

Изменение ростовых процессов европейского хариуса тиманского водотока в условиях неконтролируемой эксплуатации

© 2021. Э. И. Бознак, к. б. н., н. с., А. Б. Захаров, к. б. н., с. н. с.,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: boznak@ib.komisc.ru, zakharov@ib.komisc.ru

В работе проведён ретроспективный анализ динамики линейного роста европейского хариуса одного из водотоков Среднего Тимана (р. Вымь, бассейн р. С. Двина), обитающего в условиях длительной иррациональной эксплуатации. Быстрый линейный рост хариуса свидетельствует о сохранении благоприятных условий среды обитания. По сравнению с данными 1970–1990-х годов, у рыб из поколений, сформировавшихся в условиях интенсивного неконтролируемого рыболовства (2003–2012 гг. рождения), на втором-четвертом году жизни происходит увеличение расчисленных длин тела, абсолютных приростов и удельной скорости роста. Далее темп роста снижается, и в течение последующих 5 лет эти показатели существенно не различаются. Замедление роста, по-видимому, связано с селективным изъятием из популяции быстрорастущих рыб, раньше достигающих промысловых размеров. Эти изменения сопровождается ускорением полового созревания. Значимой корреляции между среднегодовыми температурами и длиной тела рыб не обнаружено, стабильной остаётся кормовая база хариуса. Таким образом, основной причиной ускорения роста и полового созревания хариуса верхнего течения р. Вымь является длительная переэксплуатация рыбного населения, не связанная с загрязнением природной среды.

Ключевые слова: европейский хариус, линейный рост, половое созревание, некоммерческое рыболовство, переэксплуатация.

The changes in growth processes of the European grayling from the Timan stream in conditions of non-controlled exploitation

© 2021. E. I. Boznak ORCID: 0000-0001-7049-1472
A. B. Zakharov ORCID: 0000-0002-8924-9384

Institute of Biology of Komi Scientific Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: boznak@ib.komisc.ru, zakharov@ib.komisc.ru

The work deals with the retrospective analysis of linear growth dynamics for the European grayling in one of the Middle Timan streams (the Vym' River, the Northern Dvina basin) under continuous unsustainable exploitation. The European grayling grows relatively fast indicating favorable environmental conditions. In contrast with the data of 1970–1990s, the specimens from generations formed in unsustainable fishing years (born in 2003–2012) increase in the calculated body length value (by 15%), absolute increments (by 19%), and specific growth rate (on the second-fourth living year – by 12%). Then, the grow rate slows down. The following five years do not much differ by the considered parameters. The growth slowdown seems to be related to the active commercial catching of quickly-growing fish specimens as they early reach the right size. The accelerated growth processes are accompanied by accelerated sexual development. The grayling normally becomes mature on the fifth-sixth living year (in 1980–1990s). From the early 2000s, we regularly face sexually mature four-year-old (3+) specimens. There are no true correlation between mean annual temperatures and body length of five-to-seven year old specimens. The food resources of grayling also hold stable. Thus, the continuous over-exploitation of fish population results in visible changes in population parameters (population decrease, age structure degradation) and invisible aftereffects (growth and sexual maturation acceleration).

Keywords: the European grayling, linear growth, sexual maturation, non-commercial fishing, over-exploitation.

Хозяйственная деятельность сопровождается не только антропогенным преобразованием природных ландшафтов, но и усилением эксплуатационной нагрузки на водные биологические ресурсы. Интенсивный вылов часто является одним из важнейших

экологических факторов, определяющих уровень смертности и скорость пополнения группировок хозяйственно ценных видов рыб [1]. В результате могут изменяться структурные параметры эксплуатируемой популяции (пространственная, возрастная и половая структуры) и биологические особенности составляющих её особей (скорость роста, темпы полового созревания и т. д.). Все это приводит к увеличению флуктуации биомассы [2, 3], снижению разнообразия и продуктивности, негативно сказываясь на устойчивости, как отдельных популяций, так и всего рыбного населения [4–6].

