

**ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ  
(ВНИРО)**

На правах рукописи

**РГБ 04**

**25 дек 2000**

**МУХИНА  
Нина Владимировна**

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПИКШИ  
(*MELANOGRAMMUS AEGLEFINUS* L.)  
БАРЕНЦЕВА МОРЯ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ**

03.00.10 – ихтиология

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Москва  
2000**

Работа выполнена в Полярном научно-исследовательском институте  
морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича  
(ПИНРО)

Научный руководитель:

доктор биологических наук **В.П.Пономаренко**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук **К.В.Шуст**  
кандидат биологических наук **О.В.Карамушко**

Ведущая организация – Атлантический научно-исследовательский институт  
морского рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)

Защита диссертации состоится 17 ноября 2000 г. в 11<sup>00</sup> часов на  
заседании диссертационного совета Д 117.01.02 при Всероссийском научно-  
исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)  
по адресу: 107140, Москва, ул. В. Красносельская, д. 17<sup>А</sup>.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО.

Автореферат разослан "17" ноября 2000 г.

Ученый секретарь  
специализированного совета,  
кандидат биологических наук

Т.Б. Агафонова

E 693.326.29

E 082.55(912.1), 0

П729.64-2,0

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** Популяция северо-восточной арктической пикши является важным объектом промысла в Северо-Восточной Атлантике. Вылов России в 1990-1999 г. составил 12,0-74,1 тыс. т. Численность данной популяции пикши подвержена большим колебаниям. В настоящее время наблюдается тенденция к снижению ее запасов. В конце 90-х годов стал активизироваться промысел северо-восточной арктической пикши на ее нерестилищах именно в период нереста, где отечественный вылов составил более 34 % от общего годового вылова данного вида (Лепесевич, 2000).

В период неустойчивой экономической ситуации в рыбной отрасли, при стратегии интенсивного промысла большое значение имеет знание процессов воспроизводства и пополнения запасов промысловых видов. Поиск факторов, влияющих на флюктуации численности гидробионтов, несмотря на свою давность, без сомнения актуален и сейчас. Заблаговременное прогнозирование мощности годовых классов – наиболее трудная часть промыслового прогнозирования. Особенно трудно прогнозировать численность бореальных видов, к числу которых относится пикша. Формирование численности поколений происходит в ранний период их жизни. Данный период онтогенеза пикши северо-восточной арктической популяции изучен мало.

**Цель и задачи работы.** Цель работы заключалась в том, чтобы обобщить и проанализировать результаты исследований формирования численности поколений пикши северо-восточной арктической популяции в раннем онтогенезе, чтобы использовать их как дополнительный метод при прогнозировании численности пополнения.

В соответствии с целью исследований были поставлены следующие задачи:

- выяснить межгодовые изменения в распределении нерестующей пикши в период воспроизводства;
- изучить условия размножения и пространственно-временное распределение икры и личинок пикши;
- оценить влияние производителей на величину потомства;
- определить основные факторы среды, влияющие на численность поколения в раннем онтогенезе;
- найти сопряженность между индексами численности поколений от стадии икры до возраста три года и определить их цикличность;
- рассчитать численность поколений пикши в возрасте три года по данным учета личинок и отдельных абнотических и биотических факторов.

**Научная новизна.** В работе обобщены результаты 35-летнего ряда наблюдений некоторых аспектов биологии северо-восточной пикши в период нереста и раннего онтогенеза. Впервые получены данные о некоторых особенностях воспроизводства пикши северо-восточной арктической популяции (структура нерестового стада, различия в

пространственном распределении производителей на нерестилищах, продолжительность и время массового нереста в разные по тепловому режиму годы).

Показана сопряженность индексов численности поколений пикши на разных этапах онтогенеза от икры до возраста вступления в промысловое стадо. Выявлены квазипериодические колебания индексов численности пикши с периодами в 18-20, 10-11 и 5-7 лет.

Найдены связи между индексами пополнения и индексами численности производителей (численность, биомасса и популяционная плодовитость), наиболее отчетливые на стадиях икры и личинки.

Проанализированы условия внешней среды, оказывающие наибольшее влияние на выживаемость пикши в раннем онтогенезе.

Получено уравнение множественной регрессии, позволяющее по ряду эмпирических данных рассчитать численность трехгодовиков пикши с 3-летней заблаговременностью.

**Практическое значение.** Полученные результаты исследований дополняют сведения по биологии пикши северо-восточной арктической популяции в раннем онтогенезе. Выявленные тенденции в изменчивости индексов численности икры и личинок могут быть использованы для совершенствования методов рыбохозяйственного прогнозирования, а также служить основой для построения имитационных моделей в экосистемах Баренцева и Норвежского морей.

**Апробация работы.** Основные результаты по теме диссертации докладывались и обсуждались на III симпозиуме ИКЕС по ранним стадиям жизни рыб (Норвегия, Берген, 1988 г.), на IV Всесоюзной научной конференции по проблемам промыслового прогнозирования (1989 г.), отчетных сессиях ПИНРО (1991, 1992, 1997 гг.), на V Всесоюзной конференции по раннему онтогенезу (Астрахань, 1991 г.), на российско-норвежских симпозиумах в 1994 г. (Норвегия, Берген) и 1997 г. (Россия, Мурманск), на ежегодных сессиях ИКЕС (1993, 1994 г.), на симпозиуме по экологии ихтиопланктона в 1997 г. (Ирландия, Голуэй).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 18 работ в отечественных и зарубежных изданиях.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, восьми глав, заключения, списка литературы и приложения. Общий объем 132 страницы, включая 12 таблиц, 48 рисунков.

Список литературы содержит 189 наименований, в том числе 61 работа иностранных авторов. Структура автореферата соответствует структуре диссертации.

## Содержание работы

**Во введении** показана актуальность темы, сделан краткий обзор основных работ по изучаемой проблеме, определены цели, задачи и практическая значимость работы.

В главе 1 отражены основные особенности биологии *Melanogrammus aeglefinus* L. в целом и северо-восточной арктической популяции в частности.

В главе 2 дана физико-географическая характеристика района исследований, подробно описана донная топография, циркуляция вод и гидрологические условия на нерестилищах пикши в одной из репродуктивной зон Северо-Восточной Атлантики.

### Глава 3. Материал и методика

Для оценки индекса численности поколений и анализа пространственного распределения пикши на разных этапах ее онтогенеза использовались: материалы ихтиопланктонных съемок (в апреле-мае – количество икринок и личинок на один лов сетью ИКС-80; в июне-июле – количество личинок на один лов сетью ИКС-80 и ринг тралом) за 1959-1993 гг. и норвежской съемки на НИС "Johan Hjord", выполненной 4-19 мая 1996 г. (Мухина, 1992; данные лаборатории донных рыб СЕБ ПИНРО); материалы международной съемки 0-группы (логарифмический индекс численности) за 1965-1999 гг. (Anon., 1996; Preliminary report of the international 0-group..., 1997, 1998, 1999, in press); данные учета молоди промысловых рыб (средние уловы на 1 ч траления в возрасте 0+, 1+, 2+ по данным лаборатории донных рыб СЕБ ПИНРО и А.С. Бараненковой (1968); данные Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству об абсолютной численности 3-леток пикши, рассчитанной методом ВПА (Anon., 1999).

Морские исследования выполнялись на научно-исследовательских судах управления "Севрыбпроморазведка" (Мурманск) и норвежском судне "J.Hjord" (ВИМИ, Берген, Норвегия).

Автор принимал непосредственное участие в сборе, обработке и анализе материалов в 21 ихтиопланктонной съемке и 5 тралово-акустических съемках (ТАС) в качестве члена научной группы, помощника капитана по научной работе и начальника рейса. Объем материала, использованного для работы, представлен в табл.1.

