

УДК 597.556(282.247.417)

**ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ОСНОВНЫХ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ  
НА РОСТ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ РЫБЦА  
(*VIMBA VIMBA VIMBA*) (CYPRINIDAE) –  
ВСЕЛЕНЦА ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

**И. А. Белянин, В. А. Шашуловский, С. С. Мосияш**

*Государственный научно-исследовательский институт озерного  
и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга, Саратовское отделение  
Россия, 410002, Саратов, Чернышевского, 152  
E-mail: gosniorh@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.08.16 г.

**Оценка воздействия основных лимитирующих факторов на рост численности популяции рыбаца (*Vimba vimba vimba*) (Cyprinidae) – вселенца Волгоградского водохранилища.** – Белянин И. А., Шашуловский В. А., Мосияш С. С. – Сделана попытка оценить воздействие основных лимитирующих факторов на изменение численности популяции рыбаца в Волгоградском водохранилище. По одной гипотезе, в основе которой рассмотрены ресурсы пригодных для нереста площадей, к настоящему времени численность популяции рыбаца в водохранилище уже приблизилась к предельной. По другой, предусматривающей лимитирование популяции по пищевым ресурсам, возможно приблизительно 15-кратное увеличение численности в течение не менее двух десятков лет. Из рассмотренных гипотез о факторах, ограничивающих рост популяции рыбаца в водохранилище, вытекают весьма разные прогнозы предельной численности популяции и сроков ее достижения, проверить которые можно лишь в продолжение дальнейших исследований.

*Ключевые слова:* рыбац, лимитирующие факторы, численность, прогноз, Волгоградское водохранилище.

**Assessment of the impact of major limiting factors on the growth of a vimba bream population (*Vimba vimba vimba*) (Cyprinidae) – an introduced species in the Volgograd reservoir.** – Belyanin I. A., Shashulovsky V. A., and Mosiyash S. S. – An attempt was made to estimate the impact of major limiting factors on changes of the vimba population size in the Volgograd reservoir. The vimba population size in the reservoir is already close to its limit by one hypothesis, based on the accessibility of spawning area resources. A 15-fold increase in the vimba population size is possible for at least two decades by another hypothesis, providing for the population restriction by food resources. Rather different predictions of the ultimate population size and the time of its achievement are derived from the considered hypotheses about the factors limiting the vimba population growth in the reservoir. It is only possible to check these hypotheses by further research.

*Key words:* vimba, limiting factors, population size, prediction, Volgograd reservoir.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-24-31

## **ВВЕДЕНИЕ**

Проблема биологических инвазий в последние десятилетия привлекает повышенное внимание, что вызвано проникновением чужеродных видов из одного региона в другой и усилением их влияния на структурно-функциональную организацию экосистем (Биологические инвазии..., 2004).

## ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ОСНОВНЫХ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Вселение рыба в Волгоградское водохранилище было проведено в конце 1980-х гг. по рекомендации Т. К. Небольсиной и Л. П. Закоры (1985) с целью получения дополнительной рыбной продукции и более полноценного использования кормовой базы водохранилища, в частности моллюсков *Dreissena bugensis* (Andrussov, 1897), потребление которых рыбами туводной ихтиофауны крайне незначительно (Белянин, Ермолин, 2008). Предполагалось, что образовавшаяся пищевая ниша сможет обеспечить увеличение численности популяции вселенца до уровня, позволяющего ежегодно вылавливать из водоёма до 200 – 500 т. Фактически уже в первом десятилетии текущего века в водохранилище сформировалась самовоспроизводящаяся популяция рыба, численность которой позволила в 2011 г. начать промышленный лов с годовой квотой 10 т. При дальнейшем увеличении запасов данного вида актуальными представляются исследования по оценке воздействия лимитирующих факторов на рост численности популяции рыба для практики промышленного рыболовства на перспективу.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фактический материал собирался весной, летом и осенью с 2006 по 2010 г., а также использовались фондовые материалы Саратовского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» за 2003 – 2005 гг. (табл. 1).

Таблица 1

Количество собранного и проанализированного материала

Исследуемая тема	Количество собранного и проанализированного материала								
	по годам								
	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	Всего
Относительная численность	34	68	134	152	196	240	262	281	1367

С 2003 г. рыба регулярно и в нарастающем количестве отмечается в контрольных траловых уловах, осуществляемых в рамках ежегодных ресурсных исследований Саратовского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ». Сетка станций для траловых съёмок, их периодичность и число тралений остаются приблизительно постоянными из года в год. В этих условиях количество отлавливаемых по годам рыб отражает общие тенденции изменений численности этого вида в водохранилище и может быть принято в качестве показателя его относительной численности.

