

БИОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.3-152.6 (262.81)

ОПЫТ РЕТРОСПЕКТИВНОЙ ОЦЕНКИ КРИТИЧЕСКОГО РАЗМЕРА ПОПУЛЯЦИИ СЕВЕРОКАСПИЙСКОЙ ВОБЛЫ *RUTILUS RUTILUS CASPICUS*

© 2018 г. В.В. Барабанов

Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Астрахань, 414056

E-mail: barabanov2411@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.03.2017 г.

Показана оценка критического уровня размера популяции северокаспийской воблы, рассчитанная на основе ретроспективного анализа динамики урожайности поколений и популяционной плодовитости. Минимально допустимая величина нерестового стада воблы соответствует численности рыб, при которой популяционная плодовитость в условиях хорошей водности р. Волга обеспечивает на перспективу появление среднеурожайных и высокоурожайных поколений.

Ключевые слова: северокаспийская вобла, *Rutilus rutilus caspicus*, Волго-Каспийский бассейн, урожайность поколения, популяционная плодовитость, численность и биомасса запаса, критический уровень запаса.

ВВЕДЕНИЕ

Вобла – объект интенсивного, исторически сложившегося промысла в Волго-Каспийском бассейне. В силу одновременного наложения ряда обстоятельств (зарегулирования стока р. Волга, череды маловодных лет, промысловой нагрузки, неучтенного изъятия и т. д.) некогда самый многочисленный вид, составлявший до 40% от улова полупроходных и речных рыб бассейна, в наше время находится в глубокой депрессии с сохранением отрицательной динамики на перспективу.

Современный уровень промыслового запаса воблы весьма далек от своего оптимального значения. В таких условиях при определении общего допустимого улова очень важно знать величину минимально допустимой численности (критического уровня) нерестового стада, которая еще способна обеспечивать процесс нормального воспроизводства. Знание этого параметра позволит предотвратить окончательную деградацию популяции.

Цель работы – оценка научно-обоснованного критического размера популяции северокаспийской воблы, способного к самовосстановлению.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие задачи:

- провести ретроспективный анализ динамики запасов, промышленного вылова рыб в Астраханской области;
- выделить факторы, влияющие на флюктуацию вида;
- выделить периоды наблюдения, характеризующиеся максимальной динамикой численности воблы;
- проанализировать популяционную плодовитость и урожайность поколений воблы как параметры воспроизводительной способности стада.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследований служили абсолютная численность популяции, индивидуальная рабочая и популяционная плодови-

тость, урожайность поколений и другие показатели.

Оценка абсолютной численности молоди и взрослых рыб. Формирование поколений воблы начинается на нерестилищах, где происходит ее нерест, нагул личинок и мальков до покатных стадий, и продолжается на основных местах нагула в Северном Каспии. Для воблы оценка величины пополнения имеет решающее значение, поскольку ее доля в общей численности популяции достигает более 60–70%.

Для определения величины пополнения промыслового стада воблы используются данные о количестве сеголеток, двух- и трехлеток этих рыб в море, где они обитают до наступления половозрелости. Учет молоди и взрослых рыб проводится ежегодно в июне–сентябре. Учетными орудиями лова являются 4,5- и 9-метровые исследовательские тралы. Траления проводятся одновременно с двух научно-исследовательских судов по стандартной сетке станций, охватывающей всю акваторию Северного Каспия.

За величину, характеризующую численность молоди и неполовозрелых рыб в море, ранее принимался относительный показатель средней концентрации вида за один лов на единицу времени (экз/ч траления). Современные расчетные методы оценки запасов рыб требуют знаний абсолютной численности поколений всех возрастных групп.

