой температуры в р. Волге. Как в многоводные, так и в средневодные годы массовое вылупление предличинок полупроходных и речных рыб совпадало с пиком половодья и установлением проточности полоев, что обуславливало преждевременный вынос их из полоев в водотоки (Алехина, Финаева, 2001).

Наиболее детальные исследования по биологии молоди леща и формированию его численности в северной части Каспийского моря выполнены Танасийчук В. С. (1940, 1947, 1950, 1951, 1952, 1957) и изложены в ее докторской диссертации «Биология размножения и закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб в связи с изменением водности Волги и Урала» (1958). Результаты по учету молоди леща в северной части Каспия широко используются при составлении прогноза его промыслового запаса. Проведя исследования в придельтовом пространстве и в море, Танасийчук В. С. получила интересные сведения о распределении молоди в связи с соленостью воды и температурой. Эти данные послужили базовым материалом для оценки влияния зарегулированного стока р. Волги на распределение молоди рыб в море и ее выживаемость (Яновский, 1972, 1975).

Работами Танасийчук В. С. (1957), Яновского Э. Г. (1972) установлено, что характер роста молоди полупроходных рыб по годам зависит от особенностей гидрологического режима и преимущественно от времени половодного периода жизни мальков. Основными факторами, определяющими рост молоди рыб, являются продолжительность нагульного периода в реке и его тепловой режим. Рост скатившихся в море сеголеток леща зависит как от паводкового и температурного режимов речного периода жизни молоди, так и от условий ее нагула и обеспеченности кормовым бентосом на морских пастбищах.

Проблему естественной смертности и ее зависимость от разных факторов изучал Зыков Л. А. (2005). Его исследования показали, что на урожайность формирующихся поколений рыб особое влияние оказывают уровень моря, объемы весеннего половодья в р. Волге и биомасса нерестующих производителей. Благоприятными для воспроизводства рыбных запасов являются гидрологические условия, близкие к естественным незарегулированного стока Волги. Экстремально высокие паводки, как и маловодные, неблагоприятны для воспроизводства леща.

Танасийчук Н. П. (1959) в популяции леща обнаружил два локальных стада: волжское (наиболее многочисленное) и уральское, но четкие границы распространения в северной части моря этих стад не определены. Более того, исследователем было показано, что при смещении нагульного ареала рыбы (особенно в многоводные годы) оба стада смешиваются.

Изучение численности молоди (сеголеток и годовиков) полупроходных рыб и ареала их распространения в северной части Каспийского моря продолжила Белоголова Л. А. Результаты своих исследований она изложила в диссертационной работе «Биология и формирование численности молоди полупроходных рыб в Северном Каспии в условиях зарегулированного стока реки Волги» (1991). Белоголова Л. А. доказала, что на формирование численности поколений полупроходных рыб большое влияние оказывают не только условия развития в год рождения поколения, но и условия нагула в море в весенне-летний период следующего года. Количество годовиков леща, нагуливающих летом на морских пастбищах, также колеблется по годам. В маловодные годы их численность и плотность в 2–3 раза ниже по сравнению с многоводными годами.

С середины 1960-х гг. в условиях зарегулированного стока р. Волги наиболее детальные исследования по лещу принадлежат Сидоровой М. А. Ею были выполнены обширные работы по изучению биологии вида, определению запасов и прогнозированию добычи в низовьях Волги. Большое количество работ автора опубликовано с 1971 по 2009 гг. Материалы многолетних исследований стали основой ее диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему «Биология и формирование запасов леща Волго-Каспийского района в условиях зарегулированного стока реки Волги» (1981).

В работах Сидоровой М. А. достаточно полно изучены все этапы жизненного цикла леща, особенно его взрослой части популяции; установлены факторы, влияющие на численность и формирование промысловых запасов рыб. Был проведен морфологический анализ вида с целью уточнения его систематического положения. В таксономическом отношении по ряду пластических признаков полупроходной лещ занимал промежуточное положение между типичным лещом *Abramis brama* и восточным лещом *Abramis brama orientalis* В. По большинству меристических признаков лещ наиболее близок к восточному лещу, как и предполагалось Бергом Л. С.

Сидорова М. А. отмечала, что в маловодные годы нагульный ареал леща в море сокращается, что связано как с увеличением солености, так и с уменьшением численности вида в 1970-е гг. Кормовая база не лимитирует роста численности леща. Численность его поколений зависит в большей степени от режима весеннего половодья, обуславливающего степень обводнения и кормность нерестилищ. Сидоровой М. А. доказано, что большое значение в формировании урожая молоди леща имеют объем, высота, продолжительность половодья, скорость подъема и спада полых вод, площади заливания. Между урожайностью и этими параметрами половодья найдена положительная зависимость (коэффициент корреляции 0,74). Исследователем предложена промысловая мера на леща 24 см, которая используется и в настоящее время (Сидорова, 1981).

Прошло около 40 лет после выхода работы Сидоровой М. А., посвященной биологии и формированию запасов леща в Волго-Каспийском районе. Время показало, что изучение формирования популяции данного вида и промысловое использование его запасов продолжает оставаться одной из главных задач в рыбной отрасли Волжско-Каспийского бассейна.

За период исследований Сидоровой М. А. в дельте р. Волги произошли изменения, связанные со снижением уровня Каспийского моря в 1929–1977 гг. и с его ростом в 1980-е и 1990-е гг. В 1978 г. началась новая трансгрессия Каспийского моря за счет увеличения водности Волги, в результате которой уровень моря к 2000 г. повысился почти на 2,5 м (Клиге, 1995). Произошло обводнение дельты, опреснение ее нижних участков и частично авандельты. Условия жизни

леща стали благоприятными, что привело к росту численности популяции. Динамически непостоянная экосистема северной части Каспийского моря и дельты Волги оказала воздействие на биологию, размножение и промысел вида.

С 2006 г. на протяжении 8 лет отмечались низкие по объему и продолжительности половодья, которые часто не соответствовали рыбохозяйственным требованиям даже в минимальной степени, что крайне негативно сказалось на воспроизводстве рыбных запасов в дельте р. Волги и формировании кормовой базы промысловых рыб в северной части Каспийского моря. Режим попусков воды, осуществляемый в интересах энергетики и по остаточному принципу для рыбного хозяйства, существенно ухудшил условия размножения и обитания полупроходных рыб и обусловил сокращение масштабов их естественного воспроизводства (Тарадина, Чавычалова, 2012). Другим негативным фактором с середины 1990-х гг. является нелегальный промысел на путях миграции и непосредственно на нерестилищах ценных промысловых видов (Каналы-рыбоходы..., 2012).

В современный период для дельты Волги сохраняется тенденция к усилению эвтрофикационных процессов, проявляющихся в стабильно высоких концентрациях минерального фосфора, нитритного и нитратного азотов, органического вещества. В условиях продолжающегося эвтрофирования воды и высокого содержания органического вещества отмечается рост органического загрязнения (по нефтепродуктам, ртути, пестицидам). Концентрации остальных токсикантов в основном сохранились на уровне среднесезонных величин. С учетом повсеместного повышения в коренном русле р. Волги концентраций токсикантов экологотоксикологическую ситуацию можно назвать напряженной. Вниз по течению реки концентрации большинства загрязняющих веществ уменьшаются, что свидетельствует о высокой самоочищающей способности водоема на участке среднего и нижнего течений Волги (Экологические условия..., 2012).

Произошедшие изменения отразились не только на количественном, но и качественном состоянии популяции леща: на условиях его воспроизводства, распределении, кормовой базе, биологических характеристиках (размер, вес, плодовитость, возрастной состав). В современный период промысловые запасы и уловы данного вида базируются в основном на низкоурожайных поколениях.

Необходимо продолжать изучение формирования поколений леща с применением новых математических моделей для оценки численности и биомассы популяции. Когортные модели, описывающие динамику запасов с возрастной структурой в условиях их промысловой эксплуатации, относятся к одному из наиболее распространенных классов моделей, применяемых для анализа системы «запас – промысел». Современные когортные модели позволяют не только органично и статистически обоснованно использовать всю совокупность имеющейся информации, но и принять во внимание неизбежное наличие ошибок в данных (Васильев, 2001). Более совершенный количественный учет численности леща благоприятно отразится на достоверности расчетов его промысловых запасов и ОДУ.

Несмотря на многочисленные исследования различных периодов жизни северокаспийского леща, в настоящее время все же остается ряд неизученных вопросов. Экосистема Каспийского моря и низовий Волги находится под большим и растущим прессом хозяйственной деятельности. Разведка и освоение нефтегазовых месторождений вносят новые изменения в процессы решения таких проблем. Поэтому в XXI в. остается актуальным решение вопросов, связанных с оценкой влияния природных и антропогенных факторов на формирование популяций и обитание водных биоресурсов в Каспийском море, в том числе леща.

1.3. Систематическое положение и основные сведения о биологии леща

Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) имеет следующую таксономическую характеристику.

Тип *Chordata* – хордовые

Подтип *Craniata* – черепные

Класс *Actinopterygii* – лучеперые рыбы

Отдел *Teleostei* – костистые

Отряд *Cypriniiformes* – карпообразные

Надсемейство *Cyprinoidea* – карпоподобные

Семейство *Cyprinidae* – карповые

Подсемейство *Leuciscinae* – леуцисцины

Род *Abramis* – лещи

Вид *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) – лещ (рисунок 1а, б)

Впервые лещ был описан Линнеем К. в его *Systema naturae* как один из видов рода *Cyprinus* – *Cyprinus brama*. Геккель Э. Г. выделил его в самостоятельный род *Abramis*.



а



б

Рисунок 1 – Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758):
а – массовые промеры леща; б – лещ в промысловых уловах неводов

Гриб А. В. и Вернидуб М. Ф. (1935), исследовавшие леща из Финского залива, установили, что он значительно отличается от леща Аральского моря, описанного Маркубом М. И. (1929). Отличия аральского леща от леща Финского залива, принятого за типичную форму, заключаются в меньшем количестве чешуи боковой линии, лучей в анальном плавнике, меньшей длине хвостового стебля, в большем антедорсальном расстоянии, большей высоте спинного плавника и головы, большем количестве тычинок на первой жаберной дуге. На основании этих отличий Гриб А. В. и Вернидуб М. Ф. выделили аральского леща в особый подвид *Abramis brama bergi*. Однако это название было изменено Бергом Л. С. (1949, 1952) на *Abramis brama orientalis*, т. к. внутри рода *Abramis* уже имелось подвидовое название *Abramis sapa bergi*.

В систематическом плане Терещенко К. К. (1917) отнес каспийского леща к основному виду *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). Впоследствии Берг Л. С. (1949) пришел к выводу, что лещ из бассейна Каспийского моря близок к аральскому. Он его описал и выделил в подвид – восточный лещ *Abramis brama orientalis*, который, по его мнению, отличался от типичного леща меньшим числом ветвистых лучей в анальном плавнике, чешуи в боковой линии и позвонков и большим числом жаберных тычинок на первой дуге. С этих пор мнение Берга утвердилось достаточно прочно.

Данная точка зрения разделялась многими авторами таксономических работ по лещу (Шапошникова, 1948; Житенева, 1970; Хаберман, 1974; Лесникова, 1975) и приведена в биогеографической сводке по бассейну Волги (Волга и ее жизнь, 1978). Граница подвидовых ареалов была неясна. По мнению Берга Л. С., восточный лещ распространен в бассейнах Каспийского и Аральского морей: по Амударье, Сырдарье до Ферганы, есть в озерах по Узбой, в Средней и Нижней Волге, т. е. ниже впадения Камы, и в низовьях Урала. Верхнюю Волгу населяет типичный подвид или, согласно Лесниковой Т. В. (1975), особая форма, занимающая промежуточное положение между подвидами (Яковлев и др., 1982).

Сидоровой М. А. (1981) в дельте Волги проведен морфологический анализ леща с целью уточнения характерных признаков и систематического положения. Ею также было установлено, что лещ относится к восточному подвиду.

По мере накопления результатов исследования изменчивости леща в ареале стали возникать сомнения в валидности выделенных подвидов. В дальнейшем исследование показали, что отличия леща из бассейнов Каспийского и Аральского морей и из других регионов не достигают подвидового уровня (Промысловые рыбы России, 2006).

По определению Берга Л. С. (1949), основным признаком, отличающим восточный подвид от типичного леща, является число жаберных тычинок: 23–28 против 19–24. Однако этот признак у леща подвержен возрастной изменчивости (Яковлев, Изюмов, 1982), что снижает его таксономическую ценность. Вторым признаком – число чешуй в боковой линии. Согласно Бергу Л. С. (1949), Грибу А. В. и Вернидубу М. Ф. (1935), у восточного леща число чешуй несколько меньше, чем у номинативного подвида. По мнению Кирпичникова В. С. (1987), данный признак, поздно закладывающийся в онтогенезе, сильно подвержен модификационной изменчивости. Подтверждением этому может служить тенденция снижения числа чешуй у леща в южных популяциях (Дорогин, 2011). Результаты свидетельствуют об отсутствии разницы между подвидами по данному признаку. Исходя из этого можно считать, что для внутривидовой систематики леща число чешуй в боковой линии малопригодно. Число ветвистых лучей в анальном плавнике также не имеет таксономической ценности, о чем свидетельствует беспорядочность распределения средневывборочных значений этого признака в ареале леща (Дорогин, 2011). И остается рассмотреть последний признак – общее число позвонков. В литературе можно встретить противоречивые данные, что связано с отсутствием до последнего времени морфологически обоснованной системы подсчета позвонков у карповых рыб (Яковлев, Изюмов, 1982). В большинстве работ методика подсчета не оговаривается. Согласно исследованиям Кожары А. В. и Изюмова Ю. Г. (1991), у леща число позвонков жестко канализовано. Чаще всего их 44, реже – 43, еще реже – 45 (Дорогин и др., 2011). Лещи с позвонками 42–46 встречаются единично, с 47 позвонками обнаружен только один лещ из 9 тыс. исследованных рыб. Установлено, что, несмотря на малую межпопуляционную варьированность, число позвонков у леща изменяется в ареале не случайным об-

разом. Оно не зависит от широты местности и других физико-географических факторов и может быть использовано для микросистематики (Дорогин, 2011; Яковлев, Изюмов, 1982; Изюмов, 1984; Мироновский, 1985). По мнению Кожара А. В. и Изюмова Ю. Г. (1991), подвид *Abramis brama orientalis*, выделенный Грибом А. В. и Вернидубом М. Ф. (1935) в бассейне Арала, должен остаться в первоначальных границах, а популяции всех остальных водоемов на территории России следует отнести к виду *Abramis brama* (Linnaeus, 1758).

Яковлев Н. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. (1982) сделали заключение, что лещ в пределах европейской части России мономорфен. Популяции леща со сходными значениями признаков распространены на этой территории столь закономерно, что не может быть и речи об их разделении на подвиды. По мнению ученых, восточный подвид леща из Аральского моря *Abramis brama orientalis* выделен на основе анализа случайных выборок с применением нескорректированных методик подсчета признаков и несовершенных биометрических методов. Поэтому естественный ареал восточного леща ограничен бассейном Аральского моря. По-видимому, Берг Л. С., включая в подвид *Abramis brama orientalis* лещей Волги, Камы и Урала, руководствовался отчасти географическим принципом, поскольку морфологическое обоснование подобной процедуры на методическом уровне того времени представляется невозможным (Кожара, Изюмов, 1991).

Проведенные работы по лещу морфологически не обоснованы и не предусматривают подсчета многих меристических признаков (например, числа позвонков). Кроме того, недопустимо рассматривать Финский залив в качестве типового местонахождения *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). В этом качестве могут быть приняты только озера Прибалтики, а более точно – озера Швеции, откуда происходит линнеевский тип (Яковлев и др., 1982).

Изучение многих морфологических признаков леща по всему ареалу показало, что различия между обыкновенным и восточным лещом (*Abramis brama orientalis* Berg, 1949) из бассейнов Каспийского и Аральского морей, послужившие основанием для выделения последнего в отдельный подвид, сглажены, а изменчивость вида в целом носит экологический, географический, возрастной и половой

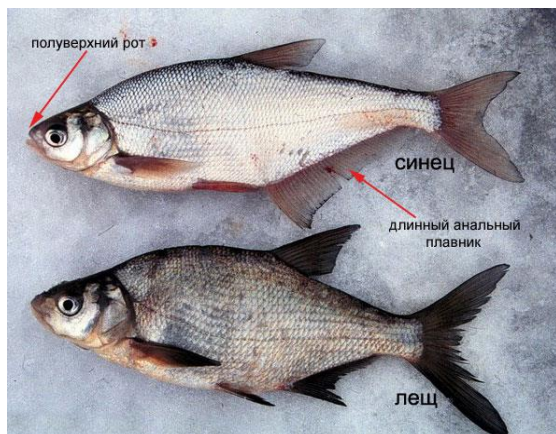
характер (Петрачук, 2013). Анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости выявил наличие семи географических групп популяций: печорской, северо-восточной, северо-западной, белозерской, рыбинской, центральной и арало-каспийской, но не придал им таксономического статуса (Петрачук, 2013; Изюмов, 1987). Несколько иные группировки выделены Кожарой А. В. и Мироновским А. Н. (1988): понтическая, эстуарная каспийская, нижневолжско-камская, северо-восточная, северо-западная, средневолжская и аральская (Петрачук, 2013; Аннотированный каталог..., 1998).

Исследователи последних лет считают леща видом *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) с ареалом обитания от Азово-Черноморского бассейна до водоемов Сибири и Казахстана (включая реки и осолоненную часть Каспийского моря), а также в реках Балтийского, Белого морей и европейских озер (Васильева, Лужняк, 2013; Определитель рыб..., 2013; Нельсон, 2009; Пономарев и др., 2014; Ихтиофауна Азово-Донского и Волго-Каспийского бассейнов..., 2009). При этом Васильева Е. Д. с соавторами включает в род *Abramis* виды: лещ *Abramis brama*, густера *Abramis bjoerkna*, белоглазка *Abramis sapa*, синец *Abramis balerus*, рыбец *Abramis vimba*. Бугуцкая Н. Г. и др. в роде *Abramis* оставляет только один вид *Abramis brama*, без подвидов. Мы разделяем данное мнение, соответствующее как классической, так и современной мировой систематике.

Признаки. Лещ имеет сравнительно высокое тело, сжатое с боков. Голова и глаза небольшие. Спина за затылком резко поднимается вверх, особенно у крупных особей. Окраска у молодых рыб серо-серебристая, у более зрелых – коричневатая с золотистым отливом. У половозрелых самцов тело и плавники покрываются мелкими бугорками. Рот полунижний, небольшой, но может сильно выдвигаться, образуя длинную трубку, направленную вниз. Грудные плавники немного не доходят, иногда доходят до основания брюшных, или даже заходят за них. Брюшные плавники доходят до анального отверстия или до анального плавника (Атлас пресноводных рыб России, 2002).

Позади брюшных плавников расположен киль, не покрытый чешуей, а перед спинным плавником находится свободная от чешуи борозда (Дорогин, 2011).

От синца и белоглазки лещ отличается меньшим числом ветвистых лучей в анальном плавнике и меньшим количеством позвонков. Кроме того, у синца рот конечный, обращенный вверх, чешуя мелкая. Неполовозрелый лещ по форме напоминает густеру, от которой отличается более мелкой чешуей, более длинным и выемчатым анальным плавником (Казанчев, 1981). У леща начало спинного плавника расположено над серединой вертикали между брюшным и анальным плавниками, анальный плавник высокий и начинается позади конца основания спинного плавника (Берг, 1949; Атлас пресноводных рыб России, 2002) (рисунок 2).



а



б



в

Рисунок 2 – Отличия леща от других рыб:
а – синец, лещ; б – густера; в – белоглазка *

Чешуя у леща средних размеров. В боковой линии насчитывается 48–60 чешуек (в среднем 50–55), количество жаберных тычинок на первой дуге – 18–27 (в среднем 22,5). Глоточные зубы однорядные (редко двурядные), их в среднем 5–5, редко – 6–5 или 5–6. Количество позвонков – 44–46 (Берг, 1949; Атлас пресноводных рыб России, 2002; Промысловые рыбы России, 2006).

* Рисунки взяты с сайтов: <http://fishingwiki.ru>; <https://fion.ru/foto/28821.html>; <http://fish.kiev.ua>; <http://spinningist.info/sopa-beloglazka.html>.

Распространение. Лещ широко распространен в следующих районах: водоемы Европы к востоку от Пиренеев и к северу от Альп; Балканский полуостров, к югу от бассейна Дуная; Англия, Ирландия, реки и озера бассейнов Северного, Балтийского, Черного, Азовского (от Дуная до Дона), Каспийского и Аральского морей, в Финляндии и Финском заливе, озера бассейнов больших рек; водохранилища рек Волги, Днепра, Дона и др.; акклиматизирован в озерах и водохранилищах бассейнов Иртыша, Оби и в Байкало-Ангарском бассейне (Промысловые рыбы России, 2006).

На севере населяет пресные водоемы до Печоры, на юге – бассейны южных морей России (Иванов, Комарова, 2012), причем только северные и наименее соленые части этих морей (Аннотированный каталог..., 1998). В открытом море вид почти никогда не встречается, всегда придерживается предустьевых, мелководных и опресненных участков моря. На северо-западе России обитает в Сямозере, Волхове, Ильмене, южной части Ладожского озера, Неве, изредка в Финском заливе, реке Нарове. Отмечен в Белом озере. Многочислен в водохранилищах, особенно в Рыбинском (Промысловые рыбы России, 2006).

Ареал каспийского леща – нижнее течение и дельты всех рек, впадающих в Каспийское море: Волги, Урала, Терека, Куры; речки Ленкоранского побережья, редко встречается в Самуре и Атреке. На Нижней Волге вид представлен жилой и полупроходной формами (Казанчеев, 1981; Иванов, Комарова, 2012).

Сезонные миграции. В северной части Каспийского моря выделяют три локальных стада леща: волжское, уральское и терское. Они приурочены к опресненным предустьевым пространствам рек и разделены осолоненными участками моря. Наибольшей численностью отличается волжское стадо, численность уральской и терской популяций заметно ниже (Танасийчук, 1959; Иванов, Комарова, 2012).

Лещ по происхождению – типично пресноводная рыба, обитающая во многих реках и озерах. Однако на Каспии, как в Азовском и Аральском морях, лещ является полупроходным видом, значительно расширившим свой ареал обитания за счет выхода из устьев рек в опресненные, а также в солоноватоводные участки и освоившим более богатые по сравнению с реками кормовые площади моря.

Зимует лещ в нижней части рек, в авандельте и мелководных районах северной части Каспийского моря. Весной (апрель, май) половозрелые особи заходят в реки на нерест, а неполовозрелые нагуливаются на пастбищах северной части Каспия (Сидорова, 2007). В третьей декаде мая после нереста из дельты Волги лещ начинает скатываться, а в конце июня вся его популяция находится в море. Из Волги лещ мигрирует в западный и центральный районы северной части Каспия, доля рыб из этого числа заходит в восточную часть моря. Из Урала рыба проходит к восточным мелководьям и мигрирует в южном направлении. В годы, когда численность вида высокая, уральская и волжская популяции смешиваются между собой. Восточный район северной части Каспия является нагульным ареалом волжской и уральской популяций леща (Сидорова, 1989).

В море и в предустьевом пространстве лещ проводит большую часть жизненного цикла, где проходит нагул взрослых особей после нереста и молоди до созревания. Лещ – эвригалинный солоноватоводный вид, нагуливается в водах соленостью до 13 ‰. Его распространение в море ограничивается изогалиной 8 ‰. Наибольшие скопления во всех районах моря наблюдаются в зоне слабого осолонения – 2–4 ‰. Молодь леща держится в море на меньших глубинах, чем вобла, и ареал нагула молоди меньше. В многоводные годы ареал нагула расширяется. Зону распространения сеголеток ограничивает изогалина 8–9 ‰. Наибольшее количество сеголеток нагуливается в водах соленостью до 4 ‰ и глубиной до 4 м (Иванов, Комарова, 2012).

В конце лета и осенью, когда вода охлаждается до 8–10 °С, интенсивность питания леща в море снижается, происходит осенняя миграция вида в реки, где он остается на зимовку. Перед заходом в дельту лещ концентрируется в авандельте, где наибольшее его количество наблюдается в конце сентября и октябре (Иванов, Комарова, 2012). В реках массовый ход леща продолжается в течение октября, и лишь к концу ноября интенсивность миграции снижается (Казанчеев, 1981; Сидорова, 2007; Иванов, Комарова, 2012).

Биология размножения леща. Половозрелая рыба заходит весной на нерест в реки. Сроки начала и массового хода леща, а также его продолжительность непостоянны и определяются гидрометеорологическими особенностями

весны (температурой, силой и направлением ветра, уровнем воды в реке). Начинается ход леща до подъема уровня в реке – в первую или вторую пятидневку апреля при температуре воды 2–4 °С. Массовый ход отмечается в последней пятидневке апреля – первой декаде мая при температуре воды 8–12 °С, в период повышения уровня воды и образования пойменно-ильменной системы. В теплые весны усиление хода леща происходит еще до подъема уровня воды (Иванов, Комарова, 2012). Продолжительность массового хода леща на нерест – 30 дней. В начале хода доминируют самцы, затем до конца хода – самки (Сидорова, 1989).

Основные нерестилища леща всегда располагались в нижней зоне дельты. Успешный нерест наблюдался в култушной зоне и авандельте. Икрометание проходит на свежесалитых участках пойм дельты с глубинами 30–70 см, возможен нерест по берегам ериков и протоков. Лещ – типичный фитофил: субстратом для икрометания служат мягкая луговая растительность, роголистник, сухая прошлогодняя растительность, корневища тростника. Продолжительность нерестового периода вида колеблется от 11 до 41 дня (Казанчеев, 1981; Алехина, Финаева, 2001).

Наибольшая гибель леща отмечается на ранних стадиях развития. Основные факторы гибели – резкие колебания и снижение температуры воды во время эмбриогенеза, неблагоприятный кислородный режим, недостаток корма при переходе на активное питание, выедание мальков хищниками во время их ската в реки.

Одним из основных факторов, определяющих сроки начала нереста, является термический режим водоема. Общий диапазон нерестовых температур у леща довольно широк – от 8 до 25 °С. Массовый нерест наблюдается при температуре воды от 12 до 17 °С. Оптимальная температура для развития икры леща в дельте Волги – 16–20 °С. Ниже 6 °С значительная часть икры гибнет. Личинки на поймах развиваются при температуре воды от 14 до 25 °С. Северокаспийский лещ в основном выметывает икру одновременно (Алехина, Финаева, 2001; Иванов, Комарова, 2012).

Нерест леща по времени совпадает с весенним половодьем. Обычно лещ нерестится после воблы, но сейчас в связи с задержкой обводнения нерестовых угодий часто наблюдается совмещение сроков размножения этих видов рыб. При

температуре 14,6 °С развитие икры происходит за 150 ч. В маловодные годы молодь скатывается на более ранних этапах развития, чем в многоводные. Длина покатной молоди – 7–8 мм, масса – 18–20 мг. В многоводные годы молодь имеет длину 18–20 мм, массу 110–220 мг. Восточная часть дельты Волги более богата кормовой базой, и молодь здесь крупнее и многочисленнее. Основной скат молоди леща происходит в июне – начале июля (Иванов, Комарова, 2012).

Продолжительность нагула личинок леща определяется гидрологическим режимом весеннего половодья. В многоводные годы с длительным обводнением нерестилищ она может составлять 50–60 сут. Этого времени достаточно, чтобы все личинки достигли покатных стадий. В экстремально маловодные годы длительность пребывания личинок на полоях сокращается в среднем от 26 до 42 сут. В такие годы молодь скатывается в реку на ранних нежизнестойких стадиях, бóльшая ее часть остается в отшнурованных водоемах и гибнет (Сидорова, АLEXИНА, 2001). В море мальки постепенно распространяются по всей северной части Каспия. В большом количестве они держатся у свалов глубин. С октября молодь начинает стягиваться к опресненным мелководьям, где и зимует. Иногда мальки заходят на зимовку в низовья рек (Белоголова, 2001).

Питание леща. Лещ – типичный бентофаг. Выдвижной рот дает ему возможность добывать пищу из грунта до глубины 5–10 см. Вид обладает малой пищевой пластичностью, которая компенсируется высокой активностью при добывании корма (Шорыгин, 1952).

В 1959 г. Виноградов Л. Г. разделил донное население Северного Каспия на пять групп: 1) пресноводную; 2) прибрежную, или слабосоленоватоводную; 3) солоноватоводную; 4) реликтовую соленолюбивую, или редкую; 5) морскую. Такая классификация групп бентоса используется в настоящее время (Особенности развития..., 1989).

Комарова И. В. (1951), исследуя питание леща в Северном Каспии, отнесла его к ракоедом. На избираемость ракообразных (*Cumacea* и *Corophiidae*, *Gammaridae*) лещом указывали Брискина М. М. (1951), Шорыгин А. А. (1952) и Тре-

бенек З. А. (1973). Основные компоненты в питании – ракообразные, черви и в меньшей степени солоноватоводные моллюски – устойчиво сохраняются в рационе леща, меняется только соотношение этих групп. Лещ в меньшей степени, чем вобла, использует вселенцев средиземноморского комплекса – нереис, абру, краба (Кравченко, 2014). Это объясняется сокращением его ареала и ограничением распространения наиболее опресненными прибрежными мелководными районами северной части Каспийского моря, где донные биоценозы формируются из представителей пресноводного и слабосолоноватоводного комплексов организмов (Каспийское море..., 1985).

В современный период (2005–2009 гг. и 2010–2014 гг.) в составе пищи леща встречались черви, ракообразные, личинки насекомых (хирономиды), моллюски, а также «прочие» таксоны: рыба (бычки), насекомые (*sp.*), гидроиды, грунт (песок, ракуша), растительный детрит, высшая водная растительность, водоросли. Ракообразные были представлены планктонными (*Ostracoda*, *Copepoda*, *Cladocera*) и высшими донными (*Gammaridae*, *Cumacea*, *Corophiidae*, *Mysidacea*) формами, черви – многощетинковыми (*Ampharetidae*, *Nereidae*) и малощетинковыми (*Oligochaeta*) полихетами, моллюски – представителями слабосолоноватоводного (*Dreissena sp.*, *Adacnaglabra*), солоноватоводного (*Adacna polymorpha*) и морского (*Abra ovata*, *Cerastoderma lamarcki*, *Mytilaster lineatus*) комплексов (Кравченко, 2014).

Лещ – малопластичная рыба, поэтому его рацион формировался преимущественно за счет червей (в среднем 30,4–31,6 % от массы пищевого комка) и высших донных ракообразных (в среднем 21,9–21,7 %). Хирономиды для леща – второстепенный корм, на долю которого приходилось в среднем 17,7–14,0 %. Моллюски потреблялись в небольшом количестве (3,6–6 %). Таким образом, лещ питается в основном высшими ракообразными, червями, хирономидами и в меньшей степени моллюсками. Выбор червей и ракообразных обусловлен их значительной численностью в донной фауне и доступностью на местах откорма (Кравченко, 2010, 2014; Кравченко и др., 2015).

Искусственное воспроизводство. Лещ является объектом искусственного разведения в нерестово-выростных хозяйствах. Объем выпускаемой молоди вида в прошлом столетии составлял в среднем 2 млрд экз. С 2005 по 2016 гг. выпуск изменялся от 1,56 млрд экз. (2014 г.) до 2,28 млрд экз. (2011 г.), составляя в среднем 1,98 млрд экз. (Досаева, 2014).

Нерестово-выростные хозяйства в разные годы (2010–2016 гг.) обеспечивали в промысловом возврате от 0,86 до 1,23 тыс. т, или 1,9–2,74 млн экз. молоди леща, что соответствует 11 % от его годового вылова, который в эти годы в среднем составлял 9,0 тыс. т. Средний промысловый возврат от молоди леща навеской 0,2 г равен 0,12 % или 0,0012 (URL: http://vniiprh.ru/sites/default/files/file/document/prikaz_1166_25.11.2011.pdf).

Ихтиопатологическое состояние леща оценивается как напряженное на этапе развития сеголеток и двухлеток. Гибель от паразитарных заболеваний составляет около 3 % от общей численности молоди (Паразитофауна..., 2018). У взрослых рыб степень зараженности паразитами незначительна и не оказывает существенного влияния на их численность (Мониторинг инвазий..., 2019).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Сбор и ихтиологический анализ биологического материала

Материалы по теме диссертационной работы были собраны в Волжско-Каспийском филиале ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ») лично автором в период с 2005 по 2016 гг. Наблюдениями охвачены все основные места обитания леща: дельта, авандельта р. Волги и северная часть Каспийского моря. Сбор ихтиологического материала осуществлялся в течение весеннего и осеннего хода рыбы на стационарных тоневых участках и рыбоприемных пунктах (рисунок 3).

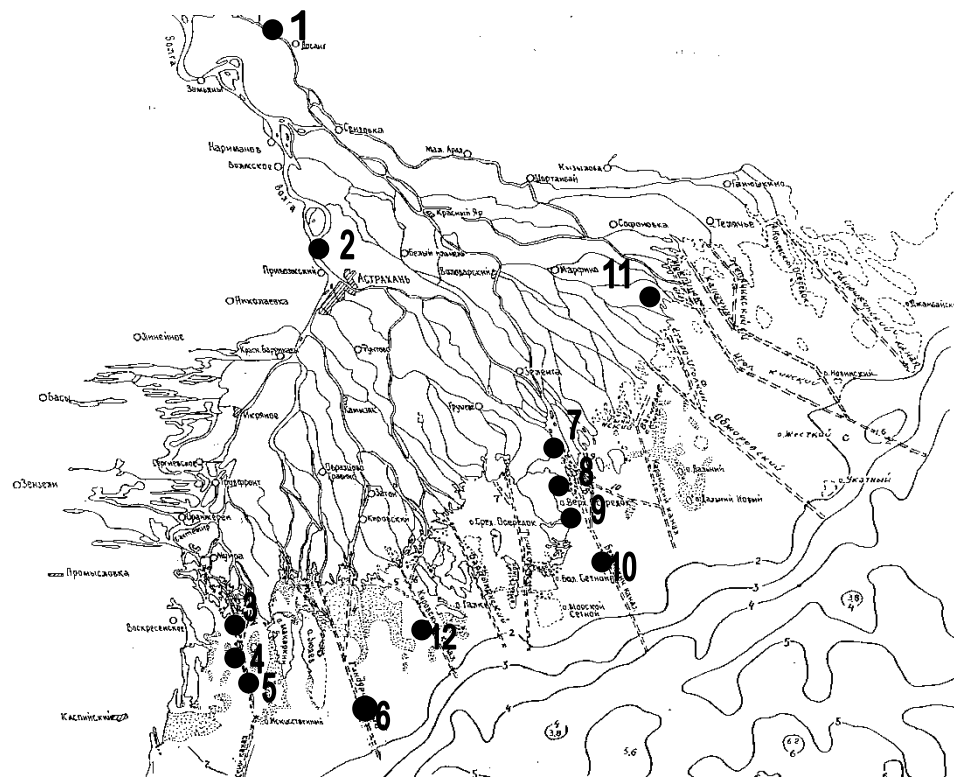


Рисунок 3 – Карта-схема основных районов исследований (промысловые участки (тони) и приемные пункты) и сбора биологического материала в дельте и авандельте Волги:
 1 – т. Митинка; 2 – т. Балчуг; 3 – т. Нижне-Стахановская; 4 – т. Научная;
 5 – т. 10-я Огневка; 6 – Барская коса (Гандуринский банк); 7 – т. Весенняя;
 8 – т. Комсомольская; 9 – т. 5-я Огневка; 10 – т. 7-я Огневка;
 11 – т. Красноармейская; 12 – авандельта Кировского банка

Для более полного анализа популяции леща ихтиологический материал был собран во время проведения комплексных экспедиций по всей акватории северной части Каспийского моря (только в зоне ответственности Российской Федерации) в период, когда рыба нагуливается в море (рисунок 4). За 12 лет исследований в море выполнено 1 752 станции, проведено 1 752 траления 9-метровым донным тралом и 1 752 траления 4,5-метровым тралом. Кроме ихтиологических исследований, в море на всех станциях получены гидрологические (измерение глубины, прозрачности и температуры придонного слоя воды, оценка солености воды) и гидробиологические (определение состава и биомассы бентоса) данные.

Сбор биоматериала осуществлялся на речных и морских судах (рисунок 5).

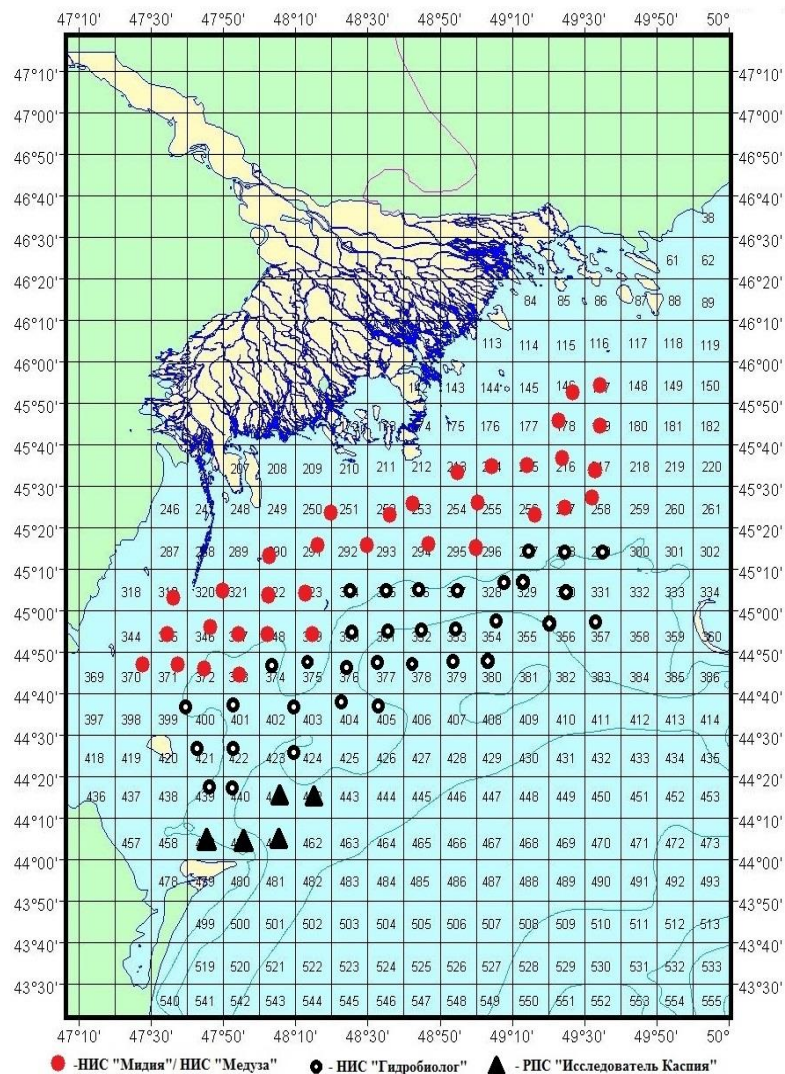


Рисунок 4 – Карта-схема районов исследования: дельта р. Волги и сетка станций в северной части Каспийского моря за период 2005–2016 гг.

*а**б*

Рисунок 5 – Научно-исследовательские суда КаспНИРХа:
а – морское НИС «Медуза»; *б* – речное т/х судно «Биолог»

Полный биологический анализ (ПБА) и массовые промеры леща выполнялись по стандартным методикам (Правдин, 1966; Инструкция по сбору..., 2011). Возраст определялся по чешуе при помощи бинокуляра МБС-10 (Чугунова, 1959).

В дельте и авандельте р. Волги на тоневых участках проведен полный биологический анализ 9 205 экз. леща из уловов речных закидных неводов с ячейками $28 \times 36 \times 40$ мм и $48 \times 50 \times 56$ мм, секретов и сетей, массово промерено 146 429 экз. В море из 9-метрового донного трала с ячейей от 20 до 40 мм взято на ПБА 3 541 экз., на массовые промеры – 24 864 экз. леща.

У всех особей, взятых на ПБА, были определены: промысловая длина, масса, масса без внутренностей, пол и стадии зрелости половых продуктов, возраст, коэффициенты упитанности по Фультону и Кларк, жирность. На плодовитость отобрано 500 экз. самок. Объем собранного, обработанного и проанализированного материала представлен в таблице 1.

Таблица 1 – Объем собранного, обработанного и проанализированного материала

Показатели	Районы исследования в период с 2005 по 2016 гг.			
	Дельта и авандельта р. Волги		Северная часть Каспийского моря	
	самки, экз.	самцы, экз.	самки, экз.	самцы, экз.
Полный биологический анализ (ПБА)				
Длина	<u>3 002*</u> 2 214	<u>2 359</u> 1 630	<u>720</u> 1 175	<u>540</u> 1 106
Масса	<u>3 002</u> 2 214	<u>2 359</u> 1 630	<u>720</u> 1 175	<u>540</u> 1 106
Возраст	<u>3 002</u> 2 214	<u>2 359</u> 1 630	<u>720</u> 1 175	<u>540</u> 1 106
Коэффициент упитанности	<u>3 002</u> 2 214	<u>2 359</u> 1 630	<u>720</u> 1 175	<u>540</u> 1 106
Жирность	<u>3 002</u> 2 214	<u>2 359</u> 1 630	<u>720</u> 1 175	<u>540</u> 1 106
Соотношение полов	<u>3 002</u> 2 214	<u>2 359</u> 1 630	<u>720</u> 1 175	<u>540</u> 1 106
Стадии зрелости половых продуктов	<u>3 002</u> 2 214	<u>2 359</u> 1 630	<u>720</u> 1 175	<u>540</u> 1 106
Плодовитость	500	—	—	—
Всего ПБА	9 205		3 541	
Массовые промеры	146 429		24 864	

Примечание. *Числитель: показатели в дельте и авандельте р. Волги в весенний период; в северной части Каспийского моря в летний период.

Знаменатель: показатели в дельте и в море в осенний период.

