

УДК 597.552.51:502.175:502.4

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS THYMALLUS* (SALMONIDAE: THYMALLINAE) ТИМАНСКОГО ВОДОТОКА ПО ДАННЫМ МНОГОЛЕТНИХ НАБЛЮДЕНИЙ

© 2025 г. Э. И. Бознак^{1,*}, А. Б. Захаров¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН — ИБ Коми НЦ УрО РАН,
Сыктывкар, Россия

*E-mail: boznak@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 03.05.2024 г.

Принята к публикации 03.05.2024 г.

Приведён анализ многолетних данных об относительной численности, половом созревании, линейном росте и возрастной структуре европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758), обитающего в одном из водотоков среднего Тимана в районе добычи и транспортировки бокситов. Показано, что в отсутствие заметных нарушений среды обитания динамика численности и структурно-функциональные параметры группировки хариуса в большей степени определяются интенсивностью некоммерческого рыболовства, нежели климатическими условиями. При уменьшении эксплуатационной нагрузки и сохранении качества водной среды можно ожидать восстановления популяции хариуса р. Вымь до уровня, характерного для ненарушенных группировок этого вида рыб.

Ключевые слова: европейский хариус, динамика численности, возрастная структура, линейный рост, половое созревание.

DOI: 10.31857/S0042875225020073, **EDN:** CVGASJ

Хозяйственное освоение новых территорий сопровождается усилением нагрузки на водные экосистемы (Arctic biodiversity ..., 2013; Schinegger et al., 2013), на состоянии которых помимо естественных факторов сказываются результаты деятельности человека. Происходящие при этом перестройки рыбного населения водоёмов тесно связаны с изменениями численности, возрастной структуры, плодовитости, темпа роста и скорости полового созревания слагающих его популяций (Решетников и др., 1982; Герасимов и др., 2013; Amundsen et al., 2019).

На территории водосбора р. Вымь (крупный тиманский водоток, приток второго порядка р. Северная Двина) почти три десятилетия (с 1997 г.) разрабатывают крупнейшее в Евразии месторождение бокситов. В этом районе в 1982–2002 гг. мы проводили рекогносциро-

вочные исследования, а с 2005 г. осуществляем мониторинг состояния сообществ беспозвоночных и рыб водотоков, входящих в зону влияния Средне-Тиманского бокситового рудника.

В реках Урала и среднего Тимана европейский хариус *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) — вид-доминант, определяющий облик всего рыбного населения (Захаров, Бознак, 2019; Пономарев, Захаров, 2021). Этот вид испытывает и основное воздействие со стороны рыболовов. Длительные наблюдения предоставляют прекрасную возможность исследовать процессы, происходящие в популяции хариуса под воздействием изменяющихся условий обитания.

Цель работы — на основе многолетних наблюдений проанализировать динамику численности и изменение основных биологических

показателей популяции европейского хариуса, обитающего в типичном водотоке среднего Тимана в районе добычи и транспортировки бокситов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы хариуса выполнены в ходе рекогносцировочных исследований (1982–2002 гг.) и последующего мониторинга (2005–2022 гг.) состояния рыбного населения на контрольном участке верхнего течения р. Вымь (64°13'56"с.ш., 51°32'19"в.д.). Река Вымь — крупнейший пра-

вый приток р. Вычегда (приток первого порядка р. Северная Двина) (рис. 1), её длина 499 км, площадь водосбора 25600 км² (Атлас ..., 1997). В верхнем течении это типичный тиманский водоток полугорного типа с песчано-галечным (местами валунно-галечным) грунтом. Ширина русла не превышает 60 м (обычно 30–40 м), глубина варьирует в пределах 0.2–1.5 м (Шубина, 2006). Скорость течения на плёсах составляет 0.6 м/с, на перекатах — до 1 м/с и более. В летне-осенний период температура воды в верхнем течении р. Вымь не превышает 15°C, содержа-