В основу расчета абсолютной численности полуупроходных рыб на нагульных пастбищах положены метод «прямого» их подсчета по оконтуренным площадям с одинаковыми уловами и изолинейный способ картирования (Месяцев и др., 1935; Расс, 1938; Танасийчук, 1958; Аксютина, 1968; Строганов, 1979; Белоголова, 2008) с применением компьютерных программ Igis Integration. UT Version 2.01b и Google earth sas. Оценка абсолютной численности промыслового запаса «прямым» методом позволяет уточнить фактическую величину промыслового стада и глубже понять процесс формирования отдельных поколений, что имеет первостепенное значение при про-

гнозировании промысловых уловов (Кушнаренко и др., 1989).

Популяционная плодовитость.

Для определения индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) использовали весовой метод путем пересчета количества икринок в 1 г на массу гонад. Полученная таким образом ИАП умножалась на численность каждой возрастной группы воблы. Популяционная плодовитость (ПП) в каждом году была рассчитана путем суммирования ИАП по всем возрастам (Селеверстов и др., 1987; Струбалина, Чернявский, 1987).

Оценка неучтенного изъятия запаса воблы. В современный период к неучтенному изъятию запаса воблы относится расхищение промышленного вылова, добыча рыбы без разрешений (бреконьерский лов) и любительское рыболовство. Существенное неучченное изъятие водных биоресурсов подрывает основы управления запасами полуупроходных и речных рыб, что приводит к снижению их численности.

Неучченное промысловое изъятие по полуупроходным и речным рыбам проводится методом экспертной оценки. Исходя из первичных материалов, собранных на экспериментальных участках в весеннюю и осеннюю путины, рассчитывается улов определенного вида рыб, приходящийся на одно орудие лова в сутки. Фактическое количество орудий лова (невода, волокушки, ставные сети, секреты и др.) для расчетов интенсивности промысла ежегодно выписывается из промысловых журналов, билетов. Зная время лова и фактическое количество орудий лова, заметов, обтяжек, сетепостановок и т. д., а также величину улова вида рыбы на одно орудие лова в сутки, рассчитывается цифра предполагаемого общего улова. Разницу между уловом рассчитанным и фактическим можно считать неучченным промышленным уловом (Шашловский, Мосияш, 2003; Кушнаренко и др., 2005).

Оценка объемов браконьерского изъятия полуупроходных и речных рыб включает в себя анализ сведений правоохранительных и рыбоохраных органов по изъятию неза-

конных орудий лова (плавных и ставных сеть, секретов, колющих орудий лова) и рыбы на водных объектах Астраханской области. По результатам исследовательских (контрольных) лотов рассчитывается суммарный суточный улов полутородных и речных рыб. Зная величину среднесуточного улова, при условии равенства уловов исследовательских и браконьерских орудий лова, находится общегодовой вылов рыбы в штучном и весовом выражении (Власенко, Зыкова, 2004).

Оценку неучтенного изъятия рыбы со стороны любительского рыболовства проводили согласно методике, учитывающей влияние любительского рыболовства на водные биоресурсы (Костюрин и др., 2014; Барабанов, 2016), на основе экспериментальных и визуальных наблюдений за интенсивностью лова рыбы, анкетных опросов рыболовов-любителей, позволяющих оценить следующие параметры: посещаемость водных объектов рыболовами-любителями, их концентрацию на местах, интенсивность лова рыбы на любительские орудия лова, объемы изымаемой рыбы и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Современные промысловые запасы воблы находятся в депрессивном состоянии. Начиная с 2000 г. ее запасы уменьшились почти в два раза: с 53,9 до 27,0 тыс. т; минимальный запас (22,0 тыс. т) отмечался в 2011 г. Уловы за этот период снизились в шесть раз: с 6,42 до 1,25 тыс. т (в 1950-е гг. улов воблы составлял в среднем 46,7 тыс. т, максимальный – 82,7 тыс. т) (рис. 1).

Промышленный вылов воблы – высокоселективный вид промысла, основными орудиями лова которого являются вобельные речные закидные мелкоячейные невода. Все тоневые участки расположены на центральных рукавах дельты Волги, являющихся основными миграционными путями рыбы к местам ее нереста. Современный промысел воблы достиг наивысшей интенсивности, облавливающей практически всю нерестовую часть популяции.