Для определения степени упитанности применялись коэффициенты Фультона и Кларк. Жирность леща оценивалась по пятибалльной шкале методом Прозоровской М. А. (1952). Для выявления степени зрелости половых продуктов были использованы шкалы зрелости гонад, разработанные Кулаевым С. И. (1939) и Мейеном В. А. (1938). Пробы на плодовитость отбирались весной у самок разного возраста на IV стадии развития гонад. Количество икры определялось по навеске в 1 г (Правдин, 1966).

В работе для анализа были использованы многолетние ихтиологические материалы лабораторий полупроходных и речных рыб, естественного воспроизводства КаспНИРХа. Бентосный материал приведен по результатам работы лаборатории гидробиологии, гидрологические данные – лаборатории водных проблем и токсикологии.

2.2. Статистическая обработка данных

Для статистической обработки данных применялись программы Microsoft Excel, Microsoft Access. При построении карт распределения леща использовалась программа Arc View GIS 3.1 и изолинейный способ картирования (Запасы рыб..., 1935; Расс, 1938; Аксютин, 1968; Танасийчук, 1958; Строганов, 1979; Методики оценки запасов..., 2011).

Оценка количественной характеристики индивидуального и внутривидового линейного и весового роста рыб осуществлялась с помощью уравнения Берта-ланфи (Bertalanffy, 1964; Allen, 1966; Бивертон, Холт, 1969; Рикер, 1979).

Уравнения линейного (1) и весового (2) роста имеют вид:

$$L_t = L_{\infty}(1 - \exp^{-k(t_r - t_0)}), \quad (1)$$

$$W_t = W_{\infty}(1 - \exp^{-k(t_r - t_0)})^b, \quad (2)$$

где L_t – параметр роста;

W_t – параметр веса;

t_r – возраст рыбы;

L_{∞} – средняя предельная (теоретическая) длина рыбы;

W_{∞} – средняя предельная (теоретическая) масса рыбы;

t_0 – коэффициент, характеризующий теоретический возраст рыбы;

k – коэффициент, характеризующий скорость роста;

b – коэффициент функциональной регрессии (коэффициент из степенной зависимости «длина – вес»).

Дифференцированная оценка естественной смертности леща проводилась по методу Тюрина П. В. (1972).

Модель расчета запасов построена в компьютерной программе Microsoft Excel – 2010 с использованием «Методических рекомендаций по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов» (2018) и «Описания программ для оценки запасов и параметров систем "запас – промысел"» (2005) (Анализ методов..., 2016). Оптимальный уровень эксплуатации запаса леща определялся с помощью предосторожного подхода согласно правилу регулирования промысла (ПРП) (Бабаян, 2000).

2.3. Методы определения численности и биомассы популяции леща

Расчет и анализ динамики численности леща в море основан на данных многолетних тралово-акустических съемок (Методики оценки запасов..., 2011). Абсолютная численность леща в море (N) оценивалась с учетом среднего улова за один час траления (n_i), площади распространения рыб (S_i), обловленной площади (s) и коэффициентов уловистости трала (K):

$$N = \sum n_i S_i / s K. \quad (3)$$

Материалы результатов съемки обрабатываются с помощью специального программного пакета Arc View, а затем оценивается численность запаса. При оценке запасов в море важно определение коэффициентов уловистости (Анализ методов..., 2016). В зависимости от возраста рыб коэффициент уловистости 9-метрового трала колеблется от 0,05 (1+ лет) до 0,2 (3+ лет). Коэффициент уловистости рыб старших возрастных групп, начиная с 4 лет, снижается с 0,17 до 0,06 (Кушнаренко, Сидорова, Белоголова, 1989).

Относительным показателем численности леща в море является средний улов молоди и взрослых рыб на одну станцию, абсолютным – его общая численность в море в учетных зонах и в учетные сроки (Белоголова, 1991; Белоголова, 2010).

Выбор модели определялся полнотой и качеством имеющейся информации. Согласно информационному обеспечению для ретроспективного расчета запасов и численности была применена математическая модель популяционной динамики – когортный анализ Поупа (Pore, 1972). Для настройки модели использовался ADAPT-метод (Gavaris, 1988), который, в отличие от всех других методов, не включает определенный алгоритм расчетов, а представляет собой математический инструментарий, предназначенный для разработки специализированных моделей, максимально адаптированных к условиям конкретной задачи (Бабаян, 2000).

Теоретической базой для методов когортного анализа стали работы Державина А. Н. (1922), впервые предложившего способ восстановления численности участвующих в промысле поколений с использованием данных по возрастному составу уловов, и Баранова Ф. И. (1918), уравнение которого или его модификации применяются практически во всех методах когортного анализа (Ветлугина, 2005).

Вводными данными для модели являются:

- 1) возрастной состав из промысловых уловов весной и осенью (1996–2016 гг.), шт.;
- 2) коэффициенты естественной смертности, постоянные для всего периода исследований;
- 3) величина мгновенного коэффициента промысловой смертности в последний (терминальный) год;
- 4) величина мгновенного коэффициента промысловой смертности самой старшей в годовых уловах возрастной группы за весь период наблюдений;
- 5) средняя масса особей по возрастам;
- 6) средняя доля половозрелых особей по возрастам;

В качестве дополнительной информации выступают данные по уловам на промысловое усилие, шт. (индексы численности по возрастам и годам промысла) (Бабаян, 1990).

Основной задачей при использовании когортного анализа является его настройка, т. е. обоснованный выбор терминальных значений коэффициентов

промысловой смертности. Расчет ведется по поколениям: от старших возрастов к младшим (Методические рекомендации..., 2018).

Применение модели позволяет получить в ретроспективе следующие параметры.

1. Восстановление численности промыслового стада в терминальный год путем использования уравнения Баранова Ф. И. Для этого, задав промысловую смертность, сначала рассчитывают численность самой старшей возрастной группы с индексом n :

$$N_n = C_n(M_n + F_n) / F_n [1 - \exp(-M_n - F_n)], \quad (4)$$

где N_n – численность старшей возрастной группы n ;

C_n – улов в штуках в возрасте k ;

M_n – коэффициент естественной смертности в возрасте n ;

F_n – коэффициент промысловой смертности в возрасте n .

2. Определение величины коэффициента промысловой смертности $F_{a,y}$:

$$F_{a,y} = Z_{a,y} - M_{a,y} = LN \frac{N_{a,y}}{N_{a+1,y+1}} - M_{a,y}, \quad (5)$$

где $N_{a,y}$ – численность возрастной группы в возрасте a в год y ;

$M_{a,y}$ – коэффициент естественной смертности в возрасте a ;

$N_{a+1,y+1}$ – численность возрастной группы в возрасте $a + 1$ в год $y + 1$.

3. Расчет численности для каждой возрастной группы, отличной от старшей, по уравнению Поупа:

$$N_{a,y} = C_{a,y} e^{M/2} + N_{a+1,y+1} e^M, \quad (6)$$

где $N_{a,y}$ – численность возрастной группы в возрасте a в год y ;

N_{a+1} – численность возрастной группы в возрасте $a + 1$ в год $y + 1$;

M_a – коэффициент естественной смертности в возрасте a ;

$C_{a,y}$ – улов в возрасте a в год y .

Общая биомасса каждой возрастной группы определялась умножением численности на среднюю массу особей в популяции. Нерестовая биомасса леща (SSB) рассчитывалась умножением общей биомассы на долю половозрелых особей по возрастам и годам промысла.

Когортный анализ дает возможность получить ретроспективные оценки промыслового и нерестового запасов. Расчет запаса методом Поупа основан на предположении, что весь годовой улов берется в некоторый фиксированный период года (Методические рекомендации..., 2018).

Главное преимущество ADAPT-метода – это возможность использовать для поиска оптимального решения одновременно несколько динамических рядов дополнительных данных. В модели применялся один динамический ряд дополнительных данных – улов на промысловое усилие, тыс. т/км³ (Ветлугина, 2005; Бабаян, 1990).

Проводилась стандартизация промыслового усилия простым методом Галланда. Для этого в первом столбце файла записывают величины стандартизованного промыслового усилия по годам промысла, а в остальных столбцах размещают ту же информацию, которая введена в файл возрастного состава уловов (Применение математических методов..., 1984).

Адаптивный подход базируется на предположении о том, что ненаблюдаемые величины, которые описывают популяционную динамику (например, численность возрастных групп), связаны с наблюдаемыми величинами с помощью уравнений наблюдения (Ветлугина, 2005):

$$I_{a,y,f} = q_{a,f} N_{a,y} \exp(\xi_{a,y,f}), \quad (7)$$

где $I_{a,y,f}$ – индекс численности;

$\xi_{a,y,f}$ – случайная ошибка.

В качестве входных данных использованы величины фактических годовых уловов, которые также включали неучтенное изъятие. Адаптация модели к реальной ситуации и специфике изучаемого вида достигается вариациями неизвестных параметров модели и целевой функции метода (Ветлугина, 2005).

Целевая функция модели записывается в следующем виде:

$$SS(N_{I,y_k} \dots N_{a_k,y_k}) = \sum_{I=1}^{n_f} \sum_{a=1}^{a_k} \sum_{y=1}^{y_k} \lambda_f [\ln(I_{a,y,f}) - \ln(q_{a,f} N_{a,y})]^2, \quad (8)$$

где $SS(N_{I,y_k} \dots N_{a_k,y_k})$ – численности возрастных групп в возрасте a_k в году y_k ;

$I_{a,y,f}$ – индексы численности возрастных групп a в году y ;

λ_f – весовые множители;

$q_{a,f}$ – коэффициент улавливаемости в возрасте a .

В качестве неизвестных параметров модели использовались логарифмы промысловой смертности как в терминальный год, так и для старшей возрастной группы, чтобы в процессе поиска минимума целевой функции исключить возможность попадания траектории поиска в область отрицательных значений (Ветлугина, 2005).

В расчетах когортного анализа определялись численность и коэффициенты промысловой смертности для всех возрастных групп и лет промысла. Вычислялись логарифмы коэффициентов улавливаемости $\ln(q)$ для каждого возраста и года промысла и их средние по возрастам. После этого определялись матрицы остатков по возрастам и годам промысла. Затем сумма квадратов остатков в сервисной программе минимизировала функцию и изменяла неизвестные параметры модели согласно найденному решению (Ветлугина, 2005; Методы оценки запасов..., 2006).

В практике рыбохозяйственных исследований стали использовать когортные модели, которые позволяют не только применить всю совокупность необходимой для расчётов биологической информации, но и принять во внимание неизбежное наличие ошибок в вводных данных и гипотезах (Fry, 1949; Ricker, 1948; Gulland, 1965; Murphy, 1965; Pope, 1972; Gavaris, 1988; Schnute, 1994; Васильев, 2001; Ильин и др., 2014; Михеев, 2016).

Применение ADAPT-метода помогает с большей надёжностью определить нерестовую биомассу (SSB), т. к. используются дополнительные данные, характеризующие динамические процессы, которые происходят в системе «запас – промысел» (Ветлугина, 2005). ADAPT-метод является одним из наиболее совершенных из числа когортных методов (Бабаян, 2000).

В соответствии с концепцией предосторожного подхода необходима схема регулирования промысла, позволяющая проанализировать состояние запасов и обосновать правило регулирования промысла (ПРП), которое обеспечивает нахождение оптимальных значений его интенсивности.

Выбор ПРП – необходимый этап разработки рекомендаций по ОДУ. Чаще всего при регулировании промысла используется трёхзональное правило. Для его идентификации требуется оценить два ориентира управления по биомассе и два по промысловой смертности. Биологический граничный ориентир B_{lim} – это минимальное значение биомассы нерестового запаса. При более низких значениях биомассы может нарушиться воспроизводительная способность популяции, например, будут формироваться только бедные поколения. Максимальная величина промыслового изъятия – граничный ориентир по интенсивности промысла (F_{lim}). Целевому ориентиру по биомассе соответствует благоприятное состояние популяции, что позволяет получать максимальный устойчивый улов B_{MSY} . Целевым ориентиром (B_{tr}) также считается уровень биомассы, до которого желательно восстановить запас, целевым ориентиром по интенсивности промысла (F_{tr}) – средняя величина промыслового изъятия (Анализ методов..., 2016). Вспомогательный ориентир управления по интенсивности промысла (F_0) рассчитывается как процент изъятия научно-исследовательского и контрольного вылова от минимального запаса.

В случае, если воспроизводство запаса происходит не только естественным образом, но и с помощью искусственного воспроизводства, можно использовать двухзональную схему регулирования, приравнивая B_{lim} к нулю. Обе эти схемы регулирования соответствуют предосторожному подходу (Бабаян, 2000; Анализ методов..., 2016). Для оценки ОДУ леща рекомендована трехзональная схема предосторожного подхода. В концепции предосторожного подхода величина рекомендованного изъятия зависит от величины запаса. Поэтому необходимо внедрять современные методы оценки запасов рыб согласно информационному обеспечению (Анализ методов..., 2016). Пример такого метода приведен в данной работе.

Для количественной оценки влияния промысла на популяцию леща использовалась методика Трещева А. И. (1974, 1983). По этой методике рассчитываются основные параметры промышленного рыболовства: промысловое усилие, выраженное объемом обловленного пространства, и улов на промысловое усилие, представленный как отношение улова к обловленному пространству (Кузнецов, 2007).

Неучтенное изъятие леща определялось на уровне экспертной оценки при помощи фактической интенсивности промысла. Исходя из первичных материалов, собранных на тоневах участках в весеннюю и осеннюю путины, рассчитывался улов леща, приходящийся на одно орудие лова в сутки. Зная время лова и фактическое количество орудий лова, заматов и улов рыбы на одно орудие лова в сутки, получали величину предполагаемого общего улова. Разницу между рассчитанным и фактическим уловами принимали за неучтенный улов (Кузнецов, 2007; Кушнаренко и др., 2005).

ГЛАВА 3. КАЧЕСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СОВРЕМЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕЩА

3.1. Возрастной состав популяции леща

Численность и качественная структура популяции леща являются одними из важнейших звеньев ее формирования. Анализ литературных и наших материалов показывает, что численность производителей на нерестилищах дельты Волги в последнее десятилетие относительно стабильна и составляет в среднем 98,4 тыс. экз., но значительно сократилась по сравнению с 1990-ми годами XX столетия. Наши исследования показали, что в период с 2005 по 2016 гг. нерестовая популяция леща состояла из рыб возрастом от 2 до 13 лет. Промысел леща основывался на вылове рыб 3–6 лет (Левашина, 2007, 2012). Самая массовая возрастная группа была представлена четырехгодовиками (44,4 %) и пятигодовиками (33,0 %). В возрастном составе популяции в незначительном количестве отмечены рыбы возрастом 2 года, несколько выше было значение трехгодовиков. Сегодня обращает на себя внимание сокращение возрастного ряда по сравнению с периодом 1990-х гг., наблюдается уменьшение рыб старших возрастов. Доля леща в возрасте 6 лет снизилась на 40,0 %, 7 лет – на 60,0 %. Особи старше 10 лет и длиной более 40 см встречаются в уловах единично, их доля уменьшилась на 60,0 %, или в 2,2 раза. С 2013 г. лещ в возрасте 13 лет в уловах отсутствовал. Значения отдельных возрастных групп в разные годы изменяются в широких пределах: трехгодовики – от 1,0 до 28,3 %, четырехгодовики – от 19,9 до 60,4 %, пятигодовики – от 22,8 до 52,8 %, шестигодовики – от 6,0 до 20,0 %. Средний возраст в промысловых уловах колебался от 4,0 до 5,1 лет (таблица 2).

**Таблица 2 – Возрастной состав нерестовой части популяции леща
в весенний период, %**

Возраст, годы	Годы											
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
2	0,20	–	0,30	0,03	–	0,30	0,20	0,08	0,40	0,40	1,50	5,80
3	6,20	2,90	9,40	10,70	1,00	2,70	1,10	4,70	3,40	7,30	8,30	28,3
4	57,00	19,90	45,10	54,50	60,40	35,90	31,40	47,60	52,00	48,20	40,70	40,30
5	22,80	52,80	31,00	25,00	26,70	49,00	40,60	34,70	32,60	31,40	31,40	18,50
6	9,80	14,20	9,80	8,10	6,90	6,00	20,00	9,50	9,60	9,80	13,20	6,20
7	2,70	7,40	2,70	0,80	3,90	4,30	4,00	2,20	1,30	2,40	2,30	0,70
8	0,60	1,60	1,20	0,50	0,50	0,40	2,20	0,82	0,40	0,30	2,10	0,14
9	0,30	0,80	0,30	0,20	0,20	0,30	0,20	0,10	0,20	0,20	0,20	–
10	0,20	0,30	0,20	0,10	0,20	0,50	0,17	0,20	0,07	–	0,14	0,03
11	0,10	0,01	–	0,04	0,15	0,30	0,10	0,02	0,03	–	0,10	0,03
12	0,10	–	–	0,03	0,05	0,20	0,03	0,06	–	–	0,06	–
13	–	–	–	–	–	0,08	0,02	0,02	–	–	–	–
Средний возраст, годы	4,5	5,1	4,6	4,4	4,6	4,8	5,0	4,6	4,5	4,5	4,6	4,0

Осенью в промысловых уловах встречался лещ возрастом от 1+ до 13+ лет. Основу уловов составляли три возрастные группы: 3+ (24,1 %), 4+ (45,3 %) и 5+ лет (18,2 %). Средний возраст изменялся в пределах от 3,5+ до 4,7+ лет (таблица 3).

**Таблица 3 – Возрастной состав леща в промысловых уловах
в осенний период, %**

Возраст, лет	Годы											
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
1+	0,40	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2+	2,20	6,40	6,80	5,00	1,40	1,40	0,40	–	13,50	1,40	2,50	2,60
3+	34,80	41,00	43,60	56,00	23,70	21,30	16,20	5,40	26,10	6,20	4,60	10,50
4+	56,70	46,00	35,90	31,00	63,40	54,10	41,20	42,20	30,80	45,40	44,30	52,40
5+	4,80	5,90	10,80	6,00	8,70	18,10	31,40	34,50	16,50	27,40	30,30	23,60
6+	0,50	0,40	2,70	1,80	1,70	3,00	6,30	12,0	10,0	12,1	12,7	7,0
7+	0,40	0,25	0,20	0,20	0,90	1,50	3,40	5,00	2,80	5,50	5,00	2,8
8+	0,06	0,04	–	0,05	0,10	0,40	0,70	0,40	0,04	1,00	0,20	0,92
9+	0,04	–	–	–	0,05	0,08	0,30	0,30	0,04	0,40	0,20	0,10
10+	–	–	0,03	0,01	0,05	0,06	0,04	0,10	–	0,20	0,20	0,04
11+	–	–	–	0,01	0,02	0,04	0,02	0,09	–	0,20	–	0,04
12+	–	0,01	–	–	–	–	0,02	0,06	–	0,20	–	–
13+	–	–	–	–	–	–	0,02	–	–	–	–	–
Средний возраст, лет	3,7+	3,5+	3,6+	3,5+	3,9+	4,1+	4,4+	4,7+	4,0+	4,7+	4,6+	4,3

Соотношения возрастных групп леща весной и осенью предыдущего года близки между собой, т. к. формирование нерестовой популяции начинается именно с этого периода. Такое сформировавшееся промысловое стадо облавливается в течение промыслово-биологического года, осенью и следующей весной (Сидорова, Левашина, 2008) (рисунок 6, приложение 1).

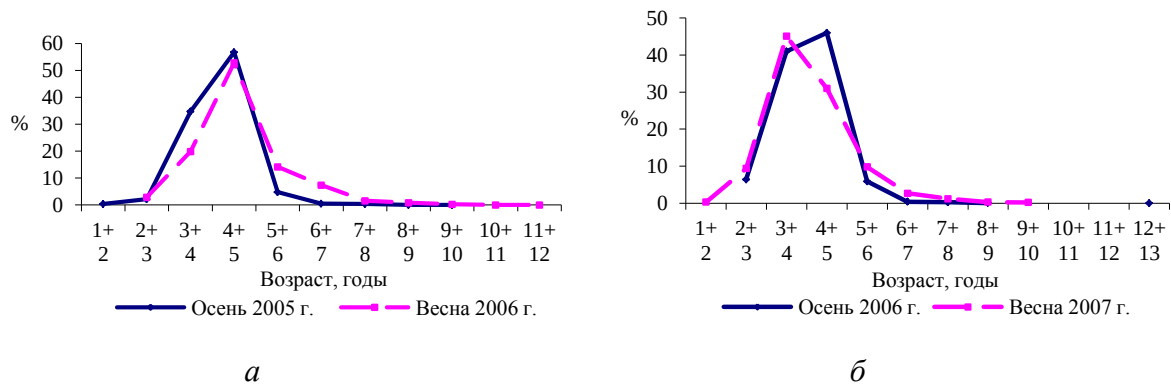


Рисунок 6 – Возрастной состав леща в дельте р. Волги:
 а – осенью 2005 г. и весной 2006 г.; б – осенью 2006 г. и весной 2007 г.

Возрастные группы в промысловом стаде леща по годам колеблются. Колебания зависят от численности поколений, из которых формируется промысловое стадо рыб (Дементьева, 1952; Монастырский, 1952). Численность преобладающего поколения и его рост влияют на промысловый улов. Обычно уловы повышаются, если в нерестовой популяции представлены два-три урожайных или среднеурожайных поколения. Влияние урожайного поколения на возрастной состав популяции проявляется в течение ряда лет. Сначала возрастает значение трехгодовиков, затем четырехгодовиков и т. д. На протяжении 2–3 лет рыбы такого поколения преобладают в составе промысловой популяции (Сидорова, 1981; Сидорова, Левашина, 2008). В последний раз в промысле отмечались урожайные поколения 1997 г. в 2001 г. В современный период волжская популяция леща формировалась низкоурожайными (2006–2012, 2014, 2015 гг.) и среднеурожайными (2005, 2013 и 2016 гг.) поколениями. Наибольшей численностью характеризовались поколения 2005, 2013 и 2016 гг., которые прослеживались в уловах на протяжении ряда лет и определяли повышенные уловы леща.

В северной части Каспийского моря нагуливается в основном неполовозрелый лещ возрастом от 1+ до 3+ лет. Лещ старших возрастов в глубокие участки моря почти не заходит и держится в мелководной части моря и в авандельте. В 2005–2015 гг. в уловах отмечается повышение особей возрастом 2+ до 41,5 % и 3+ до 17,2 %. Доля леща возрастом 1+ в период 2005–2015 гг. уменьшилась до 32,7 %, в 2016 г. – до 24,5 %, тогда как в 1980–1989 гг. и 1990–2000 гг. она составляла 52,0 %, что говорит о снижении пополнения в популяции (рисунок 7).

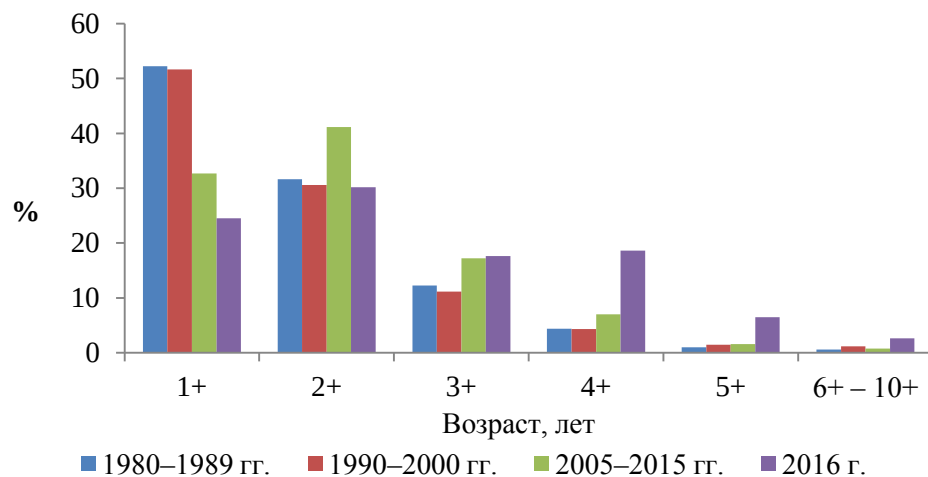


Рисунок 7 – Возрастной состав леща осенью в северной части Каспийского моря

Таким образом, в дельте Волги произошло сокращение возрастного ряда леща, наблюдается уменьшение рыб старших возрастов. Доля рыб в возрасте 6 лет снизилась на 40,0 %, 7 лет – на 60,0 %, особи старше 10 лет и длиной более 40 см встречаются в уловах единично, их доля уменьшилась на 60,0 %, или в 2,2 раза. С 2013 г. лещ в возрасте 13 лет в промысловых уловах отсутствовал. В море отмечается тенденция сокращения рыб возрастом 1+, что непременно отражается на пополнении популяции.

3.2. Размерно-весовая структура популяции леща

Размерный состав леща в различные сезоны года и на локальных участках его ареала обитания неодинаков. В дельте, а также перед устьями рек обитает преимущественно взрослый и крупный лещ, а в открытом море – незрелый и мел-

кий. В летне-осенний период на местах нагула в море преобладали особи леща длиной 12–23 см (от 56,3 до 89,1 % в уловах). Доля рыб длиной 24–35 см была невысока и за период исследований уменьшилась с 43,4 % в 2005 г. до 6,0 % в 2015 г. С 2013 г. особи леща более крупных размеров (от 36 до 45 см) в уловах тралов отсутствовали (таблица 4).

Таблица 4 – Размерный состав леща в северной части Каспийского моря, %

Размер, см	Годы											
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
10–11	0,3	2,2	0,7	4,1	3,4	2,3	13,0	4,3	2,8	3,6	5,0	9,6
12–13	3,0	11,2	6,2	18,0	20,5	15,2	27,1	10,0	18,7	4,6	8,0	8,0
14–15	5,8	15,2	8,4	25,0	19,1	12,4	14,1	20,2	8,5	21,0	10,0	10,0
16–17	7,7	12,0	10,1	13,8	7,7	5,2	19,9	29,3	11,7	15,1	20,1	7,6
18–19	8,4	15,0	14,5	6,4	16,0	6,5	6,1	12,6	17,8	13,2	18,0	6,0
20–21	15,1	14,6	19,1	7,1	18,6	13,4	9,0	10,4	17,5	19,8	20,7	13,0
22–23	16,3	10,4	16,5	11,4	4,4	18,9	4,8	4,7	11,3	12,8	12,2	16,2
24–25	20,8	8,7	12,4	8,0	3,0	10,0	4,5	5,0	5,7	6,0	4,4	15,7
26–27	14,9	8,0	6,8	3,3	4,4	9,5	2,8	2,0	3,2	2,2	1,1	8
28–29	5,9	2,1	3,4	1,6	2,3	4,0	1,2	0,8	1,7	1,3	0,5	4
30–31	0,9	0,4	1,1	0,8	0,4	1,4	0,3	0,3	0,9	0,1	–	1,7
32–33	0,6	0,1	0,5	0,2	–	0,8	0,14	0,1	0,1	0,3	–	0,2
34–35	0,1	–	0,1	0,1	–	0,1	0,03	0,1	0,1	–	–	–
36–37	0,1	–	–	0,1	0,2	0,1	–	0,1	–	–	–	–
38–39	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
40–41	–	–	0,2	0,1	–	–	–	–	–	–	–	–
42–43	–	0,1	–	–	–	0,1	0,03	0,1	–	–	–	–
44–45	0,1	–	–	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–

Средние размерно-весовые показатели леща в море снизились. В период 1980-х гг. средняя длина составляла $19,0 \pm 0,4$ см, масса – $160 \pm 15,0$ г, возраст – 2,0+ лет. В 1990–2004 гг. средняя длина леща увеличилась до $20,0 \pm 0,5$ см, масса – до $232 \pm 10,0$ г, возраст – до 2,3+ лет. В 2005–2016 гг. средний размер уменьшился до $18,5 \pm 0,35$ см, масса – до $160 \pm 10,0$ г, возраст – до 2,0+ лет.

Сокращение в размерно-возрастном составе отмечается и на акватории казахстанской части Каспийского моря. Снижение среднего возраста может указывать на высокую убыль старших поколений, связанную с промыслом и естественными причинами (Попов и др., 2019).

В нерестовой популяции в 2005–2016 гг. встречался лещ длиной от 14 до 50 см. Основу размерного состава формировали рыбы 24–29 см – от 54,0 % в 2016 г. до 83,5 % в 2010 г. Наиболее крупные и мелкие особи зафиксированы в уловах в небольшом количестве. Доля рыб 14–23 см была невелика и только в 2016 г. достигла 40,4 % за счет преобладания в уловах среднеурожайного поколения 2013 г. Рыбы более 40 см в уловах встречались редко, с тенденцией к снижению от 0,87 % в 2010 г. до 0,04 % в 2015 г. (таблица 5).

Таблица 5 – Размерный состав нерестовой части популяции леща, %

Размер, см	Годы												
	1986– 2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
12–13	0,01	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
14–15	0,1	–	–	0,04	–	–	–	–	–	–	–	–	–
16–17	0,2	0,07	–	0,06	0,02	–	–	–	–	–	–	–	–
18–19	0,4	0,5	0,13	0,3	0,04	–	0,09	–	0,08	0,2	0,2	0,6	1,8
20–21	1,1	2,4	0,9	3,8	2,2	1,0	0,3	0,3	1,0	1,0	2,2	5,7	14,2
22–23	3,2	14,8	5,8	15,4	13,0	8,7	2,0	6,2	6,9	7,9	12,8	14,5	24,4
24–25	12,2	29,1	22,5	24,8	34,3	42,1	22,5	18,6	30,4	30,4	30,1	22,8	27,6
26–27	22,7	24,8	31,6	28,8	28,1	28,1	47,5	30,2	34,1	31,9	29,3	23,8	17,7
28–29	20,8	14,6	19,1	15,0	10,7	8,4	13,5	21,0	14,0	18,4	15,3	15,4	8,6
30–31	17,3	6,8	10,7	7,1	8,5	6,1	6,3	12,9	7,8	7,1	6,5	9,6	3,9
32–33	10,0	3,3	4,4	2,1	1,6	3,1	3,2	6,3	3,5	1,9	2,1	3,6	14
34–35	6,1	1,8	2,1	1,1	0,7	1,3	1,7	2,7	1,1	0,6	1,2	1,9	0,4
36–37	3,2	0,7	1,4	0,7	0,4	0,6	1,2	1,0	0,7	0,3	0,3	1,2	0,3
38–39	1,5	0,6	0,8	0,4	0,2	0,25	0,5	0,3	0,2	0,17	0,1	0,5	0,05
40–41	0,7	0,3	0,44	0,2	0,1	0,2	0,5	0,3	0,2	0,1	0,03	0,2	0,05
42–43	0,3	0,2	0,11	0,2	0,1	0,1	0,2	0,1	0,08	0,03	0,01	0,1	–
44–45	0,1	0,09	0,02	0,02	0,04	0,05	0,1	0,06	–	–	–	0,1	–
46–47	0,04	0,01	–	0,01	–	–	0,01	0,02	0,02	–	–	–	–
48–49	0,04	–	–	–	–	–	0,06	–	–	–	–	–	–
50–51	0,02	–	–	–	–	–	–	0,02	–	–	–	–	–

В современный период наблюдается уменьшение темпа линейного и весового роста у одновозрастных групп леща в нерестовой популяции по сравнению с 1980–1989 гг. и 1990–2000 гг. За исследуемый 12-летний период эти показатели остаются на стабильном невысоком уровне (рисунок 8).

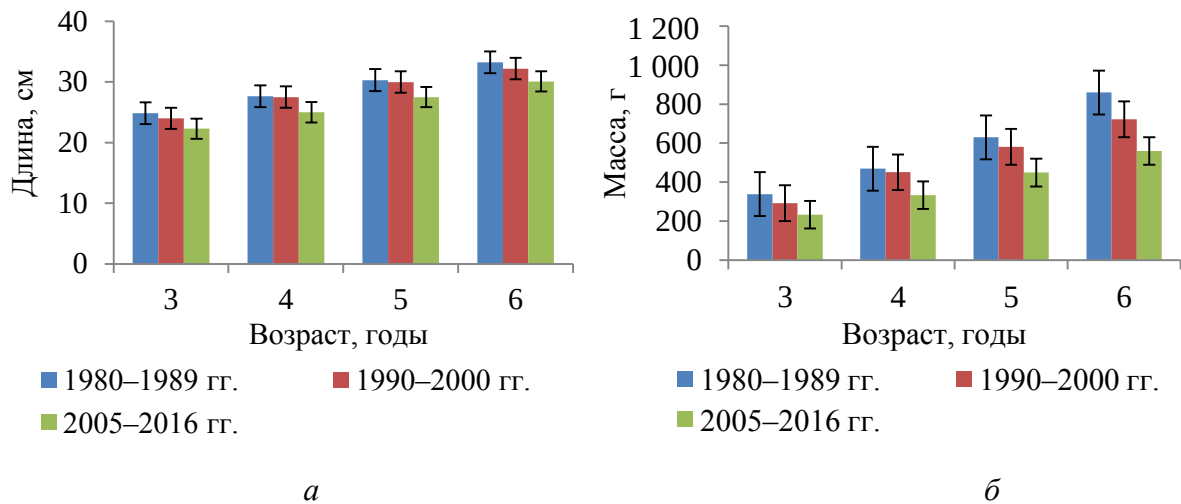


Рисунок 8 – Средние длина (а) и масса (б) одновозрастных групп леща в нерестовой части популяции

В нерестовой популяции средняя длина, масса и возраст леща снизились до $26,4 \pm 0,18$ см, $430 \pm 10,60$ г и 4,6 лет соответственно по сравнению с периодом 1986–2004 гг. (средняя длина – $29,2 \pm 0,30$ см, масса – $570 \pm 15,0$ г, возраст – 4,9 лет). Средний возраст сократился с 5,1 до 4,0 лет (таблица 6). Уменьшение биологических показателей является результатом ухудшения условий нагула в море. Низкий уровень половодья р. Волги в 2006, 2008–2012, 2014, 2015 гг. привел к осолонению северокаспийских пастбищ. Биомасса кормового бентоса леща в море уменьшилась с $23,62$ г/м² в 1980-е гг. до $15,43$ г/м² в 1990-е гг., и в современный период составляет в среднем $4,33$ г/м² за счет снижения биомассы организмов пресноводного и слабосоленоводного комплекса гидробионтов. Возросла значимость организмов, представляющих солоноватоводный и типично морской комплексы (Малиновская, Зинченко, 2010).

В реке во время весеннего хода лещ всегда крупнее, чем осенью, поскольку большая часть особей зрелые, следовательно, более крупные (Сидорова, Левашина, 2008). Осенью лещ в промысловых уловах обычно мельче, что связано с миграцией с моря в предустье р. Волги, наряду со зрелым, незрелого, подрастающего леща. Изменение количества мелких рыб в уловах сразу же сказывается на размерно-весовых показателях. Однако такая динамика наблюдалась не во все годы исследований (таблица 6).

Таблица 6 – Средние качественные показатели леща по сезонам года в р. Волге

Годы	Весна			Осень		
	Длина, см	Масса, г	Возраст, лет	Длина, см	Масса, г	Возраст, лет
1986–2004	29,2±0,30	570±15,00	4,9	27,2±0,25	492±10,50	3,6+
2005	26,3±0,18	468±11,40	4,5	26,2±0,13	454±7,00	3,7+
2006	27,3±0,15	483±10,60	5,1	25,0±0,12	400±6,40	3,5+
2007	26,1±0,15	412±8,60	4,6	26,0±0,13	421±7,10	3,6+
2008	26,0±0,14	400±8,10	4,4	25,3±0,18	405±10,40	3,5+
2009	26,1±0,14	400±8,80	4,6	26,5±0,12	419±6,20	3,9+
2010	27,0±0,18	515±12,00	4,8	26,7±0,20	428±14,10	4,1+
2011	27,6±0,24	468±16,50	5,0	27,4±0,24	470±13,90	4,4+
2012	26,6±0,16	426±9,40	4,6	27,4±0,18	460±9,70	4,7+
2013	26,4±0,17	410±8,00	4,5	25,6±0,20	385±7,70	4,0+
2014	26,1±0,20	411±10,30	4,5	27,6±0,20	457±10,30	4,7+
2015	26,4±0,20	411±10,00	4,6	27,0±0,20	420±7,00	4,6+
2016	24,4±0,30	364±13,10	4,0	26,0±0,15	400±6,60	4,3+
2005–2016	26,4±0,18	430±10,60	4,6	26,4±0,17	426±8,90	4,0+

В 2010 и 2011 гг. отмечено повышение размерно-весовых показателей леща до $27,0\pm0,18$ и $27,6\pm0,24$ см, $515\pm12,00$ и $468\pm16,50$ г, в осенний период – до $27,4\pm0,24$ см и $470\pm13,90$ г, что связано с некоторым увеличением времени нагула и интенсивного питания вида в море, т. к. осенью в эти годы повышенный теплозапас в северной части Каспийского моря увеличил время нагула рыб, сдвинув сроки их захода на зимовку в авандельту Волги (Левашина, Попов, 2012). На темпе линейного и весового роста рыб, помимо длительного нагула, значение температуры воды отражается в виде фактора, ускоряющего процесс пищеварения. В связи с повышением температуры воды количество потребляемой пищи возрастает, т. к. увеличиваются интенсивность пищеварения и активность рыбы в поиске пищи и ее потреблении (Бокова, 1940; Пегель, 1950; Дементьева, 1952).

Осенью 2013 г. в промысловых уловах возросла доля леща в возрасте 3 года (с 5,4 % в 2012 г. до 26,1 %), поэтому средние качественные показатели вида уменьшились и составили: длина – $25,6\pm0,20$ см, масса – $385\pm7,70$ г, возраст – 4,0+ лет (таблица 6).

Рассматривая основные характеристики размерно-весового состава популяции леща в реке и в море, можно отметить, что они значительно отличаются. В море нагуливаются преимущественно молодые, неполовозрелые особи, в реке – крупные и достигшие половой зрелости.

Средние показатели длины, массы и возраста леща в море и в реке уменьшились, что обусловлено комплексом факторов среды обитания в период его нагула в море. Доля более крупных особей леща также уменьшилась. Процент леща в море размером от 36 до 45 см снизился с 0,3 до 0,03, с 2013 г. особи данных размеров в уловах тралов не отмечены. В реке рыбы более 40 см в уловах встречались редко с тенденцией к снижению от 0,87 % в 2010 г. до 0,04 % в 2015 г.

Характеристика линейного и весового роста леща. На основании регрессионного анализа установлена функциональная связь между длиной и возрастом, массой и возрастом, а также массой и длиной леща. Во всех случаях коэффициент детерминации был достаточно высоким. Зависимости аппроксимировали уравнением степенной функции. Сравнительный анализ линейного и весового роста леща представлен на рисунке 9. Коэффициент β в степенном уравнении роста равен 0,45, уравнение имеет вогнутую графическую форму. Соответственно, скорость роста с возрастом уменьшается. В уравнении связи между массой и возрастом коэффициент β равен 1,38. Это означает, что скорость веса рыбы с возрастом увеличивается. Коэффициент α численно равен длине и массе особи в возрасте 1 год.

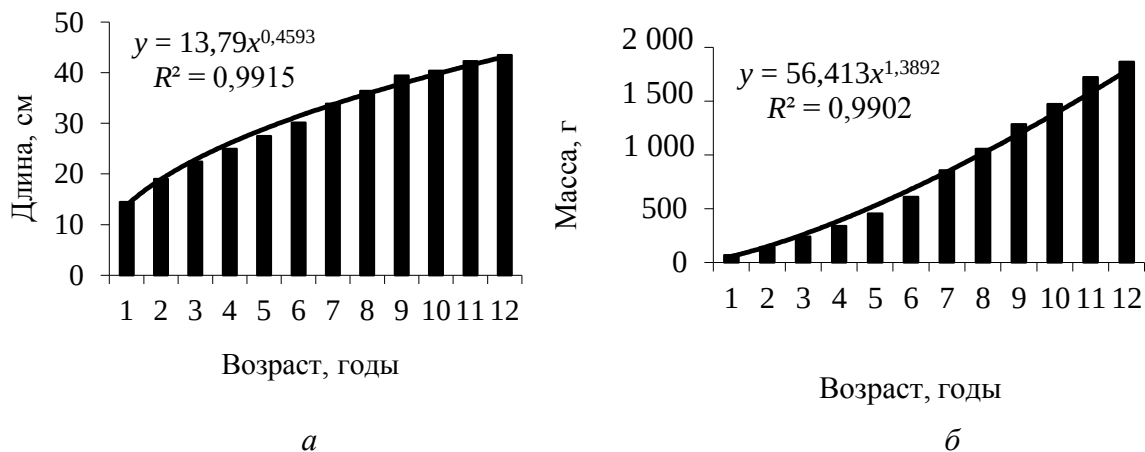


Рисунок 9 – Линейный (а) и весовой (б) рост популяции леща (2005–2016 гг.)

С ростом длины тела масса леща закономерно увеличивается. Сопряженное изменение средних значений массы и длины свидетельствует о тесной функциональной зависимости между этими показателями. У зависимости массы леща от его линейных размеров коэффициент детерминации равнялся 0,99. Величина β

у леща составляла 3,02. Следовательно, весовой рост у рыб проходит в среднем в 3 раза интенсивнее линейного (рисунок 10).

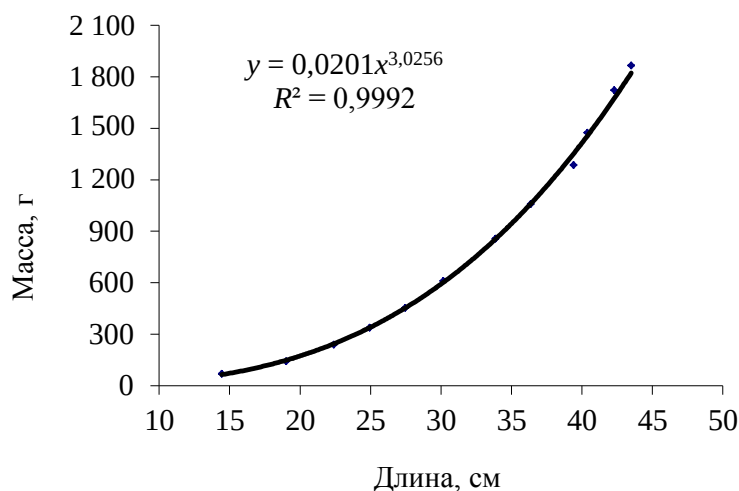


Рисунок 10 – Соотношение длины и массы тела леща в 2005–2016 гг.

