

На правах рукописи

Данилов Михаил Борисович

**ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ
РЫБ ПСКОВСКО-ЧУДСКОГО ОЗЕРА**

Специальность 1.15.13 — ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена на кафедре ихтиологии биологического факультета ФГБОУ ВО Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Научный руководитель:

Криксунов Евгений Аркадьевич
доктор биологических наук, профессор,
чл.-корр. РАН

Официальные оппоненты:

Герасимов Юрий Викторович
доктор биологических наук, профессор,
заведующий лабораторией экологии рыб,
заместитель директора по научной работе
Института биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина Российской академии
наук

Васильев Дмитрий Александрович,
доктор технических наук, старший
научный сотрудник, начальник отдела
сводного прогноза департамента
регулирования рыболовства
Всероссийского научно-
исследовательского института рыбного
хозяйства и океанографии

Ведущая организация:

ФГБУН ФИЦ «Карельский научный центр
Российской академии наук»
(г. Петрозаводск)

Защита состоится «___» _____ 2023 г. в ____ на заседании диссертационного совета 24.01.109.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве науки и высшего образования Российской Федерации по адресу: www.vak.ed.gov.ru.

Автореферат разослан «___» _____ 2023 г.

Учёный секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Кацман Елена Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности. Псковско-Чудское озеро имеет важное значение в региональной экономике и социальной жизни благодаря богатой рыбной продукции (Yurtseva et al., 2014). Начиная с середины 1970-х гг. экосистема Псковско-Чудского озера претерпевает существенные изменения, проявляющиеся в эвтрофировании, изменениях соотношений органического азота и фосфора (Nõges et al., 2003; Румянцев и др., 2006), а также в изменениях гидрологического режима - повышение температуры (Jaagus, 2006; Tarand et al., 2013), понижение уровня (Jans et al., 2007), снижение прозрачности воды и возникновении заморных явлений (Kangur et al., 2013). Общая трансформация экосистемы нашла отражение в изменениях состава и обилия рыбного населения водоёма, что сказалось на результатах промысла. Вопрос стабильности озерных экосистем привлекает все больше внимание исследователей поскольку, начиная с недавнего времени, данные экосистемы рассматриваются как менее прогнозируемые, чем предполагалось ранее (Parmesan, 2006; Moss, 2007; Dobiesz et al., 2010). В силу сложности экосистем больших озер, их реакции на совместное действие стрессовых факторов оказываются плохо предсказуемыми из-за нелинейности связей внутри экосистем и выраженных временных задержек (Reynolds et al., 2000).

Принимая во внимание существенные различия между отдельными частями Псковско-Чудского озера в гидрологических, гидрохимических и трофических условиях, а также разнонаправленные тренды в динамике уловов основных промысловых видов рыб, относительную автономность рыбодобывающих предприятий, действующих на акватории обоих озер – все перечисленные факторы создают предпосылки для раздельного анализа динамики популяций рыб в Псковском и Чудском озерах.

Проблема комплексного исследования популяций рыб в Псковско-Чудском озере рассматривалась в ряде работ (Pihu, 1996; Pihu, Kangur, 2001; Kangur et al., 2007; Saat et al., 2010). Отдельные исследования были посвящены – судаку (*Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)) (Kangur, Kangur, 1996; Ginter et al., 2015) и лещу (*Aramis brama* (Linnaeus, 1758)) (Kangur, 1996; Мельник, Концевая, 2005; Kangur et al., 2007; Концевая, 2009; Saat et al., 2010). В водоеме обитает более 30 видов рыб, многие из которых имеют промысловое значение. Тем не менее, к началу 21 века основу промысла (более 80 % общего вылова) составляли рыбы 4-х видов - судак, лещ, окунь (*Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758)), плотва (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)), динамика популяций которых составляет предмет настоящего исследования. Накопленный к настоящему времени значительный объем наблюдений и промыслово-биологической статистики позволяет перейти к использованию системных методов анализа и оценки состояния популяций промысловых видов, включая оценку обилия популяций, интенсивности промыслового использования, а также изучение роли отдельных факторов обуславливающих урожайность поколений.

Цели и задачи исследования

Цель работы: количественное исследование динамики популяций основных промысловых рыб Псковско-Чудского озера (судак (*Sander lucioperca*), лещ (*Aramis brama*), окунь (*Perca fluviatilis*), плотва (*Rutilus rutilus*)) на рубеже 20 и 21 веков.

Задачи работы:

1. Получить оценки демографических характеристик 4-х видов рыб Псковско-Чудского озера - судака, леща, окуня, плотвы, и провести ретроспективный анализ динамики их общей численности, биомассы и пополнения на основе использования когортных моделей;
2. Идентифицировать модель пополнения, наиболее адекватно описывающую процессы формирования урожайности годовых классов. Проанализировать связь в системе «родители-потомки» у исследованных видов, провести реконструкцию динамики смертности рыб на первом году жизни;
3. Исследовать влияние внешних факторов на процессы формирования пополнения и оценить устойчивость воспроизводства рассматриваемых популяций;
4. Проанализировать состояние промысла исследуемых видов рыб, динамику промысловой смертности, определить оптимальные уровни промысловой нагрузки с позиций устойчивой неистощительной эксплуатации биоресурсов.

Научная новизна. Впервые выполнен количественный анализ отдельных субъединиц популяций судака, леща, окуня и плотвы в Псковском и Чудском озерах. Получены ретроспективные за период 1980-2009 гг. оценки смертности (естественной и промысловой), параметров роста, возрастной динамики относительной улавливаемости, общей численности и биомассы популяций, численности отдельных возрастных групп, коэффициентов эксплуатации.

Проведен анализ воспроизводства исследованных видов рыб, проанализирован характер связи в системе «родители-потомки» («запас-пополнение»); исследовано влияние различных факторов на формирование урожайности пополнения. Оценена возможность подрыва воспроизводства популяций по пополнению.

С использованием модели динамического запаса исследовано состояние промысла рыб в Псковско-Чудском озере. Применительно к отдельным видам проанализированы связи между возможной величиной равновесного вылова и промысловой смертностью. Охарактеризована роль промысла в динамике популяционного обилия исследуемых видов на рубеже 20 и 21 веков.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования дают статистически обоснованные представления о факторах, влияющих на динамику популяций рыб Псковско-Чудского озера, раскрывают масштабы этой динамики в

количественных оценках основных показателей популяционного обилия, определяют роль промысловой эксплуатации в наблюдаемых изменениях популяционных систем.

Полученные оценки служат основой для понимания причин популяционной динамики и прогнозирования возможных изменений в составе рыбного населения Псковско-Чудского озера, являются объективным ориентиром для управления промыслом рыб и разработки мероприятий по сохранению биологических ресурсов этого водоема.

Положения, выносимые на защиту.

1. Динамика общего обилия исследованных видов характеризуется следующими особенностями. В изменениях обилия судака просматривается период роста, продолжавшийся с 1980 г. по 2003 г., и период спада, приходящийся на начало нынешнего века. Динамика популяции окуня характеризуется слабым отрицательным трендом, леща - положительным. Популяция плотвы находится в относительно стабильном состоянии.
2. У всех рассмотренных видов связь в системе «родители-потомки» удовлетворительно описывается куполообразной моделью Рикера. Результаты статистического анализа, полученные с использованием обобщенных линейных моделей, позволяют определить комплекс условий, которые могут играть роль в процессах формирования пополнения. Общими факторами, положительно влияющими на урожайность пополнения, являются средняя температура воды и теплообеспеченность вод (число дней в году с температурой воздуха более +20 °C). Связь урожайности с прозрачностью воды положительная у леща и окуня, отрицательная у судака и плотвы.
3. Сложившийся к первому десятилетию 21 века режим эксплуатации промыслом популяций окуня Псковского озера и судака близок к оптимальному. Признаки превышения порогового уровня промысловой смертности характерны для окуня Чудского озера и леща. Популяция плотвы недоиспользуется промыслом. Характер колебаний величины пополнения относительно замещающего уровня в различные годы исследованного периода в целом свидетельствует об устойчивости воспроизводства популяций исследованных видов. В отдельные годы этого периода величина пополнения леща оказывалась ниже замещающего уровня.

Степень достоверности и апробация результатов. Диссертационная работа опирается на многолетние данные промыслово-биологической статистики, материалы научных наблюдений, проведенных Псковским отделением Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства имени Л.С. Берга (ГосНИОРХ, позже реорганизованный в Псковский филиал ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)) в рамках мониторинга состояния биоресурсов Псковско-Чудского озера и выполнена с

привлечением современных статистических методов, методов популяционного анализа и математического моделирования, что в совокупности обеспечивает обоснованность и достоверность результатов выполненного анализа и сделанных выводов.

Материалы работы были представлены на III Международном симпозиуме Бентологического общества Азии (г. Владивосток, 2016 г.), V, VI, VII Научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (г. Москва, 2017, 2018, 2019), V Международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (г. Новосибирск, 2019), Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2019» (г. Москва, 2019), Отраслевом методологическом семинаре по изучению современных методов оценки и рационального использования водных биологических ресурсов ФГБНУ «ВНИРО» (г. Москва, 2021).

