

УДК 574.52:574.58:574.34:528.94

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА РЫБ ПСКОВСКОГО ОЗЕРА

© 2020 г. Е. А. Криксунов^{1, *}, С. В. Чистов^{2, **}, П. В. Васильев², В. А. Бурменский¹,
А. Е. Бобырев^{3, 4}, М. М. Мельник⁵

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра ихтиологии, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический факультет,
кафедра картографии и геоинформатики, Ленинские Горы, 1, сектор А, Москва, 119234 Россия

³Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

⁴Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии
Верхняя Красносельская ул., 17, Москва, 107140 Россия

⁵Псковское отделение ГосНИОРХ
ул. Горького, 13, Псков, 180007 Россия

*E-mail: krikunov@mail.ru

**E-mail: svchistov@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2019 г.

После доработки 03.10.2019 г.

Принята к публикации 24.10.2019 г.

Исследованы межгодовые и внутрисезонные закономерности пространственно-временной динамики основных промысловых видов рыб Псковского озера — одного из наиболее продуктивных внутренних водоемов Северо-Запада России. Представлены результаты использования картографического подхода применительно к анализу летне-осеннего распределения рыб Псковского озера. В качестве исходных данных использованы материалы траловых съемок, выполненных в весенне-летний и летне-осенний периоды 2003, 2006 и 2008 гг., различающихся режимом водности. Первичные материалы сведены в таблицы атрибутивных данных, содержащие информацию о датах и траекториях тралений, их продолжительности, средней скорости, текущей температуры воды, данные о видовом и размерном составе улова. Соответствующие материалы использованы при составлении карт пространственного распределения семи видов рыб (лещ, судак, плотва, окунь, густера, налим, ерш) на моменты проведения траловых съемок. Для плотвы, судака, леща, окуня и щуки получены картографические оценки общей численности. Сделана попытка оценки эффективности размножения некоторых видов (судак, окунь, щука) на основе сопоставлений изменений численности их популяций от весны к осени. Для судака получены карты распределения, учитывающие размерный состав его популяции. Установлены различия в локализации рыб разного возраста и особенности их перемещений в различные сезоны. Проведено сопоставление особенностей пространственно-временной динамики рыб с доступными характеристиками гидрологического режима озера.

DOI: 10.31857/S0044459620010042

В популяционной динамике рыб пространственная неоднородность играет чрезвычайно важную роль. В рамках современных подходов учет этого фактора оказывается необходимым для оценки скорости и направлений миграций рыб, изучения демографических и экосистемных процессов, разработки адекватных моделей биосистем, решения ряда хозяйственных вопросов и т.д. К сожалению, даже в водоемах с длительной историей рыбного промысла сведения о динамике распределения рыб крайне ограничены. Обычно они сводятся к констатациям более или менее отчетливых сезонных перемещений рыб, связанных с нерестом. Картины распределений рыб в иные сезоны, важные для понимания происходящих в водоеме процессов, как правило, отсут-

ствуют, несмотря на наличие необходимых эмпирических данных. Обычно это связано с недостатком внимания к современным технологиям, ориентированным на получение данных для геоинформационного анализа.

До недавнего времени основным средством изучения пространственно-временной динамики рыб являлись гидроакустические методы, использование которых совершенствовалось на протяжении нескольких десятилетий (Павлов, Мочек, 2009; Pollom, Rose, 2016). Однако с конца XX в. на первое место как исследовательский инструмент выходят геоинформационные технологии, эффективность которых определяется способностью генерировать визуальные представления о поведении макробиологических объектов, облегчая тем самым их изуче-

ние, а также кооперацию ученых и специалистов в области управления водными биоресурсами¹.

В системе промысловых водоемов Псковско-Чудское озеро занимает особое положение. Широкий спектр промысловых видов, высокая естественная продуктивность ставят озеро на одно из первых мест в рейтинге рыбохозяйственных водоемов Европы (Kangur et al., 2001; Концевая, 2009; Saat et al., 2010; и др.).

В силу пограничного положения биоресурсы озера попадают в сферу интересов России и Эстонии, что находит отражение в регулировании промысловой деятельности и осуществлении экологического и рыбохозяйственного мониторинга водоема.

В настоящей работе представлены результаты использования картографического подхода применительно к анализу летне-осеннего распределения основных промысловых видов рыб Псковского озера.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Начиная с 1999 г. на акваториях Псковского и Чудского озера проводятся регулярные траловые съемки, представляющие материал о составе и распределении уловов в российской части водоема. Картографический анализ полученных данных до настоящего времени не проводился, не считая некоторых построений, носивших качественный характер.

В настоящем исследовании использованы данные учетных траловых съемок, проводимых на акватории Псковского озера. Данные почерпнуты из архивных материалов Псковского отделения ГосНИОРХ. В Псковском озере съемки охватывают центральную часть и проводятся от двух до четырех раз за сезон открытой воды. Даты съемок, как правило, не совпадают.

Наиболее важной особенностью проводимых учетов является наличие в их материалах позиционной составляющей — координат начальной и конечной точек траления. Помимо этого, данные по каждому тралению включают: дату и время начала и окончания траления, скорость траления, температуру воды во время траления, состав улова, распределенный по видам и размерам выловленных рыб. В материалах траловых учетов наиболее полно отражена информация о следующих видах рыб: для хищников — щука, судак, налим, окунь; для мирных рыб — лещ, густера, плотва, ерш.

¹ Для обмена опытом и продвижения данного направления в 2007 г. на базе сайта Всемирной продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН создан портал GISFish, ориентированный на специалистов в области рыболовства, аквакультуры и геоинформационных систем — Current issues, status and applications of GIS to inland fisheries W. Fisher (Cornell University, Ithaca, USA) <http://www.fao.org/tempref/FI/CDrom/T552/root/09.pdf>.

В формировании условий жизни рыб Псковско-Чудского озера важную роль играют особенности гидрологического режима водоема, а также главных рек его бассейна, прежде всего р. Великой, на долю которой приходится 94% от площади водосбора Псковского озера и практически половина всего поверхностного стока воды в озерный комплекс.

Ближайший к Псковскому озеру гидрологический пост расположен в г. Псков, в нижнем течении р. Великой. Из общего списка гидрологических характеристик, фиксируемых на этом посту, уровень воды в большей степени, чем остальные, связан с величиной расхода взвешенных наносов. На основе данных “Информационной системы по водным ресурсам и водному хозяйству бассейнов рек России” (<http://gis.vodinfo.ru>) и сравнительного анализа графиков хода уровня воды в Псковском озере все годы наблюдений (1999–2011 гг.) разделены по относительной водности на три группы: маловодные, средней водности, многоводные. В пределах каждой из выделенных категорий определены годы, для которых результаты траловых съемок в достаточной степени информативны, т.е. охватывают начало и конец вегетационного периода и содержат данные по большому (семь и более) числу видов рыб. На основе этих критериев в качестве типичных по водности и наиболее информативных выбраны: 2003 г. — средний по водности, 2006 г. — маловодный и 2008 г. — многоводный.

В эти годы было проведено шесть траловых съемок (по две съемки в год), материалы которых легли в основу создания картографических моделей в среде ГИС: 26–29 мая и 28–30 октября 2003 г., 22–25 мая и 21–24 августа 2006 г., 9–11 июня и 25–26 октября 2008 г.

Траектории тралений имели форму прямых линий. В базе пространственных данных эти траектории представлены как линейные объекты. В нашем случае это отрезки с двумя вершинами (начальной и конечной точками траления), содержащие атрибутивную информацию о соответствующем тралении.

С целью формализации выбранных данных разработана унифицированная система названий классов пространственных объектов, а также унифицированная структура атрибутивных таблиц соответствующих классов, включающих: идентификаторы и наименования линий траления, координаты их начальных и конечных точек, продолжительность работы трала, его среднюю скорость, температуру воды на момент начала и окончания траления, данные о составе улова, включающие сведения о количестве особей каждого вида и их размерах.

В качестве геоинформационного программного обеспечения использовалось приложение ArcMap ГИС-пакета ArcGIS 10.2.1.

В большинстве геоинформационных программных продуктов, в том числе в ArcGIS, методы интерполяции основаны исключительно на использовании точечных объектов в качестве

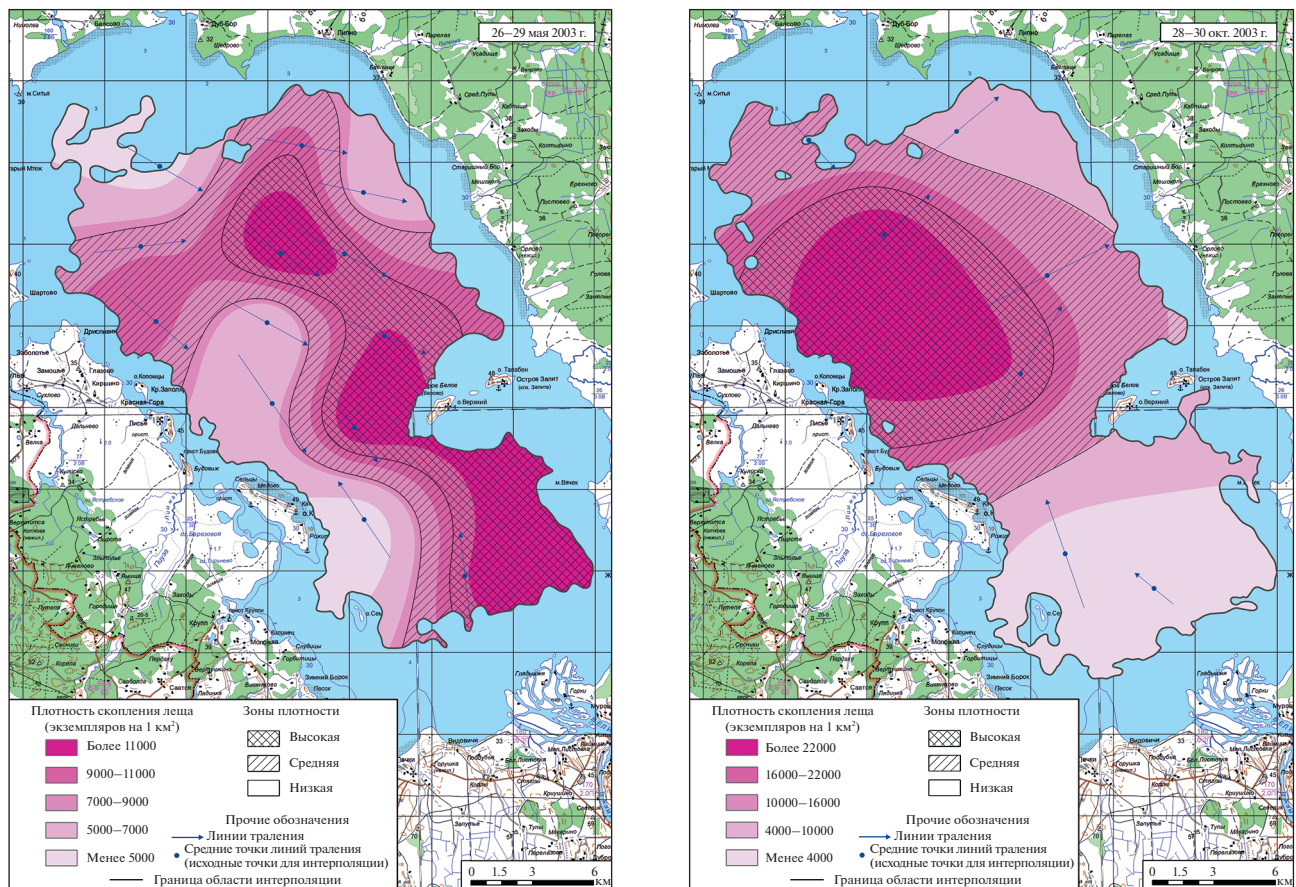


Рис. 1. Распределение плотности леща в мае (слева) и октябре (справа) 2003 г.

