

УДК 597.553.1:597-116:597-152,6

**НЕРЕСТОВЫЙ ЗАПАС, ПОПОЛНЕНИЕ И УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ
ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ НОРВЕЖСКОЙ ВЕСЕННЕ-НЕРЕСТУЮЩЕЙ
СЕЛЬДИ В 1907-1999 гг.**

© 2008 г. М.В. Бондаренко, Б.Н. Котенев, А.Д. Морозов, В.П. Серебряков

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии, Москва 107140*

Поступила в редакцию 09.07.2008 г.

Предосторожный подход обязывает считать, что зависимость пополнения от родительского стада существует даже в случае не очень надежных данных, это подтверждающих, если при этом нет четкого научного доказательства отсутствия этой зависимости. Для анализа зависимости пополнения от нерестового запаса и теоретического ретроспективного прогнозирования численности пополнения при помощи модели Бивертон-Холта были использованы данные по биомассе нерестового запаса, популяционной плодовитости, численности молоди в возрасте 3 года для сельди за период 1907-2002 гг. У весенне-нерестующей норвежской сельди лишь несколько урожайных поколений определяют численность и биомассу запаса в течение многих лет. Сопоставление величин пополнения весенне-нерестующей норвежской сельди, полученных расчетным путем по модели Бивертон-Холта, с наблюдаемыми величинами в многолетнем ряду наблюдений показало слишком большие различия между ними, что не дает основания считать эту модель адекватным описанием зависимости пополнения от запаса у этой популяции в период 1907-1999 гг. Зависимость пополнения от величины нерестового запаса, другими словами, от плотности запаса, оцененная при помощи однофакторного дисперсионного анализа, оказалась очень низкой. Смертность-выживание в раннем онтогенезе весенне-нерестующей норвежской сельди в гораздо меньшей степени зависит от величины родительского стада, чем от внешних условий. В качестве универсального показателя условий формирования численности поколений в раннем онтогенезе, т.е. качества среды выживания, может быть принят коэффициент выживания поколения, который представляет из себя отношение численности организмов, доживших до определенного возраста, к численности рожденных организмов, что может быть заменено популяционной плодовитостью, или в конце концов биомассой нерестовой части популяции. При помощи кластерного анализа коэффициентов выживания можно выделить типы повторяющихся условий формирования численности поколений в многолетнем ряду наблюдений. Три таких типа выявлено у популяции весенне-нерестующей норвежской сельди в период 1907-1999 гг. Сопоставление колебаний условий выживания с изменчивостью физических показателей среды в океане показало, что на уровне декадных и междекадных временных масштабах глобальных и региональных климатических характеристик наблюдается хорошо выраженная связь особенно благоприятных условий выживания с изменчивостью климатических характеристик. Для выявления связи между неблагоприятными условиями выживания поколений этой популяции с климатическими и для поиска климатических предикторов межгодовых колебаний условий выживания в раннем онтогенезе анализ глобальных и региональных климатических характеристик на уровне декадных и междекадных временных

масштабах оказался недостаточным. Для этого, вероятно, требуется анализ климатической изменчивости непосредственно в районах репродуктивной части ареала весенне-нерестующей норвежской сельди.

ВВЕДЕНИЕ

Устойчивость урожая, собираемого промыслом с популяций морских рыб, определяется, главным образом, двумя факторами: величиной нерестового запаса и выживанием родившегося поколения до возраста вступления в промысел (Anon., 1997). Размер нерестового запаса в относительных и даже абсолютных величинах вполне измеряем у многих промысловых рыб, и может быть предсказан с заблаговременностью в несколько лет. Предсказание величины еще не родившегося поколения есть задача во много раз более сложная, чем определение и предсказание величины нерестового запаса на тот же период.

Вмешательство окружающих условий в процесс выживания рыб в течение эмбрионального, личиночного и малькового периодов развития, велико настолько, что от одинакового по величине нерестового запаса могут родиться поколения, которые к возрасту пополнения разнятся по численности в несколько порядков, как это имеет место, например, у норвежской весенне-нерестующей сельди. У этой популяции лишь несколько урожайных поколений определяют численность и биомассу запаса в течение многих лет. Несмотря на многочисленные попытки выяснить роль отдельных факторов окружающей среды в формировании численности поколений в природе при помощи различных параметрических статистических методов, в которых факторы среды принимались в качестве «внешних переменных», проблема оказалась столь сложной, что вообще был поставлен вопрос о несоответствии возможности парадигмы традиционного статистического анализа сложности проблемы, что привело к попыткам применения нетрадиционных статистических методов (Megrey et al., 2005).

Сложность, а часто и отсутствие возможности измерения и количественного выражения влияния факторов внешней среды на формирование численности поколений промысловых рыб в природе повлияли, вероятно, на то, что поиск причин формирования различной численности поколений был сосредоточен во многих исследованиях, главным образом, на изучении зависимости пополнения от запаса при помощи гипотетических моделей. В этих моделях, например, в модели Бивертон и Холта (Beverton, Holt, 1957, 1969), используется фактор компенсаторной смертности рыб в раннем онтогенезе, т.е. смертности, зависимой от плотности популяции. Последнее означает, что при увеличении нерестового запаса следует ожидать снижения выживания в раннем онтогенезе и соответственно урожайности поколения.

Насколько прогностические величины численности поколений пополнения, получаемые при помощи этой модели, соответствуют тому, что имело место в действительности в 1907-1999 гг. у весенне-нерестующей норвежской сельди составило первую задачу предлагаемого исследования.

Вопрос о том, как выразить влияние окружающих условий на выживание поколения в раннем онтогенезе в естественных условиях всегда имел большое значение. Численность поколения несет на себе результат действия двух комплексов факторов –

нерестового запаса и окружающих условий, и поэтому сама численность лишь до некоторой степени, а не полностью, может быть индикатором условий выживания. Значительно более адекватным было бы количественное выражение выживания в раннем онтогенезе, «очищенное» от влияния нерестового запаса. Радович (Radovich, 1962) в качестве такого индикатора предложил коэффициент выживания (КВ), который есть отношение численности организмов, доживших до определенного возраста, к численности рожденных организмов. У промысловых рыб это будет отношение численности поколения к общему количеству, выметанной икры в год рождения поколения, что может быть заменено популяционной плодовитостью или, в конце концов, биомассой нерестового запаса. Вторая задача данного исследования состояла в том, чтобы определить коэффициенты выживания каждого поколения и рассмотреть изменчивость этого индикатора в многолетнем аспекте. Попытаться выявить цикличность повторения ситуаций в условиях выживания, выделить группы одинаковых или сходных условий и сопоставить изменчивость коэффициентов выживания с изменчивостью глобальных и региональных климатических характеристик среды в океане составило третью задачу исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал. Биомасса нерестового запаса и численность поколений весенне-нерестующей норвежской сельди в каждом году в период с 1907 по 1999 гг. были взяты из отчетов Рабочих Групп ИКЕС по северным пелагическим рыбам и путассу за 2002-2006 гг. (Анон., 2002, 2003, 2004, 2005, 2006). Рабочие группы ИКЕС получают численные значения этих величин при помощи модели виртуальной популяции и ее модификаций. Численность поколений в возрасте 3 года в настоящей работе называется «наблюденная численность», хотя она получена в Рабочей Группе ИКЕС, конечно, расчетным путем. Коэффициенты выживания определены как отношение численности поколения в возрасте 3 года к биомассе нерестового запаса в год рождения поколения (табл. 1). Все остальные значения, представленные в этой таблице, получены расчетным путем.

Зависимость дисперсии численности поколения от нерестового запаса за весь период наблюдений была оценена при помощи однофакторного дисперсионного анализа (табл. 2). Таким же образом была оценена эта зависимость от коэффициентов выживания как показателя условий формирования численности поколений.

Условные обозначения. В данной работе приняты в формулах условные символы, которые используются в русском издании книги Хилборна и Уолтерса (2001). Основное уравнение Бивертон и Холта (Beverton, Holt, 1957), описывающее кривую зависимости пополнения от запаса, в этой книге выглядит так (Хилборн, Уолтерс, 2001, С. 68):

$$R = aS/(b + S) \quad (1)$$

где R – рекруты, в нашем случае численность поколения в возрасте 3 г; S – биомасса нерестового запаса (БНЗ); a – коэффициент смертности, независимый от плотности популяции; b – коэффициент смертности, зависимый от плотности популяции.

Таблица 1. Нерестовый запас и численность поколений в возрасте 3 года (наблюденная и теоретическая) у норвежской весенне-нерестующей сельди в 1907-1999 гг.

Table 1. Spawning stock biomass (SSB) and year-class 3 abundance in spring spawning Norwegian herring in 1907-1999.