Таблица 1  
Объем материала, представленного в диссертации

Вид материала	Количество использованного материала, экз.	Годы наблюдений
Количество наблюдений на станциях	37660 ловов сетью ИКС-80 10851 ловов ринг тралом	1959-1993, 1996
Численность икринок	318692	1959–1993
Измерение длины личинок	2832	1959–1993
Расчет плодovitости пияция	325 306	1959–1961, 1989–1999
Выборка рыб с гонадами в преднерестовой и нерестовой стадиях зрелости	7106	1981–1999
Определение диаметра икринок	2500	1970

Ихтиопланктонные съемки выполнены на акватории северо-восточной части Норвежского и юго-западной части Баренцева морей в два этапа: в апреле-мае, когда на исследуемой акватории распределяются в основном икринки различных видов рыб, и в июне-июле, когда происходит выклев личинок трески, пикши, морского окуня, мойвы. Материал собран на станциях, расположенных по стандартным гидрологическим разрезам (рис.1). На каждой станции выполнялся комплекс работ по гидрологии, гидробиологии и ихтиологии.

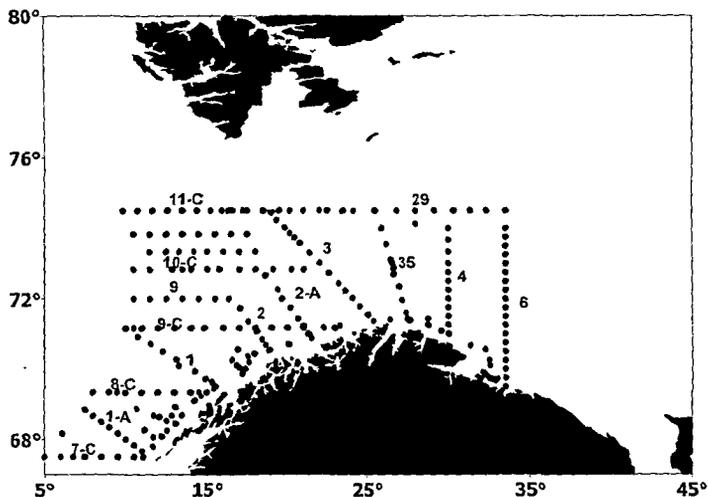


Рис.1. Положение станций на разрезах, выполняемых в ихтиопланктонных съемках в 1959-1993 гг. Цифры и буквы обозначают номера разрезов

Ихтиопланктонные работы выполнялись по методике, предложенной А.С.Бараненковой (1961; Mukhina, Smirnov, 1997). Для облова икры и личинок использовались сети икорные ИКС-80, ринг трал и трал Айзекса Кидда. Идентификация икры и личинок, а также определение стадий их развития даны по номенклатуре, предложенной Т.С.Рассом (1946) и Ф.Расселу (Russel, 1976).

Биологические характеристики пикши (индивидуальная и популяционная плодовитость, соотношение полов, оживы созревания) получены из литературных данных и дополнены новыми на основании первичных материалов лаборатории донных рыб Северо-Европейского бассейна ПИНРО (Сонина, 1973, 1978; Kovtsova M.V., Novoselov S.Ju., 1987; Ковцова, Мухина, Двинина, 1989).

Величину нерестового стада определяли по материалам Рабочей группы ИКЕС по биомассе рыб в возрасте от 3 до 14 лет. Численность нерестового стада получена на основании оценки численности всего запаса и

опубликованным данным об огивах половозрелости за разные годы и периоды лет (Анон., 1999).

Для анализа связей между показателями индексов численности поколений на ранних этапах развития (от икры до возраста трех лет) эмпирические данные всех съемок были прологарифмированы (десятичный логарифм, lg) в целях применимости к исследуемой совокупности всех способов обработки данных по нормальному закону распределения (Ульямсон, 1975).

Цикличность в изменчивости оценок численности пикши на отдельных этапах онтогенеза определялась с использованием метода некратных гармоник, предложенный Шикеданцем и Боуэном (Schickedanz, Bowen, 1977). Степень изменчивости эмпирических оценок относительно расчетных определяли по коэффициенту детерминации ( $R^2$ ). Определена периодичность изменчивости биомассы и численности нерестового стада, популяционной плодовитости и численности поколений на каждом этапе развития от икры до трехгодовика, а также численность хищников: гребневика (*Beroe cucumis*), сагитты (*Sagitta elegans*) и сцифомедуз (*Aurelia aurita* и *Cyanea capillata*). Расчеты проводились на прологарифмированных показателях численности.

Районы нереста определены по месту поймки нерестовой пикши с гонадами в стадии зрелости Y и YI (7106 экз.) за период с марта по июнь 1981-1999 гг. из материалов возрастных проб и проб полевого анализа питания (первичные материалы лаборатории донных рыб СЕБ ПИНРО). Кроме того, использованы данные об уловах икринок в апреле-мае сетью ИКС-80 (кол-во экз. на 1 10-минутный лов). При определении мест нереста по распределению икры учитывались икринки всех стадий развития (I, II, III, IV). Карты распределения нерестовой рыбы, икринок и личинок, а также расчет нерестовых площадей сделаны с помощью пакета программ Surfer 6.02. Расчет нерестовых площадей выполнен методом крайгинга (Справочник по математическим методам..., 1987; Аронов, 1990).

В качестве показателя условий откорма личинок использованы данные по биомассе планктона Баренцева моря отдельно по разрезам «м.Нордкап – о-в Медвежий» и «Кольский меридиан» в апреле-мае и июне-июле (Биомасса планктона на путях..., 1990). Кроме того, использованы данные о численности науплий и младших копеподитных стадий *Calanus finmarchicus* (Дегтерева, 1979). Сведения о численности калянуса и биомассе планктона за годы, не вошедшие в литературные источники, любезно предоставлены В.Н.Нестеровой. Интенсивность откорма личинок оценивали по индексу наполнения желудка (отношение веса пищи к общему весу личинки) и по индексу потребления (отношение восстановленного веса пищи к общему весу личинки) по данным О.В.Герасимовой с соавторами (Популяционная динамика копепод р. *Calanus*..., 1999).

В качестве хищников рассматривали гребневика (*Beroe cucumis*), сагитту (*Sagitta elegans*) и сцифомедуз (*Aurelia aurita* и *Cyanea capillata*). Численность этих гидробионтов определена за период с 1975 по 1993 г. по

данным уловов икорных сетей и ринг трала и рассчитана как среднее количество экз. на 1 лов.

Популяционная плодовитость (ПП) за 1959-1961 и 1989-1999 гг. рассчитана автором для каждого года в отдельности как сумма вкладов в популяционную плодовитость рыб каждой возрастной группы по формуле:

$$C = \sum (N_i \cdot M_i \cdot F_i \cdot f_i),$$

где  $C$  – популяционная плодовитость;

$N_i$  – численность рыб в возрасте  $i$ , полученная методом ВПА (виртуально-популяционный анализ);

$M_i$  – доля зрелых рыб в возрасте  $i$ ;

$F_i$  – средняя индивидуальная плодовитость самок в возрасте  $i$ ;

$f_i$  – доля самок среди рыб в возрасте  $i$ .

В нерестовой популяции северо-восточной арктической пикши учитывались рыбы в возрасте от 3 до 14 лет. Данные о популяционной плодовитости за 1962-1988 гг. взяты из работы М.В. Ковцовой, Н.В. Мухиной, Е.А. Двининой (1989).

За период с 1989 по 1999 г. определена плодовитость только 306 рыб, что, по нашему мнению, мало, поэтому за данный период популяционная плодовитость по каждому году рассчитывалась на основании средней индивидуальной плодовитости (СИП) за эти годы (Приложение, табл.2). Подсчет икринок в ястыке и расчет индивидуальной плодовитости проводились по методике Л.Е.Анохиной (1969). Соотношение самцов и самок для этих лет взяты из первичных материалов лаборатории донных рыб СЕБ ПИНРО. С возрастом численность пикши резко снижается, и самок в популяции становится гораздо больше, чем самцов. Учитывая это, автор на основании соотношения полов рыб в возрасте 3-9 лет получил уравнение степенного вида:

$$Y = 34,365 \cdot e^{0,073 \cdot X},$$

где  $Y$  – доля самок, %;

$X$  – возраст, лет.