входных данных. Поэтому в качестве точек, которые в наибольшей степени репрезентативны по отношению к линиям траления и могут выступать в качестве исходных для интерполяции, были выбраны средние точки этих линий.

Детализированное описание алгоритма создания карт с учетом особенностей исходного материала представлено ранее в работах авторов (Васильев, Чистов, 2017; Васильев и др., 2018), и поэтому здесь не приводится.

Помимо общего числа выловленных рыб каждого вида, рассчитан относительный показатель — вылов на единицу площади траления (экз./км²), который использован в дальнейшем как интерполируемый показатель плотности.

В результате преобразования исходных данных по каждой из перечисленных съемок составлены карты распределения плотности различных видов рыб в Псковском озере. Помимо сроков и сезонов съемок полученный набор карт отражает представительность различных видов рыб в траловых уловах, которая не всегда является достаточной для полной картины пространственно-временной динамики некоторых малочисленных видов, а также видов с устойчивой локализацией вне зоны действия трала.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственно-временные особенности распределения различных видов рыб

Несмотря на то, что весенне-летние съемки демонстрируют достаточно пеструю картину распределения различных видов рыб, в ее динамике прослеживаются определенные особенности.

В весенне-летний период (в конце мая) наиболее плотные скопления **леща** (*Abramis brama*) регистрируются в южной части озера, южнее Талабских островов, а также восточнее центральной части акватории. Год от года плотность этих скоплений меняется от более чем 37 000 до 6 000 экз./км².

В октябре основная группировка леща перемещается в северную часть озера, образуя обширные скопления, плотность которых достигает более 20 000 экз./км² (рис. 1)².

Надо заметить, что общая численность леща, определенная картографически, демонстрирует существенное возрастание от мая к октябрю, обу-

² Карты сезонного распределения рыб получены для всех выбранных лет наблюдений, различающихся водностью. В иллюстративных целях используются карты, наиболее наглядно передающие характерные особенности пространственной динамики популяций.

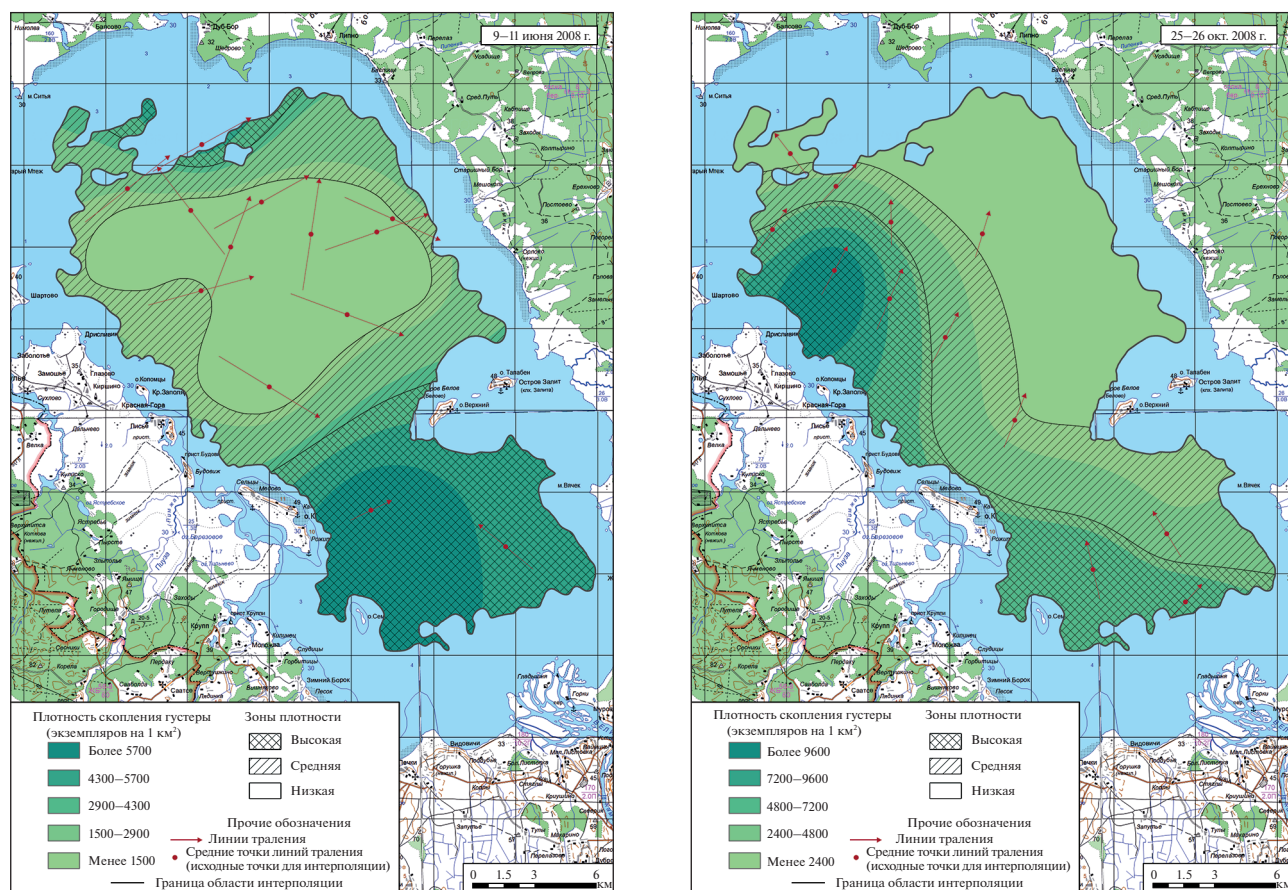


Рис. 2. Распределение густеры в июне (слева) и октябре (справа) 2008 г.

словленное результатами размножения текущего года. Как видно из табл. 1, этот рост в наибольшей степени проявился в среднем по водности 2003 г., а в меньшей степени — в многоводном 2008 г.

Некоторое сходство с лещом наблюдается в сезонном распределении **густеры** (*Blicca bjoerkna*). В конце мая—июне эта рыба образует плотные скопления в южной части озера, в зоне, примыкающей к дельте р. Великая (ее максимальная плотность здесь превышает 5700 экз./км²). Осенью густера перемещается на север, создавая к концу октября компактные скопления высокой плотности (более 9500 экз./км²) в акватории, примыкающей к о-ву Колпин (рис. 2).

В отличие от леща, районом, где в начале лета формируются наиболее плотные скопления **плотвы** (*Rutilus rutilus*), является северная часть водоема. В это время вся плотва образует единую группу, плотность которой в отдельные годы варьирует от 6000 до 20000 экз./км². В июне плотва рассредоточивается по всей центральной части озера, формируется несколько локальных зон высокой плотности, тяготеющих к его восточной и западной части. Августовское распределение плотвы в основных чертах повторяет распределение в июне. В среднем по водности 2003 г. в конце октября

плотва образовала обширное скопление (плотность более 7500 экз./км²) в южной части Псковского озера, а в маловодном 2008 г. практически вся популяция сконцентрировалась на относительно небольшом участке, находящемся на северо-западе, примыкающем к устью р. Вярска. Плотность рыб в этом месте превышала 121000 экз./км² (рис. 3).

В конце мая основные скопления **ерша** (*Gymnocephalus cernuus*) занимают южную часть озера (район, примыкающий к дельте р. Великая). Плотность ерша в этом районе варьирует от 4000 до 9600 экз./км². В июне ерш занимает почти весь центр озера (рис. 4), достигая максимальной плотности в его восточной части (более 10000 экз./км²). К концу октября он перемещается на север, ближе к проливу, соединяющему Псковское и Теплое озера.

Распределение **окуня** (*Perca fluviatilis*) изменчиво. В отдельные годы в начале лета его плотные скопления компактно располагаются в самой северной или в самой южной частях озера (рис. 5). На юге плотность окуня достигает 2000 экз./км², на севере — втрое меньше. К середине лета окунь перемещается ближе к центру озера, формируя довольно обширные скопления на границе южной и центральной части водоема, в акваториях,