Ретроспективный анализ видового состава промысловых уловов показал, что за все время доля воблы в промысловых уловах неуклонно снижается, упав с 20% в начале 1950-х гг. до 2–3% в последние пять лет (рис. 2).

Ежегодные траловые учетные съемки в акватории Северного Каспия свидетельствуют о снижении численности и биомассы воблы.

Высокая рыночная стоимость продукции из воблы в разы увеличила ее неучтенное изъятие, куда входит расхищение промышленного вылова, добыча рыбы без разрешений (браконьерский лов) и любительское рыболовство. С учетом прессинга неучтенного изъятия освоение промыслового запаса воблы увеличилось в 3,1 раза. Одним только любительским рыболовством ежегодно вылавливаются объемы воблы, составляющие 30–40% от общего допустимого улова (ОДУ) (Барабанов и др., 2016). Основная ее масса была добыта в весенний период, когда интенсивность лова максимальна. Анализ качественных характеристик показал, что любительским рыболовством в основном изымаются неполовозрелые особи. Все это негативно сказывается как на состоянии запасов воблы (снижение численности пополнения (рекрутов)), так и на величине промысловых уловов (недополучение прироста ихтиомассы) (Kostyurin et al., 2012).

Таким образом, современная флюктуация численности воблы определяется комплексом абиотических и антропогенных факторов, решающее значение из которых имеют водность р. Волга, промышленный вылов и неучченное изъятие.

Критический уровень размера популяции северокаспийской воблы рассчитывается на основе ретроспективного анализа динамики урожайности поколений и популяционной плодовитости. За критерий такого показателя нельзя принять среднемноголетнюю численность, так как при появлении подряд нескольких низкоурожайных поколений численность нерестового стада, возможно, станет ниже критического уровня

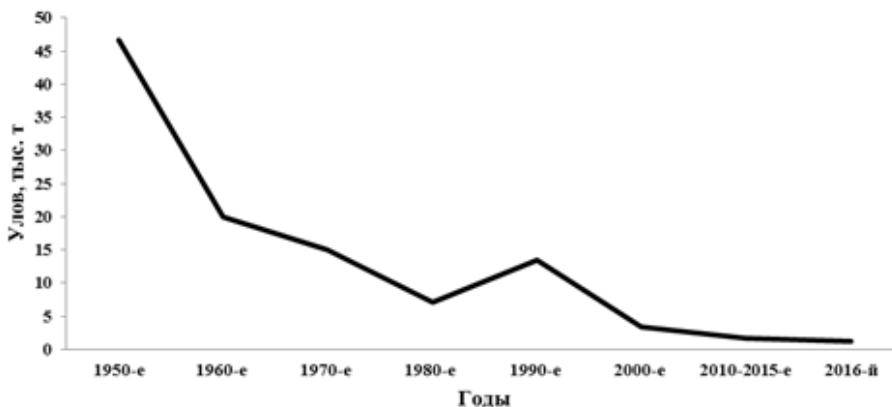


Рис. 1. Динамика вылова воблы в Астраханской области в разные периоды наблюдений, тыс. т.