Сбор и обработку материала проводили согласно методическим руководствам (Правдин, 1966; Расс, Казанова, 1966; Малкин, 1976; Пахоруков, 1980; Методические указания..., 1990). Таксономическую принадлежность рыб устанавливали по определителям Л. С. Берга (1948, 1949 а, б), А. Ф. Коблицкой (1981) с учетом уточнений изменений таксономических категорий и латинских названий рыб (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных рыб..., 2002 а, б).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для решения поставленных задач может быть использовано уравнение логистического (лимитированного) роста популяции Ферхюльста – Пирла, которое достаточно универсально для всех биологических объектов от микроорганизма до

человека (Одум, 1975; Дедю, 1990; Ризниченко, Рубин, 1993; Информационная система..., 2012). Графическое отображение этой модели носит название S-образной кривой роста. С увеличением численности популяции уменьшаются потребные ей ресурсы, в связи с чем рост замедляется и численность приближается к верхнему пределу (асимптоте).

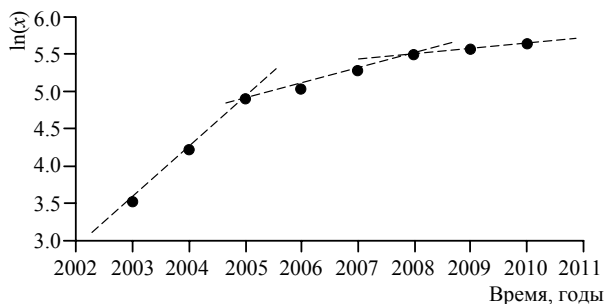
Уравнение Ферхюльста – Пирла имеет следующий вид:

$$\frac{dx}{dt} = x \cdot r \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad (1)$$

где  $x$  – численность популяции,  $t$  – время,  $r$  – показатель специфической скорости роста,  $K$  – показатель предельной численности, который в разных интерпретациях носит название «емкость среды» или «емкость экологической ниши», выражается в единицах численности и определяется рядом факторов, ограничивающих рост популяции.

Основной задачей при построении логистической модели численности рыба является оценка параметров уравнения  $r$  и  $K$ . Показатель мгновенной удельной скорости роста популяции  $r$  нередко определяется как ее репродуктивный или биотический потенциал. Экспоненциальный рост популяции возможен лишь при условии неизменного, независимого от численности значения коэффициента  $r$ . В прогнозных целях для нас наиболее важным является параметр  $K$ , отражающий некую предельно возможную величину – в существующих условиях величину численности популяции, экологическую «емкость угодий». В соответствии с логистической моделью рост популяции некоторое время идет замедленно, затем кривая численности круто возрастает и, наконец, выходит на плато, определяемое емкостью угодий. Этот конечный уровень отражает уравнивание процессов рождаемости и смертности в соответствии с наличными пищевыми и иными ресурсами среды (Шилов, 1998).

При прогнозировании верхнего предела численности рыба мы в качестве гипотезы принимаем, что основными ресурсами, которые могут лимитировать рост популяции, являются: 1) ресурсы пригодных для нереста площадей; 2) пищевые ресурсы. Исходя из этого, была сделана попытка построения двух вероятных вариантов модели асимптотического роста популяции. Первый вариант предполагает,



**Рис. 1.** Изменение относительной численности популяции рыба в полулогарифмических координатах

что рост лимитируется наличием мест для размножения, второй – кормовой базой рыба.

Чтобы оценить, как меняется удельная скорость роста с увеличением численности (рис. 1), представим данные изменения относительной численности популяции рыба в полулогарифмических координатах, где по оси абсцисс от-

## ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ОСНОВНЫХ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

ложено время  $t$  (годы наблюдений), по оси ординат – логарифм относительной численности  $\ln(x)$ . Отклонение от прямой линии с течением времени указывает на то, что удельная скорость роста уменьшается с увеличением численности популяции. Данное обстоятельство может свидетельствовать в пользу того, что происходящее нарастание численности соответствует правой части S-образной кривой, и лимитирование роста популяции уже имеет место. В соответствии с принятой нами гипотезой это лимитирование может быть отнесено на счет ресурса пригодных для нереста площадей. В этой связи остановимся вначале на первом варианте модели роста.

Уравнение Ферхюльста – Пирла имеет аналитическое решение:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}}, \quad (2)$$

где  $x_0$  – начальная численность популяции.