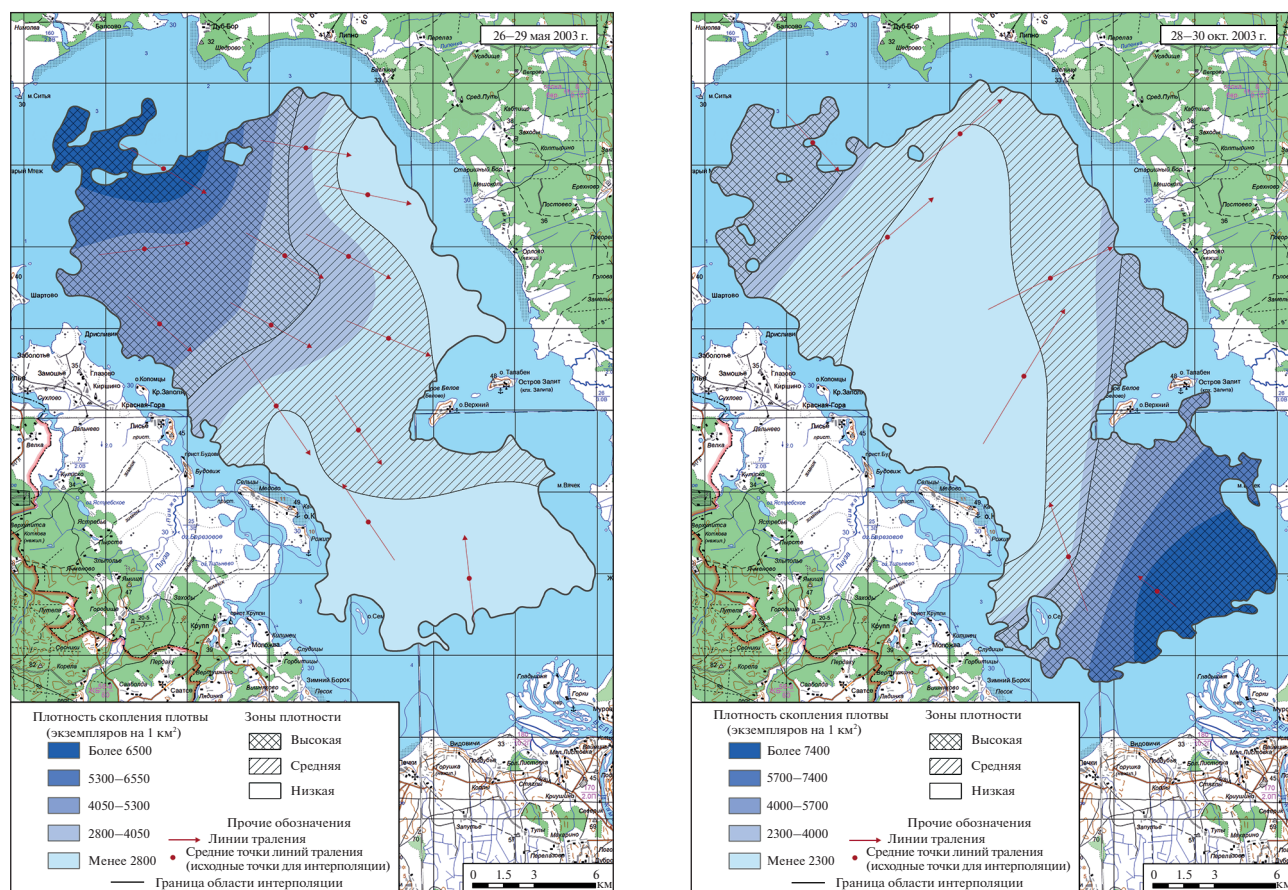


Рис. 3. Распределение плотвы в мае (слева) и октябре (справа) 2003 г.

расположенных к востоку от о-ва Каменец, иногда примыкающих к Талабским островам. Плотность окуня достигает здесь 4500 экз./км².

Весной и в начале лета локализация плотных скоплений **судака** (*Sander lucioperca*) (до 2000 экз./км²) очень напоминает таковое у окуня (рис. 6). По

Таблица 1. Общая численность массовых видов рыб Псковского озера в различные годы

Вид	Количество особей по годам и сезонам года					
	2003		2006		2008	
	26–29 мая	28–30 октября	22–25 мая	21–24 августа	9–11 июня	25–26 октября
Окунь	192913	698780	658153	1042249	1092372	2502377
молодь		505867		384096		1410005
доля молоди		0.72		0.37		0.56
Лещ	5139757	9025814	2470615	3186321	4696348	4396090
молодь		3886057		715707		?
доля молоди		0.43		0.22		?
Судак	231540	1024850	723122	1058206	551253	430149
молодь		793310		335084		?
доля молоди		0.77		0.32		?
Щука	9412	292406	29803	74022	26577	96307
молодь		282993		44219		69730
доля молоди		0.97		0.60		0.72
Плотва	2138007	1078584	3450232	3150558	4199560	32265968
молодь		?		?		?
доля молоди		?		?		?

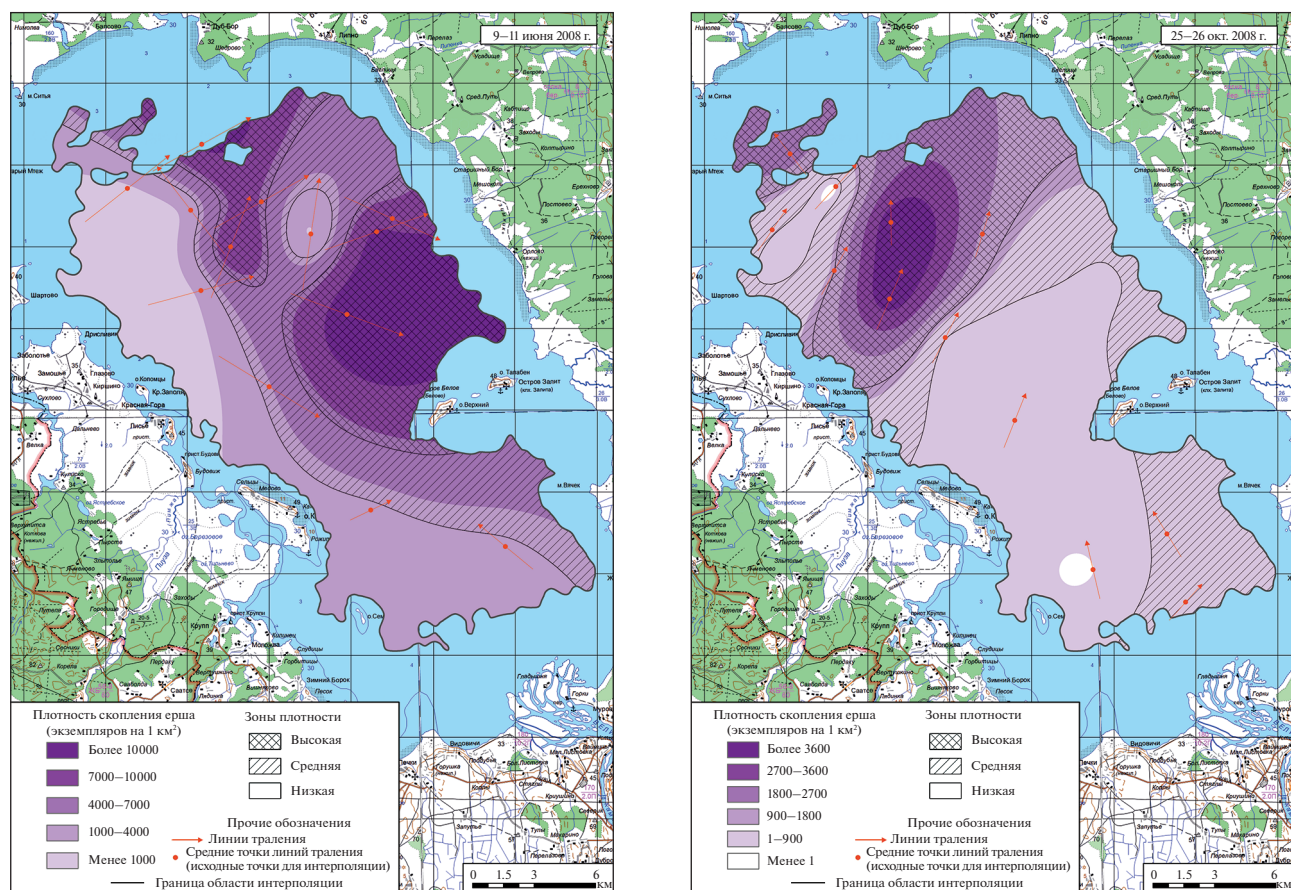


Рис. 4. Распределение ерша в начале июня (слева) и в октябре (справа) 2008 г.

своему положению они сходны также с зонами скопления леща и густеры. В конце лета судак распределяется по всей восточной части озера; его максимальная плотность на локальных участках достигает 3000 и более экз./км². Осенью практически весь судак перемещается на север, образуя довольно обширные зоны, однородные по плотности, которая варьирует от 1000 до 3000 и более экз./км². Осенние скопления судака практически совпадают с зонами концентрации леща и густеры. Как и у леща, наиболее заметное возрастание численности судака в течение сезона имело место в среднем по водности 2003 г.

Осенью распределение **щуки** (*Esox lucius*) имеет некоторое сходство с распределением судака. В это время скопления данного вида характеризуются самой высокой плотностью (более 900 экз./км²). В весенне-летний период щука осваивает всю акваторию озера, ее распределение более или менее однородно. В середине лета оно представлено совокупностью локальных агрегаций небольшой плотности, тяготеющих к прибрежным районам или равномерно распределенных по всей акватории озера (рис. 7).

Карты пространственного распределения **налима** (*Lota lota*), представительность которого в

траловых уловах невелика, указывают на то, что его предпочтительными местообитаниями является северная часть Псковского озера (рис. 8). Именно там, в зонах, примыкающих к северо-западным или северо-восточным участкам акватории, находятся его основные скопления. Их плотность невелика и варьирует в пределах 30–40 экз./км².

Общей чертой распределения рыб Псковского озера является их более или менее выраженная внутрисезонная динамика, которая отчетливо проявляется у таких видов, как лещ, окунь, судак и плотва, и в меньшей степени — у щуки, ерша, налима. Сходство в пространственном положении видов в годы различной водности (особенно характерное для осеннего распределения рыб) свидетельствует о регулярности перемещений видов в пределах Псковского озера.

Одной из важных особенностей полученной картины распределения рыб в Псковском озере является сопряженность в пространственном положении некоторых видов хищных и мирных рыб. В наибольшей степени она выражена в паре “судак–лещ”, отчасти в паре “судак–окунь”. Поскольку эта сопряженность проявляется независимо от изменений гидрологического (экологического) режима водоема, ее возможными причинами могут быть поведенческие механизмы (например, харак-