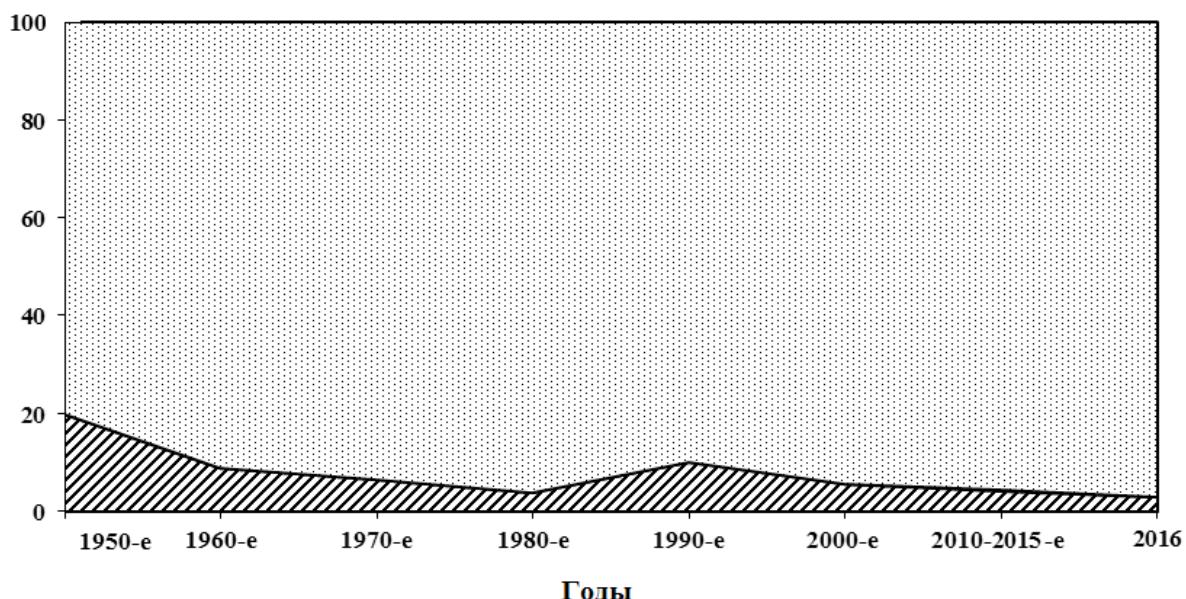


Рис. 2. Ретроспективный анализ динамики промысловых уловов воблы (■) относительно вылова полупроходных и речных рыб (□) в период 1950–2016 гг., %.

с учетом современного прессинга промысла и неучтенного изъятия. Представляется биологически обоснованным считать минимально допустимой величиной нерестового стада воблы такую численность, когда популяционная плодовитость при хорошей водности р. Волга обеспечивает на перспективу появление среднеурожайных и высокоурожайных поколений.

Таким образом, наиболее важными показателями, характеризующими воспроизводительную способность популяции стада, являются популяционная плодовитость и урожайность сеголеток.

На протяжении последних 50–60 лет экосистема дельты р. Волга–Северный Каспий претерпела изменения, которые не могли не отразиться на биологии вида. В работе используются периоды наблюдений, характеризующиеся максимальными динамиками численности воблы.

Первый период (1954–1960 гг.) – формирование нерестовой популяции воблы до зарегулирования Волги – характеризуется как высокой интенсивностью промысла, так и высокой численностью популяции. Особенностью второго периода (1966–1974) является некоторое падение численности воблы и

ее дальнейшая стабилизация, связанная с изменениями условий формирования популяции после зарегулирования Волги и изменением режима рыболовства, вызванного переходом на крупноячейные невода. Третий период (1976–1978) отмечен формированием запаса воблы в условиях экстремальной маловодности Волги в 1975–1976 гг. Уменьшение запаса в четвертый период (1980–1982) проходило на фоне улучшения экологических условий водоема вследствие максимального водного стока р. Волга в 1979–1981 гг. Период начала 1990-х характеризовался выходом популяции воблы из депрессионного состояния при росте уловов в пять–шесть раз. В период 1996–1999 гг. размеры популяции воблы вновь сократились. В 2000–2003 гг. происходит некоторая стабилизация численности популяции, обеспечивающая ежегодный вылов в объеме 6–7 тыс. т. Популяция воблы в последующие периоды исследования (2008–2012, 2015, 2016 гг.) находится в глубокой депрессии.

Данные анализа популяционной плодовитости по годам показали, что максимум этой величины приходился на период 1990–1993 гг.: 18568,1 млрд икринок, минимум – на 2000–2003 гг.: 8125,6 млрд икринок. Среднее значение по периодам исследования составило 12000,0 млрд икринок.

Для анализа зависимости урожайности поколений от ГПП была введена градация популяционной плодовитости: низкая – менее 10000 млрд икринок, средняя – 10000–15000 млрд икринок, высокая – более 15000 млрд икринок.