Год	Биомасса нерестового запаса (тыс. т)	Численность поколения в возрасте 3 г. (млн.рыб.)	Коэффициент выживания до возраста 3 г. (рыб/1г нер.запаса)	Теоретическая численность поколения в возрасте 3 г. (млн.рыб.), Способ 1	Отклонения от наблюдаемых в % Способ 1	Теоретическая численность поколения в возрасте 3 г. (млн.рыб.), Способ 2	Отклонения от наблюдаемых в % Способ 2	Теоретическая численность поколения в возрасте 3 г. (млн.рыб.), Способ 3	Отклонения от наблюдаемых в % Способ 3	Теоретическая численность поколения в возрасте 3 г. (млн.рыб.), Способ 4	Отклонения от наблюдаемых в % Способ 4
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1907	804	10338	12866	159	-6384	2219	-366	1912	-441	566	-1726
1908	1495	6869	4595	295	-2229	3876	-77	3340	-106	1037	-563
1909	2950	3586	1216	576	-523	6780	47	5843	39	1980	-81
1910	5283	4727	895	1013	-367	10273	54	8853	47	3374	-40
1911	7294	2910	399	1377	-111	12521	77	10791	73	4471	35
1912	8289	5594	675	1554	-260	13449	58	11590	52	4982	-12
1913	8651	4699	543	1617	-191	13762	66	11860	60	5163	9
1914	8613	2256	262	1611	-40	13729	84	11832	81	5144	56
1915	8255	3006	364	1548	-94	13419	78	11564	74	4965	39
1916	7843	5288	674	1475	-259	13045	59	11243	53	4755	-11
1917	7464	4906	657	1408	-249	12687	61	10934	55	4560	-8
1918	7149	16771	2346	1351	-1141	12376	-36	10666	-57	4395	-282
1919	6678	6616	991	1267	-422	11890	44	10247	35	4145	-60
1920	5290	9281	1754	1014	-815	10282	10	8861	-5	3378	-175
1921	4484	9166	2044	865	-960	9205	0	7933	-16	2913	-215
1922	4620	14165	3066	890	-1491	9395	-51	8096	-75	2992	-373
1923	4864	23943	4922	936	-2459	9728	-146	8383	-186	3134	-664
1924	5616	13119	2336	1074	-1121	10686	-23	9209	-42	3563	-268
1925	6346	16752	2640	1207	-1288	11530	-45	9937	-69	3965	-322
1926	6970	3938	565	1319	-198	12195	68	10510	63	4300	8
1927	8032	2159	269	1508	-43	13219	84	11392	81	4852	56
1928	9351	2511	269	1739	-44	14333	82	12352	80	5505	54
1929	11027	1977	179	2026	2	15546	87	13398	85	6289	69
1930	11968	11373	950	2184	-421	16146	30	13915	18	6708	-70
1931	11946	5223	437	2180	-140	16133	68	13903	62	6699	22
1932	11130	8942	803	2043	-338	15615	43	13457	34	6336	-41
1933	9933	15043	1514	1840	-718	14778	-2	12736	-18	5783	-160
1934	8600	15766	1833	1608	-880	13718	-15	11822	-33	5137	-207
1935	7249	18232	2515	1369	-1231	12476	-46	10752	-70	4447	-310
1936	6892	5904	857	1305	-352	12115	51	10441	43	4259	-39
1937	6285	33717	5365	1196	-2720	11462	-194	9878	-241	3932	-758
1938	6040	25199	4172	1151	-2089	11186	-125	9640	-161	3798	-563
1939	6133	9594	1564	1168	-721	11292	15	9731	1	3849	-149
1940	6978	10455	1498	1321	-692	12203	14	10516	1	4305	-143
1941	7613	7454	979	1434	-420	12830	42	11057	33	4637	-61
1942	11243	4607	410	2063	-123	15689	71	13521	66	6387	28
1943	13539	17566	1297	2443	-619	17039	-3	14684	-20	7376	-138
1944	15393	14992	974	2742	-447	17951	16	15470	3	8119	-85
1945	15832	6756	427	2811	-140	18147	63	15639	57	8288	18
1946	15329	4753	310	2731	-74	17921	73	15445	69	8094	41
1947	14609	10856	743	2616	-315	17582	38	15152	28	7811	-39
1948	13689	5413	395	2468	-119	17118	68	14753	63	7438	27
1949	13423	3594	268	2424	-48	16977	79	14631	75	7328	51
1950	13973	47046	3367	2514	-1771	17265	-172	14879	-216	7018	-570
1951	12440	6523	524	2263	-188	16428	60	14157	54	6589	1
1952	11482	3175	277	2103	-51	15843	80	13653	77	6033	47

Продолжение таблицы 1.
Continuation of table 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1953	10613	3009	284	1956	-54	15265	80	13156	77	5529	46
1954	9445	555	59	1755	68	14407	96	12416	96	5339	90
1955	10209	465	46	1887	75	14980	97	12910	96	5624	92
1956	11716	162	14	2142	92	15991	99	13781	99	6332	97
1957	10093	244	24	1867	87	14895	98	12837	98	5740	96
1958	9220	229	25	1717	87	14230	98	12263	98	5283	96
1959	7297	20289	2780	1378	-1372	12524	-62	10793	-88	4546	-346
1960	5769	7008	1215	1102	-536	10869	36	9367	25	3871	-81
1961	4193	2076	495	810	-156	8785	76	7571	73	3035	32
1962	3465	196	57	673	71	7656	97	6598	97	2467	92
1963	2635	8161	3097	516	-1483	6210	-31	5352	-52	2034	-301
1964	2795	3767	1348	546	-590	6503	42	5605	33	2046	-84
1965	3067	107	35	598	82	6987	98	6021	98	2252	95
1966	2595	227	88	508	55	6135	96	5287	96	2111	89
1967	1145	16	14	227	93	3064	99	2641	99	1194	99
1968	219	7,86	36	44	82	640	99	551	99	527	99
1969	78	407	5242	15	-2527	230	-77	198	-105	411	1
1970	31	7,66	249	6,13	-25	91	92	79	90	324	98
1971	8,23	0,93	113	1,64	43	25	96	21	96	266	100
1972	1,85	24	13135	0,37	-6478	5,52	-340	4,76	-411	223	89
1973	74	848	11392	15	-5609	220	-284	190	-346	293	-189
1974	85	563	6596	17	-3206	253	-123	218	-159	258	-118
1975	91	192	2103	18	-954	270	29	233	18	229	16
1976	146	669	4583	29	-2198	430	-56	370	-81	260	-157
1977	284	333	1173	56	-489	823	60	709	53	353	6
1978	355	409	1153	71	-479	1022	60	881	54	391	-5
1979	386	825	2139	77	-975	1108	26	955	14	395	-109
1980	469	102	218	93	-10	1336	92	1151	91	427	76
1981	503	71	142	100	29	1428	95	1231	94	420	83
1982	502	152	302	100	-52	1425	89	1228	88	414	63
1983	573	24674	43082	114	-21574	1616	-1427	1393	-1671	452	-5359
1984	597	758	1269	119	-538	1682	55	1449	48	456	-66
1985	495	5159	10417	99	-5137	1408	-266	1213	-325	382	-1250
1986	414	765	1847	82	-828	1188	36	1023	25	307	-149
1987	991	635	641	196	-224	2688	76	2317	73	638	0
1988	3173	1640	517	618	-165	7169	77	6178	73	1875	13
1989	3965	4872	1229	768	-535	8444	42	7277	33	2250	-117
1990	4498	8910	1981	867	-927	9224	3	7949	-12	2348	-280
1991	4326	23491	5431	835	-2712	8978	-162	7738	-204	2432	-866
1992	4583	26369	5753	883	-2885	9344	-182	8053	-227	2357	-1019
1993	4316	7211	1671	834	-765	8965	20	7726	7	2285	-216
1994	4785	2314	484	921	-151	9620	76	8291	72	2582	10
1995	5684	758	133	1086	30	10768	93	9280	92	3139	76
1996	7328	7299	996	1384	-428	12555	42	10820	33	4061	-80
1997	8584	2583	301	1606	-61	13705	81	11811	78	4722	45
1998	7801	1674	215	1468	-14	13007	87	11209	85	4337	61
1999	7141	10110	1416	1350	-649	12368	18	10659	5	4062	-149
№	93	93	93	93	93	93	93	93	93	93	93
Ср. знач.	6084	6958	2275	1133	-1067	9727	0,20	8383	-16	3571	-180
Ст. откл.	4441	8402	5026	802	2528	5677	180	4893	209	2344	620
Дисперсия	19721382	70589243	25255850	643676	6390654	32230031	32307	23937381	43499	5495182	384953
Ср. откл.	3680	6035	2358	669	1197	4794	93	4131	108	1986	273
Макс знач.	15832	47046	43082	2811	93	18147	99	15639	99	8288	100
Мин. знач.	1,85	0,93	14	0,37	-21574	5,52	-1427	4,76	-1671	223	-5359

Таблица 2. Роль биомассы нерестового запаса и коэффициентов выживания в формировании численности поколений у весенне-нерестующей норвежской сельди в 1907-1999 гг.

Table 2. The Role of spawning stock biomass and survival coefficient in the strength of the year-class formation in spring spawning Norwegian herring in 1907-1999.

БНЗ. Дисперсионный анализ

Источник вариации	SS	df	F	P-Значение	F крит.
Между группами (Sz)	716291982	3	3,64	0,016	2,71
Внутри групп (Sa)	5767875855	88			
Итого (S)	6484167837	91			

Роль БНЗ в формировании дисперсии 3-леток $E_a = S_z/S = 0,11$, т.е. 11%.

Role of SSB in dispersion of 3 years olds.

КВ. Дисперсионный анализ

Источник вариации	SS	df	F	P-значение	F крит.
Между группами (Sz)	2035575617	2	20,36	5,23	3,1
Внутри групп (Sa)	4448592220	89			
Итого (S)	6484167837	91			

Роль КВ в формировании дисперсии 3-леток $E_a = S_z/S = 0,314$, т.е. 31,4%.

Role of survival coefficient in dispersion of 3 years olds.

Оценка параметров «a» и «b». Под оценкой параметров в данном случае имеется в виду получение численных значений «a» и «b» при известных численных значениях *S* и *R* в многолетнем ряду. При известных параметрах «a» и «b» и величине нерестового запаса «*S*» вполне возможно получить величину «*R*», т.е. численность поколения в возрасте 3 года на кривой зависимости пополнения от запаса, описанной Бивертоном и Холтом (Beverton, Holt, 1957). Можно использовать несколько способов определения численных значений «a» и «b».

Первый способ. В формуле (1) «a», согласно рекомендации Хилборн и Уолтерс (2001), есть максимальная численность рекрутов. В случае рассматриваемой популяции сельди, средняя численность из семи поколений, следующих по численности за максимальным, может быть взята в качестве численного выражения «a». Это нужно, чтобы избежать слишком сильного влияния необыкновенно многочисленного поколения 1950 г., которое в 1,3 раза превосходит ближайшее к нему по численности поколение 1937 г. Такими оказались семь поколений, родившихся в 1937, 1992, 1938, 1983, 1923, 1991 и в 1959 гг. Средняя численность этих поколений и есть индекс $a = 25383$. Далее «b» определяется для каждого года по преобразованной формуле (1):

$$S/R = b/a + S/a \quad (2) \text{ (Хилборн, Уолтерс, 2001, С. 78)}$$

Затем средняя многолетняя величина «b» вводится в расчеты *R* по формуле (1).

Второй способ. В формуле (1), согласно рекомендации Хилборн и Уолтерс (2001) «b» есть нерестовый запас, необходимый для продуцирования поколения численностью $a/2$ (Хилборн, Уолтерс, 2001, С. 68). Шесть поколений ближайших к $a/2$ по численности выбирается из многолетнего ряда, затем определяется средний нерестовый запас, произведший эти поколения. Эти шесть поколений следующих лет: 1944, 1922, 1924, 1930, 1947 и поколение 1940 гг.

Таблица 3. Значения коэффициентов «*a*» и «*b*» в уравнении Бивертон и Холта для определения теоретической численности пополнения в возрасте 3 года 4-мя способами у норвежской весенне-нерестующей сельди в 1907-1999 гг.

Table 3. Indices «*a*» and «*b*» in the Beverton-Holt's equation (1) used for theoretical year-class 3 abundance calculations in the spring spawning Norwegian herring in 1907-1999.

	« <i>a</i> »	« <i>a</i> /2»	« <i>b</i> »
Способ 1	25383	-	127122
Способ 2	29453	12691	9864
Способ 3	25383	12691	9864
Способ 4	30596	-	42618

Биомасса нерестового запаса (*S*), необходимая для производства половины максимального по численности поколения соответствует ***b* = 9 864**. Далее «*a*» определяется для каждого года по формуле (2), а средняя многолетняя берется для расчетов *R* по формуле (1).