Рост является одним из важнейших свойств любого организма, он представляет собой интегральный результат сложного взаимодействия генотипа со всем комплексом факторов среды обитания [7]. Всё это позволяет рассматривать параметры роста в качестве важного индикатора состояния окружающей среды, использовать их при оценке продуктивности водоёма, учитывать при разработке мер, направленных на охрану и рациональное использование рыбных ресурсов [8].

На сегодняшний день освоение Среднего Тимана преимущественно связано с разведкой и добычей минеральных полезных ископаемых. Однако развитие транспортной инфраструктуры, способствующей доступности водоёмов, возрастание технической вооружённости рыбаков и неэффективная система охраны рыбных запасов привели к резкому усилению неkomмерческого (часто нелегального) рыболовства [9]. В первую очередь это отразилось на состоянии популяций лососеобразных рыб, составляющих основу рыбного населения большинства тиманских водотоков, где одним из видов рыб, формирующих промысловые запасы, является европейский хариус *Thymallus thymallus* L.

Цель работы – на основе анализа изменения основных параметров роста описать реакцию группировки европейского хариуса верхнего течения р. Вымь на длительную иррациональную эксплуатацию.

Материал и методы исследования

В работе использован материал, накопленный во время выполнения ихтиологических исследований, проведённых в 1980–1990-е годы, и последующего (начиная с 2001 г.) рыбохозяйственного мониторинга верхнего течения р. Вымь (крупнейший тиманский приток бассейна р. Северная Двина), расположенного

в зоне производственной деятельности Средне-Тиманского бокситового рудника.

В ходе работы было проанализировано 2359 экз. хариуса, отловленного из верхнего течения р. Вымь с 1982 по 2018 гг. Биологический анализ проводили по стандартной методике [10, 11]. Массу тела рыб определяли с точностью до 1 г, длину тела по Смитту (АС) – с точностью до 1 мм. Чешую для определения возраста собирали из первого-второго чешуйного ряда над боковой линией, позади от вертикали, проведённой от заднего края спинного плавника. Определение возраста и измерения чешуи проведены при помощи бинокля (увеличение 2 × 8). Ретроспективный анализ роста рыб выполнен методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Э. Леа, позволяющим достаточно точно характеризовать рост отдельной особи [7]. Для снижения погрешностей, возникающих при определении возраста и оценке роста, все измерения проделаны одним оператором. На основе полученных данных для каждой особи были рассчитаны абсолютные приросты длины тела и удельные скорости линейного роста по формуле Шмальгаузена-Броди [7, 12].

Результаты и обсуждение

Хариус верхнего течения р. Вымь характеризуется сравнительно быстрым линейным ростом, отставая по этому показателю лишь от быстрорастущих особей из некоторых водотоков бассейна р. Печора (рис. 1), что свидетельствует о благоприятных условиях среды обитания и хорошем состоянии кормовой базы данного вида рыб. Линейный рост одновозрастных самцов и самок отличался незначительно (различия расчисленных длин составили в среднем около 4%), что позволяет использовать для дальнейшего анализа материал без учёта пола.

Материалы, накопленные в ходе многолетних наблюдений, позволяют охарактеризовать рост хариуса, в течение всей жизни обитавшего в условиях, когда верховья р. Вымь оставались труднодоступными (поколения 1977, 1989, 1990 и 1993 гг.) с данными, характеризующими генерации (2003–2012 гг.), сформировавшиеся в условиях низкой численности [16], вызванной воздействием неконтролируемого рыболовства.