По материалам учетных траловых съемок за критерий урожайности поколений воблы принята абсолютная численность поколений в возрасте сеголетки. Низкоурожайные поколения – менее 10 млрд сеголеток, среднеурожайные – 11–20 млрд, урожайные – 21–30 млрд и высокоурожайные – более 30 млрд сеголеток (Белоголова, 2001, 2013).

Популяция воблы обладает высоким биотическим потенциалом, позволяющим быстро восстанавливать ее численность.

В этом плане показательна десятилетка 1975–1985 гг., характеризовавшаяся максимальной флюктуацией размеров популяции. Здесь четко прослеживается период глубокой депрессии численности стада (в 1981 г. отмечен самый низкий улов воблы в Волго-Каспийском районе за всю предшествующую историю рыболовства), обусловленной экстремальной маловодностью Волги в 1975–1977 гг., и период резкого роста размеров популяции в 1984 г., когда улов увеличился в три раза по сравнению с 1981 г. вследствие вступления в промысел высокоурожайных поколений, сформировавшихся в многоводный период (1979–1981) (Струбалина, Черняевский, 1987).

Исследования 1950–1980-х гг. показали наличие высокой корреляции между мощностью поколений в промвзврате (уловы) и их урожайностью. Увеличение объемов весенних половодий, как правило, приводило к последующему увеличению уловов и, наоборот, уменьшение – к их снижению (Черняевский, Струбалина, 1989). В современный период произошел разрыв связей между урожайностью поколения и величиной его вылова. Главная причина заключается в формировании запаса воблы в условиях длительного периода маловодья, превысившего жизненный цикл воблы (в современных уловах встречаются экземпляры в возрасте 7–8 лет против 9–10 лет в 1970–1980-х гг.). Хотя и в настоящее время сохраняется высокая корреляционная связь между стоком р. Волга в весенний период и урожайностью сеголеток воблы, вспышки численности популяции воблы при обязательном соблюдении условия – сравнительно высокого, продолжительного и своевременного паводка (100–120 км²) – не наблюдаются (2013, 2016 гг.). Основная причина – нехватка потенциальных производителей старших возрастных групп (в возрасте 5–7 лет) на нерестилищах, которые практически totally облавливаются селективным промышленным ловом и браконьерами, что отражается на минимальных значениях популяционной плодовитости.

В анализируемые периоды низкоурожайные поколения появлялись лишь в годы с низкой ПП (1976–1978, 2008–2012, 2016). Среднеурожайные поколения появлялись в годы как со средней (1954–1960, 1996–1999), так и с низкой (1976–1978) ПП. Высокоурожайные поколения отмечены в годы как с высокой (1980–1982, 1990–1993), так и с низкой (2000–2003) ПП (таблица).

Биологическая пластичность воблы при благоприятных условиях формирования популяции позволяет кратно увеличить ее размеры буквально за пятилетие. За весь период наблюдений зарегистрировано пять всплесков урожайности поколений – 1974 (70,5 млрд сеголеток), 1981 (79,6 млрд), 1990 (50,6 млрд), 2001 (85,0 млрд) и 2002 (86,0 млрд) (Белоголова, 2001; Белоголова, Ткач, 2013). Появление этих суперпоколений отмечено как в годы с высокой, так и со средней и даже низкой ПП.

Ретроспективный анализ динамики популяционной плодовитости и урожайности поколений воблы показал, что низкая популяционная плодовитость, которая наблюдалась в 1976–1978 и 2000–2003 гг., позволяет получать средние и высокоурожайные поколения, обеспечивающие преодоление стагнации ее численности с последующим ростом размеров. Средняя популяционная плодовитость в эти периоды оценивается в 8400,6 млрд икринок. С учетом современных биологических характеристик североакаспийской воблы популяционную плодовитость в объеме 8400,6 млрд икринок способна обеспечить популяция с биомассой нерестового стада в 20 тыс. т. Возрастание ПП воблы при уменьшении биомассы взрослой части популяции в два раза (на примере 2015, 2016, 1976–1978, 2000–2003 гг.) объясняется снижением средней массы наиболее многочисленных в промысловых уловах 4, 5, 6-годовиков в 1,6 раза. Это связано с плохой обеспеченностью воблы кормом в период ее нагула в Северном Каспии.

