



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. Ломоносова

Биологический факультет

На правах рукописи

АЛЕКСЕЕВ МАКСИМ ЮРЬЕВИЧ

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ СЕМГИ (*SALMO SALAR L.*)
РЕККОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

специальность 03.00.10 - ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

МОСКВА-2004

Работа выполнена на кафедре ихтиологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова и в отделе биоресурсов внутренних водоемов Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича.

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
член-корр. РАН, профессор Е.А. Криксунов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Ю.Ю. Дгебуадзе

кандидат биологических наук
А.Е. Бобырев

Ведущая организация: Институт биологии Карельского Научного центра Российской Академии наук

Защита состоится «12» марта 2004 г. в 15³⁰ часов на заседании специализированного совета Д 501.001.53 по присуждению ученой степени доктора биологических наук при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: Москва, Воробьевы горы, МГУ, биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан «13» марта 2004 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Т.И. Кура

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Современное состояние запасов атлантического лосося во многих реках, где этот ценный вид встречается, характеризуется как напряжённое. На этом фоне Кольский полуостров остается регионом, где основные запасы семги за последнее столетие не претерпели катастрофических изменений. Сохранение имеющегося ресурса и повышение его продуктивности требует знаний закономерностей динамики численности лососей. Несмотря на большое количество исследований, в истолковании природы непостоянства численности семги сохраняется высокая неопределенность. Возможная причина этого кроется в упрощенном представлении о популяционной динамике, как результате пассивного следования за изменениями внешних условий.

Более детальную интерпретацию природы колебаний численности семги может дать применение методов системного анализа. Методы математического описания динамики популяции, основанные на аналитическом выражении свойственных ей элементарных процессов, являются эффективным инструментом исследования. Их применение позволяет получать не только количественные оценки, но и выявлять внутренние и внешние взаимосвязи, управляющие ходом популяционных процессов. Успех такого рода исследований в значительной степени зависит от объема и качества информационной базы, что позволяет получить достоверные знания о количественных характеристиках объекта и факторах, контролирующих воспроизводство.

Благодаря организации концентрированного лова, осуществляемого в нижнем течении больших семужных рек полуострова на протяжении нескольких десятилетий, и проводимым систематическим научным исследованиям, собран большой ряд фактических данных по численности лососевых популяций, возрастному, половому составу, плодовитости и т.д. Наиболее обширный материал накоплен по семге рек Тулома, Ура, Западная Лица и Варзуга.

Наличие достаточного ряда данных и современный уровень теоретической базы, позволяют делать объективные выводы о количественных соотношениях и причинах динамики численности стада семги и открывают возможность математического моделирования лососевых популяций численными методами.

Цель и задачи работы. Цель проведенного исследования - изучение закономерностей динамики популяций атлантического лосося на примере семги рек Тулома, Ура, Западная Лица и Варзуга. Задачи исследования, помимо сбора, обработки и систематизации данных, включали:

1. Оценку структуры нерестовых стад, выявление тенденций в ее динамике, а также поиск связи этой динамики с условиями внешней среды;

2. Оценку демографических параметров популяций (роста и смертности на разных этапах жизни, популяционной плодовитости, пополнения);

3. Анализ влияния факторов различной природы на процесс формирования пополнения;

4. Разработку математических моделей для анализа популяционных изменений и оптимизации промыслового использования семги рек Кольского полуострова.

Научная новизна. В работе впервые на основе математических методов, получены показатели популяционных характеристик (параметры роста, убыли, воспроизводства) и проведена реконструкция численности пополнения семги в популяциях четырех рек. Проведен анализ возможных причин изменений возрастного состава.

На основании полученных оценок основных динамических параметров разработаны имитационные модели стад лосося рек Тулома, Ура, Западная Лица и Варзуга, с помощью которых исследованы ответы популяций на разнообразные внешние воздействия, проведена оценка роли гидрологических факторов в процессе формирования пополнения. Выявлены причины модификаций эндогенной ритмики в популяциях семги.

Моделирование влияния разнообразных промысловых нагрузок на каждую из популяций позволили не только определить значения оптимальной доли изъятия запаса, но и выявить индивидуальные ответные реакции популяций на увеличение промысловой смертности, а также оценить последствия селективного промысла.

Практическая значимость. Результаты исследования используются для рационализации промысла семги в исследуемых водоемах. В частности, на основании выполненных расчетов устанавливаются ежегодные нормы изъятия лососей в соответствии с принципом «осторожного подхода». Разработанная имитационная модель может служить основой для прогнозирования численности и наглядной демонстрации возможных последствий того или иного варианта эксплуатации запаса семги.

Апробация работы. Результаты исследований были освещены на Международной конференции «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии» (Петрозаводск, 1999), Конференции молодых ученых ММБИ (Апатиты, 1999) и на Всероссийской научно-технической конференции «Наука и образование - 2003» (Мурманск, 2003).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 научных работ в отечественных и зарубежных изданиях.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, приложения и списка литературы, содержащего 180 наименований, в том числе 55 иностранных; включает 145 стра-

ниц, совмещающих текст, 6 таблиц и 36 рисунков. Структура автореферата в основном соответствует структуре диссертации.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЯ

Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) или семга - типичная анадромная рыба. Сроки пресноводного малькового периода жизни в основном 2-4 года. После ската в море лососи мигрируют к местам нагула. Протяженность миграций может достигать 3-4 тысяч км (Бакштанский и др., 1976). Созревание семги происходит неравномерно. Обычно большинство рыб достигают зрелости после одного года морского нагула, реже после двух - четырех, после чего семга осуществляет анадромную миграцию. Причины, определяющие время наступления половозрелости лососей до конца не изучены, как и вопросы регуляции пола (Зелинский, Смирнов, 1987). После нереста большая часть семги погибает.

Внутри отдельных популяций лосось образует экологические расы, характеризующиеся морфологическими особенностями; выражающимися в различиях между параметрами длины и массы, соотношением полов, а также сроками захода на нерест.

Естественные популяции атлантического лосося в последнее столетие претерпели значительные негативные изменения по всему ареалу (Азбелев, 1966; Netboy, 1968; Бакштанский и др., 1980; Шустов, 1983; Уивер, Столт, 1988; Кузьмин, Яковенко, 1996 и др.). В Мурманской области в результате гидростроительства лосось полностью исчез из рек Нива, Воронья, Териберка. Несмотря на это, популяций семги в большинстве проходных рек Кольского полуострова находятся в удовлетворительном состоянии (Кузьмин, Яковенко, 1996), что предопределяет достаточно интенсивное использование запаса.

