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

На правах рукописи
УДК 597.562-116(268.45)

ЯРАГИНА
Наталья Анатольевна

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АРКТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ (*GADUS MORHUA MORHUA* L.)

Специальность 03.00.10 – Ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва
2005

Работа выполнена в лаборатории донных рыб Северо-Европейского бассейна Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО)

Научный консультант: доктор биологических наук В.П. Пономаренко
Межведомственная ихтиологическая комиссия

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор Ю.Ю. Дгебуадзе
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

доктор биологических наук,
профессор Г.Г. Новиков
Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

доктор биологических наук,
профессор А.А. Яржомбек
Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва

Ведущее учреждение: Мурманский морской биологический институт РАН

Защита состоится 20 мая 2005 г. в 11 часов на заседании диссертационного Совета Д 307.004.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17.

Отзывы на автореферат просим присылать по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17, Ученому секретарю диссертационного Совета Д 307.004.01, факс (095) 264-91-87, электронная почта vniro@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО.

Автореферат разослан «___»_____ 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук М.А.Седова

ВНИРО
№
Библиотека

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Интенсивность промысла многих популяций тресковых рыб в Мировом океане является очень высокой, и часто промысловая смертность превышает уровень F_{MSY}, который соответствует максимальному устойчивому улову (MSY). В результате долговременного чрезмерного промысла многие популяции находятся в депрессии (Dulvy, Sadovy, Reynolds, 2003). В течение тридцати лет наблюдалось неуклонное снижение уловов основных промысловых рыб: трески, пикши, мерланга, сайды в Северном море; запасы атлантической трески уменьшились здесь на 90 % (ICES, 2002). В районе Ньюфаундленда уменьшение численности трески достигло 99 % (Hutchings, 2003). Признаков восстановления запасов до сих пор не наблюдается. По-видимому, высокая степень эксплуатации приводит к такому состоянию популяций, при котором воспроизводительная способность значительно уменьшается.

В связи с этим весьма актуально применение предосторожного подхода к регулированию промысловых ресурсов, которое должно благоприятствовать состоянию запасов и, в конечном счете, сулить значительные выгоды рыбакам. Основное требование предосторожного подхода – удержание промысла на уровне, гарантирующем сохранение воспроизводительной способности популяции, причем незнание или неопределенность в оценках запасов не может служить основанием для отсрочки или отказа от необходимых мер по управлению и охране биоресурсов. Пути достижения этого состоят в эксплуатации рыбных ресурсов на уровне, обеспечивающем существование популяции в биологически безопасных границах. Эти границы устанавливаются с помощью биологических ориентиров B_{lim} и F_{lim}, где B_{lim} – это пороговая, или граничная (limit) величина нерестового запаса, ниже которой вероятность появления неурожайных поколений увеличивается. F_{lim} – пороговый уровень промысловой смертности, предполагающий, что при ведении промысла в течение длительного времени с такой интенсивностью средняя биомасса за этот период приблизится к значению B_{lim}. B_{pa} и F_{pa} – осторожные (preacotionary approach) величина нерестового запаса и уровень промысловой смертности. Поскольку оценка запаса не является точной величиной, использование осторожных ориентиров при регулировании про-

мысла должно обеспечивать высокую вероятность того, что пороговые уровни не будут превышены. Высокий уровень неопределенности в оценке запаса ведет к увеличению дистанции между граничными и осторожными ориентирами. Концепция предосторожного подхода совпадает с принципами и идеологией рационального рыболовства, которые лежат в основе базовых документов и законов, регламентирующих работу отечественного рыбного хозяйства (Бабаян, 1998).

Расчеты показывают, что промысловая смертность, соответствующая уровню F_{MSY} для северо-восточной арктической трески, равна 0,35 (что составляет примерно 30 % изъятия) (Ковалев, в печати). Допустимая норма годовой убыли популяции, рассчитанная по методике Е.М. Малкина (1995) с учетом возраста созревания, составляет 18-20 %. Указанные значения меньше биологических ориентиров промысловой смертности F_{pa}=0,40 (т.е. 33 %-ное изъятие численности популяции) и F_{lim}=0,74, которые определены исследовательской группой ИКЕС по биологическим ориентирам северо-восточной арктической трески с учетом последних данных и одобрены Консультативным советом по регулированию промысла ИКЕС в 2003 г. Текущая промысловая смертность трески в Баренцевом море превышает все указанные расчетные значения, которые обеспечивают как максимальный устойчивый улов, так и установленные биологические ориентиры.