Уравнения линейного и весового роста, так же, как и аллометрическое соотношение «длина – масса», являются уравнениями степенной функции (Зыков, 2005).

В отличие от уравнений линейного и весового роста степенного типа модель роста Bertalanffy L. (1964) является асимптотической (Шибает, 2014), т. е. при увеличении возраста длина и масса рыбы асимптотически приближаются к своим максимальным значениям L_{∞} и W_{∞} , не превышая их (Зыков, 2005).

В нашем случае мы построили математическую модель линейного и весового роста леща по различным периодам исследований. В результате расчета параметров по уравнению получены коэффициенты, которые представлены в таблице 7.

Таблица 7 – Значения коэффициентов уравнения Берталанфи для роста длины и массы леща

Годы	Коэффициенты			
	L_{∞}	k	t_0	SD
1986–2004	59,00	0,11	–1,72	10,30
2005–2016	55,00	0,10	–1,78	9,10
	W_{∞}	k	t_0	SD
1986–2004	3130	0,12	–2,15	–
2005–2016	2864	0,10	–2,13	–

Анализ параметров уравнения показал, что лещ периода 1986–2004 гг. отличается от рыб из выборки 2005–2016 гг. несколько большим темпом роста длины и массы. Об этом свидетельствуют одни из наиболее показательных величин – коэффициенты L_{∞} , W_{∞} . По данным 1986–2004 гг., значения L_{∞} и W_{∞} составили 59,0 см и 3 130 г соответственно. В уравнении, описывающем рост рыбы в современный период, значение асимптотической длины и массы – ниже 55,0 см и 2 864 г, однако значения коэффициента роста (k) в 1986–2004 гг. и в 2005–2016 гг. имели почти одинаковые параметры. Анализ коэффициентов уравнения Берталанфи указывает на сравнительно невысокий темп линейного и весового роста леща в уловах 2005–2016 гг. Теоретические значения предельной длины и массы вида в современный период согласуются с максимальными величинами на практике.

Таким образом, построенные математические модели позволили установить закономерности линейного и весового роста леща, которые хорошо соотносятся с размерно-возрастной структурой его популяции и этапами жизненного цикла (Левашина, 2013). Рост рыбы зависит от комплекса условий среды обитания: количества пищи, термического режима водоема, обуславливающего длительность нагульного периода и интенсивность питания.

3.3. Половая структура популяции леща. Половое созревание

Половая структура. На протяжении исследуемого периода заметного преобладания одного пола над другим не наблюдалось, соотношение полов близко 1:1 (в среднем 1,3:1), хотя в различных возрастных группах оно весьма разнообразно.

В течение нерестового хода количество самок и самцов непостоянно. В начале нерестового хода преобладают самцы, что объясняется более ранним созреванием их гонад. Позднее число самцов в стаде уменьшается, в мае обычно преобладают самки. У леща в возрасте 2, 3 и 4 года самцы по численности преобладают над самками в 9,0; 2,3 и 1,1 раза соответственно, а начиная с 5, 6 и 7 лет наоборот: самки преобладают над самцами в 1,8; 2,7 и 3,0 раза. По мере увеличе-

ния возраста количество самцов уменьшается, и в старших возрастах преобладают самки (рисунок 11). Такое распределение связано с более ранним созреванием и нерестовой миграцией самцов леща (Левашина, 2013).

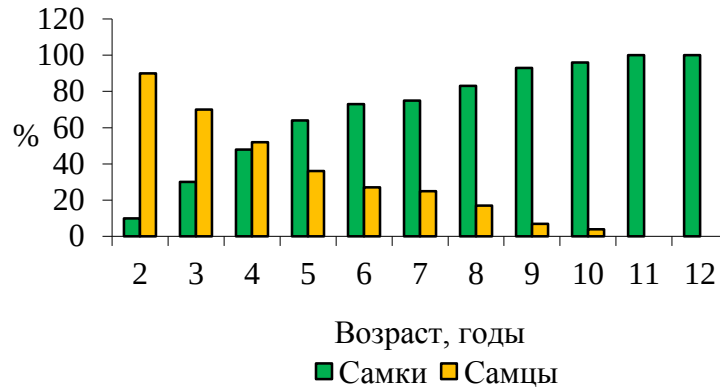


Рисунок 11 – Соотношение полов в нерестовой части популяции леща по возрастам в 2005–2016 гг.

Размерно-весовые характеристики у самок и самцов леща различны, т. к. скорость роста у самок выше, чем у самцов, продолжительность их жизни дольше (Никольский, 1974). Наибольшие размерно-весовые показатели у самок были зарегистрированы в 2006 г. ($29,4 \pm 0,2$ см, $619 \pm 15,3$ г), у самцов – в 2010 г. ($27,0 \pm 0,25$ см, $456 \pm 16,16$ г), наименьшие – у самок в 2009 г. ($27,0 \pm 0,18$ см, $429 \pm 11,92$ г) и в 2015 г. ($27,0 \pm 0,2$ см, $440 \pm 14,5$ г), у самцов – в 2008 г. ($25,0 \pm 0,13$ см, $331 \pm 5,56$ г) и в 2015 г. ($25,0 \pm 0,2$ см, $322 \pm 11,0$ г). Закономерности того, что у самцов длина и масса ниже, чем у самок, показаны на рисунке 12.

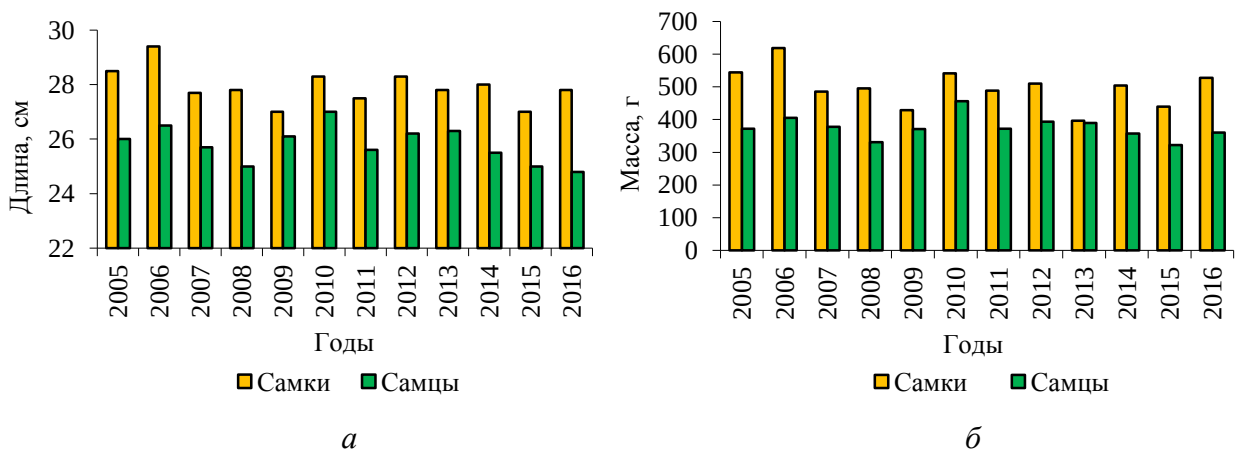


Рисунок 12 – Средняя длина (а) и масса (б) самок и самцов леща по годам

Самки леща растут несколько быстрее самцов. Средние величины длины у одновозрастных самок выше, чем у самцов, хотя и в небольшой степени. В 2005–2016 гг. возрастной ряд самок был более разнообразным и состоял из особей от 3 до 13 лет, размеры тела колебались от 22,6 до 44 см. Возраст самцов изменялся от 2 до 10 лет, размеры – от 20,3 до 40,5 см (рисунок 13).

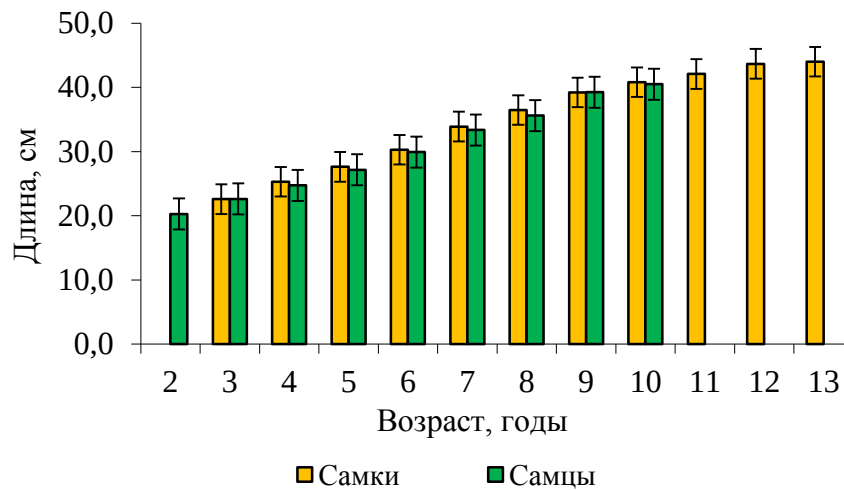


Рисунок 13 – Средняя длина самок и самцов леща по возрастным группам (2005–2016 гг.)

Характеристики средней массы самок и самцов имели похожую динамику с размерными показателями. Масса самок колебалась в пределах от 249 г до 1 950 г, у самцов она была несколько ниже – 181–1 428 г (рисунок 14).

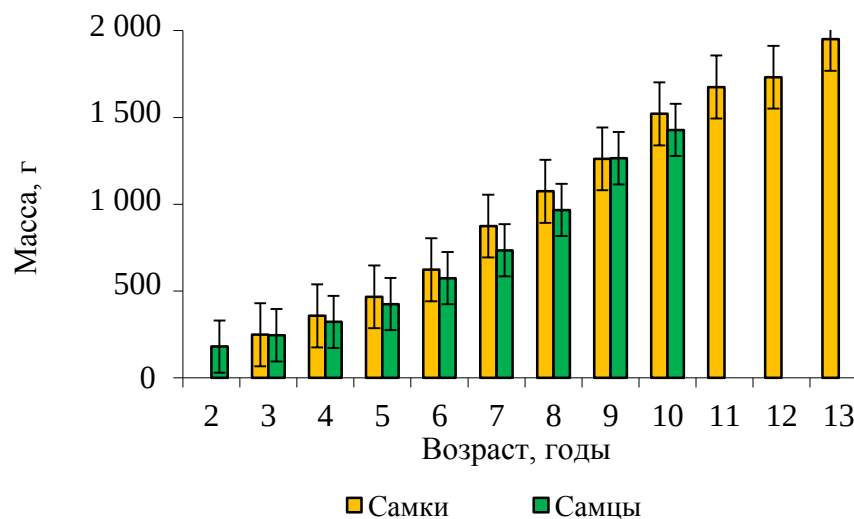


Рисунок 14 – Средняя масса самок и самцов леща по возрастным группам (2005–2016 гг.)

Самки леща аналогичной длины и одного возраста весят в среднем больше, чем самцы. Разница в весе заметнее у крупных и старых рыб, что отчасти вызвано различием веса половых продуктов. Однако в целом темп роста самок леща превосходит интенсивнее, чем самцов (Сидорова, 2002).

Половое созревание. Темп полового созревания является одним из наиболее важных показателей подготовленности рыб к нересту и в ряде случаев – к началу их промысла. От продолжительности, сроков и массовости созревания рыб отдельных поколений во многом зависит объем освоения рыбной промышленностью общего допустимого улова. В некоторых исследованиях темп полового созревания леща рассматривается как реакция популяции на изменение условий среды обитания в ареале, т. е. он может изменяться в зависимости от экологических условий. В первую очередь, это проявляется в эффективности размножения рыб, изменении показателей их линейного и весового роста. Скорость линейного и весового роста приводит к изменению сроков полового созревания, вследствие чего меняются структура половозрелой части и воспроизводительная способность популяций (Зыков, 2005). Хороший рост поколений способствует быстрому наступлению половой зрелости и обеспечивает более раннее вступление пополнения в промысловое использование. Неблагоприятные условия существования отражаются на росте поколения, замедляют его созревание и вступление в промысловое стадо. На этой основе рассчитывают процент впервые нерестящихся особей в возможном улове. При снижении темпа роста и ухудшении условий размножения леща время созревания и достижения рыбами половой зрелости увеличивается (Земская, 1958; Зыков, 2005).

Половое созревание леща начинается в 2 года, и только к 5 годам, а в отдельные годы (2006, 2007 гг.) – к шестилетнему возрасту половозрелыми становились все особи. Массовое половое созревание леща происходит на 4-м году жизни (99,5 %). Доля впервые нерестящихся двухгодовиков составляла 55 %, трехгодовиков – колебалась от 70,6 до 100 %, составляя в среднем 86,4 % (таблица 8).

Таблица 8 – Доля зрелого леща в промысловых уловах весной (2005–2016 гг.) по результатам биологического анализа, %

Показатель	Возраст, лет								
	2	3	4	5	6	7	8	9	10–13
Зрелые особи, %	55,0	86,4	99,5	99,8	99,8	100	100	100	100

В основной массе рыбы нерестились в возрасте 4 года (от 15,1 до 55,8 %, в среднем составив 41,0 %); причем самцов (51,5 %) нерестилось больше, чем самок (32,2 %), в 1,6 раза. В несколько меньшем количестве представлены особи в возрасте 5 лет (от 22,9 до 47,8 % при среднем показателе 34,7 %). Количество впервые нерестящихся трех- и шестигодовиков не превышало 18,4 % и 19,4 % (в среднем 5,2 % и 12,1 % соответственно). Самцы леща созревают несколько раньше самок. Впервые созревающие самцы в двухгодовом возрасте составляли от 0,4 до 5,5 %, тогда как созревшие самки в этом возрасте в уловах отсутствовали. Впервые созревающие самцы в трехгодовом возрасте составляли от 1,5 до 28,1 %, в четырехгодовом – от 27,5 до 65,0 % при средней величине 8,8 % и 51,5 % соответственно. Созревших самок в этих же возрастных группах было гораздо меньше – от 0,3 до 10,0 % и от 7,0 до 51,0 % при среднем значении 2,6 % и 32,2 % соответственно. С повышением возраста доля зрелых самцов в улове уменьшалась, а самок – увеличивалась. Так, доля самок у пятигодовиков леща в среднем составила 39,8 %, самцов – 29,0 %, у шестигодовиков – 16,1 % и 7,1 %, у семигодовиков – 6,0 % и 3,1 % соответственно (таблица 9).

Таблица 9 – Темп созревания леща весной по возрастным группам, %

Пол	Годы	Возраст, лет										
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12–13
Самки	2005	–	0,4	41,0	27,0	17,1	8,2	2,2	2,2	1,1	0,4	0,4
	2006	–	–	7,0	48,0	22,3	13,7	4,6	2,0	2,0	0,2	0,2
	2007	–	1,0	31,0	45,5	13,5	4,9	1,7	1,4	1,0	–	–
	2008	–	0,3	43,0	36,0	13,3	4,0	2,1	0,3	0,7	0,3	–
	2009	–	–	51,0	33,4	10,0	3,2	1,2	0,4	0,4	0,4	–
	2010	–	–	17,7	56,4	13,8	8,9	2,4	0,8	–	–	–
	2011	–	1,1	28,5	55,0	10,7	0,5	2,1	1,1	0,5	0,5	–
	2012	–	1,6	30,2	42,7	16,5	4,8	3	0,4	0,4	0,4	–
	2013	–	1,5	33,1	42,4	16,7	4,1	1,5	0,7	–	–	–

Окончание табл. 9

Пол	Годы	Возраст, лет										
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12–13
	2014	–	1,4	31,6	36,0	22,5	7,2	1,0	0,3	–	–	–
	2015	–	6,3	42,5	30,0	15,5	3,4	1,7	–	0,6	–	–
	2016	–	10,0	30,0	25,4	21,0	9,1	2,7	–	0,9	0,9	–
	Сред. знач.	–	2,6	32,2	39,8	16,1	6,0	2,2	1,0	0,8	0,4	0,3
Самцы	2005	–	5,3	60,6	21,1	8,2	3,8	0,5	–	0,5	–	–
	2006	–	1,9	27,5	47,0	14,7	7,7	0,8	0,4	–	–	–
	2007	0,4	9,8	52,4	26	8,1	2,1	0,4	0,4	0,4	–	–
	2008	–	16,0	65,0	16,0	3,0	–	–	–	–	–	–
	2009	–	–	64,1	25,0	5,4	4,7	0,8	–	–	–	–
	2010	–	3,0	43,5	40,0	6,4	6,4	0,7	–	–	–	–
	2011	–	1,5	57,4	32,4	6,7	0,5	1,0	0,5	–	–	–
	2012	1,0	8,0	52,0	25,1	10,0	2,9	0,5	0,5	–	–	–
	2013	0,4	4,3	48,0	36,1	9,5	1,3	0,4	–	–	–	–
	2014	0,4	10,2	53,1	30,0	5,0	0,9	0,4	–	–	–	–
	2015	5,5	8,6	52,2	29,0	4,0	–	0,7	–	–	–	–
	2016	4,1	28,1	42,7	20,0	4,1	1,0	–	–	–	–	–
	Сред. знач.	2,0	8,8	51,5	29,0	7,1	3,1	0,6	0,5	0,5	–	–
Самки и самцы	2005	–	2,5	50	24,1	13,3	6,2	1,5	1,2	0,8	0,2	0,2
	2006	–	0,7	15,1	47,4	19,4	11,4	3,1	1,3	1,2	0,1	0,3
	2007	0,2	5,0	40,5	36,7	11,1	3,6	1,1	1,0	0,8	–	–
	2008	–	7,8	54,0	26,3	8,0	2,0	1,1	0,2	0,4	0,2	–
	2009	–	–	55,8	30,4	8,4	3,8	1,0	0,2	0,2	0,2	–
	2010	–	1,6	31,0	47,8	10,0	7,6	1,6	0,4	–	–	–
	2011	–	1,3	43,3	43,3	8,7	0,5	1,5	0,8	0,3	0,3	–
	2012	0,4	4,4	40,0	35,0	13,6	4,0	1,8	0,4	0,2	0,2	–
	2013	0,2	2,8	40,0	39,4	13,4	2,8	1,0	0,4	–	–	–
	2014	0,2	5,0	40,5	33,4	15,3	4,6	0,8	0,2	–	–	–
	2015	2,3	7,3	46,3	30,0	10,5	2,0	1,3	–	0,3	–	–
	2016	2,0	18,4	36,0	22,9	13,0	5,3	1,4	–	0,5	0,5	–
	Сред. знач. 2005– 2016	0,9	5,2	41,0	34,7	12,1	4,5	1,4	0,6	0,5	0,2	0,3
	Сред. знач. 1937– 1946	0,1	37,6	46,2	12,7	2,5	0,7	0,2	–	–	–	–
	Сред. знач. 1965– 1966	0,1	17,2	59,5	18,3	4,45	0,45	–	–	–	–	–

Таким образом, темп полового созревания отдельных поколений леща не остается постоянным. Наибольшие колебания наблюдаются у особей 4 и 5 лет.

Сравнение наших данных по количеству созревших в уловах рыб с данными предшествующих исследователей свидетельствуют о том, что темп полового созревания поколений в современный период существенно снизился. Так, в поколениях 1937–1946 гг. в трехлетнем возрасте впервые нерестились 37,6 %, в 1965–1966 гг. этот показатель уже несколько замедлился – до 17,2 %, (Сидорова, 1975), а в поколениях 2005–2016 гг. составил низкую величину – 5,2 % (таблица 9). В то же время возросло количество нерестящихся рыб в возрасте 5–6 лет. Более позднее созревание леща подтверждают сведения о замедлении его роста в 2005–2016 гг.

3.4. Жирность и упитанность леща

Величина жирового запаса рыб и его динамика специфичны для каждого вида и тесно связаны с образом их жизни. Имеют значение обеспеченность пищей, длительность нагульного периода, протяженность миграционных путей, продолжительность и характер нереста, время зимовки. Жиры играют большую роль в обмене веществ. Они участвуют в пластическом и энергетическом обменах, являются основными источниками энергии в организме рыбы. Как показали многочисленные исследования, содержание жира в теле рыб подвержено колебаниям в зависимости от сезона, возраста, биологического состояния (степени зрелости половых продуктов), обеспеченности пищей и от других факторов среды (Шульман, 1972; Горбач, 1971; Хашем, 1970). Известно, что лещ по содержанию жира в мышцах по классификации Клейменова И. Я. (1971) относится к рыбам средней жирности, его жир накапливается главным образом на внутренностях и в мышцах.

В отличие от проходных рыб Каспийского моря, например белорыбицы, сельди-черноспинки, совершающих далекие миграции, которые вызывают сильное исхудание, у леща не обнаруживается резких сезонных колебаний в жирности. Он не совершает таких далеких миграций, места его нереста находятся в непосредственной близости от мест нагула и зимовки.

Сезонная динамика жиронакопления у леща, в первую очередь, связана с созреванием половых продуктов. Весной количество жира в полости у леща возрастом от 3 до 13 лет невелико – от 1 до 3 баллов, что связано с дозреванием половых продуктов, повышенной мышечной активностью и расходом энергии во время нереста (рисунок 15).

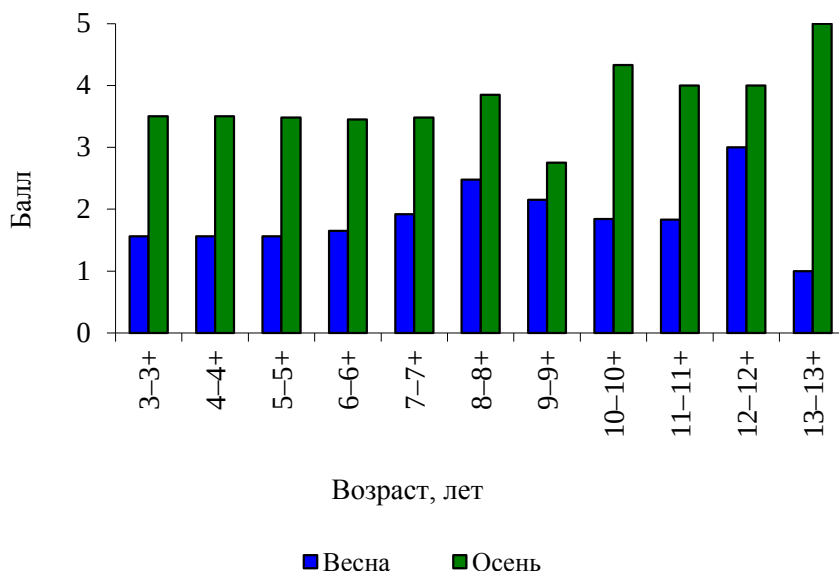


Рисунок 15 – Изменение жира на внутренностях леща по возрастам

Особенно низкие показатели содержания жира весной отмечаются у самок. Это объясняется тем, что на созревание яичников расходуется больше питательных веществ, чем на развитие семенников.

Для обеспечения овогенеза требуется большее количество энергии, нежели для сперматогенеза (Шульман, 1960). Высокое содержание жира на внутренностях самцов по сравнению с самками отмечает Константинова Н. А. (1958). В это время содержание жира уменьшается и в мышцах леща.

После нереста лещ отходит на нагульные площади в море. В июле и августе наблюдается интенсивное жиронакопление, количество жира на внутренностях увеличивается и достигает максимума, что сохраняется и в сентябре. Поэтому осенью показатель жирности изменяется в пределах от 3,0 до 5,0 баллов (рисунок 16).

Осенью интенсивность питания леща снижается. Несмотря на то, что лещ в это время питается, жир на внутренностях не откладывается, а наоборот – расходуется, в основном на развитие половых продуктов: в октябре и ноябре половые продукты леща переходят из второй стадии зрелости в третью.

В период с 2005 по 2016 гг. содержание жира на внутренностях леща было практически одинаковым и колебалось весной от 1,24 до 2,32 баллов, осенью – от 2,37 до 4,29 баллов. С 2013 г. отмечается снижение жира на внутренностях у рыб осенью, что связано с условиями нагула летом в море (рисунок 16).

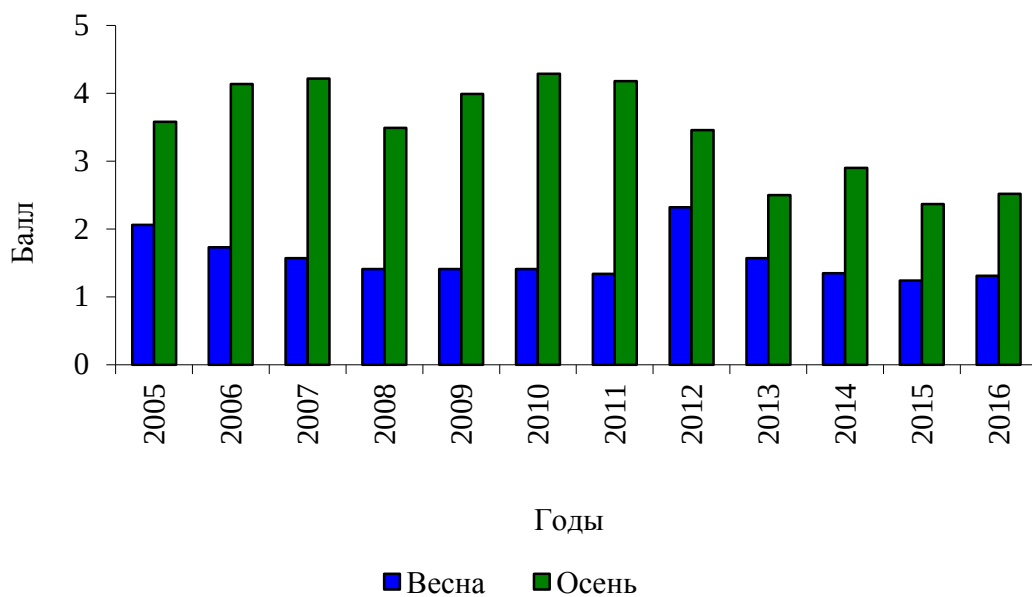
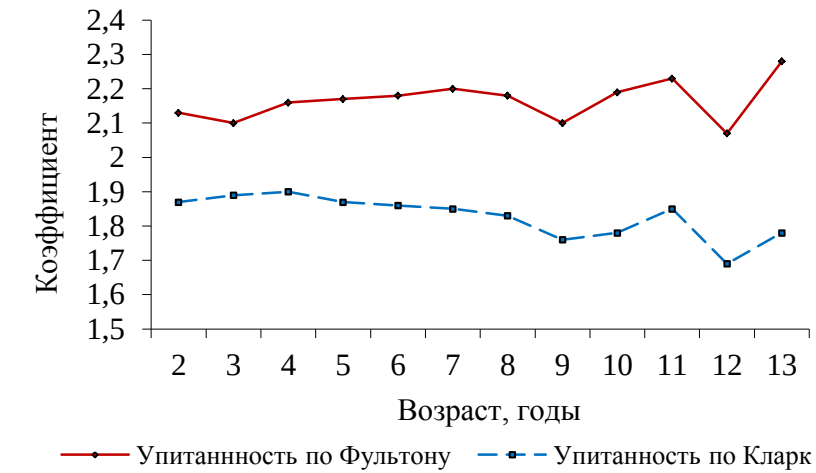


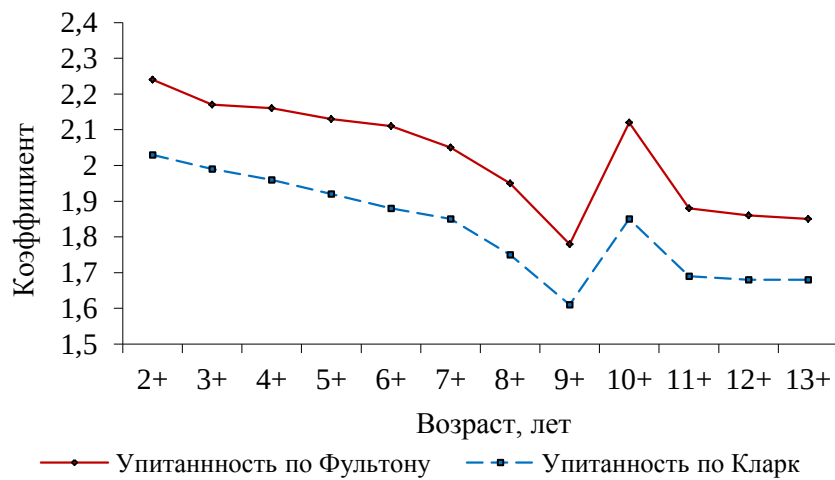
Рисунок 16 – Изменение жира на внутренностях леща

Упитанность рыб зависит от возраста, пола, степени зрелости половых продуктов, а также от обеспеченности пищей (Константинова, 1958; Горбач, 1971; Никольский, 1974).

Весной упитанность леща отличалась у рыб разных возрастов незначительно (2,07–2,28 баллов по Фультону, 1,69–1,89 баллов по Кларк), а осенью с увеличением возраста неуклонно снижалась: с 2,24 до 1,78 и с 2,03 до 1,61 соответственно, кроме рыб возрастом 10 лет (рисунок 17).



а



б

Рисунок 17 – Изменения коэффициентов упитанности леща по возрастам в 2005–2016 гг.:
а – весной; б – осенью

Сезонная динамика упитанности леща тесно связана со степенью зрелости половых продуктов. В весенний период коэффициенты упитанности, так же, как и показатели жирности вида по Кларк, невысокие, что обусловлено уменьшением веса рыб в результате большого расхода энергетических запасов на дозревание половых продуктов и во время нереста. Коэффициент упитанности по Кларк весной колебался от 1,80 до 1,94 баллов. По Фультону коэффициент упитанности был выше (2,09–2,31 балла) (рисунок 18).

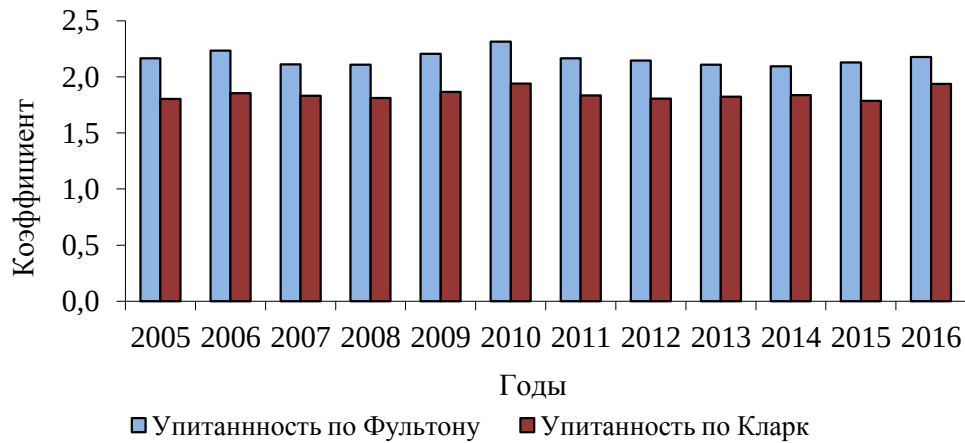


Рисунок 18 – Упитанность леща весной в дельте и авандельте р. Волги

Эти различия связаны с большим весом половых продуктов в апреле и мае, особенно у самок, которые искажают величину упитанности. Половые различия коэффициента упитанности выражены в нерестовый период. У самок коэффициент по Фультону несколько выше (2,02–2,28 баллов), чем у самцов (2,07–2,13 баллов) (рисунок 19).

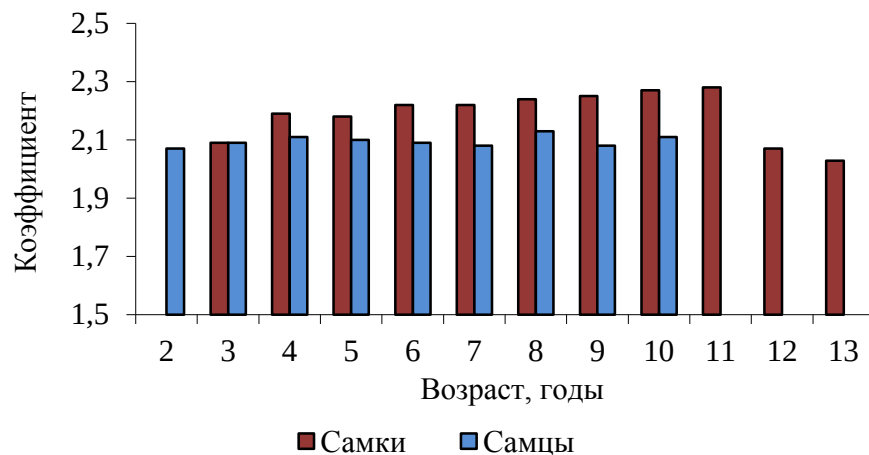


Рисунок 19 – Упитанность по Фультону самок и самцов леща весной по возрастам в 2005–2016 гг.

После нереста лещ начинает активно питаться на морских пастбищах. Осенью упитанность по Фультону составляла 2,06–2,32 балла, по Кларк – 1,87–2,12 балла (рисунок 20).



Рисунок 20 – Упитанность леща осенью в дельте и авандельте р. Волги

Таким образом, количество жира на внутренностях изменяется по сезонам года: весной его меньше, чем осенью. С 2013 г. наблюдается снижение жирности у леща осенью, что связано с условиями нагула в море.

Упитанность леща весной у рыб разных возрастов отличалась незначительно, осенью с увеличением возраста она уменьшалась. Отмечается сезонная динамика упитанности леща, которая тесно связана со степенью зрелости половых продуктов. Коэффициент упитанности леща по годам (2005–2016 гг.) весной уменьшился по Фультону с 2,23 до 2,09 баллов, по Кларк – с 1,94 до 1,79 баллов. Осенью 2016 г. наблюдалось повышение упитанности. Это свидетельствует о том, что условия нагула вида нестабильны, обеспеченность кормовыми ресурсами претерпела большие изменения. В среднем упитанность по Фультону составляла весной 2,16 балла и осенью 2,09 балла, а упитанность по Кларк весной была меньше (1,84 балла), чем осенью (1,9 балла).

3.5. Плодовитость леща

Результаты исследований показали, что лещ массово созревает на четвертом и пятом годах жизни при длине 23–29 см, причем самцы достигают половой зрелости несколько раньше самок. Средняя длина вида в промысловых уловах нахо-

дится на уровне 26,0–27,3 см, средняя масса – 400–515 г, средний возраст – 4,0–5,1 года. Икра была просчитана у особей размером от 20 до 45 см, массой от 190 г до 2,0 кг и возрастом от 3 до 12 лет. Икра у леща мелкая: в 1 г насчитывалось от 844 до 2 800 икринок при длине рыбы 35 см, массе 1,05 кг, возрасте 7 лет и длине 25 см, массе 275 г, возрасте 4 года соответственно.

Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) леща колебалась в пределах от 27,7 до 413,2 тыс. икринок, т. е. наибольшая превышала наименьшую в 15 раз. Минимальными средними показателями ИАП обладают впервые созревающие самки (трех- и четырехгодовики), что обусловлено небольшими размерами яичников исследуемого вида. Максимальную плодовитость имеют самые взрослые самки 10–12 лет длиной 40–45 см. Основная часть самок в популяции длиной от 23 до 29 см имела плодовитость от 46,1 до 84,0 тыс. икринок, составляя в среднем 62,0 тыс. икринок. В последние годы (2013–2016 гг.) доля рыб старших возрастов длиной 40–45 см снизилась и не превышала 0,1 % от всех рыб в уловах. Лещ такой длины имеет высокую плодовитость в отличие от младших особей. Этот фактор влияет на показатель средней плодовитости леща.

С 2005 г. у особей леща одинаковой длины наблюдается некоторое снижение плодовитости (таблица 10). Самая низкая плодовитость отмечена у самки возрастом 3 года, длиной 21 см, массой 0,19 кг – 17,22 тыс. икринок в 2016 г., а самая высокая – у 10-летней самки длиной 43 см, массой 2,0 кг – 413,2 тыс. икринок в 2006 г. Возможно, такое количество икры у леща не является предельным, в связи с тем, что в уловах, хотя и нечасто, встречаются рыбы длиной свыше 45 см, не попавшие в число исследованных экземпляров.

В начале прошлого столетия наибольшая плодовитость у леща достигала 941,3 тыс. икринок (Терещенко, 1917), в 1970-х гг. – только 504,0 тыс. икринок (Сидорова, 1972).

Таблица 10 – Средняя индивидуальная абсолютная плодovitость леща разной длины по годам, тыс. икринок

Годы	Длина, см																				
	20-22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42-45
2005	–	69,0	76,5	51,0	75,6	73,5	74,0	101,4	97,1	87,6	105,0	149,3	150,4	–	–	214,0	188,4	263,7	259,5	372,0	348,0
2006	–	–	45,7	90,5	83,2	82,9	83,7	92,6	80,4	98,6	63,2	179,8	129,3	167,5	–	132,6	–	305,4	–	–	413,2
2007	–	55,9	36,0	41,5	50,7	67,0	95,7	–	59,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2008	–	–	–	51,3	64,0	77,3	73,7	124,2	95,3	152,9	127,9	199,5	157,7	155,1	197,4	–	–	–	–	250,3	230,4
2009	–	–	48,4	49,0	51,9	62,4	56,4	73,8	101,6	93,6	93,8	–	–	–	–	–	–	282,6	–	–	–
2013	–	34,3	47,7	54,3	57,9	67,4	66,7	77,2	73,6	–	–	–	140,56	–	–	–	–	–	–	–	–
2014	–	–	40,1	49,5	65,7	68,5	66,0	76,7	94,4	104,1	109,7	133,7	103,4	177,5	–	150,5	–	–	–	–	–
2015	–	30,0	36,0	36,6	57,0	53,2	65,7	55,3	81,3	80,0	–	94,0	133,2	–	–	–	–	–	–	–	–
2016	27,7	41,4	42,3	53,3	51,0	63,5	78,2	70,1	96,2	97,7	137,6	191,7	202,0	147,7	–	–	–	–	–	–	–
Сред.	27,7	46,1	46,6	53,0	62,0	68,4	73,3	84,0	86,6	102,0	106,2	158,0	145,2	162,0	197,4	165,7	188,4	284,0	259,5	311,1	330,5

Методом однофакторного регрессионного анализа установлена положительная достоверная корреляционная зависимость ИАП от длины, массы и возраста (рисунки 21–23). В разные периоды исследований коэффициент детерминации был высоким – 0,98 и 0,96, т. е. связь достаточно велика. Зависимость плодовитости от длины аппроксимировали уравнением степенной функции, от массы и возраста – линейными уравнениями. Средняя абсолютная плодовитость леща с ростом длины, массы и возраста неизменно увеличивается. Связь плодовитости рыб с длиной тела не является линейной (Левашина, Иванов, 2018).

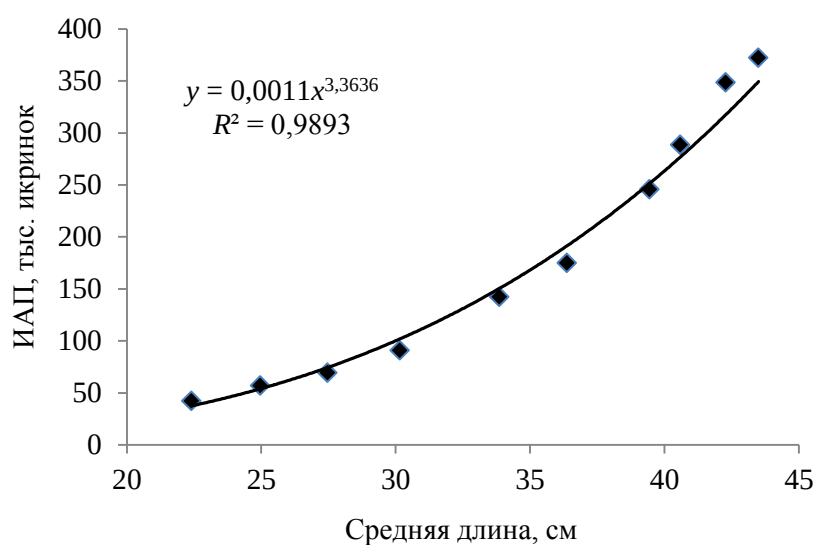


Рисунок 21 – Зависимость ИАП леща от длины

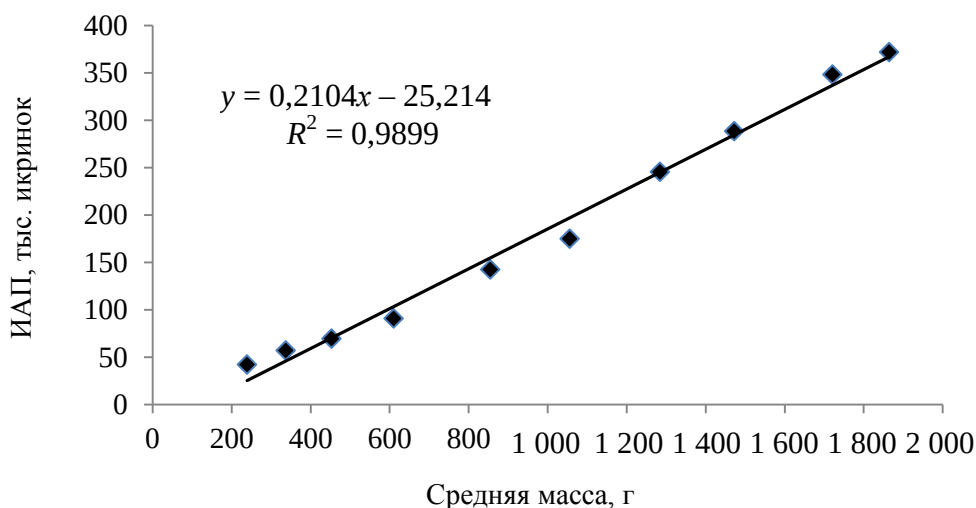


Рисунок 22 – Зависимость ИАП леща от массы

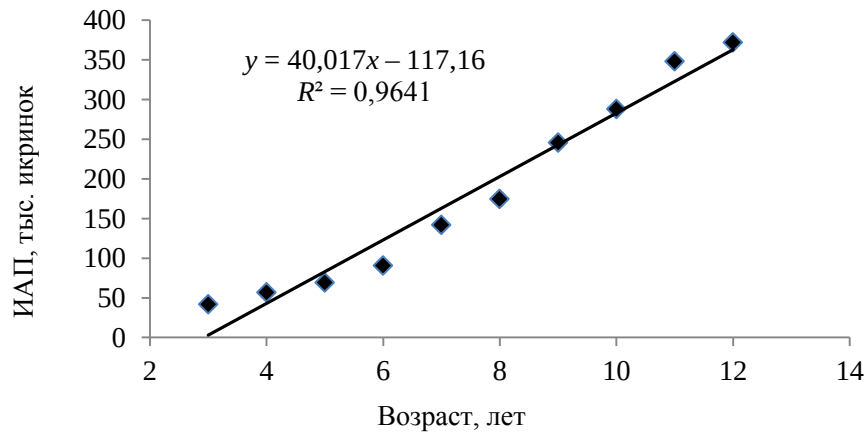


Рисунок 23 – Зависимость ИАП лебда от возраста

Индивидуальная абсолютная плодовитость имеет тесную прямолинейную зависимость от массы тела (рисунок 24). Живков М. Т. (1983) предложил линейное уравнение $y = a + bx$, где a – стартовая плодовитость, т. е. плодовитость впервые созревающих самок; b – скорость нарастания плодовитости.