Для построения прогнозной модели сформируем таблицу с исходными показателями относительной численности рыбака и дополнительными переменными, которые потребуются в ходе определения параметров модели (табл. 2).

**Таблица 2**

Исходные и дополнительные переменные для определения параметров уравнения Ферхюльста – Пирла (пояснения в тексте)

Время ( $t$ ), годы	Относительная численность ( $x$ ), экз.	$\tilde{x}$	$\frac{\Delta x}{\Delta t}$	$\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t}$	$\ln \frac{x}{K-x}$
2003	34	51.0	34	0.667	-2.06
2004	68	101.0	66	0.653	-1.23
2005	134	143.0	18	0.126	-0.21
2006	152	174.0	44	0.253	0.03
2007	196	218.0	44	0.202	0.63
2008	240	251.0	22	0.088	1.39
2009	262	271.5	19	0.070	1.93
2010	281	140.5	0.14	0.001	2.69

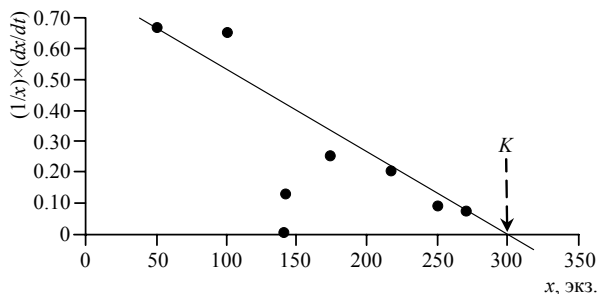
Оценка параметра  $K$  основана на приближенном выражении, получаемом из уравнения (1):

$$\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t} \approx r - \frac{r}{K} \cdot \tilde{x}, \quad (3)$$

где  $\frac{\Delta x}{\Delta t} = \frac{x_{i+1} - x_i}{t_{i+1} - t_i}$  и  $\tilde{x} = \frac{x_{i+1} + x_i}{2}$ .

На основе первичных данных по относительной численности рыбака рассчитаем дополнительные переменные  $\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t}$  и  $\tilde{x}$  (см. табл.2) и представим их в виде графика, где по оси абсцисс отложена  $\tilde{x}$ , а по оси ординат –  $\frac{1}{\tilde{x}} \cdot \frac{\Delta x}{\Delta t}$  (рис. 2). Проведя прямую линию через крайние точки, продолжим её до пересечения с осью

абсцисс. Согласно выражению (3), точка пересечения с осью приблизительно соответствует величине  $K$ . В данном случае найденная асимптота равна 300 экземплярам



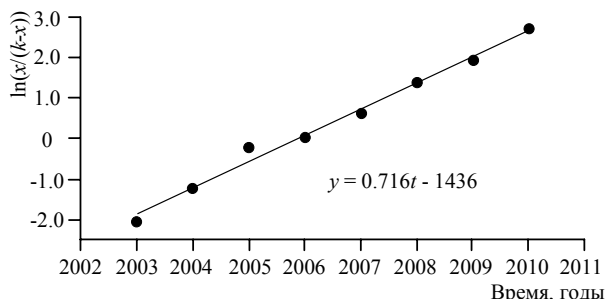
**Рис. 2.** Определение параметра  $K$  в уравнении Ферхюльста – Пирла по дополнительным переменным

предельной величине.

Для нахождения параметра  $r$  воспользуемся интегральной формой уравнения Ферхюльста – Пирла в логарифмическом виде:

$$\ln \frac{x}{K-x} = \ln \frac{x_0}{K-x_0} + rt \quad (4)$$

На основе ряда  $x$  рассчитаем дополнительную переменную  $\ln \frac{x}{K-x}$  (см. табл. 2) и построим график её зависимости от времени  $t$  (рис. 3). Как видно, экспериментальные точки группируются около прямой, тангенс угла которой с осью абсцисс, согласно выражению (4), дает значение  $r$ . В данном случае это значение равно угловому коэффициенту регрессионного уравнения, отражающего



**Рис. 3.** Определение параметра  $r$  в уравнении Ферхюльста – Пирла

зависимость дополнительной переменной от времени. Таким образом, в нашей модели параметр  $r$  равен 0.716.

Как указывается в одном из источников (Информационная система..., 2012), при невысоких значениях  $r$  (менее 3) численность популяции стремится к устойчивому равновесию; в случае достаточно больших  $r$  динамика численности может демонстрировать хаотические изменения. В нашем примере низкая величина  $r$  свидетельствует о стремлении популяции рыбака к некой устойчивости.