Публикации. По теме работы опубликовано 3 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве науки и высшего образования Российской Федерации.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 147 страницах. Работа состоит из Введения, шести глав, Заключения, Выводов, Списка литературы и Приложений. Список литературы содержит 177 источников, включая 114 – на иностранном языке. Работа содержит 40 рисунков и 32 таблицы.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Криксунову Евгению Аркадьевичу. За помощь в обработке данных и ценные советы автор выражает благодарность - Бобыреву Александру Евгеньевичу, Бурменскому Владимиру Анатольевичу, Шереметьеву Александру Дмитриевичу, Мурзову Николаю Николаевичу, Чулковой Евгении, Чистову Сергею Владимировичу, Васильеву Павлу Валерьевичу. За помощь в предоставлении исходных данных, обработке материала и подготовке публикаций автор благодарит сотрудников Псковского отделения ГосНИОРХ (Псковского филиала ВНИРО) Мельник Marinу Михайловну, Концевую Нину Яковлевну, Северина Сергея Олеговича, Тараканова Владимира Владиславовича. Огромная благодарность моей семье, родным и близким за помощь и поддержку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ПРОМЫСЛОВО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПСКОВСКО-ЧУДСКОГО ОЗЕРА

В Главе 1 представлены сведения об истории исследований ихтиофауны Псковско-Чудского озера. Приведена общая характеристика гидрологических и морфометрических параметров Псковского и Чудского озер. Выполнен обзор состояния экосистемы водоема. Даны характеристики состояния ихтиофауны и основных промысловых видов рыб. Рассмотрены факторы, влияющие на величину годовых классов рыб. Приводятся литературные данные об основных чертах динамики озерных экосистем.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования служили 4 вида рыб, составляющих основу промысловых уловов, а именно: судак, лещ, окунь и плотва. В настоящей работе рассматриваются данные за период с 1980 по 2009 гг. отдельно для Псковского и Чудского озер. Для Чудского озера анализировались объединенные данные по Российской и Эстонской части водоема.

Исходная информация по динамике и составу уловов заимствована из материалов публикаций и архивных источников - фондов Псковского отделение ГосНИОРХ (Псковский филиал ФГБНУ «ВНИРО»), а именно из ежегодных отчетов по биологическому обоснованию прогноза общего допустимого улова (ОДУ) для изучаемого периода - 1980-2009 гг.

Предварительно для каждого календарного года выполнен расчёт возрастного состава общего улова, в качестве которого рассматривалась средневзвешенная по основным орудиям лова (ставные сети, механизированные мутники, заколы, ризцы) оценка соотношения разных возрастных групп в суммарном годовом объёме добычи. Возрастной ряд для судака, окуня, плотвы ограничен возрастом 10+, для леща - 17+. Особи более старшего возраста объединены в так называемую плюс («+») группу, поскольку их уловы не образуют представительную выборку для анализа.

В качестве основного средства исследования использована когортная модель *ADAPT-VPA* (версия 2.8) (Gavaris, 1988, 1993; Mohn, Cook, 1993; Patterson, Kirkwood, 1995), реализованная в пакете прикладных программ *Fisheries Toolbox* (*Fisheries Integrated Toolbox (FIT)* / *National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)* / *National Marine Fisheries Services (NMFS)*, США). Модель является модификацией виртуального популяционного анализа (ВПА / VPA - *Virtual Population Analysis*) и позволяет получать оценки промысловой смертности, численности и биомассы популяции на момент начала календарного года, используя данные о динамике уловов и его возрастной структуре. Преимуществом модели *ADAPT-VPA* перед традиционными процедурами виртуального популяционного анализа является возможность настройки терминальных значений промысловой смертности за счёт вовлечения в анализ дополнительной информации, представленной в виде индексов численности или биомассы. В настоящем исследовании использовались индексы уловов на единицу промыслового усилия: биомасса годового улова на одного рыбака при промысле, численность и биомасса уловов на час траления при научных съемках.

В качестве входных данных для модели использованы временные ряды уловов, подразделённые на возрастные категории, оценки относительной улавливаемости, естественной смертности, темпов полового созревания.

Количественное описание линейного роста выполнено с использованием функции Берталанфи, аппроксимирующей эмпирические данные о возрастных изменениях длины тела.

Для оценки возрастных значений мгновенных коэффициентов естественной смертности (M) использован метод Чена–Ватанабе (Chen, Watanabe, 1989).

Оценки коэффициентов относительной улавливаемости получены методом Южаковой–Снеткова (Южакова, Снетков, 1983; Криксунов, Концевая, 1987), оценивающим доступность разновозрастных рыб промысловым орудиям по их доле в составе улова и предполагающим, что после достижении в определённом возрасте полной улавливаемости, равной 1, её величина остаётся постоянной.

Статистическая обработка данных выполнялась с помощью пакета прикладных программ *Statistica* 6.0.

В качестве индикатора состояния промысла оценивался равновесный улов (улов на единицу пополнения) с помощью модели динамического запаса (Бивертон, Холт, 1969), реализованной в прикладной программе *Yield per Recruit Model* версия 3.1 (FIT / NOAA / NMFS, США).

В качестве индикатора достаточности пополнения для обеспечения стабильного состояния популяции при существующем режиме промысла (Gabriel et al., 1989) рассматривалось распределение точек в системе отношения биомассы нерестового стада (*SSB – Spawning Stock Biomass*) к численности пополнения (*R - recruits*) относительно так называемой линии замещения. Под линией замещения понимается прямая, проходящая через начало координат и некоторую точку на кривой пополнения. Расположение точек выше линии замещения наблюдается в годы, когда величины пополнения достаточно для поддержания биомассы нерестового стада при текущих значениях промысловой смертности. Обратная ситуация, когда точки расположены ниже линии замещения, свидетельствует о недостаточности пополнения в рассматриваемые годы.

Для изучения внутренних факторов, определяющих величину пополнения, выполнен анализ связи в системе «родители-потомки» («запас-пополнение»). Мерой обилия родителей явились оценки биомассы нерестового стада, мерой пополнения – оценки численности соответствующей генерации к концу первого года жизни. Проведены параметризация и сопоставление следующих моделей пополнения: Бивертона–Холта (Бивертон, Холт, 1969), Рикера (Ricker, 1954), Шепарда (Shepherd, 1982). В качестве основных критериев качества аппроксимации использовались оценки статистической надежности параметров функций (стандартная ошибка, критерий Стьюдента (*t*-тест), коэффициент детерминации, нормальность распределения остатков с помощью гистограмм частот, критериев Хи-квадрат и Колмогорова–Смирнова, диаграмм рассеивания наблюдаемых и предсказанных значений, нормальных вероятностных графиков).

Анализ влияния факторов внешней среды на величину пополнения выполнен на основе использования обобщённых линейных моделей (*Generalized Linear Models – GLM*) (Nelder, Wedderburn, 1972). Одним из преимуществ данного метода является отсутствие ограничений на тип распределения данных. В качестве зависимой переменной рассматривалась численность пополнения, в качестве независимых переменных – биомасса нерестового стада, среднегодовой уровень воды, среднесуточная температура воды в безледовый период и прозрачность воды, числом дней с температурой воды более +20°C (теплообеспеченность). Независимые переменные использованы в анализе по отдельности и в различных сочетаниях. При выборе наилучшего статистического

описания преимущество отдавалось моделям с минимальными величинами остаточной дисперсии и информационного критерия Акайке (*Akaike Information Criterion – AIC*). Анализ осуществлён средствами языковой среды программирования *R* (версия 3.0).

С помощью линейной регрессии выполнено сопоставление временных рядов депенсаторной смертности (β) молоди рыб, представляющую собой независящую от плотности компоненту смертности из модели пополнения Рикера, с рассмотренными выше условиями внешней среды и зоопланктоном в Чудском озере.

Для оценки надежности результатов моделирования ВПА выполнен ретроспективный анализ, в ходе которого из исходных рядов данных последовательно убирается информация последнего, предпоследнего и т.д. годов, делаются прогонки модели с использованием одних и тех же ключевых опций и проводится сравнение результатов (Бабаян и др., 2018). О надежности результатов ВПА судят по наличию так называемой исторической или ретроспективной смешённости - отклонению кривых с укороченным времененным рядом (ретроспективные кривые) от исходной кривой с полным времененным рядом. Для сравнения отклонений ретроспективных кривых использовались критерий ретроспективности Мона ρ , (Mohn, 1999), модифицированный критерий Мона ρ' и индекс дивергенции/конвергенции (k -статистика) (Hurtado-Ferro et al., 2015).