Третий способ. Это простейший способ. Максимальная численность рекрутов «*a*» определяется первым способом, а «*b*», т.е. нерестовый запас, необходимый для продуцирования поколения численностью *a*/2, определяется способом 2.

Четвертый способ. Уравнение (1) преобразовать и представить в виде:

$$S/R = b/a + S/a, (2)$$

Можно легко найти значения коэффициентов «*a*» и «*b*», если решать это уравнение как линейную регрессию. Однако при таком определении этих коэффициентов не учитывается предположение о логнормальном распределении ошибок. Чтобы это было учтено Хилборн и Уолтерс (2001) рекомендуют уравнение:

$$-\log(R) = \log aS/b+S+w, (3)$$

где «*a*» и «*b*» оцениваются с помощью нелинейной регрессии, дисперсия *w* есть дисперсия остатков (δ^2). Численность поколения определяется по формуле:

$$R = \frac{aS}{b+S} \exp(\delta^2/2), (4)$$

Значения коэффициентов «*a*» и «*b*», полученные разными способами помещены в таблице 4.

При известных биомассе нерестового запаса (*S*) и коэффициентах «*a*» и «*b*» по формуле (1) определена теоретическая численность поколения в возрасте 3 года для каждого года исследований (табл. 1).

Группирование коэффициентов выживания. Выделение в многолетнем ряду наблюдений объективно существующих групп коэффициентов выживания поколений выполнено при помощи кластерного анализа. Последний применяется в тех случаях, когда имеется подозрение, что в наборе данных есть более однородные и менее однородные группы, но которые другим способом выделить не удастся (Ward, 1963).

Кластерный анализ включает несколько различных способов классификации или группирования, которые можно условно объединить в две группы – неиерархические и иерархические. В методах неиерархических несколько отдельных элементов набора данных изначально выбираются в качестве центров кластеров, а сами кластеры формируются вокруг

этих центров. На каждом шаге оценивается средняя «близость» отдельных элементов кластера к его центру, после чего выбираются новые центры, а отдельные элементы перераспределяются между кластерами. Процедура повторяется до тех пор, пока средняя «близость» между центром каждого кластера и всеми элементами этого кластера не становится меньше заранее выбранной величины. В иерархических методах на начальной стадии каждый элемент набора данных рассматривается как отдельный кластер. Далее, на каждом шаге объединяются те два элемента, мера «близости» между которыми минимальна среди всех возможных пар кластеров. Количество кластеров определяется экспертом на основе априорной информации и сообщается программе. Один из таких методов кластерного анализа – метод минимальной дисперсии, или метод Уорда (Ward, 1963) и был выбран в нашем случае для выделения групп коэффициентов выживания сельди. В нашем случае были испытаны 3, 4 и 5 кластеров и выбран вариант трех кластеров как наиболее приемлемый с точки зрения априорной информации. Анализ и расчеты были выполнены при помощи программы Statgraf.

Таблица 4. Неблагоприятные условия выживания поколений весенне-нерестующей норвежской сельди, сгруппированные при помощи кластерного анализа.

Table 4. Unfavorable survival conditions of the spring spawning Norwegian herring in 1907-1999 classified by means of cluster analysis.

Год	Численность поколения в возрасте 3 г, (млн. рыб)	Коэффициент выживания до возраста 3 г (рыб /1млн.икр.)	Коэффициент выживания до возраста 3 г (рыб/1г нер.запаса)
1	2	3	4
1909	3585,7	10,027	1215,652
1910	4727,2	7,136	894,806
1911	2910,4	3,165	399,002
1912	5593,8	5,143	674,884
1913	4699,4	4,035	543,193
1914	2256,4	1,939	261,980
1915	3005,8	2,663	364,132
1916	5287,9	4,892	674,252
1917	4906,3	4,837	657,313
1919	6616,2	7,243	990,767
1920	9280,7	12,896	1754,323
1921	9166	15,027	2044,134
1926	3937,6	4,248	564,941
1927	2158,9	2,045	268,801
1928	2511,1	2,050	268,547
1929	1976,8	1,367	179,277
1930	11373,1	7,186	950,289
1931	5222,6	3,250	437,178
1932	8941,8	5,894	803,388
1933	15042,5	10,941	1514,389
1934	15766	13,273	1833,320
1936	5903,5	5,832	856,523
1939	9594,4	10,223	1564,423
1940	10455,3	9,887	1498,388
1941	7453,5	6,114	979,050
1942	4607,1	3,163	409,773
1943	17566,2	9,870	1297,463
1944	14992,2	7,412	973,950
1945	6756,2	3,183	426,737

Продолжение таблицы 4.
Continuation of table 4.

1946	4753,4	2,270	310,094
1947	10855,8	5,444	743,078
1948	5413,4	2,819	395,457
1949	3594,4	1,969	267,782
1951	6522,5	3,735	524,309
1952	3174,8	1,961	276,508
1953	3009,2	2,018	283,532
1954	555,4	0,424	58,803
1955	464,89	0,328	45,537
1956	161,9	0,099	13,818
1957	244,17	0,173	24,193
1958	229,05	0,177	24,842
1960	7008,12	8,767	1214,754
1961	2076,01	3,470	495,170
1962	195,85	0,397	56,526
1964	3767,2	9,956	1347,763
1965	107,48	0,247	35,039
1966	227,48	0,571	87,651
1967	16,37	0,090	14,291
1968	7,86	0,210	35,885
1970	7,66	1,579	249,349
1971	0,93	0,703	113,001
1977	332,52	12,111	1172,869
1978	408,94	13,713	1152,755
1980	102,35	2,568	218,412
1981	71,23	1,499	141,698
1982	151,56	2,982	302,177
1984	757,8	12,245	1268,505
1986	765,4	8,783	1846,963
1987	635,2	4,075	641,202
1988	1639,7	3,631	516,716
1989	4872	9,193	1228,832
1993	7210,7	13,993	1670,648
1994	2314,4	4,159	483,699
1995	758,2	1,075	133,385
1996	7298,7	7,050	995,954
1997	2583	2,020	300,922
1998	1674,2	1,398	214,610
N	67		
Средняя	4332,30	4,968	659,815
Ср. кв. отк.	4290,76	4,165	547,527
Мин.	0,93	0,090	13,818
Макс.	17566,20	15,027	2044,134

Три группы, выделенные по коэффициентам выживания, были условно названы (1) группой неблагоприятных условий выживания, (2) умеренных условий и (3) благоприятных условий выживания. К группе (1) кластерный анализ отнес 67 лет (табл. 5). К группе (2) отнесены 19 лет (табл. 6), к группе (3) лишь 6 лет (табл. 7).

Метод главных компонент. Для выделения наиболее важных факторов, определяющих совместную изменчивость 44 климатических и биологических временных

рядов Северной Атлантики за период с 1970 по 1995 гг., был использован метод главных компонент (ГК). Для характеристики изменчивости условий пополнения норвежской весенне-нерестующей сельди использовались коэффициенты выживания, рассчитанные для удобства сравнения с физическими характеристиками как натуральный логарифм отношения численности пополнения к биомассе нерестового запаса. Данные по пополнению приведены к году нереста. Было выяснено, что первые три ГК определяют соответственно 21,4%, 14,3% и 9,5% общей дисперсии (Krovning, 1995; Кровнин и др., 2003; Бондаренко и др., 2003; Кровнин, Мурый, 2006).

Таблица 5. Умеренные условия выживания поколений весенне-нерестующей норвежской сельди, сгруппированные при помощи кластерного анализа.

Table 5. Moderate survival conditions of the spring spawning Norwegian herring in 1907-1999 classified by means of cluster analysis.

Год	Численность поколения в возрасте 3 г (млн. рыб)	Коэффициент выживания до возраста 3 г (рыб /1млн.икр.)	Коэффициент выживания до возраста 3 г (рыб/1 т нер. запаса)
1908	6868,6	36,388	4595,396
1918	16770,7	17,148	2346,041
1922	14164,6	23,030	3065,990
1923	23942,7	37,656	4921,944
1924	13118,5	17,807	2335,790
1925	16752,4	20,231	2640,019
1935	18231,8	16,596	2515,210
1937	33717	35,653	5365,096
1938	25198,7	26,981	4171,701
1950	47045,8	24,178	3366,794
1959	20289,26	19,412	2780,368
1963	8160,99	22,116	3096,633
1969	406,5	31,488	5242,456
1975	192,13	28,326	2102,539
1976	668,98	47,407	4582,683
1979	824,83	24,951	2139,193
1990	8909,7	17,317	1980,880
1991	23490,8	40,661	5430,758
1992	26368,5	49,863	5752,931
N	19		
Средняя	16059,08	28,274	3601,706
Ср.кв.отк.	12424,61	10,361	1319,983
Мин.	192,13	16,596	1980,880
Макс.	47045,80	49,863	5752,931

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Нерестовый запас в период с 1907 по 1999 гг. изменялся в очень широких пределах – от 15 832 тыс. т в 1945 г. до около 2 тыс. т в 1972 г., т.е. максимальная превысила минимальную биомассу нерестового запаса более чем в тысячу раз. Средняя многолетняя величина нерестового запаса составила 6 084 тыс. т (табл. 1).

Численность поколения в возрасте 3 года изменялась в неизмеримо больших пределах, чем величина нерестового запаса – от 47 046 млн. рыб в 1950 г. до менее 1 млн.

рыб в 1971 г. (в таблице 1 приведены округленные цифры), т.е. максимальная численность превысила минимальную более чем в десять тысяч раз. Средняя многолетняя величина поколения в возрасте 3 года составила 6 958 млн. рыб (табл. 1).

Таблица 6. Благоприятные условия выживания поколений весенне-нерестующей норвежской сельди, сгруппированные при помощи кластерного анализа.

Table 6. Favorable survival conditions of the spring spawning Norwegian herring in 1907-1999 classified by means of cluster analysis.

Год	Численность поколения в возрасте 3 г (млн. рыб)	Кoeffициент выживания до возраста 3 г (рыб/1 млн.икр.)	Кoeffициент выживания до возраста 3 г (рыб/1 т нер.запаса)
1907	10338,2	91,033	12865,659
1972	24,3	72,785	13135,135
1973	847,58	127,587	11392,204
1974	562,94	80,710	6596,438
1983	24673,7	451,314	43082,212
1985	5158,6	91,505	10416,637
N	6		
Средняя	6934,22	152,489	16248,048
Ср.кв.отк.	9537,47	147,592	13356,207
Мин.	24,30	72,785	6596,438
Макс.	24673,70	451,314	43082,212

Таблица 7. Роль биомассы нерестового запаса (БНЗ) в формировании численности поколений весенне-нерестующей норвежской сельди в различных условиях выживания.