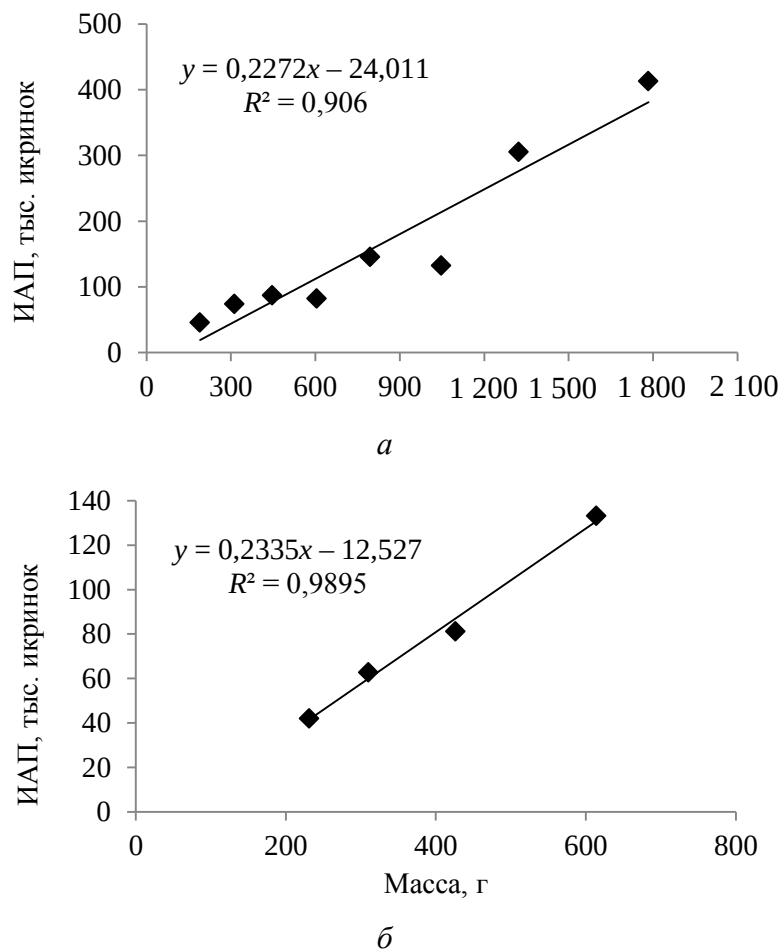


Рисунок 24 – Взаимосвязь ИАП и массы тела лебда в разные годы наблюдений: *a* – 2006 г.; *б* – 2015 г.

Анализ рассматриваемых показателей в 2006 и 2015 гг. позволяет сделать вывод, что наибольшей стартовой плодовитостью обладали самки из уловов 2006 г., стартовая плодовитость самок 2015 г. сократилась в 2 раза практически без изменения скорости увеличения.

За период исследований средняя ИАП варьировала от 31,5 тыс. икринок у леща в возрасте 3 лет до 413,0 тыс. икринок в возрасте 10 лет. С 2005 по 2016 гг. она снизилась в 2,6 раза: с 211,0 тыс. икринок в 2005 г. до 80,0 тыс. икринок в 2015 г., составив в среднем 135,0 тыс. икринок (рисунок 25).

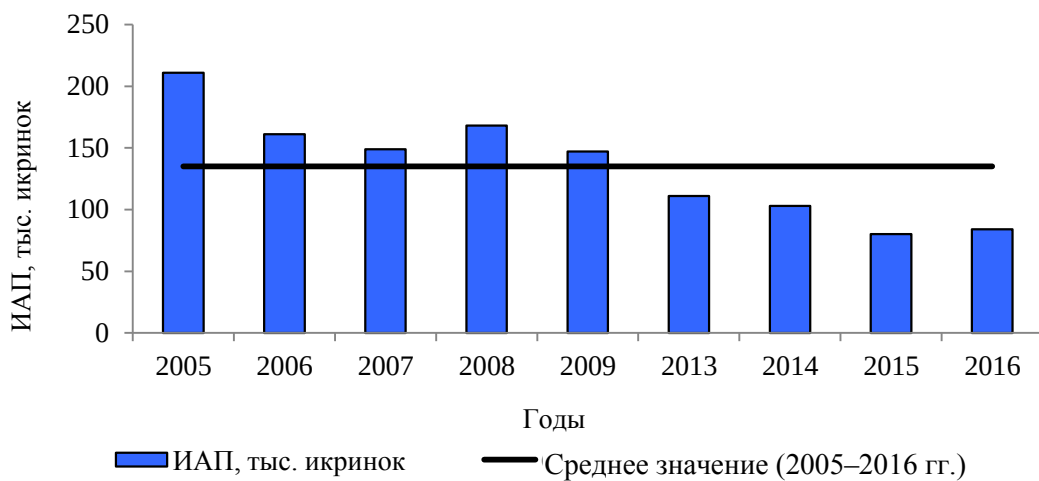


Рисунок 25 – ИАП леща по годам

1990-е гг. были благоприятными для воспроизводства и нагула леща. Многоводные годы сменяли средневодные – $109,2\text{--}159,4 \text{ км}^3$. Средняя соленость северной части Каспийского моря в этот период была пониженной и составляла 8,0 ‰ (Катунин, 2014). Биомасса кормовых организмов леща находилась на высоком уровне (в среднем $15,43 \text{ г/м}^2$). Площадь распространения вида в море охватывала значительную его часть, составляя более $30,0 \text{ тыс. км}^2$. Периоды 2006–2009, 2009–2012, 2014, 2015 гг. характеризовались сокращением объема пресного стока р. Волги (в 2015 г. до $65,4 \text{ км}^3$) и понижением уровня Каспийского моря до отметки $-27,98 \text{ м БС}$. Условия обитания леща в северной части Каспийского моря стали неблагоприятными. Экстремально низкая водность р. Волги обусловила сильное осолонение северной части Каспия: 9,79 ‰ в 2015 г. Средняя соленость повыси-

лась до 8,8 ‰, что привело к массовому развитию организмов морского и уменьшению пресноводного и слабосоленоводного комплексов гидробионтов в среднем до 4,33 г/м². Ареал нагула леща сократился до 12–14,1 тыс. км². Ухудшение условий обитания негативно сказалось на всех биологических характеристиках вида, а вследствие этого замечено снижение плодовитости уже при меньшей массе и размерах тела, чем в предыдущие годы. Средние качественные показатели леща, выловленного в различные периоды, неодинаковы: в 1986–2004 гг. средние длина, масса и возраст составляли 29,2±0,3 см, 570±15,0 г, 4,9 лет, в 2005–2016 гг. – 26,4±0,18 см, 430±10,6 г и 4,6 лет соответственно. Такие изменения характерны для всех возрастных групп.

Следовательно, уменьшение биологических показателей леща является результатом ухудшения условий нагула на местах обитания. Ежегодные объемы весеннего речного стока влияют на степень опреснения воды в море и на биомассу кормового бентоса. В связи с изменением этих факторов происходят колебания как качественных показателей, так и в целом численности популяции леща.

Колебания плодовитости рыб определяются изменениями условий жизни самок не только в год нереста, но и в предшествующий период. Особое значение имеют условия питания самок в первый год жизни, а затем в период образования ооцитов новой генерации. Поэтому у рыб с весенне-летним икрометанием величина плодовитости зависит главным образом от условий нагула в год, предшествующий нересту (Никольский, 1974).

Анализ таблицы 11 показал общую для большинства рыб тенденцию – увеличение плодовитости с возрастом. Величина ИАП леща зависит не столько от возраста, сколько от размеров, которых они достигли в данных экологических условиях. Так, наиболее благоприятные условия нагула в 1990-е гг. и в начале 2000-х гг. определили самую высокую плодовитость леща в 2005 г. В последующие малопродуктивные годы, в связи с уменьшением количества кормового бентоса в северной части Каспия в период нагула, ухудшился его весовой и линейный рост, увеличился возраст полового созревания, абсолютная плодовитость снизилась. Средняя

ИАП по возрастным группам составила 176,0 тыс. икринок. У леща старших возрастных групп снижения плодовитости не наблюдается. Это значит, что способность к размножению не снижается, т. е. физиологического старения в 9–12-летнем возрасте не происходит.

Сравнение полученных данных по плодовитости с данными предшествующих лет показывает, что абсолютная плодовитость самок одновозрастных групп уменьшилась. Так, в 1913 г. у самок в возрасте 4 года было 128,8 тыс. икринок, в 1970 г. – 79,3 тыс. икринок (Сидорова, 1972), а в 2005–2016 гг. среднее значение составило 56,9 тыс. икринок, снизившись в 2,0 и 1,4 раза соответственно. В современный период плодовитость продолжает снижаться. У леща возрастом 4 года плодовитость уменьшилась в 1,6 раза: с 73,7 тыс. икринок в 2006 г. до 47,0 тыс. икринок в 2016 г. Такое снижение отмечено у всех возрастных групп леща (таблица 11).

Таблица 11 – Средняя ИАП леща, тыс. икринок

Годы	Возраст, лет										Среднее значение
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
2005	–	69,8	78,0	114,5	172,8	213,2	237,0	292,5	348,3	372,0	211,0
2006	45,8	73,7	87,3	82,0	145,4	132,5	305,4	413,2	–	–	161,0
2007	56,0	57,3	59,2	92,5	160,0	189,0	271,0	306,0	–	–	149,0
2008	–	66,5	82,1	119,8	174,4	246,5	222,6	198,7	–	230,4	168,0
2009	–	54,0	60,0	83,5	116,6	193,6	238	282,6	–	–	147,0
2013	34,3	51,7	67,1	72,1	90,8	140,6	190,6	240,6	–	–	111,0
2014	–	63,05	69,6	98,6	136,5	146,4	–	–	–	–	103,0
2015	–	58,0	67,0	102,3	133,2	–	–	–	–	–	80,0
2016	31,5	47,0	65,6	96,1	180,5	–	–	–	–	–	84,0
Сред.	42,0	56,9	69,2	90,7	142,1	174,8	245,5	288,2	348,3	301,2	176,0

Относительная плодовитость (ОП) леща колебалась по годам от 130,0 (2015 г.) до 197,2 шт. икринок (2007 г.), составляя в среднем 162 шт. икринок, по возрастам – от 201,0 шт. у трехгодовиков до 137 шт. икринок у восьмигодовиков. Относительная плодовитость дает более полное представление о воспроизводительной способности (Максунов, 1959). По ее изменению судят о развитии или снижении воспроизводительной способности у самок разных возрастных групп. Закономерность ИАП увеличиваться с возрастом у относительной плодовитости отсутствует (рисунки 26, 27).

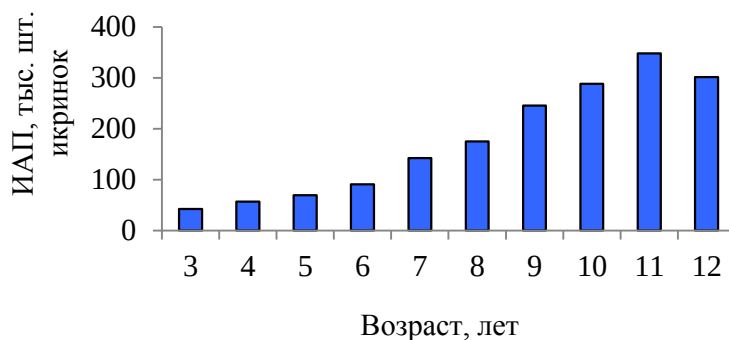


Рисунок 26 – ИАП леща по возрастным группам в 2005–2016 гг.

Относительное количество икринок у восьмигодовиков ниже, чем у трех-, четырех-, пяти-, шести-, семигодовиков, из-за различий в массе особей. Можно сказать, что у самых старых рыб наблюдается снижение относительной плодовитости (рисунок 27).

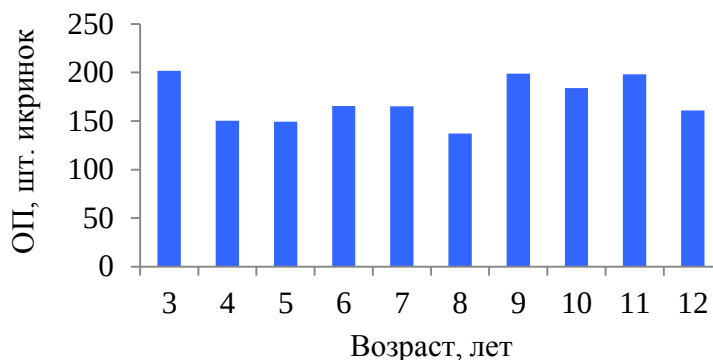


Рисунок 27 – ОП леща по возрастным группам в 2005–2016 гг.

Увеличение ОП с возрастом является одной из причин физиологического старения особей, приводящих их к естественной убыли из популяции (Спановская, Солонинова, 1983).

В период с 2005 по 2016 гг. произошло снижение ОП леща в 1,5 раза: со 197 шт. икринок в 2007 г. до 130 шт. икринок в 2015 г. (рисунок 28).

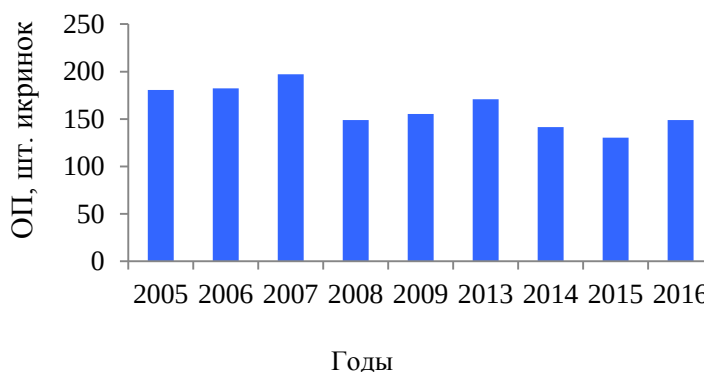


Рисунок 28 – ОП леща по годам

Динамика абсолютной и относительной плодовитости вида в разные годы отражает степень его обеспеченности пищей, условия воспроизводства и может служить индикатором состояния популяции, наряду с другими признаками (Спановская, Солонинова, 1983).

Следовательно, чем больше длина, масса и возраст леща, тем выше ИАП. Она колеблется от 31,5 тыс. икринок у трехгодовиков до 413,2 тыс. икринок у десятигодовиков. При длине 23 см ИАП составляет в среднем 46,1 тыс. икринок, а при длине 45 см – 330,5 тыс. икринок. За последние 12 лет средняя ИАП леща снизилась в 2,6 раза: с 211 до 80,0 тыс. икринок, ОП снизилась в 1,5 раза, что свидетельствует об ухудшении естественного воспроизводства вида в дельте Волги, которое определяется паводковым режимом реки, и о снижении численности популяции в современный маловодный период.

Естественное воспроизводство леща в последнее десятилетие происходило в условиях сокращения пресного стока и колебания уровня моря. При неблагоприятных условиях среды обитания у леща замедляются не только темпы линейного и весового роста, но и формирование плодовитости. В многоводные и средневодные годы отмечается распреснение северной части Каспийского моря, образуются большие нагульные площади, богатые кормовой базой. Количество корма при низкой солености увеличивается, что, как правило, положительно отражается на темпе роста и увеличении репродуктивной способности популяции.

В Азово-Донском районе, где обитает популяция леща, также отмечаются снижение его запасов и уловов и ухудшение структуры популяции. Между тем рост и упитанность леща выше (Иванченко, 2014).

ГЛАВА 4. ФОРМИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ ЛЕЩА

4.1. Эффективность воспроизводства леща в дельте Волги и в северной части Каспийского моря

Изучению формирования численности поколений леща, как основного и массового объекта промысла, всегда уделялось много внимания, и определяющие условия не утратили своей значимости со временем (Иванов, 2000). Основными факторами при формировании численности популяции являются: численность и качественная структура производителей на нерестилищах, объем, продолжительность и сроки весеннего паводка в сочетании с температурой воды, площади залитых нерестилищ, условия нагула рыб в море, степень промыслового изъятия и др. (Сидорова, 1981; Белоголова, 1991; 2001; Сидорова, Алехина, 2001; Эффективность и условия..., 2008; Тарадина, Чавычалова, 2012, 2017).

В последние десятилетия произошли значительные изменения по всем показателям эффективности воспроизводства популяции леща, что требует глубокого анализа их влияния на формирование запасов.

Одной из наших задач было выяснить главные условия эффективности размножения леща и оценить формирование численности поклатной молодежи (урожайность) в дельте Волги и северной части Каспийского моря.

Миграция леща в дельту Волги начинается в первой декаде апреля при средней температуре воды 3,5–6 °С. Основной нерестовый ход отмечался во второй, третьей декадах апреля или в начале мая при 8–12 °С. Численность производителей и качественная структура нерестовой популяции определяют ее потенциальную биологическую возможность воспроизводства. А эффективность нереста зависит от условий размножения рыб в дельте Волги (Чавычалова и др., 2010). С начала XXI в. численность производителей леща сократилась со 120,0 до

100 млн экз. Однако в годы исследований она была относительно стабильной, составляя в среднем 98,4 млн экз., некоторое снижение отмечено в 2006–2007 и 2011 гг. – до 80–90 млн экз. (рисунок 29).

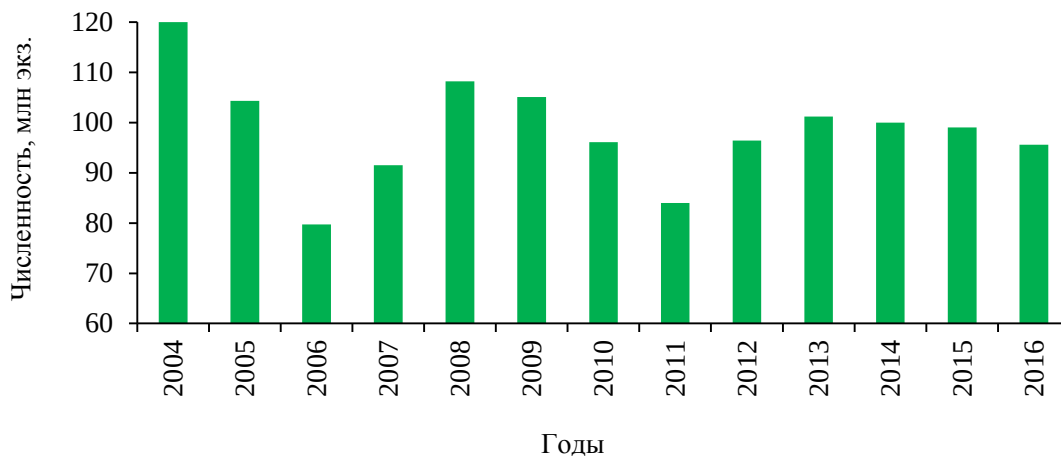


Рисунок 29 – Динамика численности производителей леща на нерестилищах дельты р. Волги

Среди условий размножения леща в дельте Волги основное значение в формировании урожайности на нерестилищах имеют объем, продолжительность половодья, скорость подъема и спада полых вод, площади заливания, а также согласованность между уровнем воды и ее температурой (рисунок 30).

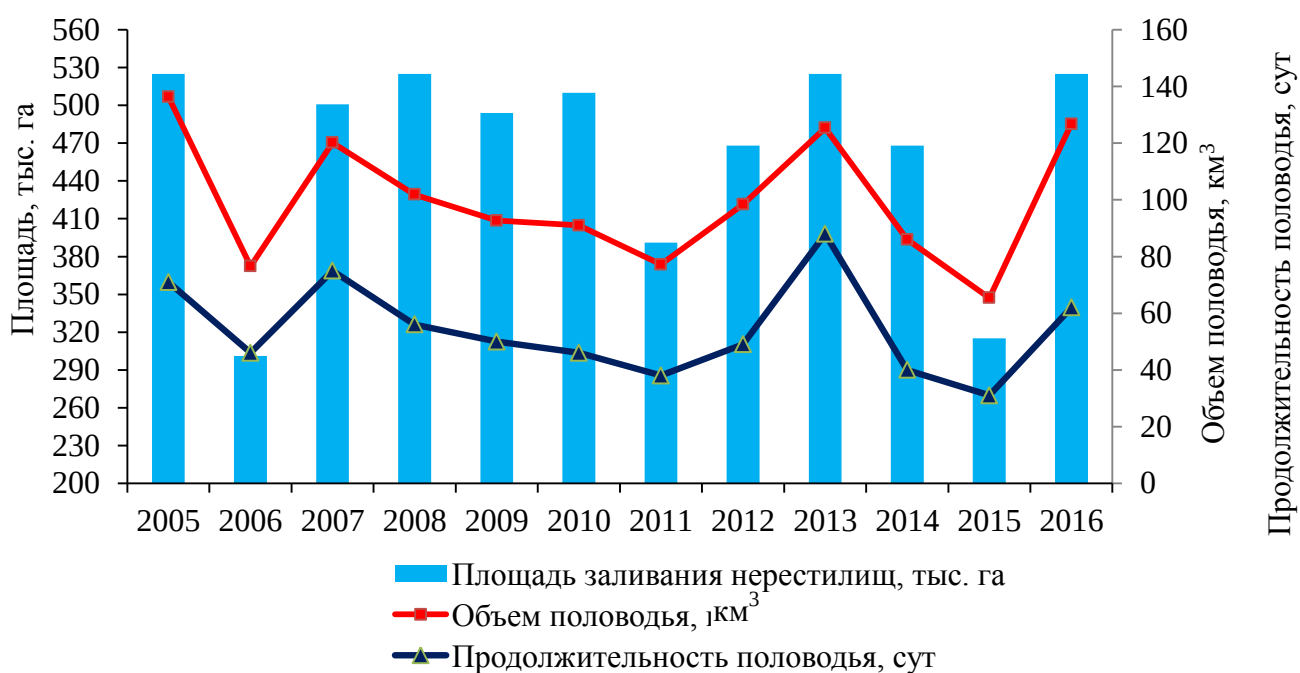


Рисунок 30 – Динамика площадей заливания нерестилищ, объемов и продолжительности половодья

В маловодные годы начало обводнения нерестилищ задерживается, что приводит к скоплению производителей на ограниченных участках полоев и к единовременному нересту рыб с разной экологией. Это ведет к повышению пищевой конкуренции личинок и снижению их выживания (Чавычалова и др., 2010). Эффективность размножения рыб зависит от продолжительности нагульного периода на полых, которая определяется водностью: в многоводные годы – до 60–80 сут, в маловодные – 30–50 сут. Лещ нерестится в начале мая. Чем продолжительнее половодье и шире площадь нагула, тем наибольшее количество мальков успевает вырасти и скатиться с полоев более жизнестойкими. В годы с низким объемом весеннего половодья короткий полыйный период и сокращенная нагульная акватория неблагоприятно отражаются на выживаемости личинок. Резкие колебания температуры воды снижают развитие планктонных организмов и приводят к низкой кормности нерестилищ (Тарадина, Чавычалова, 2017).

Между урожайностью молоди на нерестилищах и продолжительностью половодья, объемом стока и продолжительностью спада уровня установлена положительная зависимость с коэффициентами корреляции 0,53; 0,63 и 0,64 соответственно (рисунок 31).

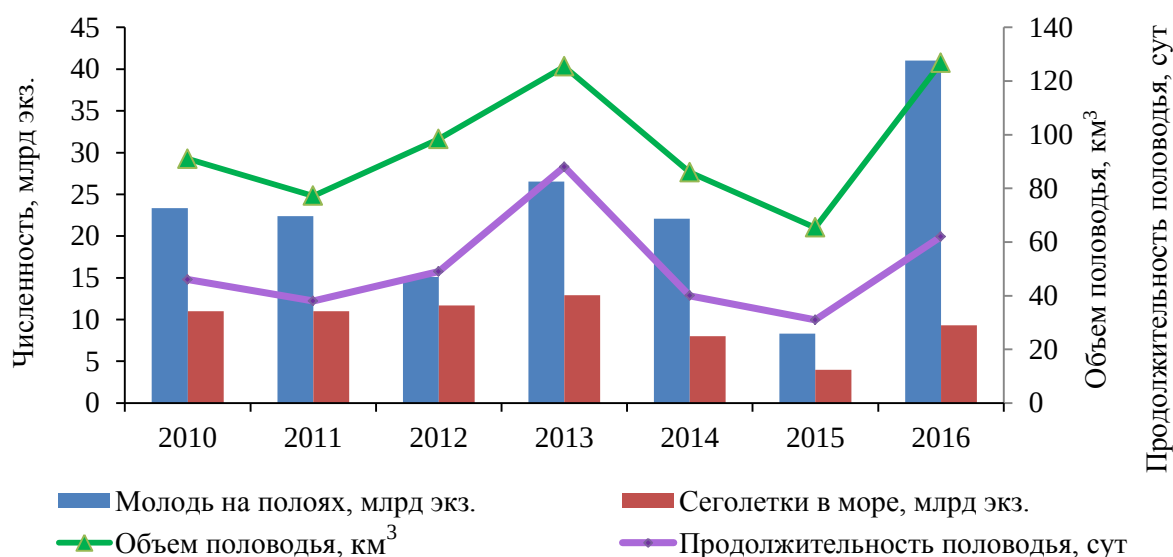


Рисунок 31 – Динамика численности молоди леща в полых дельты, низовьях р. Волги и в северной части Каспийского моря (данные Белоголовой Л. А., Тарадиной Т. Г., Чавычалова Н. И., Васильченко О. М.)

Скатившись с нерестилищ, молодь мигрирует в северную часть Каспийского моря. Покатная молодь леща появляется в море уже в июне, распределяется на нагульных площадях, переходя в стадию сеголеток, и развивается под влиянием экологических условий моря, которые определяются объемом и характером весеннего стока. Однако связь между численностью сеголеток леща в море с урожайностью молоди на нерестилищах невысокая – 0,45 (рисунок 32).

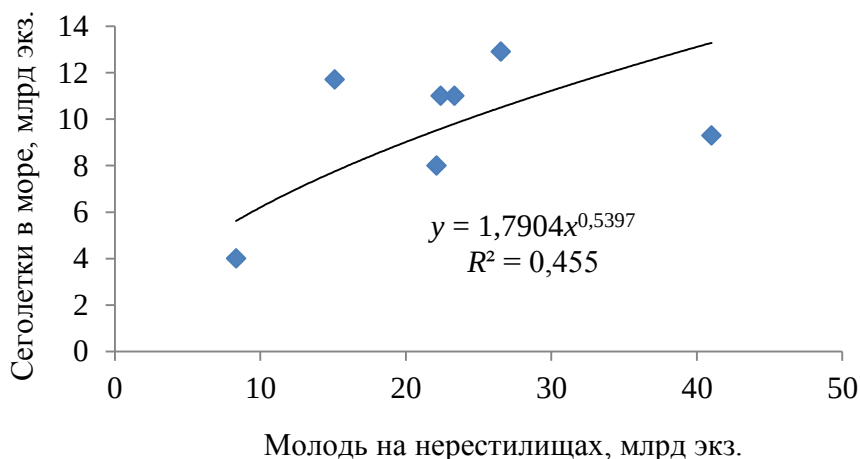


Рисунок 32 – Связь между численностью сеголеток в море и урожайностью молоди на нерестилищах дельты Волги

Зависимость численности сеголеток леща от объема половодья р. Волги в период 2005–2016 гг. выразилась в высоком коэффициенте детерминации, равном 0,73, связь между численностью сеголеток и соленостью воды – 0,46 слабая.

В федеральной целевой программе «Развитие водохозяйственного комплекса Российской Федерации на 2012–2020 гг.» (с изменениями на 20 июня 2019 г.) (URL: <http://docs.cntd.ru/document/902343713>) одной из задач является «создание оптимального гидрологического режима ниже Волгоградского гидроузла, прежде всего в Волго-Ахтубинской пойме и дельте р. Волги, и создание оптимальных условий для нереста производителей». Между тем только гидрологические характеристики половодий в 2013 и 2016 гг. соответствовали требованиям рыбного хозяйства к объему и режиму весенних попусков воды в дельту р. Волги. Это позволило обеспечить благоприятные условия для воспроизводства и нагула молоди леща (Тарадина, Чавычалова, 2017). Урожайность леща несколько увеличилась,

поколения характеризовались как среднеурожайные, что способствовало повышению уловов с 8,1 тыс. т в 2014 г. до 10,2 тыс. т в 2019 г.

Численность молоди и особей леща возрастом 1+ и 2+ лет на морских пастбищах определяется комплексом абиотических и биотических факторов. Главным фактором остается режим весеннего половодья р. Волги, который влияет на степень распреснения морских вод и на развитие пресноводного и слабосоленоватого комплексов гидробионтов, основных кормовых объектов леща. Так, условия нагула леща определяют выживаемость молодых неполовозрелых особей (Белоголова, 1991).

В 1990, 1991, 1997 и 2001 гг. объем весеннего половодья в среднем составил 140,1 км³, его продолжительность – 88 сут, максимальный уровень в Волге по Астраханскому водопосту – 604 см. Такие параметры половодья обеспечили благоприятные условия воспроизводства и высокую эффективность нереста леща в поймно-ильменной системе р. Волги. Численность сеголеток в эти годы в Северном Каспии в среднем составляла 19,5 млрд экз. Численность поколений этих лет по убыли от лова была высокой – в среднем 51,2 млн экз. (Формирование численности воблы..., 2007) (таблица 12).

Современный гидрологический режим в период половодья характеризуется как неблагоприятный. За 12 лет исследований три года были многоводными (2005, 2013 и 2016 гг.), два года – средневодными (2007–2008 гг.) и семь – маловодными (2006, 2009–2012, 2014 и 2015 гг.). Условия воспроизводства леща в маловодный и средневодный периоды, характеризующиеся небольшим объемом (89,9 км³) и кратковременностью (47,9 сут), были крайне неблагоприятными. В эти годы урожайность (8,2 млрд экз.) и численность поколений в промысловом возврате (21,0 млн экз.) были низкими. Высокая численность молоди (сеголеток) наблюдалась в многоводные годы – 11,8 млрд экз., в промысле участвовали поколения средней численности – 32,3 млн экз. леща (рисунок 33, таблица 12).

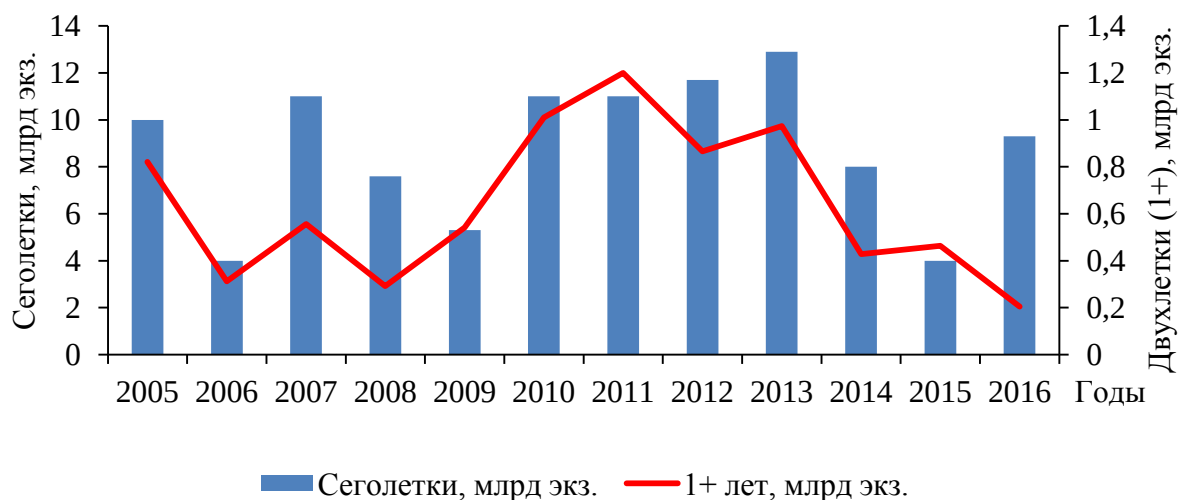


Рисунок 33 – Численность сеголеток и двухлеток (1+ лет) леща в северной части Каспийского моря

Таблица 12 – Численность поколений леща
в зависимости от гидрологических параметров

Поколения	Средняя численность сеголеток, млрд экз.	Численность поколений в промысле, млн экз.		Сток весеннего половодья, км ³	Продолжительность половодья, сутки	Максимальная отметка уровня воды, см
		колебания	среднее значение			
Многочисленные (более 35 млн экз.) – 1990, 1991, 1997, 2001 гг.	19,5	36,7–67,9	51,2	141,0	88,0	604
Средней численности (26–35 млн экз.) – 2005, 2013, 2016 гг.	11,8	30,3–35,0	32,3	130,0	73,7	605
Малочисленные (18–25 млн экз.) – 2006–2012, 2014, 2015 гг.	8,2	18,2–25,8	21,0	89,9	47,9	529

Численность поколений леща в промысле не всегда соответствовала показателям урожайности, что связано с разной выживаемостью рыб в море до вступления их в промысловое использование. В последние годы отмечена низкая выживаемость подрастающих рыб, и поэтому, несмотря на высокую численность сеголеток леща в 2010–2012 гг. (11,0–11,7 млрд экз.), их промысловый возврат был низким – 0,2 %. Зависимость численности сеголеток от численности поколений в промысле для периода 2005–2016 гг. выразилась в низком коэффициенте, равном 0,23, связь между численностью сеголеток и промысловым возвратом слабая, что обусловлено разной выживаемостью молоди в северной части Каспийского

моря. Пониженное выживание среднеурожайной молодежи в отдельных случаях может быть объяснено недостаточной обеспеченностью пищей, высокой доступностью для хищников.

Выявлены положительные достоверные зависимости: между кормовой базой леща и соленостью моря – 0,7, численностью поколений и кормовой базой – 0,6, численностью поколений и соленостью – 0,5.

Проанализировав связь численности поколений, которые участвуют в промысле, с объемом и продолжительностью половодья, установили положительную достоверную корреляционную зависимость при коэффициентах, равных 0,75 и 0,53 (рисунок 34).

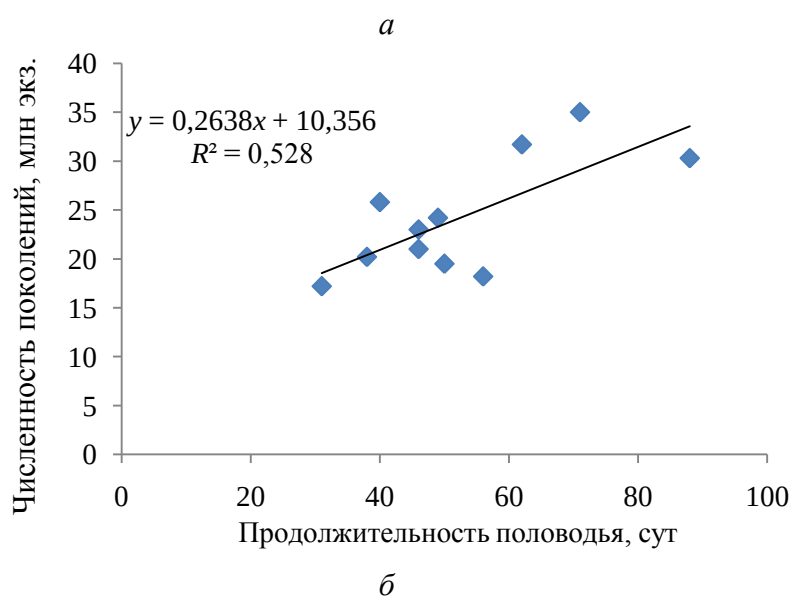
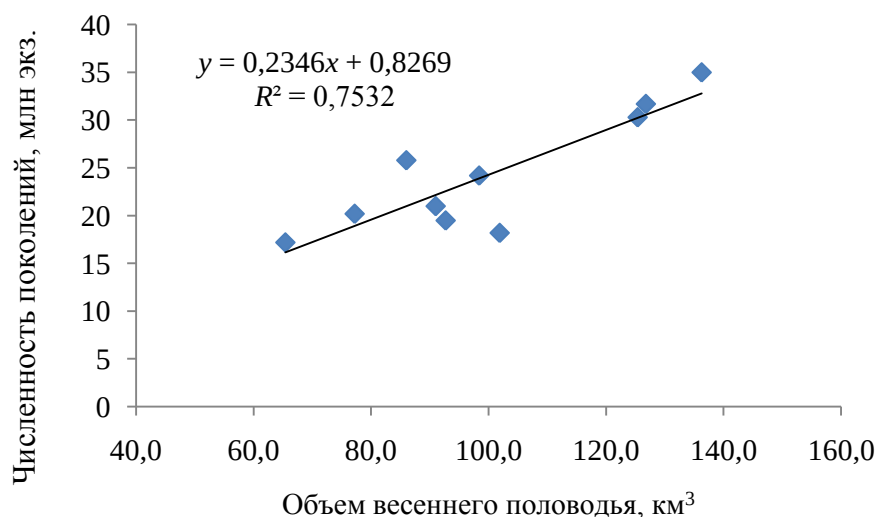


Рисунок 34 – Зависимость численности поколений:
a – от объема весеннего половодья, км³; *б* – от продолжительности весеннего половодья, сут

В 1990-е гг. высокая корреляционная связь численности поколений леща, участвующих в промысле, наблюдалась с количеством особей возрастом 1+ и 2+ лет, которые обитают в северной части Каспийского моря, и их суммарной численностью. Коэффициенты корреляции данных возрастных групп с величиной поколений составили соответственно 0,76, 0,88 и 0,78. В 1990–2005 гг. численность рыб этих возрастных групп была на уровне 676–4 560 млн экз., наибольшие показатели численности наблюдались в 1991, 1992, 1994, 1998, 1999 гг., что в дальнейшем определило высокие запасы и уловы. Численность поколений 1990, 1991, 1997, 2001 г. в промысловом возврате составляла довольно большую величину – 37,0–68,0 млн экз., а уловы леща на протяжении ряда лет не опускались ниже 15–18 тыс. т (Формирование численности воблы..., 2007).

В современный период численность рыб возрастом 1+ и 2+ лет и их суммарная численность снизились. Связь этих возрастных групп с численностью поколений слабая, коэффициенты корреляции составили 0,2, 0,53 и 0,4 соответственно. Численность подрастающего леща в море нестабильна, поколения малочисленны. В маловодный период отмечались уменьшение опресненных зон нагульного ареала, увеличение средней солености воды, а также низкий уровень развития кормовых организмов пресноводного и слабосоленатоводного комплексов (червей, ракообразных, хирономид), что отрицательно сказалось на выживаемости и, как следствие, – на численности подрастающего леща. Численность леща в море снизилась с 1 961 в 2002 г. до 523,3 млн экз. в 2009 г. и на протяжении следующих маловодных лет была невысокой. Поколения 2006–2012 гг. и 2014–2015 гг. малочисленны – 18,2–25,8 млн экз. В многоводный период (2005, 2013 и 2016 гг.) выживаемость поколений в море повысилась в среднем до 1 233 млн экз., что благоприятно отразилось на генерациях, участвующих в промысле.

Методом однофакторного регрессионного анализа установлено, что данные факторы не имеют прямой или обратной четко выраженной тесной линейной связи с признаком и только в сочетании с другими факторами могут оказывать влияние на зависимую переменную.

Таким образом, численность сеголеток леща на морских пастбищах в 2006–2012, 2014, 2015 гг. характеризуется преимущественно невысокими величинами (в среднем 8,2 млрд экз.). В 2005, 2013 и 2016 гг. наблюдалось увеличение сеголеток до 12,9 млрд экз. Численность взрослого леща в рассматриваемые годы была невысокой, ее увеличение отмечено также в 2005, 2013 и 2016 гг. Динамику численности леща определяют условия естественного воспроизводства в дельте Волги и обитания в море. Условия размножения за рассматриваемый период (12 лет) были в основном неблагоприятными.

4.2. Распределение и нагульные миграции леща в северной части Каспийского моря

Большое влияние на формирование численности поколений леща оказывают условия его обитания в северной части Каспийского моря (Сидорова, Левашина, 2008).