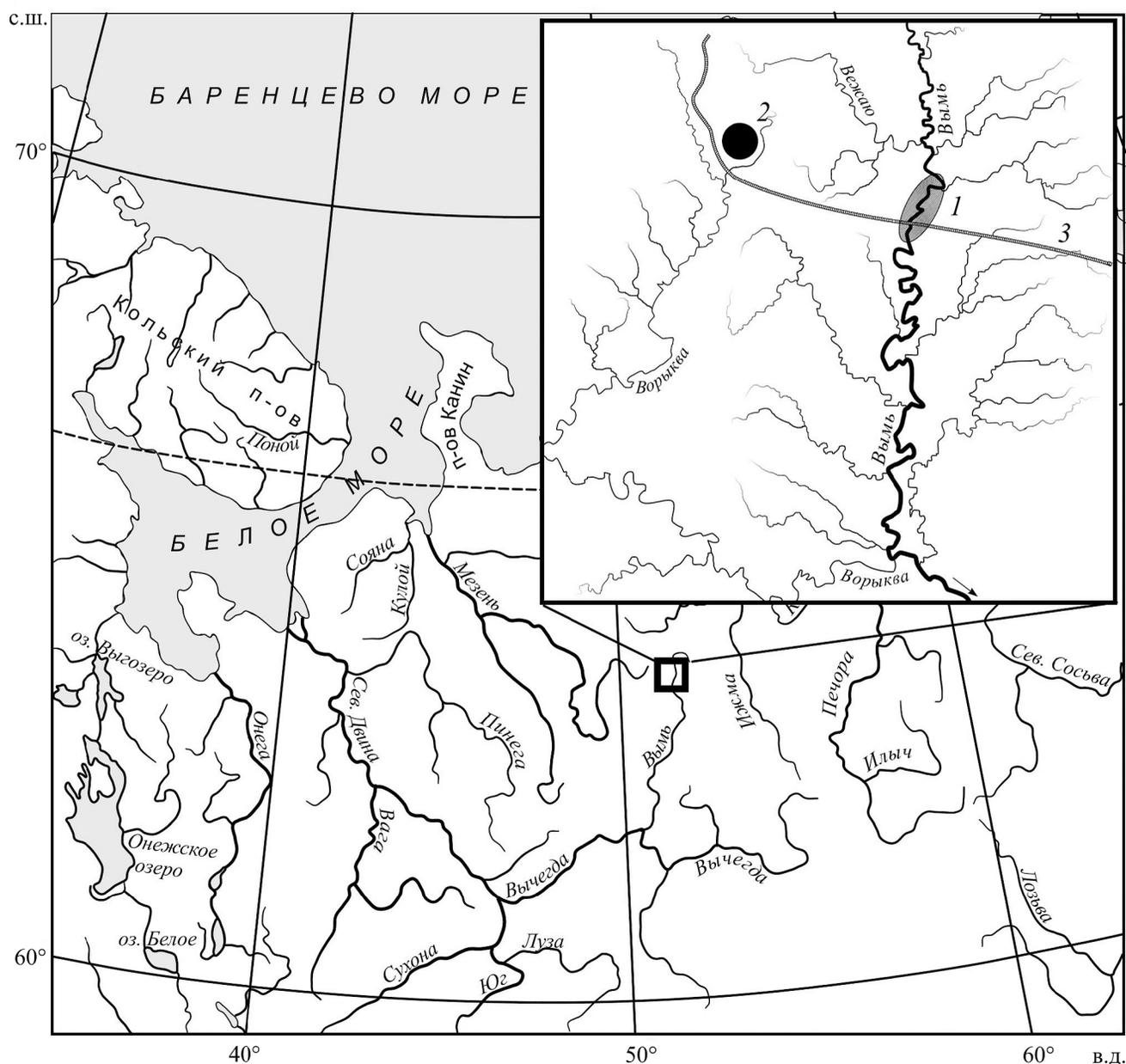


Рис. 1. Карта-схема расположения района работ: 1 — место сбора материала, 2 — Средне-Тиманский бокситовый рудник, 3 — железная дорога и автодорога, (→) — направление течения.

ние растворенного кислорода обычно 6–11 мг/дм³ (в среднем около 9 мг/дм³).

Вылов рыб проводили ежегодно с 17 августа по 05 сентября в течение 5–7 сут. Такие материалы позволяют охарактеризовать относительную численность и биологические показатели хариуса на момент окончания летнего нагула до начала его сезонных перемещений из притоков в магистральное русло реки. Для отлова использовали ставные жаберные сети (материал — монофиламентная леска) общей длиной 100–200 (в среднем 160) м, ячеей 20, 30 и 40 мм, составлявшие соответственно 10, 50 и 40% общей длины орудий лова. Сети устанавливали в прибрежной зоне на участках плёсов с замедленным течением и ямах вдоль течения или под небольшим углом к нему. Глубина в местах постановки сетей составляла 1.2–1.5 м. Конструкция, места постановки и режим проверки сетей в ходе работы оставались постоянными. На мелководных быстротекущих участках реки рыб отлавливали спиннингом. Для оценки биологических показателей хариуса за 1982–2002 гг. использованы сведения по спиннинговым уловам.

У отловленных особей (2959 экз.) измеряли длину тела до конца средних лучей хвостового плавника (*FL*) с точностью до 1 мм и массу тела с точностью до 1 г, при вскрытии отмечали пол и стадию зрелости гонад. Возраст рыб определяли по чешуе, собранной из первых двух чешуйных рядов над боковой линией под спинным плавником (Правдин, 1966). Линейный рост рыб оценивали методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001). Для снижения погрешностей обработку всех проб чешуи выполнял один оператор. По данным о возрастной структуре уловов рассчитывали коэффициент общей смертности (Риккер, 1979) и относительное обилие поколений хариуса (Терещенко, Зуянова, 2006).

Относительную численность рыб определяли как величину улова на единицу рыболовного усилия (экз/усилие в сутки), т.е. число особей, попавших в 30 м сетей в течение 24 ч. Изменение динамики численности анализировали методом построения динамического фазового портрета (Терещенко, Вербицкий, 1997), показавшего свою эффективность при изучении как отдельных популяций рыб (Терещенко и др., 2015, 2016), так и их сообществ (Решетников и др., 2011; Решетников, Терещенко, 2018; Бознак и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Относительная численность хариуса в верхнем течении р. Вымь на протяжении 2005–2017 гг. постепенно снижалась с 5.1 до 2.8 экз/усилие, совершая при этом флуктуации с периодом 3–4 года. Амплитуда таких колебаний также снижалась с 2.4 (в 2005–2007 гг.) до 0.6–0.8 (в 2010–2017 гг.) экз/усилие. После 2017 г. численность популяции хариуса стала возрастать, достигнув максимума в 2022 г. (рис. 2а).

Анализ динамического фазового портрета позволил выделить три разных периода в функ-