В последние несколько десятилетий промысел и одновременный учет семги ведется на рыбоучетных заграждениях, устанавливаемых в устьевой части рек. Кроме этого, в Белом море лососей ловят на прибрежных тоневых участках. Несмотря на давнюю историю промысла, до последнего времени не было выработано объективных критериев управления ресурсами лосося.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ИССЛЕДУЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СЕМГИ

Из исследуемых рек Тулома, Ура и Западная Лица относятся к бассейну Баренцева моря, река Варзуга впадает в Белое море (рис. 1).

Гидрологические условия всех лососевых рек схожи (Шустов, 1983). Воде в реках Кольского полуострова свойственна высокая прозрачность, слабая минерализация и небольшое количество взвесей. Содержание кислорода высокое и часто близкое к насыщению. Продольный профиль рек имеет ступенчатый вид с падениями на коротких участках и высокими

скоростями водотока. Характер грунтов также одинаков и представлен на плёсовых участках песчано-глинистыми фракциями. На перекатах и порогах преобладают каменисто-валунные грунты.

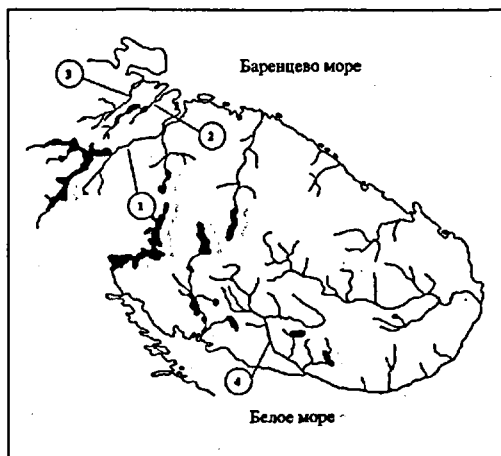


Рис. 1. Месторасположение исследуемых водоемов: 1. река Тулома, 2. река Ура, 3. река Западная Лица, 4. река Варзуга.

Река Тулома зарегулирована двумя гидроузлами. Для пропуска на нерестилища проходных рыб одновременно со строительством Нижнетуломской ГЭС (1934-1936 г.г.) был создан рыбоход лестничного типа, успешно работающий по настоящее время. Эффективность рыбохода Верхнетуломской ГЭС, построенного в 1966 году, оказалась низкой, и в 1970 году он был закрыт. Несмотря на потерю значительной части нерестово-выростных угодий (НВУ), стадо туломского лосося ни только не исчезло, но и отличается устойчивым воспроизводством (Салмов, 1981). Воспроизводство семги происходит в низовых притоках реки (Мартынов, Куценко, 1985).

Основные нерестилища семги в реке Западная Лица располагаются в верхней трети реки. На протяжении реки расположены 5 небольших водопадов (падунов), преодолимых для анадромных мигрантов лосося..

Река Ура, как и большинство рек Кольского полуострова, относится к водным системам озёрно-речного типа. Воспроизводство семги осуществляется преимущественно в нижнем и среднем течении.

Река Варзуга полуравнинного типа, доступна для семги на всем протяжении. Обладает самым большим фондом нерестилищ и выростных угодий среди всех лососевых рек Кольского полуострова.

Рыбное сообщество состоит, в основном, из представителей трех фаунистических комплексов (Никольский, 1953, 1980): арктического пресноводного - сиг, ряпушка, корюшка, арктический голец, налим; бореального равнинного - щука, окунь; бореального предгорного - атлантический лосось, кумжа, хариус, речной голянь.

Кроме того, во всех реках обитают колюшки трехиглая и девятииглая, а по нечётным годам во все реки заходит на нерест акклиматизируемая горбуша. Из перечисленных видов большая часть является конкурентами и хищниками в отношении молоди семги.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы три категории материалов:

- *биологические*, включающие сведения о возрастной и половой структуре уловов, индивидуальной плодовитости и её возрастных изменениях, данные по линейному и весовому росту;

- *промысловые*: информация о методах, времени, продолжительности, характере лова, численности нерестовых стад лосося;

- *гидроклиматические*, включающие сведения о толщине ледового покрова, температуре воды в поверхностном слое, уровне рек, расходе воды.

В состав анализируемых материалов включены результаты работ, выполненных автором лично в ходе исследований, выполненных в период работы в ихтиологической службе управления Мурманрыбвод и отделе Биоресурсов внутренних водоемов ПИНРО с 1992 по 2002 годы. Эти данные содержат основные биологические характеристики производителей и молоди исследуемых популяций (таблица 1).

Таблица 1.

Объем собранного материала (1992-2002)

	Тулома	Ура	Западная Лица	Варзуга
Нерестовые мигранты:				
Длина и масса	8200	3700	2050	11700
Возраст	8140	3700	2050	10970
Плодовитость	52	41	26	38
Молодь:				
Длина и масса	2700	2900	2690	3530
Возраст	2450	1810	1570	2100

Кроме собственных, использовались многолетние ретроспективные данные по биологической структуре и материалы по промысловой статистике популяций семги, любезно предоставленные ихтиологической служ-

бой Мурманрыбвода. В работе также использованы результаты наблюдений водомерных постов Мурманского Областного гидрометеоцентра.

В качестве материала для работы использовались производители и молодь семги. Материал по производителям собирался в период нерестового хода из ловушек рыбоучетных заграждений, установленных в устьевых частях исследуемых рек. Молодь лосося в реке отлавливалась с помощью электроловильного аппарата. Обработка данных производилась по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Мартынов, 1988).

Математическое описание линейного и весового роста проводилось по уравнению Берталанфи. Характер роста, как приспособительного процесса к изменяющимся внешним и внутренним условиям, специфичен для того или иного периода развития. У проходных лососей выделяются два основных периода - пресноводный и морской. Вычисления проводились для каждого периода в отдельности. У молоди определялись только параметры линейного роста. Оценка параметров производилась стандартными методами (Рикер, 1979). Значения параметров естественной смертности для периодов речного и морского роста получены по эмпирической регрессии Паули (Pauly, 1980), связывающей эту величину с параметрами уравнения роста Берталанфи и средней температурой среды обитания. Уровень промысловой смертности в море был назначен на основании результатов исследований, проводимых разными исследователями в разное время (Бакштанский, 1970; Бакштанский, Нестеров, 1973; Гринюк, 1977; Яковенко, 1977, 1987; Антонова, Чуксина, 1985, 1987; Бакштанский и др., 1985; Chadwick et al., 1985; Бугаев, 1987; Zubchenko et al., 1995; Friedland et al., 1996).

Ретроспективное восстановление численности отдельных когорт и общей численности пополнения по каждому году осуществлялась с помощью когортного анализа. Исходными материалами служили матрицы возрастной структуры нерестового стада и известные оценки естественной и промысловой смертности.

