

УДК: 597–152.6+597–13+597–152.412

Применение результатов изучения раннего онтогенеза морских промысловых рыб в рыбохозяйственной деятельности

А.Г. Архипов

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград)
e-mail: arkhipov@atlant.baltnet.ru

Рассмотрены основные направления исследований (теоретических и практических) раннего онтогенеза промысловых рыб. Показано значение изучения ранних стадий развития морских рыб в рыбохозяйственной деятельности. Проанализированы четыре основные концепции, описывающие колебания численности молоди рыб: о наличии прямой связи между изменениями численности и биомассы кормового планктона и численностью личинок и мальков (концепция «критического периода»); об определяющем значении в колебаниях численности поколений рыб выедания их хищниками; об эндогенной (обусловленной комплексом наследственных и ненаследственных факторов, влияющих на половые клетки) и экзогенной (обусловленной влиянием факторов внешней среды на эмбрионы, личинок и мальков рыб) разнокачественности онтогенеза; о влиянии океанографических факторов среды на выживание поколений рыб в раннем онтогенезе. Приведены различные взгляды исследователей на причины флуктуации урожайности поколений рыб. Отмечено, что у всех концепций есть определённые ограничения. Дано описание применения важного показателя воспроизводительной способности популяции рыб — популяционной плодовитости, которая в исследованиях зависимости пополнения от величины запаса используется недостаточно широко. Описаны возможности применения полученных результатов для: оценки величины пополнения промысловых рыб по результатам мальковых съёмок либо съёмок пополнения; оценки величины нерестовых стад промысловых рыб по количеству выметанной икры; определения сроков и районов массового нереста и нагула молоди и, на основании этих данных, оценки возможных уловов промысловых рыб; характеристики экологического состояния и типизации акваторий нереста по данным ихтиопланктонных и мальковых съёмок и др. Обозначены пути дальнейшего изучения массовых рыб на ранних стадиях их развития.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение динамики численности и биомассы популяций является важной составляющей рациональной эксплуатации запасов рыб, базирующейся на прогнозировании численности будущих поколений с различной заблаговременностью. Известно, что основные параметры численности поколений рыб закладываются, как правило, в течение ранних периодов

жизни: эмбриональном, личиночном и мальковом. Способность вида расширять свой ареал, приспосабливаться к новым условиям среды в определённой степени зависит также от состояния популяции в раннем онтогенезе. Поэтому даже незначительные изменения смертности на начальных этапах жизни рыб могут привести к тому, что численность одного поколения будет намного превышать числен-

ность другого. Следовательно, эффективное изучение динамики численности промысловых рыб и, соответственно, решение проблем долгосрочного прогнозирования и оценки рыбных запасов невозможны без выяснения закономерностей выживания рыб в раннем онтогенезе и особенностей формирования численности будущих поколений в зависимости от изменений факторов окружающей среды [Дехник и др., 1985; Бондаренко и др., 2003; Архипов, 2006; 2013; Ahlstrom, Moser, 1976 и др.].

По мнению Т.С. Расса [1974] исследования раннего онтогенеза промысловых рыб делятся на следующие основные направления: морфологическое, таксономическое, физиологическое, экологическое, хорологическое (зонально-географическое), популяционно-генетическое. Основные методы исследований — серийный и экспериментальный для морфологического, таксономического и физиологического направлений; экспедиционный и экспериментальный (с применением стандартизации методик наблюдений) для экологического, хорологического и популяционно-генетического направлений [Расс, 1974].

Исследования раннего онтогенеза промысловых рыб также можно условно разделить на два аспекта: теоретический и практический. Естественно, что второй аспект вытекает из первого. Невозможно решать практические вопросы, не осмыслив теоретические. Рассмотрим эти аспекты.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Термины, часто используемые при изучении раннего онтогенеза рыб.

Ихтиопланктон. Под ихтиопланктоном понимают ранние пелагические фазы развития рыб (икринки и личинки), пассивно переносимые течениями.

Мальки рыб принадлежат скорее к микронектону, но динамика их численности связана с таковой икринок и личинок. Поэтому часто под динамикой численности ихтиопланктона подразумеваются количественные изменения икринок, личинок и мальков рыб.

Молодь рыб. По Н.И. Чугуновой [1959] «молодь рыб» включает в себя фазы предличинки, личинки, малька и сеголетка.

Популяционная плодовитость. Это общее количество икринок, выметываемое самками, составляющими нерестовую популяцию, в течение нерестового периода [Анохина, 1969; Поляков, 1971].

Флуктуации численности поколений рыб. Условия размножения и выживания рыб в раннем онтогенезе определяют формирование численности будущих поколений. Суммарное выживание в эмбриональном, личиночном и мальковом периодах развития составляет десятые, сотые и тысячные доли процента от количества выметанной икры. В то же время изменение выживания на доли процента приводит к значительным флуктуациям численности поколений рыб. Как отмечала Т.В. Дехник с соавторами [1985], нельзя признать обоснованным выделение какого-либо одного решающего фактора, определяющего флуктуации численности молоди. Следовательно, необходимо попытаться рассмотреть влияние на формирование численности поколений не одного, а всех доступных для анализа факторов. Выживание рыб в раннем онтогенезе определяется сложным комплексом биотических и абиотических параметров. Т.В. Дехник и др. [1985], рассматривая различные взгляды многих исследователей на причины флуктуации численности поколений рыб, объединили их в четыре основные концепции.

Первая — концепция «критического периода» И. Йорта [Hjort, 1914] — основана на многочисленных данных о наличии прямой связи между изменениями численности и биомассы кормового планктона, численностью личинок и, соответственно, урожайностью поколений [Никольский, 1974; Булатов, 1984; Максименков, 1985; Архипов, 2003; 2006; Lasker, 1978; Cushing, 1972; 1990 и др.], что отражает общий характер изменений численности личинок какого-либо одного вида, а также численности и биомассы пищевых организмов в конкретные периоды наблюдений. По мнению сторонников этой концепции, гибель наибольшего количества личинок происходит при переходе их на внешнее питание.

По *второй* концепции определяющее значение в колебаниях численности поколений рыб имеет выедание хищниками икры, личинок и мальков рыб [Никольский, 1974; Каваи,

Исибаси, 1981; Логачев, 1981; Muller, 1980 и др.]. Исследователями показано, что икрой и личинками рыб питаются, кроме взрослых рыб, многие зоопланктёры (медузы, гребневики, ктенофоры, хетогнаты, копеподы, аннелиды, понтеллиды) и ракообразные (креветки, молодь крабов, науплиусы балянусов, идотеи).

Третья концепция подразумевает разнокачественный онтогенез. Она включает в себя эндогенную (обусловленную комплексом наследственных и ненаследственных факторов, влияющих на половые клетки) и экзогенную (обусловленную прямым влиянием факторов внешней среды на эмбрионы, личинок и мальков рыб) разнокачественность [Владимиров, 1975; Жукинский, 1984; Луц, 1986; Solemdal, 1978 и др.]. Например, некоторыми исследователями отмечено, что после хорошего нагула нерестовой части популяции, как правило, на следующий год или через год формируется урожайное по численности поколение [Луц, 1986 и др.].

Четвёртая концепция заключается во влиянии океанографических факторов среды на выживание поколений рыб в раннем онтогенезе. И. Йорт [Hjort, 1914] в качестве одной из основных причин, объясняющих флуктуации численности поколений, предложил гипотезу выноса икринок и личинок рыб в районы, неблагоприятные для их выживания, имея в виду влияние абиотических факторов среды (температура, солёность, содержание в воде кислорода, направление течений и прочее) на изменение интенсивности физиологических процессов, что сказывается на темпах развития и жизнеспособности организмов.

У всех концепций есть определённые ограничения.

Для проверки первой концепции требуются данные о суточном рационе питания личинок рыб, материалы о численности и доступности кормовых организмов в различные годы. Кроме того, имеется много данных о несовпадении во времени и пространстве изменений биомассы планктона, численности личинок и урожайности поколений.

Чтобы подтвердить вторую концепцию, необходимо иметь сведения о численности хищников и величине потребления ими икринок, личинок и мальков рыб. Таких данных в литературе не много.

Третья концепция наталкивается на трудности в объяснении синхронности колебаний численности разных промысловых видов рыб из различных семейств.

Для подтверждения четвёртой концепции можно провести анализ влияния лишь некоторых океанографических факторов на флуктуацию численности поколений. В работах многих отечественных и зарубежных исследователей рассматриваются один, два или несколько океанографических факторов, определяющих выживание (или смертность) икринок, личинок и мальков рыб и, соответственно, численность (урожайность) поколений. Учёные сопоставляли появление урожайных и неурожайных поколений с квазипериодичностью в зависимости от явлений планетарного порядка; с вековыми изменениями ледовитости, проявляющимися вследствие колебания солнечной активности; с режимами вращения Земли; с процессами океанографического характера. Многие исследователи связывают появление поколений различной мощности с температурным фактором. Например, выживание икринок балтийской трески, по мнению Г.Б. Грауман [1968], зависит в основном от показателя толщины нерестового слоя воды, который характеризуется сочетанием толерантных диапазонов величин солёности воды и содержанием в ней кислорода. На выживание икринок и личинок и, соответственно, урожайность поколений существенное влияние оказывает гидродинамическое состояние моря, например, волнение. Усиление ветровой активности приводит к гидродинамическому волновому удару, вследствие чего происходит гибель икры [Rommeranz, 1981]. К этой же концепции относится гипотеза «окна оптимальных условий» [Cury, Roy, 1989]. Суть этой гипотезы состоит в том, что наилучшие условия для выживания личинок массовых видов рыб создаются не при низкой или высокой интенсивности апвеллинга, а при некоторой средней его величине.