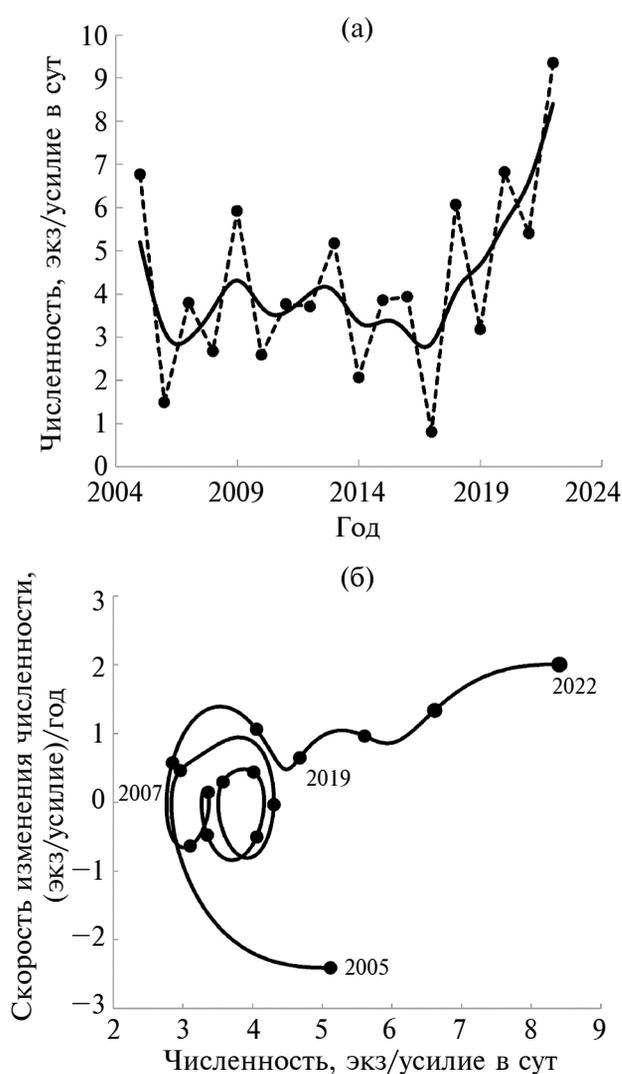


Рис. 2. Динамика относительной численности европейского хариуса *Thymallus thymallus* (а) и динамический фазовый портрет её изменения (б) по данным контрольных сетных уловов в верхнем течении р. Вымь: данные: (---) — исходные, (—) — сглаженные методом кубического сплайна; (●) — состояние в год, указанный рядом.

ционировании популяции верхневымского хариуса. В 2005 г. эта группировка находилась в процессе перехода в новое состояние с меньшим уровнем численности, а скорость снижения численности в это время была наибольшей за весь период наблюдений (-2.4 (экз/усилие)/год). Далее скорость изменения этого показателя снижалась, и с 2007 г. траектория стала приобретать вид закручивающейся спирали, характерной для систем, находящихся в стационарном состоянии. В это время в популяции хариуса наблюдались лишь циклические колебания численности вокруг значения показателя $\sim 3.5-3.8$ экз/усилие. После 2018 г. траектория системы вновь меняется. Кривая на графике приобретает вид выпуклой дуги, свойственной системам, находящимся в процессе перехода в новое состояние с более высоким значением анализируемого параметра (рис. 26). Действительно, к 2022 г. относительная численность хариуса (по сглаженным данным) возросла более чем в 1.6 раза по сравнению с данными 2005 г.

Таким образом, при дальнейшем анализе весь ряд данных может быть разделён на четыре этапа: 1) относительно высокой численности (до 2005 г.); 2) снижения численности (2005–2006 гг.); 3) периодических колебаний численности на низком уровне — состояние динамического равновесия (2007–2018 гг.) и 4) увеличения численности — переход в новое состояние (2019–2022 гг.).

Возрастная структура отловленного в разное время хариуса не оставалась постоянной. В сборах, выполненных до 2005 г. (до снижения численности), преобладали рыбы в возрасте 5+, при этом максимальный возраст достигал 12+. В период низкой численности (2007–2018 гг.) модальный возраст отловленных рыб обычно составлял 4+, а максимальный, как правило, не превышал 9+ лет.

Следует отметить, что уловы спиннингом обычно характеризовались более высокой долей особей младших возрастных групп (3+ и 4+). Однако при сравнении возрастной структуры выборок, собранных при помощи порядковых ставных сетей и спиннинга в 2007–2015 и 2020–2022 гг., достоверные различия ($p < 0.05$ по критерию Пирсона χ^2) были отмечены лишь в пяти случаях из 12. При этом в двух случаях объём собранного материала был невелик (в 2007 г. спиннингом отловлено 23, сетями — 37 экз., в 2008 г. — соответственно 35 и 33 экз.). Таким образом, несмотря на неодинаковую селектив-

ность, сборы, выполненные этими орудиями, дали качественно сходное представление о возрастной структуре хариуса (как правило, совпадали и число возрастных классов, и модальная возрастная группа).

В начале этапа повышения численности (2019 и 2020 гг.) в уловах сохранялась высокая встречаемость возрастной группы 4+, позднее модальный возраст увеличился до 5+ (2021 г.) и 6+ (2022 г.), а максимальный не превышал 8+ (таблица).

Коэффициент общей смертности хариуса за время наблюдений также заметно увеличился. Так, в 1982–2005 гг. его средняя величина составляла 0.63, в 2007–2018 гг. (период стабильно низкой численности) он увеличился почти в 1.5 раза (0.99), а в 2019–2022 гг. — до 1.33. Изменилась и вариабельность этого показателя. Если в начале наблюдений разница между минимальным и максимальным значениями коэффициента смертности не превышала 2.2 раза (0.35–0.78), то в период низкой численности минимум и максимум различались почти в 4.4 раза (0.47–2.06), а на этапе увеличения численности — в 6.7 раза (0.35–2.35).

Данные об относительной численности и возрастной структуре контрольных уловов хариуса (таблица) позволили оценить вклад относящихся к разным поколениям особей в общую численность популяции в период мониторинга (рис. 3).