Значения коэффициентов естественной смертности в период речного малькового периода и морского, начиная с возраста 1SW, а также промысловой смертности в море принимались постоянными. Учитывая линейность связи численности заходящей на нерест семги со среднегодовой температурой воды в Баренцевом море, и полагая, что величина нерестового стада в значительной мере определяется выживаемостью смолтов и постсмолтов, значения естественной смертности на этапе от смолта до окончания первого года морского нагула задавались линейными регрессиями. Значения коэффициентов в этих регрессиях подбирались при настройке когортного анализа. Параметры смертности колебались в интервале $1,5...2,2 \text{ год}^{-1}$ применительно к семге из рек баренцевоморского бассейна и $2,2...3,9$ для варзугской популяции.

Численность пополнения по каждому году восстанавливалась по известной формуле Баранова с отдельными оценками коэффициентов естественной и промысловой смертности для различных фаз речного и промыслового периодов жизни.

Процессы выживания в период действия компенсационной фазы описывались классической моделью пополнения; Рикера (Ricker, 1954), связывающей темпы отмирания молоди с начальной численностью когорты. Это же уравнение использовалось для восстановления отдельных компонент смертности.

Анализ воспроизводства, помимо задания в модели детерминированной связи в системе запас-пополнение, включал исследование динамики независимой от плотности компоненты естественной смертности и ее связи с гидрологическими факторами. Этот анализ осуществлялся с помощью процедуры пошаговой множественной регрессии, основанной на поэтапном включении каждой переменной в модель при условии достаточности её вклада в анализируемую дисперсию.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основные популяционные параметры и состояние запасов семги.

Результаты параметризации уравнений роста приведены в таблице 2. Здесь же приведены рассчитанные значения коэффициентов естественной смертности в пресноводный и морской периоды жизни, а также параметры воспроизводства.

Таблица 2.

Популяционные характеристики лосося.

Параметр	Тулома	Ура	Зап. Лица	Варзуга
Асимптотическая длина для периода речного роста L_{∞} , см	26,9	29,0	33,0	16,0
Асимптотическая длина, см (масса, кг) для периода морского роста L_{∞}	170,0(42,0)	188,0 (64)	175,0(42,8)	95,0 (38,0)
Линейный коэффициент речного роста, K , год ⁻¹	0,11	0,11	0,10	0,22
Линейный (весовой) коэффициент морского роста, K , год ⁻¹	0,18 (0,11)	0,17(0,17)	0,19(0,21)	0,49 (0,19)
Возраст при нулевой длине, для периода речного роста t_0 , год	-1,6	-1,7	-1,2	-1,3
Возраст при нулевой длине, для периода морского линейного (весового) роста, t_0 , год	-1,2 (-1,1)	-1,1 (-1,1)	-1,0 (-1,0)	-2,0 (-1,7)
M для речного периода жизни, год ⁻¹	0,18	0,16	0,15	0,34
M для морского периода жизни, год ⁻¹	0,16	0,14	0,16	0,35
Параметр компенсаторной смертности α , экз. ⁻¹ год ⁻¹	$1,694 \times 10^{-10}$	$6,122 \times 10^{-10}$	$8,1633 \times 10^{-10}$	$1,633 \times 10^{-11}$
Параметр депенсаторной смертности β , год ⁻¹	$7,429 \times 10^{-3}$	$7,571 \times 10^{-3}$	$7,523 \times 10^{-3}$	$5,37 \times 10^{-3}$

Численность нерестового стада, покатной молоди и пополнения 1+.

Общим в динамике численности нерестовых мигрантов семги в ис-

следуемых реках является характер колебаний, имеющий вид резких скачков. Межгодовые различия в обилии нерестовых лососей могут достигать шести и более раз (рис. 2).

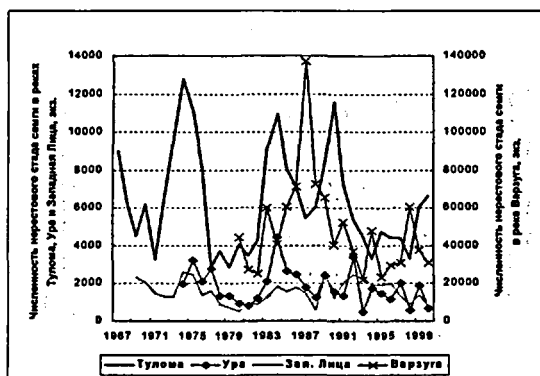


Рис. 2. Динамика численности нерестового стада семги.

Максимальная численность семги, зафиксированная на рыбоучетных заграждениях, составила в Туломе 12784 экземпляра (1974 год), Уре 4458 (1984 год), Западной Лице 2605 (1974 год) и Варзуге 137419 экземпляров (1987 год).

Принято связывать общность в динамике численности промысловых рыб, в том числе атлантического лосося, с формированием в Северной Атлантике условий, повышающих либо снижающих интенсивность биологических процессов во всех звеньях биологического воспроизводства (Берг, 1948; Ижевский, 1964; Бирман, 1969). Вместе с тем, отсутствие выраженной синхронности в изменениях межгодовой численности семги популяций разных рек наводят на мысль о существовании индивидуальных для каждого стада факторов, ответственных за формирование запаса.

Восстановленное количество покатной молоди, ежегодно покидающей реки, также демонстрирует колебательную динамику, имеющую сходство в реках Баренцево-морского бассейна (рис. 3).

Среднее значение численности катадромных мигрантов для Туломы составляет 59570 экземпляров в год, при колебании от 16800 до 124100. В Уре и Западной Лице наблюдается меньшее среднегодовое количество смолтов, соответственно 18200 (6700-40900) и 12900 (5300-21900) экземпляров. Наиболее продуктивна Варзугская популяция, где в отдельные годы численность покатной молоди достигает 2400000 - 2870000 экземпляров, составляя в среднем, 1370000 рыб, что соответствуют ранее полученным оценкам (Зубченко и др., 1991).

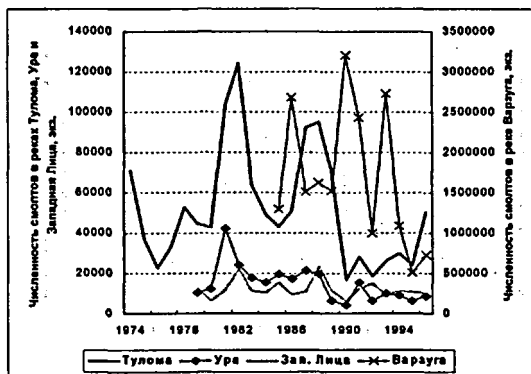


Рис. 3. Динамика численности смолтов.