Чтобы убедиться в корректности рассчитанных параметров  $K$  и  $r$ , используем для их оценки другой алгоритм расчета, который может быть реализован в виде

для последних годов относительная численность рыбака (порядка 280 экз.) уже достаточно близка к прогнозируемой величине.

Как видно из первичных данных (см. табл. 2), в последние годы относительная численность рыбака (порядка 280 экз.) уже достаточно близка к прогнозируемой

зависимость дополнительной переменной от времени. Таким образом, в нашей модели параметр  $r$  равен 0.716.

Как указывается в одном из источников (Информационная система..., 2012), при невысоких значениях  $r$  (менее 3) численность популяции стремится к устойчивому равновесию; в случае достаточно больших  $r$  динамика численности может демонстрировать хаотические изменения. В нашем примере низкая величина  $r$  свидетельствует о стремлении популяции рыбака к некой устойчивости.

## ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ОСНОВНЫХ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

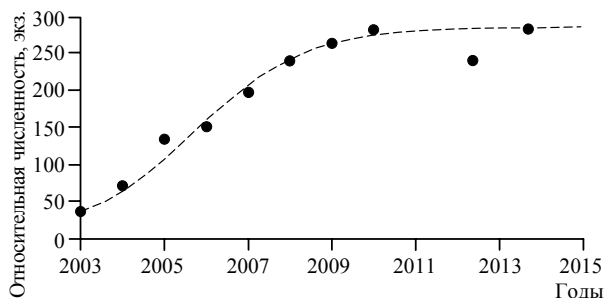
итерационной процедуры «Поиск решения» в программной среде Microsoft Excel. Эта процедура в последнее время находит применение как для оценки параметров регрессионных моделей в экологии (Коросов, 2002), так и при рыбохозяйственном прогнозировании (Мосияш, Шашуловский, 2003; Шашуловский, Мосияш, 2004). Общие принципы работы с процедурой «Поиск решения» подробно описаны в справочной литературе (Штайнер, 2006).

Согласно проведенным расчетам, первый вариант модели, поддерживающий гипотезу о лимитировании численности рыбца условиями размножения (ограниченность нерестовых площадей), показывает, что прекращение роста популяции уже практически наступило или наступит в самые ближайшие годы (рис. 4).

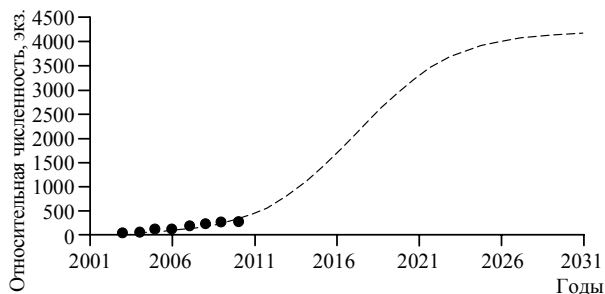
Несмотря на то, что полученная модель в первом варианте весьма удовлетворительно аппроксимирует эмпирические данные, мы отдаем себе отчет в том, что восьмилетнего периода наблюдений не вполне достаточно, чтобы однозначно подтвердить гипотезу о лимитировании численности условиями размножения.

Как указано выше, при разработке биологического обоснования на вселение рыбца в водохранилище, исходя из кормовой базы, было рассчитано, что промысловый возврат, т.е. возможный вылов, может достигать 200 – 500 т (Небольсина, Загора, 1985).

Если ориентироваться на минимальную из этих цифр (200 т) и учитывать, что возможный вылов составляет около 25% от промыслового запаса, то последний должен быть оценен величиной 800 т. В 2010 г. промысловая часть популяции рыбца (пополнение и остаток) инструментально оценен нами величиной порядка 53 т и численностью 205 тыс. экз. Допустим, что в перспективе при асимптотической величине запаса 800 т возрастная структура промыслового стада останется приблизительно такой же, как в настоящее время. Тогда предельная численность должна возрасти примерно в 15 раз по сравне-



**Рис. 4.** Сравнение наблюдаемых (точки) и модельных (пунктирная линия) значений относительной численности рыбца (1-й вариант модели при  $K = 285$ ,  $r = 0.743$ )



**Рис. 5.** Сравнение наблюдаемых (точки) и модельных (пунктирная линия) значений относительной численности рыбца (2-й вариант модели при  $K = 4200$ ,  $r = 0.340$ )

нию с настоящим временем. Таким образом, асимптотическая величина относительной численности, т.е. параметр  $K$  в уравнении логистического роста популяции, может составлять около 4200 экз. ( $281 \cdot 15$ ).