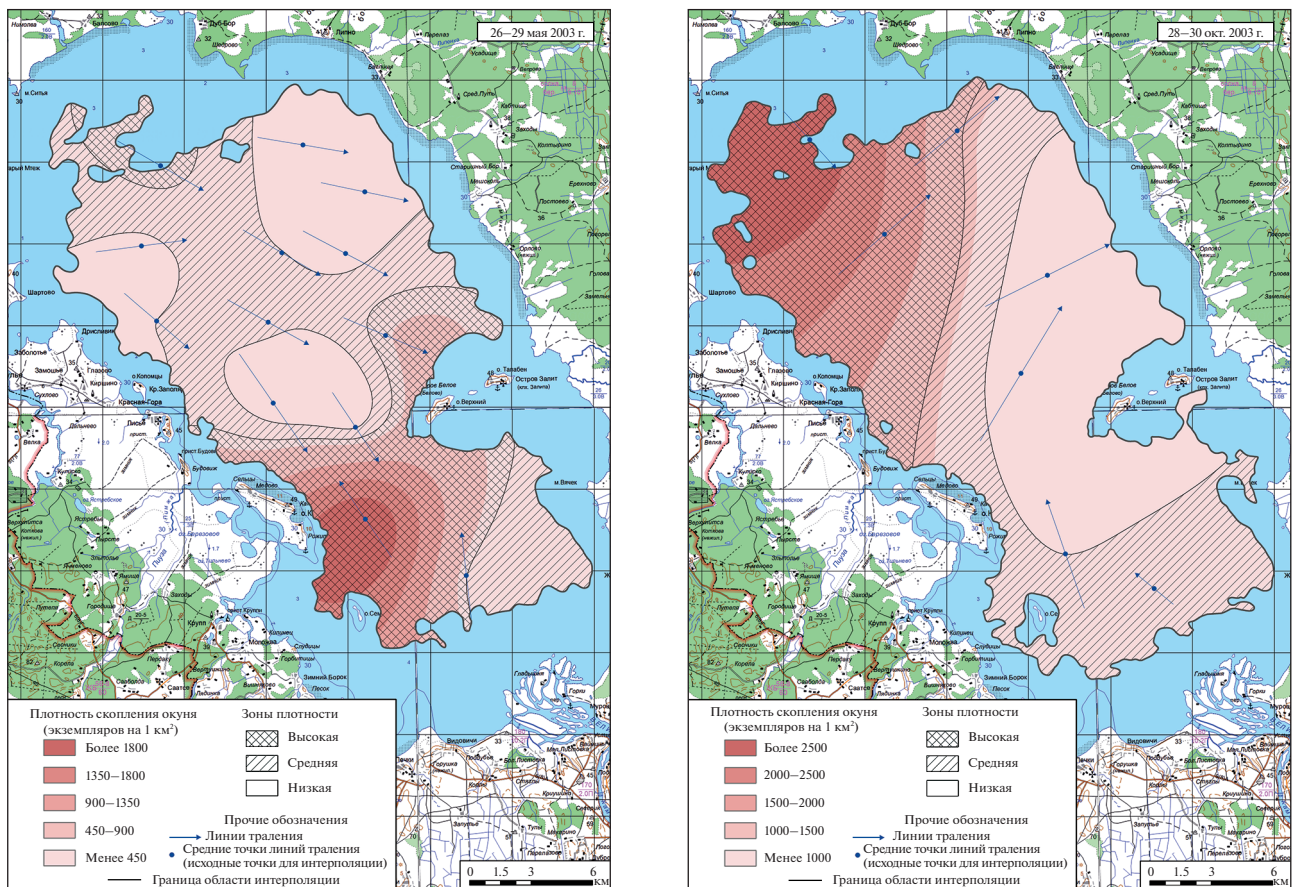


Рис. 5. Распределения окуня в мае (слева) и октябре (справа) 2003 г.

терное для пелагических хищников стремление к поддержанию постоянного контакта с видами потенциальных жертв) или сходство в реакциях, обеспечивающих выбор предпочитаемых местобитаний.

Связь пространственной динамики щуки с таковой у плотвы, густеры, окуня выражена слабее. Вероятно, из-за отсутствия у этого хищника сколько-нибудь строгой пищевой специализации или из-за особенностей пищевого поведения щуки, предпочитающей охоту на путях миграций жертв, в местообитаниях, обеспечивающих максимальную скрытность.

Численность рыб и ее изменения в течение сезона

Следует отметить, что на картах (рис. 1–8) штриховки различных зон отражают соотношения плотности тех или иных видов, характерные для конкретного периода траловой съемки. Такое представление не учитывает межгодовую динамику обилия рыб, которая может оказывать влияние и на динамику их пространственного положения. Оставляя вопрос о связи динамики численности и распределения на будущее, рассмотрим результаты картографической оценки обилия отдельных видов и его изменений в течение сезона.

В простейшем случае общую численность можно оценить интегрированием плотности по площади зоны траления. Оценка по озеру в целом требует дополнительной информации, позволяющей проводить экстраполяцию. В данном случае она осуществлена на основе связи между плотностью рыб и глубиной.

В табл. 1 приведены расчетные оценки численности пяти видов рыб в разные сезоны вегетационного периода.

Как видно из таблицы, первое место по обилию среди массовых видов занимает плотва. За ней следует лещ, а далее, с отставанием — судак, окунь, щука. К видам с высокой численностью относится также ерш, но его оценки не проводились из-за недостаточной представительности этого вида в уловах трала.

Примечательно, что полученные характеристики обилия в начале сезона, по крайней мере для судака и леща, хорошо согласуются с оценками, полученными ранее с использованием виртуального популяционного анализа (Данилов и др., 2018, 2020).

Данные таблицы позволяют проследить сезонные изменения численности отдельных видов, которая, как правило, возрастает от весны к осени. Сведения о перемещениях рыб из Чудского в

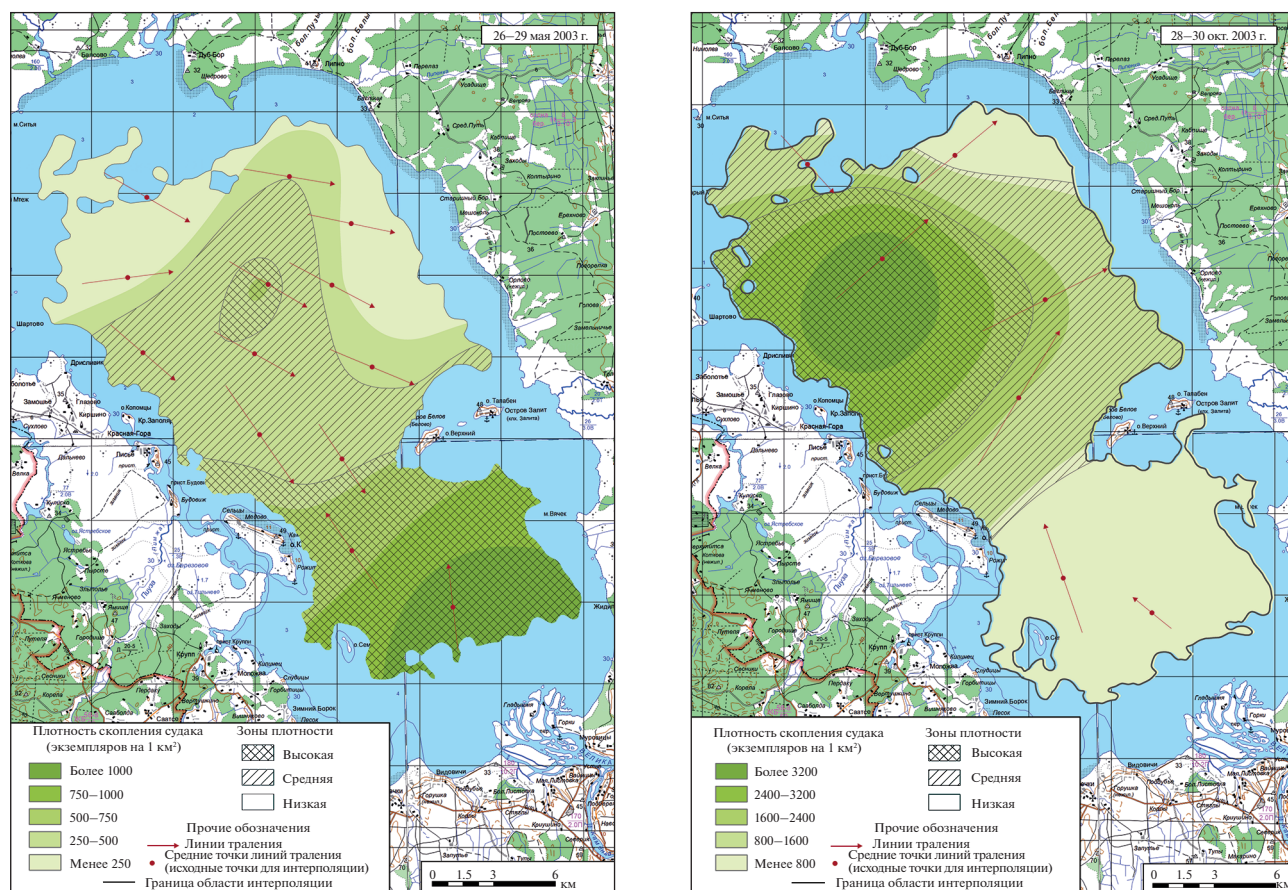


Рис. 6. Распределение судака в мае (слева) и октябре (справа) 2003 г.

Псковское озеро в конце лета или начале осени отсутствуют. Поэтому можно считать, что соответствующие изменения обусловлены размножением. Разница между численностью вида в начале и конце сезона нагула отражена в таблице, в строках, условно обозначенных как “молодь”. Очевидно, что полученные таким образом оценки достаточно грубо отражают обилие молоди, поскольку учитывают лишь ту ее часть, которая находится в зоне траления и достигла необходимой для удержания тралом длины. Тем не менее по этим оценкам можно судить об эффективности размножения видов в разные годы. Ее мерой может быть доля молоди в общей численности вида в конце сезона. У леща, судака, окуня, щуки в среднем по водности 2003 г. этот показатель оказался выше такового, зарегистрированного в маловодном 2006 г. Первое место по эффективности размножения занимает щука. За ней следуют окунь и судак. Примечательно, что щука характеризуется не только высокими показателями эффективности размножения, но и их достаточно большой устойчивостью. Оценить численность молоди плотвы оказалось невозможно, видимо, из-за того, что ее нагул происходит на мелководьях, где траловые учеты не проводятся.

Возрастные особенности пространственного распределения судака Псковского озера

Информация о составе популяций отдельных видов рыб позволяет получить дополнительные сведения об их пространственной организации. В частности, выявить разграничения (если таковые имеются) между участками нагула взрослых рыб и их молоди и тем самым получить более точную информацию о динамике распределения популяции в целом. Рассмотрим этот вопрос на примере судака.

В ходе проведения траловой съемки производится оценка размерного состава некоторых видов рыб, в первую очередь судака, занимающего ведущее положение в составе биоресурсов озера. Как видно из рис. 9, гистограммы размерных распределений судака отчетливо распадаются на группы, объединяющие рыб разного возраста. Их принадлежность легко устанавливается на основе имеющихся данных о темпах линейного роста судака (Данилов и др., 2018).