В сетных уловах, зависящих от определённой размерной селективности орудий лова, хариус начинал встречаться с возраста 2+ и 3+. Наибольшее количество отлавливаемых особей приходилось на возрастные группы 4+ и 5+. Далее их доля закономерно снижалась, и в большинстве случаев поколение выходило из состава уловов по достижению рыбами возраста 7+ и 8+. В итоге численность промысловой части популяции зависела от обилия особей возрастных классов, относящихся к разным поколениям. Так, высокая численность хариуса в 2005 г. была связана с присутствием в сборах большого количества рыб, родившихся в 2000 г. (возраст 5+), и значительного числа особей, относящихся к генерации 2001 г. (4+). Увеличение уловов в 2009 г. вызвано пиками встречаемости поколений 2004 (5+) и 2005 (4+) гг. рождения, накладывающимися друг на друга на фоне заметного количества рыб, относящихся к генерации 2003 г. (6+). Локальный подъём численности хариуса, наблюдав-

Возрастная структура уловов европейского хариуса *Thymallus thymallus* верхнего течения р. Выдь, %

Год	Число рыб, экз.	Возрастная группа											
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
1982	71		1.4	16.9	1.4	55.0	14.1	4.2	4.2	1.4	1.4		
1989	19	52.5	5.3	26.3	5.3	5.3	5.3						
1996	90			1.1	2.3	6.8	23.9	52.2	8.0	2.3		2.3	1.1
1998	41		2.4	2.4	2.4	36.7	9.8	17.1	7.3	12.2	4.9	2.4	2.4
2000	37			7.5	20.0	37.5	17.5	15.0		2.5			
2002	80			6.3	31.3	27.4	25.0	7.5	2.5				
2005	190		0.5	3.7	22.2	60.4	10.1	1.6	0.5	0.5		0.5	
2006	16			8.0	14.0	32.0	26.0	2.0		18.0			
2007	60	3.3		10.0	43.4	3.3	25.0	13.3	1.7				
2008	68			7.4	42.6	38.2	7.4	2.9	1.5				
2009	212			6.6	32.6	44.7	15.6	0.5					
2010	170		2.1	29.2	18.1	23.5	20.8	5.6		0.7			
2011	215		0.9	7.0	40.5	16.7	20.0	9.8	5.1				
2012	252		1.6	50.6	25.8	12.4	4.8	2.4	1.6	0.4	0.4		
2013	201			10.4	65.2	10.9	10.0	1.5	1.0	0.5	0.5		
2014	189		0.5	11.1	65.1	22.2	1.1						
2015	235			4.7	43.0	40.4	10.6	0.9	0.4				
2016	125		0.8	27.2	35.2	24.8	10.4	1.6					
2017	26			11.5	61.6	19.2	7.7						
2018	123		0.8	49.6	29.3	17.9	1.6	0.8					
2019	61			11.5	42.6	24.6	21.3						
2020	151		0.7	2.7	52.0	37.3	5.3	2.0					
2021	164			8.0	10.4	68.1	12.9	0.6					
2022	231		0.9	1.7	31.1	19.0	39.0	6.1	2.2				

Примечание. В 1982–2002 гг. материалы собраны спиннингом, в последующие годы — ставными сетями и спиннингом.

шийся в 2013 г., связан с преобладанием в уловах рыб поколения 2009 г. (4+) рождения. Высокая встречаемость хариуса поколений 2015–2016 гг. рождения обусловила повышение численности вида в р. Выдь, наблюдавшееся (с некоторыми колебаниями) после 2018 г. (рис. 3).

Анализ данных о доле разных поколений в контрольных уловах на основе модифицированного биостатистического метода позволяет оценить поколения хариуса 2004, 2009, 2010,

2013, 2015 и 2016 гг. рождения как многочисленными. В их составе суммарная доля рыб в возрасте 3+... 6+ значительно превышала таковую в обобщённой возрастной структуре уловов выдского хариуса (относительное обилие значительно превышает 100%). Поколения 2003, 2005, 2007 и 2011 гг. рождения характеризуются средним обилием, а поколения 2006, 2008, 2012, 2014 и 2017 гг. рождения относятся к малочисленным. При этом наблюдается статистически значимая положительная корреляция (по Спир-