Интенсивность промысла трески в Баренцевом море была высокой, особенно в последней четверти двадцатого века. Так, в 1980-е годы величины F достигали 0,7-1,0, составляя в среднем 0,8 (т.е. вылавливалось около 55 % популяции). Таким образом, промысловая смертность трески была намного выше величины F_{pa}, что при отсутствии эффективных мер управления, предпринятых в конце 1980-х годов, могло привести к коллапсу запаса. Численность пополнения стада в 1980-1990-х годах уменьшилась в среднем на 150 млн экз. по сравнению с предшествующим периодом. Промысловый запас в последний период составил 60 % от такового в предшествующий период: уловы в среднем за год снизились с 760 до 480 тыс.т.

Предосторожный подход предполагает наличие связи запас-пополнение. Однако высокая степень изменчивости в данных о запасе и пополнении затрудняет точную оценку порогового уровня биомассы нерестового запаса. Кроме того, данный показатель не учитывает многих структурных особенностей половозрелой части популяции. Решение проблемы более точной оценки воздействия родительского стада на пополнение предполагает понимание биологических механизмов воспроизводства популяций рыб, в том числе процессов созревания, формирования плодовитости, особенностей структуры нерестового стада в целях получения репрезентативного показателя репродуктивного потенциала запаса. Под репродуктивным потенциалом (РП) (от латинского *potentia* – сила, мощь) понимается совокупность количественных (по числу особей), энергетических, физиологических, биохимических и других резервов популяции, необходимых для успешного размножения. В более узком смысле – это количество вителогенных ооцитов у самок популяции в период перед нерестом.

Треска Баренцева моря является наиболее изученным видом среди морских рыб, что объясняется ее особым социально-экономическим значением для прибрежного населения северных стран и ее ключевой ролью в экосистеме. Доля трески, выловленной в Баренцевом море, составляет в среднем около 75 % от всех донных видов рыб. Историю исследований трески, без преувеличения, можно назвать историей рыбохозяйственной науки на севере Европы. Научное наследие, оставленное многими поколениями исследователей, начиная с экспедиции Н.М. Книповича, предполагало комплексное изучение ресурсов Баренцева моря. Исследования А.В. Астафьевой, А.С. Бараненковой, Т.С. Бергер, В.М. Борисова, Т.И. Булгаковой, Т.С. Глебова, Н.С. Гринкевич, Е.А. Двининой, Т.Ф. Дементьевой, А.В. Долгова, Л.И.Карамушко, О.В.Карамушко, Ю.А. Ковалева, В.М.Киселевой, К.Г. Константинова, Н.И. Лебедь, Ю.М. Лепесевича, Э.Г.Лукманова, Э.М. Манкевич, В.В. Махотина, Н.В. Мироновой, А.И. Мухина, Н.В. Мухиной, Г.П. Низовцева, Ю.Ю. Марти, Н.А. Маслова, Г.Г. Новикова, С.А. Оганесян, В.К. Ожигина, Э.Л. Орловой, Н.А.Пахомовой, С.Г. Подражанской, В.П. Пономаренко, И.Я. Пономаренко, О.А. Поповой, Т.С. Расса, В.П. Серебрякова, М.А. Сониной, В.П. Сорокина, Т.К. Сысоевой, М.И. Тарвердиевой, М.Ф.Трамбачева, В.Л. Третьяка, Е.А. Филиной, Н.С. Хохлиной, Р.Я. Цееб, М.И. Шатуновского, М.С. Шевелева, А.А. Яржомбека и многих других ученых, в том

числе молодого поколения, способствовали развитию рыболовства. Иностранные ученые также много работ посвятили баренцевоморской треске; работы Богстада Б., Бьорке Г., Виборга К.Ф., Вудхэда А.Д., Гуде О., Драгезунда У., Йоргенсена Т., Йорта И., Маршалл К.Т., Меля С., Мокснеса Е., Морка Я., Наккена О., Педерсена Г., Роллефсена Г., Сандби С., Сивертсена Е., Солемдала П., Сэтерсдала Г., Тильсета С., Ультанга О., Фоссума П., Хюлена А., Чесбю У.С., Эйяда А., Элиассена Й.-Э., Эллертсена Б., Якобсена Т. в ряду наиболее значимых. Со многими из них автору посчастливилось работать в морских экспедициях и над совместными исследовательскими проектами.