Table 7. Role of spawning stock biomass (SSB) in year-class strength formation Norwegian herring under different survival conditions.

Неблагоприятные условия

Дисперсионный анализ						
Группы	Счет	Сумма	Среднее	Дисперсия		
БНЗ>4600 тыс. т	22	36106	1641	6500916		
БНЗ 4600-8100	17	92286	5429	8427180		
БНЗ<8100	28	161872	5781	26118904		
Источник вариации	SS	df	MS	F	P-Значение	F критическое
Между группами (S _z)	238535974	2	119267987	7,82	0,0009	3,14
Внутри групп (S _a)	976564529	64	15258820			
Итого (S)	1215100504	66				
Роль фактора в формировании дисперсии $Ea=S_z/S = 0,196$, т.е. 19,6%						

Продолжение таблицы 7.
Continuation of table 7.

Умеренные условия

Дисперсионный анализ						
Группы	Счет	Сумма	Среднее	Дисперсия		
БНЗ<3400 тыс. т	6	17122,0	2854	13249761		
БНЗ 3400-10600	12	240954,7	20080	46543833		
БНЗ>10600	1	47045,8	47046			
Источник вариации	SS	df	MS	F	P-Значение	F критическое
Между группами	2200444303	2	1100222151	30,44	3,5164	3,63
Внутри групп	578230966	16	36139435			
Итого	2778675269	18				
Роль фактора в формировании дисперсии $E_a = S_z/S = 0,792$, т.е. 79,2%						

Благоприятные условия

Дисперсионный анализ						
Группы	Счет	Сумма	Среднее	Дисперсия		
БНЗ<290 тыс.т	3	1434,8	478	174824		
БНЗ 290-690	2	29832,3	14916	190419564		
БНЗ>690	1	10338,2	10338			
Источник вариации	SS	df	MS	F	P-Значение	F критическое
Между группами	264047235	2	132023617	2,08	0,27	9,55
Внутри групп	190769211	3	63589737			
Итого	454816446	5				
Роль фактора в формировании дисперсии $E_a = S_z/S = 0,581$ т.е. 58,1%*						

* - данные статистически недостоверны.

* - datas statistically unreliable.

Роль биомассы нерестового запаса в дисперсии численности поколений, оцененная при помощи однофакторного дисперсионного анализа нерестового запаса и пополнения, не превышает 11% в целом за весь период наблюдений (табл. 2) (Бондаренко и др., 2003). Если на оси абсцисс отложить величину нерестового запаса, а на оси ординат наблюденную численность поколений, то график будет представлять собой хаотическое распределение точек (рис. 1).

Теоретическая численность поколений, определенная при помощи модели Бивертон-Холта, описывающей кривую зависимости пополнения от нерестового запаса, значительно отличалась от наблюденных величин. Наименьшие отклонения расчетных величин от наблюденных величин численности поколений при известном нерестовом запаса у весенне-

нерестующей норвежской сельди получают при применении способа 3 (табл.1). Поэтому в дальнейшем анализе возможности описания зависимости урожайности поколения от нерестового запаса при помощи приведенных выше формул Бивертон-Холта используются результаты расчетов, полученных только при помощи Способа 3. Всеми остальными способами оценки параметров модели можно пока пренебречь.

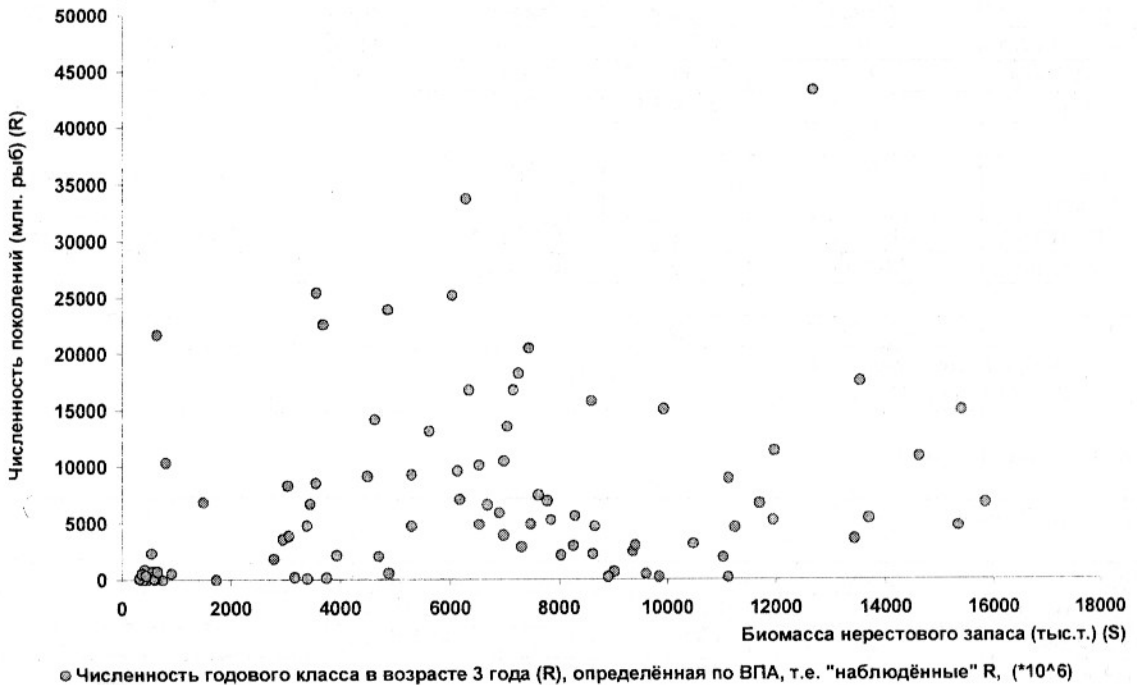


Рис. 1. Численность поколений в возрасте 3 г. и нерестовый запас весенне-нерестующей норвежской сельди в 1907-1999 гг.

Fig. 1. Year-class 3 abundance (R) and spawning stock biomass (SSB) in the spring spawning Norwegian herring in 1907-1999.

Во всех случаях отклонения теоретических, другими словами, прогностических, величин от наблюдаемых были очень велики. Так максимальное отклонение прогностической величины от наблюдаемой составило минус 1 617%, т.е. поколение было недооценено более чем в 10 раз в 1983 г. Однозначные цифры процентов отклонений у сельди наблюдались лишь 7 раз из 93-х лет наблюдений, это были следующие годы:

Год	1920	1939	1940	1944	1972	1993	1999
Отклонения в %	-5	+1	+1	+3	+5	+7	+5
от теоретической							

Отклонения наблюдаемых величин от теоретических менее 50% процентов наблюдались лишь в 25 случаях из 93-х. В 27 случаях имела место недооценка численности поколений в возрасте 3 года, которая составила от минус 5% до минус 1 671%. В 66 случаях теоретическая величина поколения была выше наблюдаемой, величина переоценки численности поколений составила от плюс 1% до плюс 99%. Графически теоретические и наблюдаемые величины поколений в возрасте 3 года представлены на рисунке 3, на котором

представлена также и биомасса нерестового запаса в период с 1907 по 1999 гг. На этом графике можно видеть, что теоретическая численность поколений следует за изменчивостью нерестового запаса, численность же поколений наблюдаемых этому правилу не следует, за исключением периода с 1969 по 1981 гг., когда биомасса нерестового запаса была необычно низка (рис. 2).

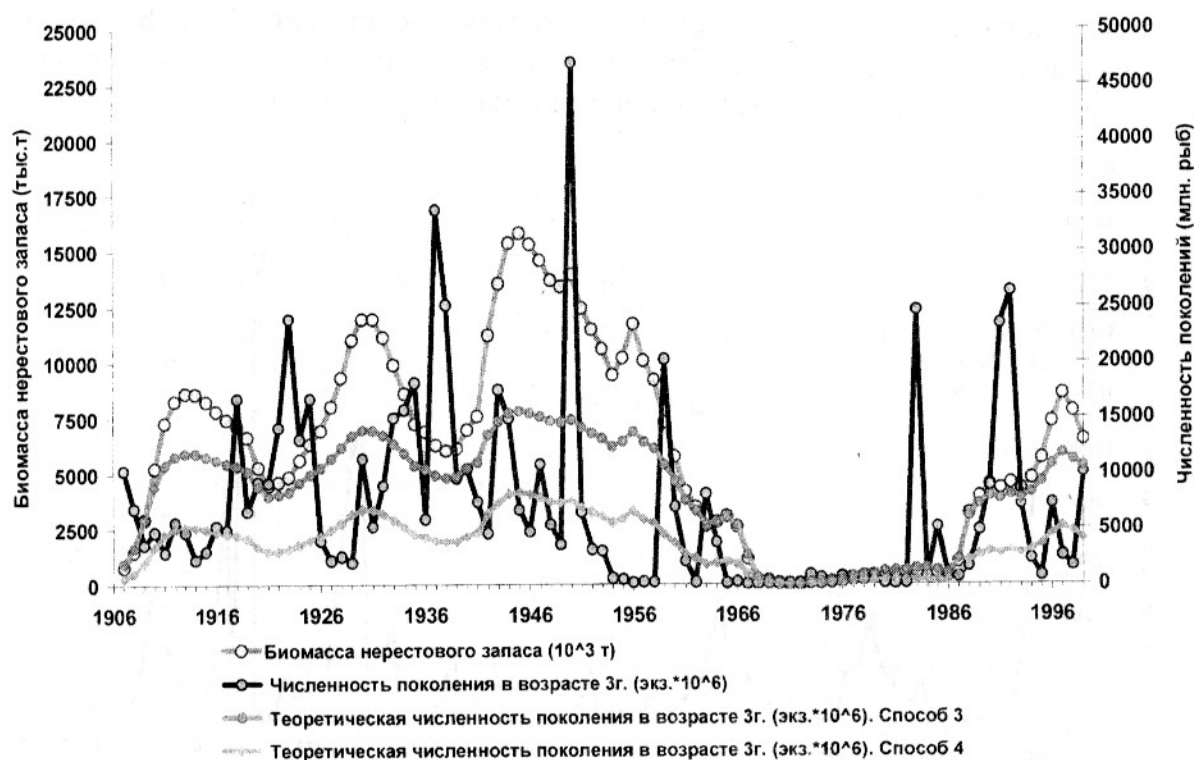


Рис. 2. Биомасса нерестового запаса, наблюдаемая и теоретическая численность поколений у весенне-нерестующей норвежской сельди в 1907-1999 гг.

Fig. 2. Spawning stock biomass and observed and theoretical year-class 3 abundance in the spring spawning Norwegian herring in 1907-1999.