Несомненно, что океанографических факторов среды, определяющих высокую элиминацию рыб в раннем онтогенезе, много. И их влияние как на рыб различных экологических групп, так и на отдельных особей одного вида, находящихся на разных этапах развития,

весьма разнообразно [Дехник и др., 1985; Кляшторин, Любушин, 2005; Архипов, 2006 и др.].

Говоря о факторах среды, влияющих на колебания численности поколений рыб в раннем онтогенезе, нельзя не отметить «триадную» гипотезу Бэкона [Кляшторин, Любушин, 2005; Вакун, 1996]. Эта гипотеза рассматривает и объединяет три основных океанологических процесса, создающих благоприятные условия для размножения, выживания и роста молоди пелагических рыб:

— «обогащение» верхнего слоя пелагиали биогенами за счёт их подъёма в поверхностные освещаемые слои воды в результате деятельности апвеллингов, приливного и ветрового перемешивания. В этих слоях происходит развитие фито- и зоопланктона, которые служат основой питания молоди рыб;

— «концентрация» планктонных организмов, наблюдаемая в зонах конвергенций и на границах фронтальных зон в верхнем слое океана. Повышение биомассы кормового планктона в зонах концентрации снижает энергозатраты на питание, ускоряет рост и увеличивает выживаемость личинок и мальков рыб;

— «удерживание» характеризует океанологические условия, препятствующие выносу молоди рыб за пределы зон с благоприятными кормовыми условиями, где уровень их смертности резко возрастает. Это ветровые и дрейфовые течения, удерживающие молодь в шельфовой зоне.

«Триадная» гипотеза Бэкона основана на результатах наблюдений за процессами, происходящими в зонах апвеллингов. При этом благоприятная для появления высокоурожайных поколений ситуация подразумевает одновременное наличие всех элементов триады. Однако такие совпадения наблюдаются далеко не всегда, при этом несинхронные всплески численности, например, анчоусовых и сельдевых в крупных апвеллинговых системах, указывают на определённые ограничения этой гипотезы [Кляшторин, Любушин, 2005].

Как уже говорилось выше, нельзя признать обоснованным выделение какого-либо одного решающего фактора, определяющего флуктуации численности личинок и мальков рыб. В связи с этим необходимо рассмотреть влияние на формирование численности поколений всех доступных для анализа факторов среды.



Рис. 1. Абиотические и биотические факторы среды, от которых зависят колебания численности и распределение массовых видов рыб в раннем онтогенезе

Выживание рыб в раннем онтогенезе определяется сложным комплексом биотических и абиотических параметров. На рис. 1 представлена предложенная нами обобщённая схема зависимости численности и распределения молоди массовых видов рыб Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА) от различных факторов среды [Архипов, 2006].

По нашему мнению, эта схема применима для оценки зависимости колебаний численности молоди большинства массовых морских видов рыб от факторов среды. Некоторые рассматриваемые факторы влияют на численность молоди, как правило, отрицательно, другие в основном положительно, а часть параметров среды на определённые виды рыб в раннем онтогенезе влияет разнонаправленно. Например, солёность для хищных видов рыб является благоприятным фактором, для рыб-планктофагов — неблагоприятным; большая численность нерестового стада для видов-каннибалов — отрицательный фактор, для видов, меняющих с возрастом ареал обитания, — положительный; повышенная температура поверхности воды для летнерестующих видов — фактор положительный, для зимнерестующих — отрицательный и так далее.

У рассматриваемых нами видов рыб ЦВА колебания численности в раннем онтогенезе зависят от следующие абиотических факторов: температуры воды (осреднённой при анализе ежемесячно, за съёмку, за квартал, за полгода и т.д.); солёности воды, показывающей степень удалённости нерестилищ от берегов, т.к. у берегов она, как правило, ниже из-за распреснения речными стоками или из-за подъёма глубинных вод; ветровой деятельности (атмосферные переносы), влияющей на формирование течений и на гибель икры и личинок (пассивных планктёров) из-за сильного волнения поверхности воды; солнечной и геомагнитной активности и некоторых других параметров. Колебания численности молоди массовых промысловых видов рыб в основном зависят от следующих биотических факторов: количества фито- и зоопланктона (корм); влияния родительского стада (канибализм в случае с черноморским мерлангом, количество выметанной самками икры в случае с черноморской султанкой и черноморской ставридой, количество

накопленного жира у производителей, например, у азовских хамсы и тюльки); мощности ранних генераций других видов рыб (конкуренция в питании, как у черноморских анчоуса и ставриды); появления других пищевых конкурентов (азово-черноморские вселенцы — гребневики *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*), хищников (птицы, дельфины, скумбриевые) и других.

Однако влияние этих факторов не всегда прямое, часто оно бывает опосредованным, и при анализе на разных участках временного ряда численных значений (индексов численности) икринок, личинок и мальков проявляются различные тренды и зависимости. При наличии большого ряда наблюдений межгодовая изменчивость численности молоди массовых рыб может быть представлена в виде следующего математического разложения, часто применяемого в океанологии, например, для анализа колебаний температуры поверхности океана (ТПО) [Вайновский, Малинин, 1991; Малинин и др., 2002]:

$$X(t) = T(t) + C(t) + E(t),$$

где $X(t)$ — численность молоди; $T(t)$ — трендовая составляющая ряда; $C(t)$ — компонента, характеризующая квазипериодические (циклические) колебания временного ряда; $E(t)$ — остаточная часть, характеризующая нерегулярные колебания ряда.

Естественно, рассматриваемое уравнение в определённой степени гипотетично, поскольку не всегда соблюдается требование статистической независимости (некоррелированности) отдельных слагаемых в правой части. Однако, как показывает опыт экспериментальных исследований, оно достаточно информативно, методически не усложнено и хорошо интерпретируется [Вайновский, Малинин, 1991; Малинин и др., 2002]. Очевидно, сумму первых двух слагаемых в разложении можно рассматривать как детерминированную (определённую) часть, в то время как третье слагаемое — это случайная часть. Под трендовой составляющей следует понимать некоторое медленное изменение процесса с периодом, превышающим длину исходной реализации (например, участки постепенного увеличения или уменьшения значений численности молоди в многолетнем ряду наблюдений). Отсюда следует, что само

существование тренда полностью определяется длиной ряда наблюдений. В нашем случае под трендом можно понимать участки временных рядов численности молоди рыб, на которые влияют разные по продолжительности периоды потепления или похолодания вод, сказывающиеся на их продуктивности. При изменении длины ряда данных тренд может появляться, исчезать, менять свою интенсивность и форму. Но при этом он не может образовывать циклы, которые, как видно из уравнения, описываются вторым слагаемым. Известно, что циклические колебания — это такие колебания, параметры которых (период, амплитуда) испытывают некоторые нерегулярные изменения во времени. Яркий пример циклического колебания — солнечная активность, период которой меняется в довольно широких пределах (8–15 лет), а мощность отдельных циклов варьирует более чем в два раза. В случае с численностью молоди рыб часто проявляется квазидвухлетняя цикличность, хотя в этой цикличности нередки сбои. Третью составляющую уравнения, а именно случайную часть, можно рассматривать в виде «белого шума» и «красного шума». «Белый шум» — условное название процесса, представляющего собой последовательность случайных чисел, не коррелированных друг с другом. «Красный шум» — процесс, которому свойственна корреляция только между смежными (соседними) значениями временного ряда. Это означает, что во временном ряду присутствует инерционность [Вайновский, Малинин, 1991; Малинин и др., 2002]. Примером влияния случайной составляющей на колебания численности молоди можно считать вселение гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Азовское, Чёрное и Мраморное моря, который, являясь конкурентом в питании, значительно снизил численность личинок и мальков основных промысловых видов рыб. Временные ряды численности молоди рыб, как правило, коротки, поэтому при их анализе чаще удаётся установить только трендовую или циклическую составляющие (как постоянно действующие). Случайная составляющая присутствует не всегда, поэтому она труднее выявляется. Однако при накоплении достаточного материала (большой длине ряда наблюдений) следует стремиться к определению всех компонентов

рассматриваемого уравнения. Нередки случаи, когда коррелировавший с колебаниями численности молоди на протяжении ряда лет фактор среды перестаёт быть показателем такой зависимости (допустим, температура воды). На первый план выходит другой фактор, от которого в значительной степени начинают зависеть колебания численности рыб на ранних фазах жизненного цикла (например, биомасса планктона). Либо появляется ещё один фактор, ранее не проявлявшийся на рассматриваемом водоёме, начинающий влиять на флуктуации численности молоди рыб (пищевой конкурент-вселенец). В зависимости от этих ситуаций в рассматриваемом уравнении определяющей будет трендовая, циклическая или остаточная (нерегулярная) компоненты.

Популяционная плодовитость. Это, безусловно, важнейший показатель воспроизводительной способности популяции, который, однако, в исследованиях зависимости пополнения от величины запаса (нерестовой популяции) используется недостаточно широко. В большинстве случаев, при изучении состояния нерестовой популяции и зависимости пополнения от запаса, пользуются такими косвенными показателями популяционной плодовитости, как нерестовая биомасса или численность нерестовой популяции.