Северная часть Каспийского моря – мелководный, хорошо прогреваемый водоем со слабосолеными водами, богатой кормовой базой – является основным районом нагула молоди и подрастающих поколений леща. В летне-осенний период лещ совершает нагульные миграции по акватории северной части моря и активно питается. В октябре – ноябре, когда вода охлаждается до 8–10 °С, интенсивность питания леща снижается, его основная масса подходит к устью р. Волги откуда потом мигрирует к местам зимовки, и накануне ледостава осенние миграции леща заканчиваются (Казанчеев, 1981).

Под воздействием природно-климатических и антропогенных факторов экосистема Каспийского моря и устьевых областей рек претерпевала существенные изменения. Уровень Каспия неустойчив. Резкие изменения положения уровня моря обычно сопровождались нарушением ранее сложившегося водно-солевого баланса, особенно в его мелководной продуктивной северной части. Величина опресненных высокопродуктивных зон, благоприятных для обитания рыб в се-

верной части Каспия, определяет площади нагульных ареалов полупроходных рыб и зависит от таких основных факторов, как высота уровня моря, объем волжского стока и интенсивность его поступления в море, особенно в период половодья (Катунин, 2014).

Для северокаспийской экосистемы формирование зон повышенной продуктивности определяется в основном постоянным притоком волжских вод, обогащенных биогенными веществами, органическим веществом в виде детрита и живых организмов (бактерии-, фито-, зоопланктона), так называемого биостока, а также отмерших талломов фитобентоса. Эти зоны квазистационарны, их величина (как в сезонном, так и в многолетнем аспекте) зависит от объема притока волжской воды в море. Высопродуктивная зона формируется волжским стоком в западной части Северного Каспия, простирается примерно до 5–10-метровых глубин в водах соленостью 0–5 ‰, к которой адаптированы пресноводный и слабосоленатоводный комплексы планктона и бентоса (Катунин, 2014).

Распределение леща в море зависит от сезона года и факторов среды. В многолетнем аспекте на характере распределения и выживаемости леща в море сказывались изменения ежегодных объемов речного стока, влияющего на степень опреснения воды в море и на биомассу кормового бентоса. В связи с изменениями этих факторов происходили колебания численности популяции леща и его перераспределение в море.

Во время нагула граница проникновения взрослого леща вглубь моря лимитируется соленостью воды, поэтому значительные изменения в распределении и смещении границ распространения леща прослеживаются между мелководьем и глубоководьем северной части Каспийского моря. В годы, когда происходит осолонение моря, концентрации леща в его приглубой части пониженные или отсутствуют. В период же сильного опреснения моря лещ нагуливается почти на всей акватории и его скопления бывают значительными (рисунок 35).



в северной части Каспийского моря в маловодный (2015) и многоводный (2016) годы

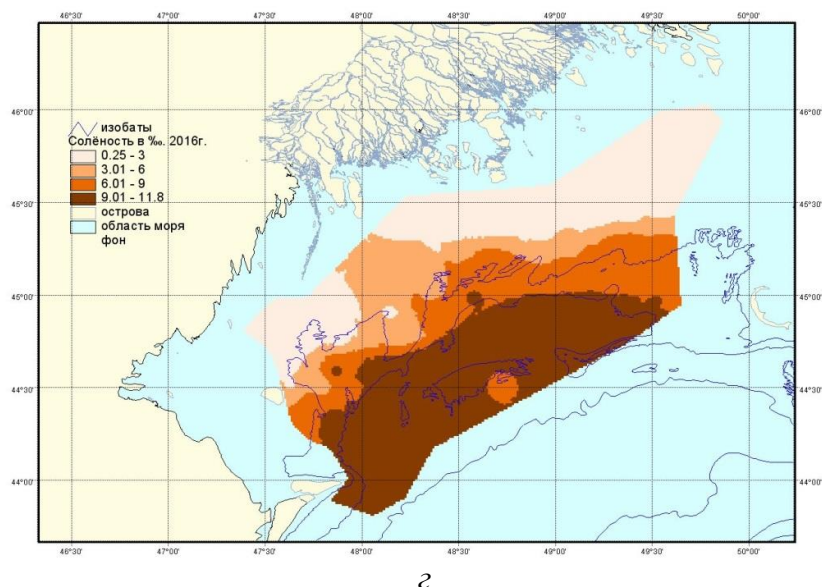


Рисунок 35 (окончание) – Распределение леща (*а, б*) и соленость воды (*в, г*) в северной части Каспийского моря в маловодный (2015) и многоводный (2016) годы

Наиболее показательны результаты осенних траловых съемок, когда лещ распределяется по всей акватории северной части Каспия, где формирует значительные скопления.

Период 1970-х гг. характеризовался сокращением объема пресного стока р. Волги в 1975 г. до $56,8 \text{ км}^3$ и понижением уровня Каспийского моря до наименьшей отметки $-29,02 \text{ м абс.}$ в 1977 г. Это привело к ухудшению условий обитания леща в северной части Каспийского моря. Экстремально низкая водность Волги обусловила довольно значительное осолонение северной части Каспийского моря – до 11 ‰ в 1975 г., что вызвало массовое развитие организмов морского и уменьшение пресноводного и слабосоленоватоводного комплексов гидробионтов. Численность леща резко снизилась: с 758 до 50 млн экз. (в среднем до 410 млн экз.). Ареал нагула сократился с 28,6 до 9,9 тыс. км^2 (в среднем до 19,0 тыс. км^2) (Сидорова, 1989).

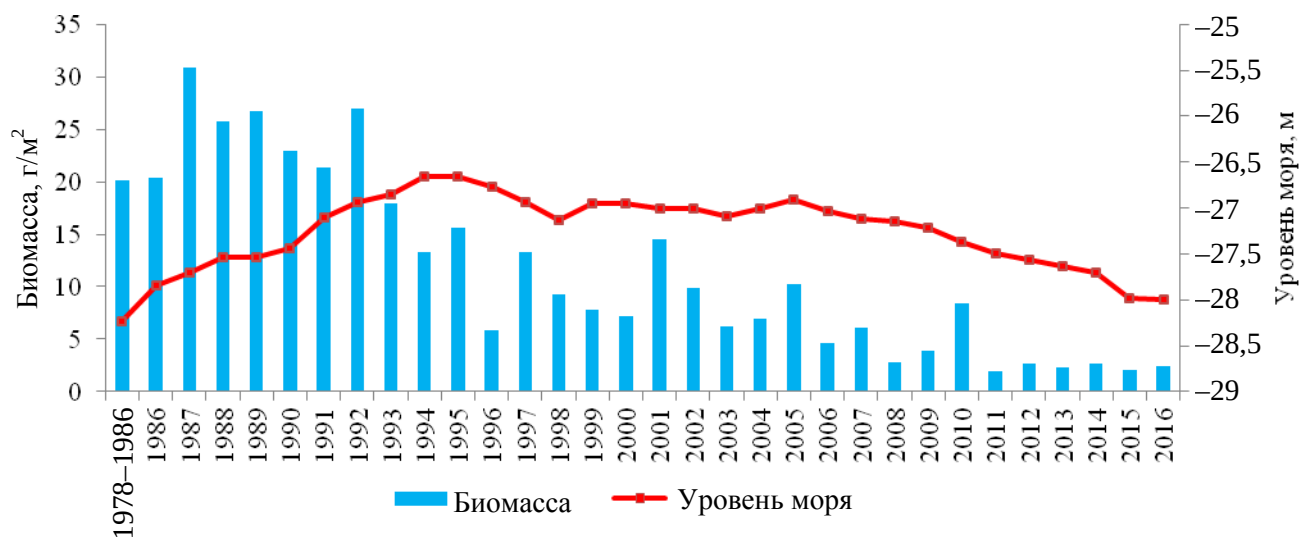
С 1978 г. началась трансгрессия Каспия, уровень моря стал повышаться (к 2000 г. повысился на 2 м), что сопровождалось преобладанием многоводных лет (13 лет из 22, или 59 % от общего количества лет).

В 1980-е гг. численность леща несколько увеличилась, но осталась на низком уровне – в среднем 706,0 млн экз., площадь нагула составляла 15,0 тыс. км^2 (Сидорова, 1989).

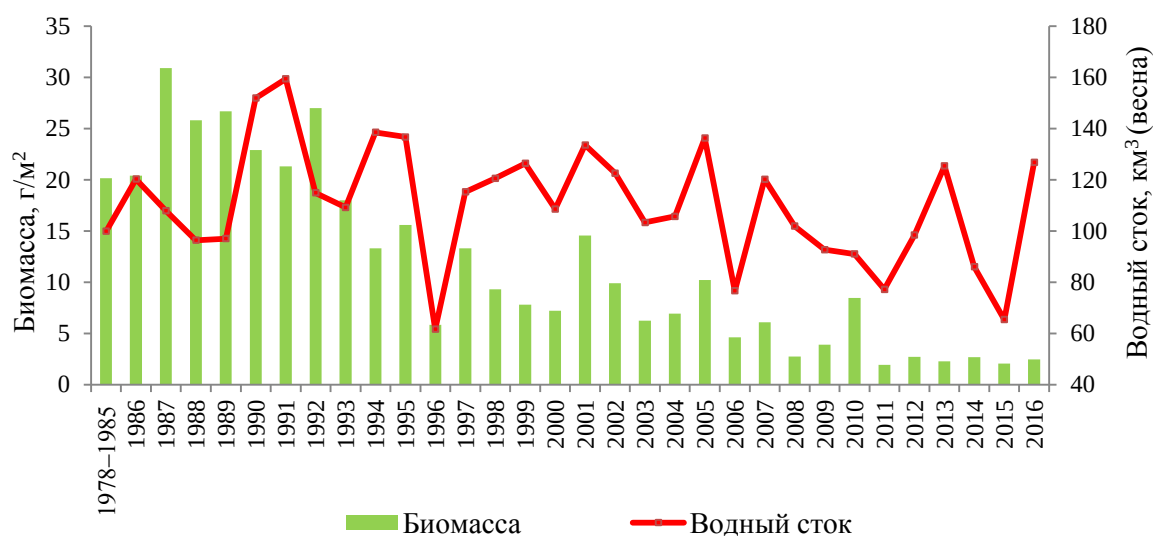
В 1990-е гг. уровень Каспийского моря стабилизировался на высоких отметках – до –26,65 м БС в 1994 г. (рисунок 36). Период относительной стабилизации уровня моря был благоприятным для нагула леща. Средняя соленость северной части моря за этот период снизилась и составляла в среднем 8,0 ‰. Опреснение акватории способствовало увеличению биомассы кормового бентоса леща (Основные особенности..., 2007).

Биомасса кормовых организмов леща колебалась от 5,85 до 22,1 г/м² (в среднем 15,43 г/м²) и была на высоком уровне (рисунок 36). Объемы стока р. Волги за второй квартал, которые определяли условия воспроизводства вида в эти годы, были многоводными (120,6–159,4 км³) и средневодными (109,2–115,3 км³), за исключением маловодного 1996 г. – 61,6 км³, а поколения – многочисленные и средней численности. Численность популяции стала восстанавливаться и достигла максимальных значений – 4 560,0 млн экз. (в среднем 2 032,0 млн экз.), что привело к значительному повышению запасов и уловов леща. Ареал распространения вида увеличился в среднем до 30,0 тыс. км² (Сидорова и др., 2001).

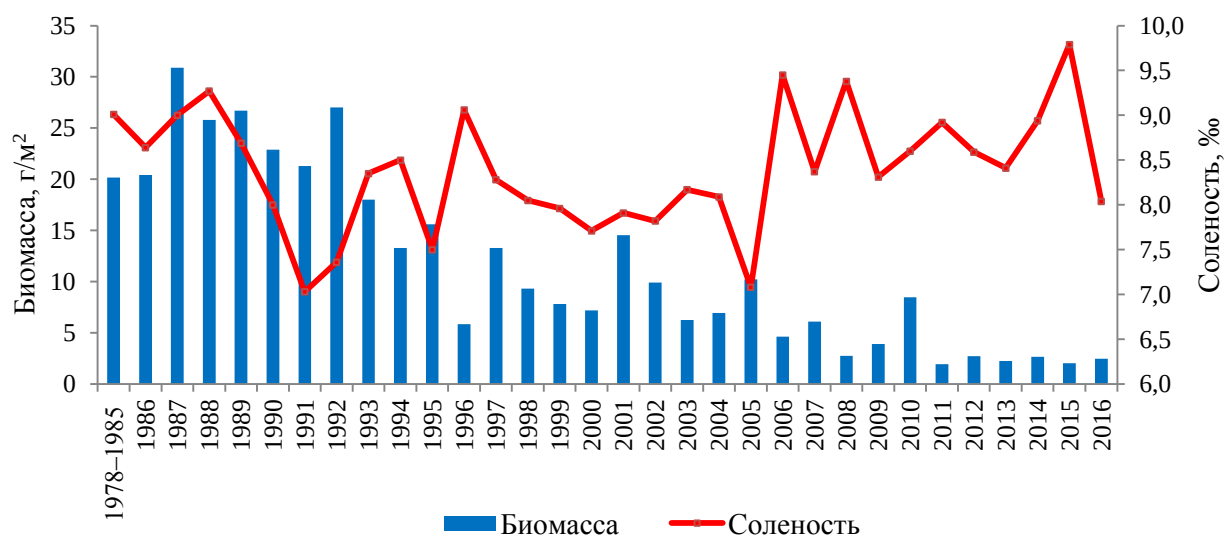
В исследуемый период повторяемость маловодных стоков р. Волги (65,4–98,4 км³) на протяжении 7 лет отрицательно сказалась на воспроизводстве и выживаемости поколений леща, что привело к снижению численности популяции до 523,3 млн экз. (в среднем до 911,0 млн экз.). Условия нагула леща на морских пастбищах ухудшились. Согласно предоставленным данным сотрудниками лабораторий водных проблем и токсикологии и гидробиологии КаспНИРХа, исследуемый период характеризовался значительным повышением солености в западной части Северного Каспия – до 9,79 ‰ (в среднем до 8,8 ‰). Повышение солености привело к улучшению условий обитания морского и снижению биомассы и ареала обитания пресноводного и слабосоленоватоводного комплексов гидробионтов – основных кормовых организмов леща, которые уменьшились с 10,22 в 2005 г. до 2,458 г/м² в 2016 г. (в среднем до 4,33 г/м²) (Даирова, 2016). В 2011 г. биомасса гидробионтов была минимальна – 1,93 г/м² (рисунок 36, таблица 13). По сравнению с 1980-ми, 1990-ми и началом 2000-х гг. биомасса организмов сократилась в 5,4; 3,5 и 2,0 раза соответственно (таблица 14). Основу биомассы кормовых организмов составляли представители групп *Gammaridae*, *Oligochaeta*, *Corophiidae*.



а



б



в

Рисунок 36 – Динамика биомассы кормовых организмов леща в северной части Каспийского моря в периоды изменения уровня моря (а), водного стока (б) и солёности воды (в)

Таблица 13 – Биомасса основных кормовых организмов леща в северной части Каспийского моря*, г/м²

Кормовые организмы	Годы											
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
<i>Ampharetidae</i>	1,45	0,15	0,30	0,13	0,06	2,12	0,02	0,10	0,056	0,07	0,33	0,146
<i>Oligochaeta</i>	3,90	2,00	2,00	0,70	0,62	1,60	0,40	0,24	0,21	0,60	0,37	0,685
<i>Cumacea</i>	0,80	0,30	0,40	0,40	0,42	0,43	0,20	0,28	0,17	0,15	0,10	0,272
<i>Chironomidae</i>	0,70	0,30	0,50	0,12	0,40	1,50	0,16	0,22	0,14	0,30	0,32	0,19
<i>Hypanis vitrea</i> (<i>Adacna glabra</i>)	1,00	0,23	0,90	0,07	1,10	0,70	0,04	0,06	0,011	0,20	0,007	0,072
<i>Gammaridae</i>	2,10	1,10	1,70	1,10	1,10	2,00	1,00	1,21	1,007	0,82	0,70	1,084
<i>Corophiidae</i>	0,27	0,55	0,30	0,23	0,20	0,11	0,11	0,61	0,663	0,54	0,21	0,009
Итого	10,22	4,63	6,10	2,75	3,90	8,46	1,93	2,72	2,257	2,68	2,037	2,458

Примечание. *Данные сотрудников лаборатории гидробиологии КаспНИРХа: Малиновской Л. В., Смирновой Л. В., Кочневой Л. А., Загидулиной А. Р., Даировой Д. С., Богучаровой И. В., Кострыкиной Т. А.

Таблица 14 – Средние значения биомассы кормовых организмов леща в северной части Каспийского моря по периодам*, г/м²

Показатель	Годы				
	1971–1978	1980–1989	1990–1999	2000–2004	2005–2016
Биомасса, г/м ²	10,54	23,62	15,43	8,96	4,33

Примечание. *Данные сотрудников лаборатории гидробиологии КаспНИРХа: Осадчих В. Ф., Малиновской Л. В., Смирновой Л. В., Кочневой Л. А., Загидулиной А. Р., Даировой Д. С., Богучаровой И. В., Кострыкиной Т. А.

Интенсивность потребления лещом корма на протяжении 2005–2008 гг. была стабильна. Показатель накормленности рыб находился на одном уровне, не превышая 37,6 ‰. В 2009 г. его величина возросла до 52,8 ‰. Это произошло за счет потребления лещом моллюсков и уменьшения количества рыб с пустыми кишечниками (Кравченко, 2010). Интенсивность потребления пищи в 2010–2014 гг. не была стабильной. В 2010 г. отмечался низкий уровень потребления пищи – 26,8 ‰, трофологическая обстановка оценивалась как напряженная, в 2013 г. – как удовлетворительная (38,8 ‰). В 2010 г. низкий уровень потребления пищи связан с повышенными температурными условиями в водоеме. В 2011 и 2012 гг. отмечались высокие показатели накормленности – 56,1 и 47,9 ‰ соответственно, трофологическая обстановка была благоприятной, что обусловлено наибольшей доступностью пищевых организмов в местах массового нагула леща (Кравченко, 2014, 2015). В 2015 и 2016 гг. уровень потребления пищи лещом в западной части Северного Каспия незначительно снизился – до 38,2 и 34,4 ‰ соответственно по сравнению с

периодом нагула 2014 г. (44,1 ‰), а также 2011 и 2012 гг. (Кравченко, 2014). Трофологическая обстановка для леща в западной части Северного Каспия летом 2015 г. и 2016 гг. оценивается как удовлетворительная.

Таким образом, нагул леща на летних пастбищах северной части Каспийского моря проходил на традиционных и излюбленных живых кормах: червях, ракообразных, хирономидах и в меньшей степени моллюсках. Качественная структура питания леща в условиях изменения гидрологического режима р. Волги и северной части Каспия не претерпела существенных изменений (Кравченко, 2014). Характер питания и интенсивность потребления корма обусловлены в большей степени численностью кормовых организмов и их доступностью в местах массового нагула вида. Численность же представителей пресноводной, слабосоленоводной, солоноватоводной и морской донной фауны беспозвоночных в динамичных условиях обитания претерпевала значительные изменения и служила причиной избираемости лещом кормовых организмов. Следовательно, в условиях опреснения северной части моря в рационе преобладали представители пресноводного, слабосоленоватоводного макрозообентоса, в условиях подтока соленой воды из средней части Каспия в маловодные годы – солоноватоводного и морского (Кравченко, 2014).

В связи с произошедшими изменениями ареал распространения леща уменьшился в среднем до 13,4 тыс. км². Исключениями являются 2005, 2013 и 2016 гг., когда объем волжского стока в среднем составлял 130 км³, что способствовало уменьшению солености в море и расширению площади нагула до 17,3 тыс. км². Таким образом, на площадь распространения леща в море оказывают влияние гидрологические параметры водоема, кормовая база и численность популяции (Левашина, 2013).

Лещ нагуливался в мелководном опресненном высокопродуктивном районе Северного Каспия широкой полосой, окаймляя зону устьевого волжского пространства (от Смирновского осередка на западе до о. Укатный на востоке). В маловодные годы значительных по площади зон с высокой концентрацией леща обнаружено не было из-за малочисленных поколений (приложение 2).

В исследуемые годы лещ массово держался в водах, прилегающих к западному, центральному, восточному районам предустья р. Волги и к юго-западному району моря в количестве от 100 до 720 экз./ч траления. В глубинной зоне моря лещ встречался в количестве от 2 до 50 экз./ч траления. В отличие от многоводного 2005 г. ($136,3 \text{ км}^3$) 2007 г. ($120,2 \text{ км}^3$) не оказал влияния на опреснение моря. В результате нагонных ветров соленость в Северном Каспии была повышенной (в среднем до 8,37 ‰) и благоприятные площади для обитания леща были небольшими. В 2012 г. сток р. Волги ($98,5 \text{ км}^3$), по сравнению с предыдущими маловодными годами (2006, 2009–2011 гг.), обусловил некоторое уменьшение солености (с 9,45 ‰ в 2006 г. до 8,59 ‰) и расширение нагульного ареала. Наибольшие концентрации леща формировались в зоне слабого осолонения (0,5–4 ‰) в районах, прилегающих к западному побережью Северного Каспия на выходе из Волго-Каспийского морского судоходного канала (368 экз./ч траления), Смирновского осередка (102–192 экз./ч траления), свала Сетного осередка (252 экз./ч траления), а также на восточных участках моря, прилегающих к о. Укатный и его свалу (200–260 экз./ч траления).

В 2013 г. теплая осень способствовала продолжительному нагулу леща на морских пастбищах. В начале осени на фоне сохранения теплозапаса северокаспийских водных масс складывались условия для более длительного нагула рыб в море. Режим солености в северной части Каспия формировался в условиях возросшего до $125,4 \text{ км}^3$ за последние 7 лет стока р. Волги во время весеннего половодья. Максимальные расходы воды отмечены в конце апреля – начале мая, вследствие чего от июня к июлю происходило интенсивное опреснение северной части Каспийского моря (8,41 ‰). Повышенный волжский сток способствовал увеличению площадей опресненных зон и расширению ареала нагула леща в море. Поэтому лещ интенсивно осваивал все мелководье Каспия. Уловы вида в трале изменялись в пределах 2–292 экз./ч траления. Средний вылов составил 53,0 экз./ч траления, что в 1,5 раза ниже уровня 2012 г. (78,8 экз./ч траления), но на уровне 2011 г. (57,2 экз./ч траления). Максимальный улов (292 экз./ч траления) был отмечен на выходе из Волго-Каспийского судоходного канала на глубине 3,0 м при температуре $14,0^\circ\text{C}$, солености 0,6 ‰ и прозрачности 0,5 м. Лещ образовывал плотные скоп-

ления в районах Смирновского осередка, свала Сетного осередка, у Чапурьей косы и южнее свала Белинского банка (176–224 экз./ч траления) (приложение 2).

В 2015 г. солевой режим формировался в условиях экстремально низкого волжского стока ($65,4 \text{ км}^3$). Соленость северной части Каспийского моря по сравнению с 2014 г. значительно возросла и составила в среднем 9,79 ‰. Лещ нагуливался на всем мелководье моря в основном до 5-метровой изобаты. Уловы вида в трале изменялись в пределах 2–720 экз./ч траления. Средний вылов составил 44,8 экз./ч траления, что несколько ниже уровня 2014 г. (79,2 экз./ч траления). Максимальный улов (720 экз./ч траления) зарегистрирован южнее свала Белинского банка на глубине 3,9 м при температуре $12,8^\circ\text{C}$, солености 5,15 ‰ и прозрачности 0,6 м. Высокие уловы леща отмечались на акватории, прилегающей к островам Чистая банка, Очиркин, Малый Жемчужный, и в районе Чапурьей косы, банки Часовой, у Смирновского осередка (118–320 экз./ч траления) (приложение 2).

По сравнению с двумя предшествующими годами, 2016 г. по режиму солености был одним из самых благоприятных для развития кормовой базы и нагула молоди и взрослых рыб. Режим солености формировался в условиях высокого стока р. Волги в зимний период и во время половодья ($126,8 \text{ км}^3$). Прохождение максимальных расходов воды отмечено с третьей декады апреля до конца второй декады мая, вследствие чего произошло опреснение западной части Северного Каспия. По сравнению с показателями 2015 г. соленость снизилась в среднем на 1,75 ‰ и была равна 8,04 ‰.

Траловые уловы леща изменялись в пределах 2–416 экз./ч траления, средний вылов составил 36,7 экз./ч траления. Максимальный улов был отмечен севернее о. Чечень на глубине 9,0 м при температуре $24,2^\circ\text{C}$, солености 9,8 ‰ и прозрачности 1,0 м. Высокие уловы леща наблюдались на акватории, прилегающей к Смирновскому осередку на западе, южнее свалов Сетного осередка и Белинского банка в центральной части исследуемой акватории и на свале о. Укатный на востоке (120–152 экз./ч траления) (приложение 2). Это подтверждает тот факт, что по мере увеличения зоны опреснения расширяется и ареал распространения леща. Чем выше весенний паводок и чем дальше выносятся в море пресные воды, тем обширнее зона распространения леща в море (Сидорова, 1989). В 1990 г., когда

опреснение Северного Каспия было велико (в среднем 8 ‰), значительные скопления леща наблюдались даже в мелководном районе, расположенном у о. Кулалы.

При сравнении границ распространения леща вглубь моря нельзя не заметить существенных различий. Это объясняется тем, что соленость воды выше 8 ‰ сдерживает освоение лещом глубоководных районов северной части Каспия. Ареал распространения вида ограничивался 16-метровой изобатой и изогалиной 13,0 ‰, наиболее высокие концентрации формировались на глубинах до 6,0 м в водах соленостью не выше 6–7 ‰, при температуре воды до 20–22 °С и прозрачности до 1,0 м (рисунок 37, приложение 3).

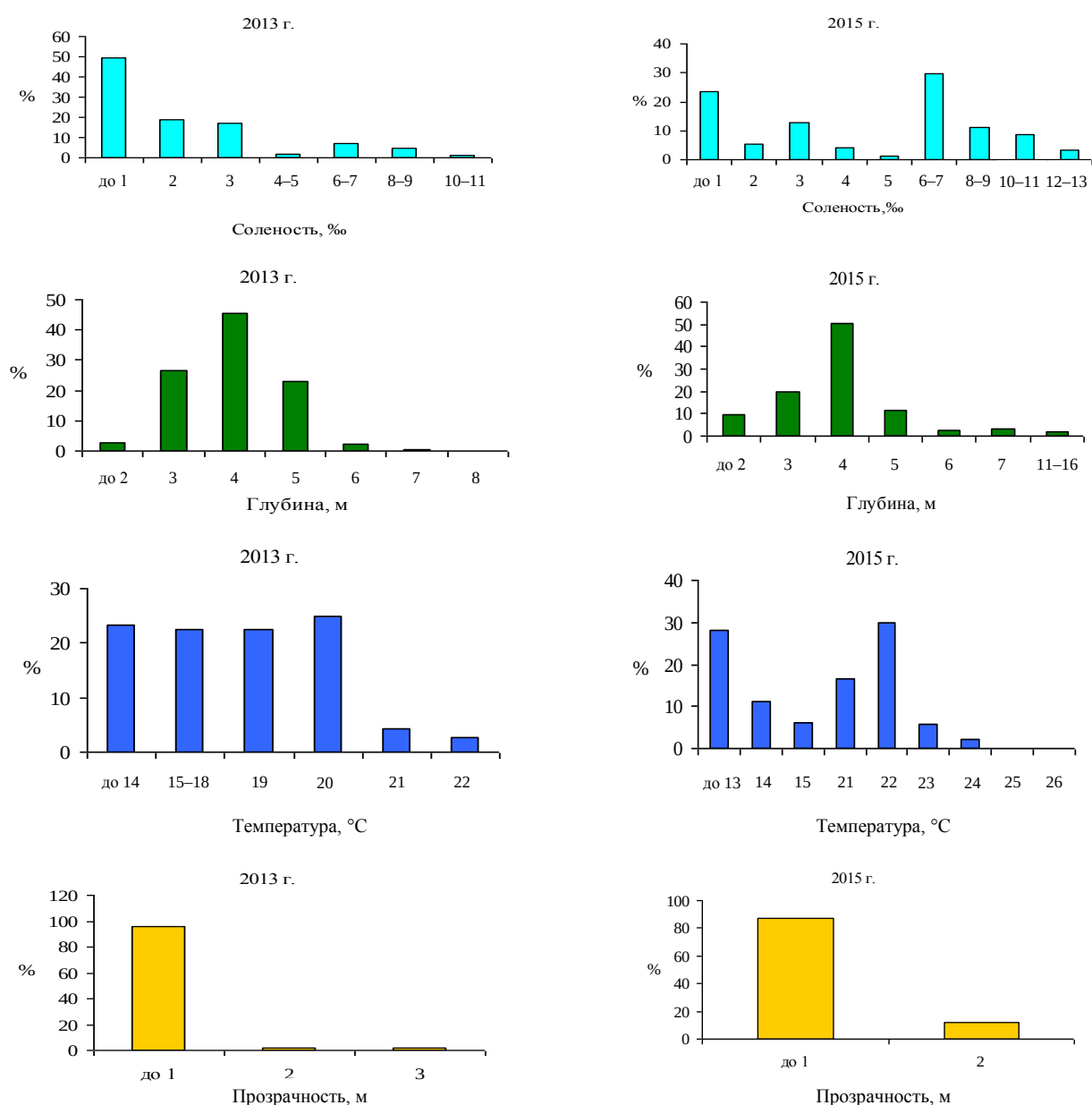


Рисунок 37 – Распределение леща в зависимости от глубины, солености, температуры и прозрачности в северной части Каспийского моря в многоводный 2013 г. и экстремально маловодный 2015 г.

Лещ обладает малой пищевой пластичностью, которая компенсируется высокой активностью при добывании корма. Это также определяет зависимость его нагула от распространения основных пищевых организмов (Кравченко, 2010). Поэтому в районах с доступной для леща соленостью его концентрации были далеко не одинаковы. В западном районе предустья р. Волги, на юго-западе, востоке северной части Каспийского моря и иногда в центральной его части держались наиболее плотные скопления леща. Эта неравномерность в распространении вида обусловлена распределением кормовых организмов. В целом акватория его нагула совпадала с ареалом массового развития кормового бентоса.

Необходимо отметить, что за исследуемый период произошло ухудшение условий нагула леща в результате низкого объема весеннего половодья. Соленость в море в исследуемые годы повысилась, площади опресненных зон, благоприятные для обитания леща, уменьшились. Основная масса леща обитала в мелководной части моря в водах относительно низкой солености, на небольших глубинах, что объясняется более комфортными условиями для нагула в море. Отмечена локализация основных скоплений леща от Смирновского осередка на западе до о. Укатный на востоке. Пятна повышенной концентрации располагались большей частью изолированно друг от друга. Значительных по площади высоких концентраций леща не отмечалось. Траловые уловы показали, что численность этого вида в маловодный период была невысокой и только три многоводных года (2005, 2013, 2016 гг.) способствовали более комфортным условиям для нагула в море, повышенной выживаемости и расширению нагульного ареала.

Современные данные о распределении и нагуле леща в северной части Каспийского моря подтвердили ранее сформулированный тезис о том, что основное количество леща концентрируется и нагуливается в местах, где глубины не превышают 6 м, в водах соленостью до 6–7 ‰ (Сидорова, 1989, 2007). Плотность скоплений рыб нестабильна и зависит от численности популяции, которая снижалась на протяжении исследуемого маловодного периода. Такое распределение и невысокая численность характерны и для леща, нагуливающегося в казахстанской части Каспийского моря (Попов и др., 2019).

ГЛАВА 5. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ЛЕЩА

5.1. Оценка численности и биомассы популяции леща

В прошлом столетии оценка промысловой численности леща осуществлялась биостатистическим методом Державина А. Н. (Риккер, 1970), который позволял при помощи возрастного распределения уловов рассчитать промысловую численность отдельных поколений с момента их вступления в промысел до полного промыслового изъятия. Метод основан только на фактическом многолетнем материале и не содержит условно принятых коэффициентов убыли, поэтому полученные с его помощью величины были рассчитаны без учета естественной смертности и ННН-промысла. Кроме того, биостатистический метод не способен учитывать ошибки во вводных данных и уравнениях анализа. Метод позволяет улавливать тенденции изменения запаса. Можно сказать, что он оценивает индексы запаса (Анализ методов..., 2016).

Эффективное управление водными биологическими ресурсами промысловых видов невозможно осуществлять без качественной оценки их запасов. Построение современных математических моделей является необходимым условием таких оценок. Использование какого-либо водного биологического ресурса основывается на всестороннем анализе системы «запас – промысел».

Для расчета промыслового запаса и численности леща мы обратились к когортному анализу Поупа (Pope, 1972), который основан на гипотезе о том, что вылов осуществляется мгновенно в середине года. Для настройки модели был выбран ADAPT-метод (Gavaris, 1988). Метод Поупа считается более точным при условии, что промысел ведется в течение короткого периода времени, а не равномерно распределен по всему году. Для настройки модели использовались данные с 1996 по 2016 гг. по величине промыслового усилия, улова на усилие и по возрастному составу уловов, рассчитанные по всем орудиям лова. Так как ряд уловов

на усилие у нас соизмерим с возрастным интервалом промыслового запаса популяции, возможна настройка когортного метода. Когортный анализ Поупа используется, когда имеются надежные оценки терминальных значений промысловой смертности. Поэтому, зная характеристику промысла леща и другие вводные данные, с помощью указанного метода можно в ретроспективе рассчитать численность и биомассу.

Промысловая биомасса леща, рассчитанная биостатистическим методом и с помощью когортного анализа Поупа с настройкой имеет одинаковую направленность. В период 1990–1999 гг. и в начале 2000-х гг. расчетная величина когортным методом превышала промысловую биомассу, оцененную биостатистическим методом в среднем на 20 % или 11,0 тыс. т. Промысловая нагрузка на популяцию была значительной. В 2005–2006 гг. величины промыслового запаса практически совпадают (рисунок 38).

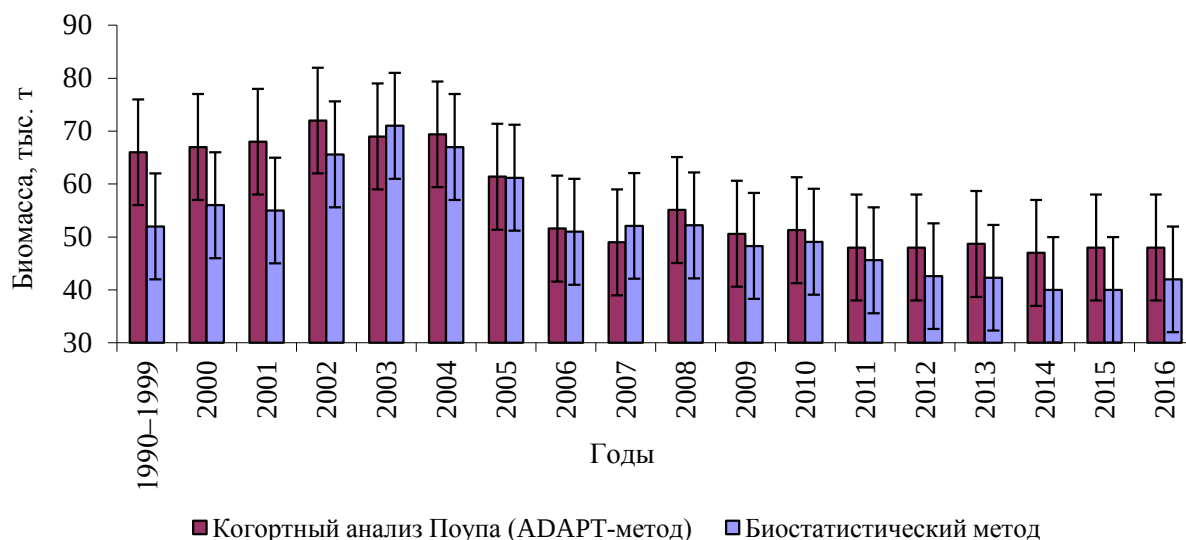


Рисунок 38 – Динамика промысловой биомассы леща по результатам биостатистического метода и когортного анализа Поупа (ADAPT-метод)

За период с 2005 по 2016 гг. оцененная когортной моделью ретроспективная динамика промыслового запаса леща, дает результат в среднем выше на 10 %, или на 5 тыс. т. На рисунке 38 видно общую тенденцию снижения промыслового запаса, рассчитанного двумя методами с 61,4 в 2005 г. до 47-48 тыс. т в 2014-2016 г.

Учитывая неизбежность ННН-промысла в современный период, впервые при оценке промысловых запасов предусматривали его величину путем суммирования промысловых уловов с оценкой ННН-промысла в соответствии с возрастным составом.

Оценка величины пополнения имеет большое значение для леща, поскольку его доля в общей численности составляет около 70 %. Для определения пополнения рассчитывалась численность сеголеток и лещей возрастом 1+ и 2+ лет, согласно траловым съемкам в море (Методики оценки запасов..., 2011). Характерной особенностью траловых съемок является то, что в исследовательских уловах в наибольшем количестве представлены младшие возрастные группы леща, что обусловлено спецификой распределения вида в море, так как старшие возрастные группы в основном тяготеют к прибрежной части моря и авандельте.

Проведенные расчеты показали, что общая численность популяции леща снизилась в среднем в 2 раза по сравнению с 1990-ми гг. и в 1,5 раза – с началом 2000-х гг. Нерестовая численность, из которой формируется промысловый запас, снизилась также в 2 и 1,6 раза по сравнению с 1990-ми и началом 2000-х гг. соответственно (2000 г. – 186,5 млн экз., 2015 г. – 115,5 млн экз.). Таким образом, численность популяции леща находится на невысоком уровне (рисунок 39).

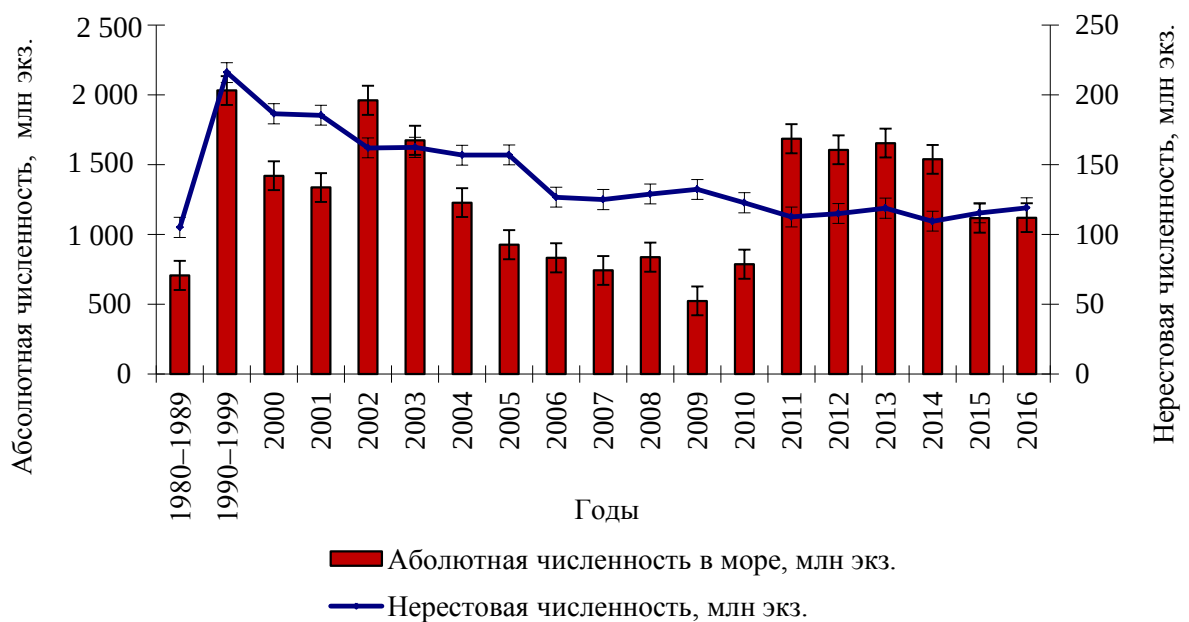


Рисунок 39 – Многолетние изменения абсолютной численности популяции леща в море и его нерестовой численности

Выполненные расчеты численности и биомассы леща методом когортного анализа Поупа позволяют использовать его в различных экологических условиях (с учетом колебания уровня Каспийского моря и гидрологических особенностей весеннего половодья). Общая численность в рассматриваемый период изменялась с тенденцией к снижению от 1 961,3 в 2002 г. до 523,3 в 2009 г., нерестовая численность – от 186,5 в 2000 г. до 109,5 млн экз. в 2014 г., промысловая биомасса – от 72,0 в 2001 г. до 47,0–48,0 тыс. т в 2014–2016 гг. (рисунки 38, 39).

У леща наблюдаются значительные колебания численности, происходящие под воздействием изменяющейся водности бассейна. Предложенный метод расчета численности леща (с учетом всех коэффициентов убыли) дает полное представление о состоянии его популяции, что благоприятно отражается на достоверности долгосрочных расчетов промысловых запасов и позволяет рационально использовать нерестовое стадо.

Общий запас леща, в том числе промысловый, в настоящее время формируется малочисленными генерациями (вследствие низкой выживаемости молоди) и генерациями средней численности.

5.2. Основные тенденции изменения численности и промысловых запасов

В последние десятилетия биологические ресурсы Каспия формируются под сложным воздействием природных (изменения уровня моря) и антропогенных (загрязнения, браконьерство и др.) факторов (Иванов, 2000). Основными факторами, определяющими динамику запасов леща, являются условия воспроизводства, нагула в море и промысел.

Биомасса леща в многолетнем аспекте подвергается значительным флуктуациям и зависит от урожайности отдельных поколений. В формировании поколений важную роль играют условия размножения и выживания молоди на ранних этапах онтогенеза, которые определяются особенностями гидрологического режима водоемов дельты Волги и, в первую очередь, объемом весеннего половодья. Благоприятные условия нереста леща обеспечивает высокий объем весеннего по-

ловодья, продолжительное стояние полых вод и их медленный спад. Большое значение имеет синхронность в залитии полыйной системы и наступление нерестовой температуры. Эти параметры половодья влияют на размеры и кормность нерестилищ, условия нереста и ската молоди. Дальнейшее формирование численности поколений леща происходит в северной части Каспийского моря. Условия нагула молоди в море также вносят существенные коррективы в численность поколений леща и зависят от гидрологических и биотических условий водоема (Сидорова, Алехина, 2001).