Среди других тресковых запасов популяция Баренцева моря находится в ряду наиболее изученных; сопоставимы с ней по изученности популяции трески Балтийского моря, залива Св. Лаврентия, Джорджес-банки, района Исландии. Достаточно полные ряды наблюдений, включающие многие характеристики воспроизводительной системы, особенностей нереста и ранних стадий развития, имеются по популяции трески Баренцева моря (Tomkiewicz et al., 2003). Углубленное исследование механизмов воспроизводства на примере данной популяции может служить аналогом для понимания репродуктивных процессов запасов с бедными и средними базами данных.

Цели и задачи исследований. Целью работы было изучение воспроизводительной способности стада северо-восточной арктической трески в условиях крупномасштабного промысла более чем за пятьдесят лет (1946-2001 гг.).

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: изучить размерный, возрастной, половой состав популяции трески; проанализировать возрастные, сезонные и межгодовые особенности полового созревания самцов и самок трески, индивидуальную плодовитость трески; оценить влияние условий питания и жиронакопления на репродуктивный потенциал стада; рассмотреть различные показатели репродуктивного потенциала и выявить те из них, которые имеют наиболее тесные связи с пополнением.

Научная новизна. Впервые на основе многолетних материалов изучена динамика полового созревания самцов и самок трески. Показан половой диморфизм в темпе полового созревания. Выявлена связь между биологическими по-

казателями трески и темпом ее полового созревания. Показаны адаптационные изменения воспроизводительной системы популяции СВА трески за многолетний период интенсивного промысла. Рассмотрены различные показатели репродуктивного потенциала стада. В качестве индекса репродуктивного потенциала предложен энергопотенциал нерестовых самок. Выявлены критические периоды в становлении поколений, когда значительно меняется их численность.

Положения, выносимые на защиту, можно сформулировать следующим образом.

1. Темп полового созревания трески Баренцева моря меняется в зависимости от плотности популяции и количества корма, при этом отмечена трендовая составляющая, направленная на увеличение темпа созревания за период исследований.

2. Соотношение полов не является величиной постоянной, оно изменяется как по возрастам, так и по поколениям; зависит от полового диморфизма в темпах созревания самцов и самок трески, сильно флюктуирующей урожайности поколений и от влияния промысла.

3. В процессе формирования поколений трески Баренцева моря выявлены два критических периода: от общей (потенциальной) до реализованной (или физиологической по В.Н. Иванкову, 2001) продукции икры и от эмбриона до стадии личинки.

4. Биомасса половозрелых самок, энергопотецциал печени нерестовых самок, индекс возрастного разнообразия, т.е. альтернативные (от латинского *alter* – один из двух, т.е. допускающие одну из двух или нескольких возможностей) показатели репродуктивного потенциала могут быть рекомендованы для оценки зависимости запас-пополнение.

5. Теснота связи индексов РП с пополнением в современный период (начиная с 1980 г.) стала сильнее по сравнению со всем периодом исследований и с историческим периодом (1946-1980 гг.).