Термин «популяционная плодовитость» впервые употребил В.С. Ивлев [1953], понимая под этим средневзвешенное количество икринок в пересчёте на одного производителя с учётом индивидуальной абсолютной плодовитости одной самки данного возраста, относительной численности самцов и самок каждого возраста, среднего возраста рыб и количества икрометаний в течение года. Популяционная плодовитость (R) определялась по формуле:

$$R = \frac{k \sum_{t'}^{t''} \rho n \sum_{t'}^{t''} \frac{\rho f}{f + m}}{100 \sum_{t'}^{t''} \rho t},$$

где ρ — относительная величина данной возрастной группы, выраженная в процентах от суммы половозрелых особей, принятых за 100%; t — возраст в годах; t'' — возраст,

при котором наступает половозрелость; t' — возраст, при котором особи перестают нереститься, или максимальный возраст рыб в данной популяции; n — абсолютная плодовитость одной самки данного возраста; f — количество самок в средней пробе; m — количество самцов там же; k — количество икротетаний в течение года.

Общее количество икринок, выметываемое самками, составляющими нерестовую популяцию в течение нерестового периода, т.е. популяционная плодовитость, или абсолютная популяционная плодовитость, есть исходная величина численности поколения. Важность определения этой величины для выяснения зависимости пополнения от численности или биомассы нерестовой популяции очевидна. Для вычисления общего количества выметанных икринок необходимы материалы по численности и индивидуальной абсолютной плодовитости рыб каждой возрастной группы, входящей в нерестовую популяцию, сведения по доле созревших рыб в каждой возрастной группе (огива созревания) и данные по соотношению полов. Получение материала, характеризующего состояние популяции столь подробно, возможно лишь при длительном периоде исследований популяции и хорошо налаженной промысловой статистике. Вместе с тем, несмотря на определённые трудности, попытки определить популяционную плодовитость рыб предпринимались неоднократно. Её определяли для балтийской салаки, атлантическо-скандинавской сельди, трески, пикши и морской камбалы Северного моря, менхедена, мойвы, аркто-норвежской трески, весенне-нерестующей норвежской сельди, северо-восточной арктической пикши и сайки Баренцева моря, черноморского анчоуса, а также для некоторых других промысловых рыб [Серебряков, 1984; Алдонов, 1986; Архипов, 2006].

Приняты следующие уровни воспроизводительной способности в терминах популяционной плодовитости и биомассы нерестового запаса — *безопасный*, *минимально допустимый* (приемлемый) и *критический* (опасный) [Серебряков, 1984; Алдонов, 1986; Бондаренко и др., 2003; Архипов, 2006; Serebryakov, 1992; Frank, Brickman, 2001].

Безопасный уровень популяционной плодовитости (E_{safe}) и нерестового запаса (SSB_{safe}) гарантирует появление сильного (урожайного) поколения даже при средних условиях выживания. Рассчитывается он следующим образом:

$$E_{safe} = R_{ab}/S_{mod};$$

$$SSB_{safe} = R_{ab}/S_{bmod},$$

где R_{ab} — пороговая численность для сильного (урожайного) поколения; S_{mod} и S_{bmod} — среднее арифметическое коэффициентов, характерных для умеренных условий выживания, рассчитанных по популяционной плодовитости и биомассе нерестового запаса соответственно.

Минимально допустимый (приемлемый) уровень популяционной плодовитости (E_{min}) и нерестового запаса (SSB_{min}) продуцирует сильное (урожайное) поколение при благоприятных условиях выживания, среднее (среднеурожайное) — при умеренных и слабое (малоурожайное) поколение — при неблагоприятных условиях выживания. Этот уровень рассчитывается так:

$$E_{min} = R_{mod}/S_{mod};$$

$$SSB_{min} = R_{mod}/S_{bmod},$$

где R_{mod} — пороговая минимальная численность для среднего (среднеурожайного) поколения; S_{mod} и S_{bmod} — среднее арифметическое коэффициентов, характерных для умеренных условий выживания поколения.

Критический (опасный) уровень популяционной плодовитости (E_{cri}) и биомассы нерестового запаса (SSB_{cri}) — это тот уровень, от которого урожайное поколение может появиться только в максимально благоприятных условиях выживания икры, личинок и мальков. В случае если уровень воспроизводительной способности популяции опускается ниже этого критического уровня, ожидание появления сильных (урожайных) поколений от этой популяции становится маловероятным. Определить этот уровень можно следующим образом:

$$E_{cri} = R_{ab}/S_{max};$$

$$SSB_{cri} = R_{ab}/S_{bmax},$$

где R_{ab} — пороговая минимальная численность для сильного (урожайного) поколения;

S_{max} и S_{bmax} — наблюдаемые максимальные коэффициенты выживания, рассчитанные от популяционной плодовитости и от биомассы нерестового запаса соответственно.

В качестве примера рассмотрим изменения популяционной плодовитости, урожайности поколений и условий выживания черноморского анчоуса (хамсы) (табл. 1).

Как видно из таблицы 1, высокоурожайные поколения хамсы появлялись в годы с высоким нерестовым запасом, а следовательно, и с высокой популяционной плодовитостью, например в 1967, 1969 гг. и в годы, когда эти величины были средними (1966, 1974, 1976).

Коэффициенты выживания в этих случаях колебались от 37 (1967) до 93 (1966).

Урожайные поколения хамсы фиксировались как в годы с высокой популяционной плодовитостью, например в 1968 г., так и в годы, когда эти величины были средними (1973, 1975, 1978) и низкими (1977, 1987). Коэффициенты выживания колебались от 20 (1968) до 119 (1977).

Средние по урожайности поколения появлялись в годы со средней (1971, 1979–1981, 1984) и низкой (1986) популяционной плодовитостью. Коэффициенты выживания этих поколений колебались от 7 (1980) до 36 (1986).

Таблица 1. Оценка урожайности поколений и условий выживания хамсы в 1966–1990 гг.

Год	Популяционная плодовитость, икр. $\times 10^{12}$	Численность молоди, экз. $\times 10^9$	Коэффициент выживания (мальков от 10^6 икр.)	Оценка урожайности поколений	Оценка условий выживания
1966	673,92	63,0	93	высокоурожайное	очень благоприятные
1967	2598,25	96,6	37	высокоурожайное	благоприятные
1968	2251,91	45,0	20	урожайное	средние
1969	1570,01	140,0	89	высокоурожайное	очень благоприятные
1970	1086,23	6,0	6	малоурожайное	неблагоприятные
1971	1226,14	10,9	9	среднеурожайное	неблагоприятные
1972	645,04	6,0	9	малоурожайное	неблагоприятные
1973	566,21	24,0	42	урожайное	благоприятные
1974	1286,21	93,0	72	высокоурожайное	очень благоприятные
1975	1024,47	37,0	36	урожайное	благоприятные
1976	838,96	68,0	81	высокоурожайное	очень благоприятные
1977	416,45	49,4	119	урожайное	очень благоприятные
1978	849,00	40,5	48	урожайное	благоприятные
1979	868,80	16,0	18	среднеурожайное	средние
1980	1280,96	9,1	7	среднеурожайное	неблагоприятные
1981	1180,00	10,0	8	среднеурожайное	неблагоприятные
1982	617,17	7,5	12	малоурожайное	средние
1983	1319,17	4,9	4	малоурожайное	неблагоприятные
1984	1047,30	11,1	11	среднеурожайное	неблагоприятные
1985	589,19	7,5	13	малоурожайное	средние
1986	335,22	12,1	36	среднеурожайное	благоприятные
1987	496,22	20,6	42	урожайное	благоприятные
1988	1551,55	4,9	3	малоурожайное	неблагоприятные
1989	61,21	3,2	52	малоурожайное	благоприятные
1990	63,44	5,6	88	малоурожайное	очень благоприятные
Среднее	977,72	31,7	38		

Малоурожайные поколения отмечались в годы с высокой (1988), средней (1970, 1972, 1982–1983, 1985) и низкой (1989–1990) популяционной плодовитостью. Коэффициент выживания менялся от 3 (1988) до 88 (1990).

Исходя из средних коэффициентов выживания анчоуса были установлены следующие градации условий выживания поколений в раннем онтогенезе: 62 и более — условия выживания, способствующие появлению высокоурожайных поколений (очень благоприятные); от 33 до 61 — условия выживания, способствующие появлению урожайных поколений (благоприятные); от 12 до 32 — условия выживания, способствующие появлению среднеурожайных поколений (средние); менее 12 — условия, при которых велика вероятность появления малоурожайных поколений (неблагоприятные) [Архипов, 2006].

ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Практические результаты изучения раннего онтогенеза морских рыб традиционно используются в рыбохозяйственной деятельности как в нашей стране, так и за рубежом. Основные направления использования этих результатов следующие:

- а) оценка величины пополнения промысловых рыб по результатам мальковых съёмок либо съёмок пополнения;
- б) оценка величины нерестовых стад промысловых рыб по количеству выметанной икры;
- в) определение сроков и районов массового нереста и нагула молоди и, на основании этих данных, оценка возможных уловов промысловых рыб;
- г) характеристика экологического состояния и типизация акваторий по данным ихтиопланктонных и мальковых съёмок и др.

а) Оценка величины пополнения промысловых рыб по результатам мальковых съёмок либо съёмок пополнения. Для учёта численности и биомассы молоди промысловых рыб использовались и используются данные траловых съёмок (Каспийское, Чёрное, Азовское и Балтийское моря, Центрально-Восточная Атлантика, другие бассейны).

В Чёрном море регулярные мальковые съёмки были начаты АзчерНИРО в 1955 г. В 1965 г. Н.Н. Данилевским для учёта молоди рыб был предложен 23-метровый мальковый пелагический трал с газовой вставкой в кутке, облавливающий поверхностные слои воды [Данилевский, 1968]. Этим учётным орудием лова с некоторыми усовершенствованиями пользовались до 1992 г. (после 1992 г. крупномасштабные мальковые съёмки в Чёрном море не проводились).