К концу первого года жизни рыбы из разных генераций характеризуются практически одинаковой расчисленной длиной тела. Достоверной корреляции между этим показателем

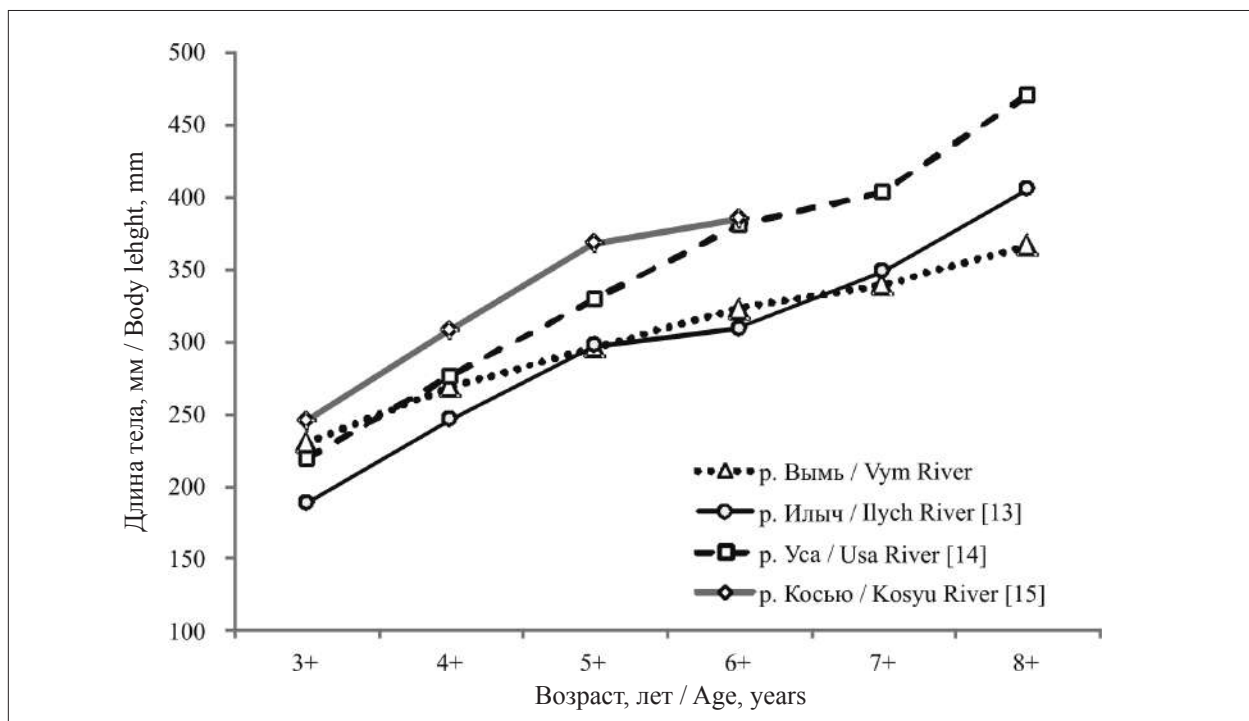


Рис. 1. Линейный рост хариуса из разных водотоков по наблюдаемым данным
Fig. 1. Linear growth of grayling from different rivers according to the observed data

и динамикой среднегодовых температур не обнаружено. На втором-четвёртом году у рыб поколений 2003–2012 гг. происходит заметное ускорение роста. На момент закладки третьего годового кольца это опережение достигает 23 мм (18% длины тела). Далее наблюдается постепенное замедление роста и к концу 8 года жизни они уже заметно (на 33 мм или 10% расчисленной длины тела) отстают от особей, весь жизненный цикл которых протекал в условиях низкой интенсивности рыболовства (рис. 2а, б). Всё это хорошо согласуется с результатами анализа абсолютных годовых приростов и удельной скорости роста. Наибольшее ускорение роста в генерациях 2003–2012 гг. отмечается на втором-третьем году жизни, далее наблюдается постепенное снижение темпа роста и на 6–9 годах жизни величины этих показателей достоверно не отличаются (рис. 2с).