Практическая значимость исследований. Результаты исследований значительно дополняют имеющиеся знания о репродуктивной биологии этой популяции, дают понимание экологических последствий воздействия промысла на

многие параметры популяции трески (размерно-возрастной и половой состав, разнокачественность роста и полового созревания, локализацию, время и эффективность нереста, выживаемость потомства), показывают пути поддержания оптимального соотношения структурных компонентов ее запаса и могут быть апробированы на других морских гидробионтах. Восстановленные временные ряды характеристик воспроизводительной системы трески могут быть использованы для определения более точных значений пороговых ориентиров на основе альтернативных индексов репродуктивного потенциала, имеющих биологический смысл, что позволит впоследствии более обоснованно регулировать промысел, поддерживая оптимальное соотношение различных структурных компонентов запаса.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на заседаниях Рабочих групп по арктическому рыболовству Международного Совета по исследованию моря (ИКЕС), Рабочих групп НАФО по репродуктивному потенциалу, Симпозиуме НАФО по созреванию, росту и кондиции донных рыб (1998), на Рабочей группе ИКЕС/ГЛОБЕК по динамике роста (2000), на сессиях ИКЕС (1990, 1991, 1994, 1995, 1996, 1998, 2001), Всероссийских конференциях по долгосрочному прогнозированию (1995, 1998), Первом конгрессе ихтиологов России (1997), на 8-м российско-норвежском симпозиуме (1999), Всесоюзной и Всероссийской конференциях по промысловой океанологии (1990, 2002), Отчетных сессиях ПИНРО, а также на Ученых советах, расширенных коллоквиумах специалистов ПИНРО в 1990-2003 гг.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 60 работ, 1 монография.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 210 страницах. В работе имеются 24 таблицы и 52 рисунка. Состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов. Список литературы включает 377 названий, в том числе 115 на русском и 262 на иностранных языках.

Благодарности. Выполнение сбора полевых материалов, проходившего круглогодично в разных районах Баренцева моря за столь длительный период времени, разумеется, не под силу одному человеку. Автор приносит искреннюю благодарность всем сотрудникам ПИНРО, принимавшим участие в экспедициях

по сбору и обработке материала по треске Баренцева моря. Глубокая признательность выражается моим учителям, коллегам и соавторам.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методика

В основу работы положены материалы, собранные в экспедициях на научно-исследовательских, научно-промысловых судах ПИНРО и «Севрыбпромразведки», наблюдателями на промысловых судах в Баренцевом и Норвежском морях более чем за 50-летний период: с 1946 по 2001 г. Автор принимала непосредственное участие в ряде морских экспедиций в 1976-2000 гг., и, будучи основным исполнителем по данной теме, обобщала и анализировала первичную информацию, поступавшую в лабораторию донных рыб ПИНРО, подготавливала рекомендации по регулированию промысла, промыслово-биологическую информацию для рыбодобывающих организаций. В ходе работ автором критически рассмотрена вся доступная литература по репродуктивному потенциалу тресковых рыб.

Использованы многолетние (1946-2001 гг.) материалы из базы данных ПИНРО, совместной российско-норвежской базы данных по содержимому желудков гидробионтов Баренцева моря, отчетов Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству, включающие следующие параметры популяции: численность разных возрастных групп трески, рассчитанная методом ВПА; средняя длина и масса рыб по возрастам и районам ИКЕС; соотношение полов у трески разного возраста и размера; огивы половозрелости; среднемесячные и среднегодовые величины гепатосоматического индекса (или жирности рыб) по разным возрастным и размерным группам; данные качественных и количественных анализов питания трески; данные по индивидуальной плодовитости (Киселева, 2000; Ярагина, Долгов, Киселева, 2003).

Для оценки темпа полового созревания использован метод, предложенный нашим коллективом авторов под творческим руководством И.Я. Пономаренко (Ponomarenko V., Ponomarenko I., Yaragina, 1980). При этом использовались результаты анализов гонад, проведенных в период миграции трески к местам зи-

мовки и нереста (ноябрь-февраль), когда развивающиеся половые клетки, которые будут выметываться в предстоящем нерестовом сезоне, наиболее четко отличаются от клеток неполовозрелых рыб. Стадии зрелости определяли визуально по 6-балльной шкале (Сорокин, 957, 1960; Филина, 2001). К неполовозрелым относили рыб, имевших в указанный период гонады на I и II стадиях зрелости (коэффициент зрелости – менее 0,9 %), а к половозрелым – рыб, гонады которых были на стадиях зрелости от II-III до VI-II.

За показатель энергетического потенциала репродукции принимался общий энергозапас липидов в печени половозрелых самок в год нереста (с июля предшествующего года по июнь года нереста).