Очевидно, что для получения достоверных данных первостепенное значение приобрёл вопрос об оптимальном распределении станций в каждом районе моря. Для определения сетки станций был применён метод объективного анализа, основанный на принципе оптимальной интерполяции. В дальнейшем, на примере черноморского анчоуса (хамсы), проводился статистический анализ многолетних наблюдений за распределением его молоди и нерестовых стад, строились соответствующие картограммы-изоплеты. В результате были определены области устойчивых вероятностных уловов, которые сопоставлялись с гидрологическими параметрами, и выделены области идентичных океанографических и биологических условий, т.е. страты: глубоководная, переходная, прибрежная, восточная и западная распределённые (рис. 2). Закономерности статистических распределений многолетних выборок уловов молоди и взрослых особей черноморской хамсы в стратах оказались очень близки, они отражали единую тенденцию: численность рыб в глубоководной части моря низка и увеличивается по мере приближения к берегам. Приняв 10- или 20%-й уровень точности оценки численности, получили требуемое число учётных тралений в стратах для достижения 95%-й достоверности учёта численности (около 200) [Архипов и др., 1992].

Обловы мальковым тралом проводились в течение 30 минут по циркуляции со скоростью 2–3 узла при раскрытии трала по вертикали 5 м и по горизонтали 6 м. Учитывая малоподвижность молоди и мелкочейность трала, коэффициент его уловистости условно был принят за единицу [Данилевский, 1968].

Расчёт численности молоди рыб проводился методом площадей [Аксютин, 1968];

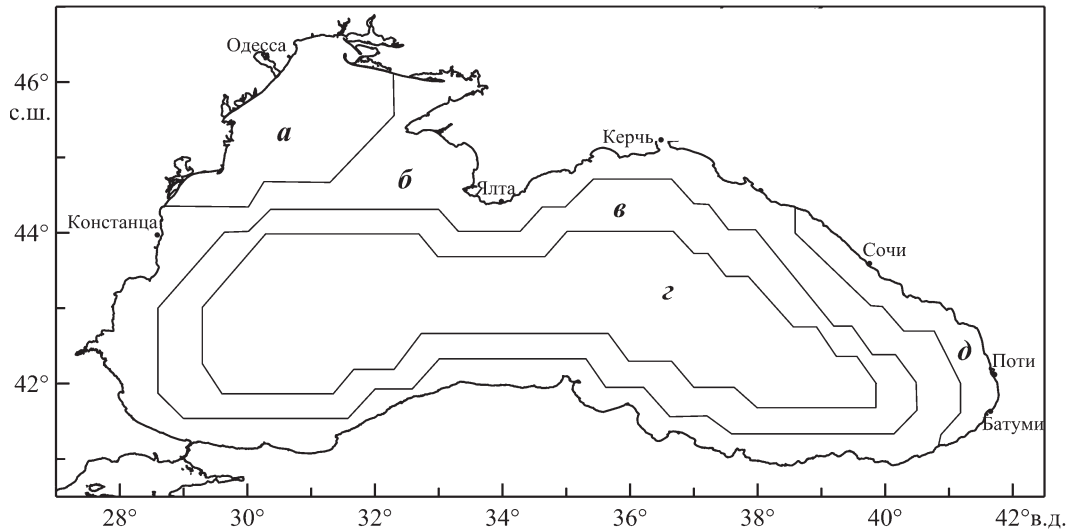


Рис. 2. Стратификация акватории Чёрного моря:

a — северо-западная; *б* — прибрежная; *в* — переходная; *г* — глубоководная; *д* — юго-восточная

Saville, 1977]. При этом акватория моря разбивалась на участки (страты) с близкими значениями уловов, а затем определялись площади всех участков и средние уловы в них:

$$N = \sum_{i=1}^m (n_i S_i) K,$$

где N — численность молоди; n_i — средний улов в i -й страте; S_i — площадь i -й страты; m — количество страт; K — коэффициент, показывающий отношение площади облова трала к единице измерения площади (площадь промыслового квадрата, равная $995 \times 10^6 \text{ м}^2$).

Площадь облова мальковыми тралами рассчитывалась с учётом скорости судна.

Дальнейшая обработка материалов мальковых съёмок производилась в лабораторных условиях. В ходе камеральной обработки определялся видовой и количественный состав личинок и мальков рыб.

Регулярные съёмки по учёту пополнения промысловых рыб Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА) были начаты в АтланТИРО в 2003 г. [Тимошенко, Винницкий, 2007].

Состояние запасов пелагических рыб над шельфами Марокко и Мавритании (ЦВА) определяется в ходе гидроакустических учётных съёмок и математических расчётов, последние обычно используют данные этих

съёмок в качестве индексов. Реализация коргортных методов может быть усовершенствована за счёт введения нескольких рядов индексов, включая индексы пополнения, а использование результатов для прогноза возможно только при наличии данных о пополнении. Получение таких данных (индексов пополнения) является одним из условий управления промыслом в рассматриваемом регионе. Составление плана съёмки требовало разделения выбранной акватории на зоны с приблизительно одинаковой плотностью заселения их рекрутами разных видов. В каждой такой зоне определялось количество траловых станций по принципу случайности сбора информации. Это означает прямую зависимость между их количеством и показателем плотности встречаемости, поскольку дисперсии в таких случаях пропорциональны средним величинам. Была выявлена возможность применения для учётных работ в регионе сетного разноглубинного трала РТ/ТМ — 30/300 с ячейёй 10 мм в кутке [Тимошенко, Винницкий, 2007].

Весь ареал съёмки был разбит на прямоугольники со стороной 5 минут по широте и долготе. Обследовались те из них, которые выбирались генератором случайных чисел в каждой из выделенных плотностных страт в количестве, пропорциональном среднемугодовой встречаемости в них изучаемых объектов.

Расчёт индексов на выполненных съёмках осуществлялся по формулам:

$$\bar{x}_H = \frac{1}{G_H} \sum_{i=1}^{N_H} g_i^H x_i^H;$$

$$D^2(x_H) = \frac{1}{G_H^2} \sum_{i=1}^{N_H} (g_i^H)^2 (x_i^H - \bar{x}_H)^2;$$

$$D^2(\bar{x}_H) = \frac{1}{N_H} D^2(x_H);$$

$$\bar{x}_{st} = \sum_{H=1}^L \frac{V_H \bar{x}_H}{N};$$

$$D^2(\bar{x}_{st}) = \frac{1}{N^2} \sum_{H=1}^L V_H^2 D^2(\bar{x}_H);$$

$$N = \sum_{H=1}^L V_H,$$

где x_i^H — количество рыб, пойманных в i -м тралении в страте H ; g_i^H — объём воды в исследованном диапазоне глубин в i -м квадрате; G_H — сумма объёмов воды в исследованных диапазонах глубин в квадратах страты H ; L — количество выделенных страт; V_H — исследованный объём страты H ; N_H — количество тралений в страте; N — сумма исследованных объёмов страт; \bar{x}_H — индекс численности для данной страты; $D^2(x_H)$ — дисперсия величины вылова за траление в страте; $D^2(\bar{x}_H)$ — дисперсия индекса численности в страте; \bar{x}_{st} — индекс численности для всей съёмки, оценка среднего вылова за траление по группе страт; $D^2(\bar{x}_{st})$ — дисперсия индекса численности по группе страт.

Схема расчёта является адаптацией схемы площадной съёмки [Saville, 1977] к объёмной съёмке. Объём обследованной массы воды в 5-минутном квадрате находили по его средней глубине в мелководной части съёмки и по глубине 95 м в остальной её части. Объём каждой выделенной страты составил сумму объёмов входящих в него квадратов [Тимошенко, Винницкий, 2007].

Зоны с разной плотностью встречаемости рыб были пронумерованы с разделными для каждого вида градациями плотности. На этой

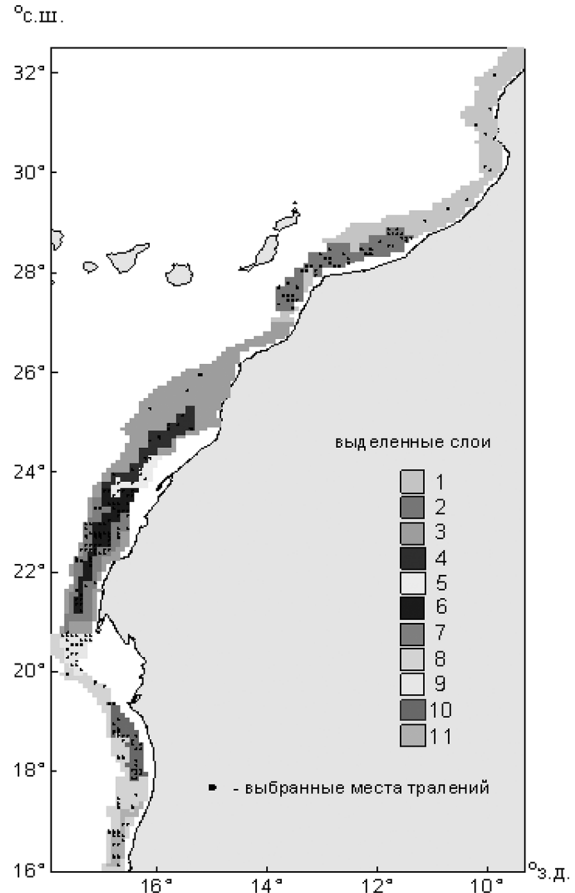


Рис. 3. Схема учётной траловой съёмки пополнения пелагических рыб ЦВА [Тимошенко, Винницкий, 2007]

основе были сформированы 11 страт, общих для всех видов рыб (рис. 3).