Колебания коэффициентов выживания были почти также велики, как и численности поколений. Максимальный коэффициент выживания был отмечен в 1983 г., когда он составил 43 082 рыбы на 1 тонну нерестового запаса, следующим по этому показателю было поколение, родившееся в 1972 г. – 13 135 рыб на тонну, третьим по величине был коэффициент выживания поколения 1973 г. – 11 392 рыбы на тонну. Минимальный коэффициент выживания наблюдался у поколения 1971 г., он составил чуть менее 14 рыб на 1 тонну нерестового запаса. Средняя многолетняя величина выживания поколения до возраста 3 года составила 2 275 рыб на тонну нерестового запаса.

Роль коэффициентов выживания, как показателя условий формирования численности поколений в раннем онтогенезе, в величине дисперсии численности поколений, оцененная при помощи однофакторного дисперсионного анализа, оказалась равной 31,4% (табл. 2). Коэффициенты выживания, представленные в виде графика за весь период наблюдений, могут быть уже визуально подразделены на несколько групп (рис. 3). Так, поколения 1907, 1972, 1973 и 1983 гг. формировались, очевидно, в благоприятных условиях, другая группа

образована коэффициентами выживания, расположенными вблизи оси абсцисс, что не менее очевидно означает, что формирование численности поколений в этих случаях проходило в неблагоприятных условиях, как например, в 1954-1958 гг., в 1965-1967 гг. или в 1970-1971 гг. Почти все пики коэффициентов выживания совпадают с пиками наблюдаемой численности поколений за исключением периода 1972-1981 гг., когда биомасса нерестового запаса находилась на необычно низком уровне (рис. 2, 4). Более строгое ранжирование условий формирования численности поколений по коэффициентам выживания при помощи кластерного анализа выделило три типа условий (табл. 4, 5, 6).

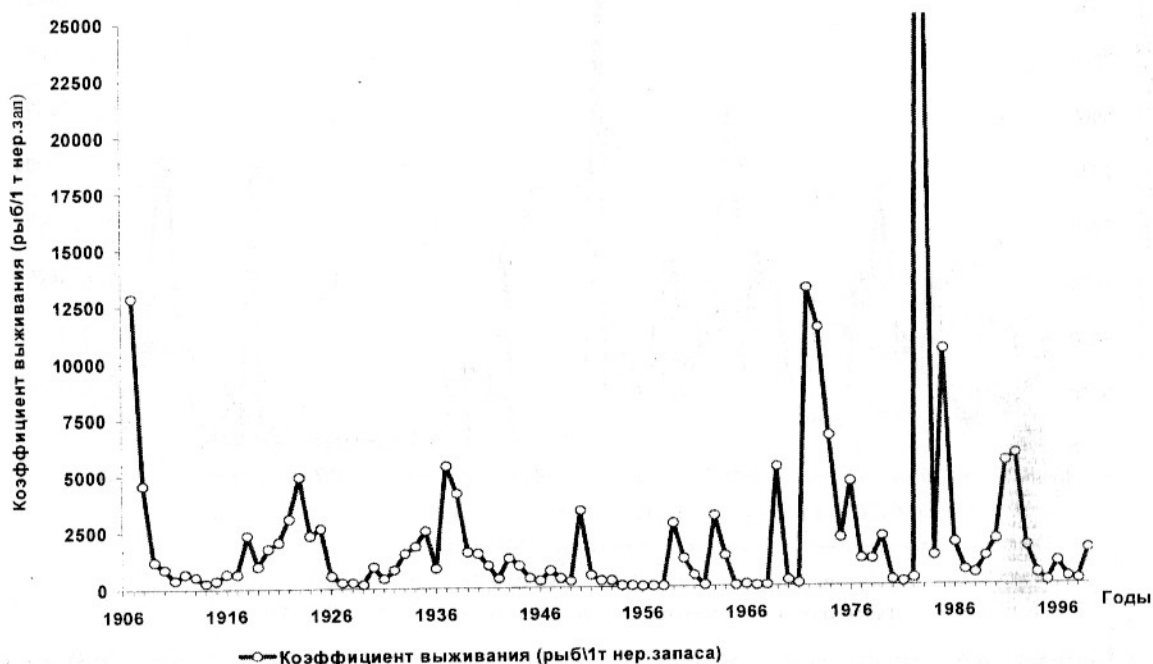


Рис. 3. Коэффициент выживания (R/S) до возраста 3 года у весенне-нерестующей норвежской сельди в 1907-1999 гг.

Fig. 3. Year-class 3 survival coefficients in the spring spawning Norwegian herring in 1907-1999.

В различных типах условий роль нерестового запаса в формировании численности поколений различна (табл. 7).

В неблагоприятных условиях эта роль оценивается величиной в 19,6%. В умеренных условиях – в 79,2%. Для благоприятных условий статистически достоверную величину роли нерестового запаса в формировании численности поколений весенне-нерестующей норвежской сельди получить не удалось.

Сопоставление колебаний коэффициентов выживания с изменчивостью физических показателей среды в океане показало следующее. Первая главная компонента (ГК1) связана с Североатлантическим Колебанием (САК) ($r=-0,90$), которое является основным фактором климатической изменчивости в Северной Атлантике (Hurrell, 1995; Marshall et al., 1998). Значения индекса САК были преимущественно положительны в 1970-1982 гг. и отрицательны, начиная с 1983 г. Для норвежской весенне-нерестующей сельди коэффициент корреляции коэффициентов выживания с первой главной компонентой изменчивости составил ($r=-0,33$), хотя коэффициент выживания положительно связан с индексом САК.

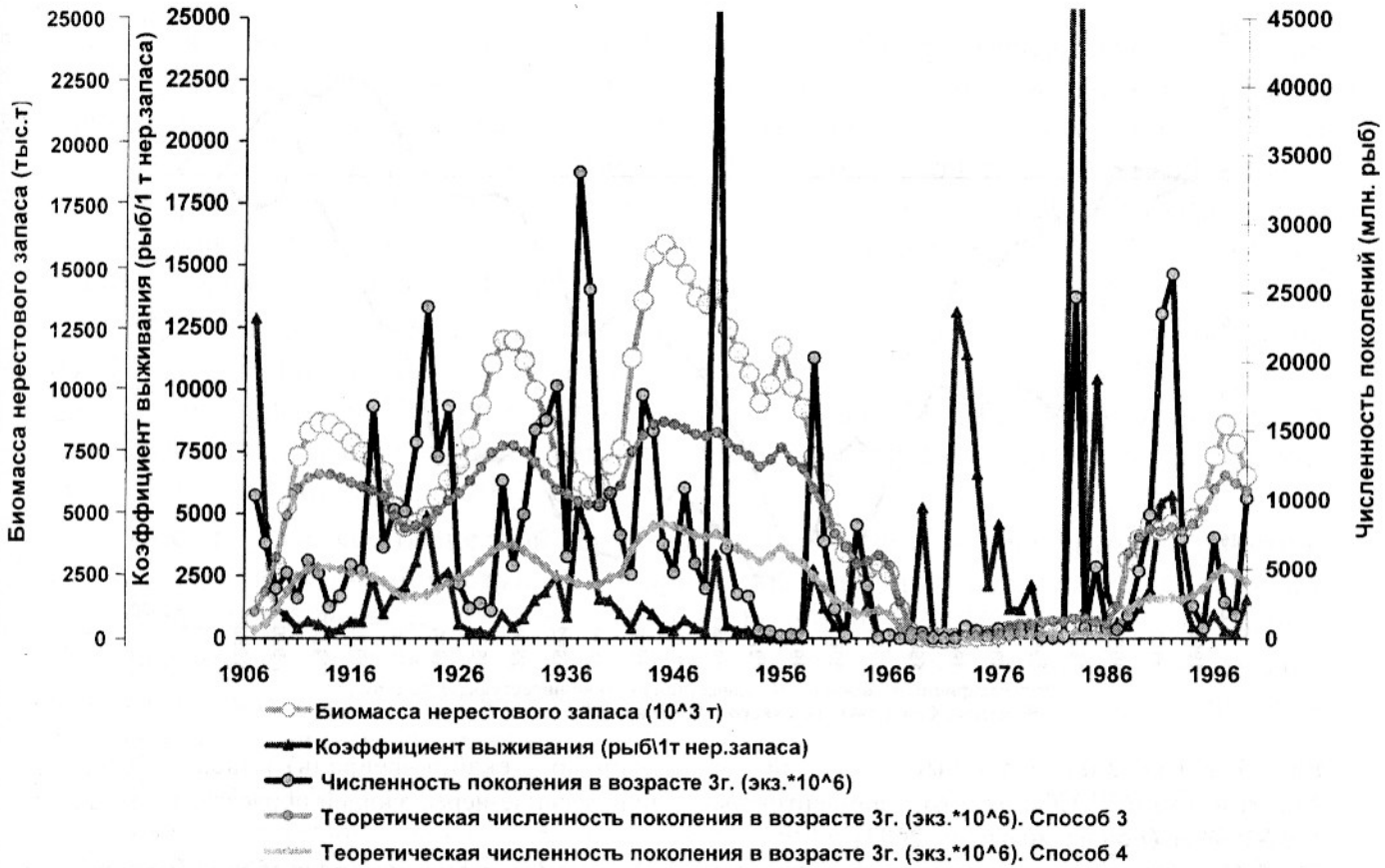


Рис. 4. Коэффициент выживания (R/S) до возраста 3 года, биомасса нерестового запаса, наблюдаемая и теоретическая численность поколений у весенне-нерестующей норвежской сельди в 1907-1999 гг.

Fig. 4. Year-class 3 survival coefficient (R/SSB), spawning stock biomass (SSB), and observed and theoretical year-class 3 abundance of the spring spawning Norwegian herring in 1907-1999.

Вторая главная компонента (ГК2) связана с изменчивостью зимней температуры воды в Северо-Восточной Атлантике (Krovnin, 1995). Эта ГК2 обнаруживает три режима (1970-1976, 1977-1988 и 1988-1995 гг.). Коэффициент корреляции этой ГК2 с коэффициентами выживания норвежской весенне-нерестующей сельди составил 0,38.

Третья главная компонента (ГК3), очевидно, не связана с физическими характеристиками, но, вместо этого, обнаруживает синхронность в изменениях коэффициента выживаемости с таковым стад трески и пикши в Северо-Западной Атлантике (Бондаренко и др., 2003, С. 34).

Связь между колебаниями климата, характеризующимися индексом САК, и изменениями коэффициента выживания норвежской весенне-нерестующей сельди, показана на рисунке 5, где представлены интегральные кривые аномалий индекса САК и коэффициента выживания сельди. В 1970-1971 гг. произошла довольно синхронная смена состояний в индексе САК и в коэффициенте выживаемости норвежской сельди (рис. 5).