Реконструированная численность молоди в возрасте 1+, образующая пополнение, представлена графически (рис 4).

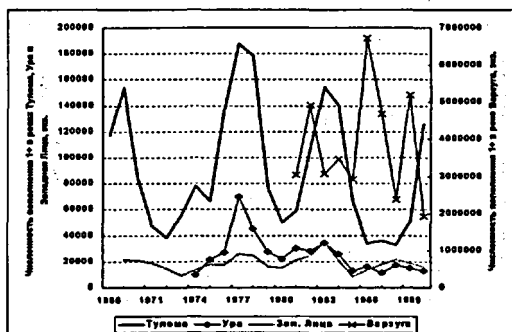


Рис. 4. Восстановленная численность пополнения 1+.

Обращает на себя внимание выраженная синхронность колебаний численности молоди в реках Тулома, Ура и Западная Лица с минимумом в начале 70-х годов, 1980-м и 1986-1988 годами. Наиболее продуктивна река Варзуга, среднегодовое количество молоди 1+ в которой составляет около 1500000 экземпляров.

Оценка выживаемости семги на разных этапах жизни.

После восстановления численности пополнения и смолтов, произведена оценка коэффициентов выживаемости на разных этапах жизни с целью сопоставления этих величин с общепринятыми значениями и для подтверждения адекватности результатов когортного анализа.

От момента закладки икры до стадии смолта выживаемость составила у туломского лосося в среднем 0,44%, в колебаниях от 0,14 до 1,38% у семги рек Ура и Западная Лица, соответственно 0,47% (0,14 - 1,43) и 0,36% (0,12 - 1,61). Варзугская популяция демонстрировала выживаемость на этапе икра-смолт 1,48% (0,30-3,78). Значения коэффициента возврата производителей от смолта с учетом морского промысла для Туломского лосося составил 10,8% (7,4 - 17,3), в популяции Уры 10,3% (3,2 -16,8), Западной Лице 10,4% (4,4 - 16,9). В Варзугской популяции этот показатель был несколько ниже 2,9% (0,9-6,4). Полученные значения оказались близкими к имеющимся в литературных источниках (Азбелев, 1960; Яковенко, 1976; Chadwick et al, 1985 и др.).

Анализ причин динамики возрастного состава нерестового стада.

Помимо значительных пульсаций величины пополнения, на динамику численности нерестового стада лосося оказывает влияние непостоянство времени наступления покатной и анадромной миграций. Отмечено, что для стад семги исследуемых рек общей тенденцией является сокращение доли лососей, нагуливавшихся в море в течении двух и более лет и соответствующее возрастание относительного количества «тинды» - особей, нерестующих после первого года морского нагула (рис. 5).

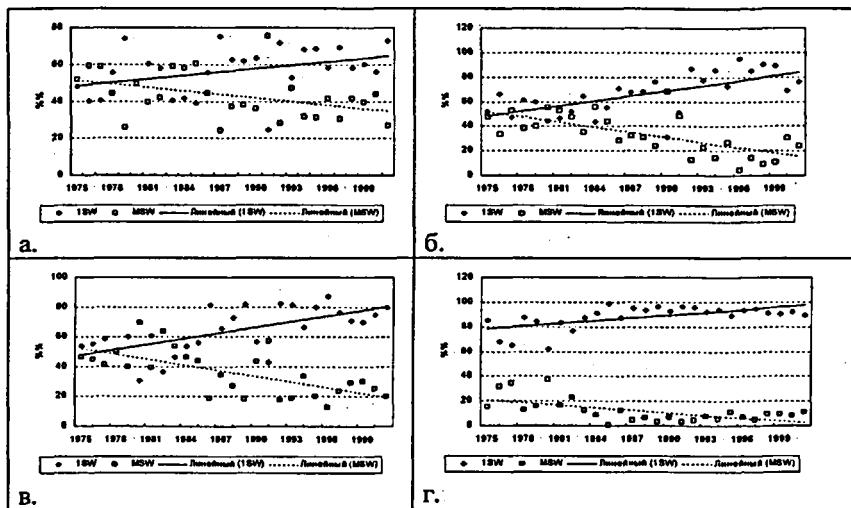


Рис. 5. Тенденции в динамике соотношения тинды и старшевозрастных лососей в реках: а. Тулома, б. Ура, в. Западная Лица, г. Варзуга.

Для популяций лосося рек Уры и Западной Лицы различия между долей таких рыб в стаде в первые и последние 10 лет рассматриваемого периода достоверны ($p < 0,05$).

Обычно сокращение доли рыб старших возрастов принято связывать с переловом. Однако, с середины 90-х годов на всех рыбоучетных заграждениях введен щадящий режим эксплуатации, а морской промысел в международных водах отменен с 1990 года. Тем не менее, тенденция снижения численности старшевозрастной семги продолжается по всему ареалу.

Для объяснения причин этого явления проведен поиск корреляционных связей между долей разновозрастных нерестовых мигрантов и абиотическими и биотическими факторами. Число сравниваемых пар значений - от 16 до 22.

На примере семги туломской популяции показано, что чем выше абсолютная численность генерации, тем меньшая доля молодежи от нее скатится в возрасте 3+ ($r = -0,67$) и тем большая - в возрасте 4+ ($r = 0,57$) и 5+ ($r = 0,64$). Кроме того, большая часть лососей созреет и вернется на нерест в возрасте двух лет морского нагула (2SW) ($r = 0,59$) и меньшая как тинда (1SW) ($r = -0,52$). Температурные условия также влияют на процессы наступления возраста покатной миграции и полового созревания, но влияние это выражено слабее. Обнаружена связь между суммарной температурой периода инкубации и долей смолта в возрасте 3+ ($r = 0,51$), 4+ ($r = -0,42$) и 5+ ($r = -0,57$). Морские температуры дают следующий эффект: с их повышением несколько снижается доля тинды ($r = -0,61$) и увеличивается процент лососей старших возрастов морского нагула ($r = 0,61$).

Косвенные доказательства в пользу наследственной обусловленности раннего созревания могут дать сопоставления относительного количества производителей и потомков разных возрастных категорий. Проведенное сопоставление не выявило связи между долей разновозрастных лососей в родительском стаде и долей рыб этих же возрастов в потомстве. Наследуемость наступления возраста покатной миграции четко не прослеживается при попытке связать его с относительным числом лососей различных возрастов в родительском стаде.

Таким образом, статистическое сопоставление, направленное на выявление наследуемости времени наступления ската и половой зрелости не дало сколько - нибудь существенных результатов.

Биологические ориентиры управления запасами семги.

На протяжении нескольких десятилетий способ управления запасами лосося сводился к определению доли изымаемой рыбы в половину от всей зашедшей в реку, что не было обосновано объективными расчетами.