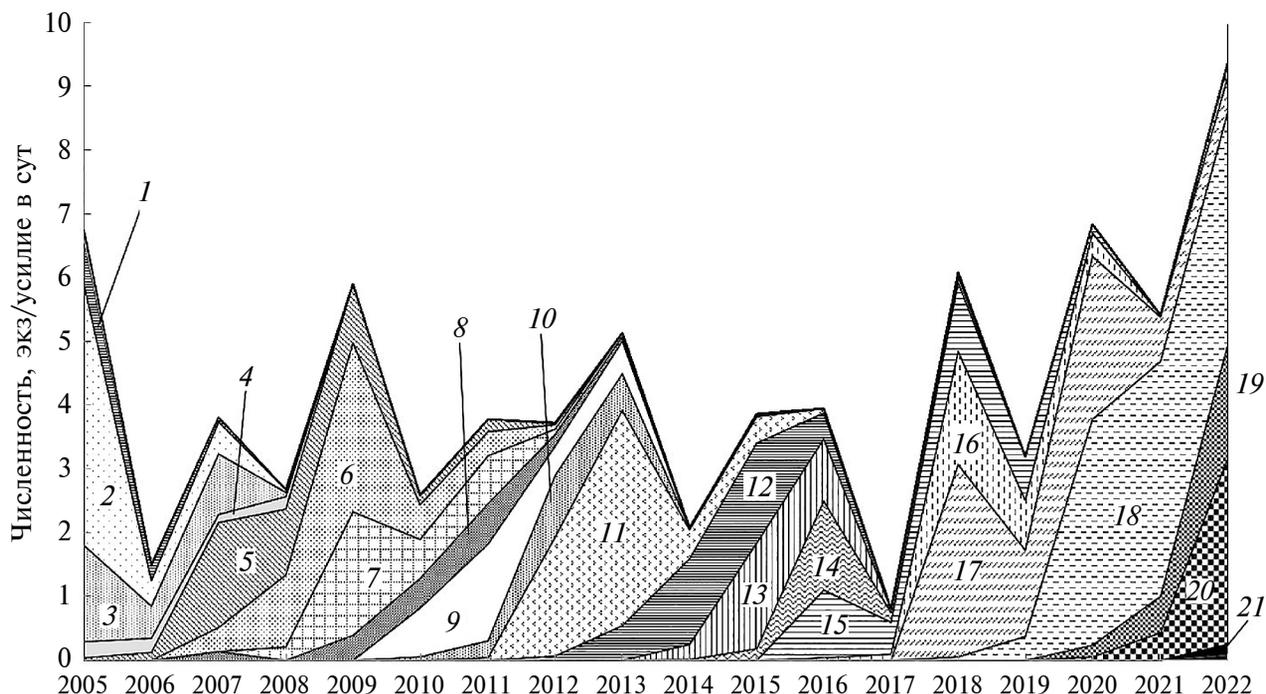


Рис. 3. Относительная численность европейского хариуса *Thymallus thymallus* р. Вымь поколений разных годов рождения: 1 — 1996–1999, 2 — 2000, 3 — 2001, 4 — 2002, 5 — 2003, 6 — 2004, 7 — 2005, 8 — 2006, 9 — 2007, 10 — 2008, 11 — 2009, 12 — 2010, 13 — 2011, 14 — 2012, 15 — 2013, 16 — 2013, 17 — 2014, 18 — 2015, 19 — 2016, 20 — 2017, 21 — 2018.

мену: $\rho_s = 0.75$, $p = 0.03$) между относительным обилием поколения и уровнем воды в тёплый период (май–октябрь) года, предшествовавшего его появлению (рис. 4).

Линейный рост особей из поколений, формировавших популяцию хариуса на разных этапах её функционирования, имел свои особенности. До возраста 6+ включительно рост рыб в целом был довольно сходен, а различия средней длины (5–13 мм) и массы тела (5–12 г) незначительны и, как правило, недостоверны. Далее у рыб, отловленных после 2007 г. (генерации 2003–2018 гг.), наблюдалось заметное снижение темпа линейного роста. В итоге особи в возрасте 7+ и старше из поколений, сформировавшихся после 2003 г., в период низкой численности заметно уступали по средней длине рыбам, отловленным до 2000 г. (в период высокой численности). Так, в возрастной группе 9+ это отставание превышало 40 мм (рис. 5).

Первые случаи полового созревания у хариуса р. Вымь из поколений, сформировавшихся в период труднодоступности верховьев реки для рыбаков (1972–1993 гг.), отмечены в возрасте 3+. Доля половозрелых рыб в этой возрастной группе не превышала 6%. Основная

масса особей в этот период созревала на шестом (5+) году жизни. В генерациях 2003–2018 гг. в период низкой численности созревание заметно ускорилось: в возрастной группе 3+ половозрелость отмечена у более половины особей (56%), а в группе 4+ — почти у 85% рыб. При этом скорость полового созревания рыб из генераций 2015–2018 гг., обеспечивших увеличение численности в 2018–2022 гг., в целом соответствует таковой рыб, обитавших в период стабильно низкой численности (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведённые выше данные позволяют охарактеризовать изменения, происходившие на разных этапах функционирования популяции хариуса р. Вымь. Процесс снижения численности (2005–2006 гг.) и переход этой группировки в новое состояние динамического равновесия (2007–2018 гг.) сопровождался изменением ряда популяционных показателей: возросла доля рыб младших возрастных групп, в уловах преобладали впервые созревающие и неполовозрелые особи, а экземпляры в возрасте 10+ и старше полностью выпали из состава сборов. При этом у хариуса р. Вымь наблюдалось ускорение полового созревания.

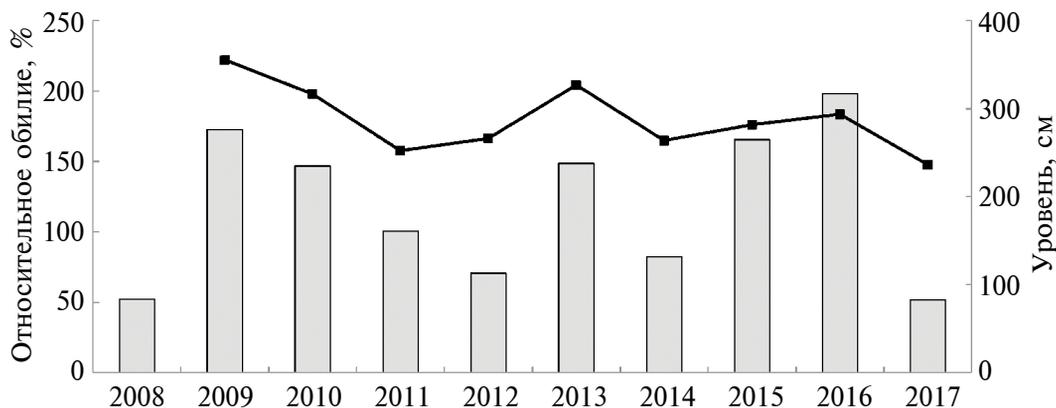


Рис. 4. Относительное обилие европейского хариуса *Thymallus thymallus* поколений 2008–2017 гг. рождения (□) и средний уровень воды с мая по октябрь предыдущего года (—■—) в р. Выдь. Данные по уровню воды приведены по гидропосту с. Весляна (<https://allrivers.info/gauge/vym-veslyana>. Version 03/2024).

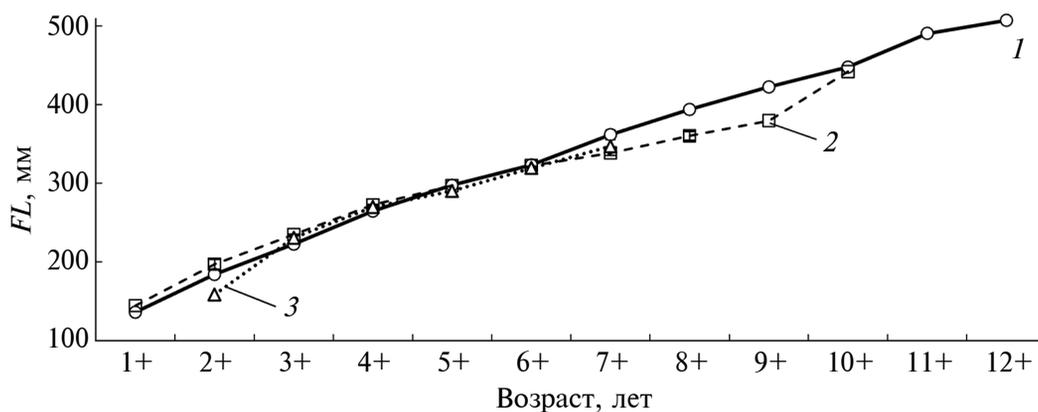


Рис. 5. Линейный рост (FL — длина тела по Смитту) европейского хариуса *Thymallus thymallus* р. Выдь поколений, сформировавшихся в годы разных этапов функционирования популяции: 1 — 1972–1993, 2 — 2008–2012, 3 — 2015–2018.