В 1970-х гг. в результате аномально низкой водности р. Волги ($56,8 \text{ км}^3$ – 1975 г.) и падения уровня моря до наименьшей отметки $-29,02 \text{ м БС}$ в 1977 г. природные условия низовьев дельты и северной части Каспийского моря значительно изменились. В экстремально маловодные годы (1975–1977 гг.), характеризовавшиеся небольшим объемом и кратковременностью весеннего половодья, численность леща сократилась до очень низкой величины – в среднем до $414,0 \text{ млн экз.}$

В 1980-е гг. численность леща несколько увеличилась, но осталась на низком уровне, составляя в среднем $706,0 \text{ млн экз.}$ Депрессивное состояние запасов леща, как и других полупроходных рыб, продолжало определяться пониженной водностью р. Волги (шесть маловодных лет – $70,9\text{--}96,4 \text{ км}^3$).

В 1990-е гг. с увеличением объема весеннего половодья и ростом уровня моря экологическая обстановка в водоемах Волго-Каспийского и Северо-Каспийского подрайонов улучшилась. Запасы леща стали восстанавливаться, уловы – увеличиваться. Этот период характеризовался повторяемостью многоводных и средневодных лет ($109,2\text{--}159,4 \text{ км}^3$), кроме 1996 г. ($61,6 \text{ км}^3$), увеличением площади северной части Каспия, распреснением его вод и повышением кормовой базы леща. В такие годы улучшаются условия нагула в море и выживаемость поколений вида. Численность в эти годы формировалась высокоурожайными и среднеурожайными генерациями, составляя в среднем $2\,032,0 \text{ млн экз.}$, что выше показателей предыдущих периодов исследований.

Начало 2000-х гг. характеризовалось высокой численностью популяции леща. Возрастная структура популяции вида в целом продолжала формироваться за

счёт многочисленных генераций конца 1990-х гг. прошлого столетия и начала 2000-х гг. Хотя численность и уступала показателям периода 1990–1999 гг., но оставалась на довольно высоком и стабильном уровне – 1 229–1 961 млн экз. В настоящее время сохраняется тенденция сокращения численности леща по сравнению с началом 2000-х гг.

Анализируя современное состояние популяции леща, прежде всего, следует отметить наличие поколения многоводного 2005 г., которое на протяжении промыслового использования характеризовалось как урожайное – 35 млн экз. В последующем поколения с 2006 по 2012 гг., 2014 и 2015 гг. были низкоурожайными: численность в уловах колебалась от 18,2 до 25,8 млн экз.

Промысловая численность 2006, 2008–2009, 2014 и 2015 гг. формировалась низкоурожайными генерациями (в среднем 21,0 млн экз.), воспроизводство которых проходило при неблагоприятных абиотических и биотических факторах среды: низком объеме весеннего половодья ($65,4\text{--}101,9\text{ км}^3$), сокращении площадей нерестилищ и мест нагула леща в море, повышенной солености (среднее значение $8,04\text{--}9,79\text{ ‰}$) и пониженной биомассе кормовых организмов леща ($1,93\text{--}8,46\text{ г/м}^2$).

Поклоение 2007 г. по показателям численности молоди в море (сеголетки – 11 млрд экз.) относится к числу среднеурожайных (Белоголова, Ткач, 2013). Однако его формирование происходило в неблагоприятных гидрологических условиях 2008 г., что привело к низкой выживаемости рыб – 19,0 млн экз.

Обращают на себя внимание поколения 2010–2012 гг. Показатели численности (сеголеток и двухлеток) оценивались как среднеурожайные. Однако формирование рассматриваемых поколений происходило в условиях низкого стока р. Волги ($77,2\text{--}98,4\text{ км}^3$), что привело к снижению жизнестойкости и выживаемости потомства. Таким образом, несмотря на повышенные показатели молоди леща, численность нерестовой части популяции оказалась невысокая, что свидетельствует о низкой выживаемости рыб в последующем маловодном году. Низкая численность характерна для тех поколений, нагул которых в первые два года осуществляется при малых объемах весеннего половодья, повышенной солености северной части Каспийского моря и низкой биомассе кормовых организмов (Ди-

намика численности..., 1989). Поэтому в промысловом возврате эти генерации проявили себя как низкоурожайные – 22,0 млн экз.

Рыбохозяйственное половодье в 2013 и 2016 гг. по гидрологическим показателям превосходило годы предшествующего маловодного периода. Сток в низовья р. Волги в половодье в эти годы достигал 125,4–126,8 км³, что позволило обеспечить благоприятные условия для воспроизводства леща. Раннее начало половодья в 2013 г. способствовало прогреву воды и развитию кормовой базы на полях, а продолжительность (62–88 сут) – достижению молодью рыб жизнестойких этапов развития. Объем стока, поступивший весной в низовья р. Волги, являлся оптимальной величиной для воспроизводства рыбных ресурсов Волго-Каспия. По режиму солености 2013 и 2016 гг. были благоприятными для развития кормовой базы и нагула молоди и взрослого леща. В результате возросшего объема стока р. Волги и продолжительности половодья произошло снижение солености в северной части Каспийского моря – с 9,79 ‰ в 2015 г. до 7,59 ‰ в 2016 г. Режим солености формировался в условиях высокого стока р. Волги в зимний период во время половодья. В 2016 г. прохождение максимальных расходов воды отмечено с третьей декады апреля до конца второй декады мая, вследствие чего произошло опреснение северной части Каспийского моря. Сформировавшийся солевой режим в море определил благоприятные условия как для развития пресноводного и слабосоленатоводного комплексов планктона и бентоса, так и для нагула и выживаемости взрослых рыб и молоди леща. По данным траловых съемок, в 2013 г. численность сеголеток (12,9 млрд экз.) и годовиков (4,1 млрд экз.) оценивалась как среднеурожайная (Белоголова, Солохина, 2017), что привело к высокой выживаемости рыб этих генераций. В промысловом возврате генерации 2013 и 2016 гг. проявили себя как поколения средней численности и составили 30,3–31,7 млн экз.

Промысловые запасы леща с 2005 по 2016 гг. имели тенденцию к снижению (с 61,4 до 48,0 тыс. т). Маловодный (86,0–98,4 км³) и экстремально маловодный (65,4–76,5 км³) периоды (2006, 2009–2012, 2014–2015 гг.) усилили влияние на экосистемные процессы (водный и биогенный баланс, режим солености, кормовую продуктивность, распространение леща) в северной части Каспийского моря. С

2006 г. уровень естественного воспроизводства и выживаемости поколений снизился значительно.

На динамику запасов леща значительное влияние оказывает величина ННН-промысла, которая отрицательно сказывается на его естественном воспроизводстве и промысловых запасах, существенно искажая промысловую статистику.

Освоение промысловых запасов леща имеет продолжительную историю. В XXI в. с 2002 по 2016 гг. наибольшая биомасса (72,0 тыс. т) и наибольший улов (16,8 тыс. т) отмечались всего один раз в 2002 г. С 2002 по 2008 гг. обращает на себя внимание крайне высокий уровень эксплуатации запасов. За этот период уровень промыслового изъятия с учетом ННН-промысла колебался от 32 до 36 %. С 2006 г. отмечается снижение запасов леща, однако уровень эксплуатации был высоким – 36 %. В последующие годы запас леща снизился до наименьшей величины за период исследований – 47,0 тыс. т, уровень изъятия сократился до 22,4–27,0 %, что соответствует рекомендованному промысловому изъятию согласно правилу регулирования промысла (рисунок 40).

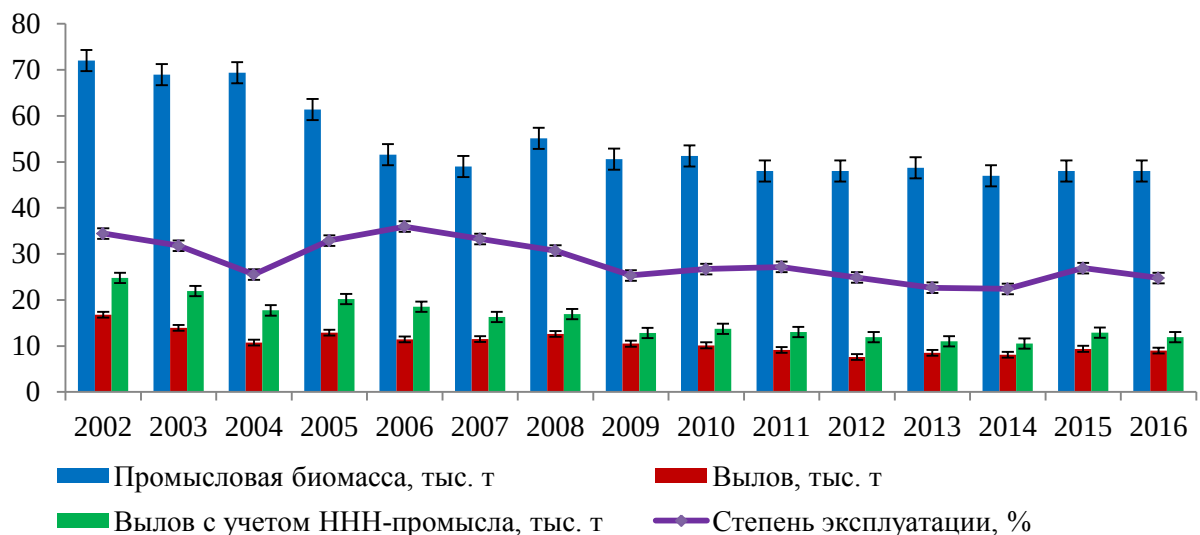


Рисунок 40 – Динамика промыслового запаса леща, вылов с учетом ННН-промысла и степень эксплуатации

На основе представленного материала можно сделать вывод, что в результате одновременного воздействия ряда неблагоприятных экологических факторов современное состояние популяции леща значительно ухудшилось. Низкий объем

волжского стока в весенний период за 7 лет (2006, 2009–2012, 2014 и 2015 гг.) оказал значительное влияние на экосистемные процессы (водный и биогенный баланс, режим солености, кормовую продуктивность, распространение и воспроизводство леща) не только в северной части, но и в других частях моря. Оценивая произошедшие изменения в экосистеме и биоресурсах Каспия, необходимо отметить, что ухудшение условий естественного воспроизводства леща на р. Волге привело к уменьшению численности стартовых генераций и в последующем к снижению нерестовой части популяции.

ГЛАВА 6. ПРОМЫСЛОВОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕЩА И МЕРЫ ПО УВЕЛИЧЕНИЮ ЕГО УЛОВОВ

В современный период лещ является многочисленным видом промысла в дельте Волги, несмотря на снижение его вылова с 12,9 тыс. т в 2005 г. до 7,6 тыс. т в 2012 г. С 2015 г. отмечается увеличение уловов до 10,0 тыс. т.

Половозрелая часть популяции леща в весенний и осенний периоды поднимается с моря в авандельту, дельту р. Волги, где интенсивно используется промыслом.

Промышленный лов водных биоресурсов ведется в Южном рыбохозяйственном районе Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна, который подразделяется на четыре рыбохозяйственных подрайона: Волго-Каспийский и Северо-Каспийский (Астраханская область), Северо-Западный и часть Северо-Каспийского (Республика Калмыкия) и Терско-Каспийский (побережье Дагестана и внутренние водоемы). В наибольшем количестве леща добывают в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах. В годы исследований доля его вылова составила в среднем 94,6 % от общего улова Волжско-Каспийского бассейна. В Республике Дагестан добыча леща составляет в среднем 3,3 %, в Республике Калмыкия – 2,1 % (Левашина, Иванов).

В Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах рыболовство осуществляется в прибрежной зоне промысла – район ниже южной границы запретного предустьевого пространства (авандельта и мелководная часть Северного Каспия) и во внутренних водоемах – дельте р. Волги (акватория выше северной границы запретного предустьевого пространства). Прибрежное рыболовство условно подразделяется на лов в авандельте Волги и мелководной зоне северной части Каспийского моря. Рыболовство во внутренних водоемах включает в себя рыболовство в р. Волге с ее водотоками и придаточными водоемами.

Лов леща в прибрежной зоне производится весной и осенью механизированными звеньями рыбаков секретами, ставными сетями, вентерями и обтяжными неводами.

Основной лов вида традиционно осуществляется в речной зоне промысла в весеннюю путину закидными неводами с ячеей $28 \times 36 \times 40$ мм в апреле и $48 \times 50 \times 56$ мм в мае и осенью неводами с ячеей $48 \times 50 \times 56$ мм и секретами (Правила рыболовства..., 2014).

За период исследований на промысле было задействовано 265–660 механизированных звеньев, 3 445–6 157 рыбаков, 183–442 шт. закидных и обтяжных неводов, 22,7–59,5 тыс. шт. сетей, 94,5–156,8 тыс. шт. секретов. Стационарный лов за 12 лет исследований не претерпел серьезных изменений. Количество механизированных звеньев с 2005 г. по 2010 гг. возросло (572–660), а с 2011 г. неуклонно уменьшалось, и в 2016 г. работало всего 265 звеньев.

Наиболее эффективным способом промысла леща является неводной лов. В период исследований наблюдается тенденция снижения промысловых усилий в речной зоне и постепенное увеличение этого показателя в прибрежной зоне.

С 1984 г. до 2009 г. промышленный лов рыб проводился в соответствии с Правилами рыболовства в Каспийском море с впадающими реками, утвержденными Приказом Министерства рыбного хозяйства СССР от 6 апреля 1984 г. № 179 (Правила рыболовства..., 1985). В связи с распадом СССР в 1991 г. рыбохозяйственные исследования и промысел рыбы в значительной мере изменились. Государственное переустройство прикаспийского региона завершилось образованием самостоятельных государств с собственными территориальными каспийскими водами. Северная часть Каспийского моря была разделена между Россией и Казахстаном, а учет водных биологических ресурсов и промысел каждое государство осуществляет на своей акватории самостоятельно (Левашина, Иванов, 2014).

В 2009 г. в Волжско-Каспийском рыбохозяйственном бассейне были приняты новые правила рыболовства, утвержденные Федеральным агентством по рыболовству 13 января 2009 г. и зарегистрированные Минюстом России 11 марта 2009 г. (Правила рыболовства..., 2010). В связи с вступлением в действие новых правил рыболовства в 2009 г. основные изменения коснулись прибрежной зоны промысла.

По правилам рыболовства 2009 г. акватория запретного предустьевого пространства уменьшилась. Соответственно увеличилась зона прибрежного рыболовства. Район ниже южной границы запретного предустьевого пространства (авандельта и мелководная северная часть Каспия) отнесен к зоне прибрежного рыболовства, акватория выше северной границы запретного предустьевого пространства – к району речного рыболовства (рисунок 41). В результате промысловый район расширился до линии о. Укатный – о. Чистая банка, сроки лова в авандельте были продлены с 20 апреля до 20 мая. В весенний период в 5,2 раза сократилась зона запретного предустьевого пространства. Согласно новым правилам рыболовства произошло перераспределение промысловых мощностей по районам промысла: интенсивность промысла в прибрежной зоне возросла из-за увеличения на промысле весной в этой зоне количества механизированных звеньев и орудий лова, а также продолжительности работы рыбаков в весеннюю путину секретами и сетями на 30 дней (Ткач, Кузнецов, 2008).

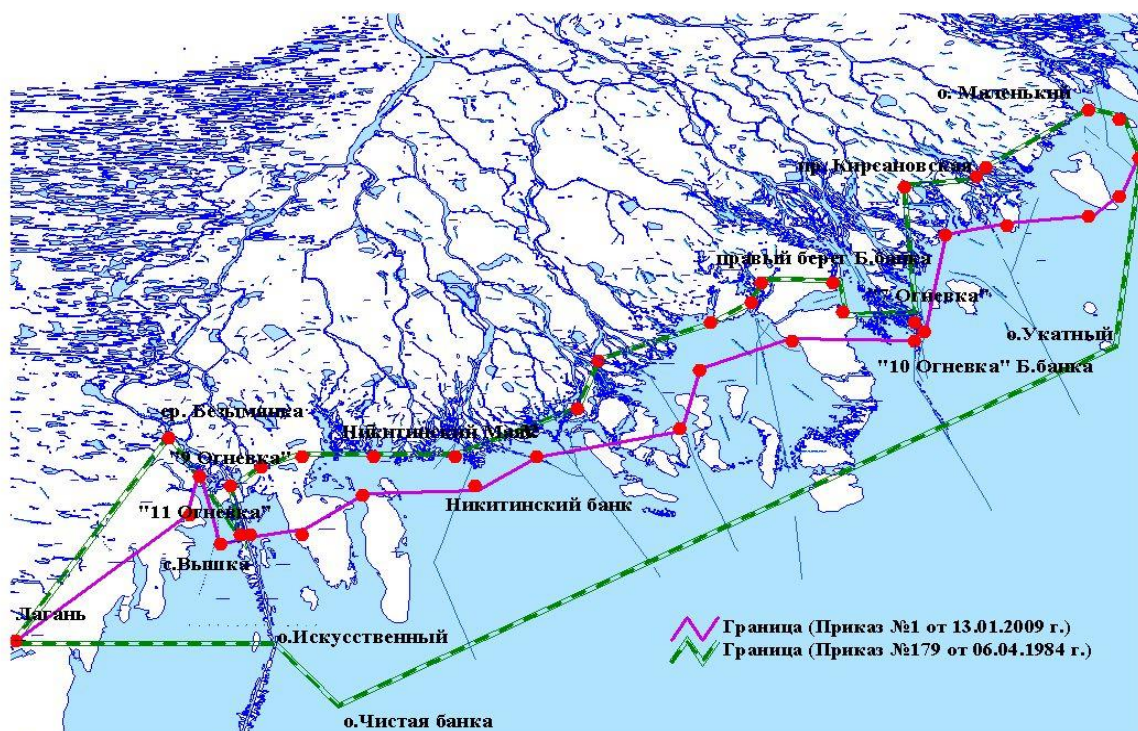


Рисунок 41 – Схема прибрежного и речного рыболовства в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах (волжское предустьевое запретное пространство по правилам рыболовства 1984 г.; по правилам рыболовства 2009 г.; 2014 г. с дополнениями и изменениями)

Согласно правилам рыболовства 2009 г. и 2014 г. (с дополнениями и изменениями на 25 июля 2019 г.) уменьшена акватория запретного предустьевого пространства, продлены сроки лова в авандельте на 30 дней, увеличена морская распретная зона, которая теперь относится к Северо-Каспийскому рыбохозяйственному подрайону. Кроме того, согласно принятым правилам рыболовства на лову с 1 ноября разрешена работа обтяжных неводов.

Леща начинают ловить весной в марте в авандельте, где он образует концентрации перед заходом в реки, при температуре воды 2–4 °С. Нерестовая миграция в реки начинается в апреле, максимум хода наступает в конце апреля – первой декаде мая при температуре воды 8–12 °С (Иванов, Комарова, 2012). В марте и в первой половине апреля уловы леща невелики. Вылов заметно повышается обычно в нижней части рек во второй половине апреля. Массовый ход вида происходит обычно в пятой, шестой пятидневках апреля или в начале мая. К середине мая уловы леща на тонях заметно снижаются. Таким образом, общий срок нерестовой миграции леща может быть определен в 2–2,5 месяца (Левашина, Иванов, 2014).

Промысел леща в прибрежной зоне менее эффективен, вылов в основном приходится на особей возрастом 3 и 4 года (младшевозрастные группы), где много рыб непромыслового размера, т. е. менее 24 см (в 2016 г. их доля достигла 53 %). Поэтому в весенний период вылов леща сетями, секретами здесь должен быть ограничен. Промысел необходимо вести преимущественно в речной зоне закидными неводами.

Сроки начала и разгар хода леща, а также его продолжительность непостоянны и подвержены влиянию гидрометеорологических особенностей в весенний период. К ним относятся температура воды, сила и направление ветров, уровень воды в реке (Левашина, Иванов, 2014).

Уловы леща весной в основном зависят от паводкового режима. В годы, когда наблюдается быстрый подъем паводковых вод и уровень в р. Волге достигает максимальных отметок в начале мая, лещ быстро расходится по образовавшимся полоям, и эффективность его промысла снижается. В такие годы вылов в мае бывает ниже, чем в апреле. За весеннюю путину добывается 65–70 % леща (в среднем 6,42 тыс. т) (таблица 15).

Таблица 15 – Вылов леща в водоемах Волго-Каспийского и Северо-Каспийского рыбохозяйственных подрайонов в течение года, тыс. т

Годы	Месяцы										Всего за год
	I–III	IV	V	VI	I полу- годие	IX	X	XI	XII	II полу- годие	
2005	1,06	3,54	2,89	–	7,49	1,28	1,77	0,82	1,54	5,41	12,90
2006	1,05	2,27	4,78	–	8,1	0,51	1,0	0,84	1,0	3,35	11,45
2007	1,08	3,24	3,42	0,037	7,78	0,62	1,17	1,29	0,7	3,78	11,56
2008	0,97	4,79	2,94	0,15	8,85	0,22	0,8	1,38	1,35	3,75	12,60
2009	0,87	2,1	3,72	0,12	6,81	0,56	0,79	1,46	0,88	3,69	10,50
2010	0,5	1,71	3,73	–	5,94	0,55	1,11	1,4	1,13	4,19	10,13
2011	0,46	1,63	3,84	0,052	5,98	0,33	0,87	1,45	0,51	3,16	9,14
2012	0,12	1,24	2,62	0,41	4,39	0,43	0,73	1,25	0,8	3,21	7,60
2013	0,42	2,52	2,5	0,02	5,46	0,3	0,5	1,3	0,9	3,0	8,46
2014	0,37	1,6	3,11	0,05	5,13	0,23	0,63	1,77	0,3	2,93	8,06
2015	0,17	1,98	3,52	0,01	5,68	0,28	0,66	1,83	0,91	3,68	9,36
2016	0,28	3,1	2,04	0,03	5,45	0,33	0,81	1,92	0,52	3,58	9,04
Среднее	0,61	2,48	3,26	0,1	6,42	0,47	0,9	1,39	0,88	3,64	10,07

Формирование промыслового стада леща начинается осенью. По мере созревания половых продуктов лещ с моря начинает мигрировать в авандельту и реки. Осенью ход леща усиливается в сентябре, наиболее интенсивен в октябре и ноябре и ослабевает перед ледоставом. Эффективность промысла в осеннюю путину в большей степени зависит от гидрометеорологического режима, влияющего на условия ведения промысла. В дельте Волги и Северном Каспии в последние годы в конце лета и осенью наблюдается теплая погода с повышенным температурным фоном воздуха и воды. Высокая температура воды обуславливает продолжительный нагул леща на морских пастбищах и приводит к задержке осенней миграции в дельту и авандельту р. Волги. Концентрации рыб в авандельте и в прибрежной зоне увеличиваются с наступлением холодов при температуре воды 4–8 °С. Наиболее значительные скопления наблюдались в октябре и ноябре. Осенний ход леща в реки гораздо менее интенсивен, т. к. как часть особей в реки не входит, а остается в авандельте, где лещ в сентябре – октябре образует большие концентрации. Осенью облавливается 30–35 % вида (в среднем 3,64 тыс. т), что в 1,8 раза меньше, чем весной (таблица 15).

На величину вылова леща в различных районах дельты Волги оказывает влияние интенсивность промысла, которая в этих районах неодинакова. На западных

банках она наибольшая (в среднем 67,7 % от промыслового усилия по всей дельте). Так как на западе более развит стационарный и прибрежный лов, в восточной части дельты интенсивность промысла ниже (в среднем 32,3 %). В районе Главного банка – основного пути миграции леща, где высокая интенсивность промысла за счет более развитого стационарного неводного лова, доля вылова составляла в среднем 37,7 %. На втором месте по вылову традиционно находится Иголкинский банк (в среднем до 24,2 %). На Белинском банке доля вылова достигала в среднем 20,4 %. Лов рыбы в водотоках Кировского банка невысокий – 15,8 %. В верхней зоне выше г. Астрахани величина вылова минимальна – 2,0 % (рисунок 42).

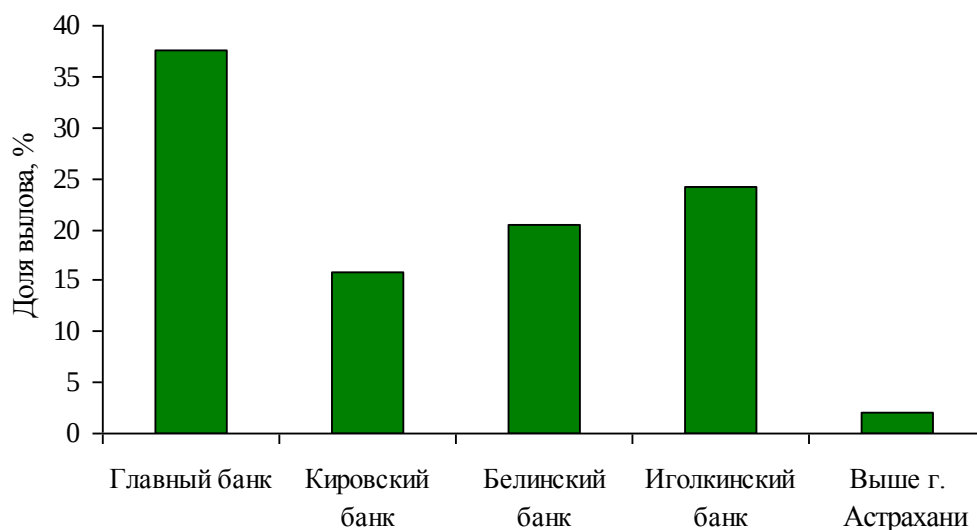


Рисунок 42 – Доля вылова леща по районам промысла в 2005–2016 гг.

В Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах интенсивный промысел ведется уже многие десятилетия. Наибольшая интенсивность промысла (140 км³) зарегистрирована в 1930-е гг. В этот период промысел рыб осуществлялся в море сетями, ставными неводами; существовал также сейнерный близнецовый лов, промысел распорными неводами. В реке рыбу ловили закидными неводами, плавными сетями, вентерями.

К концу 1940-х гг. снижение уловов многих видов рыб привело к сокращению промыслового флота и некоторому уменьшению его интенсивности. В 1950-х гг. были ликвидированы сейнерный близнецовый лов и промысел распорными неводами. Однако рыбу продолжали ловить вобельными сетями. Вначале для изготов-

ления сетей применяли льняные нитки, а с 1949–1950 гг. они были заменены капроновыми, более прочными и уловистыми. Все орудия лова причиняли большой ущерб запасам судака, леща, осетровым вследствие прилова неполовозрелых рыб, часто составляющих значительную часть уловов. Рыб непромысловых размеров выбрасывали, как правило, погибшими. Уровень промыслового усилия в эти годы оставался высоким – 120 км^3 .

В начале 1960-х гг. в рыболовстве Волго-Каспия произошли большие изменения: в 1962 г. был запрещен морской промысел, что привело к снижению интенсивности промысла и ликвидации прилова молоди осетровых и полупроходных рыб в ставных сетях, неводах. С введением новых правил рыболовство было сконцентрировано в речных водах.

В связи с уменьшением численности рыб интенсивность промысла постоянно снижалась, и в 1970-е гг. промысловое усилие составляло 90 км^3 . В последующие годы в период значительного сокращения запасов полупроходных и речных рыб интенсивность промысла еще более снизилась. В 1980-е гг. она уменьшилась с $60,5$ до $28,0 \text{ км}^3$ (в среднем до $40,0 \text{ км}^3$). Промысел на Волге продолжал снижаться за счет сокращения малоуловистых тоней. В 1990-е гг. интенсивность промысла составляла в среднем $30,0 \text{ км}^3$. Результаты анализа данных по интенсивности промысла представлены на рисунке 43.

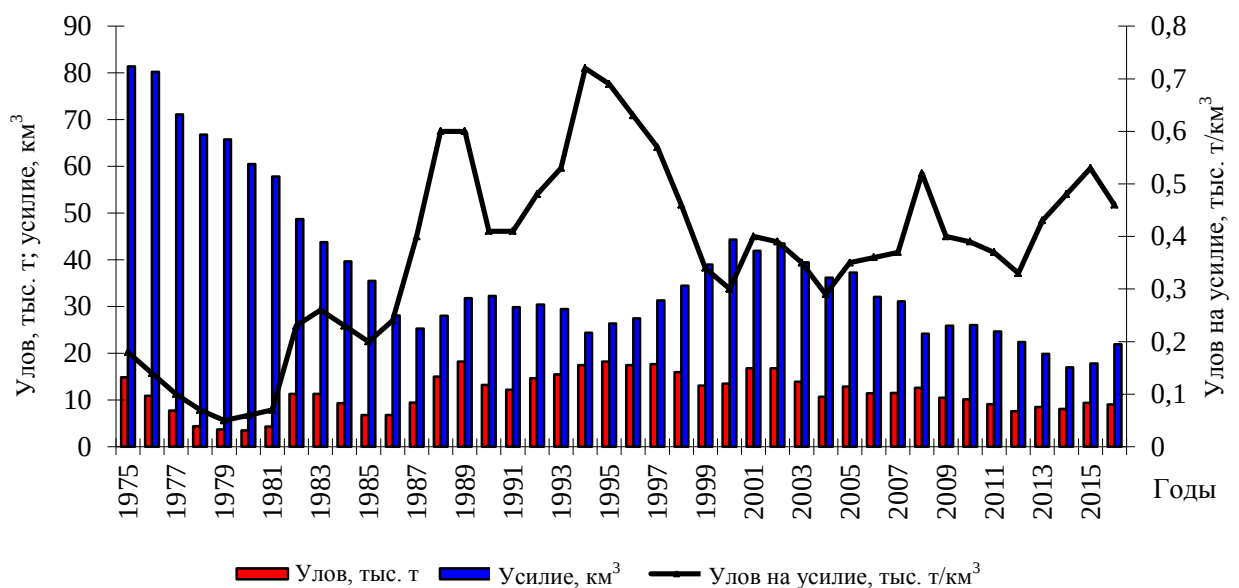


Рисунок 43 – Динамика уловов, усилий и улова на промысловое усилие леща в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах

В 1990-е гг. формирование запасов леща происходило при увеличивающейся водности Волги и росте уровня моря. Численность популяции леща стала восстанавливаться. Интенсивность промысла постепенно увеличивалась и в 2000–2002 гг. достигла в среднем $43,2 \text{ км}^3$ (рисунок 43). Количество рыбодобывающих организаций в этот период возросло до 240, рыбаков – с 2 849 до 7 000 человек. Возросло также количество секретов – с 23 до 100 тыс. шт., сетей – с 22 до 45 тыс. шт., обтяжных неводов – с 142 до 373 шт. Вместе с тем на промысле увеличилось и количество мелких рыбодобывающих организаций (Ткач, Кузнецов, 2008). Имея небольшую квоту, эти предприятия могли весь промысловый период находиться на промысле, что приводило к росту неучтенного изъятия. Таким образом, промысловая нагрузка на запасы леща в дельте Волги увеличилась, достигнув максимума в 2000–2002 гг. В последующие годы интенсивность промысла плавно снижалась. В 2013–2014 гг. она была самой низкой за весь рассматриваемый период – $17,0\text{--}19,9 \text{ км}^3$.

В настоящее время улов леща на промысловое усилие колеблется от $0,35 \text{ тыс. т/км}^3$ в 2005 г. до $0,53 \text{ тыс. т/км}^3$ в 2015 г. Низкие уровни воды в реке в экстремально маловодные годы (2015 г.) способствовали интенсивному облову леща, поэтому улов на усилие повысился. В многоводные годы, наоборот, лещ быстро расходился по образовавшимся полоям, что затрудняло его добычу и занижало уловы, в том числе улов на усилие. В 2012 г. улов на усилие достиг наименьшей величины – $0,33 \text{ тыс. т/км}^3$. В последние три года отмечается увеличение улова на усилие, что связано со снижением промыслового усилия в речной зоне промысла, где леща добывают в наибольшем количестве, и некоторым ростом его численности (рисунок 43).

Несмотря на снижение интенсивности промысла, реальная промысловая нагрузка на запасы леща продолжает оставаться на относительно высоком уровне. В современный период важным фактором, влияющим на динамику численности и уловы леща, является прессинг нелегального промысла. Существенное неучтенное изъятие водных биоресурсов (расхищение промышленного вылова, добыча

рыбы без разрешений (браконьерский лов) и любительское рыболовство) подрывает основы управления запасами полупроходных и речных рыб, приводит к снижению их численности (Барабанов и др., 2017).

В 2015 г. основная нагрузка по неучтенному изъятию водных биоресурсов приходилась на сома – 17,2 %, щуку – 16,7 %, воблу – 12,1 %, леща – 11,3 % и судака – 6,7 % (Барабанов и др., 2017).

С учетом прессинга неучтенного изъятия освоение промыслового запаса леща увеличивается в 1,3 раза (Барабанов и др., 2017).

За период 2005–2016 гг. ННН-промысел леща в среднем составлял 4,0 тыс. т, т. е. около 40,0 % от официального вылова. В 2005 и 2006 гг. на долю ННН-промысла приходилось более 50 % от официального вылова (Левашина, Иванов, 2014) (рисунок 44). Вылов леща с неучтенным изъятием в некоторые годы превышал ОДУ, что отрицательно сказалось на его воспроизводстве и промысловых запасах.

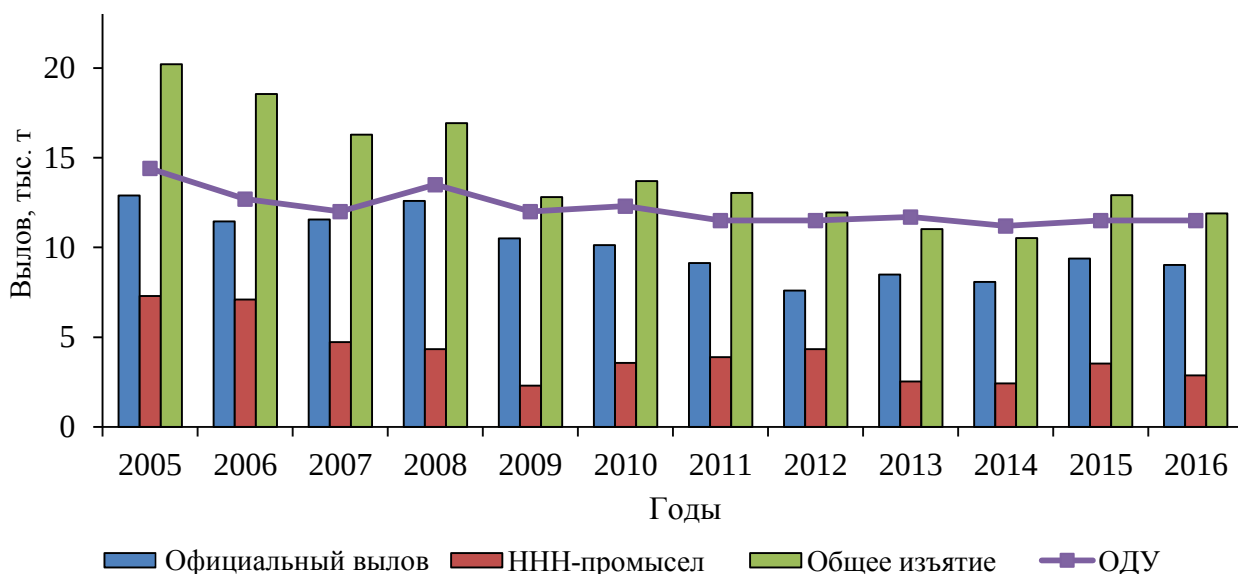


Рисунок 44 – ННН-промысел леща в Волжско-Каспийском бассейне (Астраханская область)

Общее снижение как официального вылова, так и ННН-промысла объясняется, в первую очередь, сокращением промыслового запаса, снижением плодовитости самок. Положительной стороной уменьшения ННН-промысла является работа правоохранительных органов.

Таким образом, неучтённое изъятие стало одним из основных факторов воздействия на водные биоресурсы региона, напрямую лимитирующим их современную численность (Барабанов и др., 2017).

Общий вылов леща на усиление уменьшился: с 0,72 тыс. т/км³ в 1994 г. до 0,33 тыс. т/км³ в 2012 г., что подтверждает снижение его численности и промысловых запасов в современный период (рисунок 43).

Динамика уловов леща в основном была обусловлена колебанием его численности. Однако величина добычи в разные годы определялась также интенсивностью промысла, изменением в режиме промысла и гидрометеорологическими условиями.

Из мониторинга биомассы популяции леща следует, что состояние его запасов снизилось с 61,4 тыс. т в 2005 г. до 47,0 тыс. т в 2014 г. В 2015–2017 гг. запас увеличился на 1 тыс. т и составлял 48,0 тыс. т, в 2019 г. – на 3 тыс. т (50,0 тыс. т) за счет вступления в промысел среднеурожайных поколений 2013 и 2016 гг. Промысловые запасы находятся в стабильном удовлетворительном состоянии.

Основным показателем, определяющим объемы уловов и степень воздействия промысла на запасы, является промысловая мера. Промысловый размер леща в Астраханской области в настоящее время составляет 24 см (Правила рыболовства..., 2014).

Установление наименьшего промыслового размера рыб является одной из основных мер поддержания запасов на оптимальном уровне, т. к. это связано с полноценным использованием кормовой базы, величиной уловов и качеством добываемой рыбной продукции. Промысловый размер рыбы правильно установить можно лишь с учетом коэффициента естественной смертности. Наименьший промысловый размер рыбы должен быть согласован с размерами и возрастом, при котором с учетом коэффициента естественной смертности достигается максимальная ихтиомасса популяции в целом. Линейный рост леща наиболее интенсивен у младших возрастных групп (1–3 года), в дальнейшем он замедляется, а весовой рост увеличивается и при достижении половой зрелости достигает пика. Следовательно, промысел должен основываться на вылове возрастных групп, полностью

достигших половой зрелости (Тюрин, 1962, 1963). Использование промыслом молодых неполовозрелых особей является нерациональным. Это относится, в первую очередь, к лову на местах нагула и на местах зимовки (Никольский, 1974).

У леща максимальная смертность приходится на неполовозрелых особей. Половой зрелости лещ достигает в возрасте 3–4 года (86,4–99,5 %) при средней длине 23–25 см, массе 300–350 г. Таким образом, наименьший промысловый размер (24 см) соответствует возрасту наступления половозрелости. Вместе с тем, учитывая низкую численность популяции в современный период, интенсивное ее изъятие в раннем возрасте (3–4 года), в целях увеличения запасов леща считаем целесообразным повысить промысловую меру до 27 см. Увеличение промысловой меры позволит оградить от промысла впервые созревающих особей леща, будет способствовать улучшению возрастной структуры и воспроизводительной способности популяции, увеличению промысловых запасов и повышению качества рыбной продукции. Сокольский А. Ф. (2017) предлагает установить минимальную промысловую меру на леща при любительском вылове 28 см. Мы считаем эту величину несколько завышенной, т. к. она будет включать часть повторно нерестующих рыб.

Многие исследователи (Баранов, 1918; Тюрин, 1962) подразделяли смертность на две категории: естественную и промысловую. Общую смертность Тюрин П. В. определял как «суммарную убыль» части популяции от промысла и естественной смертности.

Один из весьма важных для рыбной промышленности вопрос: «При каком коэффициенте вылова получается наибольший экономический эффект за счет наиболее высоких и устойчивых уловов в случае непрерывного пополнения популяции?». Баранов Ф. И. (1918) доказал, что оптимальный коэффициент вылова находится в пределах коэффициента естественной смертности. При коэффициентах вылова, превышающих коэффициент естественной смертности, улов не увеличивается. Однако с возросшим коэффициентом вылова падает навеска рыбы и сокращается количество производителей. Поэтому коэффициент вылова рыб со средней

долговечностью не должен превышать коэффициент их естественной смертности, которая у леща в среднем составляет 30 % (Тюрин, 1962; Малкин, 1999).

Стратегия регулирования промысла леща в дельте Волги ориентирована на схему модифицированного традиционного предосторожного подхода (Бабаян, 2000). Целевые ориентиры управления по интенсивности промысла и по биомассе функционально зависимы. В качестве управляющей величины общего допустимого годового улова принимается значение допустимого годового изъятия от запаса в рамках шкалы, предложенной Малкиным Е. М. (1999), в основу которой заложен возраст массового созревания самок. Для леща массовое созревание наступает в 3–4 года, что позволяет изымать от 28 до 32 % от запаса. Учитывая неучтенный улов в объеме 3,0–3,5 тыс. т (около 6–7 % от запаса), промысловое изъятие в соответствии с концепцией предосторожного подхода к регулированию промысла должно быть меньше оптимального – на уровне 24,0 % от запаса, что соответствует зоне биологической эксплуатации запаса. На основе концепции репродуктивной разнокачественности популяции данный способ регулирования численности позволяет оценить ОДУ при известной величине промыслового запаса:

$$\text{ОДУ}_i = F_i B_i, \quad (9)$$

где ОДУ_i – общий допустимый улов;

F_i – интенсивность промысла;

B_i – биомасса.

Проведенный анализ показал, что в XX и начале XXI вв. промысловое использование популяции леща в дельте Волги и северной части Каспийского моря претерпело значительные изменения. Уловы, достигавшие в начале прошлого столетия 96,7 тыс. т, в середине – 60 тыс. т, уменьшились в среднем до 10 тыс. т. Снижение уловов обусловлено целым рядом факторов: гидростроительством на Волге, которое привело к нарушению гидрологического режима в период нереста; сокращением площади нерестилищ; изменением режима промысла, связанного с запретом морского лова, перемещением его в дельту; сменой орудий лова; нелегальным выловом и др. Лещ, являясь быстрорастущим видом, рано вступает в промысел, а многочисленность позволяет ему оставаться преобладающим видом

в уловах. Увеличение промысловых уловов леща с сохранением его запасов возможно только при правильном регулировании промысла.