Соответствующие группы можно комбинировать, подразделяя, например, популяцию на “взрослых” рыб, “сеголеток” и “годовиков” и получая оценки численности каждой из этих категорий. Такой прием позволяет детализировать кар-

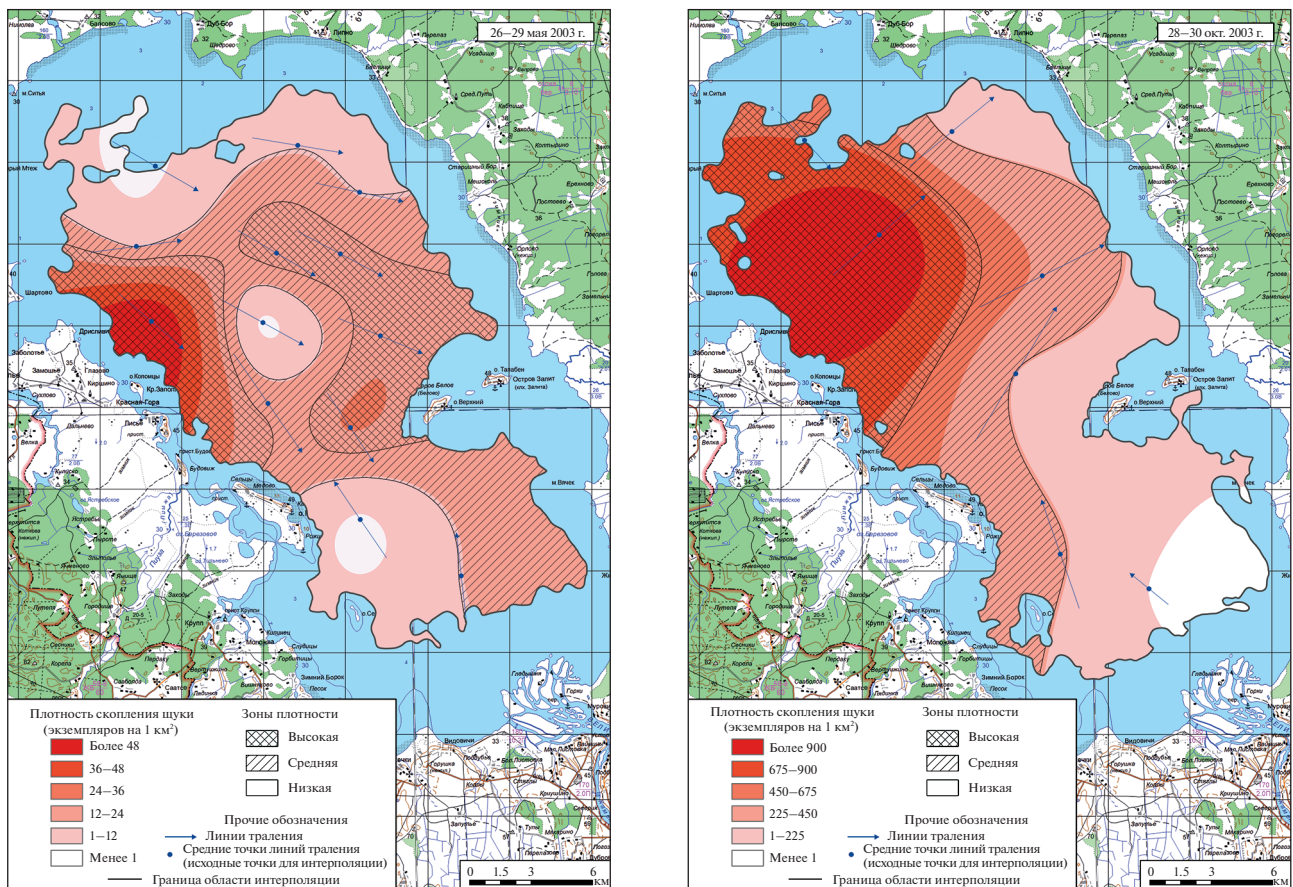


Рис. 7. Распределение щуки в конце мая (слева) и в октябре (справа) 2003 г.

тину пространственного распределения популяции с учетом ее внутренней неоднородности. К сожалению, представительность выделенных возрастных категорий в экспериментальных уловах оказалась достаточной лишь в отношении части съемок, выполненных во второй половине лета и осенью 2006 и 2008 гг. На рис. 10 представлены карты, отражающие локализацию молоди и взрослого судака в эти годы.

В августе 2006 г. взрослый судак встречался по всей акватории Псковского озера, образуя плотные скопления в его юго-восточной части. Сеголетки в этот период находились севернее, на мелководьях восточной части водоема, их распределение представлено в форме локальных скоплений небольшой площади. Распределение годовиков практически повторяло распределение взрослого судака.

В 2008 г. сеголетки были представлены в июньских и октябрьских пробах. В июне распределение молоди практически повторяло распределение взрослых рыб. В октябре основные скопления сеголеток находились в северо-восточной части озера, там же где и скопления взрослых, но не совпадали с ними, предпочитая мелководья, расположенные западнее.

Различия в локализации рыб разного возраста в наибольшей степени проявляются в распределениях взрослых рыб и сеголеток, которые, как правило, держатся обособленно и в целом тяготеют к более мелководной береговой зоне. Данные за 2006 и 2008 гг. позволяют, в первом приближении, определить характерные черты сезонной динамики судака. В весенние месяцы взрослый судак в массе перемещается в южную часть озера, где формируются нерестовые скопления многих видов рыб, являющихся объектами его питания (плотва, густера, лещ, снеток и др.). Годовики в это время остаются в центральной части водоема. Сеголетки на участках траления отсутствуют.

В июне и взрослые рыбы, и молодь начинают смещаться в центральную часть озера. К августу судак распределяется по всей акватории водоема. Наиболее плотные скопления взрослого судака в это время располагаются в пределах участков, примыкающих к восточному берегу, совпадая с зонами скопления таких видов, как лещ, плотва, густера, ерш. В октябре многие виды, в том числе судак, перемещаются в северную часть озера, готовясь к зимовке на участках находящегося поблизости Теплого озера.

В целом, полученные результаты указывают на то, что количество и общая площадь плотных

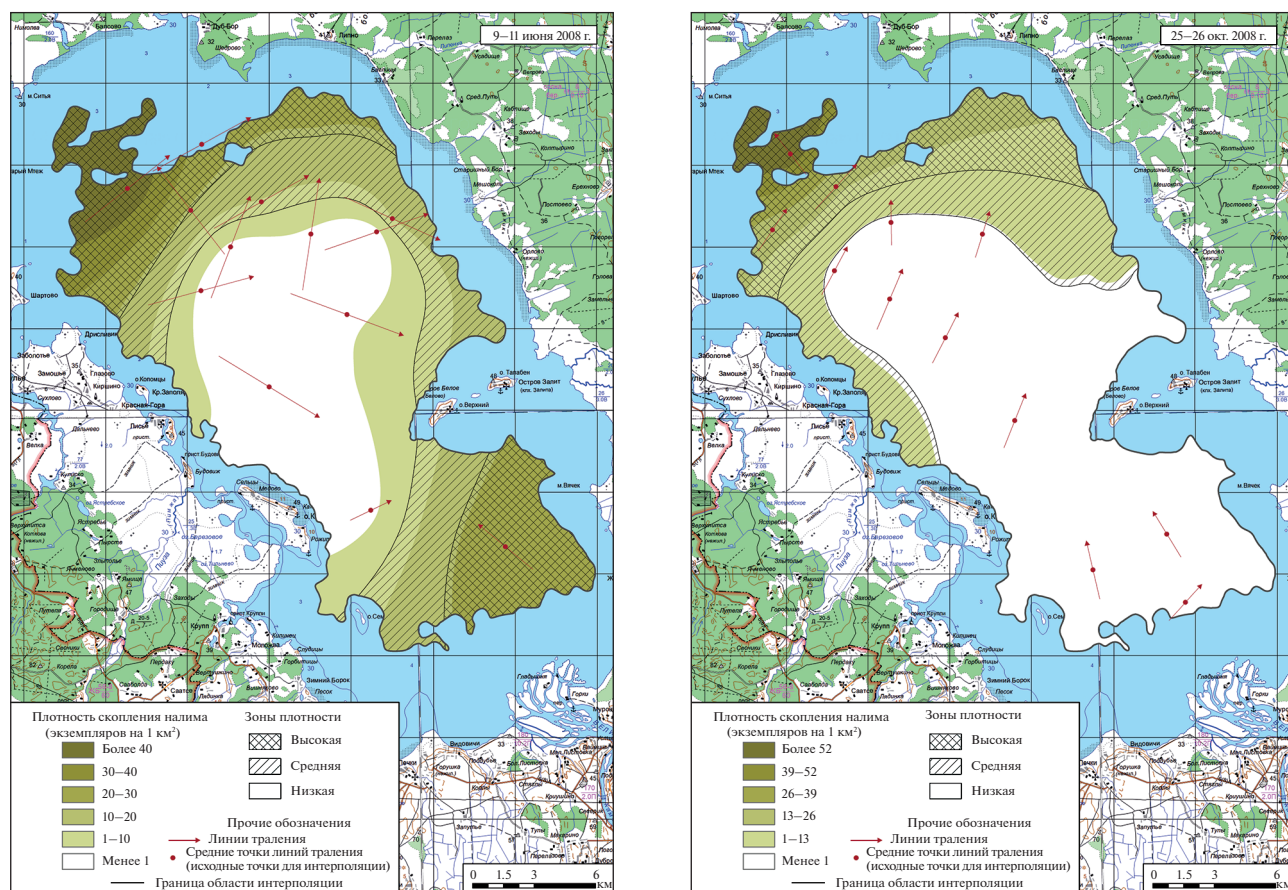


Рис. 8. Распределение наима в начале июня (слева) и в октябре (справа) 2008 г.

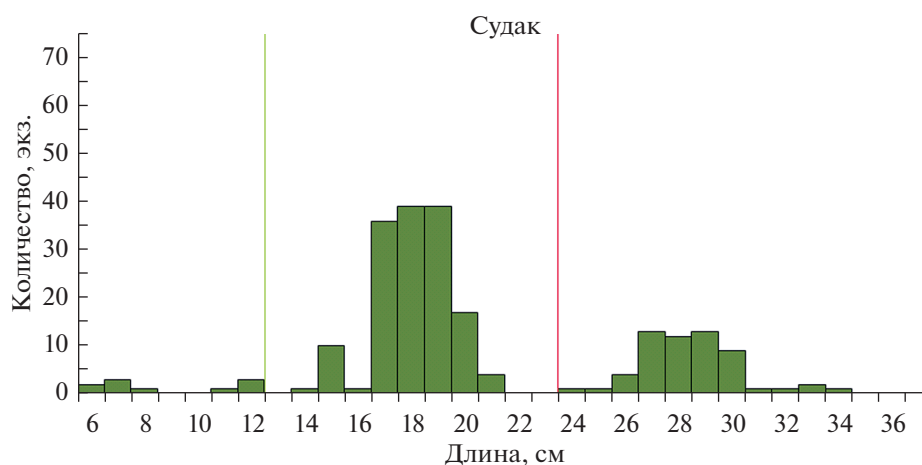


Рис. 9. Пример размерного распределения судака (трал № 6, август 2006 г.).