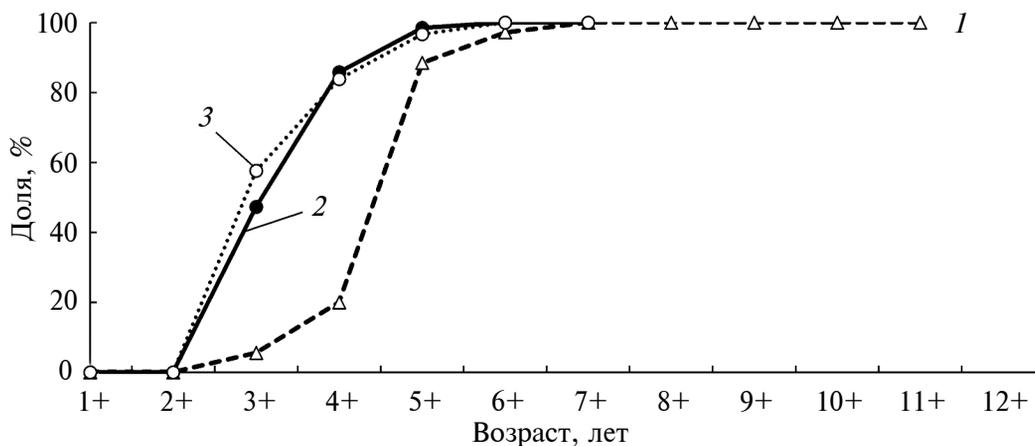


Рис. 6. Доля половозрелых рыб в возрастных группах европейского хариуса *Thymallus thymallus* р. Выдь из поколений, сформировавшихся в годы разных этапов функционирования популяции: 1 — 1972–1993, 2 — 2008–2012, 3 — 2015–2018.

Повышение численности хариуса, начавшееся после 2019 г., происходило без значительных изменений популяционных параметров. В этот период наблюдалось увеличение доли рыб, уже принимавших участие в нересте (5+ и 6+), однако в уловах сохранялось значительное количество неполовозрелых и впервые созревающих особей, максимальный возраст не превышал 8+, а величина коэффициента общей смертности даже возросла. Прежними оставались характер роста и темп полового созревания рыб. Таким образом, подъём численности, наблюдавшийся с 2019 г., произошёл вследствие наложения друг на друга пиков обилия двух многочисленных поколений хариуса (2015 и 2016 гг. рождения) и присутствия в уловах значительного числа особей 2017 и 2018 гг. рождения.

По-видимому, природные факторы не оказывают прямого воздействия на наблюдаемые изменения численности и структурно-функциональных показателей группировок вымского хариуса. Проведённый ранее анализ показал отсутствие статистически значимой корреляции (по Спирмену) между численностью хариуса р. Вымь и среднегодовой температурой воздуха, определяющей продолжительность периода нагула, и количеством осадков (Бознак и др., 2019), а также среднегодовыми температурами и размерами одновозрастных рыб, отловленных в разное время (Бознак, Захаров, 2021). Стабильными оставались и основные показатели, характеризующие качество воды в р. Вымь. Температура воды в августе здесь в течение всего мониторинга (в зависимости от погодных условий) составляла 7–12°C, количество взвешенных веществ — в среднем 7.7 мг/л, а прозрачность воды, как правило, превышала 3.5 м. Лишь в многоводные годы за счёт поступления в реку большого количества болотных стоков количество взвешенных частиц в воде возрастало до 29.0 мг/л, а прозрачность воды снижалась до 1.5 м.

Техногенные нарушения и зоны эрозионного загрязнения (сезонные смывы с дороги) в верхнем течении р. Вымь, отмеченные в местах её пересечения транспортными коммуникациями, носят локальный характер (Афанасенко и др., 2010; Захаров, Бознак, 2019) и, по-видимому, не оказывают заметного влияния на состояние основных участков нагула рыб. Действительно, в период наблюдений концентрация взвешенных веществ в воде магистрального русла реки варьировала от <0.5 (в 2022 г.) до 29.0 мг/дм³ (в 2009 г.), что соответствует их содержанию

(19.5 мг/дм³) на условно фоновом участке реки, расположенном на 16 км выше по течению, заметного осадконакопления и заиления грунта не отмечено. Содержание в воде основных ионов (мг/дм³): HCO₃⁻ (170.0), SO₄²⁻ (27.0), Cl⁻ (1.5), Ca²⁺ (41.0), Mg²⁺ (14.0), Na⁺ + K⁺ (4.0) — близко к таковому, отмеченному в верхнем течении р. Вымь в июне 1979 г. (Шубина, 2006).

Средняя биомасса зообентоса на контрольном участке русла р. Вымь в разные годы (2000–2022) варьировала в широких пределах (от 1 до 52 г/м²), закономерного её снижения не отмечено (М.А. Батурина, ИБ Коми НЦ УрО РАН, личное сообщение). Не наблюдается и какой-либо выраженной связи между биомассой бентоса и обилием поколения хариуса, сформировавшегося в этот период. Так, в августе 2007 и 2008 гг. средняя биомасса бентоса в контрольном створе р. Вымь составляла соответственно 0.8 и 3.5 г/м² (Захаров, Бознак, 2019). При этом поколение хариуса, сформировавшееся в 2007 г., характеризовалось средним обилием (107%), в 2008 г. — низким (52%).