Для оценки показателя специфической скорости роста  $r$  во втором варианте модели воспользуемся описанной выше процедурой «Поиск решения» в среде Microsoft Excel. В данном случае известный нам параметр  $K$  не подвергается итерационным изменениям, которые действуют лишь в отношении показателя  $r$ .

Второй вариант модели показывает, что при лимитировании численности только пищевыми ресурсами рост популяции может продолжиться еще в течение двух десятков лет (рис. 5).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, из двух принятых нами гипотез о факторах, ограничивающих рост популяции рыба в водохранилище, вытекают весьма разные прогнозы предельной численности популяции и сроков её достижения.

В последние годы наблюдается снижение удельной скорости роста в процессе увеличения численности популяции вселенца, и этот факт свидетельствует в пользу первого варианта модели, основанного на гипотезе лимитирования по размножению. Если верна эта гипотеза, то к настоящему времени численность популяции рыба в водохранилище уже приблизилась к предельной.

В то же время популяция рыба в настоящее время использует крайне незначительную долю продукции (биомассы) кормовых гидробионтов водохранилища. Вторая гипотеза, предусматривающая лимитирование популяции по пищевым ресурсам, дает основание полагать, что в случае отсутствия лимитирования по нерестовым площадям возможно приблизительно 15-кратное увеличение численности рыба, для достижения которого потребуются не один десяток лет.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М. : Наука, 1998. 220 с.
- Атлас пресноводных рыб России. М. : Наука, 2002 а. Т. I. 379 с.
- Атлас пресноводных рыб России. М. : Наука, 2002 б. Т. II. 253 с.
- Белянин И. А., Ермолин В. П. Реализация пластических признаков рыба в Волгоградском водохранилище // Водные экосистемы : трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия : материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы : проблемы и перспективы исследований» / Вологод. гос. пед. ун-т. Вологда, 2008. С. 248 – 250.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948. С. 3 – 466.
- Берг. Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949 а. Ч. 2. С. 469 – 925.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949 б. Ч. 3. С. 930 – 1370.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущкой. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 428 с.
- Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев : Глав. ред. МСЭ, 1990. 408 с.

## ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ ОСНОВНЫХ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Информационная система «Динамические модели в биологии». Реестр моделей [Электронный ресурс] / Рук. проекта Г. Ю. Ризниченко. 2012. URL: [http://www.dmb.biophys.msu.ru/ registry? article=32](http://www.dmb.biophys.msu.ru/registry?article=32) (дата обращения: 16.01.2012).

*Коблицкая А. Ф.* Определение молоди пресноводных рыб. М. : Легкая и пищ. пром-сть, 1981. 208 с.

*Коросов А. В.* Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2002. 212 с.

*Малкин Е. М.* Формализация методики установления характера зависимости между длиной особей и размерами чешуи и обратное расчисление роста рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс : Мокслас, 1976. Ч. 2. С. 46 – 53.

Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоемах. М. : Изд-во ВНИИПРХ, 1990, 50 с.

*Мосияш С. С., Шацуловский В. А.* Использование итерационного моделирования для прогнозирования допустимой промысловой эксплуатации популяций рыб // Поволж. экол. журн. 2003. № 2. С. 190 – 194.

*Небольсина Т. К., Загора Л. П.* Биологическое обоснование на вселение рыбка из бассейна р. Дон в Волгоградское водохранилище. Фонды СО ФГБНУ «ГосНИОРХ». Саратов, 1985. 7 с.

*Одум Ю.* Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.

*Пахоруков А. М.* Изучение распределения рыб в водохранилищах и озерах. М. : Наука, 1980. 64 с.

*Правдин И. Ф.* Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М. : Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.

*Расс Т.С., Казанова И. И.* Методическое руководство по сбору личинок и мальков рыб. М. : Пищевая пром-сть, 1966. 42 с.

*Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б.* Математические модели биологических продукционных процессов. М. : Изд-во МГУ, 1993. 302 с.

*Шацуловский В. А., Мосияш С. С.* Опыт прогнозирования ОДУ с использованием итерационной процедуры в программной среде Microsoft Excel // Тез. докл. IX Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2004. С. 138 – 140.

*Шилов И. А.* Экология. М. : Высш. шк., 1998. 512 с.

*Штайнер Г.* Excel 2003 : справочник. М. : Лаборатория базовых знаний, 2006. 559 с.