скоплений рыб положительно связаны с водностью. Преобладающие глубины, где формируются скопления, составляют 4.1–4.6 м. При повышении уровней воды в озере (по сравнению с характерными в рассматриваемый год величинами) зоны высокой плотности рыб смещаются в область больших глубин с температурой воды у поверхности, соответствующей средним и ниже среднего

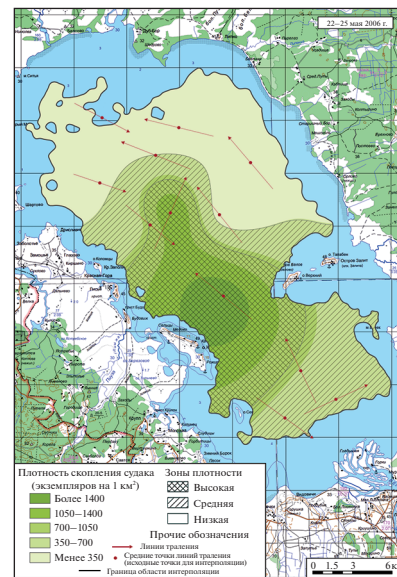
значениям по акватории. Иллюстрацией этого является диаграмма изменений плотности скоплений плотвы в зависимости от глубины и температуры воды в мае 2003 г. (рис. 11).

Как было отмечено выше, результаты сопоставления карт распределения рыб указывают на пространственную сопряженность отдельных видов. Разработанная система позволяет провести дета-

2006. Май

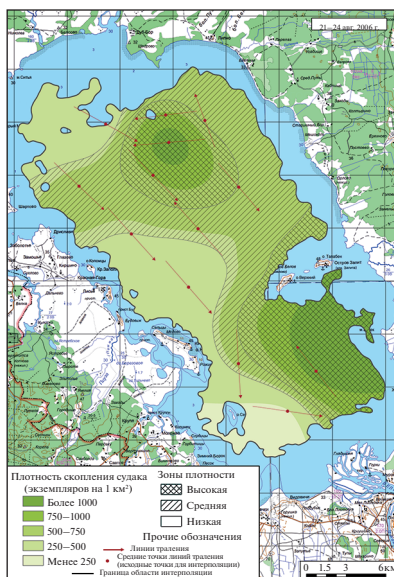


Взрослые

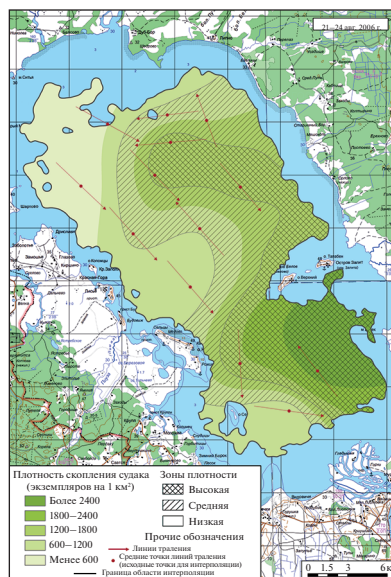


Годовики

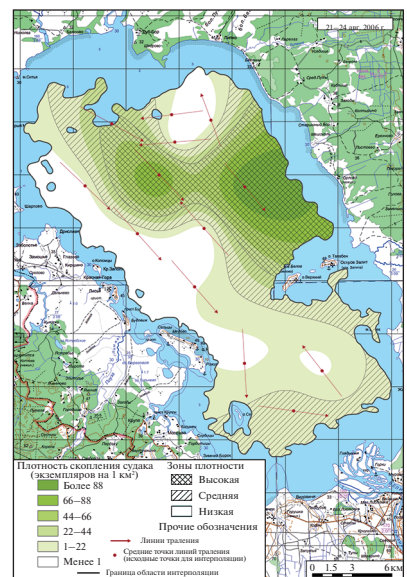
2006. Август



Взрослые



Годовики



Сеголетки

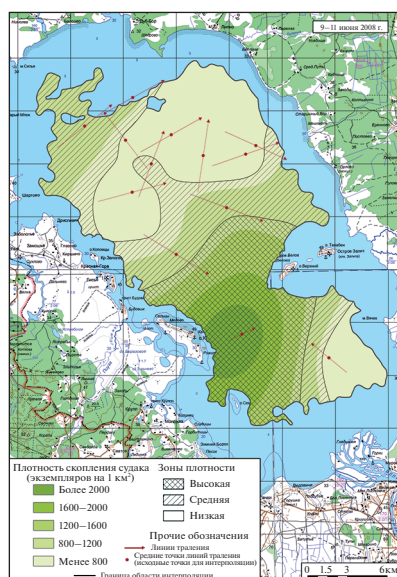
Рис. 10. Пространственное распределение различных возрастных групп судака.

лизированный анализ пространственных связей между встречаемостью таких видов и проанализировать их зависимость от учетных факторов среды. В качестве примера рассмотрим карты скопления судака и леща в конце мая 2003 г. (рис. 12), на которых задан профиль А–В, пересекающий с севера на юг участки с различной плотностью того и другого вида.

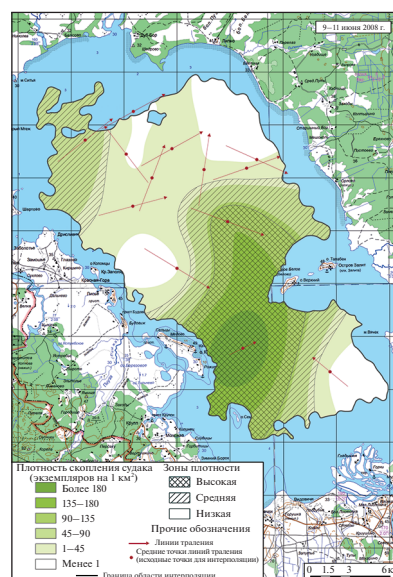
Вдоль профиля в направлении с севера на юг сняты значения плотности, температуры и глубины, перенесенные затем на графики, по горизонтальным осям которых указаны расстояния от А до В (рис. 13).

Прежде всего следует отметить схожесть кривых изменений плотности леща и судака при заданной ориентации профиля, что подтверждает

2008. Июнь

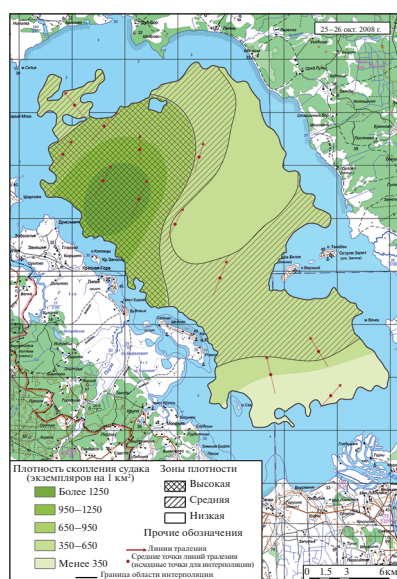


Взрослые и годовики

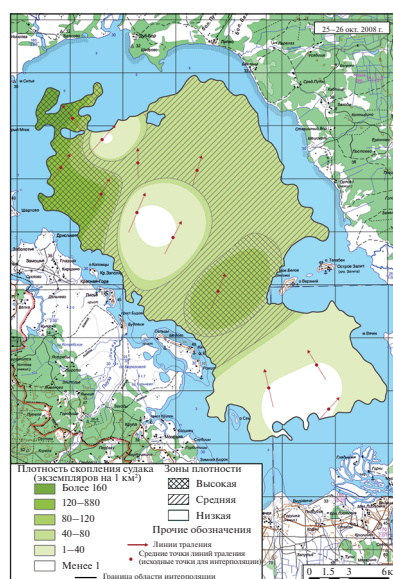


Сеголетки

2008. Октябрь



Взрослые и годовики



Сеголетки

Рис. 10. Окончание

отмеченное выше сходство их пространственного положения. При этом соотношение численности видов остается практически постоянным и независимым от плотности: лещ всегда больше в 2.5–3 раза. Заметен также почти синхронный скачок плотности того и другого вида (лещ — с 2000 до 7000 экз./км², судак — с 500 до почти 3000 экз./км²), следующий за увеличением температуры поверхностных вод на 1 градус.

Выше мы отмечали, что сходство пространственно-временной динамики рассмотренных видов может порождаться как трофическими отношениями, так и сходством в реакциях, обеспечивающих выбор предпочитаемых местообитаний. Результаты, полученные с использованием профилей, дают ясные свидетельства в пользу второго, указывая на положительную связь видов

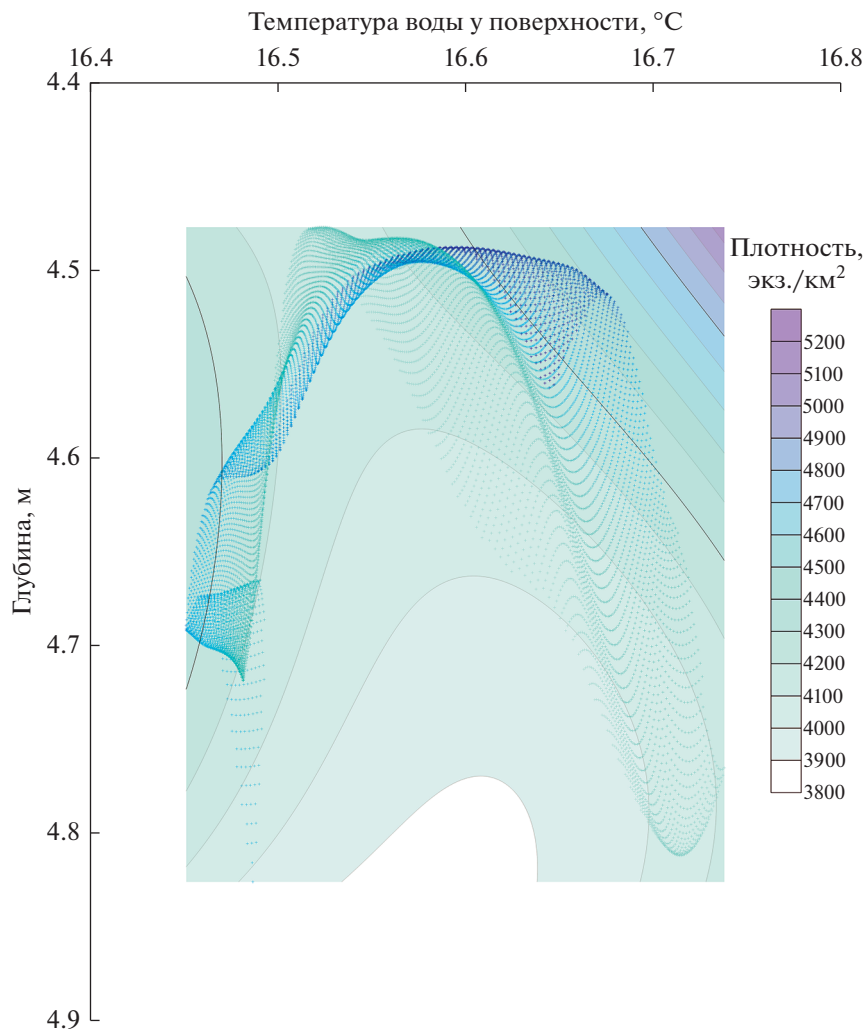


Рис. 11. Связь плотности скоплений плотвы с температурой и глубиной Псковского озера.