Страты объединяют акватории, на которых суммы номеров градаций в статистических квадратах распределяются однородно, т.е. они подобраны таким образом, чтобы в них можно было получить наиболее однородные по величине уловы. Плотность сети станций пропорциональна плотности заселения страт изучаемыми объектами. Общее количество тралений выполненных съёмок подтвердили приемлемость использованных при их планировании методических подходов [Тимошенко, Винницкий, 2007].

б) Оценка величины нерестовых стад промысловых рыб по количеству выметанной икры. Количественный учёт ихтиопланктона разными орудиями лова широко применяется для оценки биомассы промысловых

скопления рыб. Сведения по распределению и численности ихтиопланктона были приняты специалистами ФАО в качестве одного из основных методов оценки промысловых ресурсов Мирового океана [Дехник, 1986; Архипов, 2006; Ahlstrom, Moser, 1976; Smith, Richardson, 1977]. Наиболее распространённые ихтиопланктонные методы оценки нерестовой биомассы рыб следующие: Севилла [Saville, 1956], Сетта и Альстрома [Sette, Ahlstrom, 1948], Кроссланда [Crossland, 1980], Паркера [Parker, 1980], Алексеева, Алексеевой [1996], Ласкера [Lasker, 1985].

Более подробно рассмотрим каждый из них.

Согласно концепции Гензена и Апштейна [Hensen, Arstein, 1897], сведения о продукции икры исследуемого объекта за весь нерестовый сезон могут послужить основой для оценки численности и биомассы его нерестовых стад. Во всех методах применялась формула для определения нерестовой биомассы (B), предложенная Гензеном и Апштейном [Hensen, Arstein, 1897]:

$$B = Nm = \frac{\rho}{Fk} m,$$

где N — численность нерестового стада; ρ — общее количество икры, выметанной за нерестовый сезон на исследуемой нерестовой площади (продукция икры); F — средняя абсолютная плодовитость самок; m — средняя масса рыб; k — соотношение полов.

Как следует из этой формулы, для оценки численности и биомассы производителей необходимо иметь материал, который можно разделить на две категории: с одной стороны, это данные о количестве выметанной икры, определяемые по результатам ихтиопланктонных съёмок, а с другой — репродуктивные параметры взрослых рыб. Основным затруднением при получении данных о количестве выметанной икры является необходимость аппроксимации результатов ихтиопланктонных сборов во времени и пространстве, в первую очередь это касается видов рыб с большой нерестовой акваторией и продолжительным периодом нереста. Практически всегда в этих случаях, имея материалы локальных и непродолжительных съёмок, необходимо экстраполировать имею-

щиеся данные на акваторию съёмки и на весь нерестовый сезон. Не меньшие затруднения вызывает и оценка репродуктивных параметров взрослых рыб. В основном это относится к определению абсолютной индивидуальной и популяционной плодовитости порционно нерестящихся рыб с непрерывным созреванием ооцитов.

1) *Метод Севилла* [Saville, 1956]. Для оценки продукции икры по этому методу необходимы следующие данные:

— определение сроков начала, конца и продолжительности нерестового сезона;

— определение периода пика нереста (приблизительно).

На основании проведённых детальных исследований по размножению пикши и тихоокеанской сардины Севилл [Saville, 1956] высказал предположение о том, что изменение интенсивности нереста описывается кривой нормального распределения. Исходя из доли (в %) площади рейса от общей площади под нормальной кривой и продукции икры за рейс, рассчитывается продукция икры за весь нерестовый сезон. Уравнение для оценки годовой продукции икры (ρ) по рассматриваемому методу привёл Худ [Houde, 1977]:

$$\rho = \frac{\rho_j T_j}{x_j t_j},$$

где ρ_j — общее количество икры (или личинок) на исследуемой площади в рейсе j ; T_j — продолжительность j -го рейса, дни; x_j — доля площади под нормальной кривой, соответствующая рейсу j ; t_j — продолжительность учитываемой стадии развития икры в течение рейса, дни.

2) *Метод Сетта и Альстрома* [Sette, Ahlstrom, 1948] не требует допущения о подчинённости хода нереста нормальному закону, но предусматривает охват большей части периода нереста ихтиопланктонными съёмками. Определяется количество икры на всех учётных станциях, а затем — на всей исследуемой площади за каждый рейс. Имея сведения о количестве икры по стадиям эмбрионального развития и зная коэффициенты смертности, можно рассчитать численность икры в каждом рейсе. Общая продукция икры (ρ), выметанная за весь нерестовый сезон, определяется по формуле:

$$\rho = \frac{P_1 t_1 + P_2 t_2 + P_3 t_3}{t'}$$

где $P_1, P_2,$ и P_3 — численность икры в 1-й, 2-й и 3-й съёмках; $t_1, t_2,$ и t_3 — продолжительность 1-й, 2-й и 3-й съёмки плюс половина интервала между рейсами (либо количество дней до начала или конца нереста); t' — средняя продолжительность эмбрионального периода.

3) *Метод Кроссланда* [Crossland, 1980] предполагает введение унифицированного мгновенного коэффициента смертности (Z), определяемого как прологарифмированное отношение численности икринок I–II стадий развития (N_1) к III–IV стадиям (N_2) по следующему уравнению:

$$Z = 2 \ln \frac{N_1}{N_2}$$

Коэффициент 2 введён исходя из того, что интервал между двумя сопоставляемыми точками равен, по Кроссланду, примерно половине эмбрионального периода. Для получения реальной величины продукции икры за нерестовый сезон используется фактор смертности (m_s), который представляет собой сумму долей живой икры в каждый момент времени:

$$m_s = \frac{N_0(1 - e^{-Z})}{Z}$$

где N_0 — доля икры в начальном момент времени, равная 1.

Продукция икры (ρ) равна:

$$\rho = \frac{P_1 t_1 + P_2 t_2 + P_3 t_3}{t' m_s}$$

где $P_1, P_2,$ и P_3 — количество икры в 1-й, 2-й и 3-й съёмках; $t_1, t_2,$ и t_3 — продолжительность 1-й, 2-й и 3-й съёмки плюс половина интервала между рейсами (либо количество дней до начала или конца нереста); t' — средняя продолжительность эмбрионального периода; m_s — фактор смертности.

4) В основе *метода Паркера* [Parker, 1980] так же, как и в предыдущих методах, лежит идея Гензена и Апштейна [Hensen, Arstein, 1897], однако соответствие между количеством выметанной икры и численностью производителей устанавливается по параметрам, приведённым к суткам, а не ко всему нерестовому сезону.

Формула для определения нерестовой биомассы (B) этим методом имеет вид:

$$B = \frac{\rho}{abc}$$

где ρ — суточная продукция икры в пик нереста (шт.); a — относительная порционная плодовитость (шт./т); b — массовая доля ежедневно нерестящихся самок; c — массовая доля самок в стаде.

$$\rho = \frac{P_i}{t'}$$

где P_i — количество выметанной икры в i -й съёмке; t' — средняя продолжительность эмбрионального периода.

Исходной величиной при расчёте является суточная продукция икры (как правило, количество икры за период одной съёмки). В расчётах также используются данные об относительной порционной плодовитости, а не об абсолютной плодовитости.

5) *Метод Алексеева, Алексеевой* [1996] сходен с методом Паркера, однако при этом вводится новый показатель — удельная продукция икры, который принимается величиной, постоянной для вида и даже для рода. Для расчётов используются следующие формулы:

$$B = \frac{N}{R_s S} = \frac{\rho}{R_s}$$

$$R_s = \frac{f_r F}{t}$$

где B — нерестовая биомасса; R_s — удельная продукция икры; f_r — относительная порционная плодовитость «средней» по массе самки, экз./г (масса без внутренностей); F — доля нерестящихся самок (по массе); t — интервал между выметами последовательных порций, сут.; N — суточное количество выметанных икринок; S — доля икринок, выживших от вымета до конца 1-х суток (стадия i) (коэффициент смертности); ρ — суточная продукция икры.

6) *Метод Ласкера* [Lasker, 1985] подобен методу Паркера. Для расчёта нерестовой биомассы используется следующая формула:

$$B = \frac{\rho}{f s r}$$

где P — суточная продукция икры на площади съёмки; f — относительная порционная плодovitость (шт./г); s — массовая доля ежедневно нерестящихся самок; r — массовая доля самок в стаде.

Для примера приведены оценки нерестовых биомасс массовых промысловых видов рыб

в разных районах исследований, полученные различными методами (табл. 2).