Анализ полученных данных демонстрирует отсутствие значимой корреляции (по Спирмену) между среднегодовыми температурами воздуха (по данным www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=23606), определяющими продолжительность периода нагула рыб, и средней длиной тела хариуса, отловленного в верхнем течении р. Вынь в разное время (для возрастной группы 4+ $\rho_s = -0,01, p = 0,51$; 5+ – $\rho_s = 0,23, p = 0,76$; 6+ – $\rho_s = 0,38, p = 0,84$).

Достаточно стабильной остается и кормовая база: средняя биомасса бентоса на контрольных участках в 2000 г. составила 6,5 г/м², в 2008 г. – 3,5 г/м², в 2015 г. – 5,8 г/м². Следовательно, ускорение роста, по-видимому, не связано с изменением температурного режима и состоянием кормовой базы.

Другим фактором, воздействующим на рост рыб, является рыболовство. Влияние интенсивного вылова на рост промысловых видов обычно связывают с разрежением популяции, повышающим обеспеченность пищей, что в свою очередь может приводить к ускорению роста и полового созревания оставшихся особей [17, 18]. С другой стороны, вылов воздействует на популяцию как фактор отбора, предоставляющий селективное преимущество быстро созревающим рыбам [19–21]. В условиях интенсивного изъятия такие особи с большей вероятностью участвуют в размножении, обеспечивая воспроизводство популяции [22, 23].

Действительно, у хариуса младших возрастных групп (3+–5+), отловленного в верхнем течении р. Вынь после 2002 г. (в условиях интенсивной эксплуатации), наблюдается ускорение линейного роста (табл.) и сокращение сроков наступления половозрелости (рис. 3). Так, если в 1980–1990-х гг. созревание хариуса проходило на пятом-шестом году