Это уравнение использовалось для установления численности самок старше 9 лет по каждому конкретному году. Доля половозрелых рыб за 1989-1999 гг. взята из российских данных, представленных на Рабочей группе ИКЕС по арктическому рыболовству (Anon., 1999).

Расчеты ПП за 1959-1961 гг. базировались на данных о соотношении самцов и самок, взятых из рукописных работ М.А.Сониной (Половой состав неполовозрелой..., отчет ПИНРО, 1971; Соотношение половозрелой и неполовозрелой пикши..., отчет ПИНРО, 1980). Доля зрелых самок рассчитана на основе первичных данных лаборатории донных рыб СЕБ ПИНРО за ноябрь-декабрь прошедшего года и январь-июнь текущего года по южной части Баренцева моря. Данные об индивидуальной средней плодовитости самок по возрастным группам представлены в работе М.А. Сониной (1973). В тех случаях, когда информация по какому-либо году или

какой-то возрастной группе отсутствовала, применяли осредненные данные из известных.

Численность самок, участвующих в нересте в каждом конкретном году за 1959-1993 гг., рассчитана от общего запаса по соотношению самцов и самок за каждый год и доле созревших рыб в каждой возрастной группе, взятых из первичных материалов лаборатории донных рыб СЕБ ПИНРО.

В качестве показателя температурных условий на нерестилищах пикши и путях дрейфа ее икры и личинок были использованы многолетние данные о температуре воды в слое 0-50 м на разрезах 10-С (станции 8-12) в мае и 3 (станции 2-6) в мае и июне (Справочный материал по температуре..., 1987; Таблицы средних значений...1997; Терещенко, 1999). Вертикальные профили распределения температуры и солёности воды в местах интенсивного нереста анализировались в мае по данным разрезов 1-Б (станция с координатами 68°38'с.ш., 12°05'в.д. для Рест и Вестеролен банок) и 2 (станция с координатами 72°00'с.ш., 16°20'в.д. для Копытовской банки) отдельно в холодные и теплые годы. При анализе влияния температуры воды на выживаемость поколения на отдельных этапах раннего онтогенеза использовались данные температуры в слое 0-50 м на разрезах 10-С, 3 (станции 2-6) и "Кольский меридиан" (станции 3-7) в мае, июне и за год (первичные материалы отдела морской и пресноводной среды ПИНРО).

В качестве показателя теплового состояния года использована среднегодовая температура воды в слое 0-200 м на разрезе "Кольский меридиан" (станции 3-7). Оценки года приняты по условной 3-балльной шкале на основе характеристик теплового состояния вод основных течений в слое 0-200 м на стандартных разрезах Баренцева моря (Терещенко, 1999). В разряд теплых лет попали 1959-1961, 1972, 1973, 1975, 1983, 1989-1993; нормальных – 1962, 1964, 1967, 1970-1971, 1974, 1976, 1982, 1984-1986, 1988; холодных – 1963, 1965, 1966, 1968, 1969, 1977-1981, 1987.

Сведения о направлении и силе ветров, а также состоянии поверхности моря (СПМ) на станциях ихтиопланктонных съемок в апреле-июле собирались одновременно со сбором икры и личинок пикши. Показатели данных параметров взяты из гидрологических журналов съемок и проанализированы отдельно по холодным и теплым годам.

При сравнении динамического состояния водных масс разных лет в районах нереста использован справочный материал (Справочный материал по динамике..., 1990).

Анализ всех исходных данных, используемых в работе, проводили с применением пакетов программ Excel 5.0, Statgraf 2.1 и Surfer 6.02, оформление работы – Word 2000. В работе используются названия условных районов Баренцева моря в терминологии, принятой в России.

## Глава 4. Некоторые особенности распределения пикши в период ее воспроизводства

### 4.1. Производители

В Баренцевом море обитает в основном неполовозрелая пикша северо-восточной арктической популяции, которая на нерест уходит в Норвежское море. В Норвежском море находится одна из самых больших репродуктивных зон Северо-Восточной Атлантики, где нерестятся рыбы различных экологических групп, и пикша в том числе. Ее нерестилища распределяются вдоль побережья Скандинавского полуострова от 62 до 75° с.ш. На этой акватории пикша нерестится на отдельных участках, некоторые из них были известны еще в начале века. К.Петерсеном (Petersen, 1903) и Й.Йоргом (Hjort, 1909) были описаны отдельные нерестовые акватории пикши в районах Вестеролен и о-в Сёре. В 30-х годах Т.С. Расс (1931) отмечал икринок пикши в Мотовском заливе и Варангер фиорде. Позднее К. Виборг (Wiborg, 1956, 1957) в ходе исследований на банках Хальтен, Скина и Трен обнаружил в этих районах икру и личинок пикши. В последующем норвежские ученые подтвердили эти данные и обнаружили новые банки (район Мёре-Ромсдален), где наблюдали нерест пикши (Rollefsen, 1960; Vjorke, 1984; Bergstad, 1987).

В конце 50-х годов ПИНРО организовал и в течение 35 лет проводил ежегодные комплексные экспедиции в район Лофотенского мелководья в целях изучения условий нереста, дрейфа икры и личинок, для оценки урожайности поколений основных промысловых видов рыб Баренцева моря (треска, пикша, морские окуни, сельдь, мойва). В результате были открыты нерестилища пикши северо-восточной арктической популяции, расположенные севернее 67° с.ш. (Бараненкова, 1961; Сонина, 1968; Мухина, 1990).

**Районы нереста.** Самые северные нерестилища пикши расположены у побережья Скандинавии от 67° с.ш. на север до 75° с.ш. и на восток до 33° в.д. На этой акватории выделяются участки, где наблюдаются скопления нерестовой пикши. Это банки Рест и Вестеролен, западные и юго-западные участки плато Копытова и прилегающие к нему с юга районы банок Маланг и Фулей, а также Западный склон Медвежинской банки. Здесь в отдельных уловах встречается до 300 экз. нерестовой пикши. В небольшом количестве нерестовая рыба ловится вдоль северо-восточного побережья Норвегии до Мотовского залива.

Пикша ежегодно нерестится в одних и тех же местах репродуктивного ареала, меняется лишь распределение рыбы в этих районах в зависимости от температуры и возрастного состава производителей. В теплые и нормальные годы нерестующая пикша занимает обширную акваторию, равную 254 тыс. км<sup>2</sup>, в холодные годы нерестовый ареал несколько сокращается, и площадь нерестилищ составляет около 187 тыс. км<sup>2</sup>. В теплые годы пикша

нерестует в основном в западных глубоководных районах Рест и Копытовской банок, в холодные – ближе к побережью, на границе Маланг, Копытовской и Фудей банок.

Производители пикши разных возрастных групп используют различные участки нерестилищ. Молодые производители, мигрирующие из Баренцева моря, в первые репродуктивные годы осваивают для нереста нерестилища, расположенные недалеко от районов нагула (Копытовская банка), что особенно заметно в холодные годы. По мере увеличения возраста пикши в значительном количестве нерестится также южнее Копытовской банки.

**Сезон нереста.** Нерестовый сезон у пикши, как у многих тресковых видов рыб, длительный. На нерестилищах с марта по июнь встречаются рыбы с гонадами в стадии зрелости от III до VI-II. Пикша с текучими половыми продуктами (зрелость гонад в V стадии) ловится в основном в апреле. В различные по температурным условиям годы нерест пикши начинается и заканчивается в одни и те же сроки, изменяется только время наступления его пика. Наибольшая численность нерестующей рыбы в теплые годы отмечается в марте-апреле, пик нереста наблюдается в апреле. В холодные годы нерестовый сезон более растянут, в июне до 30 % нерестующей рыбы еще находится на нерестилищах, пик нереста отмечается в мае.