Ретроспективная динамика популяционной плодовитости и урожайности поколений североакаспийской популяции воблы

Параметр	Периоды наблюдений, гг.									
	1954–1960*	1966–1974*	1976–1978*	1980–1982*	1990–1993*	1996–1999**	2000–2003**	2008–2012**	2015***	2016***
Популяционная плодовитость, млрд икринок	13291,6	12133,3	8675,7	15335,6	18568,1	11856,2	8125,6	9151,5	10152,2	9362,0
Урожайность поколений, млрд сеголеток	11,2	24,3	7,5	35,5	36,0	18,8	63,0	7,5	4,5	6,2
Улов, тыс. т	49,1	15,6	12,6	4,8	18,1	8,4	6,2	1,9	1,5	1,2
Биомасса, тыс. т	132,8	70,5	50,0	92,3	125,1	65,7	48,5	27,8	27,5	27,0
Промысловое изъятие, %	37,0	22,2	25,2	5,2	14,5	12,8	12,8	6,8	5,5	4,4
Объем весеннего стока р. Волга, км ³	126,3	104,9	74,3	96,0	133,8	106,0	117,0	92,2	65,4	126,8

Примечание. По данным: * Струбалина, Чернявский, 1987; Чернявский, Струбалина, 1989; Чернявский, Белоголова, 2003; ** Чавычалова, 2009; Чавычалова, Ветутина, 2012; *** наши данные.

Таким образом, оценку критического значения биомассы нерестового стада воблы в 20 тыс. т можно считать средневзвешенной, способной при благоприятных условиях среди к быстрому росту и восстановлению. Падение же запаса ниже критического уровня может привести к окончательной деградации популяции, единственным выходом из которой будет введение полного моратория на вылов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксютина Э.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 1968. 288 с.

Барабанов В.В. Разработка мер по снижению негативных последствий любительского рыболовства на водные биологические ресурсы Волго-Каспийского бассейна (Астраханская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГУ, 2016. 24 с.

Барабанов В.В., Ткач В.Н., Просвирин Д.Н. Сравнительная оценка размерного состава рыб из уловов промышленного и любительского рыболовства в Астраханской области // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. 2016. № 2. С. 34–42.

Белоголова Л.А. Динамика численности и распределения молоди полупроходных рыб в Северном Каспии в период за-regулированного стока Волги // Экология молоди и проблемы воспроизводства каспийских рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 2001. С. 37–58.

Белоголова Л.А. Методики определения урожайности молоди полупроходных рыб в Северном Каспии // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Комплексный подход к проблеме сохранения и восстановления биоресурсов Каспийского бассейна». Астрахань: Изд-во. КаспНИРХ, 2008. С. 41–46.

Белоголова Л.А., Ткач В.Н. Формирование численности полупроходных видов рыб (воблы, леща и судака) на первом году

жизни в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыболовохозяйственных подрайонах // Научный потенциал на службу модернизации. Астрахань: ГАОУ АО ВПО «АИСИ», 2013. С. 3–8.

Власенко А.Д., Зыкова Г.Ф. Экспертная оценка объемов незаконного изъятия осетровых видов рыб в водоемах Волго-Каспийского района // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Мелиорация малых водотоков, нерестилищ дельты р. Волги и Волго-Ахтубинской поймы». Астрахань: ООО «ЦНТЭП», 2007. С. 136–137.

Костюрин Н.Н., Барабанов В.В., Асейнов Д.Д. Методические решения для оценки общей численности рыболовов-любителей, их уловов в Волго-Каспийском рыболовохозяйственном подрайоне (Астраханская область) // Матер. Междунар. науч. конф. «Рыбохозяйственные водоемы России. Фундаментальные и прикладные исследования». СПб.: ГосНИОРХ, 2014. С. 435–445.