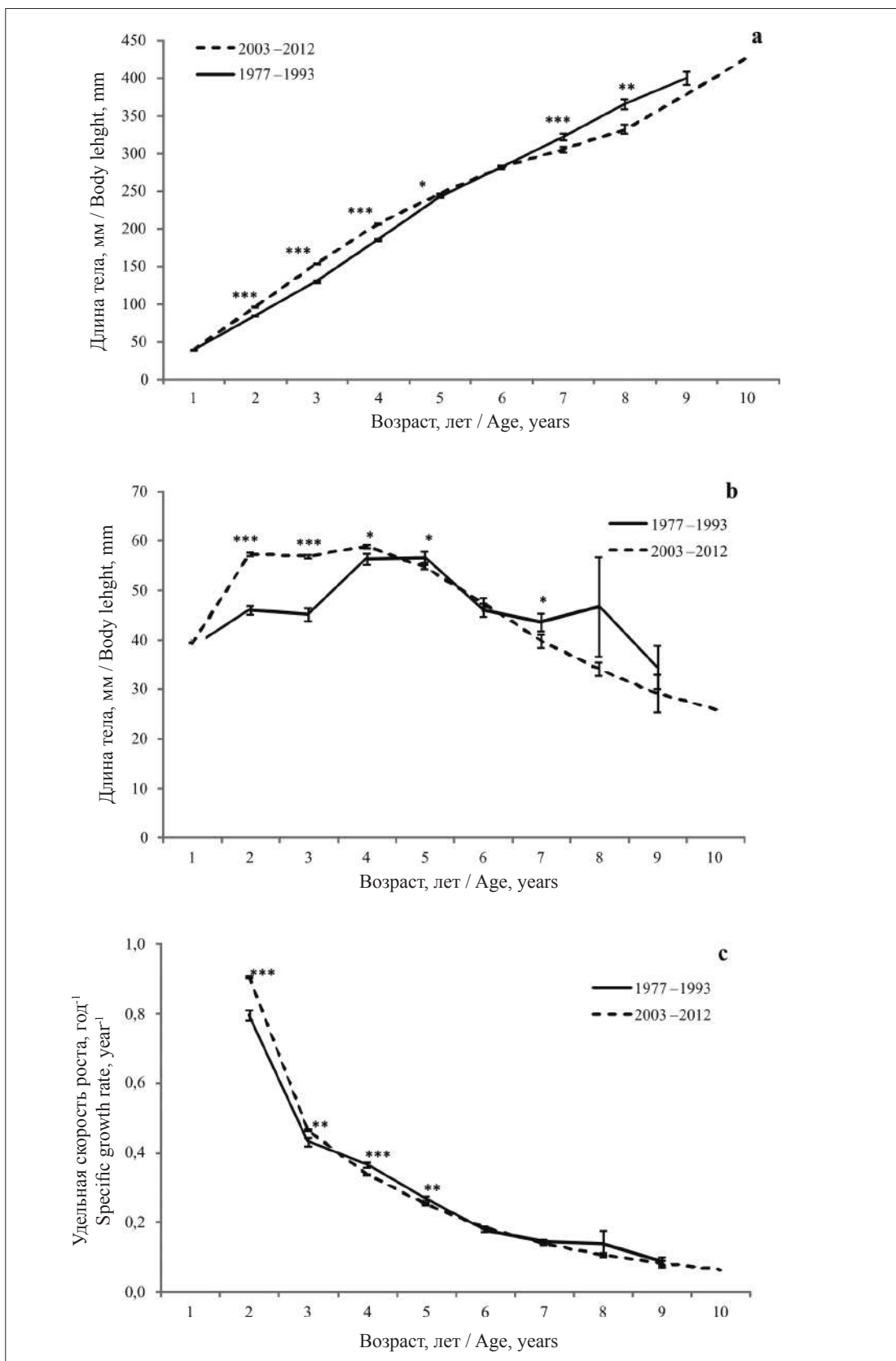


Рис. 2. Линейный рост (а), абсолютные приросты (b) и удельная скорость роста (с) хариуса р. Вымь, генерации которого сформировались в условиях разной интенсивности эксплуатации. Достоверность различий по критерию Стьюдента: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Fig. 2. Linear growth (a), absolute increments (b) and specific growth rate (c) of grayling generations of the Vym' river, formed under different intensity of exploitation. The significance of differences by Student's criterion: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Таблица / Table

Линейный рост хариуса верхнего течения р. Вымь, рассчитанный для рыб разных возрастных групп
 Linear growth of the Vym river grayling calculated for fish of different age group

Возраст Age	Годы вылова Catch date	n	Расчётная длина тела, мм / Back-calculated body lengths, mm							
			L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	
3+	1982	12	37±1,8	95±3,5	172±2,7					
	2009–2018	325	43±0,4*	110±0,7*	175±0,9					
4+	2000–2002	33	37±1,2	94±2,3	159±3,0	232±3,6*				
	2005–2018	753	40±0,2*	98±0,5	158±0,6	221±0,7				
5+	1982	39	42±1,0	84±2,0	130±2,5	184±2,4	249±2,2			
	2002–2018	438	37±0,3*	89±0,6*	140±0,9*	197±1,0*	253±1,1			
6+	1990	21	39±1,1*	82±3,2	142±3,9	195±3,3	240±4,1	290±4,4		
	2007–2015	151	36±0,5	86±1,0	137±1,4	188±1,8	239±1,9	288±1,9		
7+	1989	46	39±1,0*	88±1,7*	121±2,0	179±3,0	233±3,1*	277±3,6*	320±4,3*	
	2011	21	34±1,2	79±2,1	124±3,8	170±4,7	213±5,1	257±5,0	296±5,2	

Примечание: достоверность различий по критерию Стьюдента: * $p < 0,05$.
 Note: the significance of differences by Student's criterion: * $p < 0.05$.