Анализируя полученные результаты, можно отметить, что вполне достоверные ихтиопланктонные оценки нерестовой биомассы, сопоставимые с другими данными, получены по черноморскому и европейскому (в ЦВА)

Таблица 2. Оценки нерестовых биомасс промысловых видов рыб разными методами

Вид	Район	Метод	Год	Ихтиопланктонные оценки, тыс. т	Другие оценки, тыс. т
<i>Engraulis encrasicolus maeoticus</i>	Азовское море	Parker, 1980	1993	64,50	50–70 (лампарная съёмка)
			1984	336,77	190,5 (траловая съёмка)
			1985	314,90	150,0 (—/—/—)
<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>	Чёрное море	Sette, Ahlstrom, 1948	1986	197,15	50,0 (—/—/—)
			1987	165,45	100,0 (—/—/—)
			1988	728,63	235,0 (—/—/—)
			1989	37,43	10,0 (—/—/—)
			1988	477,52	235,0 (—/—/—)
		Parker, 1980	1989	27,61	10,0 (—/—/—)
			1984	27,72	165,0 (VPA)
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	Чёрное море	Sette, Ahlstrom, 1948	1985	17,28	500,0 (—/—/—)
			1986	34,61	300,0 (—/—/—)
			1987	23,90	181,0 (—/—/—)
			1988	29,74	160,0 (—/—/—)
			1989	29,04	202,0 (—/—/—)
			1988	92,21	160,0 (—/—/—)
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	Чёрное море	Алексеев, Алексеева, 1996	1989	163,69	202,0 (—/—/—)
			1984	21,15	0,7 (ВЫЛОВ)
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	Чёрное море	Sette, Ahlstrom, 1948	1985	8,74	0,1 (—/—/—)
			1986	6,58	0,4 (—/—/—)
			1987	3,90	0,3 (—/—/—)
			1988	7,54	0,2 (—/—/—)
			1989	2,35	0,5 (—/—/—)
			1986–1987	280,92	378,0–507,6 (VPS _{Sept} , VPS _{tun} , XSA)
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Эгейское море	Parker, 1980	1958–1960	6,10	6,0 (ВЫЛОВ)
<i>Trachurus mediterraneus, Trachurus trachurus</i>	Мраморное море	Алексеев, Алексеева, 1996	1957	8,58	—
<i>Trachurus mediterraneus, Trachurus trachurus</i>	Эгейское море	Алексеев, Алексеева, 1996	1958–1960	54,33	13,5 (ВЫЛОВ)

Вид	Район	Метод	Год	Ихтиопланктонные оценки, тыс. т	Другие оценки, тыс. т
<i>Engraulis encrasicolus</i>	ЦВА	Алексеев, Алексеева, 1996	1996	14,02	13,14 (гидроакустическая съёмка)
<i>Trachurus trachurus</i>	ЦВА	Алексеев, Алексеева, 1996	1995	410,79	47,9 (-//-)
			1997	5,22	13,2 (-//-)
			1998	17,66	33,1 (-//-)
<i>Trachurus picturatus</i>	Южноазорские подводные поднятия	Алексеев, Алексеева, 1996	2003–2004	16,15	14,2 (-//-)
			1995	526,22	368,6 (-//-)
<i>Sardina pilchardus</i>	ЦВА	Алексеев, Алексеева, 1996	1997	9,67	117,1 (-//-)
			1998	1,44	364,2 (-//-)
			1995	20,35	80,8 (-//-)
<i>Scomber japonicus</i>	ЦВА	Lasker, 1985	1997	5,12	67,9 (-//-)
			1998	0,52	94,4 (-//-)

анчоусам, а также по черноморской, восточно-атлантической и европейской (в ЦВА) ставридам. По остальным видам эти оценки существенно отличаются от других имеющихся данных. Как уже отмечалось, другие оценки запасов рыб имеют определённые допущения: в траловых и лампарных съёмках — это коэффициенты уловистости орудий лова и коэффициенты доступности промысловых объектов; в гидроакустических съёмках — определение силы цели и полнота охвата учётными галсами исследуемой акватории; в различных методах ВПА — уровень репрезентативности биостатистического материала и другие. Данные выловов тоже лишь косвенно могут характеризовать общую численность и биомассу популяций рыб, так как часто определяются не только наличием рыбных запасов, но и количеством и техническими возможностями рыбопромыслового флота и предприятий рыбопереработки, а также достоверностью предоставляемых статистических материалов. Поэтому определение запасов промысловых рыб более чем одним методом является весьма актуальной задачей. Ихтиопланктонные методы определения нерестовой биомассы в этом отношении весьма перспективны, так как они относительно дешёвы, оперативны, методически просты и дают возможность получить оценки величины нерестового запаса в короткий период времени.

Оптимальными и адекватными методами оценки нерестовой биомассы на сегодняшний день, на наш взгляд, являются методы Паркера [Parker, 1980] и Алексеева, Алексеевой [Алексеев, Алексеева, 1996]. Необходимые данные для расчётов в этих методах устанавливаются по параметрам, приведённым к суткам, а не ко всему нерестовому сезону, поэтому исключаются многие допущения, присущие большинству способов расчёта нерестовой биомассы рыб по ихтиопланктонным съёмкам. Величины же относительной порционной плодовитости и весовой доли нерестящихся самок в скоплениях определяются для каждого рассматриваемого вида в ходе комплексных съёмок.

в) Определение сроков и районов массового нереста и нагула молоди и, на основании этих данных, оценка возможных уловов промысловых рыб. Классическим примером этого направления исследования являются работы Т.С. Расса в 60-х гг. прошлого века по обнаружению промысловых скоплений минтая в Охотском и Беринговом морях по данным ихтиопланктонных съёмок. Он настаивал на необходимости широкомасштабного промысла минтая в дальневосточных морях [Расс, 1953; 1956], который в дальнейшем начал успешно осуществляться. В настоящее время, как из-

вестно, минтай является основным объектом рыбного промысла в России.

Также в качестве примера можно отметить работы Г.С. Юрьева [1978], который в результате изучения биологии черноморского шпрота и по данным съёмок молоди описал возможность образования промысловых скоплений этого вида в северо-западной части Чёрного моря. С конца 70-х гг. прошлого века на северо-западе Чёрного моря был организован широкомасштабный промышленный лов шпрота.

г) Характеристика экологического состояния и типизация акваторий по данным ихтиопланктонных и мальковых съёмок. Характеристика экологического состояния акваторий. Изучение пелагиали (преимущественно её верхних слоев, т.е. области распределения ихтиопланктона) морей и шельфовых районов океанов представляется целесообраз-

ным, поскольку именно она во многом является определяющим элементом морской экосистемы. Сопоставление полученных характеристик может дать ценные материалы о сравнительной талассографии и облегчить понимание законов функционирования морских экосистем. Без этого в современных условиях невозможны планирование рационального использования ресурсов рассматриваемых экосистем и разработка прогнозов экологических последствий различных антропогенных воздействий [Грезе, 1989].

Интегрированным показателем экологического состояния любого сообщества, по мнению многих авторов, являются индексы видового разнообразия [Одум, 1975; 1986].

При расчёте индексов видового разнообразия ихтиопланктона используются различные формулы. Часто применяемые индексы приведены в табл. 3.

Ю. Одум [1986] проанализировал связи видового разнообразия с другими характе-

Таблица 3. Формулы расчёта индексов видового разнообразия

№ п/п	Формула	Автор
1	$\frac{W}{\sqrt{N}}$	Menhinick, 1964
2	$\frac{\sum_{i=1}^w n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$ (индекс доминирования)	Simpson, 1949
3	$\left[\sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{N} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$	McIntosh, 1967
4	$-\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{N} \cdot \ln \frac{n_i}{N}$	Shannon, 1948; Margalef, 1957
5	$\left(e^{-\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{N} \cdot \ln \frac{n_i}{N}} - 1 \right) : W$	Sheldon, 1969
6	$\frac{N \cdot \left(1 - \sqrt{\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{N}} \right)^2}{N - \sqrt{N}}$	McIntosh, 1973
7	$1 - \left(\sum_{i=1}^w \frac{n_i}{N} \right)^2$	Песенко, 1982

Примечание. W — количество видов, n_i — численность i -го вида, N — полная численность.

ристиками экосистемы. Он выделил группы с низким биотическим разнообразием (индексы разнообразия, определённые по Симпсону [Simpson, 1949], равны 0,05–0,20) и группы с высоким биотическим разнообразием (индексы более 0,70). В первую группу попали экосистемы, находящиеся в состоянии стресса, например, в случае загрязнения, а также экосистемы, активно регулируемые человеком. Ко второй группе отнесены сравнительно благополучные экосистемы, не получающие извне концентрированной энергии и биогенных материалов. Судя по нашим данным, ихтиопланктонное сообщество вод северной части ЦВА, как правило, находилось в промежуточной группе, имея среднее биотическое разнообразие [Архипов, 2006].

При анализе результатов по видовому составу ихтиопланктонных сообществ также используют часто применяемый в экологических исследованиях коэффициент видового сходства Соренсена (K) (Сьеренсена) [Одум, 1975; Мэггаран, 1992], определяющийся по формуле:

$$K = \frac{2c}{a + b} \times 100\%,$$

где a и b — количество видов в сравниваемых районах; c — количество совпадающих или близких видов.

Например, при анализе видового состава рыб по ранним стадиям развития с помощью коэффициента видового сходства Соренсена можно констатировать, что формирование морских и солоноватоводных ихтиофаун морей Средиземноморского бассейна шло в основном (за исключением немногочисленных бореальных вселенцев) с юга на север из Атлантического океана вплоть до Азовского моря через ряд переходных ихтиоценозов. При этом количество видов, приспособившихся к пониженной солёности, уменьшалось, зато численность массовых видов увеличивалась. В целом современная фауна морей Средиземноморского бассейна сохранила тропический облик, но заметно сократилась и изменила видовой состав в процессе приспособления к субтропическим условиям обитания. Эти данные подтверждают правило А. Уоллеса, утверждающее, что в северном полушарии по мере продвижения с се-

вера на юг разнообразие видов увеличивается [Архипов, 2006].