Для норвежской весенне-нерестующей сельди благоприятные условия выживания формируются в основном в период положительной фазы САК, хотя коэффициент корреляции при этом не очень высок ($r=0,48$).

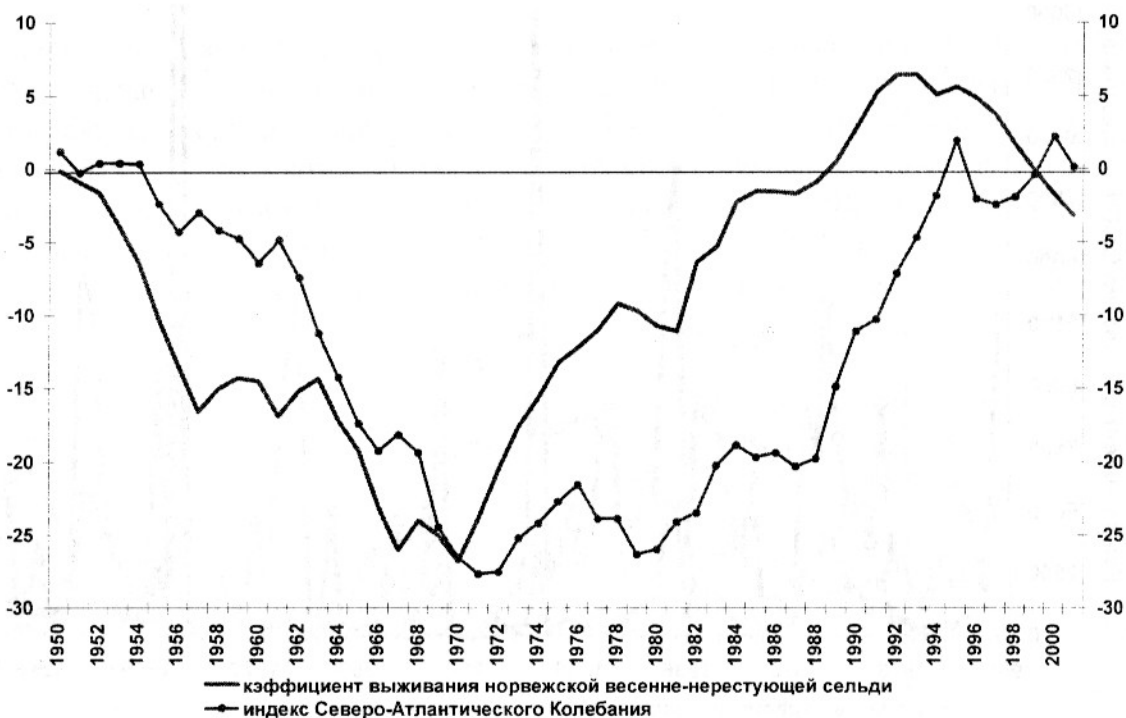


Рис. 5. Интегральные кривые аномалий среднезимнего (декабрь-февраль) индекса Северо-Атлантического Колебания и коэффициентов выживания весенне-нерестующей норвежской сельди в 1907-1999 гг. (Бондаренко и др., 2003).

Fig. 5. Cumulative sums of anomalies of winter (Dec-Feb) NAO index and survival index of Norwegian spring spawning herring.

Приведенные выше результаты показывают хорошее соответствие между сдвигами климатических режимов и индексами выживания сельди на декадном и междекадном масштабах времени. Тем не менее, в большинстве случаев на межгодовом масштабе времени корреляция между глобальными и региональными атмосферными и океаническими характеристиками и коэффициентами выживания слабая. Это особенно заметно для средних условий выживания. Для предельных случаев благоприятных или неблагоприятных условий выживания можно в ряде случаев выделить крупномасштабный фактор, который может быть ответственен за формирование класса. Однако, даже при такой ситуации знак корреляции может быть противоположным тому, который наблюдался на декадном масштабе времени (Krovnin, 1995; Бондаренко и др., 2003).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Первая задача исследования заключалась в том, чтобы попытаться сопоставить величины численности поколений пополнения, определенные при помощи уравнения Бивертон-Холта (1969), описывающего зависимость пополнения от нерестового запаса, с величинами, фактически наблюдавшимися в 1907-1999 гг. Бакун и Пэрриш (Bakun, Parrish, 1980) рекомендуют модель Бивертон-Холта к применению, в случаях, когда районы обитания личинок и откорма мальков и молоди имеют относительно постоянную экологическую емкость. Прогнозируемые в ретроспективе величины пополнения, полученные при помощи этого уравнения, в нашем случае столь сильно отличались от наблюдаемых величин, что уравнение это вряд ли можно признать адекватным поставленной задаче (табл. 1, рис. 2).

Для весенне-нерестующей норвежской сельди характерны очень большие – более двух, а иногда трех порядков, флюктуации численности поколений. Причем эти флюктуации повторяются с большей или меньшей регулярностью (рис. 2), так же как и коэффициенты выживания поколений (рис. 3). Зависимость пополнения от величины нерестового запаса, другими словами, от плотности запаса, оцененная при помощи однофакторного дисперсионного анализа, оказалась столь низкой, что однозначного ответа на поставленный вопрос получить не удалось (Бондаренко и др., 2003).

Для этой популяции, вероятно, можно принять, что «С биологической точки зрения независимость от плотности есть простое и разумное предположение, но оно должно иметь определенные границы. Не существует популяций, способных воспроизводиться с некоторой средней вероятностью успеха при неограниченном возрастании запаса» (Хилборн, Уолтерс, 2001, С. 57; Hilborn, Walters, 1992, С. 247).

Рассматривая состояние этой популяции за исследованный период трудно прийти к выводу, что весенне-нерестующая норвежская сельдь находится в состоянии «неограниченного возрастания запаса», или когда-нибудь находилась в этом состоянии. Повторяемость пиков условий выживания и пиков численности поколений (рис. 3, 4) должны навести на мысль о том, что в данном случае мы, вероятно, имеем дело с годичными колебаниями циклического характера.

В аналитических целях удобно рассматривать две группы годичных флюктуаций: а) флюктуации, контролируемые в первую очередь годичными различиями внешних факторов (температура, осадки, и др.), и б) флюктуации, связанные, прежде всего с самой динамикой популяции (биотическими факторами – пища, энергия, болезни и т.п.) (Одум, 1986, Экология, Т. 2, С. 41).

В экосистемах с низким уровнем разнообразия, подверженных воздействию физических стрессов или находящихся под влиянием других нерегулярных или непредсказуемых внешних факторов, размеры популяции обычно зависят от погоды, течений лимитирующих химических факторов, загрязнения и т.п. В экосистемах с высоким уровнем разнообразия, функционирующих в благоприятной среде (вероятность периодического физического стресса низка), регуляция осуществляется, как правило, за счет биологических фактов; по крайней мере, в известных пределах их плотность подвержена саморегуляции (Одум, 1986, Экология, Т. 2, С. 42).

Независимые от плотности факторы среды играют большую роль в регуляции экосистем, подвергающихся сильному внешнему стрессовому воздействию, тогда как зависимые от плотности факторы приобретают большее значение, когда влияние этих стрессовых воздействий уменьшается. Экосистемы Норвежского и Баренцева морей вряд ли можно отнести к таковым, в которых вероятность периодического физического стресса низка, к тому же эти моря есть зоны несбалансированного продукционного цикла. В таких зонах естественно полагать «флюктуации, контролируемые в первую очередь годичными различиями внешних факторов (температура, осадки, и др.)» (Одум, 1986). Общий взгляд на условия обитания популяции норвежской весенне-нерестующей сельди, на амплитуду и частоту флюктуаций численности поколений пополнения заставляет думать скорее о независимых от плотности запаса колебаниях численности под влиянием изменчивых

факторов внешней среды, чем о колебаниях, зависимых от популяционной плодовитости и величины нерестовой части популяции. (Бондаренко и др., 2003; Borisov, 2005) Описание зависимости пополнения от запаса для таких популяций за длительный, как в нашем случае, период при помощи модели, включающей фактор компенсационной (т.е. зависимой от плотности) смертности в раннем онтогенезе, было бы, неправильно поставленной задачей. Поэтому, вероятно, в нашем случае использование формулы Бивертон и Холта (1969), описывающей асимптотическую кривую зависимости пополнения от нерестового запаса, успеха не принесло.

Вполне справедливым в данном случае будет заключить, что смертность в раннем онтогенезе весенне-нерестующей норвежской сельди в гораздо меньшей степени зависит от величины родительского стада, чем от внешних условий выживания.

Определить влияние окружающих условий на выживание в раннем онтогенезе неоднократно пытались при помощи выделения повторяющихся в многолетнем ряду групп, одинаково высоких или одинаково низких по численности поколений и сопоставления групп этих поколений с характеристиками условий в годы появления и формирования численности этих поколений. Было выяснено, например, что имеется тенденция появления урожайных поколений норвежской весенне-нерестующей сельди, северо-восточной арктической трески и северо-восточной арктической пикши в годы, когда средняя годовая или сезонная температура на Кольском меридиане выше средней многолетней (Hjermann et al., 2004; Mikkelsen, Petersen, 2004; Saetre et al., 2002). Так индекс численности сеголетков сельди в 6 раз выше в теплые годы, чем в холодные (Krysov, Ergakova, 1990). Крысов и другие (1993) связывают появление урожайного поколения сельди с притоком теплых вод на нерестилища и в районы дрейфа личинок сельди в годы, когда отмечено преобладание юго-западного ветра. Сэттерсдал и Лоэнг (Saetersdal, Loeng, 1987) и Борисов и Елизаров (Borisov, Elizarov, 1989) пришли к заключению, что усиление притока атлантических теплых вод положительно сказывается на успехе выживания личинок сельди, трески и пикши, и что именно этим можно объяснить высокую степень совпадения по годам появления урожайных поколений этих видов.

Температура как физический фактор может оказывать непосредственное воздействие на выживание в раннем онтогенезе рыб двумя путями. Первый путь – стимулирование интенсивности обмена веществ и, соответственно, более высокий темп роста, приводящий к большей активности в добывании пищи. Второй путь – стимулирование темпа роста и соответственно выживания кормового для личинок зоопланктона, приводящее к большей обеспеченности личинок кормом (Ottersen, Loeng, 2000).