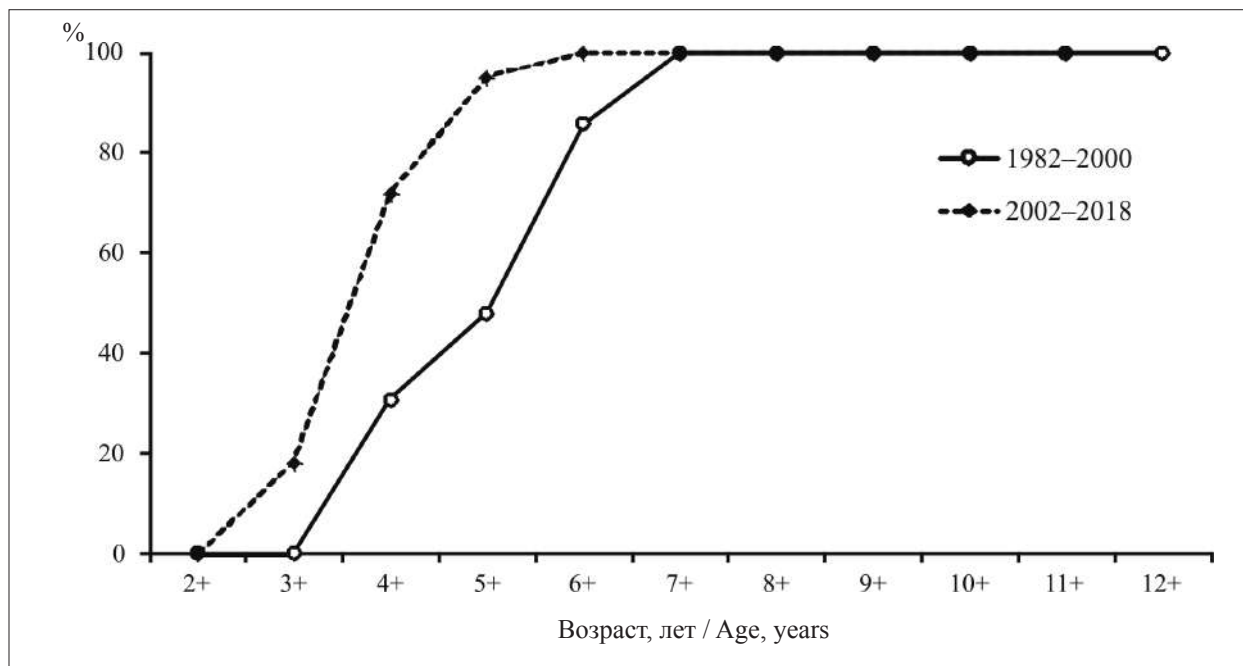


Рис. 3. Динамика полового созревания хариуса верхнего течения р. Вымь, по данным разных лет наблюдений
 Fig. 3. Dynamics of sexual maturation of the grayling in the upper reaches of the Vym' river, according to different years of observations

жизни (возраст 4+–5+), то с начала 2000-х годов достаточно регулярно встречаются половозрелые четырехлетние (3+) особи, а в группе шестилетних рыб (5+) доля созревших особей составляет практически 95%.

Как правило, такие быстро созревающие рыбы впоследствии замедляют свой рост [7], что хорошо согласуется с описанным выше снижением скорости роста хариуса, принад-

лежащего к старшим возрастным группам (рис. 2). Кроме того, в ходе отлова происходит селективное изъятие из популяции быстрорастущих рыб, раньше достигающих промысловых размеров [23]. В результате, не смотря на возможность компенсационного роста [12, 24–26], старшие возрастные классы (7+ и старше) оказываются сформированными из относительно медленно растущих особей.

Таким образом, рост эксплуатационной нагрузки на популяцию хариуса верхнего течения р. Вымь, происходящий с начала 2000-х гг., сопровождается повышением темпа линейного роста рыб младших возрастных групп и сокращением сроков их полового созревания. Тем не менее, разрежение популяции не привело к качественному изменению скорости роста, т. е. в современных условиях хариус практически полностью реализует свой ростовой потенциал.