ГЛАВА 3. ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ХАРАКТЕРИСТИКИ ОБИЛИЯ ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ РЫБ

Характеристики роста. Оценены параметры роста исследованных видов в Псковском и Чудском озерах. Соответствующие оценки отражают особенности линейного роста, характеризующегося коэффициентами уравнения фон Берталанфи: предельной длиной (L_{max}), скоростью ее достижения (k), теоретическим возрастом нулевой длины (t_0).

Минимальные значения коэффициента скорости роста характерны для леща (Чудское озеро – 0.084 год^{-1} , Псковское озеро - 0.094 год^{-1}) и окуня Псковского озера (0.084 год^{-1}). У судака и плотвы Чудского озера данный параметр характеризуется сходством (0.156 год^{-1}). При сопоставлении параметров роста в Псковском и Чудском озерах для судака и леща не обнаруживается разницы. У окуня и плотвы в Псковском озере коэффициент скорости роста существенно ниже чем в Чудском.

Естественная смертность. Мгновенные коэффициенты естественной смертности имеют высокие значения у рыб младшего возраста. По этому показателю лидируют судак и лещ, за ними следуют окунь и плотва.

Примечательно, что в Чудском и Псковском озерах возрастная динамика мгновенных коэффициентов естественной смертности внутри одного вида сходна как для судака (0.40 год^{-1}), так и для леща (0.265 год^{-1}).

Естественная смертность окуня и плотвы в Чудском озере выше, чем в Псковском. Разница между соответствующими оценками, однако, невелика: у окуня Чудского и Псковского озер она составляла 0.31 и 0.28 год^{-1} , а у плотвы - 0.32 год^{-1} и 0.28 год^{-1} , соответственно.

В обоих озерах в каждую декаду исследуемого периода наблюдалось постепенное снижение естественной смертности младше-взрослых групп леща, что в определенной степени могло способствовать росту обилия популяции.

Окунь и плотва имели сходные черты в динамике естественной смертности: в Чудском озере высокие значения наблюдались в 1980-е гг., затем произошло снижение, которое сохранялось в 1990-е и 2000-е гг. В Псковском озере естественная смертность данных видов практически не менялась по декадам.

Для судака в 1990-е гг. отмечалось повышение естественной смертности, что могло ограничить или замедлить рост популяции.

Общая численность и биомасса популяций.

Судак. В изучаемый период пределы варьирования оценок обилия судака очень велики. В Чудском озере оценки максимальной биомассы популяции (2002 г.) превосходят минимальную (1980 г.) в 134 раза; в Псковском – в 22 раза (1980 и 1989 гг. соответственно) (Рисунки 1.а-б). Средние значения биомассы составили 4 437 и 535 т соответственно. Численность сеголеток (0+) рассматривается ниже отдельно, поскольку они вносят основной вклад в общую численность популяции, составляя в среднем 64 % в Чудском озере и 70 % - в Псковском. Осреднённые оценки общей численности популяции (возрастные группы 1+ – 10+, т.е. исключая сеголеток) составили для Чудского озера – 7.8 млн экз., для Псковского – 1.0 млн экз.

Существенный рост популяции судака явился значительной структурной переменой рыбного сообщества и пришёлся на середину 1980-х гг. В Чудском озере этот рост продолжался вплоть до конца 2000-х гг., в Псковском озере он приостановился к началу 1990-х гг. и затем начал снижаться. Основной вклад в биомассу популяции вносят возрастные группы 1–5 лет, их доля в среднем составляет 75%.

Как тенденцию можно отметить снижение среднего возраста рыб в популяции в 2000-е гг. Корреляция между изменениями популяционного обилия судака Чудского и Псковского озер слабая - для биомассы $r = 0.28$ ($p = 0.18$), для численности – $r = 0.24$ ($p = 0.19$).

Лещ. В отличие от судака, размах колебаний биомассы леща не столь велик. В Чудском озере максимальная биомасса (2004 г.) превосходит минимальную (1980 г.) в 3 раза, в Псковском – в 4 раза (2009 и 1999 гг., соответственно), составляя в среднем 2713 и 859 т в каждом из озер (Рисунки 1.в-г).

Доля сеголеток по численности в обоих озерах варьирует в среднем от 53 до 55 %. Средняя численность леща (возрастные группы 1+ – 17+) в Чудском озере оценивается величиной 10.1 млн экз., в Псковском – 3.3 млн экз.

В динамике обилия леща в Псковском и Чудском озерах прослеживается определенная сопряженность, о чем свидетельствует высокий уровень корреляции для биомассы ($r = 0.77$, $p = 0.000001$) и для численности ($r = 0.76$, $p = 0.000001$). И в том, и в другом озере до начала 2000-х гг. прослеживалась общая тенденция к возрастанию обилия популяции, которая затем сменилась на противоположную, обусловив тем самым возврат популяции к уровню, характерному для 1980-х годов.

И в Псковском, и в Чудском озёрах основу биомассы леща (53–56%) составляют особи возраста 4+ – 7+.

Окунь. В динамике биомассы окуня Чудского озера не прослеживается сколько-нибудь четкого тренда. В среднем её величина оценивается значением 3.5 тыс. т. В Псковском озере максимум его биомассы (около 800 т) пришелся на первую половину 1980-х гг. К началу 1990-х гг. произошло снижение биомассы, и ее стабилизация на уровне около 250 т (Рисунки 1.д-е).

Доля сеголеток варьирует от 24 до 80 %, в среднем составляя около 50 % от общей численности популяции. Осреднённая оценка численности популяции окуня (возрастные группы 1+ – 10+) в Чудском озере составила – 64.8 млн экз., в Псковском – 5.2 млн экз.

Корреляция между динамикой обилия окуня в Псковском и Чудском озерах выражена слабо: для биомассы – $r = 0.42$ ($p = 0.02$), для численности – $r = 0.38$ ($p = 0.04$). В Чудском озере наибольший вклад в общую биомассу популяции окуня вносят возрастные группы 1-5 лет, в Псковском озере - 2-6 лет. Общей тенденцией для обоих озер является снижение доли рыб старших возрастов в последнее десятилетие анализируемого периода.

Плотва. Данный вид занимает первое место по биомассе и численности популяции среди исследованных видов рыб.

В обоих озёрах наибольший вклад в общую биомассу плотвы вносят возрастные группы 3-7 лет. Их доля составляет в среднем 58 %. Размах межгодовых колебаний обилия популяции невелик. В Чудском озере биомасса популяции изменялась не более чем в 1.3 раза, в Псковском – в 2 раза, в среднем составляя 11.2 и 3.1 тыс. т соответственно (Рисунки 1.ж-з). В Чудском озере в динамике биомассы популяции плотвы отмечается слабый отрицательный тренд. В Псковском озере в 1990-е гг. наблюдалось снижение биомассы плотвы, затем в 2000-е гг. произошло его повышение до уровня 1980-х гг.

Доля сеголеток плотвы в среднем составляет 40 % от общей численности популяции. Средняя численность популяции плотвы (возрастные группы 1+ и старше) составила в Чудском озере – 213.9 млн экз., в Псковском – 68.7 млн экз.

Взаимный анализ динамики обилия популяции плотвы в обоих озерах показал слабую корреляцию для биомассы – $r = 0.31$ ($p = 0.099$) и её отсутствие для численности – $r = -0.11$ ($p = 0.54$).

Ретроспективная диагностика ВПА-оценок общей численности и биомассы.

С помощью ретроспективного анализа на примере Чудского озера показано наличие ретроспективной смещённости в ВПА-оценках численности и биомассы популяции для рассматриваемых видов рыб - кривые для укороченных временных рядов отклоняются от кривой с полным временным рядом (Рисунок 2.а).

Для биомассы и численности плотвы наблюдается систематическое смещение оценок в сторону завышения, для численности леща – в сторону занижения. Для остальных видов (судак, окунь) знак отклонений изменяется по мере смещения по временной шкале в ретроспективном направлении (Рисунок 2.б).

Ретроспективная смещённость проявляется в более широком диапазоне для численности и чуть слабее для биомассы. По продолжительности - дольше всего для плотвы (последние 23 года анализируемого временного ряда) и менее длительно для окуня (до 6 лет в ретроспективном направлении). При этом для плотвы наблюдается наименьший диапазон отклонений (до 24 %) и наименьшие значения критериев Мона (p и p') и k -статистики. Наибольшие аналогичные значения – для леща.