После накопления достаточного количества исходных данных по численности родительского запаса (выраженного в самках) и получаемых от не-

го количества нерестовых мигрантов, были рассчитаны параметры уравнений SR зависимостей для Туломы (Tretyak et al., 1997); Уры, Западной Лицы, Поноя и Варзуги (Alexeev, Prusov, 1998), а впоследствии и для других рек. Характер взаимосвязи в системе «запас-пополнение» хорошо аппроксимируется кривой Рикера.

После параметризации модели пополнения, путем несложных вычислений найдены величины родительского запаса, выраженного числом самок, необходимого для получения максимального пополнения.

Полученные величины являются в настоящее время ориентиром для расчетов общедопустимого улова в соответствии с принципом «осторожного подхода», развивающемся в последнее время в рамках промыслово-биологических исследований (Зубченко, 1999; Potter, 2001).

Характеристики воспроизводства семги.

Использованные кривые воспроизводства отражают лишь осредненную зависимость величины потомства от родительского запаса. Реальная динамика пополнения характеризуется существенными межгодовыми колебаниями и отображается графически как облако точек, расположенных около полученной кривой (рис. 6).

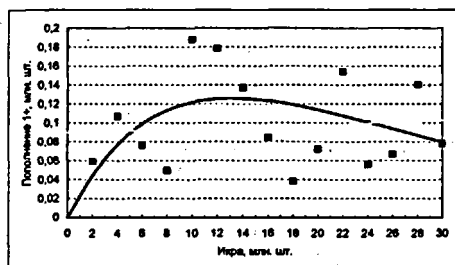


Рис. 6. Скаттер связи запас-пополнение и кривая воспроизводства семги реки Тулома..

Анализ причин колебаний численности пополнения необходим для более точного математического описания механизма его формирования. Считается, что в течение компенсаторной фазы смертность молоди рыб включает две составляющие – зависимую (αE) и независимую (β) от плотности. По смыслу параметр α представляется относительно консервативным, что позволяет считать его величиной, близкой к постоянной. В этом случае межгодовые изменения пополнения должны быть связаны, в основном, с изменениями величины β . Сделана попытка ретроспективной реконструкции динамики независимой от плотности смертности молоди и ее последующего сопоставления с изменениями различных гидроклиматиче-

ских факторов. Реконструкция депенсаторной смертности позволила также сопоставить ее динамику у разных популяций.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что динамика соответствующей компоненты смертности также имеет более или менее выраженный колебательный характер, достигая, например, в туломской популяции максимальных значений в 1972, 1980 и 1985 годах. В свою очередь, 1977 и 1978, и 1984 годы можно охарактеризовать, как наиболее благоприятные по гидроклиматическим условиям (рис. 7).

Отмечена синхронность колебаний депенсаторной смертности, особенно в популяциях Уры и Западной Лицы. Объяснением этому может служить географическая близость, а, следовательно, сходность климатических условий этих рек.

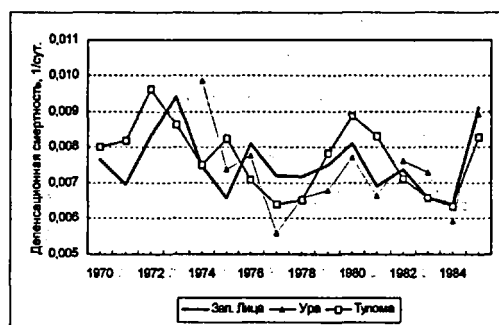


Рис. 7. Динамика независимой от плотности смертности молоди в реках Тулома, Ура и Западная Лица.

Изучение множественной корреляционной зависимости начиналось с построения и анализа матрицы парных корреляционных коэффициентов с последующим отбором наиболее существенных факторов (имеющих значение F-критерия > 4). Отобранные факторы включались в модель множественной регрессии, при этом учитывалось, что число этих факторов должно быть по крайней мере в 5 раз меньше числа единиц, входящих в совокупность. Кроме того, соблюдалось требование возможно меньшей взаимосвязи включаемых переменных, во избежание искажения результатов. Критерием степени тесноты связи между модификациями величины результативного признака и изменениями факторных признаков служил коэффициент множественной корреляции R , величина, показывающая, в какой мере изменчивость результативного признака обусловлена совокупным влиянием вовлеченных в модель факторов.

В качестве переменных факторов внешней среды использовались годовые и ежемесячные показатели температуры воды в реках, уровня воды,

ледового покрова. В случае, если только одна из переменных входила в модель, использовалась парная регрессия.

Анализ показал, что факторами, наиболее ответственными за темпы отмирания молоди семги туломской популяции являются уровень воды в реке в июне последующего за нерестом года, толщина льда в ноябре в год нереста и средневзвешенная суммарная температура воды в период инкубации икры с ноября по март. Коэффициент детерминации (R^2) в этом случае равен 0,77.

Темпы отмирания молоди в Западной Лице зависят от температуры воды в реке в июне в год выклева и толщины льда в ноябре в год нереста ($R^2 = 0,72$).

Наиболее существенное влияние на процесс смертности молоди популяции реки Ура, по результатам исследования, оказывает расход воды в июне в год выхода личинок из гнезд ($r=0,68$) и уровень воды в этот месяц ($r=0,56$).

Результаты применения процедуры множественной пошаговой регрессии были выражены соответствующими уравнениями для семги популяций рек Туломы и Западной Лицы.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ СТАД СЕМГИ

Проведённый выше анализ позволил получить фрагментарные знания об объекте исследования и его системных свойствах. Для того чтобы узнать, как тот или иной фактор может влиять на динамику в целом, необходимо свести их в единую систему.

Предлагаемая интегрированная модель состоит из функциональных разделов, описывающих формирование пополнения, смертность на мальковом этапе жизни, в период постсмолта и морского нагула, промысел в море и в реке, процесс полового созревания и формирование нерестового стада. Каждый последующий раздел оперирует результатами, полученными предыдущим и, в свою очередь, формирует исходные данные для последующего. Модель отражает как внутренние, авторегуляторные процессы, свойственные данному лососевому стаду, так и переменные внешние воздействия. Значения параметров, вовлеченных в систему, можно обозначить либо фиксированными величинами, либо, при необходимости, случайно меняющимися в определенном диапазоне значений. Общая структурная схема модели приведена на рисунке 8.

Схема модели повторяет мозаичную возрастную структуру, присущую сёмге, и охватывает период в 110 лет.

Популяционная плодовитость определяется как сумма произведений средневзвешенных значений индивидуальной абсолютной плодовитости самок данного возраста на долю самок этого возраста в нерестовом стаде. Процесс формирования пополнения выражен уравнением Рикера. За вели-

чину запаса принимается количество икры, содержащейся в самках, составляющих нерестовое стадо.