Общий энергозапас липидов (ОЭЛ) в печени половозрелых самок в год нереста рассчитывался как:

$$\text{ОЭЛ (kJ)} = \sum n_a \cdot m_a \cdot s_a \cdot w_a (\text{ГПСИ}_a \cdot 0{,}01) \cdot \text{энергозапас печени}_a,$$

где n_a – численность рыб разных возрастных групп; m_a – доля половозрелых рыб в возрасте а; s_a – доля самок среди половозрелых рыб разного возраста по отдельным годам (Пономаренко, Ярагина, 1995); w_a – масса рыб по возрастным группам, в граммах; ГПСИ_a – гепатосоматический индекс по возрастам, в процентах. Энергозапас печени, показывающий количество энергии, содержащейся в 1 г ткани печени (kJ/г), рассчитан по уравнению, полученному в экспериментах, из нашей совместной работы с исследователями разных стран (Marshall, Yaragina, Lambert, Kjesbu, 1999).

Величина суточного рациона трески каждой возрастной группы рассчитывалась по модели дос Сантоса (dos Santos, 1990) в модификации Богстада и Меля (Богстад, Мель, 1992), которая учитывает массу пищи в желудке, температуру воды, скорость переваривания разных видов жертв и массу рыбы. Для расчета рационов в энергетическом выражении величины рационов в граммах отдельно для каждого вида жертв умножались на калорийность соответствующей жертвы и затем суммировались (Долгов, 1999).

Исследования плодовитости проведены на 358 пробах гонад трески, взятых в 1985, 1990, 1991, 1993-1996, 1999 и 2000 гг. в различных районах Баренцева моря. Отбирались гонады трески в IV стадии зрелости (Сорокин, 1957). Для

определения индивидуальной плодовитости из разных участков левой и правой гонады брали по навеске массой 0,5 г, которую взвешивали на электронных весах с точностью до 0,01 г. Количество икринок в навесках пересчитывалось на массу каждой части гонады (без веса пленки), количество икринок, полученное в левой части гонады, суммировалось с таковым в правой (Киселева, 2000).

Популяционная плодовитость, или общая продукция икры (ОПИ) рассчитывалась по формуле В.П. Серебрякова с соавторами (1984) с учетом специфичных по годам величин индивидуальной плодовитости, доли половозрелых рыб и соотношения полов.

Для сравнения среднегодовых значений биологических показателей у рыб с разными стадиями зрелости гонад использована программа STATISTICA 5.5 (1984-1999 StatSoft Edition, Inc.).

Значения среднего возраста полового созревания (A_{50}) вычислены в двух вариантах: по поколениям (1955-1991 гг.) и по годам (1959-2000 гг.). Для оценки параметров *a* и *b* уравнения вида $y = 1/(1+e^{ax+b})$, где *y* – фактические доли половозрелых рыб в разном возрасте (*x*), использовался стандартный пакет программ STATISTICA (нелинейное оценивание). Параметры уравнений получены минимизацией суммы квадратов отклонений между наблюдаемыми и теоретическими кривыми.

В работе использованы материалы ихтиопланктонных съемок, которые выполнялись ПИНРО с 1959 по 1993 г. Методы сбора икры и личинок были одинаковыми в течение всего 35-летнего периода. Работы на определенных гидрологических разрезах и отдельных банках выполнялись в постоянные сроки, не менялось также ни количество станций, ни орудия лова. Методика съемки подробно описана в работе Н.В. Мухиной с соавторами (Mukhina, Marshall and Yaragina, 2003). За показатель годовой численности икры и личинок трески взято относительное их количество на лов в каждой съемке.

Возрастное разнообразие нерестового запаса (H) по годам было рассчитано по методу Шэннона (Shannon, 1948):

$$H = (n \cdot \log(n) - \sum_{i=1}^{k} fi \cdot \log(fi)) / n ,$$

где k – число возрастных групп половозрелых рыб, n – общее число половозрелых рыб всех возрастов, fi – число половозрелых рыб в *i*-й возрастной группе.