Правила рыболовства для Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна 2009, 2014 гг. с дополнениями и изменениями, в которые вошли и многие рекомендации КаспНИРХа, направлены на более рациональное промысловое использование популяции леща: сокращение запретного предустьевого пространства, расширение прибрежного рыболовства (морской зоны), ограничение сроков использования секретов и вентерей (с 1 марта по 20 апреля) в р. Волге, продление сроков лова в авандельте (с 20 апреля до 20 мая). Новые правила рыболовства позволили несколько увеличить интенсивность промысла в авандельте и повысить долю вылова леща. Вместе с тем в современный период при малочисленной популяции леща с преобладанием в ней рыб младших возрастов непромысловых размеров его вылов в прибрежной зоне в указанные сроки недостаточно рационален, а общее усилие и улов на промысловое усилие остаются низкими. В связи с этим на период массовой нерестовой миграции леща (апрель – май), вылов в авандельте секретами и сетями с ячейей до 45 мм должен быть ограничен, поскольку ими облавливаются преимущественно особи непромысловых размеров – пополнение. Промысел необходимо вести преимущественно в речной зоне закидными неводами с ячейей, рассчитанной на вылов рыб с промысловой мерой 27 см. Специалисты по промрыболовству смогут модернизировать орудия лова для авандельты и речного промысла, изменив размер их ячеи.

Анализ промыслового использования леща свидетельствует о том, что его вылов в дельте Волги сократился с 20 тыс. т в 2000–2001 гг. до 9–10 тыс. т в 2015–2016 гг. Неучтенный улов составляет около 30–40 %. В связи с низкой численностью популяции, ухудшением ее качественной структуры и воспроизводительной способности целесообразно ограничить промысел леща в авандельте секретами и сетями, в которых наблюдается значительный прилов рыб непромысловых размеров, а также повысить минимальную промысловую меру леща с 24 до 27 см.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лещ является самым массовым объектом промысла в Волжско-Каспийском бассейне: объем его вылова в текущем столетии колеблется от 20 тыс. т в 2001–2002 гг. до 10 тыс. т в 2015–2016 гг. и составляет более 20 % от общего вылова рыбы пресноводного комплекса в Астраханской области.

Состояние популяции леща и эффективность ее воспроизводства включают три основных периода жизни: а) размножение в дельте Волги и формирование поклатной молодежи, обусловленные численностью и качественной структурой нерестовой части популяции и гидролого-гидробиологическими условиями; б) формирование численности популяции леща в море под влиянием экологических условий и кормовой базы и создание его общего запаса; в) промысловое изъятие (вылов).

Результаты исследований показали, что численность нерестовой популяции леща Волжско-Каспийского бассейна в исследуемый период (2006–2016 гг.) была относительно стабильной и находилась на уровне 110–130 млн экз. рыб. Однако в 1990-е гг. она составляла более 200 млн экз. Нерестовая популяция вида представлена возрастными группами от 2 до 13 лет, но основу нерестовой части формируют четырех-, пятигодовики (около 75 %). В последние годы отмечается сокращение возрастного ряда и наблюдается катастрофическое уменьшение рыб старших возрастов, начиная с шестилетнего возраста, являющихся наиболее плодовитыми. Это связано с нестабильным воспроизводством (колебаниями численности поколений) и интенсивным промыслом (изъятием относительно молодых рыб). В 2016 г. трех-, пятигодовики составили 87,1 % в промысловых уловах.

Произошло также снижение темпов линейного и весового роста у разновозрастных групп леща в нерестовой популяции. Рост длины и массы отражает меняющиеся условия существования популяции, в частности, состояние кормовой базы, обусловленное гидрологическими факторами.

Соотношение полов в популяции леща в целом равнозначно (близко 1:1). Между тем доля самцов с повышением возраста снижается, а доля самок увеличивается. При этом длина и масса у самок значительно больше, чем у самцов. У самок также отмечается более высокий коэффициент упитанности по сравнению с самцами.

В последние годы наблюдается снижение темпа полового созревания, индивидуальной и относительной плодовитости, численности производителей, что свидетельствует об ухудшении воспроизводительной способности леща дельты р. Волги, связанной с условиями нагула. За последние 12 лет средняя ИАП леща снизилась в 2,6 раз с 211,0 до 80,0 тыс. икринок, относительная плодовитость – в 1,5 раза, что свидетельствует об ухудшении естественного воспроизводства леща в дельте Волги.

Эффективность размножения полупроходных рыб, в частности леща, в дельте Волги определяется главным образом численностью и структурой нерестовой популяции, объемом и характером весеннего паводка, температурным режимом, степенью залития и состоянием нерестилищ и др. В текущем столетии условия размножения леща в основном были неблагоприятными. Несмотря на невысокую, но относительно стабильную численность производителей на нерестилищах (около 98,4 млн экз.) и снижение их физиолого-биохимических и генеративных качеств (рост, упитанность, плодовитость и др.), эти показатели не являлись лимитирующими в формировании молоди в дельте Волги и обеспечивали при благоприятных условиях более 40 млрд экз. (2016 г.). В то же время не соответствующая естественному процессу размножения деформация паводкового режима вызвала катастрофические условия для воспроизводства рыб и в 2015 г. стала причиной самой низкой численности молоди леща – около 8,3 млрд экз. При этом объем и характер весеннего паводка определялись не столько природными условиями, сколько стремлением выработки дополнительных энергетических ресурсов.

Скатываясь в северную часть Каспийского моря с волжских нерестилищ, молодь леща подвергается воздействию ряда факторов: состояние кормовой базы, соленость, температурный режим, содержание кислорода и токсических веществ в воде, наличие хищников, возбудителей паразитарных заболеваний и др. Уже

в первый год жизни в морских условиях при формировании сеголеток подвергается элиминации более 50 % скатывающейся молоди. Выживание сеголеток составляет от 2 до 11 %, двухлеток – от 30 до 75 % (в среднем 56,4 %).

Анализ литературных сведений и наших материалов показывает, что распределение леща в северной части Каспийского моря ограничивается изогалиной 7 ‰. В водах большей солености лещ встречается редко. Соленость вод северной части моря зависит от объемов весенних паводков на Волге и уровня моря и определяет его ареал в море. В связи с произошедшими изменениями в современный период площадь нагула леща уменьшилась в среднем до 13,5 тыс. км², в то время как в 2005, 2013 и 2016 гг. при объеме волжского стока около 130 км³ она достигала 17,3 тыс. км².

Состояние кормовых ресурсов леща в последние годы ухудшается в связи со снижением уровня моря, повышением солености и заменой пресноводного и слабосоленоводного комплексов гидробионтов – любимых кормовых организмов леща – на морской. Биомасса основных кормовых организмов вида уменьшилась с 10,22 г/м² в 2005 г. до 2,458 г/м² в 2016 г.

Интенсивность потребления пищи лещом в море не была стабильной и колебалась от 26,8 ‰ в 2010 г. до 56,1 и 47,9 ‰ в 2011 и 2012 гг. В 2015 и 2016 гг. уровень потребления пищи лещом в северной части Каспийского моря составлял 38,2 и 34,4 ‰ соответственно. Трофологическая обстановка оценивается как удовлетворительная.

Условия естественного воспроизводства стали причиной невысокой численности поколений леща в промысле. Вследствие преимущественно маловодных лет они составили в среднем 21 млн экз. и только в многоводные 2005, 2013 и 2016 гг. достигали 32,3 млн экз. Численность сеголеток в море колебалась от 4,0 до 12,9 млрд экз., двухлеток – от 0,2 до 1,2 млрд экз.

За 12-летний период исследований только в 2005, 2013 и 2016 гг. гидрологические условия естественного воспроизводства леща были благоприятными. Вступившие в промысел в последние годы (2017–2019 гг.) два среднеурожайных поколения многоводных лет 2013 и 2016 гг. способствовали росту запасов до

50,0 тыс. т и улову леща до 10,2 тыс. т. Хорошая выживаемость одного или нескольких поколений леща обеспечивает повышение запасов и составляет основу уловов до 5 лет.

Численность популяции леща в XXI в. имеет тенденцию к снижению: от 1 961,3 млн экз. в 2002 г. до 1 120 млн экз. в 2015–2016 гг. При этом в маловодные годы, составляющие большее число лет, она снижалась до наименьших величин – 742,0 и 523,3 млн экз. в 2007, 2009 гг. Соответственно, промысловый запас леща уменьшился с 72,0 тыс. т в 2002 г. до 49,0 тыс. т в 2007 г., и на этом уровне с небольшими колебаниями находился до 2015–2016 гг. Вместе с тем в 2008 г. он достигал 55,1 тыс. т за счет среднеурожайного поколения 2005 г.

Вылов леща в 2001, 2002 гг. составлял 16,8 тыс. т. В годы наших исследований промысловый улов его заметно снизился до 8–9 тыс. т при некоторых флуктуациях. Освоение ОДУ достигает 80 %. В 2015–2016 гг. и последующие годы официальный вылов леща составляет около 10 тыс. т, а с учетом ННН-промысла 12–13 тыс. т, что превышает ОДУ на 1–2 тыс. т, а в отдельные годы (2013 и 2014 гг.) соответствует ОДУ.

Неучтенный улов составляет около 4,0 тыс. т (30 % от общего вылова леща с учетом ННН-промысла). Промысловое изъятие леща не должно превышать 23,0–24,0 % от промыслового запаса, что соответствует зоне биологически безопасной эксплуатации запаса согласно ПРП.

Анализ данных многолетнего промысла леща свидетельствует о том, что за всю его историю современные запасы и объем вылова находятся на низком уровне. Среди многочисленных факторов воспроизводства леща (да и других рыб Волго-Каспия) решающими в формировании популяций являются объем и характер весеннего паводка, под воздействием которых обеспечиваются условия размножения рыб в дельте Волги, а также уровень моря, состояние кормовой базы, экологическое состояние водоема и другие характеристики, определяющие продуктивность моря и сохранение водных биоресурсов. Ежегодные нарушения режима попусков воды в низовье Волги при одностороннем их использовании для выработки электроэнергии приносят огромный ущерб рыбным запасам, экологии

важнейшего региона страны, населению, для которого рыбная отрасль является источником жизнеобеспечения, приводят к утрате самовоспроизводящихся ресурсов. Эти потери не сопоставимы с дополнительными киловаттами электроэнергии, ради которых нарушается сток Волги и которые можно компенсировать другими источниками. Прежде всего, это губительные для воспроизводства рыбных ресурсов энергетические зимние и ранневесенние сбросы, вызывающие обмеление водохранилищ, на заполнение которых потом уходит значительная часть внешних вод, а также нарушение сроков весеннего паводка.

Оптимальными условиями воспроизводства рыбных ресурсов являются объем паводка не менее 120 км³ и его продолжительность 80–85 дней. За 60-летний период, со времени сооружения Волжского гидроузла у Волгограда (1959–1960 гг.), попуски воды в низовье Волги ни разу не соответствовали требованиям рыбного хозяйства, включая многоводные годы, и носили непредсказуемый, стихийный характер. В связи с этим в целях остановки деградации рыбных ресурсов и многолетней тенденции снижения уловов в важнейшем внутреннем рыбохозяйственном регионе России необходимо заново создать правительственную межведомственную комиссию по управлению водными ресурсами Волжско-Камского каскада, которая должна определить порядок их комплексного использования и режим пуска вод в низовье Волги с целью сохранения и восстановления рыбных ресурсов.

Учитывая, что многие рекомендации КаспНИРХа и специалистов других рыбохозяйственных учреждений уже используются и служат основой для воспроизводства рыбных ресурсов и их промышленного вылова и отражены в правилах рыболовства для Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна, 2009, 2014 гг. Поэтому, мы считаем целесообразным осуществить некоторые дополнительные меры по повышению эффективности размножения рыб в дельте Волги: усилить охрану производителей от браконьеров, провести мелиорацию нерестилищ, разработать меры по регулированию водных ресурсов в маловодные годы, а также совершенствовать режим рыболовства для сохранения от промысла неполовозрелых и впервые нерестящихся рыб.

ВЫВОДЫ

1. Анализ проведенных исследований и литературных сведений показывает, что в начале XXI в. численность производителей леща сократилась со 120,0 до 100,0 млн экз. В годы наших исследований она была относительно стабильной, составляя в среднем 98,4 млн экз.

Нерестовая часть популяции леща представлена рыбами возрастом от 2 до 13 лет, длиной от 15 до 51 см. Основная часть половозрелых особей в промысловых уловах имеет возраст 3–6 лет, длину 22–30 см, массу 200–650 г. В морских исследовательских уловах наиболее многочисленны особи леща возрастом 1+–3+ лет, размером от 10 до 24 см, массой от 45 до 300 г.

В текущем столетии произошло снижение возрастных групп от 6 лет и более, уменьшение средней длины, массы и возраста леща: в море до $18,5 \pm 0,35$ см, $160 \pm 10,0$ г и 2,0+ лет, в реке – до $26,4 \pm 0,18$ см, $430 \pm 10,6$ г и 4,6 лет соответственно. Снизился и темп полового созревания, средняя индивидуальная абсолютная плодовитость леща уменьшилась в 2,6 раз: с 211,0 тыс. до 80,0 тыс. икринок, относительная плодовитость снизилась в 1,5 раза. Отмеченные изменения свидетельствуют об ухудшении качества структуры популяции леща и снижении его воспроизводительной способности.

2. Урожайность поколений популяции леща определяется объемом весеннего половодья. Формирование численности вида проходило в условиях преимущественно неблагоприятного режима весенних паводков, снижения уровня Каспийского моря и изменений гидрологического режима его северной части. В средневодные (2007, 2008) и маловодные (2006, 2009–2012, 2014 и 2015) годы условия воспроизводства леща были неблагоприятными в связи с недостаточным объемом весеннего половодья и его продолжительностью. Это обусловило низкую выживаемость генераций леща как в реке, так и в море. Из 12 лет исследований поко-

ления 9 лет характеризовались как низкоурожайные (21,0 млн экз.) и только многоводные 2005, 2013 и 2016 гг. относятся к среднеурожайным (32,3 млн экз.). Вступившие в промысел два среднеурожайных поколения 2013 и 2016 гг. способствовали росту запасов до 50,0 тыс. т и уловов леща в 2019 гг. до 10,2 тыс. т.

3. Выполненные расчеты численности и биомассы леща моделью с возрастной структурой эксплуатируемой популяции методом когортного анализа Поупа показывают, что абсолютная численность популяции леща в море снизилась в среднем в 2 раза по сравнению с 1990-ми гг. и в 1,5 раза – с началом 2000-х гг. и составила в 2015–2016 гг. 1 120,6 млн экз., промысловая биомасса сократилась с 72,0 тыс. т в 2002 г. до 47,0–48,0 тыс. т в 2014–2016 гг. Нерестовая численность уменьшилась с 186,5 млн экз. в 2000 г. до 109,5 млн экз. в 2014 г. В целом численность и биомасса популяции стабилизировались на невысоком уровне.

4. Уловы леща колебались от 7,6 до 12,9 тыс. т, в среднем составляя 10 тыс. т. Освоение ОДУ достигает 80%. На долю леща приходится 22 % среди рыб пресноводного комплекса. Основной объем леща добывается весной во время его нерестовой миграции из моря в р. Волгу (65–70 %) речными закидными неводами.

ННН-промысел составляет в среднем 4,0 тыс. т. Уровень промыслового изъятия с учетом этого колебался от 32 до 36 %, и к 2015–2016 гг. снизился до 22,4–27,0 %, что соответствует рекомендованному промысловому изъятию 24 % согласно правилу регулирования промысла.

В 2015-2016 гг. и последующие годы официальный вылов леща составляет около 10 тыс. т., а с учетом ННН-промысла 12-13 тыс. т., что превышает ОДУ на 1-2 тыс.т., а в отдельные годы (2013 и 2014 гг.) соответствует представляемому КаспНИРХом ОДУ.

5. В целях сохранения популяции и более рационального использования запасов леща с учетом наших материалов были внесены изменения в правила рыболовства 2009 и 2014 гг., которые реализуются в ходе промысла рыб. Согласно им сокращена зона волжского предустьевого запретного пространства, расширена зона прибрежного рыболовства, скорректированы сроки весеннего и осеннего ло-

ва и др. Вместе с тем в целях улучшения состояния популяции вида целесообразно снизить промысловую нагрузку на младшевозрастные группы производителей леща и оградить от промысла впервые нерестящихся рыб.

Анализ материалов исследования и литературных сведений свидетельствует о том, что важнейшим фактором формирования популяции леща является обеспечение благоприятных гидрологических условий на нерестилищах дельты Волги и в северной части Каспийского моря.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. В рамках Федерального проекта «Оздоровление Волги», разработанного Минприроды РФ в целях улучшения экологических условий бассейна, сохранения и повышения самовоспроизводящихся запасов биологических ресурсов реализовать внесенные предложения поэтапной мелиорации нерестилищ дельты Волги и каналов-рыбоходов, включающей выкос водной растительности, углубление и боронование водотоков.

2. Наряду с ежегодным представлением Межведомственной рабочей группе по эксплуатации каскада ГЭС графиков рыбохозяйственных попусков воды на Нижнюю Волгу, рекомендовать разработку проекта управляемых нерестово-выростных водоемов, обеспечивающих развитие молоди до покатного жизнестойкого состояния в маловодные годы.

3. В целях снижения объема ННН-промысла и повышения эффективности работы по охране рыбных ресурсов в период миграции производителей и на нерестилищах создать международную инспекцию по борьбе с браконьерством в рамках «Соглашения о сохранении и рациональном использовании водных биоресурсов Каспийского моря» 2014 г.

4. Установить минимальную промысловую меру на леща в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах в размере 27 см. Соответственно этому внести изменение в оснащение орудий лова (неводов, сетей, вентерей и др.).

5. Расширить объемы выращивания молоди леща в нерестово-выростных хозяйствах до 10 млрд экз. в год.

Реализация данных рекомендаций позволит стабилизировать прогрессирующее снижение уловов леща в Волжско-Каспийском бассейне и обеспечит их повышение в последующие годы до 16–18 тыс. т.

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ

На основании проведенных исследований и полученных результатов можно сформулировать перспективы дальнейшей разработки темы диссертации:

- осуществить более детальное и разностороннее изучение влияния экологических факторов среды на воспроизводство и выживаемость леща в дельте р. Волги и в северной части Каспийского моря;
- совершенствовать расчет численности и биомассы леща другими математическими моделями популяционной динамики, с учетом полноты и качества имеющейся информации.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ

БС – Балтийская система

ВАК – Высшая аттестационная комиссия

ИАП – индивидуальная абсолютная плодовитость

КаспНИРХ – Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства

МКД – морской край дельты

НИС – научно-исследовательское судно

ННН-промысел – незаконный, несообщаемый и нерегулируемый промысел

НП – нефтепродукты

ПБА – полный биологический анализ

ПРП – правило регулирования промысла

ОДУ – общий допустимый улов

ОП – относительная плодовитость

РФ – Российская Федерация

Т/х судно – тихоходное судно

ФАР – Федеральное агентство по рыболовству

ФГБНУ «ВНИРО» – Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

ФГБОУ ВО «АГТУ» – Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Астраханский государственный технический университет»

SSB – (Spawning Stock Biomass) – биомасса нерестовой части запаса

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абиотические и биотические факторы, формирующие условия обитания биоресурсов Каспийского моря / Н. В. Карыгина, В. В. Проскурина, Е. Г. Лардыгина [и др.] // Сохранение биологических ресурсов Каспия : материалы международной научно-практической конференции, 18–19 сентября 2014 г., Астрахань. – Астрахань : Изд-во АГТУ, 2014. – С. 210–214.
2. Аксютин, З. М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях / З. М. Аксютин. – Москва : Пищевая промышленность, 1968. – 228 с.
3. Александров, А. И. Лещ / А. И. Александров // Частиковые рыбы Северного Каспия : сборник научных статей ; под редакцией профессора К. А. Киселевича. – Астрахань : Изд-во научно-промысловой разведки Северного Каспия, 1936. – С. 11–15.
4. Александров, А. И. Лещ Северного Каспия / А. И. Александров // Бюллетень Всекаспийской экспедиции. – 1932. – № 5–6. – С. 118–124.
5. Алехина, Р. П. Оценка эффективности размножения полупроходных рыб в дельте Волги / Р. П. Алехина, В. Г. Финаева // Экология молоди и проблемы воспроизводства каспийских рыб : сборник научных трудов – Москва : Изд-во ВНИРО, 2001. – С. 7–21.
6. Анализ методов, применяемых для оценки и прогнозирования запасов каспийских осетровых рыб / Т. И. Булгакова, И. Н. Лепилина, И. А. Сафаралиев, Г. Ф. Довгопол // Труды ВНИРО. – Т. 161. – 2016 – С. 102–114.
7. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / под редакцией Ю. С. Решетникова. – Москва : Наука, 1998. – 218 с.
8. Атлас пресноводных рыб России : в 2 т. / под редакцией Ю. С. Решетникова. – Москва : Наука, 2002. – Т. 1. – С. 193–194.
9. Бабаян, В. К. Краткий словарь терминов долгосрочного прогнозирования

(промысловые биопрогнозы) / В. К. Бабаян. – Москва : Изд-во ВНИРО, 1990. – 48 с.

10. Бабаян, В. К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): анализ и рекомендации по применению / В. К. Бабаян. – Москва : Изд-во ВНИРО, 2000. – 192 с.

11. Барабанов, В. В. Опыт оценки неучтенного изъятия полупроходных и речных видов рыб в Астраханской области / В. В. Барабанов, В. В. Ткач, С. В. Шипулин // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – 2017. – № 2. – С. 18–25.

12. Баранов, Ф. И. К вопросу о биологических обоснованиях рыбного хозяйства / Ф. И. Баранов // Известия отделения рыболовства и научно-промысловых исследований. – 1918. – Т. 1. – Вып. 1. – С. 84–128.

13. Белоголова, Л. А. Биология и формирование численности молоди полупроходных рыб в Северном Каспии в условиях зарегулированного стока реки Волги : специальность 03.00.10 «ихтиология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Белоголова Любовь Александровна ; ВНИРО – Москва, 1991. – 25 с.

14. Белоголова, Л. А. Динамика численности и выживаемость молоди воблы, леща и судака в Северном Каспии / Л. А. Белоголова // Рыбное хозяйство. – 2010. – № 4. – С. 69–71.

15. Белоголова, Л. А. Динамика численности и распределения молоди воблы, леща и судака в Северном Каспии / Л. А. Белоголова // Вопросы ихтиологии. – 1987. – Т. 27. – Вып. 6. – С. 924–935.

16. Белоголова, Л. А. Динамика численности и распределения молоди полупроходных рыб в Северном Каспии в период зарегулирования стока Волги / Л. А. Белоголова // Экология молоди и проблемы воспроизводства каспийских рыб : сборник научных трудов. – Москва : Изд-во ВНИРО, 2001. – С. 37–58.

17. Белоголова, Л. А. Урожайность молоди и распределение воблы и леща в Северном Каспии / Л. А. Белоголова // Каспийское море: ихтиофауна и промысловые ресурсы : сборник научных трудов. – Москва : Наука, 1989. – С. 153–169.

18. Белоголова, Л. А. Формирование численности полупроходных промысловых видов рыб (воблы, леща и судака) на первом году жизни в Волго-

Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах / Л. А. Белоголова, В. Н. Ткач // Научный потенциал регионов на службу модернизации : межвузовский сборник научных статей. – Астрахань : ГАОУ АО ВПО «АИСИ», 2013. – № 2 (5). Спецвыпуск. – С. 3–8.

19. Белоголова, Л. А. Численность сеголеток воблы, леща и судака в западной части Северного Каспия в 2012–2016 гг. / Л. А. Белоголова, Т. А. Солохина // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – 2017. – № 3. – С. 9–16.

20. Берг, Л. С. Аральский лещ (*Abramis brama orientalis* В.) / Л. С. Берг // Известия ВНИОРХ. – 1952. – Т. 30. – С. 71–73.

21. Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л. С. Берг. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 2. – С. 768–780.

22. Бердичевский, Л. С. Атлас распределения промысловых рыб в Северном Каспии / Л. С. Бердичевский. – Москва : Пищепромиздат, 1940. – 100 с.

23. Бивертон, Р. Динамика численности промысловых рыб / Р. Бивертон, С. Холт. – Москва : Пищевая промышленность, 1969. – 248 с.

24. Бокова, Е. Н. Потребление и усвоение корма воблой / Е. Н. Бокова // Труды ВНИРО. – 1940. – Т. XI. – С. 2.

25. Брискина, М. М. Изменение характера питания леща в Северном Каспии в 1941 г. по сравнению с 1935 г. / М. М. Брискина // Труды ВНИРО. – 1951. – Т. 18. – С. 224–228.

26. Бэр, К. М. Исследования о состоянии рыболовства России / К. М. Бэр. – Петербург, 1860. – Т. 2. Рыболовство в Каспийском море и его притоках. – 221 с.

27. Валлер, Ф. И. О преобладающем переносе вод Северного Каспия в навигационный и ледовый периоды / Ф. И. Валлер, И. Г. Егоров // Сборник работ Астраханского ЗГМО. – 1980. – Вып. 2. – С. 73–92.

28. Васильев, Д. А. Когортные модели и анализ промысловых биоресурсов при дефиците информационного обеспечения / Д. А. Васильев. – Москва : Изд-во ВНИРО, 2001. – 110 с.

29. Васильева, Е. Д. Рыбы бассейна Азовского моря / Е. Д. Васильева, В. А. Лужняк ; главный редактор академик Г. Г. Матишов. – Ростов-на-Дону : Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. – 272 с.

30. Ветлугина, Т. А. Эколого-биологические особенности состояния популяций серебряного карася и линя в дельте Волги и перспективы их промыслового использования : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук : специальность 03.00.10 «ихтиология» / Ветлугина Татьяна Алексеевна ; АГТУ. – Астрахань, 2005. – 167 с.

31. Виноградов, Л. Г. Многолетние изменения северокаспийского бентоса / Л. Г. Виноградов // Труды ВНИРО. – 1959. – Т. 38. – С. 241–274.

32. Влияние природных и антропогенных факторов на состояние биологических сообществ Северного Каспия / ответственные редакторы: А. А. Курапов, Е. В. Островская. – Астрахань : Изд. Сорокин Роман Васильевич, 2016. – 319 с.

33. Волга и ее жизнь / под редакцией Н. В. Буторина. – Ленинград : Наука. Ленинградское отделение, 1978. – 350 с.

34. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Каспийское море / ответственный редактор Ф. С. Терзиев. – Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1992. – Т. VI. – Вып. 1. Гидрометеорологические условия. – 360 с.

35. Гмелин, С. Г. Путешествие по России для исследования трех царств природы : в 4 ч. / С. Г. Гмелин. – Санкт-Петербург, 1777. – Ч. 2. Путешествие от Черкасска до Астрахани и пребывание в сем городе с начала августа 1769 по пятое июня 1770 гг. – 361 с.

36. Горбач, Э. И. Упитанность и жирность белого амура в бассейне Амура / Э. И. Горбач // Вопросы ихтиологии. – 1971. – Т. 11. – Вып. 6. – С. 1002–1013.

37. Гриб, А. В. К систематике и биологии леща (*Abramis brama* L.) восточной части Финского залива / А. В. Гриб, М. Ф. Вернидуб // Ученые записки ЛГУ. – 1935. – Т. 1. – С. 106–120.

38. Grimm, P. A. Каспийско-Волжское рыболовство / Р. А. Гримм. – Санкт-Петербург : Тип. В. Демакова, 1896. – 23 с.

39. Гримм, Р. А. Каспийское море и его фауна / Р. А. Гримм // Труды Арало-Каспийской экспедиции. – Санкт-Петербург : Тип. М. Статюсевича, 1877. – Вып. 2. – 53 с.

40. Гуревич, Г. М. Добыча рыбы и морского зверя в Каспийском бассейне / Г. М. Гуревич, С. З. Лопатин // Статистический справочник. – Астрахань : Волга, 1962. – 177 с.

41. Даирова, Д. С. Особенности многолетней динамики макрозообентоса и его оценка как объекта питания бентосоядных рыб в западной части Северного Каспия в летний период 2010–2015 гг. [Электронный ресурс] / Д. С. Даирова // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования : материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию Татарского отделения ГосНИОРХ, Казань, 24–29 октября 2016 г. – Казань, 2016. – С. 296–302. – URL : http://mail.niorh.ru/download.pub/Conference/Kazan_2016.pdf (дата обращения: 11.05.2018).

42. Дементьева, Т. Ф. Биологический цикл северокаспийского леща / Т. Ф. Дементьева // Труды ВНИРО. – 1952. – Т. 21. – С. 185–194.

43. Дементьева, Т. Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов / Т. Ф. Дементьева. – Москва : Пищевая промышленность, 1976. – 246 с.

44. Дементьева, Т. Ф. Закономерности формирования промысловых стад и изменения биологических свойств популяций рыб как основание для промысловых прогнозов / Т. Ф. Дементьева // Труды ВНИРО. – 1967. – Т. 62. – С. 9–19.

45. Дементьева, Т. Ф. К вопросу о причинах колебания урожая молоди леща в Волго-Каспийском районе / Т. Ф. Дементьева // Рыбное хозяйство. – 1941. – № 1. – С. 25–26.

46. Дементьева, Т. Ф. Колебания численности леща южных морей / Т. Ф. Дементьева // Доклады ВНИРО. – 1947. – № 3. – С. 1–4.

47. Дементьева, Т. Ф. Методика оценки относительной численности популяции, формирования промыслового стада и темпа использования его рыболов-

ством / Т. Ф. Дементьева // Труды ВНИРО. – 1964. – Т. 50. – С. 5–38.

48. Дементьева, Т. Ф. Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия / Т. Ф. Дементьева // Труды ВНИРО. – 1952. – Т. 21. – С. 163–184.

49. Державин, А. Н. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas): биологический очерк / А. Н. Державин // Известия Бакинской ихтиологической лаборатории. – 1922. – Т. 1. – Вып. 1. – 393 с.

50. Динамика численности полупроходных и речных рыб дельты Волги в условиях колебания уровня Каспийского моря / М. А. Сидорова, В. И. Чернявский, Л. А. Белоголова [и др.] // Комплексные рыбохозяйственные исследования на Каспии : сборник научных трудов. – Москва : Изд-во ВНИРО, 1989. – С. 26–57.

51. Дорогин, М. А. Биологические особенности леща (*Abramis brama orientalis* Berg), хозяйственное значение и его роль в экосистеме бассейна Верхней и Средней Оби : специальность 06.04.01 «Рыбное хозяйство и аквакультура», специальность 03.02.06 «ихтиология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Дорогин Михаил Андреевич ; Новосибирский государственный аграрный университет. – Новосибирск, 2011. – 23 с.

52. Дорогин, М. А. Изменение морфометрических показателей и темпа роста леща Верхней и Средней Оби / М. А. Дорогин, И. В. Моружи, А. А. Ростовцев // Вестник НГАУ. – 2011. – № 1 (17). – С. 60–64.

53. Досаева, В. Г. Искусственное воспроизводство ценных видов рыб в Волго-Каспийском бассейне / В. Г. Досаева // Сохранение биологических ресурсов Каспия : доклады международной научно-практической конференции, 18–19 сентября 2014 г., Астрахань. – Астрахань : Изд-во АГТУ, 2014. – С. 267–271.

54. Живков, М. Т. К вопросу об относительной плодовитости рыб / М. Т. Живков // Гидробиология. – 1983. – № 19. – С. 70–85.

55. Житенева, Т. С. Меристические признаки леща Финского залива Балтийского моря / Т. С. Житенева // Гидробиологический журнал. – 1970. – Т. 6. – № 3. – С. 108–112.

56. Запасы рыб и интенсивность промысла / И. И. Месяцев, С. Г. Зуссер, Ю. В. Мартинсен, А. К. Резник // Рыбное хозяйство. – 1935. – № 3. – С. 5–19.
57. Земская, К. А. О влиянии нагула и численности производителей на величину потомства каспийского леща / К. А. Земская // Материалы совещаний по динамике численности рыб. – Москва, 1961. – Вып. 13. – С. 307–313.
58. Земская, К. Р. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменениями его численности / К. А. Земская // Труды ВНИРО. – 1958. – Т. 34. – С. 63–86.
59. Зуссер, С. Г. Ход рыбы в дельте Волги / С. Г. Зуссер // Зоологический журнал. – 1939. – Т. 18. – Вып. 2. – С. 231–246.
60. Зыков, Л. А. Биоэкологические аспекты теории естественной смертности рыб / Л. А. Зыков // Астрахань : Изд-во АГУ, 2005. – 373 с.
61. Иванов, В. П. Биологические ресурсы Каспийского моря / В. П. Иванов. – Астрахань : Изд-во КаспНИРХа, 2000. – 100 с.
62. Иванов, В. П. Рыбы Каспийского моря (систематика, биология, промысел) / В. П. Иванов, Г. В. Комарова. – Астрахань : Изд-во АГТУ, 2012. – 256 с.
63. Иванченко, И. Н. Лещ (условия обитания и промысловое значение полупроходной популяции р. Дон) / И. Н. Иванченко. – Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2014. – 180 с.
64. Изюмов, Ю. Г. Отбор по полигенным признакам и популяционная структура у леща / Ю. Г. Изюмов // Сборник научных трудов ГосНИОРХа. – 1987. – № 261. – С. 77–83.
65. Изюмов, Ю. Г. Популяционная структура леща *Abramis brama* (L.) волжских водохранилищ / Ю. Г. Изюмов // Биологические ресурсы волжских водохранилищ : сборник научных трудов. – Москва : Наука, 1984. – С. 227–242.
66. Ильин, О. И. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточно-камчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода / О. И. Ильин, Н. П. Сергеева, А. И. Варкентин // Труды ВНИРО. – 2014. – Т. 151. – С. 62–74.
67. Инструкции по сбору и обработке материалов водных биоресурсов

Каспийского бассейна и среды их обитания / под общей редакцией Г. А. Судакова. – Астрахань : КаспНИРХ, 2011. – 193 с.

68. Ихтиофауна Азово-Донского и Волго-Каспийского бассейнов и методы их сохранения / под общей редакцией академика Г. Г. Матишова. – Ростов-на-Дону : Изд-во ЮНЦ РАН, 2009. – 272 с.

69. Казанова, И. И. Количественное распределение молоди воблы и леща в предустьевом пространстве Волги / И. И. Казанова // Известия АН СССР. Серия: Биология. – 1940. – № 5. – С. 741–760.

70. Казанский, В. И. Этюды по морфологии и биологии личинок рыб Нижней Волги // Труды Астраханской ихтиологической лаборатории. – 1925. – Т. 5. – Вып. 3. – С. 1–109.

71. Казанчев, Е. Н. Рыбы Каспийского моря / Е. Н. Казанчев. – Москва : Пищевая промышленность, 1981. – 167 с.

72. Каналы-рыбоходы дельты реки Волги / Д. Н. Катунин, И. А. Хрипунов, А. Н. Зайцев, С. М. Немошкалов. – Астрахань : Изд. Сорокин Роман Васильевич, 2012. – 144 с.

73. Карыгина, Н. В. О содержании, распределении и генезисе углеводов в водах Северного Каспия / Н. В. Карыгина // Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений : материалы VII научно-практической конференции с международным участием, 18 октября 2019 г., Астрахань. – Астрахань : Волж.-Касп. фил. ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ»), 2019. – С. 83–88.

74. Каспийское море: гидрология и гидрохимия / под редакцией С. С. Байдина, А. Н. Косарева. – Москва : Наука, 1986. – 261 с.

75. Каспийское море: структура и динамика вод. – Москва : Наука, 1990. – 164 с.

76. Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность / ответственный редактор Е. А. Яблонская. – Москва : Наука, 1985. – 280 с.

77. Катунин, Д. Н. Гидроэкологические основы формирования экосистемных процессов в Каспийском море и дельте реки Волги / Д. Н. Катунин. – Астрахань : КаспНИРХ, 2014. – 478 с.

78. Катунин, Д. Н. Основные черты гидролого-гидрохимического режима нижнего течения р. Волги и Каспийского моря в 2005 г. / Д. Н. Катунин // Вопросы промысловой океанологии. – 2006. – Вып. 3. – С. 34–49.

79. Кесслер, К. Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-понтической ихтиологической области / К. Ф. Кесслер // Труды Арало-Каспийской экспедиции. – Вып. 4. – Петербург, 1877. – С. 260–261.

80. Кирпичников, В. С. Генетика и селекция рыб / В. С. Кирпичников. – Ленинград : Наука, 1987. – 519 с.

81. Киселевич, К. А. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории / К. А. Киселевич // Труды Астраханской ихтиологической лаборатории. – Т. 6. – Вып. 1. – Астрахань : Изд-во Астраханской научной рыбохозяйственной станции, 1924. – С. 1–113.

82. Клейменов, И. Я. Пищевая ценность рыбы / И. Я. Клейменов // Москва : Пищепромиздат, 1971. – 151 с.

83. Клиге, Р. К. Современные методы прогноза уровня Каспийского моря / Р. К. Клиге // Каспий – настоящее и будущее : тезисы докладов международной конференции. – Астрахань : Изд-во ИТА «Интерпресс», 1995. – С. 23–24.

84. Книпович, Н. М. Труды каспийской экспедиции / Н. М. Книпович. – Петербург, 1921. – 943 с.

85. Коблицкая, А. Ф. Изучение нереста пресноводных рыб / А. Ф. Коблицкая. – Москва : Пищевая промышленность, 1966. – 110 с.

86. Коблицкая, А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб / А. Ф. Коблицкая // Москва : Легкая и пищевая промышленность, 1981. – 208 с.

87. Кожара, А. В. О внутривидовой систематике леща *Abramis brama* (Cypriniformes, Cyprinidae) / А. В. Кожара, Ю. Г. Изюмов // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70. – Вып. 7. – С. 74–84.

88. Кожара, А. В. Структура вида, изменчивость и некоторые аспекты микрофилогенеза леща *Abramis brama* / А. В. Кожара, А. Н. Мироновский // Вопросы ихтиологии. – 1988. – Т. 28. – № 3. – С. 383–395.

89. Кожин, Н. И. Колебания численности промысловых рыб Каспия и воспро-

изводство их запасов / Н. И. Кожин // Труды ВНИРО. – 1951. – Т. 19. – С. 61–81.

90. Комарова, И. В. Питание леща в Северном Каспии / И. В. Комарова // Труды ВНИРО. – 1951. – Т. 18. – С. 211–221.

91. Константинова, Н. А. Динамика основных биологических показателей леща северной части Аральского моря / Н. А. Константинова // Вопросы ихтиологии. – 1958. – Вып. 10. – С. 60–90.

92. Кравченко, Е. В. Питание леща (*Abramis brama orientalis* L.) в западной части Северного Каспия в условиях различного объема волжского стока / Е. В. Кравченко // Современное состояние биоресурсов внутренних вод : материалы докладов II Всероссийской конференции с международным участием, 6–9 ноября 2014 г., Борок : в 2 т. – Москва : Полиграф Плюс, 2014. – Т. 2. – С. 335–341.

93. Кравченко, Е. В. Питание леща (*Abramis brama orientalis* L.) на пастбищах западной части Северного Каспия / Е. В. Кравченко, Т. Г. Степанова // Рыбное хозяйство. – 2015. – № 3. – С. 80–83.

94. Кравченко, Е. В. Условия нагула взрослого леща (*Abramis brama orientalis*) на пастбищах западной части Северного Каспия / Е. В. Кравченко // Современное состояние водных биоресурсов и экосистем морских и пресных вод: проблемы и пути решения : материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Г. В. Никольского, 20–23 сентября 2010 г., Ростов-на-Дону. – Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2010. – С. 187–189.

95. Кузнецов, Ю. А. Состояние популяции и рациональное использование запасов сазана в Волго-Каспийском районе / Ю. А. Кузнецов // Вопросы рыболовства. – 2007. – Т. 8. – № 4 (32). – С. 686–709.

96. Кулаев, С. И. Годовой цикл и шкала зрелости семенников половозрелой плотвы (*Rutilus rutilus* L.) / С. И. Кулаев // Записки Большевской биологической станции. – 1939. – Вып. 11. – С. 3–38.

97. Кушнарченко, А. И. Количественная оценка молоди промысловых рыб в 1974 г. и перспектива совершенствования учета сеголетков в Северном Каспии / А. И. Кушнарченко, С. Б. Мартынова, Э. Г. Яновский // Рыбохозяйственные исследования КаспНИРХа в 1974 г. : сборник статей. – Астрахань : Нижне-Волжское

книжное изд-во, 1976. – С. 47–49.

98. Кушнарченко, А. И. Особенности распределения и формирования численности воблы, леща и судака в Северном Каспии / А. И. Кушнарченко, Г. Г. Сибирцев // Вопросы ихтиологии. – 1978. – Т. 18. – Вып. 3 (110). – С. 415–423.

99. Кушнарченко, А. И. Оценка абсолютной численности рыб в Северном Каспии / А. И. Кушнарченко, М. А. Сидорова, Л. А. Белоголова // Биологические основы динамики численности и прогнозирования вылова рыб : сборник научных статей. – Москва : Изд-во ВНИРО, 1989. – С. 16–163.

100. Кушнарченко, А. И. Современное состояние и перспективы развития промысла полупроходных и речных рыб в Волго-Каспийском районе / А. И. Кушнарченко, О. А. Фомичев, В. Н. Ткач // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2004 г. – Астрахань : Изд-во КаспНИРХа, 2005. – С. 406–410.

101. Кушнарченко, А. И. Эколого-этологические основы количественного учета рыб Северного Каспия / А. И. Кушнарченко. – Астрахань : Изд-во КаспНИРХа, 2003. – 180 с.

102. Левашина, Н. В. Особенности распределения леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в северной части Каспийского моря в современный период / Н. В. Левашина // Естественные науки. – 2013. – № 3. – С. 33–51.