с температурой, характерную для представителей понто-каспийского фаунистического комплекса.

Примечательно, что поверхностная температура возрастает по мере продвижения к участкам, испытывающим наибольшее влияние стока р. Великая. На профиле глубин он регистрируется с 11 и до 16 км, где, вероятно, формируется фарватер, по которому с юга на север устремляются относительно теплые воды из р. Великой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на длительную историю изучения биоты Псковского озера (Kangur et al., 2001), посвященные этому научные публикации практически не содержат сведений о пространственных характеристиках отдельных популяций рыб, их внутрисезонной и многолетней динамике.

Очевидно, что биотическая среда любого крупного водоема неоднородна. В Псковском озере (площадь акватории которого составляет более 700 км²)

выраженность этой неоднородности подтверждается результатами мониторинга организмов, формирующих первичные звенья сообщества, а также организмов бентоса. Об этом свидетельствуют, например, исследования характера распределения макрофитов, фитопланктона, макрозообентоса (Laugaste et al., 1996; Timm et al., 1996; Судницyna и др., 2009; Михайлова, Михалап, 2019; и др.). Можно ожидать, что подобные особенности присущи и другим группам организмов, в том числе рыбам, ведущим подвижный образ жизни и занимающим верхние трофические уровни в сообществе озера. Полученные результаты свидетельствуют о том, что неоднородность распределения свойственна практически всем рассмотренным выше видам рыб, что говорит о необходимости учета фактора пространства в оценках характера их биотических связей, в планировании хозяйственной деятельности и в конечном итоге прогнозировании общего хода формирования биологической продукции водоема.

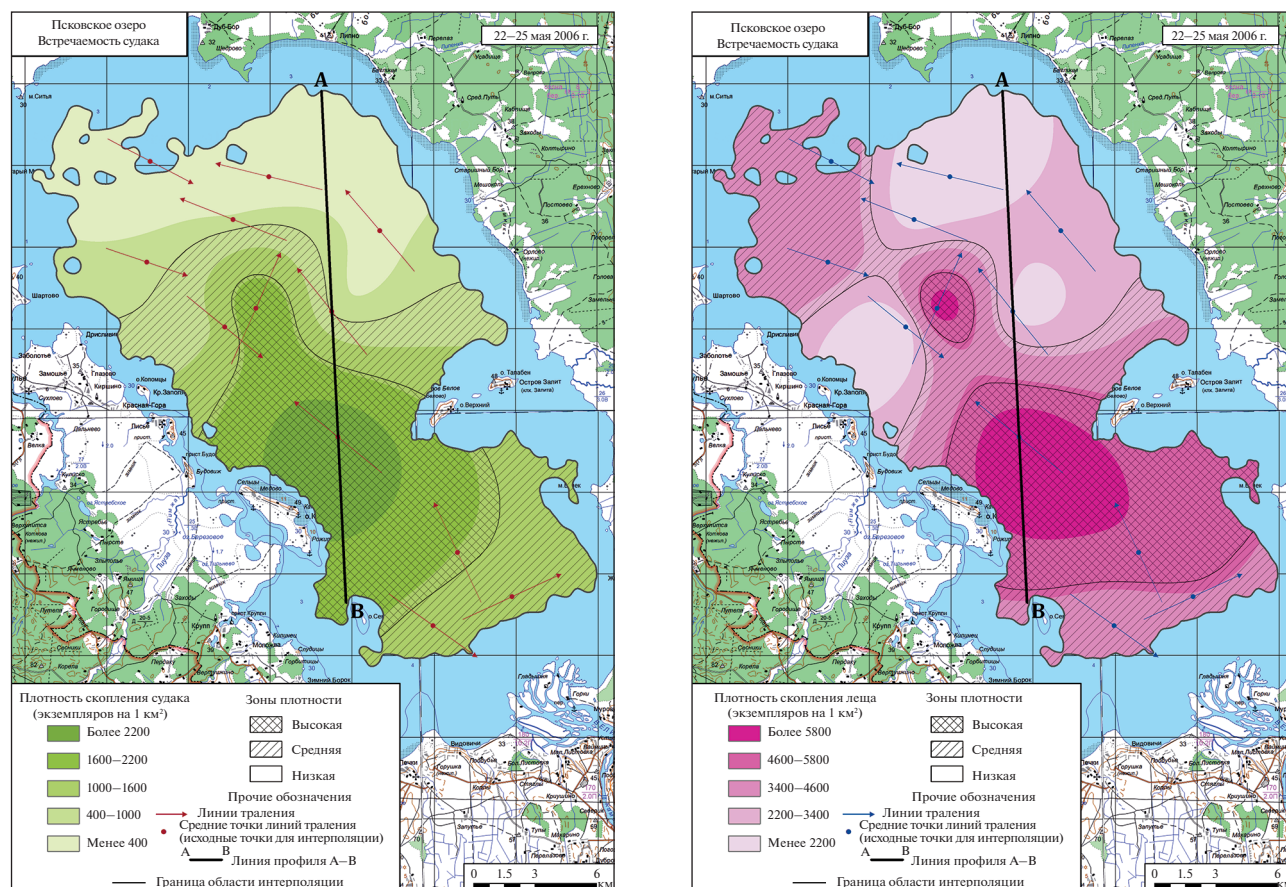


Рис. 12. Плотности скоплений судака (слева) и леща (справа) в конце мая 2003 г. и положение профиля А–В.

К сожалению, ограниченный объем проводимых на озере гидрологических измерений не позволяет полностью исследовать роль внешних факторов, обеспечивающих формирование скоплений различных видов рыб. Не исключено, что ответ на эти вопросы могут дать косвенные измерения, основанные, например, на дешифрировании космических снимков, синхронизированных по времени с траловыми учетами. Оставляя эту задачу на будущее, отметим, что разработанная ГИС делает возможным проведение множества сопоставлений, полезных для уточнения характера и оценок интенсивности взаимоотношений отдельных видов. Исследованная нами ранее балансовая модель сообщества Псковско-Чудского озера (Бобырев и др., 2013) представила лишь самый общий взгляд на его функционирование, сводя внутренне разнообразие экосистемы и ее главных элементов к усредненным по пространству показателям. Результаты картографического анализа позволяют скорректировать параметры модели, например, на основе площадных оценок зон, являющихся общими для различных видов гидробионтов, связанных конкурентными отношениями или отношениями типа “потребитель–ресурс”. Одновременно они делают возможным

переход к анализу расширенной, обладающей большими возможностями, версии модели, учитывающей фактор пространства.

В данной работе мы ограничиваемся описанием общей картины пространственно-временной динамики рыбного населения Псковского озера, используя наглядность, присущую картографическим методам. Меньшее внимание уделено их аналитическим инструментам, способным раскрывать роль факторов, которые принято рассматривать в качестве ответственных за ухудшение экологического состояния водоема, снижение его продукционных характеристик. По общему мнению, к ним относится загрязнение озера органикой (Nöges et al., 2003; Кондратьев и др., 2014; Судницына, Черевичко, 2015; Лозовик, Фрумин, 2017; и др.). В посвященных этому публикациях содержатся прямые или косвенные оценки, характеризующие концентрации соединений азота, фосфора, других элементов. К сожалению, данные об их распределении по акватории крайне ограничены. Отметим, что сама по себе интерпретация роли загрязнителей основывается в настоящее время на общих представлениях и лишена конкретного содержания. Созданная ГИС способна интегрировать и накапливать соответству-

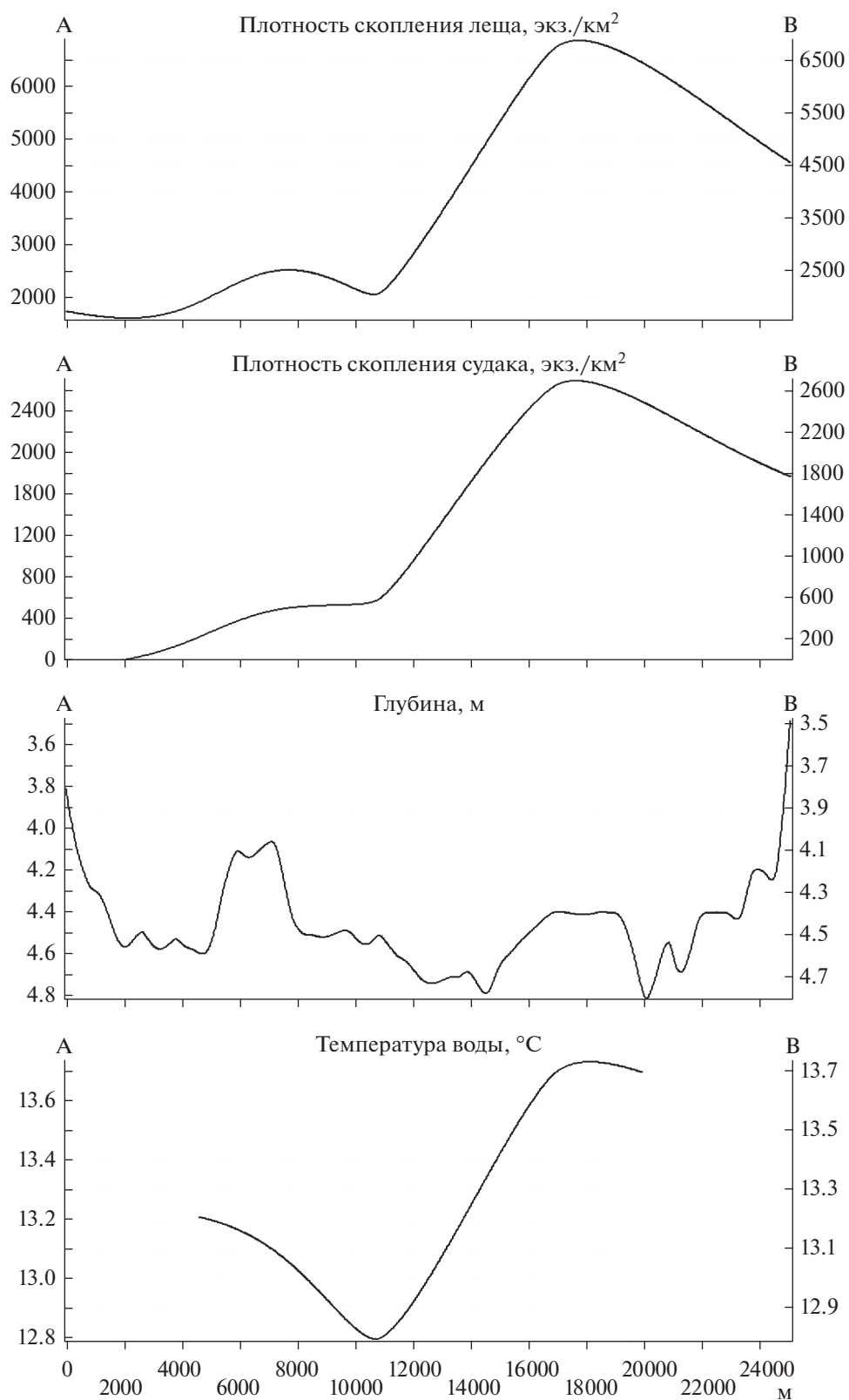


Рис. 13. Диаграмма соответствия плотности скоплений судака и леща с учетом температур водной поверхности и глубин по профилю А–В.