По-видимому, основным антропогенным фактором, оказывающим влияние на рыбное население верхнего течения р. Вымь, является интенсивное некоммерческое (рекреационное) рыболовство. Промышленная разработка Средне-Тиманского бокситового месторождения (1997 г.) сопровождалась строительством автодороги, сделавшей верховья р. Вымь доступной для рыболовов, что резко увеличило оказываемую неконтролируемым выловом нагрузку на ихтиофауну. В начале 2000-х гг. здесь была построена первая охотничье-рыболовная база. На сегодняшний день в верхнем течении реки расположены шесть рыбопромысловых участков общей протяжённостью 85 км, используемых для организации любительского рыболовства. Оценить возросшую при этом рыболовную нагрузку довольно сложно. Однако по нашим наблюдениям на контрольном участке русла р. Вымь протяжённостью 10 км может одновременно присутствовать от двух до пяти рыбаков, деятельность которых не контролируется. Контрольные обловы спиннингом и поплавочной удочкой, проведённые в августе 2007–2022 гг., показали, что улов одного рыбака за сутки в зависимости от погодных условий может составить от 0.4 до 15.6 кг хариуса (в среднем 4.3 кг). При допущении, что такой вылов производится 10 сут в месяц, изъятие рыбы с 1 км реки в течение тёплого сезона (июнь–сентябрь) может составить от 34 до 86 кг, что значительно превосходит

средние показатели годовой рыбопродуктивности тиманских рек (5–8 кг/га или 15–24 кг/км русла реки) (Соловкина, 1975).

Показательно, что с начала 2000-х годов численность хариуса заметно снизилась, а произошедшее омоложение возрастной структуры и сокращение числа возрастных классов свидетельствовали о перестройке его популяции с длинноциклового на среднециклового тип (Зиновьев, 2005).

Несмотря на многочисленные примеры снижения численности лососеобразных (*Salmoniformes*) видов рыб (Мартынов, 2007; Попов, 2007; Сидоров, Решетников, 2014), известны случаи, когда популяции в благоприятных условиях быстро восстанавливали свою численность за счёт повторного заселения с соседних участков (Kennedy et al., 2012), эффективного размножения в годы с оптимальным уровнем воды (Lobón-Cervía, 2009) или вследствие снижения промысловой нагрузки (Sarvala et al., 2020; Бознак и др., 2023).

Отмеченная выше связь уровня воды в р. Вымь с обилием поколения хариуса, формирующегося на следующий год (рис. 4), можно объяснить снижением пресса рыболовства в многоводные годы. Повышение уровня воды в реке с мая по октябрь снижает эффективность вылова хариуса, что в свою очередь положительно сказывается на численности репродуктивной части популяции и способствует появлению многочисленной генерации текущего года.

Воздействие рыболовства можно рассматривать и как основной фактор, влияющий на изменение характера роста (рис. 5) и ускорение полового созревания (рис. 6) вымского хариуса. Считается, что в условиях интенсивного рыболовства быстро созревающие рыбы получают селективное преимущество (Борисов, 1978; Enberg et al., 2012), с большей вероятностью участвуя в размножении (Naish, Hard, 2008). Свой вклад в ускорение созревания может вносить и повышение обеспеченности пищей, происходящее при разрежении облавливаемой популяции (Никольский, 1974; Котенев и др., 2009).

После наступления половой зрелости рост быстро созревающих особей обычно замедляется (Дгебуадзе, 2001). Кроме того, в результате изъятия из популяции быстрорастущих рыб, раньше достигающих промысловых размеров, в старших возрастных группах могут преобладать особи с относительно низкой скоростью роста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день разработка Средне-Тиманского бокситового месторождения не привела к существенным техногенным нарушениям р. Вымь. Гидрологический и гидрохимический режимы этого водотока остались в состоянии, близком к естественному. Основное влияние на численность промысловых видов рыб в р. Вымь оказывает интенсивное некоммерческое (любительское) рыболовство, резко усилившееся вследствие развития системы транспортных коммуникаций и повышения доступности данного района. Под воздействием неконтролируемого любительского рыболовства популяция хариуса к началу 2010-х гг. перешла в относительно устойчивое состояние с низким уровнем численности и изменённой возрастной структурой. При этом наблюдались ускорение полового созревания и изменение характера линейного роста рыб.

Несмотря на произошедшие изменения, популяция хариуса р. Вымь сохранила свой репродуктивный потенциал. При наступлении благоприятных условий и/или сокращении интенсивности рыболовства эта группировка демонстрирует способность довольно быстро наращивать свою численность. При сохранении низкой промысловой нагрузки можно ожидать восстановления структурно-функциональных показателей, характерных для ненарушенных группировок хариуса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды” № 125013101229-9 и финансовой поддержке проекта “Мониторинг водных биологических ресурсов р. Вымь в районе разработки бокситового месторождения” (договор между ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН и АО “Боксит Тимана” № БТ-Д-21-127 от 09.06.2021 г.).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследований соответствовали этическим стандартам, утверждённым правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и одобрены решением

Комиссии по соблюдению норм ответственного обращения с животными (соблюдению норм биоэтики) Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (заключение № 7/2024 от 23.04.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. 1997. М.: Дрофа; ДиК, 116 с.

Афанасенко О.В., Бармин А.В., Потапова М.А., Землянский В.Н. 2010. Исследования экологической безопасности и мониторинг воздействия источников загрязнения на территории Средне-Тиманского бокситового рудника ОАО «Боксит Тимана» // Изв. Коми НЦ УрО РАН. № 2 (2). С. 44–47.