**Температурные условия нереста.** Пикша является бореальным видом, но она теплолюбива и для нереста выбирает районы с температурой 4-10 °С. Нерестовая пикша в районах северных нерестилищ попадает в уловы при температуре воды у дна от 1,4 °С в районе Западного склона Медвежинской банки и до 6,0 °С возле южных островов Лофотенского мелководья. Основные скопления нерестовой рыбы встречаются при температуре воды у дна 4-6 °С в теплые и нормальные годы и 3-5 °С в холодные годы. В местах интенсивного нереста пикши (Рест, Вестеролен и Копытовская банки) как в теплые, так и в холодные годы атлантические воды распределяются от поверхности до дна. Термоклин и халоклин в этих районах выражены слабо. Такие океанографические условия позволяют пикше нереститься в широком диапазоне глубин.

**Глубины.** Близость северных нерестилищ и континентального свала определяет глубины, на которых проходит нерест пикши северо-восточной арктической популяции. Пикша в северном репродуктивном районе выбирает для нереста участки с глубинами от 150 до 650 м, но предпочитает глубины более 300 м и может нереститься как у дна, так и в слоях.

#### 4.2. Икра и личинки

Прямых наблюдений за нерестом пикши нет, так как он проходит обычно на больших глубинах. Однако работы по овогенезу и наблюдения в аквариальных условиях показали, что у пикши порционный меток икры (Raitt, 1931). Меток икры самками и выброс молок самцами у пикши

происходят одновременно в результате тесного вентрального контакта, после чего рыбы расходятся. Акт икрометаний повторяется 7-8 раз через равные промежутки времени. Оплодотворяемость икры высокая, через 15-20 минут после нереста она составляет 91-93 % (Hawkins, Chapman, Symonds, 1967).

На размер икры оказывают влияние условия среды (температура, соленость воды) и биологические показатели производителей (Грауман, 1969). С увеличением длины и массы рыб диаметр икры увеличивается (Тормосова, 1979; Knutsen, Tilseth, 1985;). Температура воды в поверхностном слое на южных участках северных нерестилищ (Рест банка) в период нереста составляла 6,2 °С, на северных (граница Копытовской банки и Западного склона Медвежинской банки) – 5 °С. Соответствующим образом менялся и диаметр икринок пикши: на Рест банке средний диаметр икринок был равен 1,54 мм, в районе Копытова – 1,47 мм. В то же время в районе Копытовской банки держатся более молодые производители, икра которых мельче, чем у старших особей, поэтому определить первопричину различия в диаметре икринок в такой ситуации не представляется возможным.

**Сроки вылова и распределение.** Порционность и длительность нереста пикши в значительной степени определяют продолжительность пелагического периода жизни поколения. Нерестовые самки в районах северных нерестилищ держатся с марта по июнь. Икра и личинки пикши ловятся с апреля по июль. Максимальное количество икры регистрируется в апреле и мае, личинок – в мае-июне.

Пикша для нереста выбирает участки с активной циркуляцией водных масс. По мере дрейфа водных масс происходит постепенное распространение икры и личинок от мест их вымета и выклева. Акватория, занятая икрой, соответствует распределению нерестовой рыбы, но несколько шире и также различна по годам. В теплые годы восточная граница распространения икринок проходит по 26° в.д., в холодные – по 23° в.д. Западные и северные границы распространения икринок пикши не определены из-за отсутствия наблюдений. В теплые годы большие концентрации икринок пикши наблюдались в местах ее интенсивного нереста на мористых участках районов Рест-Вестеролен (в среднем до 1800 экз. на лов) и западных участках района Копытова, в холодные – несколько восточнее, на банке Маланген (до 301 экз. на лов) и центральных участках банки Копытова.

Концентрации личинок в виде "пятен" регистрируются как в местах интенсивного нереста, так и за их пределами. Протяженность дрейфовых миграций личинок от мест нереста и районы их заноса зависят от скорости поверхностных течений, которая в теплые и холодные годы различна, а также от величины материкового стока с северной части Норвегии (Мухин, Двинина, 1978). В холодные годы скорости поверхностных потоков в различных ветвях Норвежского и Нордкапского течений значительно ниже, чем в теплые. В холодные годы слабее развит и гребень повышенного уровня моря, зависящий от величины материкового стока (Кисляков, 1964;

Справочный материал по динамике вод..., 1990). Как в теплые, так и в холодные годы уже к июлю личинки пикши пересекают разрез "Кольский меридиан". В холодные годы в результате низкой интенсивности поверхностных течений основной перенос личинок проходит в водах Норвежского течения по направлению к северным районам (Медвежинская банка, Западный Шпицберген). В теплые годы личинки попадают главным образом в воды Нордкапского течения и дрейфуют в южную часть Баренцева моря (Ковцова, Мухина, Двинина, 1989; Maturation, spawning and egg drift..., 1997).

**Глубины и горизонты распределения.** Икринки пикши, как у большинства тресковых видов, имеют нейтральную плавучесть при солёности воды  $31,0 \pm 1,5$  (Океанографические условия Баренцева моря..., 1999). Поскольку пикша нерестится в атлантических водах, солёность которых составляет не ниже 34,0, икринки после набухания всплывают в поверхностные слои воды. Однако диапазон глубин, на которых может быть обнаружена икра пикши, значителен. В 1978 г. при выполнении суточной станции в районе Маланг банки икринки пикши ловились от поверхности до глубины 270 м, но большая часть икры находилась в 10-метровом поверхностном слое.

Пикша северо-восточной арктической популяции выбирает для нереста глубоководные участки моря, поэтому ее пелагическую икру и личинок можно встретить над большими глубинами. Икра и личинки пикши в значительном количестве распределяются над глубинами от 300 до 600 м независимо от температурных условий года. В теплые годы повышенные скорости течений в поверхностных слоях моря способствуют быстрому разнесу икры и личинок из районов нереста (Киселев, 1964; Ковцова, Мухина, Двинина, 1989; Аверкиев, Чанцев, 1995). В такие годы до 63 % икры и личинок встречается в уловах над глубинами более 500 м. В холодные годы, при пониженной динамике водных масс, до 40 % икры и личинок ловятся над глубинами 300-400 м.

**Температурные условия.** В апреле-июле на акватории северных нерестилищ икра пикши встречалась при температуре от  $-1$  до  $+7$  °С, личинки – от 2 до 9 °С. При крайних значениях температуры икра и личинки попадают в уловы довольно редко. Икра пикши распределяется главным образом в водах с температурой 5-6 °С, личинки – 4-7 °С. При такой температуре воды период инкубации икры пикши составляет 15-17 дней (Apshtein, 1909). Влияние температуры воды на скорость эмбрионального развития можно наблюдать при сравнении численности икринок разных стадий развития в определенных районах нереста в различные по температурным условиям годы. В районе Копытова, где интенсивный нерест пикши наблюдается ежегодно, в теплые годы температура в слое 0-50 м колеблется в пределах от 6,2 до 6,5 °С, в холодные годы – от 4,5 до 5,0 °С. В теплые годы период эмбрионального развития сокращается, и в уловах отмечается большее, чем в холодные годы, количество икры на поздних

стадиях развития. В теплые годы общая численность икринок в 2,5 раза больше, чем в холодные.

**Ветровое волнение и состояние поверхности моря.** Состояние поверхности моря (СПМ) и ветровое волнение оказывают прямое механическое воздействие на икру и личинок рыб (Влияние океанологических и антропогенных..., 1991).

В районе наших исследований весной повторяемость направлений ветра еще в значительной степени носит зимний характер – высокой остается повторяемость северо-восточных и восточных ветров. Икринки пикши в уловах встречаются при силе ветра от 1 до 13 баллов и волнении поверхности моря от 0 до 5 баллов. Резкое снижение количества икры в уловах наблюдается при силе ветра более 6 и СПМ 3 балла как в теплые, так и в холодные годы. Усиление ветра и интенсивное перемешивание поверхностных водных масс способствуют рассеиванию и непосредственной гибели икры, что подтверждается снижением ее численности в уловах.