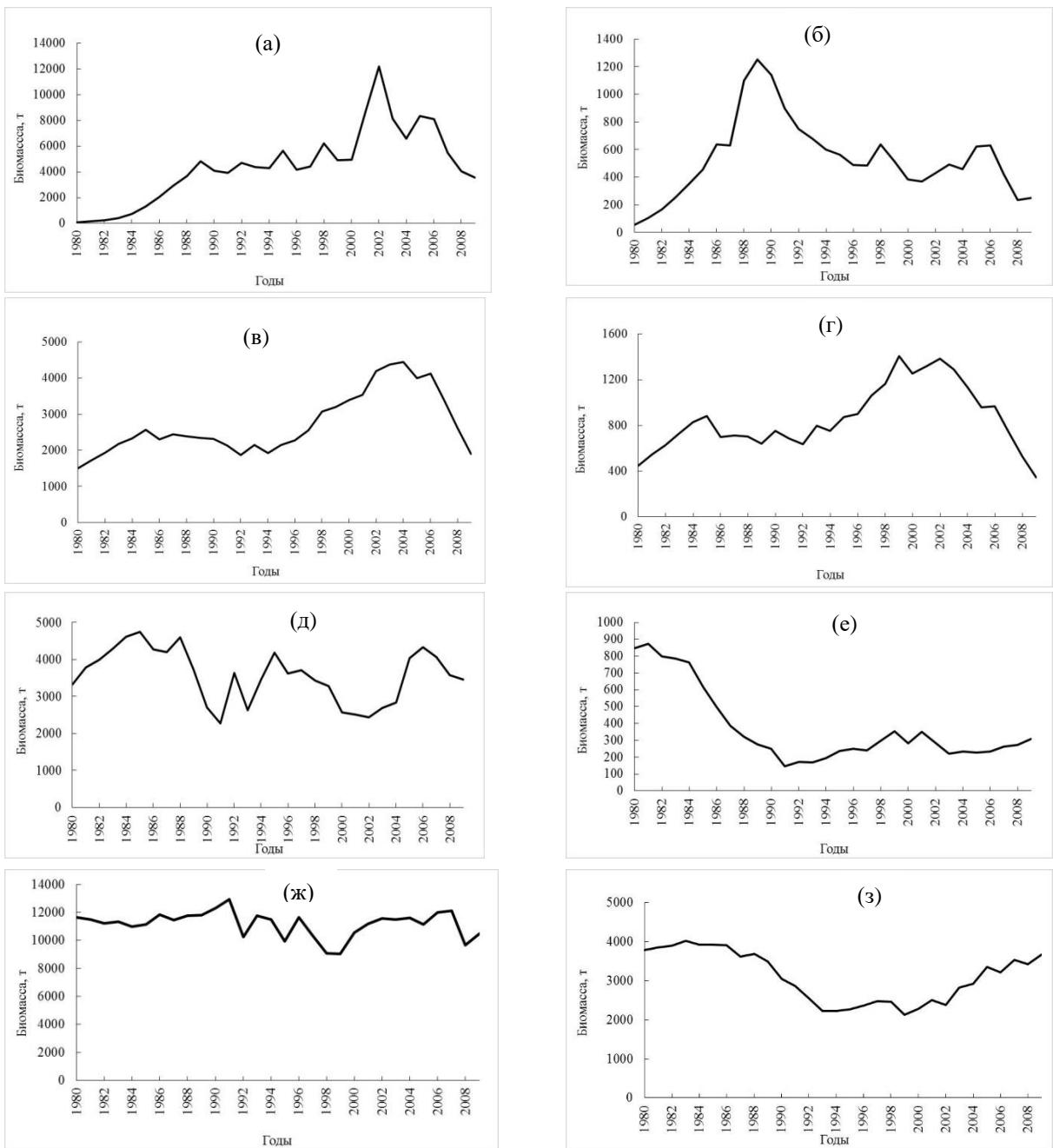


Рисунок 1. Биомасса популяции судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е), плотвы (ж, з) в Чудском (а, в, д, ж) и Псковском (б, г, е, з) озерах

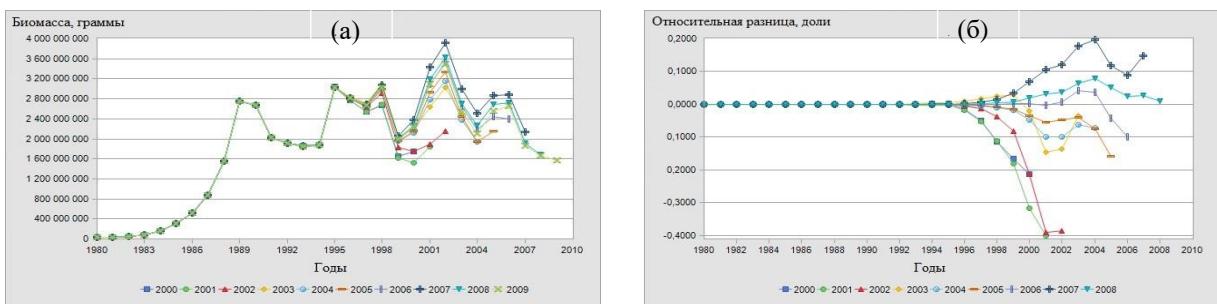


Рисунок 2. Ретроспективный анализ ВПА-оценок биомассы нерестового стада (граммы) (а) и относительная разница в значениях биомассы нерестового стада при ретроспективном анализе (доли) (б) судака Чудского озера

ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА

Динамика пополнения. Проанализирована динамика пополнения исследованных видов, в качестве оценки которого использована восстановленная (на момент завершения первого года жизни) численность возрастной группы 0+.

Судак. Межгодовые изменения численности пополнения судака Чудского озера в течение всего исследованного периода варьируют в пределах почти двух порядков – 0.8–67.4 (среднее 16.1) млн экз. В Псковском озере диапазон варьирования этого показателя существенно меньше – 1.0–6.0 (среднее 2.4) млн экз. Примечательно, что генерации судака с высокой численностью формируются в Псковском и Чудском озерах примерно в одно и то же время, например, в 1985, 1991, 2001, 2005 гг., хотя в целом корреляция в динамике обилия молоди в этих озерах выражена слабо как в отдельные десятилетия (1980–1989 гг.: $r = 0.55; p = 0.10$; 1990–1999 гг.: $r = 0.47; p = 0.17$; 2000–2009 гг.: $r = 0.50; p = 0.14$) так и в целом за исследуемый период (1980–2009 гг.: $r = 0.26; p = 0.17$), в какой-то степени это объясняется положительным трендом для численности пополнения судака Чудского озера и отрицательным – для судака Псковского озера.

Лещ. Динамика численности молоди леща в обоих озерах демонстрирует высокую степень корреляции ($r = 0.75; p < 0.001$). Появление высокочисленных возрастных классов приходится на одни и те же годы – 1995–2003 гг. Средняя численность молоди в Псковском озере в 3 раза ниже по сравнению с таковой в Чудском. Полученные оценки для леща Чудского озера варьируют от 5.0 до 29.1 млн экз. составляя в среднем 13.2 млн экз., а для Псковского – от 0.9 до 10.1 (среднее 4.2) млн экз. Можно отметить важное значение Псковского озера в воспроизводстве популяции леща Псковско-Чудского озера, поскольку в дельте реки Великая Псковского озера расположены важные нерестилища леща и характерна нерестовая миграция из Чудского озера в Псковское.

Окунь. В Чудском озере межгодовые изменения численности пополнения окуня варьируют в пределах от 28.1 (1988 г.) до 155.4 (1991 г.) (среднее – 65.1) млн экз.; в Псковском озере диапазон варьирования этого показателя существенно меньше – от 1.2 (1989 г.) – до 9.3 (1980 г.) (среднее – 3.7) млн экз. В Псковском озере высокочисленные генерации окуня регистрировались в начале 1980-х гг. прошлого века, затем к концу 1980-х гг. произошел заметный спад, который сменился в последующие декады

относительной стабилизацией на низком уровне. Динамика пополнения в обоих озёрах имеет слабую корреляцию - $r = 0.30$ ($p = 0.113$).

Плотва. В Чудском озере межгодовые изменения численности пополнения плотвы варьируют в пределах от 102 до 282 (среднее – 156) млн экз.; в Псковском озере диапазон варьирования этого показателя существенно меньше – 24.2–58.5 (среднее – 41.5) млн экз. В динамике пополнения корреляция между озёрами отсутствует ($r = -0.008$, $p = 0.99$). В Чудском озере высокочисленная генерация зарегистрирована в 1985 г., в остальное время численность пополнения менялась незначительно. В Псковском озере максимум пополнения приходится на начало 1980-х и начало 2000-х гг.

Модели пополнения. При описании процессов пополнения для всех рассматриваемых видов наилучшие результаты дает модель Рикера (Рисунок 3). Функции пополнения Бивертона–Холта и Шепарда оказались менее пригодными из-за низкого качества аппроксимации имеющихся данных.

Выбранным критериям применимости в наибольшей степени отвечает модель Рикера, что подтверждается рядом статистических инструментов (стандартная ошибка, критерий Стьюдента (t -тест), коэффициент детерминации, нормальность распределения остатков с помощью гистограммы частот, критерии Хи-квадрат и Колмогорова–Смирнова). Для окуня Псковского озера, наряду с моделью Рикера, приемлемой по надежности оказалась модель Бивертона–Холта.

В большинстве случаев значение параметра формы модели Шепарда (коэффициент K) больше единицы, что также свидетельствует в пользу выбора функции Рикера.