Количество двухлетков, полученных от нереста данного года, образует пополнение. Значение компонент зависящей от плотности и независящей от нее определялось на основании фактических данных по популяционной плодовитости и восстановленных величин молоди в возрасте 1+. Модель базируется на четком разграничении регуляторных и стохастических эффектов, благодаря чему возможно описание поведения имитируемой популяции под действием только эндогенных факторов.

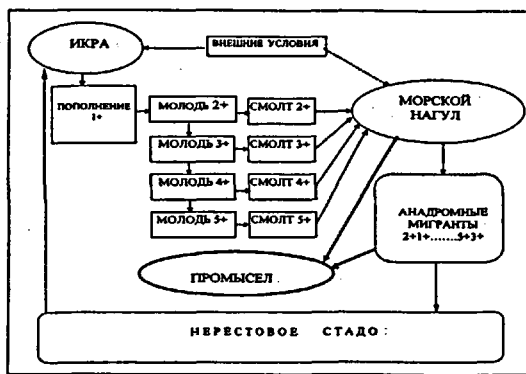


Рис. 8. Блок - схема модели (пояснения в тексте).

Коэффициент естественной смертности в речной период полагался постоянным, как и смертность взрослых рыб в период морского нагула. Смертность на этапе от смолта до возраста 1SW варьирует в зависимости от температуры среды. Связь этих параметров задавалась линейными регрессиями. Процентное соотношение смолтов, скатывающихся в море в том или ином возрасте, определялось по среднегодовым величинам. Такая же схема применялась для описания относительного количества рыб разного возраста, достигших половой зрелости и совершающих нерестовую миграцию. Промыслом (морским и концентрированным в реке) изымается задаваемое количество нерестовых мигрантов. Не изъятая промыслом часть нерестового стада продуцирует последующий запас икры. В модель включено описание воздействия факторов среды в период формирования пополнения с помощью соответствующих уравнений множественной регрессии. Алгоритм вычислений и графическое отображение полученных результатов создавались с использованием компьютерных программ Microsoft Excel, Microsoft Word и Statistica. Для идентификации созданной модели была применена ее реализация со значениями основных характеристик, соответствующих имеющимся рядам данных по Туломе. Результаты идентифика-

ции показали высокую степень соответствия модельных и реальных данных (рис. 9).

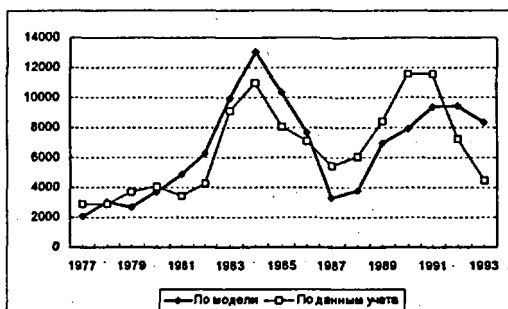


Рис. 9. Расчетная и фактическая численность туломского лосося.

Поведение модельной популяции исследовалось при неизменных условиях жизни, их изменениях неопределенного характера и периодических колебаниях. В качестве переменных условий жизни были использованы различные промысловые нагрузки - от полного отсутствия промысла до предельных, различные термальные условия в период морского нагула, колебания значений смертности в период формирования пополнения. Кроме того, исследовалось воздействие на изучаемую систему изменение возрастной структуры стада и комплексное влияние перечисленных факторов. В качестве результирующего показателя модели принято количество возвращающихся на нерест лососей.

Результаты реализации модели для постоянных условий воспроизводства продемонстрировали различное поведение рассматриваемых моделируемых популяций при введении значений промысловой смертности разной интенсивности. Для изучаемых рек баренцевоморского бассейна, в условиях отсутствия промысла, моделируемые системы после непродолжительного периода запуска, характерного для всех случаев, демонстрировали выраженную периодическую динамику - автоколебания, имеющие вид осцилляций с периодом 13-14 лет. Амплитуда их, индивидуальная для каждой популяции, варьировала в четырех - пятикратном диапазоне. Численность нерестовых мигрантов колебалась приблизительно от 2000 до 10000 экземпляров для Туломского стада, от 700 до 2800 в популяции реки Ура и от 500 до 2200 - в модели реки Западная Лица. Повышение F до значения $0,7 \text{ год}^{-1}$ приводит к постепенному затуханию автоколебаний и стабилизации численности. Увеличение интенсивности промысла ведет к дальнейшему росту численности с максимумом при значениях F 1,4-1,5 год^{-1} . Равновесное состояние популяций при этом сохраняется. Увеличение промысловых нагрузок до уровня, обеспечивающего изъятие 90% нерес-

тового стада и выше, приводит к скачкообразному переходу систем в неравновесное состояние и быстрому подрыву запаса (рис. 10 а, б, в).

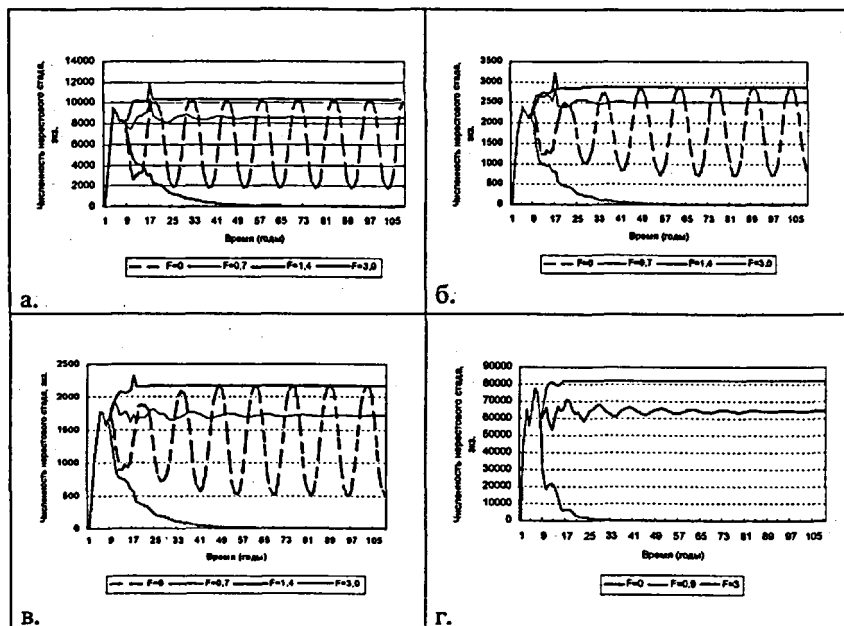


Рис. 10. Поведение модельных популяций лосося при различной промысловой смертности (а. Тулома, б. Ура, в. Западная Лица, г. Варзуга).