## Глава 5. Оценки индексов численности пополнения и периодичность их колебаний

Численность пикши северо-восточной арктической популяции, как у многих бореальных видов, подвержена значительным изменениям.

Межгодовые изменения показателей индексов численности поколения от икры до возраста вступления в промысловое стадо довольно хорошо согласованы между собой. Коэффициенты корреляции между разными эмпирическими показателями численности на ранних стадиях развития в большинстве своем статистически значимы (табл.2). При имеющейся длине выборок, минимальная из которых равна 27 членам, коэффициент корреляции можно считать значимым с вероятностью 95 % ( $P=0,05$ ), если он превышает 0,37 (Ивантер, 1979). Наиболее тесные связи в оценках индексов численности поколения наблюдаются между сеголетками и старшими возрастными группами (1+ и 2+) рыб в период донного образа жизни, когда, вероятно, завершается формирование численности поколения.

Таблица 2  
Коэффициенты корреляции между оценками индексов численности пикши на разных этапах онтогенеза

Этап онтогенеза	Икра (n=33)	Личинки (n=33)	0-группа (n=27)	0+ (n=41)	1+ (n=41)	2+ (n=41)
Личинки	0,56					
Пелагическая молодь (0-группа)	0,23	0,33				
0+	0,30	0,60	0,58			
1+	0,29	0,57	0,54	0,80		
2+	0,16	0,44	0,47	0,51	0,81	
2+ВПА	0,18	0,55	0,41	0,41	0,74	0,80

Примечание. Выделены достоверные связи с вероятностью 0,95.

Величины связей показывают, что оценка индекса численности, данная поколению на стадиях икры и личинки, сохраняется у него, как правило, до возраста трех лет (рис.2).

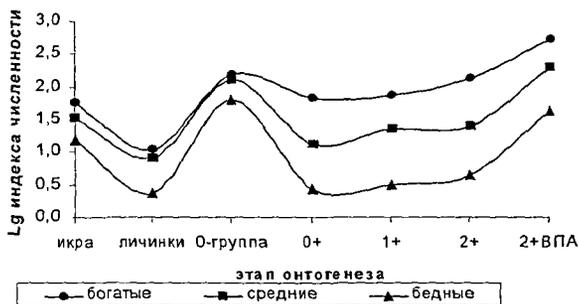


Рис.2. Средние логарифмированные индексы численности различных по урожайности поколений пикши на ранних этапах жизни

Изменчивость индексов численности пикши на различных этапах развития имеет определенную цикличность, которая свойственна многим природным явлениям (Ижевский, 1964; Елизаров, Борисов, 1989; Saetersdal, Loeng, 1984).

Колебания численности северо-восточной арктической пикши на разных этапах онтогенеза происходят с определенной цикличностью. На фоне долгопериодной изменчивости в 18-20 и 10-11 лет отчетливо просматриваются 5-7-летние вариации для всех анализируемых периодов онтогенеза. Появление богатых поколений повторяется через 7-11 лет. За период с 1959 по 1993 г. родилось пять богатых поколений, к 3-летнему возрасту три поколения остались в разряде богатых, два перешли в разряд средних. Ни одно поколение, оцененное на стадии икры и личинки как богатое, к возрасту вступления в нерестовое стадо не перешло в разряд бедных.

## Глава 6. Влияние производителей на величину потомства

Однозначного ответа на вопрос о влиянии родительского стада на численность и выживаемость потомства в ихтиологической науке не существует. Исследования М.А.Сониной (1973) показали, что численность поколений пикши северо-восточной арктической популяции в 1968-1971 гг. не зависела от численности нерестового стада. У популяции пикши банки Джоржес существовала прямая связь между численностью родительского стада и потомства (Herrington, 1948).

Для популяции северо-восточной арктической пикши характерна многовозрастная структура нерестового стада и растянутый период начала полового созревания. Отдельные особи впервые участвуют в нересте с 3-

летнего возраста. Пределом репродуктивного возраста для пикши считается 20 лет. Основная масса рыб созревает к 4-6 годам при длине 46-60 см (Сонина, 1990). Сравнив такие характеристики нерестового стада, как численность, биомасса и популяционная плодовитость, с оценками индексов численности поколений от икры до возраста 3 лет, мы обнаружили прямое влияние производителей на численность поколений только на ранних стадиях развития. Связь показателей родительского стада с потомством сохраняется в течение периода формирования его численности, но со временем ослабевает и становится статистически недостоверной (табл.3).

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между показателями нерестового стада и оценками индексов численности пикши на ранних этапах развития

Индексы численности на разных этапах	Численность нерестового стада	Биомасса нерестового стада	Популяционная плодовитость
Икра	0,48	0,52	0,56
Личинки	0,30	0,53	0,46
0-группа	0,03	-0,21	0,11
0+	0,14	0,23	0,29
1+	0,20	0,26	0,38
2+	0,04	0,11	0,25
2+ВПА	0,16	0,20	0,30

Примечание. Выделены достоверные связи с вероятностью 0,95; для всех показателей длина ряда n=33, для 0-группы n=27.

Вклад различных возрастных групп рыб нерестового стада в последующую численность поколений различен (табл. 4).

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между характеристиками нерестового стада и индексами численности поколений пикши на стадиях икры и личинки

Стадия развития	Численность нерестового стада по возрастным группам			Биомасса нерестового стада по возрастным группам			Плодовитость нерестового стада по возрастным группам		
	3-4	5-9	10-14	3-4	5-9	10-14	3-4	5-9	10-14
Икра	-0,19	0,70	0,38	-0,13	0,62	0,39	-0,15	0,68	0,31
личинки	-0,15	0,34	-0,17	-0,07	0,44	0,14	0,15	0,36	0,10

Примечание. Выделены значимые величины с достоверностью 0,95.

По нашему мнению, наличие тесной связи между производителями среднего возрастного класса определяется структурой самого стада. Анализ возрастного состава нерестового стада показал, что по численности в нем доминируют рыбы в возрасте 5-9 лет, которые вносят также и самый весомый вклад в биомассу и плодовитость стада, поэтому эта возрастная группа производителей пикши определяет основную стартовую численность потомства. Несмотря на значительную численность в нерестовом стаде рыб в

возрасте 3-4 лет, невысокие показатели как индивидуальной, так и абсолютной плодовитости этой группы производителей, существенно не влияют на численность потомства. Особи старше 10 лет за счет низкой численности не вносят значительного вклада в процесс воспроизводства, несмотря на самую высокую индивидуальную плодовитость, хотя связь с численностью потомства на ранних стадиях развития у данной группы производителей умеренная.

Несмотря на существование прямой зависимости величины численности потомства от производителей, прогнозировать численность пополнения по одним лишь признакам нерестового стада очень сложно, так как сказывается сильное влияние условий среды.

При сравнении самых богатых (1969, 1983, 1990 гг.) и самых бедных (1978, 1979, 1980 гг.) поколений по характеристикам родительского стада наблюдаются значительные различия, которые свидетельствуют, что не всегда высокие потенциальные возможности производителей обуславливают высокую численность потомства. Производители бедного поколения 1978 г. имели более высокие показатели биомассы (101,3 тыс.т), численности (47,5 млн.экз.) и популяционной плодовитости ( $24,8 \times 10^{12}$  икринок), чем производители богатого поколения 1983 г. (соответственно 57,6 тыс.т, 27,1 млн.экз. и  $13,4 \times 10^{12}$  икринок). Кроме того, у производителей, от которых получились самые бедные поколения, показатели численности, биомассы и плодовитости у рыб старших возрастов (10-14 лет) значительно выше, чем у производителей той же возрастной группы богатых поколений. Эта тенденция выявляется и при сравнении средних показателей нерестового стада по всем бедным и богатым поколениям (табл.5).