Тем не менее, эмпирические точки, относящиеся к отдельным годам, довольно сильно отклоняются от теоретической кривой. Следует сказать, что не все использованные критерии дают однозначную оценку надежности функции Рикера. Так на диаграмме рассеивания наблюдаемых и предсказанных по этой модели значений пополнения признаки линейности паттерна отсутствуют. На нормальных вероятностных графиках остатков точки не ложатся на прямую, а образуют кривую S-образной формы, что не в полной мере подтверждает надежность аппроксимации.

В таблице 1 представлены итоговые оценки параметров канонической модели Рикера вида:

$$N(T) = N(0) \cdot e^{-\beta \cdot T} \cdot e^{-\alpha \cdot N(0) \cdot T}; \quad (1)$$

где N – численность, T – возраст, α – компенсаторная смертность, β – депенсаторная смертность.

Данная модель интерпретирует процессы формирования соотношений в системе «родители-потомки» как результат действия независящей (β – депенсаторной) и зависящей от начальной численности генераций ($\alpha \cdot N(0)$ – компенсаторной) компонентов смертности.

Компенсаторная смертность – консервативный компонент убыли, отражающий сложившуюся систему биотических взаимоотношений молоди рыб. Депенсаторная или физиологическая смертность – наиболее лабильный параметр естественной убыли.

Средние значения данного показателя были наибольшими у леща и наименьшими у плотвы. Широкий диапазон варьирования свойственен судаку.

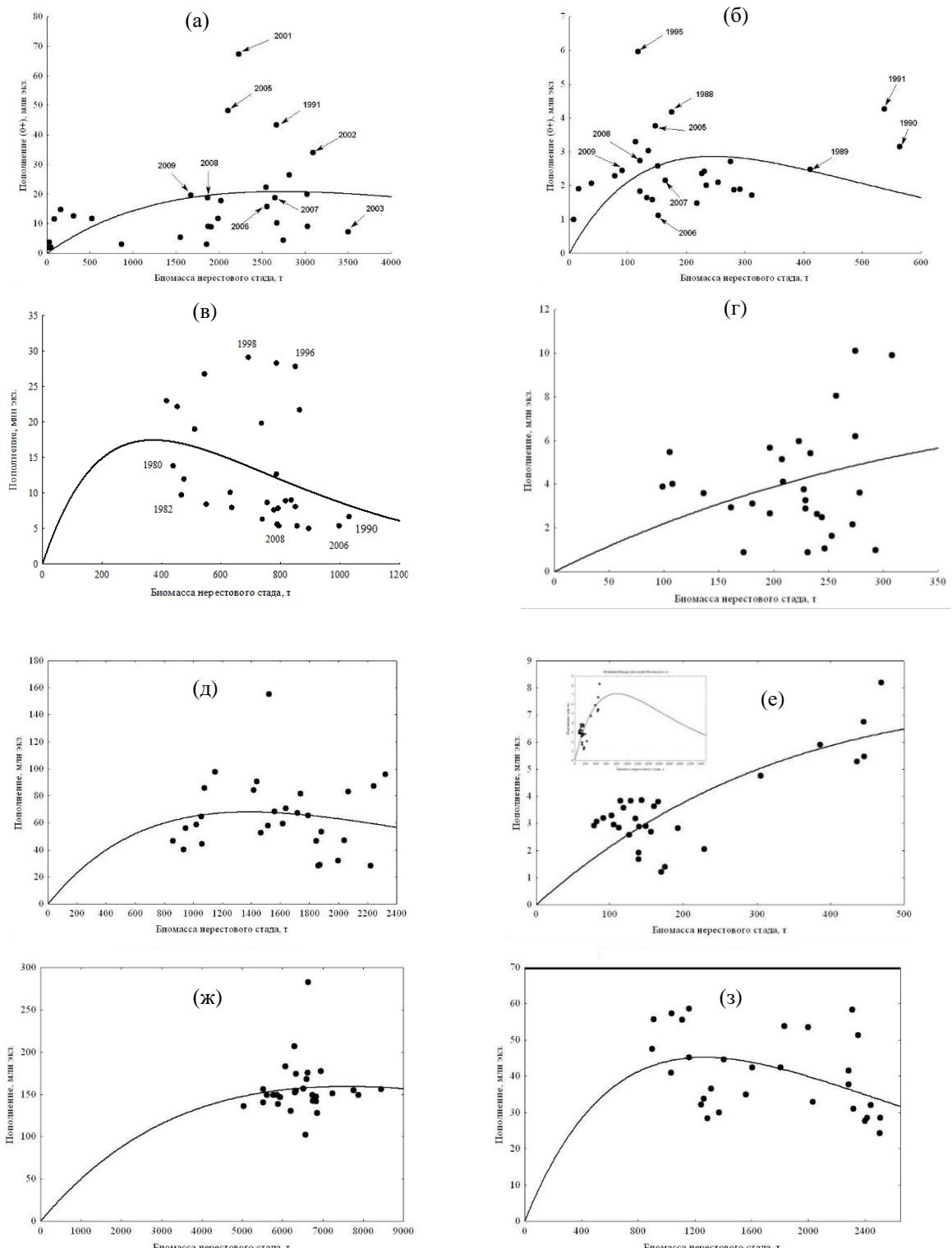


Рисунок 3. Аппроксимация связи «родители-потомки» функцией Рикера для судака (а, б), леща (в, г), окуня (д, е), плотвы (ж, з) Чудского (а, в, д, ж) и Псковского (б, г, е, з) озёр; на рисунках (а) и (б) стрелками с подписью обозначены годы

Связь изменчивости пополнения с условиями среды.

Результаты статистического анализа сопряжённости динамики пополнения и условий внешней среды выполнены с использованием обобщённых линейных моделей (*GLM*). Отдельные факторы, привлекаемые к анализу, обладают примерно равной предсказательной способностью. Включение в анализ внешних факторов в различных сочетаниях приводит к улучшению прогностических свойств результирующих моделей. С формальной точки зрения наилучшим вариантом описания динамики пополнения являются модели, связывающие величину пополнения с биомассой нерестового стада и некоторыми показателями состояния внешней среды. Для судака, леща и окуня к ним относятся прозрачность, температура воды и среднегодовой уровень озера, для плотвы – все рассмотренные факторы, включая теплообеспеченность (число дней с температурой воды более +20 °C).

Общими чертами для всех видов является наличие положительной связи величины пополнения с температурой воды, числом дней с температурой воды более +20°C и отрицательной связи с среднегодовым уровнем воды. Однако характер связи с прозрачностью меняется от вида к виду - показана положительная связь для леща и окуня, и отрицательная – для судака и плотвы.

Таблица 1. Оценка компенсаторной (α) и депенсаторной (β) смертности молоди рыб Чудского озера

Вид	α , сут ⁻¹ ·экз ⁻¹	$\frac{\beta_{min} - \beta_{max}}{\beta_{\text{среднее}}}$, сут ⁻¹	Стандартное отклонение σ для β
судак	$-2.7 \cdot 10^{-14}$	$\frac{0.018 - 0.037}{0.029}$	0.0056
лещ	$-7.3 \cdot 10^{-14}$	$\frac{0.024 - 0.035}{0.030}$	0.0031
окунь	$-2.5 \cdot 10^{-14}$	$\frac{0.018 - 0.032}{0.025}$	0.0033
плотва	$-0.48 \cdot 10^{-14}$	$\frac{0.023 - 0.026}{0.024}$	0.0007

Также с помощью линейной регрессии выполнено сопоставление временных рядов депенсаторной смертности (β), независящей от плотности компоненты смертности модели пополнения Рикера, с условиями внешней среды и кормовой базой в Чудском озере. Снижение депенсаторной смертности в годы с хорошей обеспеченностью пищей отмечено для леща. Общий характер зависимости депенсаторной смертности от внешних факторов согласуется с оценками, полученными с помощью обобщённых линейных моделей. Депенсаторная смертность и обилие зоопланктона имеют низкий уровень связи.

Несмотря на общую тенденцию к понижению уровня воды в Псковско-Чудском водоёме, его отклонения от основного тренда в положительную сторону способствуют появлению более мощных возрастных классов. Так, максимумы и минимумы в динамике пополнения леща регистрировались в года с локальными максимальными (1999 г.) и

минимальными (2003 и 2006–2007 гг.) уровнями воды (Mäemets et al., 2018; Отчет ГосНИОРХ, 2009).

Полученные результаты хорошо согласуются с данными для других популяций леща, например, из Волго–Каспийского и Азово–Черноморского бассейнов (Куцын, 2016; Васильченко, Пономарев, 2017; Белоголова, Солохина, 2017), а также судака бассейна Балтийского моря (Heikinheimo et al., 2014).

ГЛАВА 5. АНАЛИЗ ПРОМЫСЛА

Динамика и структура промыслового усилия. Динамика общего вылова рыб в Псковско-Чудском озере в 1980-2009 гг. имеет отрицательный тренд (Рисунок 4). Это снижение было во многом обусловлено сокращением обилия популяций снетка, ряпушки, ерша, каждый из которых в отдельные годы обеспечивал до 60, 40, 30 % годовой добычи соответственно. С 2007 года снеток исчез из промысла (Kangur et al., 2007).