Типизация акваторий. С использованием многомерных методов анализа данных по относительной численности различных таксономических групп ихтиопланктона возможно получить наглядные результаты, позволяющие типизировать структурные состояния и объективно оценить сходство видовой структуры основных комплексов, формирующихся в разные периоды исследований, и на этой основе оценить их сезонные и межгодовые перестройки. Процедура многомерного шкалирования позволяет изобразить совокупность объектов в виде набора точек в пространстве небольшой размерности и более или менее адекватно отражает исходное взаимоотношение между ними. В результате объекты, которым в исходной матрице соответствуют меньшие меры сходств, должны находиться далеко друг от друга, а объекты, которым соответствуют большие меры сходств, — близко. Такое их расположение в геометрическом пространстве даёт возможность наглядного представления данных, удобного для визуального анализа и выявления особенностей распределения ихтиопланктона на определённых акваториях. В экологических исследованиях метод многомерного шкалирования интегрирован в пакете программ PRIMER-6 [Терёхина, 1986].

Для примера рассмотрим материалы по распределению ихтиопланктона в слое воды 0–100 м (0 — дно), полученные в июле-августе 2008 г. в ходе комплексной съёмки в южной части Марокко. Были проанализированы данные по распределению икринок массовых видов рыб, сгруппированных по семействам. Результаты многомерного анализа показали, что в районе исследований можно выделить три самостоятельные таксономические группы — миктофидную (сем. Mucrophidae), клюпейдную (сем. Clupeidae) и ботидную (сем. Bothidae) (рис. 4).

Икринки представителей сем. Mucrophidae (светящиеся анчоусы) в основном встречались в океанической части съёмки на глубоководных станциях, сем. Clupeidae (сельдевые) — в прибрежной части и на шельфовом склоне, сем. Bothidae (ромбовые) — как правило, на мелководных станциях. Подтвердилось пред-

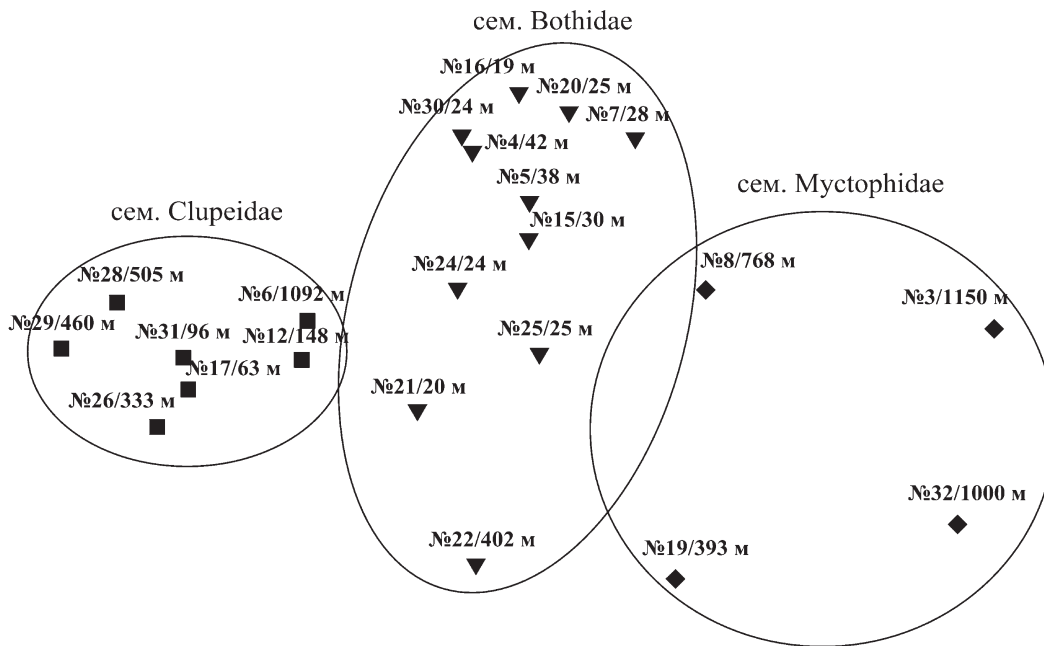


Рис. 4. Данные многомерного анализа (№ 28/505 м — номер станции/глубина)

положение о том, что мезопелагические виды рыб (светящиеся анчоусы) нерестятся на удалении от берегов, сельдёвые — ближе к побережью, а придонные виды (ромбовые) — на мелководье.

Таким образом, описанная методика анализа материала даёт возможность комплексно описывать ихтиопланктонные сообщества, т.е. позволяет охарактеризовать не только состав и структуру фауны, но и выявить особенности распределения разных таксономических групп массовых видов рыб на ранних стадиях их развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ниже приводятся основные направления дальнейших исследований раннего онтогенеза рыб, развивать которые необходимо не только для решения практических проблем определения закономерностей динамики численности рыбных запасов, но и с чисто научной (теоретической) точки зрения. Эти направления сформулированы Т.В. Дехник с соавторами [Дехник и др., 1985], а также рассматривались и дополнялись на последних семинарах и конференциях по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных [Материалы Все-

росийской конференции..., 2001; Проблемы репродукции..., 2004; Тезисы докладов..., 2010]:

- формирование современных представлений о морфологических процессах и специфике раннего онтогенеза рыб и других гидробионтов;

- определение характера и механизмов морфофункциональных адаптаций гидробионтов на ранних этапах эмбрионально-личиночного развития к изменениям факторов среды;

- изучение элиминации рыб в раннем онтогенезе в зависимости от экологии размножения и развития;

- продолжение исследований влияния кратковременных изменений абиотических условий на выживание рыб в эмбриональном, личиночном и мальковом периодах развития;

- исследование особенностей поведенческих реакций и их роли в формировании миграционного поведения гидробионтов на ранних этапах онтогенеза;

- изучение обеспеченности пищей личинок и мальков рыб на всех этапах их развития;

- экспериментальные и полевые исследования воздействия хищников на элиминацию икринок, личинок и мальков рыб;

- выяснение пятнистости распределения планктонных сообществ и влияние этого фактора на выживание рыб в раннем онтогенезе;
- продолжение и развитие исследований разнокачественности онтогенеза как одного из факторов формирования численности поколений;
- совершенствование методов изучения и анализа динамики численности промысловых рыб в раннем онтогенезе;
- развитие исследований систематики рыб на ранних стадиях их развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксютин З.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищевая промышл. 289 с.
- Алдонов В.К. 1986. Динамика численности основных промысловых рыб в раннем онтогенезе в Баренцевом и Норвежском морях. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 24 с.
- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Методич. пособие. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. 73 с.
- Анохина Л.Е. 1969. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осеннерестующей салаки. М.: Наука. 295 с.
- Архипов А.Г. 2003. Зависимость распределения и численности ихтиопланктона у северо-западного побережья Африки от факторов внешней среды // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 812–821.
- Архипов А.Г. 2006. Динамика численности и особенности распределения ихтиопланктонных сообществ северной части Центрально-Восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. 232 с.
- Архипов А.Г. 2013. Использование результатов изучения раннего онтогенеза морских рыб в рыбохозяйственной деятельности // Вестник Астраханского гос. техн. ун-та. Сер. Рыбное хозяйство. № 3. С. 9–19.
- Архипов А.Г., Ковальчук Л.А., Чащин А.К., Янкаускас В.Ю. 1992. Статистический анализ многолетних наблюдений распределения анчоуса в Чёрном море // Вопросы ихтиологии. Т. 32. № 3. С. 176–182.
- Бондаренко М.В., Кровнин А.С., Серебряков В.П. 2003. Ранжирование урожайности поколений и коэффициентов выживания поколений в раннем онтогенезе промысловых рыб Баренцева моря для определения биологических ориентиров и оценки изменчивости среды. М.: Изд-во ВНИРО. 187 с.
- Булатов О.А. 1984. Распределение, численность ихтиопланктона и оценка запасов рыб восточной части Берингова моря (Основные промысловые виды). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
- Вайновский П.А., Малинин В.Н. 1991. Методы обработки и анализа океанологической информации. Ч. 1. Одномерный анализ. Л.: Изд-во РГМИ. 136 с.
- Владимиров В.И. 1975. Критические периоды развития у рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 15. № 6. С. 955–975.
- Грауман Г.Б. 1968. Экология нереста балтийской трески (*Gadus morhua callarias* L.) и факторы, определяющие его эффективность. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Калининград. 20 с.
- Грезе В.Н. 1989. Пелагиаль Средиземного моря как экологическая система. Киев: Наукова думка. 200 с.
- Данилевский Н.Н. 1968. Пелагический трал для количественного учёта молоди // Рыбное хозяйство. № 10. С. 25–26.
- Дехник Т.В. 1986. Применение ихтиопланктонных методов для оценки биомассы нерестового стада рыб // Труды ИОАН. Т. 116. С. 103–125.
- Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г. 1985. Значение ранних стадий развития в формировании численности поколений // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. Москва. С. 56–72.
- Жуковский В.Н. 1984. Изменчивость физиолого-биохимических и биометрических характеристик спермы в связи с разнокачественностью и воспроизводительной способностью самцов у рыб // Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. С. 225–235.
- Ивлев В.С. 1953. Метод оценки популяционной плодовитости рыб // Труды Латв. отделен. ВНИРО. Т. 1. С. 37–42.
- Каваи Е., Исисаки К. 1981. Сравнительно-биологическое исследование японских рыб для анализа популяции: Количественный анализ смертности личинок, уничтожаемых плотоядным планктоном / Пер. с японск. Токе Кайсуй КЭМХО. Т. 104. С. 55–67.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО. 235 с.
- Логачев В.С. 1981. Выедание икры и личинок рыб Чёрного моря как одна из причин их элиминации.

- Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Севастополь: ИНБИОМ АН УССР. 26 с.
- Луц Г.И. 1986. Экология и промысел азовской тюльки. Ростов-на-Дону. 88 с.
- Максименков В.В. 1985. Питание и пищевые взаимоотношения личинок и мальков карфо-карагинской сельди. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 20 с.
- Малинин В.Н., Чернышков П.П., Гордеева С.М. 2002. Канарский апвеллинг: крупномасштабная изменчивость и прогноз температуры воды. СПб.: Гидрометеиздат. 155 с.
- Материалы Всероссийской конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане». 2001 // Вопросы рыболовства. Прил. 1. 303 с.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. школа. 368 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 736 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. М.: Мир. Т. 2. 376 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Поляков Г.Д. 1971. Количественная оценка и приспособительное значение изменчивости плодовитости и скорости воспроизводства популяций рыб // Закономерности роста и созревания рыб. С. 5–20.
- Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов. 2004 // Тезисы докладов междунар. научн. семинара. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. 164 с.
- Расс Т.С. 1953. Значение исследований размножения рыб для оценки возможных уловов // Рыбное хозяйство. № 2. С. 57–60.
- Расс Т.С. 1956. Возможности значительного увеличения уловов рыбы на Дальнем Востоке // Рыбное хозяйство. № 9. С. 23–25.
- Расс Т.С. 1974. Современное состояние исследований начального периода онтогенеза рыб // Тез. докл. Всесоюз. конфер. «Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития». С. 178–179.
- Серебряков В.П. 1984. Размножение и ранний онтогенез промысловых рыб Северной Атлантики. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 48 с.
- Тезисы докладов VIII Международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных. 2010. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. 150 с.
- Терёхина А.Ю. 1986. Анализ данных методами многомерного шкалирования. М.: Наука. 168 с.
- Тимошенко Н.М., Винницкий П.А. 2007. Планирование, результаты и совершенствование количественного учёта пополнения пелагических рыб Центрально-Восточной Атлантики // Промыслово-биологич. исследован. АтлантНИРО в 2004–2005 гг. Т. 1. Условия среды, методы исследован., динамика числен. гидробионтов и промысл. рыболовство. Калининград. Труды АтлантНИРО. С. 24–39.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: АН СССР. 164 с.
- Юрьев Г.С. 1978. Биология, оценка запасов и перспективы промысла черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Севастополь: ИНБИОМ. 24 с.
- Ahlstrom E.N., Moser H.G. 1976. Eggs and Larvae of Fishes and Their Roles in Systematic Investigations and in Fisheries // Rev. Trav. Inst. Peches Mar. V. 40. № 3–4. P. 379–398.
- Bakun A. 1996. Patterns in the Ocean. California Sea Grant College System. NOAA. 323 p.
- Crossland J. 1980. The Number of Snapper, *Chrysophrys auratus* (Forster), in the Hauraki Gulf, New Zealand, Based on Egg Surveys in 1974–75 and 1975–76 // Fish. Res. Devis. New Zealand. Minist. Agrical. and Fish. Res. Bull. № 22. P. 36.
- Cury Ph., Roy C. 1989. Optimal Environmental Window and Pelagic Fish Recruitment Success in Upwelling Areas // Can. Journ. Fish. and Aquat. Sci. V. 46. P. 670–680.
- Cushing D.H. 1972. The Production Cycle and Numbers of Marine Fish // Symb. Scol. Soc. Long. 29. P. 213–320.
- Cushing D.H. 1990. Plankton Production and Year-Class Strength Fish Populations: An Update of the Match/Mismatch Hypothesis // Adv. Mar. Biol. V. 26. P. 249–293.
- Frank K.T., Brickman D. 2001. Contemporary Issues Confronting Fisheries Science // J. Sea Research. P. 173–187.
- Hensen V., Apstein C. 1897. Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischerei Vereins. Über die Elmsen der in Winter laichenden Fische // Wissenschaft, Meeresuntersuchung. Bd. 2 (2). S. 1–97.
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the Great Fisheries of Northern Europe Viewed in the Light of Biological Research // Rapp. et Proc. — Verb. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. Rapp. and Proc. Verb. 20. Copenhagen. 228 p.
- Houde E.D. 1977. Abundance and Potential Yield of the Round Herring, *Etrumeus teres*, and Aspects of Its

- Early Life History in the Eastern Gulf of Mexico // Fish. Bull. V. 75. № 1. P. 61–89.
- Lasker R. 1978. The Relation between Oceanographic Conditions and Larval Anchovy Food in the California Current: Identification of the Factors Leading to Recruitment Failure // Rapp. et Proc. — Verb. Reun. Cons. Int. Explor. Sci. Mer. V. 1073. P. 212–230.
- Lasker R. 1985. An Egg Production Method for Estimating Spawning Stock Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy *Engraulis mordax* // NOAA Tech. Rep. NMFS. № 36. 99 p.
- Margalef R.H. 1957. La teoria de la informacion en ecologia // Men. Real. Acad. Artes. Barcelona. V. 32. P. 373–449.
- McIntosh R.P. 1967. An Index of Diversity and the Relation of Certain Concepts of Diversity // Ecology. V. 48. P. 392–404.
- McIntosh R.P. 1973. Matrix and Plexus Techniques // Handbook of Vegetation of Communities. The Hague. P. 157–192.
- Menhinick E.F. 1964. A Comparison of Some Species-Individuals Diversity Indices Applied to Samples of Field Insects // Ecology. V. 45. P. 858–861.
- Muller H. 1980. Scyphomedusae as Predators and Food Competitors of Larval Fish // Rept. Mar. Ros. Bericht. Deutsch. Wissenschaft. Komm. Meeresfish. Band. 28. Heft. 2–3. P. 90–100.
- Parker K. 1980. A Direct Method for Estimating Northern Anchovy, *Engraulis mordax*, Spawning Biomass // Fish. Bull. V. 78. № 2. P. 541–544.
- Pommeranz T. 1981. Observations on the Predation of Herring (*Clupea harengus* L.) and Sprat (*Sprattus sprattus* L.) on Fish Eggs and Larvae in the Southern North Sea // Rapp. et. Process-Verbaux Reunions. Conceal Internet Explorat. Mer. V. 178. P. 402–404.
- Saville A. 1956. Eggs and Larvae of Haddock (*Gadus aeglefinus* L.) at Faroe // Mar. Res. Scot. № 4. P. 27.
- Saville A.M. 1977. Survey Method of Appraising Fisheries Resources // FAO Fish. Tech. Pap. P. 171–176.
- Serebryakov V.P. 1992. Spawning Stock, Population Fecundity and Year Class Strength of Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic, 1969–1988 // Journ. Northwest Atlantic Fish. Sci. V. 14. P. 107–113.
- Sette O.E., Ahlstrom E.H. 1948. Estimation of Abundance of the Eggs of the Pacific Pilchard (*Sardinops caerulea*) of Southern California during 1940 and 1941 // Journ. Mar. Res. V. 7. № 3. P. 511–542.
- Shannon C.E. 1948. A Mathematical Theory of Communication // Bell. systems ech. I. V. 27. P. 623–656.
- Sheldon A.L. 1969. Equitability Indices: Dependence on the Species Count // Ecology. V. 50. № 3. P. 466–467.
- Simpson E.H. 1949. Measurement of Diversity // Nature. V. 169. P. 688.
- Smith P.E., Richardson S.L. 1977. Standard Techniques for Pelagic Fish Egg and Larvae Surveys. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Techn. Paper № 175. Rome. 95 p.
- Solemndal P. 1978. Interspecific Variations in Size, Buoyancy and Growth of Eggs and Early Larvae of Arcto-Norwegian Cod, *Gadus morhua* L., due to Parental and Environmental Effects // Coun. Meet. Int. Coun. Explor. Sea. (F: 28). P. 1–12.

Application of Study Results of the Commercial Pelagic Fish Early Ontogeny in Fisheries Management

A.G. Arkhipov

Atlantic Research Institute of Fisheries and Oceanography (AtlantNIRO, Kaliningrad)

Principal trends in research (both theoretical and practical) on early ontogenesis of commercial fish species have been examined. The significance of studies of early stages in marine fish development for commercial fishing activity has been shown. Four main concepts describing fluctuations in young fish abundance were analyzed, regarding: 1) a direct link between variation in food plankton abundance and biomass and larvae and fish juveniles abundance («critical period» concept); 2) crucial influence of predation on variation in fish generation abundance; 3) endogenous (determined by a range of genetic and non-genetic factors affecting gametes) and exogenous (determined by influence of environmental factors on embryos, larvae and fish juveniles) dissimilarity of ontogenesis; 4) impact of oceanographic environmental factors on fish generation survival during early ontogenesis. Different opinions concerning causes of fluctuation in fish generation yields were presented. It was pointed out that all of the above mentioned concepts have their limitations. Application of an important indicator of reproductive capacity of fish population — population fecundity was described. This factor was insufficiently employed in research investigating interdependence of recruitment and fish stock abundance. Possible applications of the results obtained was described for: estimation of the recruitment rate of commercial fish based on results of fish juveniles surveys or recruitment surveys; estimation of spawning population of commercial fish based on amount of spawn; identification of periods and areas of mass spawning and juvenile fish feeding and, using the data, estimation of possible catches of commercial fish; describing ecological state and developing a typology of spawning areas based on the data of ichthyoplankton and fish juvenile surveys, etc. Directions for further investigation of mass fish at early developmental stages were identified.

Key words: early ontogeny, abundance dynamics, ichthyoplankton, eggs, juvenile fish, population fecundity, environmental factors, spawning biomass.