Кушинаренко А.И. Современное состояние и перспективы развития промысла полупроходных рыб в Волго-Каспийском районе // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2004 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2005. С. 406–410.

Кушинаренко А.И., Сидорова М.А., Белоголова Л.А. Оценка абсолютной численности рыб в Северном Каспии // Биологические основы динамики численности и прогнозирования вылова рыб. М.: ВНИРО, 1989. С. 156–162.

Месяцев И.И., Зуссер С.Г., Мартинсен Ю.В., Резник А.К. Запасы рыб и интенсивность промысла // Рыб. хоз-во. 1935. № 3. С. 5–19.

Расс Т.С. Исследования количественного распределения молоди рыб в северной части Каспийского моря в 1934 г. // Зоол. журн. 1938. Т. 17. Вып. 4. С. 687–694.

Селиверстов А.С., Исаев Н.А., Терещенко Е.С., Беликов С.В. Популяционная плодовитость и урожайность поколений пуш-

- тассу Северо-Восточной Атлантики // Рыб. хоз-во. 1987. № 7. С. 31–33.
- Строгонов А.А. Методика построения карт распределения рыбы // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. осетрового хоз-ва внутр. водоемов СССР. Астрахань, 1979. С. 244–245.
- Струбалина Н.К., Чернявский В.И. Популяционная плодовитость северокаспийской воблы в современных условиях // Теоретическая экология. М.: Изд-во МГУ, 1987. С. 182–186.
- Танасийчук В.С. Биология размножения и закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб в связи с изменением водности Волги и Урала: Автoref. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1958. 17 с.
- Чавычалова Н.И. Формирование пополнения популяции северокаспийской воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jakowlev, 1870) в современных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 2009. 24 с.
- Чавычалова Н.И., Ветлугина Т.А. Новый методический подход к оценке эффек-
- тивности воспроизводства северокаспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) // Рыбохозяйственные исследования в низовьях р. Волги и Каспийском море. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2012. С. 56–62.
- Чернявский В.И., Белоголова Л.А. О промысловом возврате воблы в дельте Волги // Матер. Междунар. конф., посвящ. 90-летнему юбилею АзерНИРХ, «Современные проблемы биологических ресурсов Каспийского моря». Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2003. С. 387–389.
- Чернявский В.И., Струбалина Н.К. О продуктивности северокаспийской воблы // Рыб. хоз-во. 1989. № 12. С. 47–49.
- Шашуловский В.А., Мосияш С.С. Опыт оценки неучтенного промыслового вылова рыбы (на примере Волгоградского водохранилища) // Там же. 2003. № 4. С. 44–46.
- Kostyurin N.N., Barabanov V.V., Aseinov D.D. Qualitative and quantitative characteristics of roach (*Rutilus rutilus caspicus* Jakowlew, 1870) from anglers' catches in the Volga river delta in 2011 // Vest. ASTU. Ser. Fishing Industry. 2012. № 2. P. 9–12.

THE EXPERIENCE OF THE RETROSPECTIVE VALUATION
OF THE CRITICAL SIZE OF CASPIAN ROACH'S POPULATION
RUTILUS RUTILUS CASPICUS

© 2018 y. V.V. Barabanov

Caspian Fisheries Research Institute, Astrakhan, 414056

We have showed the valuation of the critical size level of the Caspian roach's population, calculated on basis of the retrospective analysis of the dynamics of generations' productivity and population fertility. A minimal permissible value of the roach's spawning shoal corresponds to the fish population level according to which the population fertility, under conditions of a good water content of the Volga, ensures long-term appearance of middle – productive and high-productive generations.

Keywords: Caspian roach, *Rutilus rutilus caspicus*, Volga–Caspian Basin, generation's productivity, population fertility, population level and biomass of the resource, critical resource level.