Таблица 5

Сравнительные характеристики нерестового стада популяции северо-восточной арктической пикши богатых и бедных поколений

Характеристика	Богатое поколение	Бедное поколение
Σ плодовитость рыб 3-9 лет	25,0	18,1
Σ плодовитость рыб 10-14 лет, экз. $\times 10^{12}$	0,9	3,7
Σ биомасса рыб 3-9 лет	98,4	88,9
Σ биомасса рыб 10-14 лет, тыс. т	4,1	15,1
Σ численность рыб 3-9 лет	61,5	60,1
Σ численность рыб 10-14 лет, млн. экз.	0,8	3,3
Численность пойманной икры, экз.	13043	4566
Численность личинок, экз.	109	38
Численность рыб в возрасте 2+ (ВПА), млн.экз.	755,5	47

При одинаковых значениях популяционной плодовитости численность поколения в возрасте трех лет может быть различной. Производители богатого поколения 1983 г., среднего 1963 г. и бедного 1987 г. имели близкую по значениям популяционную плодовитость, равную 13,4, 12,1 и  $12,6 \text{ экз.} \times 10^{12}$  соответственно. Различные условия среды обитания в первые

годы жизни этих поколений стали основной причиной различий в их численности. Так, богатое поколение 1983 г. появилось и первые годы жизни провело в благоприятных условиях. Рождение и весь ранний период жизни среднего по численности поколения 1963 г. пришлось на череду холодных лет, а бедного поколения 1987 г. – на смену от холодных к теплым годам. Эти примеры показывают, что исходные данные производителей лишь закладывают потенциальные возможности будущего поколения, а реализуются они под влиянием факторов внешней среды.

## Глава 7. Условия воспроизводства и урожайность поколений

Выживаемость поколения пикши от стадии икры до возраста 3 года складывается из выживаемости на этапах икры, личинки, пелагических мальков, донных сеголеток и более старшей молоди. У северо-восточной арктической популяции самые высокие межгодовые амплитуды колебаний выживаемости отмечаются на стадии перехода от личинки до малька и в возрасте от 2 до 3 лет.

Многолетними исследованиями определены основные факторы, лимитирующие численность поколений в период его формирования: океанографические условия, обеспеченность личинок пищей, влияние хищников (Дементьева, Земская, 1985; Hunter, 1976). Выделяют еще комплекс наследственных данных и антропогенное воздействие. В своем исследовании основное внимание мы уделили выживаемости поколения на стадии икры и личинки, хотя приводим и общие аспекты выживания поколения в период формирования его численности.

### 7.1. Температурные условия

Температурный фактор, влияя на многие процессы в жизни гидробионтов, выступает, как правило, опосредовано.

Массовый нерест пикши северо-восточной арктической популяции проходит при 3-6 °С и не зависит от температурных условий года. В теплые годы усиленная адвекция тепла приводит к более широкому распределению теплых атлантических вод, поэтому в эти годы величина нерестовых площадей больше, чем в холодные. Развитие икры проходит в слое 0-50 м, где температура воды в теплые годы колеблется от 6,2 до 7,0 °С, в холодные – от 4,5 до 5,2 °С. Температура воды влияет на скорость эмбрионального развития. В теплые годы период эмбрионального развития сокращается, и в уловах отмечается большая, чем в холодные годы, численность икры на поздних стадиях развития.

Длина только что выклюнувшихся личинок пикши северо-восточной арктической популяции составляет 2,5-3,0 мм независимо от температурных условий года. В результате порционного и растянутого нереста мелкие личинки пикши встречаются в уловах сетью ИКС-80 с апреля по июль. В апреле-мае средняя длина личинок колеблется незначительно – от 4,1 до

5,0 мм. В летние месяцы амплитуда колебания длины личинок значительна – от 8 до 41 мм. В зависимости от температурных условий года личинки достигают различной длины. В холодные годы летом длина личинок не превышает 35 мм, средняя составляет 15,5 мм, в теплые – достигает 41 мм и 18,1 мм соответственно.

Прирост длины личинок от весны к лету в теплые и нормальные годы составляет 13-14 мм, в холодные – 11 мм.

Температура воды оказывает влияние на выживаемость поколения на каждом этапе его развития, от чего в итоге и зависит его численность. Показатели средних значений индексов численности поколений на стадии икры, личинки и трехгодовика в теплые годы значительно выше, чем в холодные. Сравнение коэффициентов выживания поколений поэтапно от икринок на I стадии развития до возраста трех лет с температурой воды на нерестилищах и путях дрейфа показало наличие связи между выживаемостью и температурой. Чем выше была температура воды в период нереста, тем больше выживаемость и численность поколения к возрасту вступления в нерестовое стадо. Температура воды более чем на 30% определяет выживаемость поколения (рис.3).



Рис.3. Связь численности трехгодовиков северо-восточной арктической пикши с температурой воды на нерестилищах в год их рождения

Температура воды – фактор изменчивый, и эта изменчивость впервые была использована Г.К.Ижевским (1961) при прогнозировании пополнения стада трески. Используя кривую с 6-8-летним циклом колебания температуры воды на разрезе “Кольский меридиан” (Океанографические условия Баренцева моря..., 1999), мы сравнили ее с колебаниями индексов численности поколений 1959-1993 гг. на стадии икры, личинок и рыб в возрасте 2+ВПА. Оказалось, что у пикши, также как и у трески, богатые по численности поколения формируются на фоне повышения температуры воды, только у трески – от небольших отрицательных значений к положительным, а у пикши – от нормальных значений к положительным (рис.4).

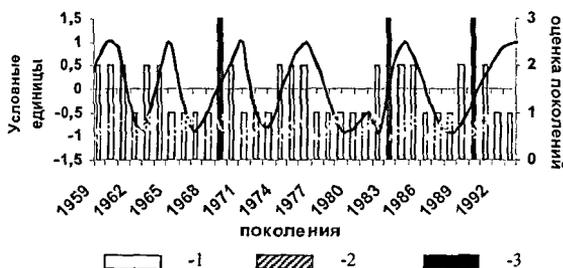


Рис.4. Цикличность появления поколений пикши различной урожайности:  
1 – бедные поколения; 2 – средние поколения; 3 – богатые поколения

В исследуемый нами период появление бедных поколений пикши при росте положительных аномалий температур не наблюдалось. Изначально бедные поколения или ставшие таковыми в процессе формирования численности, появлялись, как правило, в период похолодания. Однако были и исключения: ранний период онтогенеза бедных поколений 1971-1973 гг. пришелся на период потепления. Подобные исключения показывают, что прогнозирование численности поколений с различной урожайностью возможно лишь с определенной степенью точности.

У пикши по сравнению с треской несколько в других пропорциях по отношению к температурным условиям года возникают поколения с различной урожайностью. Богатые годовые классы пикши появляются еще реже, чем у трески, в 8 % случаев за 35 лет наблюдений, однако общий процент бедных поколений у пикши меньше (56 %), а средних почти в 2 раза больше (36 %), чем у трески (табл.6).

Таблица 6  
Соотношение появления поколений северо-восточной арктической пикши различной урожайности в холодные и теплые периоды лет, %

Период лет	Поколение по урожайности		
	Бедные	Средние	Богатые
Холодный	39 (45)	5 (3)	3 (5)
Теплый	17 (18)	31 (20)	5 (9)
1959-1993 гг.	56 (63)	36 (23)	8 (14)

Примечание. В скобках аналогичные показатели трески за период с 1959 по 1993 г.

Выявленная тенденция показывает, что пикша северо-восточной арктической популяции более стенотермный вид, чем аркто-норвежская треска. Температура воды является фоновым фактором, который оказывает влияние на жизнедеятельность всей биоты в целом и определяет, в частности, состояние кормовой базы рыб. Фактор питания – другой

важнейший элемент в жизнедеятельности организма, который влияет на численность поколений рыб.

## 7.2. Кормовая база

Успешный откорм личинок пикши связан с численностью в планктоне яиц, науплиев и I-II копеподитов *Calanus finmarchicus*. В рационе личинок пикши доля калянуса составляет не менее 60 %. По мере увеличения длины (более 19 мм), личинки поедают *Themisto juv.*, *Euphausiacea juv.* и *Oikopleura juv.* Успешный откорм личинок пикши возможен как в теплые, так и в холодные годы (Сысоева, 1976).