ющую информацию, делать ее доступной для сопоставлений и анализа, раскрывающего значение фактора загрязнения в формировании экологического режима озера.

Важная роль в поддержании рыбохозяйственного статуса Псковского озера отводится промыслу. Надо заметить, что промысловая деятельность, опираясь на присущий ей эмпирический опыт, отчасти учитывает сезонные изменения в формировании скоплений рыб, концентрируя на непродолжительное время усилия на относительно небольших участках, находящихся главным образом в зоне нерестилищ. Совершенно очевидно, что учет пространственного распределения биоресурсов в иные сезоны промыслового периода может оказаться чрезвычайно полезным для оптимизации размещения различных орудий лова, прогнозирования результатов промысла для эффективного управления рыбохозяйственной деятельностью, для целей охраны биоресурсов, наконец, решения социальных задач по размещению рекреационных объектов или обоснованию границ рыбопромысловых участков.

ВЫВОДЫ

1. Общей чертой распределения рыб Псковского озера является их выраженная внутрисезонная динамика, которая носит регулярный характер и отчетливо проявляется у таких видов, как лещ, окунь, судак и густера, и в меньшей степени — у щуки, плотвы, ерша, налима. Весенние скопления рыб первой группы тяготеют преимущественно к южной части озера, второй — к восточной и западной части. С августа плотные скопления большинства видов начинают перемещаться на север, в центральную часть озера, а в октябре почти все они оказываются сконцентрированными на акватории, располагающейся на наиболее глубоководной части водоема, примыкающей к Теплому озеру.

2. Одной из важных особенностей распределения рыб в Псковском озере является сопряженность в пространственном положении ряда видов. В наибольшей степени она выражена в паре “судак—лещ”, отчасти в паре “судак—окунь”. Вероятной причиной этой сопряженности является сходство реакций на гидрологические условия, обеспечивающее выбор предпочитаемых местобитаний.

3. Картографические оценки обилия ставят плотву на первое место среди видов рыб, представительство которых в составе рыбного населения Псковского озера адекватно отражается составом траловых уловов. Следующее место занимает лещ, за ним следуют судак, окунь, щука. Картографические оценки обилия судака и леща согласуются с независимыми оценками, полученными с использованием виртуального популяционного анализа. Оперативная оценка эффективности размножения видов в разные годы

может быть получена на основе геоинформационного анализа, по данным о соотношении численности популяций в начале и конце периода открытой воды.

4. В распределении особей судака разного возраста наблюдаются различия, которые проявляются в обособленной локализации взрослых рыб и сеголеток. В весенние месяцы взрослый судак в массе перемещается в южную часть озера, где формируются нерестовые скопления многих видов рыб, являющихся объектами его питания (плотва, густера, лещ, снеток и др.). Годовики в это время остаются в центральной части водоема. В дальнейшем распределение годовиков повторяет распределение взрослых рыб.

5. Геоинформационный анализ, проведенный с использованием картографических профилей, свидетельствует о положительной связи сезонного распределения плотности судака и леща с поверхностной температурой воды. Эта связь может рассматриваться как фактор, косвенно обеспечивающий сопряженность пространственно-временной динамики этих видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 17-04-00892).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Мурзов Н.Н. и др., 2013. Состояние запасов и современные тенденции в динамике популяций промысловых рыб Псковско-Чудского водоема // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 1. С. 44–56.
- Васильев П.В., Чистов С.В., 2017. Картографирование биопродуктивности Псковского озера // *Научные исследования молодых ученых-картографов*, выполненные под руководством сотрудников кафедры картографии и геоинформатики географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: КДУ. С. 14–24.
- Васильев П.В., Чистов С.В., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., 2018. Картографическое моделирование пространственно-временной динамики популяций рыб Псковского озера // *Геоинформационное обеспечение устойчивого развития территорий*. Мат-лы междунар. конф. Петрозаводск (Россия), Бонн (Германия), Анкоридж (США), 19 июля–1 августа. Т. 24. Ч. 2. С. 292–305.
- Данилов М.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Шереметьев А.Д., Мельник М.М., Северин С.О., 2018. Динамика популяции судака *Sander lucioperca* Псковско-Чудского озера // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 4. С. 450–463.
- Данилов М.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Шереметьев А.Д., Мельник М.М., Северин С.О., 2020. Динамика популяции леща (*Abramis brama*) Псковско-Чудского озера // *Вопр. ихтиологии*. В печати.
- Информационная система по водным ресурсам и водному хозяйству бассейнов рек России, 2017. Информационно-аналитический центр регистра и кадастра РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева. <http://gis.vodinfo.ru>.

- Кондратьев С.А., Мельник М.М., Шмакова М.В., Уличев В.И., 2014. Диффузная биогенная нагрузка на Чудско-Псковское озеро с российской территории в современных условиях // Общество. Среда. Развитие. № 3. С. 163–169.
- Концевая Н.Я., 2009. Состояние промысла рыбы в Чудском озере (территориальные воды России) и его изменения за многолетний период // Мат-лы конф.: “Сбалансированное развитие Северо-Запада России: современные проблемы и перспективы”. Псков. С. 136–140.
- Лозовик П.А., Фрумин Г.Т., 2017. Современное состояние и допустимые биогенные нагрузки на Псковско-Чудское озеро // Тр. КарНЦ РАН. <http://journals.krc.karelia.ru/index.php/limnology/article/view/626>.
- Михайлова К.Б., Михалач С.Г., 2019. Многолетняя динамика площади зарастания гелофитной растительностью Псковского озера // Трансформация экосистем. Т. 2. № 1. С. 86–93.
- Павлов Д.С., Мочек А.Д., 2009. Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 6. С. 528–537.
- Судницина Д.Н., Черевичко А.В., 2015. Оценка экологического состояния акваторий рекреационного водопользования некоторых озер Псковской области по структурным показателям сообществ гидробионтов // Вода: химия и экология. № 8. С. 21–29.
- Судницина Д.Н., Мельник М.М., Борисов В.В., 2009. Роль тростника в зарастании береговой зоны Чудско-Псковского озера // Псков. региолог. журн. № 7. С. 71–79.
- Kangur K., Haberman J., Kangur A., Kangur P., Milius A. et al., 2001. History of investigations on the ecosystem of lake Peipsi // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. V. 50. № 3. P. 169–179.
- Laugaste R., Jastremsluj V.V., Ott I., 1996. Phytoplankton of lake Peipsi-Pihkva: Species composition, biomass and seasonal dynamics // Hydrobiologia. V. 338. P. 49–62.
- Nõges T., Laugaste R., Loigu E., Nedogarko I., Skakalski B., Nõges P., 2003. Is the destabilisation of Lake Peipsi ecosystem caused by increased phosphorus loading or decreased nitrogen loading? // Proc. 7th Int. Conf. “Diffuse Pollution and Basin Management”, Dublin. P. 8.1–8.7.
- Pollom R.A., Rose G.A., 2016. A global review of the spatial, taxonomic, and temporal scope of freshwater fisheries hydroacoustics research // Environ. Rev. V. 24. № 3. P. 333–347.
- Saat T., Vaino V., Afanasiev E., Koncevaya N., 2010. Effect of fisheries management on fish community of Lake Peipsi-Pihkva // Peipsi Vesikonna. Kalad Ja Kalandus / Ed. Saat T. Tartu: Keskkonnainvesteeringute Keskus. P. 58–71.
- Timm T., Kangur K., Timm H., Timm V., 1996. Macrozoobenthos of lake Peipsi-Pihkva: Taxonomical composition, abundance, biomass, and their relations to some ecological parameters // Hydrobiologia. V. 338. P. 139–154.

The spatio-temporal dynamics of fish in Pskov Lake

E. A. Kriksunov^{a,*}, S. V. Chistov^{b,**}, P. V. Vasiliev^b,
V. A. Burmensky^a, A. E. Bobyrev^{c,d}, M. M. Melnik^e

^aLomonosov Moscow State University Biological Faculty, Department of Ichthyology
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119234 Russia

^bLomonosov Moscow State University Faculty of Geography, Department of Cartography and Geoinformatics
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119234 Russia

^cSevertsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
Leninskii Prospekt, 33, Moscow, 119071 Russia

^dFederal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO)
V. Krasnoselskaya st., 17, Moscow, 107140 Russia

^ePskov Division of GosNIORKh
Gorkogo st., 13, Pskov, 180007 Russia

*e-mail: kriksunov@mail.ru

**e-mail: svchistov@mail.ru

Inter-annual and intra-seasonal patterns of spatio-temporal dynamics of main commercial fishes from Pskov Lake – one of the most productive water bodies in North-West Russia – are investigated. The results of cartographic analysis are presented on summer–fall fish distributions in the lake. As input data, the results of trawl surveys conducted in years differing by water level (2003, 2006, and 2008) were used. Initial data were aggregated into the tables of attributes which contain the information on trawling dates, trajectories, duration, average speed, water temperature, and catch specific and size composition. These tables were used for mapping the spatial distribution of seven fish species (bream, pike-perch, roach, perch, white bream, burbot, and ruff). For roach, pike-perch, bream, pike, and perch, cartographic estimates of abundance are obtained. The attempt has been made to assess the reproduction efficiency of several fish species (pike-perch, perch, and pike) on basis of the analysis of their abundance changes from spring to autumn. For pike-perch, maps of spatial distribution are made up, which account for size composition of the population. Discrepancy in localization of different age groups in different seasons, along with their moving patterns, is ascertained. Patterns of fish spatio-temporal dynamics are matched with available hydrological characteristics.