Гипотеза зависимости выживания рыб в раннем онтогенезе от температуры очень популярна среди исследователей, имеющих дело с динамикой численности популяций рыб. При этом, однако, как считает Кампанья (Campana, 1996), практически не существует прямых доказательств справедливости этой гипотезы, доказательств, которые были бы получены в естественных условиях, а не в лабораторном эксперименте. Более того, существуют свидетельства, что повышение температуры лишь совпадает с улучшением условий выживания, не являясь непосредственной причиной последнего. К тому же, обилие и доступность кормового зоопланктона не всегда есть фактор, обеспечивающий высокое выживание личинок рыб. *Calanus finmarchicus* – важнейший объект питания личинок трески, но известны случаи,

когда обилие *Calanus finmarchicus* оказывало негативное воздействие на выживание в раннем онтогенезе и соответственно формирование численности поколения трески (Gaard, 1999).

Зависимость урожайности поколений от температуры (поверхностной, в придонном слое, в слое 0-60 м, средней годовой, средней за сезон, на Кольском меридиане, на разрезе у Нордкапа и т.д.) оказалась вполне достаточной, чтобы поставить вопрос о зависимости успеха формирования численности поколений промысловых рыб от климатической изменчивости (Toresen, Ostvedt, 2000; Stein, Borovkov, 2004; Ottersen, Loeng, 2000), хотя и не может быть использована в качестве очевидного и единственного предиктора численности поколений.

Для этого, можно полагать, есть две основные причины. Первая причина заключается в том, что температура есть не только физический фактор скорости эмбрионального и личиночного развития, но и косвенный индикатор сложного процесса выживания-смертности в раннем онтогенезе рыб, который включает много различных звеньев в цепи многокомпонентного механизма связи каждой стадии развивающегося организма с окружающей средой. Действие температуры может и не быть решающим фактором выживания на отдельных стадиях. Температура в данном случае выбрана индикатором сложного процесса выживания, можно сказать, индикатором качества среды в периоды раннего онтогенеза, потому, что ее можно измерить и представить в количественных терминах. Вполне возможно существование и другого индикатора качества среды выживания в раннем онтогенезе, особенно при условии, что этот другой индикатор может быть выражен в количественных терминах.

Вторая причина заключается в том, что при использовании температуры даже как обобщенного показателя качества среды выживания в раннем онтогенезе в качестве предиктора численности поколений, игнорируется нерестовый потенциал, т.е. то исходное количество организмов, которое популяция в состоянии родить в процессе нереста. Другими словами, игнорируется влияние нерестового запаса на пополнение. У каждой популяции существует минимальный уровень численности родительского стада, ниже которого популяция не в состоянии произвести многочисленное потомство даже в максимально благоприятных условиях выживания поколения в раннем онтогенезе. Также существует и максимальный, маловероятно достижимый в нашем случае, уровень, при котором достигается «предельная плотность насыщения» и при котором имеющиеся ресурсы среды могут только поддерживать популяцию без тенденции к увеличению или уменьшению (Бигон и др., 1989).

Возникает двойной парадокс. С одной стороны, с теоретической точки зрения решающее влияние факторов среды на процессы смертности/выживания рыб в периоды эмбрионального, личиночного и малькового развития, т.е. в периоды раннего онтогенеза рыб, факт общеизвестный и общепризнанный. С другой стороны, международные организации, связанные с регулированием рыболовства, признавая, что «за редким исключением зависимость пополнения от запаса неуволима для морских рыб», обязывает, тем не менее, «считать, что зависимость пополнения от родительского стада существует даже в случае не очень надежных данных, это подтверждающих...» (Anon., 1997). При этом рекомендуется для описания зависимости пополнения от нерестового запаса и для прогнозирования численности пополнения при известном нерестовом запасе пользоваться гипотетическими моделями, основанными на зависимости смертности в раннем онтогенезе от запаса, адекватность которых доказать не представляется возможным.

Выход из этого парадокса просматривается в необходимости, прежде всего отделения влияния одного фактора на формирование численности поколения, от влияния другого и, соответственно, в количественном выражении влияния каждого из них. Вопрос о том, как выразить влияние окружающих условий на выживание в раннем онтогенезе в естественных условиях, в природе, всегда имел большое значение. Численность поколения несет на себе результат действия двух факторов – запаса и условий, и поэтому сама численность лишь до некоторой степени, а не полностью, может быть индикатором условий выживания. Значительно более адекватным было бы количественное выражение выживания в раннем онтогенезе, «очищенное» от влияния нерестового запаса.

Идеальным был бы подход, при котором можно было бы количественно выразить влияние на процесс выживания-смертности каждого из огромного количества факторов сложного комплекса связей развивающегося поколения с окружающей средой. Задача эта огромной сложности как для решения при помощи полевых наблюдений, так и для решения в условиях лабораторного эксперимента. Другим подходом мог бы быть поиск обобщенного показателя воздействия сложного комплекса факторов на выживание в раннем онтогенезе.

Первую попытку количественно выразить результат воздействия окружающих условий на формирование численности поколений сделал Джон Радович (Radovich, 1962) на примере калифорнийской сардины, выразив его в виде отношения численности годового класса пополнения к нерестовому запасу, его родившего, другими словами определив коэффициент выживания поколения. Далее Радович пытался выявить зависимость этого коэффициента от нерестового запаса. Такой же подход на камбале Северного моря использовал и Р. Бивертон в работе 1962 г. (Beverton, 1962). К сожалению, в дальнейшем использование этого показателя не получило большого развития для выяснения причин флюктуаций численности поколений и для определения величин нерестового запаса, необходимого для продуцирования оптимального пополнения в различные периоды климатической изменчивости.

Коэффициент выживания есть отношение численности организмов, доживших до определенного возраста, к численности рожденных организмов, т.е. численности общего количества выметанной икры, что может быть заменено популяционной плодовитостью, или, в конце концов, биомассой нерестовой части популяции. Если представить, что огромное, но известное, количество икры, выметываемое в водоем, мы используем в качестве тест объекта качества среды, то отношение числа организмов, взятых из водоема через некоторое время, к общему количеству, помещенных в водоем, и будет показателем этого качества. Приняв это, мы не только можем выразить изменчивость качества среды, но и определить какое количество этого тест объекта мы должны поместить в среду определенного качества, чтобы через некоторое время получить обратно нужное нам количество этого тест объекта.

Кластерное ранжирование условий по коэффициентам выживания поколений выявило три типа повторяющихся ситуаций – неблагоприятные, умеренные и благоприятные условия выживания. Неблагоприятные условия встречаются чаще, чем умеренные и много чаще, чем благоприятные (табл. 4, 5, 6). Вывод, который при этом можно сделать, заключается в том, что, вероятно, данная популяция живет в стрессовых условиях, которые не дают популяции подняться до уровня, при котором начнет сказываться внутривидовая конкуренция как фактор зависимости пополнения от запаса. В тех редких случаях, когда давление

стрессовых факторов ослабевает, популяция оказывается способной продуцировать столь многочисленное поколение, что оно поддерживает эффективный промысел в течение многих лет. Однако чтобы быть способной для этого величина нерестового запаса этой популяции не должна опускаться ниже критического уровня, который был определен равным примерно 600 тыс. т (Бондаренко и др., 2003).

Воздействие климатической изменчивости на урожайность поколений промысловых рыб всегда было предметом большого внимания специалистов в области динамики численности (Дементьева, 1976; Ижевский, 1961, 1964; Юданов, 1964; Cushing, 1982; Kawasaki, 1992). Возможности и заблаговременность прогнозирования физических условий в океане значительно увеличились в последние десятилетия и соответственно этому вырос интерес к изучению влияния изменчивости климата на морские экосистемы и рыбопродуктивность. Это влияние особенно заметно на декадном и междекадном временных масштабах при наличии синхронности между сменой климатических режимов и изменениями состояния промысловых запасов (Klyashtorin, 2001; Бондаренко и др., 2001; Кляшторин, Любушин, 2005; Кровнин, Мурый, 2006).

Сопоставление колебаний коэффициентов выживания поколений рассматриваемой популяции с изменчивостью физических показателей среды в океане показало, что на уровне декадных и междекадных временных масштабах глобальных и региональных климатических характеристик наблюдается хорошо выраженная связь особенно благоприятных условий выживания с изменчивостью климатических характеристик. Однако для неблагоприятных условий те же климатические характеристики предикторами условий выживания служить не могут, что впрочем, справедливо и для предикторов межгодовых колебаний выживания. К сожалению, очевидной статистической связи между типами условий выживания и периодами климатической изменчивости в океане в межгодовом масштабе установить не удалось. Решение этой проблемы видится в анализе не только обобщенных индикаторов изменчивости климата в океане, но и локальных условий океанографической среды непосредственно в районах репродуктивной части ареала, т.е. в районах нереста, дрейфа личинок и обитания молоди весенне-нерестующей норвежской сельди.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У весенне-нерестующей норвежской сельди лишь несколько урожайных поколений определяют численность и биомассу запаса в течение многих лет. Сопоставление величин пополнения весенне-нерестующей норвежской сельди, полученных расчетным путем по модели Бивертон-Холта, с наблюдаемыми величинами в многолетнем ряду наблюдений показало слишком большие различия между ними, что не дает основания считать эту модель адекватным описанием зависимости пополнения от запаса у этой популяции в период 1907-1999 гг.

Зависимость пополнения от величины нерестового запаса, другими словами, от плотности запаса, оцененная при помощи однофакторного дисперсионного анализа, оказалась очень низкой. Смертность-выживание в раннем онтогенезе весенне-нерестующей норвежской сельди в гораздо меньшей степени зависит от величины родительского стада, чем от внешних условий.

В качестве универсального показателя условий формирования численности поколений в раннем онтогенезе, т.е. качества среды выживания, может быть принят коэффициент выживания поколения, который представляет из себя отношение численности организмов,

доживших до определенного возраста, к численности рожденных организмов, что может быть заменено популяционной плодовитостью, или в конце концов биомассой нерестовой части популяции.

При помощи кластерного анализа коэффициентов выживания можно выделить типы повторяющихся условий формирования численности поколений в многолетнем ряду наблюдений. Три таких типа выявлено у популяции весенне-нерестующей норвежской сельди в период 1907-1999 гг.

Сопоставление колебаний условий выживания с изменчивостью физических показателей среды в океане показало, что на уровне декадных и междекадных временных масштабах глобальных и региональных климатических характеристик наблюдается хорошо выраженная связь особенно благоприятных условий выживания с изменчивостью климатических характеристик.