*C. finmarchicus* весной в слое 0-50 м составляет основу биомассы планктона (Дегтерева, 1979). Нами были проанализированы колебания численности этого рачка (науплии и копеподитные стадии I-II) и общей биомассы планктона в весенний и летний периоды с численностью личинок, трехгодовиков пикши и коэффициентами их выживания. Обнаружить количественные связи нам не удалось. Также не удалось найти зависимости между индексами потребления, индексами наполнения желудка с одной стороны и темпом роста личинок и их выживаемостью, с другой. Высокие коэффициенты выживания личинок и, как следствие, высокая численность трехгодовиков пикши могут наблюдаться в годы как с высокой, так и с низкой численностью науплий, копеподитных стадий калянуса и биомассой планктона в целом. Намечается лишь слабая тенденция к обратной зависимости между индексом наполнения желудка и средней длиной личинок ( $r=-0,30$ ), индексом наполнения желудка и выживанием личинок ( $r=-0,33$ ), биомассой планктона в июне-июле и выживаемостью мальков ( $r=-0,38$ ), но данные величины статистически недостоверны.

Анализ материалов, которыми мы располагали, позволяет лишь констатировать, что темп роста, численность и выживаемость пикши в раннем онтогенезе проявляют слабую тенденцию зависимости от имеющихся у нас оценок кормовой базы. Большие приросты длины личинок, высокие коэффициенты их выживания и, как следствие, высокая численность трехгодовиков пикши могут наблюдаться в годы как с высокой, так и с низкой численностью основных объектов питания и биомассой планктона в целом. Связано это, по-видимому, с методическими неточностями оценок численности и биомассы кормовых объектов.

## 7.3. Хищники

Известно, что многие медузы, ктенофоры, хетогнаты, копеподы питаются икрой и личинками рыб (Fraser, 1969; Möller, 1980; Каваи, Исибаси 1981). Нами впервые был обобщен материал по численности гребневика (*Beroe cucumis*), сцифомедуз (объединенные данные по двум видам *Aurelia aurita* и *Cyanea capillata*) и щетинкочелюстных (*Sagitta elegans*) на акватории северных нерестилищ северо-восточной арктической пикши в период ее

массового нереста. Материал собирался одновременно с икрой и личинками основных промысловых рыб.

Представленные виды планктона широко распространены в водах Баренцева моря (Гаевская, 1948; Dahl, 2000). Численность хищников колеблется с периодичностью: у гребневика – 2-3 года, сагитт – 3, 7 и 14 лет, сцифомедуз – 3-4 и 7 лет. Влияние сагитт на выживаемость поколений в ранний период их жизни выявить не удалось. Количественные связи между двумя другими видами хищников и индексами численности поколений невелики, но достоверны. Значение гребневика и сцифомедуз на разных этапах онтогенеза пикши проявляется неоднозначно. На стадии личинки связь с медузами обратная и умеренная ( $r=-0,46$ ), к возрасту трех лет – практически отсутствует. Влияние гребневика наоборот более заметно у трехлеток ( $r=-0,37$ ).

Большое значение при взаимодействии хищник-жертва имеет совпадение их ареалов. В холодные годы вероятность встречи личинок пикши и сцифомедуз наибольшая, поскольку районы массового скопления личинок и хищников совпадают: основное количество личинок регистрируется на Западном склоне Медвежинской банке, где сосредоточено значительное количество и сцифомедуз (43 %). В теплые и нормальные годы сцифомедузы встречаются преимущественно на Рест и Вестеролен банках (53 %), а также на южных участках Западного склона Медвежинской банки (40 %). Основное количество личинок в теплые годы отмечается на восточных участках Копытовской банки, где численность сцифомедуз не превышает 5 %.

## **Глава 8. Использование индексов численности икры и личинок пикши северо-восточной арктической популяции для расчета ее поколений в возрасте трех лет**

Относительные показатели численности икры и личинок в совокупности с отдельными факторами среды могут быть использованы для расчета пополнения с заблаговременностью в три года (Мухина, Ярагина 1988; Мухина, Двинина, 1989; Ковцова, Мухина, Двинина, 1989).

Между индексами численности поколений пикши от икры до возраста вступления в промысловое стадо существует определенная сопряженность, которую можно использовать при определении тенденции изменчивости численности пополнения с большой заблаговременностью. Так, от степени выживаемости личинок северо-восточной пикши в значительной степени зависит численность ее трехгодовиков (рис.5).

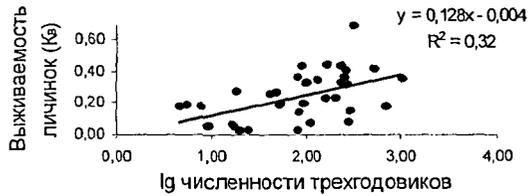


Рис.5. Связь между индексом численности трехгодовиков пикши северо-восточной арктической популяции и выживаемостью ее личинок

Выживаемость поколения пикши в значительной степени зависит от температуры воды на нерестилищах в год его рождения, и эту зависимость можно наблюдать до возраста вступления пикши в нерестовое стадо. Из большого ряда проанализированных предикторов в их различных комбинациях мы выбрали те, которые не связаны между собой или эти связи недостоверны: температура воды на нерестилищах, выживаемость личинок и численность гребневиков. Применяв метод множественной регрессии между выбранными независимыми предикторами, мы получили уравнение связи, позволяющее рассчитать численность трехгодовиков с заблаговременностью в три года:

$$Y = -2,871 + 0,799 \cdot X^1 + 0,202 \cdot X^2 + 1,018 \cdot X^3$$

$$(R^2 = 0,82, \text{ при } n=19, p=0,05),$$

где  $Y$  – десятичный логарифм абсолютной численности 3-леток, рассчитанной методом ВПА;  
 $X^1$  – температура воды на разрезе 10-С в слое 0-50 м в мае, °С;  
 $X^2$  – показатель выживаемости личинок (Кв);  
 $X^3$  – численность гребневика, экз. на лов;

Наши оценки оказались довольно близкими к величинам, полученным Рабочей группой ИКЕС (рис.6).



Рис.6. Сопряженность между двумя способами расчета индексов численности поколений пикши северо-восточной арктической популяции

Выявленные закономерности могут быть использованы для прогнозирования численности пополнения с заблаговременностью в три года.

## Выводы

1. Самые крупные северные нерестилища популяции северо-восточной арктической пикши находятся на акватории от 67°с.ш. на север до 75°с.ш. и на восток до 33°в.д. Значительные скопления нерестующей пикши наблюдаются здесь в апреле-мае на Рест, Вестеролен, Копытовской и Медвежинской банках. Пикша для нереста выбирает мористые участки с глубинами от 150 до 650 м, расположенные в зоне течений. Предпочтительные глубины нереста больше 300 м, но пикша может нереститься как в слоях (240-260 м), так и у дна.

Производители младших возрастных групп в первые репродуктивные годы нерестятся в районах, расположенных недалеко от районов нагула (Копытовская банка).

Распределение ее пелагических икринок соответствует распределению нерестовой рыбы. Скопления личинок в виде "пятен" регистрируются как в местах интенсивного нереста, так и за их пределами. Протяженность дрейфа личинок от мест нереста и районы их заноса зависят от скорости поверхностных течений. В холодные годы в результате низкой интенсивности поверхностных течений основной перенос личинок проходит в водах Норвежского течения и направлен в северные районы моря (Медвежинская банка), в теплые годы – личинки попадают главным образом в воды Нордкапского течения и дрейфуют в южную часть Баренцева моря.

2. Оценка индекса численности, данная поколению на стадии икры и личинки, сохраняется, как правило, до возраста трех лет. Изменчивость индексов численности пикши на различных этапах первых лет жизни имеет определенную цикличность. На фоне долгопериодной изменчивости в 18-20 и 10-11 лет отчетливо просматривается 5-7-летние вариации.