В целом, это согласуется с результатами анализа влияния вылова на скорость роста рыб в популяциях, подверженных интенсивному промыслу. Действительно, промысловое изъятие далеко не всегда может приводить к ускорению роста, более общим его результатом является сокращение возраста и длины тела при котором происходит половое созревание [27]. Этот факт может расцениваться и как признак чрезмерного вылова: «...у всех популяций рыб повышение интенсивности рыболовства вызывает нарастание темпа роста и плодовитости лишь до определённых пределов, после чего, если интенсивность рыболовства превзойдет определённую, специфичную для каждого вида величину, регуляторные механизмы популяции нарушаются, и она перестает реагировать на дальнейшее разреживание стада, что является очень серьёзным сигналом перелова» [48, с. 247].

Заключение

Длительная переэксплуатация рыбных ресурсов (при отсутствии заметных нарушений природной среды), приводит не только к снижению численности и деградации возрастной структуры эксплуатируемой популяции, но и сказывается на темпе роста и скорости полового созревания составляющих её особей. Хариус, обитающий в верхнем течении р. Вымь, характеризуется быстрым линейным ростом, свидетельствующим о благоприятных условиях обитания этого вида рыб. Разрежение популяции хариуса, вследствие усиления неконтролируемого рыболовства, привело к ускорению линейного роста рыб в период, предшествующий половому созреванию. Снижение скорости роста хариуса, принадлежащего к старшим возрастным группам, может быть связано с селективным изъятием из популяции потенциально быстрорастущих особей. Отмеченные изменения ростовых показателей, наряду с омоложением возрастного состава и снижением численности, свидетель-

ствует о напряжённом состоянии группировки хариуса верхнего течения р. Вымь, что может негативно отразиться на устойчивости как отдельно взятой популяции, так и всего рыбного населения, потери его репродукционного и ресурсного потенциала.

Работа выполнена в рамках государственного задания «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таёжных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России» № АААА-А17-117112850235-2.

References

1. Berkeley S.A., Hixon M.A., Larson R.J., Love M.S. Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations // *Fisheries*. 2004. V. 29. P. 23–32. doi: 10.1577/1548-8446(2004)29[23:FSVPOA]2.0.CO;2
2. Hsieh C.H., Reiss C.S., Hunter J.R., Beddington J.R., May R.M., Sugihara G. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species // *Nature*. 2006. V. 443. P. 859–862. doi: 10.1038/nature05232
3. Anderson C.N.K., Hsieh C.H., Sandin S.A., Hewitt R., Hollowed A., Beddington J., May R.M., Sugihara G. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance // *Nature*. 2008. V. 452. P. 835–839. doi: 10.1038/nature06851
4. Barnett L.A.K., Branch T.A., Ranasinghe A.R., Essington T.E. Old-growth fishes become scarce under fishing // *Current Biology*. 2017. V. 27. P. 2843–2848. doi: 10.1016/j.cub.2017.07.069
5. Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folkes C., Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems // *Nature*. 2001. V. 413. P. 591–596. doi: 10.1038/35098000
6. Hsieh C.-H., Yamauchi A., Nakazawa T., Wang W.-F. Fishing effects on age and spatial structures undermine population stability of fishes // *Aquatic Science*. 2010. V. 72. P. 165–178. doi: 10.1007/s00027-009-0122-2
7. Dgebuadze Yu. Yu. Ecological aspects of fish growth variability. Moskva: Nauka, 2001. 276 p. (in Russian).
8. Zubova E.M., Kashulin N.A., Terent'ev P.M., Denisov D.B., Val'kova S.A. Linear growth of sparsely raked whitefish *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) of the Imandra Lake (Murmansk oblast) // *Journal of Ichthyology*. 2016. V. 56. No. 4. P. 588–599. doi: 10.1134/S0032945216040172
9. Zaharov A.B., Taskaev A.I. Problems of conservation and restoration of aquatic biological resources of the Central Timan rivers // *Theoretical and Applied Ecology*. 2010. No. 2. P. 83–91 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2010-2-083-091
10. Pravdin I.F. Guide to the study of fish. Moskva: Pishchevaya promyshlennost, 1966. 376 p. (in Russian).