Популяции лосося реки Варзуга свойственны затухающие автоколебания при отсутствии промысла. При условии даже незначительного промысла она переходит в равновесное состояние, демонстрируя большую чувствительность к повышению величины промысловой смертности, по сравнению с остальными рассматриваемыми популяциями. Наибольшая численность наблюдается при изъятии 60% нерестового стада, что соответствует коэффициенту промысловой смертности $0,9 \text{ год}^{-1}$ (рис. 10 г).

С целью исследования воздействия хаотического промысла была произведена реализация моделей со стохастически меняющимися значениями F в диапазоне $0...3 \text{ (год}^{-1}\text{)}$. Выяснилось, что моделируемые популяции лосося выдерживают переменное воздействие. В этом случае и численность и биомасса изменяются так же случайно.

В результате модельного эксперимента показана высокая устойчивость лососевых стад изучаемых рек баренцевоморского бассейна к интенсивному промыслу и способность к достаточно быстрому восстановлению после длительного периода перелоа. Высокую воспроизводительную спо-

способность туломской семги отмечал В.В. Азбелев (1958) по расчетам которого, после возобновления работы туломского рыбохода, закрытого на 4 года в связи с Отечественной войной, коэффициент возврата достигал 7,3 от одного производителя.

Моделировались последствия воздействия на лососевое стадо селективного, базирующегося на старшевозрастных особях (рыбах с двумя и тремя годами морского нагула) промысла. Для этой ситуации характерно неуклонное снижение численности лососей и максимальный улов, немногим превышающий 2000 рыб при значении F 1.0 год⁻¹ (рис. 11).

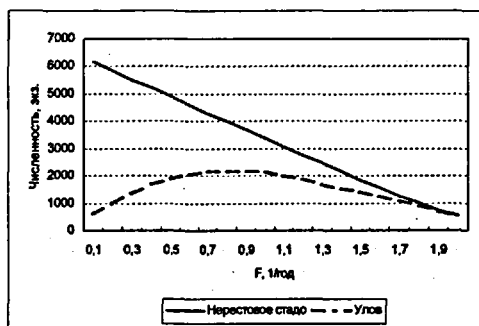


Рис. 11. Средняя численность и кривая уловов лосося популяции реки Тулома при селективном промысле.

Имитируемый с помощью модели случайный характер процесса созревания порождает хаотические возмущения в динамике численности нерестовых мигрантов, в общем не нарушая при этом присущую баренцево-морским популяциям цикличность. Динамика численности популяции реки Варзуга в этих условиях выглядит как случайные незначительные отклонения от среднего уровня, равного приблизительно 60 000 особям.

Определяющее значение океанической температуры в динамике численности атлантического лосося отчетливо прослеживается при моделировании ситуаций, связанных с форсированным введением различных температурных условий.

У модельной популяции Варзугской семги наблюдается переход к колебательной ритмике в условиях постоянных океанических температур начиная от 5 °С и выше. Период автоколебаний 12-13 лет. При снижении температур наблюдается стремление системы к равновесному состоянию. Динамика нерестового запаса рек Тулома, Ура и Западная Лица в принципе демонстрирует схожий ответ: повышение температуры приводит к увеличению амплитуды колебаний (рис. 12).

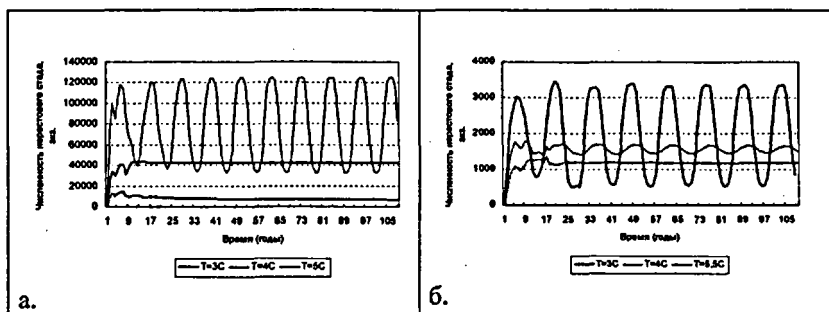


Рис. 12. Ответы моделируемых популяций на воздействие постоянных океанических температур: а. Варзуга, б. Ура.

Случайное изменение температур приводит систему к изменениям неопределенного характера. При введении в модель гармонических колебаний океанической температуры с различным периодом и амплитудой в рамках естественных значений, обнаружилась тенденция вытеснения естественных колебаний численности при отсутствии промысла (рис. 13 а). При условии оптимального промысла во всех случаях произошло замещение атоколебаний периодическими изменениями температуры (рис 13 б).

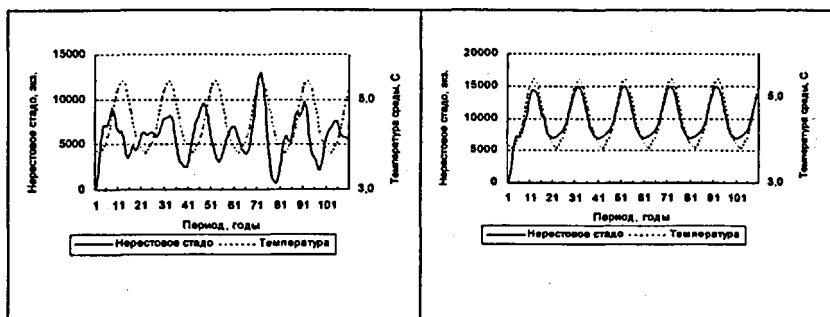


Рис. 13. Динамические ответы модели стада лосося на осцилляции температуры с периодом 20 лет: а. в условиях отсутствия промысла, б. при промысловой смертности $1,4 \text{ год}^{-1}$.

Аналогичным образом анализировалось воздействие на модельную популяцию изменений факторов среды в период формирования пополнения. Это воздействие моделировалось с помощью флуктуации параметра независимой от плотности смертности в интервале наблюдаемых значений и случайным образом. Обнаружилось, что автоколебательная ритмика подавляется, а в ряде случаев полностью замещается периодическими изменениями депенсационной смертности, как и в предыдущем случае.