103. Левашина, Н. В. Плодовитость леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) дельты Волги / Н. В. Левашина, В. П. Иванов // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. – 2018. – № 2. – С. 49–61.

104. Левашина, Н. В. Промыслово-биологическая характеристика леща и динамика его численности в Волго-Каспийском районе / Н. В. Левашина // Комплексные исследования биологических ресурсов южных морей и рек : материалы II Международной конференции, 11–13 апреля 2007 г., Астрахань. – Астрахань : КаспНИРХ, 2007. – С. 56–58.

105. Левашина, Н. В. Промысловое использование популяции леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) в Волго-Каспийском районе / Н. В. Левашина, В. П. Иванов // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия:

Рыбное хозяйство. – 2014. – № 2. – С. 37–49.

106. Левашина, Н. В. Современная промыслово-биологическая характеристика леща *Abramis brama* в реках Волга и Урал / Н. В. Левашина, Н. Н. Попов // Вопросы рыболовства. – 2012. – Т. 13. – № 4 (52). – С. 805–819.

107. Левашина, Н. В. Состояние запасов и промысел леща и судака в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах / Н. В. Левашина // Рыбохозяйственные исследования в низовьях реки Волги и Каспийском море : сборник научных трудов. – Астрахань : КаспНИРХ, 2012. – С. 122–127.

108. Лепилина, И. В. Состояние запасов каспийских осетровых в многолетнем аспекте (литературный обзор) / И. Н. Лепилина, Т. В. Васильева, А. С. Абдусаматов // Юг России: экология, развитие. – 2010. – № 3. – С. 57–65.

109. Лесникова, Т. В. Морфологическая характеристика леща Горьковского водохранилища / Т. В. Лесникова // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов : сборник научных трудов. – Л. : ГосНИОРХ, 1975. – № 14. – С. 16–22.

110. Макруб, М. И. Материалы по росту и систематике аральского леща / М. И. Макруб // Отдел прикладной ихтиологии и научно-промысловых исследований. – 1929. – Т. 9. – Вып. 1. – С. 22–37.

111. Максунув, В. А. Заметки о плодовитости некоторых рыб Таджикистана / В. А. Максунув // Вопросы ихтиологии. – 1959. – Вып. 12. – С. 85–88.

112. Малиновская, Л. В. Многолетняя динамика сообществ макрозообентоса Северного Каспия / Л. В. Малиновская, Т. Д. Зинченко // Известия Самарского научного центра РАН. – 2010. – Т. 12. – № 1. – С. 179–184.

113. Малкин, Е. М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб / Е. М. Малкин. – М. : Изд-во ВНИРО, 1999. – 146 с.

114. Мейен, В. А. Инструкция по определению пола и степени зрелости половых продуктов у рыб / В. А. Мейен. – Москва ; Ленинград : Пищепромиздат, 1938. – С. 14–16.

115. Мейснер, В. И. Промысловая ихтиология / В. И. Мейснер. – Москва ; Ленинград : Снабтехиздат, 1933. – 192 с.

116. Методики оценки запасов, определения ОДУ и возможного вылова вод-

ных биоресурсов Каспийского бассейна с целью управления рыболовством / под общей редакцией Г. А. Судакова. – Астрахань : КаспНИРХ, 2011. – 119 с.

117. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов [Электронный ресурс] / В. К. Бабаян, А. Е. Бобырев, Т. И. Булгакова [и др.]. – Москва : Изд-во ВНИРО, 2018. – 312 с. – URL : http://www.vniro.ru/files/publish/metod_rek_ocenka_zapasov_babayan.pdf (дата обращения: 04.03.2019).

118. Методы оценки запасов леща и судака в Волго-Каспийском районе / О. А. Фомичев, М. А. Сидорова, Т. А. Ветлугина [и др.] // Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне : материалы международной конференции, 16–18 мая 2006 г., Астрахань. – Астрахань : КаспНИРХ, 2006. – С. 226–232.

119. Монастырский, Г. Н. Динамика численности промысловых рыб / Г. Н. Монастырский // Труды ВНИРО. – 1952. – Т. 21. – С. 3–162.

120. Монастырский, Г. Н. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки / Г. Н. Монастырский // Труды ВНИРО. – 1940. – Т. XI. – Ч. 2. – С. 115–170.

121. Мониторинг инвазий карповых рыб на нагульных участках Каспийского моря / Е. А. Воронина, В. В. Володина, А. В. Конькова, Н. Ю. Терпугова // Природные экоресурсы Каспийского региона: прошлое, настоящее, будущее : материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию Астраханского государственного заповедника. – Астрахань : Мир, 2019. – С. 188–190.

122. Мироновский, А. Н. К вопросу о популяционной структуре леща *Abra-mis brama* Каспийско-Волжского района / А. Н. Мироновский // Зоологический журнал. – 1985. – Т. 64. – Вып. 2. – 307–311.

123. Михеев, А. А. Применение фильтра Калмана в когортной модели для корректировки оценок запаса при наличии неучтенного вылова / А. А. Михеев // Вопросы рыболовства. – 2016. – Т. 17. – № 1. – С. 568–589.

124. Нельсон, Д. С. Рыбы мировой фауны / Д. С. Нельсон ; перевод с англий-

ского Н. Г. Богуцкой. – Москва : Либроком, 2009. – 880 с.

125. Никольский, Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов / Г. В. Никольский. – Москва : Пищепромиздат, 1974. – 447 с.

126. Об утверждении Методики исчисления размера вреда, причиненного водным биологическим ресурсам [Электронный ресурс] : Приказ Росрыболовства от 25 ноября 2011 г. № 1166, зарегистрир. в Минюсте РФ 05.03.2012 № 23404. – URL: http://vniiprh.ru/sites/default/files/file/document/prikaz_1166_25.11.2011.pdf (дата обращения: 10.07.2019).

127. Описание программ для оценки запасов и параметров систем «запас – промысел» / составление, перевод с английского языка и адаптация Ю. А. Ковалева, В. А. Коржева ; ответственный редактор В. Л. Третьяк. – Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2005. – 108 с.

128. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря / Н. Г. Богуцкая, П. В. Кияшко, А. М. Насека, М. И. Орлова // Санкт-Петербург ; Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2013. – Т. 1. Рыбы и моллюски. – С. 180–181.

129. Основные особенности гидролого-гидрохимического режима р. Волги и Каспийского моря в трансгрессивный период / Д. Н. Катунин, С. Н. Егоров, И. А. Хрипунов [и др.] // Рыбное хозяйство. – 2007. – № 3. – С. 75–77.

130. Особенности развития и использования кормовой базы рыбами в условиях повышения уровня Каспийского моря / В. Ф. Осадчих, А. Г. Ардабьева, Л. Н. Белова [и др.] // Комплексные рыбохозяйственные исследования на Каспии : сборник научных трудов. – Москва : ВНИРО, 1989. – С. 119–137.

131. Оценка современного эколого-токсикологического состояния экосистемы Северного Каспия / О. Н. Рылина, Н. В. Карыгина, О. В. Попова [и др.] // Рыбохозяйственные исследования в низовьях реки Волги и Каспийском море : сборник научных трудов. – Астрахань : КаспНИРХ, 2012. – С. 144–155.

132. Паллас, П. С. Путешествие по разным местам Российского государства / П. С. Паллас ; перевод с немецкого Ф. Томанского. – Ч. 2. – Кн. 2. – Петербург, 1786. – 571 с.

133. Паразитофауна и болезни молоди леща и воблы дельты Волги и северной части Каспийского моря / А. В. Конькова, В. П. Иванов, Н. Н. Федорова, А. Г. Чепурная. – Астрахань : КаспНИРХ, 2018. – 210 с.

134. Пегель, В. А. Физиология пищеварения рыб / В. А. Пегель. – Томск : Изд-во Томского гос. ун-та, 1950. – 199 с.

135. Петрачук, Е. С. Экологическая изменчивость морфометрических признаков леща *Abramis brama* (L., 1758) Обь-Иртышского бассейна / Е. С. Петрачук, Н. В. Янкова, В. Р. Крохалевский // Аграрный вестник Урала. – 2013. – Вып. 1 (107). – С. 55–57.

136. Полонский, В. Ф. Особенности современных гидролого-морфологических процессов дельты Волги / В. Ф. Полонский // Водные ресурсы. – 1995. – Т. 22. – № 5. – С. 517–527.

137. Пономарев, С. В. Ихтиология / С. В. Пономарев, Ю. М. Баканева, Ю. В. Федоровых. – Москва : Моркнига, 2014. – 568 с.

138. Попов, Н. Н. Биологические показатели и распределение леща в казахстанской части Каспийского моря / Н. Н. Попов, А. Ш. Канбетов, Н. Н. Костюрин // Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений : материалы VII научно-практической конференции с международным участием, 18 октября 2019 г., Астрахань. – Астрахань : Волжско-Каспийский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («КаспНИРХ»), 2019. – С. 131–138.

139. Правдин, И. И. Руководство по изучению рыб / И. И. Правдин. – Москва : Пищевая промышленность, 1966. – 376 с.

140. Правила рыболовства в Каспийском море с впадающими реками (утв. Приказом Министерства рыбного хозяйства СССР № 179 от 6 апреля 1984 г.). – Москва, 1985. – 38 с.

141. Правила рыболовства для Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна, утвержденные Приказом Росрыболовства от 13 января 2009 г. № 1. – Астрахань : Миг, 2010. – 40 с.

142. Правила рыболовства для Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна, утвержденные Приказом Минсельхоза России от 18 ноября 2014 г.

№ 453 (с доп. и изм.) [Электронный ресурс]. – URL : www.garant.ru (дата обращения: 05.02.2018).

143. Применение математических методов и моделей для оценки запасов рыб. Методические рекомендации / В. К. Бабаян, Т. И. Булгакова, Р. Г. Богородин, Ю. Н. Ефимов [и др.]. – Москва : Изд-во ВНИРО, 1984. – 156 с.

144. Природные условия и естественные ресурсы СССР. Средняя полоса европейской части СССР. – Москва : Наука, 1967. – 440 с.

145. Проблемы качества вод Нижней Волги и Северного Каспия / ответственные редакторы: В. Ф. Бреховских, Е. В. Островская. – Москва : Тип. Россельхозакадемии, 2013. – 300 с.

146. Прозоровская, М. Л. К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике / М. Л. Прозоровская // Доклады ВНИРО. – 1952. – Вып. 1. – С. 75–78.

147. Промысловые рыбы России / под редакцией О. Ф. Гриценко, А. Н. Котляра, Б. Н. Котенева. – Москва : Изд-во ВНИРО, 2006. – Т. 1. – С. 168–170.

148. Расс, Т. С. Исследования количественного распределения молоди рыб в северной части Каспийского моря в 1934 г. / Т. С. Расс // Зоологический журнал. – 1938. – Т. 17. – Вып. 4. – С. 687–694.

149. Рикер, У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб / У. Е. Рикер. – Москва : Пищевая промышленность, 1979. – 408 с.

150. Риккер, В. Е. Биостатистический метод А. Н. Державина / В. Е. Рикер // Рыбное хозяйство. – 1970. – № 10. – С. 6–9.

151. Руслловые процессы в дельте Волги / под редакцией Н. И. Алексеевского. – Москва : Изд-во МГУ, 1997. – 165 с.

152. Сабанеев, Л. П. Рыбы России: жизнь и ловля наших пресноводных рыб : в 2 т. / Л. П. Сабанеев. – Москва, 1892. – Т. 2. – 576 с.

153. Сапожников, В. В. Современная гидрохимическая структура Каспия / В. В. Сапожников // Современные проблемы Каспия : материалы международной конференции, посвященной 105-летию КаспНИРХа. – Астрахань : Изд-во КаспНИРХа, 2002. – С. 308–314.

154. Сидорова, М. А. Биология и формирование запасов леща Волго-Каспийского района в условиях зарегулирования стока реки Волги : специальность 03.00.10 «ихтиология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Сидорова Маина Александровна ; ВНИРО. – Москва, 1981. – 25 с.

155. Сидорова, М. А. Динамика численности волго-каспийского леща / М. А. Сидорова, Р. П. Алехина // Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование : сборник научных трудов. – Астрахань : Изд-во КаспНИРХа, 2001. – С. 280–293.

156. Сидорова, М. А. Динамика численности поколений, качественная структура популяции северокаспийского леща / М. А. Сидорова, Н. В. Левашина // Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна : материалы докладов международной научно-практической конференции, 13–16 октября 2008 г., Астрахань. – Астрахань : КаспНИРХ, 2008. – С. 143–148.

157. Сидорова, М. А. Лещ / М. А. Сидорова // Каспийское море: ихтиофауна и промысловые ресурсы. – Москва : Наука, 1989. – Гл. 3. – С. 153–169.

158. Сидорова, М. А. Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) / М. А. Сидорова // Экологические мониторинговые исследования на лицензионном участке «Северный» ООО «Лукойл-Нижневожскнефть» (1997–2006 гг.) : коллективная монография. – Астрахань : Изд-во КаспНИРХа, 2007. – С. 351–356.

159. Сидорова, М. А. О плодовитости северокаспийского леща / М. А. Сидорова // Биологические ресурсы Каспийского моря : тезисы докладов конференции, 26 февраля – 1 марта 1973 г. – Астрахань, 1972. – С. 133–134.

160. Сидорова, М. А. Общая характеристика линейного и весового роста северокаспийского леща / М. А. Сидорова // Современные проблемы Каспия : материалы международной конференции, посвященной 105-летию КаспНИРХа, 24–25 декабря 2002 г. – Астрахань : Изд-во КаспНИРХа, 2002. – С. 318–325.

161. Сидорова, М. А. Прогнозирование численности поколений полупро-

ходных рыб Волго-Каспийского района / М. А. Сидорова, Л. А. Белоголова // III Всесоюзная научная конференция по проблемам долгосрочного прогнозирования : тезисы докладов. – Мурманск, 1986. – С. 43–45.

162. Сидорова, М. А. Распространение леща в Северном Каспии / М. А. Сидорова // Труды КаспНИРХа. – 1971. – Т. 26. – С. 161–166.

163. Сидорова, М. А. Темп созревания северокаспийского леща / М. А. Сидорова // Отчетная сессия КаспНИРХа по работам 1973 г. : тезисы докладов, май 1975 г. – Астрахань : КаспНИРХ, 1975. – С. 47–48.

164. Сокольский, А. Ф. Экологические проблемы любительского и браконьерского промысла в Волго-Каспийском рыбопромысловом районе / А.Ф. Сокольский. – Астрахань : Изд. Сорокин Роман Васильевич, 2017. – 144 с.

165. Спановская, В. Д. О плодовитости щуки *Esox (lucius L.)* в пределах ее ареала / В. Д. Спановская, Л. Н. Солонинова // Вопросы ихтиологии. – 1983. – Т. 23. – Вып. 5. – С. 797–804.

166. Стратегия развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации на период до 2030 г. [Электронный ресурс]. – URL : http://www.vniro.ru/files/news/2019/20191128_strategia.pdf (дата обращения: 18.12.2019).

167. Строганов, А. А. Методика построения карт распределения рыбы / А. А. Строганов // II Всесоюзное совещание осетрового хозяйства внутренних водоемов СССР : тезисы докладов. – Астрахань, 1979. – С. 244–245.

168. Танасийчук, В. С. Биология размножения и закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб в связи с изменением водности Волги и Урала : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / Танасийчук Вера Степановна ; Академия наук СССР. Зоологический ин-т. – Ленинград, 1958. – 17 с.

169. Танасийчук, В. С. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб / В. С. Танасийчук // Труды ВНИРО. – 1957. – Т. 13. – С. 3–77.

170. Танасийчук, В. С. К биологии молоди леща / В. С. Танасийчук // Труды Волго-Каспийской научной рыбохозяйственной станции. – 1947. – Т. 9. – Вып. 1. – С. 115–137.

171. Танасийчук, В. С. К вопросу о причинах колебания численности леща и воблы в Северном Каспии / В. С. Танасийчук // Труды ВНИРО. – 1952. – Т. 19. – С. 195–212.

172. Танасийчук, В. С. Количественный учет молоди в Северном Каспии / В. С. Танасийчук // Рыбное хозяйство. – 1940. – № 11. – С. 22–27.

173. Танасийчук, Н. П. Лещ Северного Каспия (распределение, изменение возрастного состава, влияние промысла на состав популяции) / Н. П. Танасийчук // Труды ВНИРО. – 1959. – Т. 15. – С. 3–38.

174. Танасийчук, В. С. Миграция молоди воблы и леща через култучную зону в авандельту Волги / В. С. Танасийчук // Труды Каспийского бассейнового филиала ВНИРО. – 1950. – Т. 11. – С. 167.

175. Танасийчук, В. С. Учет молоди промысловых рыб в Северном Каспии / В. С. Танасийчук // Труды ВНИРО. – 1951. – Т. XVIII. – С. 69–58.

176. Тарадина, Д. Г. О естественном воспроизводстве полупроходных и некоторых речных видов рыб в низовьях р. Волги в 2011–2015 гг. / Д. Г. Тарадина, Н. И. Чавычалова // Труды ВНИРО. – 2017. – Т. 166. – С. 85–108.

177. Тарадина, Д. Г. Современное состояние естественного воспроизводства полупроходных и речных рыб в Волго-Каспийском районе, оценка ущерба от нарушения рыбохозяйственных попусков воды в 2006–2001 гг. / Д. Г. Тарадина, Н. И. Чавычалова // VII Международная конференция «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона» : материалы докладов, 20–23 июня 2012 г. – Керчь : ЮгНИРО, 2012. – Т. 2. – С. 130–134.

178. Терещенко, К. К. Лещ *Abramis brama* Каспийско-Волжского района, его промысел и биология / К. К. Терещенко // Труды Астраханской ихтиологической лаборатории. – 1917. – Т. 4. – Вып. 2. – 159 с.

179. Ткач, В. Н. Современное состояние и перспективы развития промысла полупроходных и речных видов рыб в Волго-Каспийском районе / В. Н. Ткач, Ю. А. Кузнецов // Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна : материалы докладов международной научно-практической конференции, 13–16 октября 2008 г., Астрахань. – Астрахань : КаспНИРХ, 2008. – С. 161–165.

180. Толстой, В. К. Сазан и лещ / В. К. Толстой // Материалы к познанию русского рыболовства. – 1915. – Т. IV. – Вып. 10. – С. 191–209.
181. Требенюк, З. А. Питание леща в Северном Каспии после зарегулирования стока Волги / З. А. Требенюк // Труды ВНИРО. – 1973. – Т. 80. – С. 226–235.
182. Трещев, А. И. Интенсивность рыболовства / А. И. Трещев. – Москва : Легкая и пищевая промышленность, 1983. – 236 с.
183. Трещев, А. И. Руководство по измерению промыслового усилия методом обловленных объемов / А. И. Трещев. – Москва : ВНИРО, 1974. – 114 с.
184. Тюрин, П. В. Биологические обоснования регулирования рыболовства во внутренних водоемах / П. В. Тюрин. – Москва : Пищепромиздат, 1963. – 119 с.
185. Тюрин, П. В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства / П. В. Тюрин // Известия ГосНИОРХ. – 1972. – Т. 71. – С. 71–128.
186. Тюрин, П. В. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства / П. В. Тюрин // Вопросы ихтиологии. – 1962. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 403–427.
187. Устьевая область Волги: гидролого-морфологические процессы, режим загрязняющих веществ и влияние колебаний уровня Каспийского моря / ответственные редакторы: В. Ф. Полонский, В. Н. Михайлов, С. В. Кирьянов. – Москва : Геос, 1998. – 280 с.
188. Федеральная целевая программа «Развитие водохозяйственного комплекса Российской Федерации в 2012–2020 гг.» (с изм. на 20 июня 2019 г.) [Электронный ресурс] : Постановление Правительства РФ от 19 апреля 2012 г. № 350. – URL : <http://docs.cntd.ru/document/902343713> (дата обращения: 06.07.2019).
189. Формирование численности воблы и леща в Волго-Каспийском районе / М. А. Сидорова, К. Г. Бузулуцкая, Т. А. Ветлугина [и др.] // Проблемы изучения, сохранения и восстановления водных биологических ресурсов в XXI в. : материалы докладов Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию КаспНИРХа, 16–18 октября 2007 г. – Астрахань : КаспНИРХ, 2007. – С. 96–99.
190. Хаберман, Х. Х. Морфологические вариации и систематика леща / Х. Х. Хаберман // Биология пресноводных организмов Эстонии. Серия: Гидробио-

логические исследования Тарту. – 1974. – Вып. 6. – С. 119–133.

191. Хашем, М. М. Упитанность и жирность синца *Abramis ballerus* L. Рыбинского водохранилища / М. М. Хашем // Вопросы ихтиологии. – 1970. – Т. 10. – Вып. 3. – С. 452–461.

192. Ходоревская, Р. П. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна / Р. П. Ходоревская, Г. И. Рубан, Д. С. Павлов. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 242 с.

193. Чавычалова, Н. И. О качестве молоди воблы и леща, нагуливающейся на волжских нерестилищах в годы с разной водностью / Н. И. Чавычалова, О. М. Васильченко, О. В. Пятикопова // Естественные науки. – 2010. – № 4 (33). – С. 38–46.

194. Чугунов, Н. Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района / Н. Л. Чугунов // Труды Астраханской научной рыбохозяйственной станции. – 1928. – Т. VI. – Вып. 4. – 282 с.

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

196. Шапошникова, Т. Х. Лещ и перспективы его существования в водохранилищах на Волге / Т. Х. Шапошникова // Труды ЗИН АН СССР. – 1948. – Вып. 8. – С. 467–503.

197. Шибает, С. В. Промысловая ихтиология / С. В. Шибает. – Калининград : Аксиос, 2014. – 535 с.

198. Шорыгин, А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых, бычковых, окуневых и хищных сельдей) / А. А. Шорыгин. – Москва : Пищепромиздат, 1952. – 267 с.

199. Шульман, Г. Е. Физико-биохимические особенности годовых циклов рыб / Г. Е. Шульман. – Москва : Пищевая промышленность, 1972. – 368 с.

200. Экологические условия формирования рыбных запасов Волго-Каспийского бассейна / О. Н. Рылина, Н. В. Карыгина, Е. Г. Лардыгина [и др.] // Вопросы рыболовства. – 2012. – Т. 13. – № 4 (52). – С. 827–840.

201. Эколого-токсикологическая обстановка Среднего Каспия в условиях

антропогенного воздействия на биоресурсы и среду обитания / А. С. Абдусаматов, Г. С. Горбунова, А. П. Панарин [и др.] // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2004 г. : сборник научных трудов. – Астрахань : КаспНИРХ, 2005. – С. 43–65.

202. Эффективность и условия естественного воспроизводства воблы и леща на нерестилищах дельты р. Волги / Д. Г. Тарадина, Н. И. Чавычалова, С. А. Власенко [и др.] // Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна : материалы международной научно-практической конференции, 13–16 октября 2008 г., Астрахань. – Астрахань : КаспНИРХ, 2008. – С. 157–161.

203. Яковлев, В. Н. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща / В. Н. Яковлев, Ю. Г. Изюмов // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. – Ленинград : Наука, 1982. – 171–193.

204. Яковлев, В. Н. О таксономическом положении леща водоемов волжского каскада / В. Н. Яковлев, Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов // Биология внутренних вод. Информационный бюллетень. – № 54. – Ленинград : Наука, 1982. – С. 42–47.

205. Яковлева, В. Е. Промысловые рыбы низовьев Волги. I. Лещ. / В. Е. Яковлева // Естественно-исторический сборник. – Москва, 1874. – С. 11–16.

206. Яновский, Э. Г. Новое в методике учета молоди полупроходных рыб Северного Каспия / Э. Г. Яновский // Тезисы докладов отчетной сессии КаспНИРХа. – Астрахань : КаспНИРХ, 1975. – С. 37–39.

207. Яновский, Э. Г. Результаты учета молоди воблы, леща и судака в Северном Каспии в период зарегулированного стока / Э. Г. Яновский // Труды ВНИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1972. – Т. 83. – С. 204–211.

208. Allen, K. R. A Method of Fitting Growth of the von Bertalanffy Type to Observed Data / K. R. Allen // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. – 1966. – Vol. 23. – N 23. – Pp. 163–179.

209. Bertalanffy, L. Basic concepts in quantitative biology of metabolism / L. Bertalanffy // Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. – 1964. –

Vol. 9. – № 1–4. – Pp. 5–37.

210. Fry, F. E. J. Statistics of a lake trout fishery / F. E. J. Fry // *Biometrics*. – 1949. – N 5. – Pp. 26–67.

211. Gavaris, S. An adaptive framework for the estimation of population size / S. Gavaris // *Canadian Atl. Fish. Sci. Adv. Commn. (CAFSAC) Res.Doc.88/29*. – 1988. – 12 p.

212. Gulland, J. A. Estimation of mortality rates / J.A. Gulland // *Annex to Arctic Fisheries Working Group (ICES), C. M.* – 1965. – Vol. 3. – 9 p.

213. Linnaeus, C. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* / C. Linnaeus. – 1758. – Tomus 1. Editio decima, reformata. Holmia (Stockholm): Laurentii Salvii. iv. – 824 p.

214. Murphy, G. I. A solution of the catch equation / G. I. Murphy // *Journal of Fisheries Research Board of Canada*. – 1965. – Vol. 22. – Pp. 191–202.

215. Pope, J. G. An investigation of the accuracy of virtual population analysis ICNAF Res. Bull / J. G. Pope. – 1972. – N. 9. – Pp. 65–74.

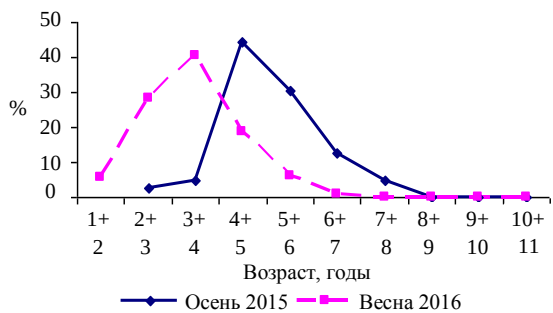
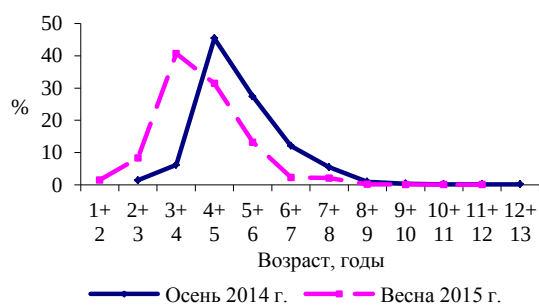
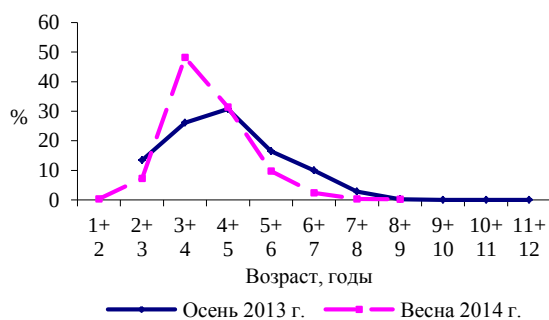
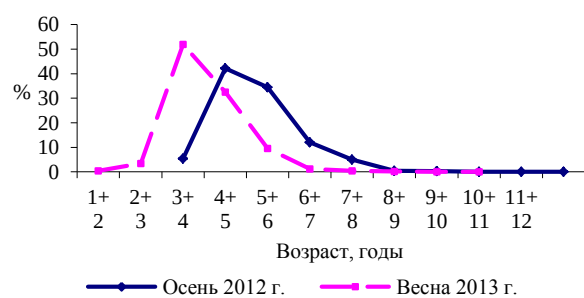
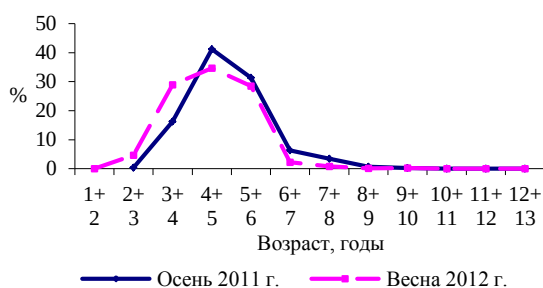
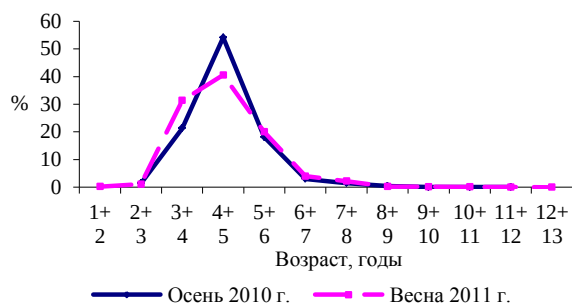
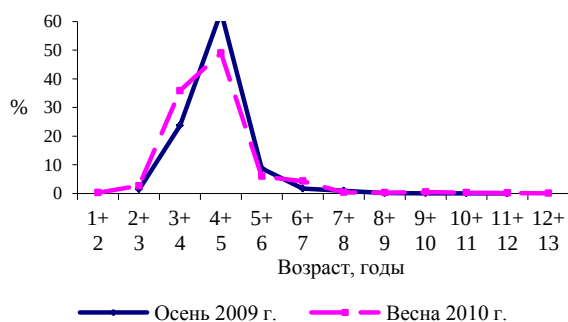
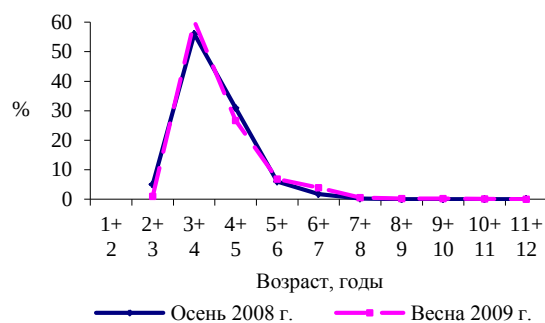
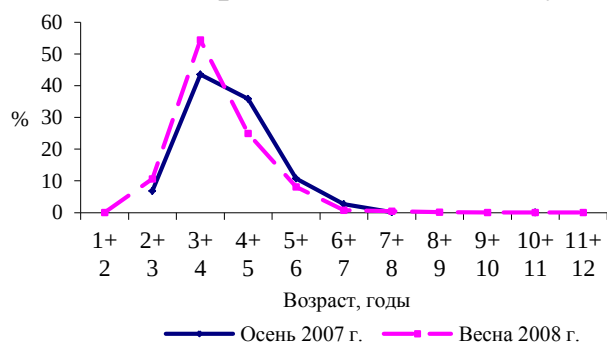
216. Ricker, W. E. Methods of estimating vital statistics of fish populations / W. E. Ricker. – Indiana University : Publication Science Series, 1948. – 15 p.

217. Ricker, W. E. Stock and recruitment / W. E. Ricker // *J. Fish. Res. Board Can.* – Vol. 11. – 1954. – P. 559–623.

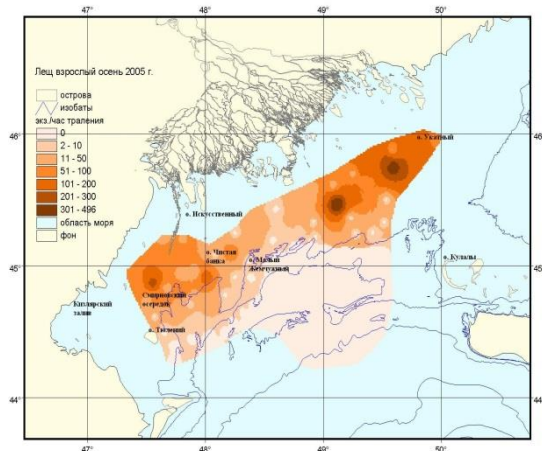
218. Schnute, J. T. A general framework for developing sequential fisheries models / J. T. Schnute // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51. – 1994. – Pp. 1676–1688.

ПРИЛОЖЕНИЯ

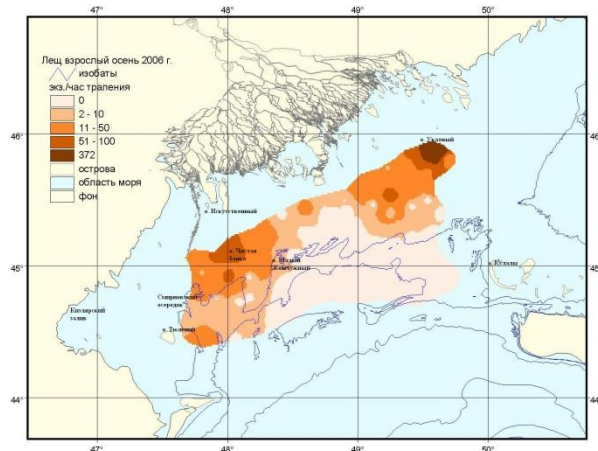
Возрастной состав популяции леща в дельте р. Волги



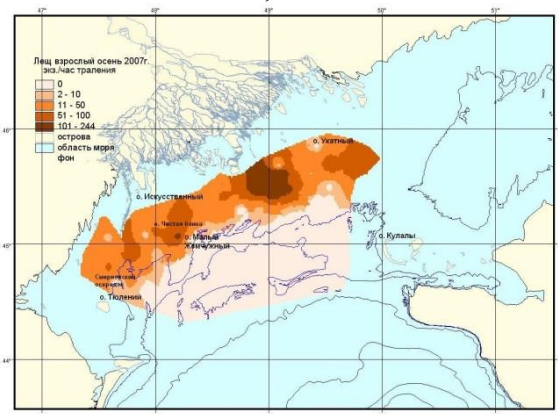
Распределение леща в северной части Каспийского моря



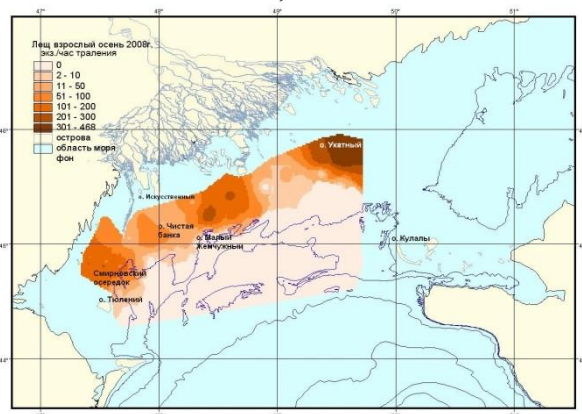
2005 г.: $S - 15,1$ тыс. км²,
 $N - 926,4$ млн экз.*



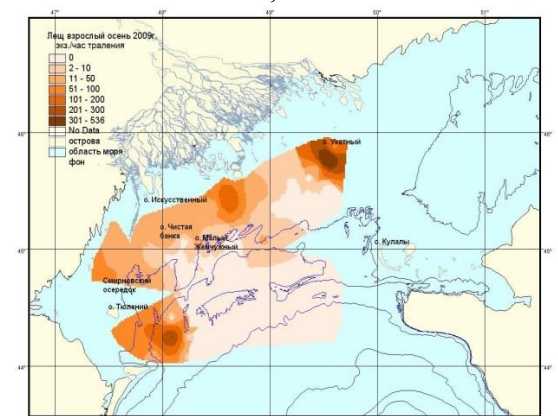
2006 г.: $S - 16,4$ тыс. км²,
 $N - 832,4$ млн экз.



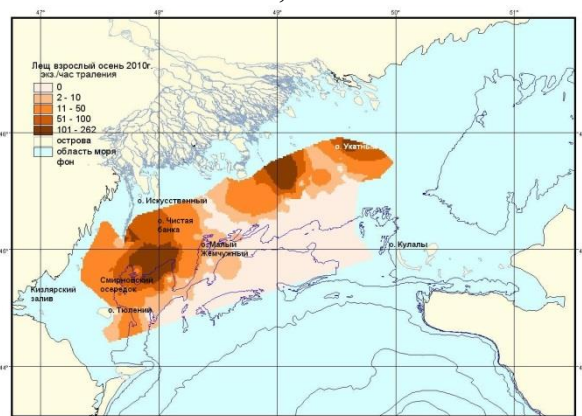
2007 г.: $S - 12,5$ тыс. км²,
 $N - 742,0$ млн экз.



2008 г.: $S - 12,0$ тыс. км²,
 $N - 837,3$ млн экз.

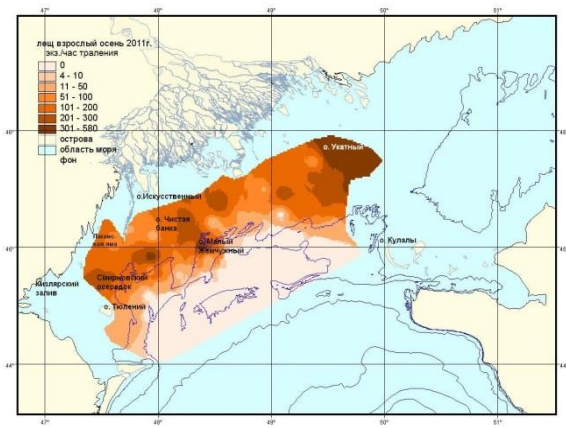


2009 г.: $S - 13,0$ тыс. км²,
 $N - 523,3$ млн экз.

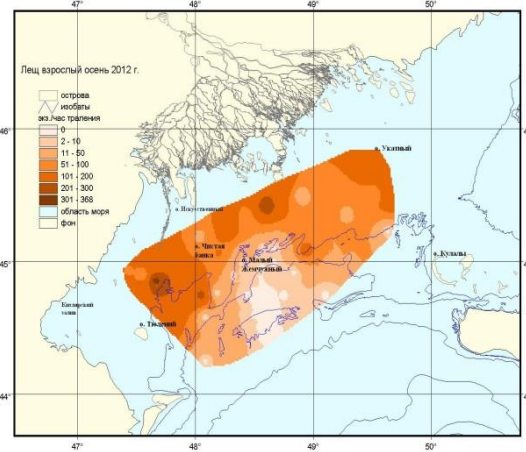


2010 г.: $S - 14,0$ тыс. км²,
 $N - 786,7$ млн экз.

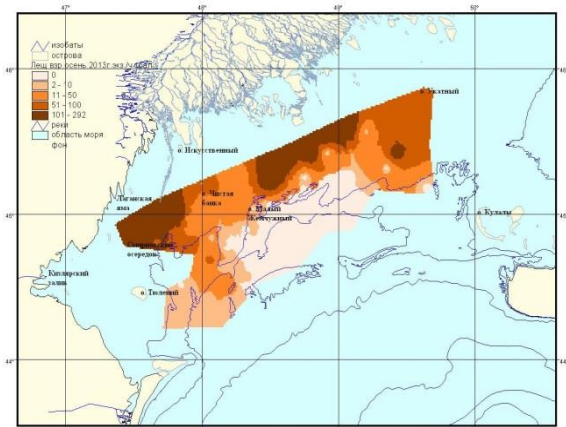
* S – площадь распространения леща в море; N – абсолютная численность леща в море.



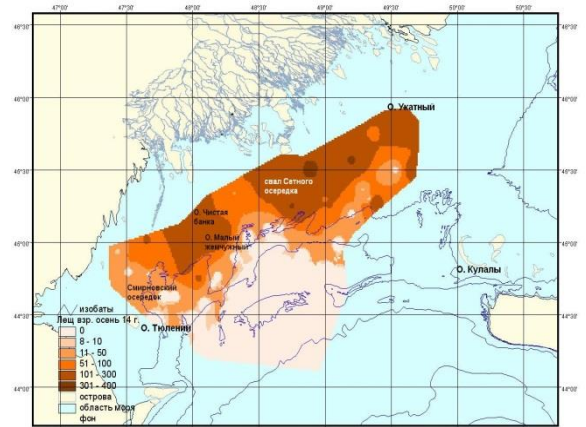
2011 г.: $S - 12,5$ тыс. км²,
 $N - 1\,686,4$ млн экз.



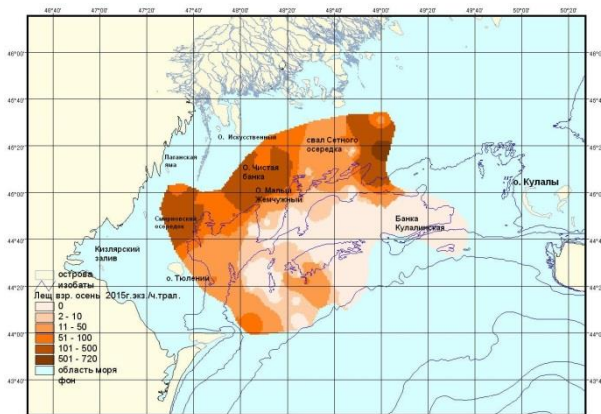
2012 г.: $S - 13,7$ тыс. км²,
 $N - 1\,606,0$ млн экз.



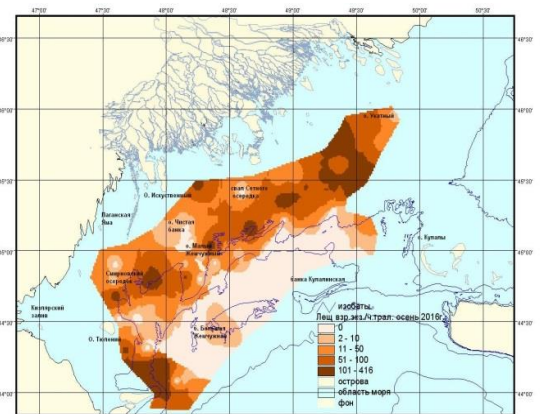
2013 г.: $S - 17,3$ тыс. км²
 $N - 1\,654,0$ млн экз.



2014 г.: $S - 13,0$ тыс. км²
 $N - 1\,538,0$ млн экз.



2015 г.: S – 14,1 тыс. км²
N – 1 117,0 млн экз.



2016 г.: S – 15,6 тыс. км²
N – 1 120,6 млн экз.

Распределение леща в зависимости от глубины, солености, температуры и прозрачности воды в северной части Каспийского моря