11. Sidorov G.P., Reshetnikov Yu.S. Salmonid fish of the European Northeast water bodies. Moskva: KMK, 2014. 346 p. (in Russian).
12. Mina M.V., Klevezal G.A. The growth of animals. Moskva: Nauka, 1976. 291 p. (in Russian).
13. Nikolsky G.V., Gromchevskaya N.A., Morozova G.I., Pikuleva V.A. Fish in the upper Pechora basin. Moskva: MOIP, 1947. V. 6 (XXI). P. 5–203 (in Russian).
14. Solovkina L.N. Fishes of the middle and lower reaches of the Usa River // Fishes of the Usa River Basin and their food resources. Moskva-Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1962. P. 88–135 (in Russian)
15. Kuchina E.S. Ichthyofauna of tributaries of the Usa River // Fish of the Usa River Basin and their food resources. Moskva-Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1962. P. 176–211 (in Russian).
16. Boznak E.I., Zakharov A.B., Tereshchenko V.G. Effect of the increasing intensity of recreational fishing on the fish assemblage of a watercourse in an economic development zone // Inland Water Biology. 2019. V. 12. No. 1. P. 88–95. doi: 10.1134/S199508291901005X
17. Kotenev B.N., Kuznetsova E.N., Bondarenko M.V. Investigation of age composition and growth of cod *Gadus morhua morhua* of the Barents Sea in connection with the estimation of its stocks state // Journal of Ichthyology. 2009. V. 49. No. 1. P. 47–55. doi: 10.1134/S0032945209010068
18. Nikolsky G.V. The theory of fish stock dynamics as a biological basis for rational exploitation and reproduction of fish resources. Moskva: Pishchevaya promyshlennost, 1974. 447 p. (in Russian).
19. Borisov V.M. The selective effect of fishing on the structure of the population of long-cycle fish // Voprosy ichthyology. 1978. V. 18. No. 3. P. 1010–1019 (in Russian).
20. Enberg K., Jrgensen C., Dunlop E.S, Varpe Ø., Boukal D.S., Baulier L., Eliassen S., Heino M. Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence // Marine Ecology. 2012. V. 33. P. 1–25. doi: 10.1111/j.1439-0485.2011.00460.x
21. Murawski S.A., Rago P.J., Trippel E.A. Impacts of demographic variation in spawning characteristics on reference points for fishery management // ICES Journal of Marine Science. 2001. V. 58. P. 1002–1014. doi: 10.1006/jmsc.2001.1097
22. Naish K.A., Hard J.J. Bridging the gap between the genotype and the phenotype: linking genetic variation, selection and adaptation in fishes // Fish and Fisheries. 2008. V. 9. P. 396–422. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008.00302.x
23. Swain D.P., Sinclair A.F., Mark Hanson J. Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population // Proceedings. Biological Sciences. 2007. V. 274. No. 1613. P. 1015–1022. doi: 10.1098/rspb.2006.0275
24. Ivanova M.N., Svirskaya A.N. Size hierarchy in young pike *Esox lucius* // Journal of Ichthyology. 2013. V. 53. No. 5. P. 333–346. doi: 10.1134/S0032945213030041
25. Ali M., Nicieza A., Wootton R.J. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression // Fish and Fisheries. 2003. V. 4. P. 147–190. doi: 10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x
26. Metcalfe N.B., Monaghan P. Compensation for a bad start: grow now, pay later? // Trends in Ecology & Evolution. 2001. V. 16. P. 254–260. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02124-3
27. Hilborn R., Minte-Vera C.V. Fisheries-induced changes in growth rates in marine fisheries: are they significant? // Bulletin of Marine Science. 2008. V. 83. P. 95–105.