Для выявления связи между неблагоприятными условиями выживания поколений этой популяции с климатическими характеристиками и для поиска климатических предикторов межгодовых колебаний условий выживания в раннем онтогенезе анализ глобальных и региональных климатических характеристик на уровне декадных и междекадных временных масштабах оказался недостаточным. Для этого, вероятно, требуется анализ климатической изменчивости непосредственно в районах репродуктивной части ареала весенне-нерестующей норвежской сельди.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бивертон Р., Холт С.* Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищевая промышленность, 1969. 248 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Бондаренко М.В., Борисов В.М., Кровнин А.С., Кловач Н.В., Мурый Г.П.* Крупномасштабные флуктуации запасов морских промысловых организмов. В кн.: Мировой океан: Использование биологических ресурсов. М.: ВИНТИ, 2001. С. 889-898.
- Бондаренко М.В., Кровнин А.С., Серебряков В.П.* Ранжирование урожайности поколений и коэффициентов выживания поколений в раннем онтогенезе промысловых рыб Баренцева моря для определения биологических ориентиров и оценки изменчивости среды. М.: ВНИРО, 2003. 187 с.
- Дементьева Т. Ф.* Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Пищевая промышленность, 1976. 240 с.
- Ижевский Г.К.* Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей. М.: Пищепромиздат, 1961. 216 с.
- Ижевский Г.К.* Системная основа прогнозирования океанологических условий и воспроизводства рыб. М.: ВНИРО, 1964. 165 с.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.* Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: ВНИРО, 2005. 235 с.
- Кровнин А.С., Кловач Н.В., Борисов В.М., Бондаренко М.В., Мурый Г.П.* Крупномасштабные флуктуации запасов морских промысловых организмов // Рыбное хозяйство. 2003. №4. С. 20-23.

Кровнин А.С., Мурый Г.П. Особенности климатической ситуации в Северной Пацифики и Северной Атлантике в 2000-2006 гг. в сравнении с предыдущим пятидесятилетием // Вопросы промысловой океанологии. Вып. 3. М.: ВНИРО, 2006. С. 194-203.

Крысов А.И., Селиверстова Е.И., Терещенко Е.С. Динамика запаса и популяционная плодовитость атлантическо-скандинавской сельди в 80-е годы // Мат. отчет. сес. по итогам НИР ПИНРО, 1993. С. 22-37.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

Хилборн Р., Уолтерс К. Количественные методы оценки рыбных запасов. Выбор, динамика и неопределенность. (Избранные главы). С.-Пб., 2001. 240 с.

Юданов И.Г. Урожайность атлантическо-скандинавских сельдей в зависимости от вековых климатических изменений // Мат. рыбохоз. исслед. Север. басс. Мурманск, 1964. Вып. 4. С. 9-13.

Anon. Report of the Study Group on the Precautionary Approach to Fisheries Management. ICES CM 1997/Assess:7. 1997. 41 p.

Anon. Report of the Northern Pelagic and Blue Whiting Fisheries Working Group. ICES CM 2002, ACFM: 2002. 289 p.

Anon. Report of the Northern Pelagic and Blue Whiting Fisheries Working Group. ICES CM 2003, ACFM: 2003. 229 p.

Anon. Report of the Northern Pelagic and Blue Whiting Fisheries Working Group. ICES CM 2004, ACFM: 2004. 300 p.

Anon. Report of the Northern Pelagic and Blue Whiting Fisheries Working Group. ICES CM 2005, ACFM: Pp. 28-107.

Anon. Report of the Northern Pelagic and Blue Whiting Fisheries Working Group. ICES CM 2006, ACFM: 2006. 294 p.

Bakun A., Parrish R.H. Environmental inputs to fishery population models for Eastern Boundary Current regions // IOC Workshop Report. 1980. №28. 67 p.

Beverton R.J.H. Long-term dynamics of certain North Sea fish populations. In «The Exploitation of Natural Animal populations» (ed. E.D. Le Cren and M.W. Holdgate). Blackwell, London, 1962. Pp. 242-259.

Beverton R.J., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish populations // Fisheries Investigation. 1957. Series 2. V. 19. UK Ministry of Agriculture, Food and Fisheries. P. 533.

Borisov V. The use of B_{pa} reference point when determining TAC for the Nea cod: how valid is it? // Ecosystem dynamics and optimal long-term harvest in the Barents Sea fisheries. Proceeding of the 11 Russian-Norwegian Symposium, Murmansk, 15-17 August, 2005. Pp. 203-218.

Borisov V., Elizarov A.A., Nesterov V.D. Environment is determinative for recruitment formation of the NEA cod (*Gadus morhua*) stock // ICES C.M. 2004/K:02. 2004. P. 134.

Borisov V.M., Elizarov A.A. Long-term variations and abiotic conditions in the ecosystem of the Barents Sea. Journal of Fisheries Biology. 1989. №35 (Suppl. A). Pp. 139-144.

Campana S.E. Year-class strength and growth rate in young Atlantic cod *Gadus morhua* // Marine Ecology Progress Series. 1996. №135. Pp. 21-26

Cushing D.H. Climate and fisheries. U. K. Academ. Press. 1982. 373 p.

Gaard E. The zooplankton community structure in relation to its biological and physical environment on the Faroe shelf, 1989-1997 // Journal of Plankton Research. 1999. №21. Pp. 1133-1152.

- Hilborn R., Walters C.J.* Quantitative fisheries stock assessment. Choice, Dynamics and Uncertainty. Chapman and Hall. N-Y, London, 1992. 570 p.
- Hjermann D.O., Stenseth N.C., Ottersen G.* Indirect climatic forcing of the Barents Sea capelin: a cohort model // Marine Ecology Progress Series. 2004. №273. Pp. 229-238.
- Hurrell J.W.* Decadal trends in the North Atlantic Oscillation, regional temperatures and precipitation. Science. 1995. №269. Pp. 676-679.
- Kawasaki T.* Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations // S. Afr. J. mar. Sci. 1992. V. 12. Pp. 238-242.
- Klyashtorin L.B.* Climate change and long-term fluctuations of commercial catches. FAO Fisheries Technical paper. 2001. №4410. 86 p.
- Krovnin A.S.* A Comparative study of climatic changes in the North Pacific and North Atlantic and their relation to the abundance of fish stocks. In: R.J. Beamish (ed.). Climate change and northern fish populations. Can. Spec. Publ. Aquat. Fish. Sci. 1995. №121. Pp. 181-198.
- Krysov A.I., Ergakova L.R.* Distribution and drift of Atlanto-Scandian herring larvae in Norwegian and Lofoten shallows in 1983-1987, In Biology and Fishery of the Blue Whiting in the Northeast Atlantic and the Norwegian Spring Spawning Herring, Bergen, 12-16 June 1989, pp.135-152. Ed. by T. Monstad. Institute of Marine Research, Beren. 1990. 358 p.
- Loeng H., Gjosaeter H.* Growth of 0-group fish in relation to temperature conditions in the Barents Sea during the period 1965-1989. ICES CM 1990/G. 1990. №49. 9 p.
- Loeng H., Bjorke H., Ottersen G.* Larval fish growth in the Barents Sea. In: Climate Change and Northern Fish Populations, Ed by R.J. Beamish. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences. 1995. №121. Pp. 691-698.
- Marshall C., Kjesbu O., Yaragina N., Solemdal P., Ulltang O.* Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1998. V. 55. Pp. 1766-1783.
- Megrey B.A., Yong-Woo Lee, Macklin S.A.* Comparative analysis of statistical tools to identify recruitment-environment relationships and forecast recruitment strength // ICES Journal of Marine Science. 2005. V. 62. Issue 7. Pp. 1256-1269.
- Mikkelsen N., Pedersen T.* How can the stock recruitment relationship of the Barents Sea capelin (*Mallotus villosus*) be improved by incorporated biotic and abiotic factors? // Polar Research. №23. Pp. 19-26.
- Ottersen G., Loeng H.* Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link // ICES Journal of Marine Science. 2000. V. 57. Issue 2. Pp. 339-348.
- Radovich J.* Effects of sardine spawning stock size and environment on year-class production // California Fish and Game. 1962. V. 48. №2. Pp. 123-140.
- Saetersdal G., Loeng H.* Ecological adaptation of reproduction in Northeast Arctic Cod // Fisheries Research. 1987. №5. Pp. 253-270.
- Saetre R., Toresen R., Anker-Nilssen T.* Factors affecting the recruitment variability of the Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) // ICES Journal of Marine Science. 2002. V. 59. Issue 4. Pp. 725-736.

Stein M., Borovkov V.A. Greenland cod (*Gadus morhua*): modelling recruitment variation during the second half of the 20th century // Fish. Oceanogr. 2004. V.13. №2. Pp. 111-120.

Toresen R., Ostvedt O.J. Variation in abundance of Norwegian spring-spawn herring (*Clupea harengus*, *Clupeidae*) throughout the 20th century and the influence of climate fluctuations // Fish and Fisheries. 2000. №1. Pp. 231-256.

Ward J.H. Jr. Hierarchical grouping to optimise an objective function // Journ. Amer. Statist. Assoc. 1963. №58. Pp. 234-244.

RECRUITMENT AND SPAWNING STOCK IN SPRING SPAWNING NORWEGIAN HERRING IN 1907-1999

© 2008 y. M.V. Bondarenko, B.N. Kotenev, A.D. Morozov, V.P. Serebryakov

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow

The precautionary approach dictates that unless it is scientifically demonstrated that there is no relationship between the parent stock and subsequent recruitment, such a relationship should be assumed to exist, even if the data are ambiguous. Data on the spring spawning Norwegian herring spawning stock biomass, population fecundity, VPA-derived abundance of age-group 3 in 1907-2002 were used in attempts to reveal recruitment dependency on spawning stock size and for retrospective calculations of the year-class strength based on the Beverton-Holt model. Several abundant year-classes in this herring population are determinative for the stock biomass for many years. Comparison of recruitment figures obtained retrospectively by means of the Beverton-Holt model with figures actually observed in the long time series demonstrated too a big difference between the figures, that precludes us from the statement to consider the model used as an adequate description of recruitment dependency on spawning stock size in the period of 1907-2002. One way variance analysis showed a very low dependence of recruitment on spawning stock size or stock density. In spring spawning Norwegian herring mortality-survival in early life history is less dependent on stock size than on ambient conditions. Survival coefficient of a year class to age 3 can be considered as a generalized index of ambient conditions, i.e. quality of environment of the year class formation during early life. This coefficient is a ratio of quantity of animals survived to a particular age to the quantity of animals born, that in fish can be substituted with population fecundity and finally with spawning stock biomass. Recurrent types of year-class formation conditions can be distinguished by means of cluster analysis. In spring spawning Norwegian herring three types of recurrent condition were defined in 1907-2002 time series. Our comparison of survival conditions variations with variations of global and regional physical indices of environment in the ocean revealed a good correspondence between shifts in the state of climatic characteristics and survival indices of this herring on decadal and inter decadal time scales. However, analysis of global and regional climatic indices on the decadal and inter decadal time scales turned out to be insufficient to obtain significant relationships between variations of survival coefficients of herring and climatic indices variations. For this purpose a thorough analysis of climatic variations is needed in particular reproductive parts of the spring spawning Norwegian herring distribution area, i.e. area of spawning and larval drift.