3. У пикши северо-восточного арктического стада существует связь между производителями и последующей численностью потомства. Наиболее тесные связи между индексами численности, биомассы, популяционной плодовитости производителей и поколением наблюдаются на стадии икры и личинки.

Основной вклад в численность нового поколения вносят рыбы в возрасте 5-9 лет, меньший – рыбы в возрасте 10-14 лет. Производители в возрасте 3-4 лет не оказывают влияния на численность поколения. Чем старше возраст производителей, тем больше вероятность рождения бедных поколений.

4. Выживаемость пикши в период формирования численности поколений различна на каждом этапе развития. Невысокие амплитуды ее межгодовой изменчивости отмечаются на эмбриональных стадиях,

наибольшие – при переходе от стадии личинки к стадии малька и в возрасте от 2 до 3 лет.

5. От температуры воды зависят величины нерестовых площадей, начало массового нереста, скорость эмбрионального развития, темп роста личинок, выживаемость икры и личинок и, как следствие, численность ее трехгодовиков. В теплые годы нерестовые площади составляют 254 тыс.км<sup>2</sup>, в холодные – 187 тыс.км<sup>2</sup>. Пик нереста в теплые годы приходится на апрель, в холодные – на май. Чем выше температура воды на нерестилищах в год рождения поколений, тем короче период эмбрионального развития икринок, больше приросты длины ее личинок от весны к лету, выше выживаемость и численность поколения к возрасту вступления в нерестовое стадо.

Богатые по численности поколения пикши формируются на фоне повышения температуры воды от нормальных значений к положительным. В исследуемый период (1959-1993 гг.) появления бедных поколений при росте положительных аномалий температур не наблюдалось. Изначально бедные поколения или ставшие таковыми в процессе формирования численности, появлялись, как правило, в период похолодания.

6. Прямых зависимостей выживаемости личинок пикши от кормовых объектов не обнаружено. Темп роста, индекс численность и выживаемость пикши в раннем онтогенезе проявляют лишь слабую тенденцию зависимости от кормовой базы. Большие приросты длины личинок, высокие коэффициенты их выживания и, как следствие, высокие индексы численности трехгодовиков пикши могут наблюдаться в годы как с высокой, так и с низкой численностью основных объектов питания и биомассой планктона в целом.

7. На выживаемость молоди пикши заметное влияние оказывают хищники, в частности, сцифомедузы и гребневика. Значение гребневика и сцифомедузы на разных этапах онтогенеза пикши проявляется неоднозначно. На стадии личинки связь с медузами обратная и умеренная, к возрасту трех лет – практически отсутствует. Влияние гребневика наоборот – более заметно к старшему возрасту

Большое значение имеет совпадение ареалов хищников и личинок. В холодные годы районы массового скопления личинок и сцифомедуз совпадают, что повышает вероятность гибели личинок от этого хищника.

8. Применив метод множественной регрессии между температурой воды на нерестилищах, численностью гребневика, показателем выживаемости личинок, мы получили уравнение, по которому рассчитали численность трехгодовиков с заблаговременностью в три года. Наши оценки оказались близки к оценкам, полученным на Рабочих группах ИКЕС для периода с 1975 по 1993 г. ( $R^2=0,82$ ).

### Список работ по теме диссертации

Mukhina N.V. Distribution and abundance of early stages of cod, haddock, and deepwater redfish in April-June 1980//Annales Biol. – 1983 (1980).-Vol.37.-P.256-259.

Mukhina N.V. Distribution and abundance of early stages of cod and haddock during April-July 1981//Annales Biol. - 1984 (1981).-Vol.38.-P.240-242.

Mukhina N.V., Dvinina E.A. Results of the ichthyoplankton survey in the Norwegian and Barents Seas in 1983//Annales Biol. - 1986.-Vol.40.- P.69-71.

Берестовский Е.Г., Мухина Н.В. Пикша//Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море.-Апатиты, 1986.-С.32-34.

Мухина Н.В., Двинина Е.А., Дегтерева А.А. К вопросу о влиянии гидрологических факторов на распределение зоопланктона и личинок промысловых рыб//Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря/Тез. докл. Всесоюз. конф. – Мурманск, 1986.-С.198-199.

Мухин А.И., Мухина Н.В., Двинина Е.А. Океанологические условия и воспроизводство аркто-норвежской трески Баренцева моря//Влияние океанологических условий на распределение и динамику популяции промысловых рыб Баренцева моря: Сб. докл. 3-го сов.-норв. симп./ПИНРО Мурманск, 1987.-С.189-214.

Мухина Н.В., Норвилло Г.В., Антонов О.С. Некоторые результаты летних ихтиопланктонных исследований в Баренцевом и Норвежском морях за период 1980-1984 г.//Экология и биопродуктивность Баренцева моря: Тез. докл. - Мурманск, 1988.-С.136-138.

Мухина Н.В., Ярагина Н.А. Некоторые аспекты динамики пополнения лфотено-баренцевоморской трески в связи с величиной родительского стада//Биология рыб в морях Европейского Севера: Сб. науч. тр. – Мурманск: ПИНРО, 1988. - С.15-25.

Mukhina N.V., Kovtsova M.V. Significance of early ontogenesis in formation of abundance of Arcto-Norwegian haddock year-classes//Rapp. P-v. Reun.Cons.int. Explor. Mer. 191.-1989.-P.319-323.

Ковцова М.В., Мухина Н.В. Прогнозирование численности поколения аркто-норвежской пикши//4-я Всесоюз. науч. конф. по проблемам промыслового прогнозирования: Тез. докл. - Мурманск, 1989. - С.99-101.

Ковцова М.В., Мухина Н.В., Двинина Е.А. Воздействие океанологических и биологических факторов на выживаемость аркто-норвежской пикши в период раннего онтогенеза//Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна: Сб. науч. тр./ПИНРО.-Мурманск, 1989. - С.126-138.

Мухина Н.В., Двинина Е.А. Влияние гидрологических условий на формирование численности поколений трески//Вопросы промысловой океанологии Северного бассейна: Сб. науч. тр./ПИНРО.- Мурманск, 1989.- С.118-125.

Мухина Н.В. Результаты ихтиопланктонных съемок, выполненных в Норвежском и Баренцевом морях в 1959-1990 гг.//Экологические проблемы

Баренцева моря: Сб. науч. тр./ПИНРО. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992.- С.62-102.

Mukhina N.V. Trends of variations in abundance of the main commercial fish of the Barents Sea in early ontogeny//ICES CM 1993/L:72. - 15 pp.

Tretyak V.L., Mukhina N.V. and Gotovtsev S.M. Substantiation of measures for conservation of young fish in the Barents Sea during trawl fishery//Proceedings of the sixth IMR-PINRO Symposium. - IMR, Bergen, Norway, 1995. - P.273-285.

Мухина Н.В. Особенности нерестового периода промысловых рыб, обитающих в Баренцевом море//Живые ресурсы пелагиали и бентали Баренцева моря....- Мурманск, 1997.-С.22-28.

Mukhina N.V., Smirnov O.V. Brief report on the efficiency of Russian and Norwegian gear used for assessment of ichthyoplankton//Gear selection and sampling gears: Proceedings of the seventh IMR-PINRO Symposium. - Murmansk: PINRO Press, 1997. - P.169-172.

Maturation spawning and egg drift of Arcto-Norwegian haddock (*Melanogrammus aeglefinus*)Solem P., Mukhina N.V., Knutsen T. et al.// Ichthyoplankton Ecology: Annual Symp.-Galway, 1997.- 42 pp.

---

Лицензия № 020487 от 07 апреля 1997 г.

Подписано в печать 18.10.00 г.

Формат 60x84/16.

Уч.-изд.л. 2,6. Усл.печ.л. 1,6.

Тираж 100 экз.

Заказ 24.

---

183763, Мурманск, ул.Книповича, 6, ПИНРО.