Однако в тоже время суммарный улов судака, леща, окуня и плотвы увеличился. Суммарная доля видов, рассматриваемых в настоящей работе (судак, лещ, окунь, плотва) в общем вылове варьировала в Чудском озере от 13 до 92 % (в среднем – 51 %), в Псковском озере - от 15 до 84 % (в среднем – 53 %). Во второй половине 2000-х гг. отдельные виды занимали в уловах следующие положения: судак (27 %), окунь (24 %), лещ (20 %) и плотва (14 %) (Kangur et al., 2013).

В 1990-е гг. число участвующих в промысле рыбаков возросло почти в 3 раза. Начиная с 1992 г. произошли заметные изменения в сторону сокращения улова на одного рыбака, который практически повторял динамику общего вылова.

В составе промысла на Псковско-Чудском озере основными орудиями лова являются ставные сети, обеспечивающие в среднем около 9 % от общего вылова, заколы – 16 %, снетковые ризцы - 36 %, механизированные мутники – 24.6 % соответственно.

В динамике уловов на единицу промыслового усилия (одно орудие лова) для заколов и сетей имеется выраженная тенденция, указывающая на возрастание данного показателя в течение всего анализируемого периода. Ризцы показывают обратную картину - снижение улова на единицу промыслового усилия, которое может быть обусловлено исчезновением из уловов снетка.

Исключение составляют лишь уловы механизированными мутниками, для которых характерен более или менее постоянный уровень улова на одно орудие лова.

Число мелкоячейных сетей в Чудском озере варьировало по декадам: их минимум пришелся на 1990-е гг., в 2000-е гг. их число вернулось к уровню 1980-х гг. В Псковском озере на промысле мелкоячейные сети начали использовать с 1989 г. почти в том же количестве, что и в Чудском. С середины 1990-х гг. был разрешен лицензионный лов для населения мелкоячейными ставными сетями. Количество снетковых ризцов в Чудском озере имеет слабый положительный тренд, а Псковском озере наоборот их число резко снизилось после 1992 года. Как видно из приведенных выше данных, динамика основных характеристик промысла имеет разнонаправленные тренды.

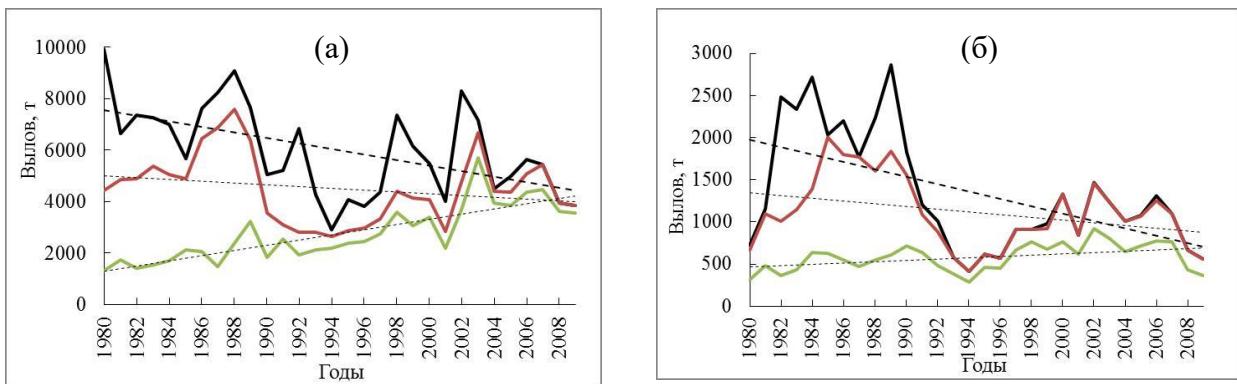


Рисунок 4. Общий улов по всем промысловым видам (— черный), общий улов без снетка (— красный), общий улов 4 видов рыб (судак, лещ, окунь, плотва) (— зеленый) в Чудском (а) и Псковском (б) озерах; пунктирные линии (---) – линии тренда

Наблюдается возрастание промысловой нагрузки (количество рыбаков и некоторых орудий лова) и одновременный рост уловов на единицу промыслового усилия, что, по всей видимости, обусловлено ростом популяций основных промысловых рыб (судак, лещ, окунь, плотва) и возможно с повышением эффективности промысла.

Средняя и статистически значимая корреляция между изменениями уловов внутри одного вида в Псковском и Чудском озерах обнаруживается только для плотвы ($r = 0.63$, $p = 0.0002$) и леща ($r = 0.75$, $p = 0.000002$), уловы судака коррелируют слабо ($r = 0.38$, $p = 0.040$), корреляция между уловами окуня отсутствует ($r = 0.19$, $p = 0.325$).

Заслуживает внимания корреляция вылова с оценками обилия популяций тех или иных видов. Такая корреляция может отражать степень контроля состояния популяций со стороны органов, осуществляющих управление промыслом. Интересно, что в этом случае на первые места выходят судак ($r = 0.80$, $p = 0.015 \cdot 10^{-5}$) и лещ ($r = 0.77$, $p = 0.001 \cdot 10^{-3}$), у окуня данная корреляция выражена слабее ($r = 0.39$, $p = 0.031$), а у плотвы она вовсе отсутствует ($r = -0.14$, $p = 0.47$), что может свидетельствовать о недоиспользовании промыслом ее запаса.

Анализ промысла отдельных видов рыб. Стремительный рост численности и уловов судака пришёлся на середину 1980-х гг., когда его уловы выросли на два порядка. В Чудском озере данный рост уловов продолжался вплоть до начала 2000-х гг.; в Псковском он приостановился раньше, к началу 1990-х гг., после чего уловы постепенно снижались. В Чудском озере минимальный улов судака (8.2 т) приходится на начало 1980-х гг., максимальный (3154.2 т) – зарегистрирован в 2003 г. Средний улов составил 876.1 т. В Псковском озере аналогичные значения (1.5 и 310 т) наблюдались в 1981 и 1991 гг., соответственно. Средний улов составил 116.2 т. Абсолютные значения уловов судака в Чудском озере превышает аналогичные значения в Псковском почти на порядок.

Минимальный улов леща в Чудском озере (190 т) пришёлся на 1980 г., а максимальный (1027 т) зарегистрирован в 2007 году. Средний улов составил 505 т. В Псковском озере уловы леща варьировали от 53 (1980 г.) до 322 т (2002-2003 гг.), в реднем составив 163 т. Наиболее существенный рост добычи леща пришёлся на вторую половину 1990-х гг. В Чудском озере рост уловов леща продолжался вплоть до конца 2000-х гг., в Псковском он был менее выраженным и приостановился в начале 2000-х гг.

Минимальный улов окуня в Чудском озере (334.5 т) зарегистрирован в 2002 году, а максимальный (1768.6 т) - в 1989 году. В среднем улов окуня в этом озере составил 898.8 т. В Псковском озере уловы окуня варьировали от 18 (1995 г.) до 267.1 т (1984 г.), в среднем 86.9 т. В динамике уловов окуня Чудского озера не прослеживается какого-либо отчетливого тренда. В Псковском озере пик уловов окуня пришелся на первую половину 1980-х годов, затем уловы упали до минимальных уровней в середине 1990-х гг., на котором находились вплоть до начала 21 века.

Минимальный улов плотвы в Чудском озере (299.9 т) зарегистрирован в 1985 году, а максимальный (742.3 т) - в 2003 году; средний улов составил 495 т. В Псковском озере уловы плотвы варьировали от 58.4 (1994 г.) до 410.4 т (1998 г.), в среднем составляя 214.2 т. В уловах плотвы в обоих озерах прослеживается слабый положительный тренд, более ярко выраженный в Псковском озере, где высокие уловы наблюдались с конца 1990-х и в 2000-е гг.

В обоих озёрах наибольший вклад в биомассу уловов вносят возрастные группы: судак – 2+ – 4+; лещ - +4 – +7; окунь - +2 - +5; плотва - +4 - +8. Подекадные изменения состава уловов демонстрируют возрастание доли младший и средних возрастных групп.

Возрастная динамика относительной улавливаемости. Имеющиеся данные указывают на то, что молодые особи судака начинают впервые вступать в промысел (пополнять промысловое стадо) в возрасте 1 года, леща и окуня – в возрасте 2-х лет, плотвы – в 3-х годовалом возрасте. Начиная с возраста 7 лет все особи судака Чудского озера становятся одинаково доступными используемым орудиям лова. В Псковском озере особи судака достигают этого состояния в возрасте 6 лет. У остальных видов Чудского и Псковского озер процессы пополнения промыслового стада завершаются: у леща в возрасте 10 лет, у окуня - в возрасте 5 лет, у плотвы - в 6 и 7 лет, соответственно.