Популяции выражение реагировали на стохастические изменения параметра независимой от плотности смертности. Ответ системы представляет случайные возмущения траектории, воспроизводящей численность нерестового стада со значительным размахом амплитуды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование популяционной динамики такого сложного объекта, как атлантический лосось, сопряжено с рядом объективных трудностей. Прежде всего, восстановление количественных значений величины пополнения представляет собой задачу с несколькими неизвестными. Так, невозможно дать точную количественную ежегодную оценку промысловой смертности в период морского нагула. Выходом из положения стало усреднение этой величины на основании ее достаточно близких оценок, полученных рядом авторов (Бакштанский, 1970; Бакштанский, Нестеров, 1973; Гринюк, 1977; Яковенко, 1977, 1987; Антонова, Чуксина, 1985, 1987; Бакштанский и др., 1985; Бугаев, 1987; Zubchenko et al, 1995). Данные перечисленных авторов согласуются с аналогичными данными, приводимыми иностранными исследователями (Chadwick et al., 1985; Friedland et al., 1996).

Естественная смертность в период морского нагула, определенная на основании математической связи ее с параметрами уравнения роста, оказалась близкой к литературным данным. Принятый рабочей группой по лососю ICES мгновенный коэффициент смертности для лососей в возрасте 1SW и старше равен 0,1 год⁻¹ (Anon, 1989), что подтверждается рядом исследований (Doubleday et al., 1979; Friedland et al., 1996 и др.).

Выживаемость в период от смолта до производителя, определенная нами в среднем 10-11%, также совпадает с существующими оценками (Яковенко, 1976; Chadwick et al., 1985). Выживаемость от отложенной икры до смолта по проведенным нами расчетам составила у семги разных популяций от 0,36 до 0,47%. По расчетам В.В. Азбелева (1960) выживаемость от икры до ската в море составила для Колвицы 0,53% - 0,84%, Туломы - 0,9%, Колы - 0,35%. Для семги реки Порья этот параметр равен 1,05% (Яковенко, 1976). По сообщению Никифорова (1959 б) выживаемость от икры до смолта в Туломе колеблется в пределах 0,34-0,46%. Зарубежные исследователи приводят схожие оценки выживаемости на этом этапе: 0,16 - 0,52, в среднем 0,38% (Cunjak, Therrien, 1998).

Несмотря на то, что центральные механизмы регуляции численности в популяциях семги лежат в промежутке развития между моментом откладывания икры и временем, соответствующим завершению формирования территориального поведения, считается, что критическим периодом в развитии лосося является также временной отрезок, приходящийся на смолтификацию и первые месяцы жизни в море. Этот период развития сопряжен с вы-

сокой смертностью, предопределяющей мощность допромысловой численности и нерестового запаса (Scarnecchia, 1984; Friedland et al., 2000). Это положение подтверждено модельными экспериментами.

Выявленное воздействие температурного и водного режима на выживаемость молоди в период компенсаторной фазы не противоречит сложившимся представлениям (Лившиц, Нефедова, 1963; Hanson, Woters, 1974; Мартынов, 1981; Павлов, 1985 и др.).

Результаты проведенного исследования позволяют утверждать о сходности воздействия внешних факторов на формирование пополнения семги в близких по географическому положению реках. Вероятно, только с накоплением достаточно больших и достоверных рядов данных, можно будет дать исчерпывающую оценку этого процесса.

ВЫВОДЫ

1. Общей тенденцией в структуре нерестовых стад лосося рек Тулома, Ура, Западная Лица и Варзуга является сокращение доли рыб старших возрастов. На примере семги реки Тулома показано, что возраст наступления покатной и нерестовой миграций может быть связан с температурными условиями инкубационного периода и морского нагула, а также с начальной численностью генерации.

2. Произведенная оценка демографических параметров показала их схожесть у изучаемых популяций. Характер взаимосвязи в системе «родители-потомки» позволяет удовлетворительно описать процесс пополнения семги уравнением Рикера.

3. Обнаружены синхронные изменения в динамике независимой от плотности смертности в популяциях семги рек Тулома, Ура и Западная Лица. Факторами, контролирующими смертность молоди лосося в этих реках являются: температура воды в период инкубации икры, расход и уровень воды в июне и толщина льда в ноябре. Действие перечисленных факторов проявляется по-разному у разных популяций.

4. При постоянных условиях жизни, в динамике модельных популяций семги проявляются автоколебания различного характера. Увеличение промысловых нагрузок приводит к демпфированию естественных флуктуаций и стабилизации состояния запасов с одновременным увеличением средней численности стада. Промысловые нагрузки, обеспечивающие изъятие 90% нерестового стада и более, ведут к скачкообразному выходу системы из состояния равновесия и неуклонному снижению численности популяций.

5. Наибольшая численность нерестового стада лосося достигается при значении промысловой смертности $1,4 \text{ год}^{-1}$ для популяций рек Тулома, Ура и Западная Лица и $0,9 \text{ год}^{-1}$ для Варзуги.

6. Снижение доли старших рыб в нерестовом стаде ведет к сокращению численности запаса и снижению амплитуды автоколебаний. - Популя-

пии лосося чувствительны к изменениям условий выживания молоди на ранних стадиях жизни и в течение первого года морского нагула.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Алексеев М.Ю., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. Популяционная динамика атлантического лосося *Salmo salar* L. некоторых промысловых рек Кольского полуострова // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Сб. ст.-Петрозаводск, 1998. - С. 12-18.

2. Alexeev M.Ju., Prusov S.V. Estimates of conservation limits for Atlantic salmon females for four russian rivers // ICES//CM 1998/DD:l.-6p.

3. Alexeev M.Ju., Prusov S.V., Popov N.G., Antonova V.P. Atlantic salmon from russian rivers. Fisheries and status of stocks in 1997 // ICES//CM 1998/CC:16.-8p.

4. Алексеев М.Ю., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. Популяционная динамика атлантического лосося реки Варзуга // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Тез. докл. -Петрозаводск, 1999. - С. 110-111.

5. Алексеев М.Ю. Определение параметров роста и общей смертности атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в пресноводный период жизни // Мат. конф. молодых ученых ММБИ. Тез. докл. - Апатиты, 1999. - С. 15.

6. Алексеев М.Ю. Метод прогнозирования численности и управления запасами атлантического лосося в реках Мурманской области // Мат. Всеросс. науч.-техн. конф. «Наука и образование - 2003» Ч. 1. Тез. докл.-Мурманск, 2003. - С. 103-104.

7. Алексеев М.Ю. Изучение динамики численности нерестового стада атлантического лосося реки Тулома с помощью математической модели // «Вопросы рыболовства», 2003. Т. 4 №2 (14). - С. 246-263.

Подписано в печать 20.01.04 г.

Уч.-издл. 1,7.

Усл.печл. 1,5.

Формат 60х84/16.

Тираж 120 экз.

Заказ 23.

Издательство ПИНРО.

183763, Мурманск, ул.Книповича, 6, ПИНРО.

№ 2204

РНБ Русский фонд

2004-4

18117