Бознак Э.И., Захаров А.Б. 2021. Изменение ростовых процессов европейского хариуса тиманского водотока в условиях неконтролируемой эксплуатации // Теор. и приклад. экология. № 2. С. 222–228. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2021-2-222-228>

Бознак Э.И., Захаров А.Б., Терещенко В.Г. 2019. Влияние усиления интенсивности любительского лова на рыбное население водотока зоны хозяйственного освоения // Биология внутр. вод. № 1. С. 56–64. <https://doi.org/10.1134/s0320965219010054>

Бознак Э.И., Захаров А.Б., Пономарев В.И. 2023. Оценка состояния популяции европейского хариуса в условиях ограниченной информации // Экология. № 1. С. 58–65. <https://doi.org/10.31857/S0367059723010043>

Борисов В.М. 1978. Селекционное влияние промысла на структуру популяции длинноцикловых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 3. С. 1010–1019.

Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. 2013. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Там же. Т. 53. № 1. С. 57–68. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010050>

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.

Захаров А.Б., Бознак Э.И. 2019. Рыбное население водотоков Тимана. Сыктывкар: Изд-во ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 184 с.

Зиновьев Е.А. 2005. Экотипы у хариусовых рыб (Thymallidae, Salmoniformes) // Экология. № 5. С. 385–389.

Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н., Бондаренко М.В. 2009. Исследование возрастного состава и роста трески

Gadus morhua morhua Баренцева моря в связи с оценкой состояния её запасов // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 52–60.

Мартынов В.Г. 2007. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 414 с.

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.

Пономарев В.И., Захаров А.Б. 2021. Распространение и биологические особенности хариуса *Thymallus thymallus* (Thymallidae) на Европейском Северо-Востоке России // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 153–166. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010136>

Попов П.А. 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Изд-во НГУ, 526 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.

Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 2018. Анализ равновесного состояния рыбного населения озер на основе его динамического фазового портрета // Успехи соврем. биологии. Т. 138. № 6. С. 538–548. <https://doi.org/10.7868/S0042132418060029>

Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема М.: Наука, 248 с.

Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А. 2011. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях среды обитания (на примере озера Имандра) // Рыб. хоз-во. № 6. С. 48–52.

Риккер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.

Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.

Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 168 с.

Терещенко В.Г., Вербицкий В.Г. 1997. Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутр. вод. № 1. С. 23–31.

Терещенко В.Г., Зуянова О.В. 2006. Метод оценки относительной численности поколений основных промысловых видов рыб при неполной исходной информации // Там же. № 1. С. 93–98.

Терещенко В.Г., Бузевич И.Ю., Христенко Д.С., Терещенко Л.И. 2015. Удельная скорость изменения численности популяций тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) Днепродзержинского и Кременчугского водохранилищ на разных фазах ее натурализации // Там же. № 3. С. 72–79. <https://doi.org/10.7868/S0320965215030146>

- Терещенко В.Г., Христенко Д.С., Котовская А.А., Терещенко Л.И. 2016. Динамические показатели популяций амурского чебачка на различных фазах его натуризации в озеровидном и русловом водохранилищах Днепра // Экология. № 4. С. 270–276.
<https://doi.org/10.7868/S0367059716030148>
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Тимана и Урала. СПб.: Наука, 401 с.
- Amundsen P.-A., Primicerio R., Smalås A. et al. 2019. Long-term ecological studies in northern lakes — challenges, experiences, and accomplishments // *Limnol. Oceanogr.* V. 64. № S1. P. S11–S21.
<https://doi.org/10.1002/lno.10951>
- Arctic biodiversity assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. 2013. Akureyri: CAFF, 674 p.
- Enberg K., Jørgensen C., Dunlop E.S. et al. 2012. Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence // *Mar. Ecol.* V. 33. № 1. P. 1–25.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00460.x>
- Kennedy R.J., Rosell R., Hayes J. 2012. Recovery patterns of salmonid populations following a fish kill event on the River Blackwater, Northern Ireland // *Fish. Manag. Ecol.* V. 19. № 3. P. 214–223.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00819.x>
- Lobón-Cerviá J. 2009. Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (northwestern Spain) // *Freshw. Biol.* V. 54. № 6. P. 1149–1162.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02159.x>
- Naish K.A., Hard J.J. 2008. Bridging the gap between the genotype and the phenotype: linking genetic variation, selection and adaptation in fishes // *Fish Fish.* V. 9. № 4. P. 396–422.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00302.x>
- Sarvala J., Helminen H.I., Ventelä A.-M. 2020. Overfishing of a small planktivorous freshwater fish, vendace (*Coregonus albula*), in the boreal lake Pyhäjärvi (SW Finland), and the recovery of the population // *Fish. Res.* V. 230. Article 105664.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105664>
- Schinegger R., Trautwein C., Schmutz S. 2013. Pressure-specific and multiple pressure response of fish assemblages in European running waters // *Limnologica.* V. 43. № 5. P. 348–361.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.05.008>

DYNAMICS OF ABUNDANCE AND BIOLOGICAL PARAMETERS OF THE EUROPEAN GRAYLING *THYMALLUS THYMALLUS* (SALMONIDAE: THYMALLINAE) OF THE TIMAN WATERCOURSE ACCORDING TO LONG-TERM OBSERVATIONS

E. I. Boznak^{1,*} and A. B. Zakharov¹

¹*Institute of Biology, Komi Research Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

*E-mail: boznak@ib.komisc.ru

An analysis of long-term data on the relative abundance, sexual maturation, linear growth and age structure of the European grayling *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) living in one of the watercourses of the middle Timan in the area of bauxite mining and transportation, is presented. It is shown that in the absence of significant disturbances to habitats, the dynamics of abundance and structural and functional parameters of the grayling aggregations are determined to a greater extent by the intensity of non-commercial fishing than by climatic conditions. If the exploitation load is reduced and the quality of the aquatic environment is maintained, the grayling population in the Vym River can be expected to restore to the level characteristic of undisturbed aggregations of this fish species.

Keywords: European grayling, dynamics of abundance, age structure, linear growth, sexual maturation.