Динамика промысловой смертности. Мгновенный коэффициент промысловой смертности судака (средневзвешенный по численности в улове отдельных возрастных групп) в Псковском озере выше чем в Чудском (0.48 и 0.30 год $^{-1}$ соответственно). Изменения промысловой смертности судака в Псковском и Чудском озерах имеют среднюю корреляцию ($r = 0.64$; $p = 0.0001$) и показывают положительный тренд.

Наиболее высокие значения промысловой смертности леща в обоих озерах регистрируются в начале 1980-х гг. и в конце первой декады 2000-х гг. В среднем она составила 0.35 год $^{-1}$, а ее изменения носили характер близкий к синхронному. Уровень корреляции между динамикой промысловой смертности леща в Псковском и Чудском озерах составил $r = 0.65$ ($p = 0.00009$).

В Чудском и Псковском озерах коэффициент промысловой смертности окуня в среднем составляет 0.53 и 0.36 год $^{-1}$, соответственно. В динамике данных показателей наблюдаются разнонаправленные тренды: в Чудском озере - слабый положительный, в Псковском озере - слабый отрицательный.

Плотва является менее ценным промысловым видом. Тем не менее, в динамики ее промысловой смертности прослеживается четкая тенденция к возрастанию промысловой нагрузки, наиболее выраженная для Псковского озера. Промысловая смертность плотвы невелика. В Чудском озере она варьирует от 0.039 до 0.117 год $^{-1}$ (среднее – 0.076 год $^{-1}$);

в Псковском озере – от 0.04 до 0.41 год⁻¹ (среднее - 0.13 год⁻¹). Корреляция между изменениями промысловой смертности в обоих озерах невелика – $r = 0.56$ ($p = 0.0013$).

Для всех рассматриваемых видов рыб максимальные значения промысловой смертности приходятся на старшие возрастные группы. Начиная с 2000-х гг. просматривается тенденция к повышению промысловой смертности рыб младших и средних возрастных групп.

Ретроспективный анализ промысловой смертности. Ретроспективная диагностика показывает наличие исторической смещённости в полученных оценках промысловой смертности. Для судака наблюдается систематическое смещение оценок в сторону завышения, для остальных видов – в сторону занижения. Для промысловой смертности данная смещённость проявляются в наименьшем диапазоне и с наименьшей продолжительностью, чем для других популяционных показателей.

Коэффициенты эксплуатации. Получены оценки коэффициента эксплуатации (отношение массы улова к общей биомассе популяции). Для большинства рассматриваемых видов промыслом изымается из популяции около пятой части от общей биомассы популяции (от 16 до 25%), в отдельные годы этот показатель достигает 40-50%. Как и следовало ожидать, запас плотвы существенно недоиспользуется – извлекается только 4-17% биомассы популяции. Отчётливые тенденции к возрастанию степени промысловой эксплуатации проявляются в отношении более ценных видов, таких как судак и лещ. Интенсивность эксплуатации окуня достаточно высокая по сравнению с другими видами и остается на постоянном уровне. Динамика коэффициента эксплуатации показывает средние и высокие значения корреляции между озёрами для всех видов ($r = 0.62-0.85$, $p=0.2*10^{-8}$ - $0.2*10^{-3}$), кроме окуня ($r = 0.13$, $p = 0.048$).

До начала 1990-х гг. для целей управления промыслом ГосНОИРХ оценивал обилие популяций по методу Тюрина (1972), в основе которого положена оценка общей и естественной смертности на основе анализа возрастного состава промысловых уловов. При управлении запасами доля извлечения запаса (коэффициент эксплуатации) принималась около 20 - 25 % от численности каждой возрастной группы в составе промыслового стада. По сравнению с полученными нами оценками с помощью модели ВПА, метод Тюрина давал заниженные оценки запаса: на 68 % по массе и 27 % по численности. Наиболее заметные различия регистрируются для возрастных групп, улавливаемость которых не достигает максимальных значений.

Начиная с 1990-х гг. ГосНОИРХ использовал метод прямого учета (Методические указания ..., 1990), в основе которого лежали учетные траловые съемки.

По сравнению с методом Тюрина, методом прямого учета лучше учитываются младшевозрастные группы рыб. Однако при этом тралом не облавливаются прибрежные мелководные участки водоема. По сравнению с ВПА, метод прямого учета давал завышенные оценки величины популяции - в 3 раза по массе и в 2.5 раза по численности. Наибольшие различия в оценках наблюдались для младших возрастных групп.

При управлении запасами в рамках Межправительственной комиссией между Россией и Эстонией величина общего допустимого улова (ОДУ) определялась исходя их установления доли изъятия по численности каждой возрастной группы промыслового

запаса, которая в отдельные годы составляла: судак в 2008-2009 гг. - 20%; лещ в 2009 г. – 21%; окунь в 1999–2009 гг. – 25-36%; плотва в 2008-2009 гг. – 32-34%.

Однако, если рассмотреть не численность, а биомассу (соотношение величины ОДУ (массы) и общей биомассы популяции), то доля изъятия (коэффициент эксплуатации) меняется в большую сторону. Общая масса ОДУ в 2000-е гг. составляла 40-70% от биомассы промыслового и 58-70 % общего запаса для судака, 28% - для леща, 57% - для окуня, 38% - для плотвы.

Оценка равновесного улова. Оценка состояния промысла во второй половине 2000-х гг. проведена на основе использования обобщённой модели динамического запаса. В указанный период равновесный улов (*YPR*) судака и в Псковском и в Чудском озерах оказался близким к максимальному уровню (277,4 и 304 г/рекрута соответственно), свидетельствующее о том, что эффективность промысла почти достигла максимальных значений (Рисунок 5.а).

Интенсивность промысла леща в этот период (0.68 год^{-1}) существенно превысила уровень ($F_{max} = 0.36 \text{ год}^{-1}$), обеспечивающий максимальный вылов (133.9 г/рекрута). Оценка улова на единицу пополнения составила в Псковском и Чудском озерах 127.7 г/рекрута (Рисунок 5.б). Интенсивность промысла превысила пороговые значения и его эффективность начала снижаться. Популяция леща оказалась в состоянии перелова с точки зрения эффективности промысла. Наблюдаемый равновесный улов может быть достигнут при гораздо меньшей интенсивности промысла.

В Чудском озере интенсивность промысла окуня во второй половины 2000-х гг. была выше F_{max} в полтора раза (Рисунок 5.в). Поэтому соответствующий равновесный улов (33.3 г/рекрута) был ниже максимально возможного (33.9 г/рекрута), и мог бы быть достигнут при значительно меньшей промысловой смертности.

По сравнению с Чудским озером, для окуня Псковского озера равновесный улов выше (38.2 г/рекрута) и не превышает максимально возможного – 40.4 г/рекрута.

Для плотвы Чудского озера при характерной для 2000-х годов промысловой смертности обеспечивается равновесный вылов, составляющий всего 6 г/рекрута, что в 2.7 раза ниже максимально возможного – 17 г/рекрута (Рисунок 5.г). В Псковском озере наблюдается практически аналогичная картина, при этом равновесный улов выше чем в Чудском озере почти в 1.5 раза. Таким образом можно ожидать увеличение равновесного улова плотвы при повышении интенсивности изъятия.

Замещающий уровень пополнения. Отношение биомассы нерестового стада (*SSB*) к численности рекрутов (*R*) определено для разных декад.

На диаграммах рассеивания для соотношения между величиной нерестового стада и численностью рекрутов судака (возраст 1+) (Рисунок 6) подавляющее число точек, относящихся к 2000-х гг., расположены выше, чем точки в 1980-х и 1990-х гг. и часть их расположена над линией замещения, что говорит о достаточности пополнения для поддержания биомассы на стабильном уровне при текущем режиме промысла.

У леща урожайность пополнения снизилась в первой декаде 2000-х гг.: в отдельные годы точки на диаграммах рассеивания расположены ниже линии замещения, что говорит

о недостаточном уровне пополнения для стабильного поддержания обилия популяции при текущем режиме промысла.

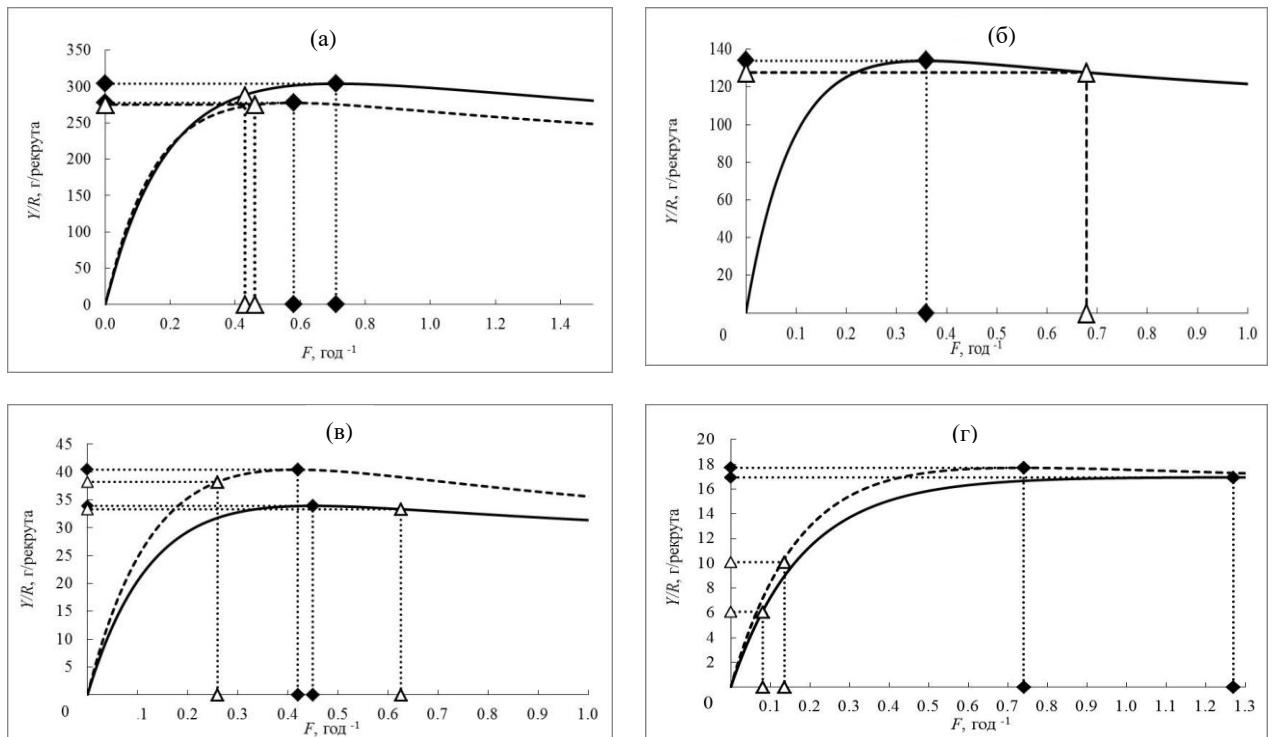


Рисунок 5. Зависимость равновесного улова (Y/R) от промысловой смертности (F) судака (а), леща (б), окуня (в), плотвы (г) в Чудском (—) и Псковском (- - -) озёрах в пересчёте на одного рекрута: (♦) – F_{max} , (Δ) – $F_{2005-2009}$ гг.

Устойчивости воспроизводства отвечают ситуации, сложившиеся в отношении окуня и плотвы в 2000-е гг. – точки на диаграмме рассеивания лежат выше линии замещения.

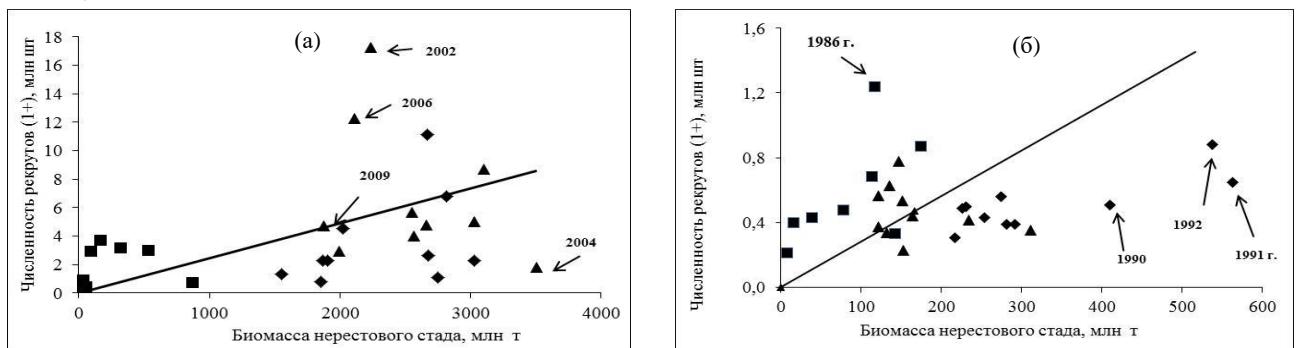


Рисунок 6. Соотношение между биомассой нерестового стада и численностью рекрутов судака в 1980-х (— ■ —), 1990-х (—♦—) и 2000-х гг. (…▲…) в Чудском (а) и Псковском (б) озерах, (—) – линия замещения

ВЫВОДЫ

1. Среди исследованных видов первое место по обилию принадлежит плотве (средняя биомасса в Чудском и Псковском озерах – 11.2 и 3.1 тыс. т, соответственно; средняя численность (без сеголетков) – 213.9 и 68.7 млн. экз., соответственно); на втором месте находится популяция судака (биомасса – 4.4 и 0.5 тыс. т; численность – 7.8 и 1.0 млн. экз., соответственно); на третьем месте – окунь (биомасса – 3.5 и 0.4 тыс. т; численность – 64.8 и 5.2 млн. экз., соответственно); на четвёртом – лещ (биомасса – 2.7 и 0.8 тыс. т; численность – 10.1 и 3.3 млн. экз., соответственно).
2. В динамике обилия судака наблюдался период роста, продолжавшийся с 1980 г. по 2002 г., и период спада, приходящийся на начало нынешнего века. Популяция судака занимает первое место по размаху колебаний биомассы, который превышает 2 порядка. В целом динамика популяции окуня характеризуется слабым отрицательным трендом, леща - положительным. Пределы колебаний показателей обилия плотвы минимальны, что указывает на то, что ее популяция пребывает в состоянии, близком к равновесному.
3. У всех рассмотренных видов связь в системе «родители-потомки» наилучшим образом отображается моделью пополнения Рикера, которая отвечает выбранным критериям применимости и подтверждается рядом статистических инструментов: стандартной ошибкой, критерием Стьюдента, коэффициентами детерминации, нормальностью распределения остатков.
4. Общими положительными факторами, влияющими на урожайность пополнения исследованных видов рыб, является температура воды и теплообеспеченность вод. Связь урожайности с прозрачностью воды положительная у леща и окуня, отрицательная - у судака и плотвы.
5. Характерный для начала 21 века уровень пополнения популяций судака, окуня и плотвы был достаточным для поддержания устойчивого воспроизводства данных видов. В отдельные годы этого периода величина пополнения леща оказывалась ниже замещающего уровня.
6. Степень эксплуатации окуня Псковского озера и судака, определенная на основе модели динамического запаса, обеспечивает величину годового вылова близкую к максимальной. Популяции окуня Чудского озера и леща в первом десятилетии 21 века находились в состоянии близком к перелову. Запас плотвы недоиспользуется.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

1. Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Мурзов Н.Н., **Данилов М.Б.**, Мельник М.М., Концевая Н.Я., Северин С.О., Тараканов В.В. Состояние запасов и современные тенденции в динамике популяций промысловых рыб Псковско-Чудского водоёма // Вопросы ихтиологии. – 2013. - Т. 53. - № 1. - С. 44–56.
2. **Данилов М.Б.**, Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Шереметьев А.Д., Мельник М.М., Северин С.О. Динамика популяции судака *Sander lucioperca* Псковско-Чудского озера // Вопросы ихтиологии. - 2018. - Т. 58. - № 4. - С. 450-463.
3. **Данилов М.Б.**, Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Шереметьев А.Д., Мельник М.М., Северин С.О., Васильев П.В., Чистов С.В. Динамика популяции леща *Aramis brama* Псковско-Чудского озера // Вопросы ихтиологии. – 2020. - Т. 60. - № 4. - С. 426-441.

Материалы и тезисы конференций:

1. **Danilov M.B.**, Kriksunov E.A., Bobyrev A.E., Melnik M.M. Population dynamics of pikeperch (*Sander lucioperca*) in lake Peipsi-Pskov (Pihkva) // Abstract book of 3rd International Symposium of Bentological Society of Asia. Vladivostok, 2016. – Р. 47.
2. **Данилов М.Б.** Динамика популяции леща *Aramis brama* в Чудском озере. Мат. V науч.-практич. конф. молодых учёных с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». Москва, 2017. – С. 106-107.
3. **Данилов М.Б.** Оценка чувствительности модели ADAPT-VPA с помощью ретроспективного анализа на примере популяции леща (*Aramis brama*) Чудского озера. Мат. VI науч.-практич. конф. молодых учёных с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». Москва, 2018. – С. 97-98.
4. **Данилов М.Б.**, Шереметьев А.Д. Оценка влияния условий внешней среды на динамику пополнения плотвы (*Rutilus rutilus*) и окуня (*Perca fluviatilis*) Чудского озера с помощью обобщенных регрессионных моделей. Мат. VII науч.-практич. конф. молодых учёных с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса». Москва, 2019. – С. 149-151.
5. **Данилов М.Б.**, Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Мельник М.М., Северин С.О., Динамика популяции плотвы (*Rutilus rutilus*) Псковско-Чудского озера. Мат. V международной конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2019. – С. 59-61.