Весь период исследований разбит на два: «исторический», включающий поколения 1946-1979 гг., и «современный» – поколения 1980-1998 гг. Расчеты связи запас-пополнение проведены для всего периода исследований: исторического и современного. За показатель пополнения трески принималась численность трехгодовиков, рассчитанная методом виртуально-популяционного анализа (ВПА) (Баранов, 1918; Бивертон, Холт, 1969; ICES, 2002).

В качестве индикатора теплового состояния вод в Баренцевом море использовалась температура воды на стандартных гидрологических разрезах, наиболее часто выполняемых ПИНРО: № 6 («Кольский меридиан»), № 8 («Харловский разрез») и № 10 в слое 0-50 и 0-200 м в отдельные месяцы годового цикла развития молоди (Терещенко, 1999). Эти разрезы расположены на акватории южной части Баренцева моря и отражают тепловое состояние вод в Центральной ветви Нордкапского течения, Основной и Прибрежной ветвях Мурманского течения.

Глава 2. Основные сведения о популяции северо-восточной арктической трески

Популяция трески, обитающей в Баренцевом море и смежных с ним районах, является одной из самых больших в Северной Атлантике. В разных источниках она называется «лофотено-баренцевоморской», «аркто-норвежской», «баренцевоморской», «северо-восточной арктической». Под последним названием она входит в реестр запасов, оцениваемых Международным Советом по исследованию моря (ИКЕС). Ареал трески определяется в основном районами распространения атлантических и прибрежных вод. Температурный диапазон встречаемости взрослой рыбы – от 0 до 6 °С в придонном слое. Океанологические условия моря оказывают большое влияние на состояние запаса трески как непосредственно через среду обитания, изменяя миграции рыб и выживаемость особей разных поколений, так и через трофическую сеть, вызывая колебания обилия и доступности пищи.

Треска относится к рыбам с продолжительным жизненным циклом. Отдельные особи могут доживать до 20-25 лет, однако треска старше 15 лет встречается в уловах крайне редко. Пополнение промыслового запаса трески в Баренцевом море происходит особями в возрасте 3-4 лет, достигшими длины 42-47 см (масса 0,75-1,0 кг). Треске Баренцева моря присущи большие флюктуации численности поколений, которые вызывают изменения промыслового и нерестового запасов. Так, в период 1946-2002 гг. наблюдались 16-кратные колебания численности поколений трески в возрасте 3 года: наиболее богатое поколение появилось в 1970 г. (оценено в 1819 млн экз.), наиболее бедное – в 1966 г. (оценено в 112 млн экз.) (ICES, 2002).

Оценки промыслового запаса трески (особей в возрасте 3 лет и старше) в 1946-2002 гг. также характеризовались значительными колебаниями, однако их размах был ниже, чем амплитуда флюктуаций оценок численности отдельных поколений. В 1946 г. после военного запуска промысла величина запаса была максимальной, составляя около 4,2 млн т. Неуклонное снижение запаса, прерывавшееся в периоды вступления в стадо богатых поколений 1948-1950, 1963-1964, 1969-1970 гг., продолжалось до середины 1980-х годов (рис.1). Рост запаса, достигшего локального максимума (оценен в 2,3 млн т) в 1993 г., был обусловлен появлением в стаде ряда богатых и средних по численности поколений, а также высоким темпом роста трески в 1992-1993 гг. Затем промысловый запас трески начал снижаться, и к началу 2000 г. его расчетная биомасса составила 1,04 млн т, что вдвое ниже среднемноголетнего уровня (2,03 млн т).

Популяции трески, обитающей в разных районах Северной Атлантики, имеют неодинаковый темп роста, что обусловлено в большой мере различиями условий среды. Средняя температура воды придонного слоя в районах обитания медленно растущей трески Баренцева моря составляет всего 2-4 °С в отличие от быстро растущей трески Северного моря, обитающей при 8 °С (Brander, 1995). Северо-восточной арктической треске присуща большая межгодовая и сезонная изменчивость в росте (рис.2) (Dementyeva, Mankevich, 1965; Пономаренко, 1968; Пономаренко В., Пономаренко И., Ярагина, 1985; Yaragina, 1989; Jørgensen, 1992; Nilssen et al., 1994; Ожигин, Ярагина, Третьяк, Ившин, 1996). Главными

факторами, влияющими на темп роста, признаны температура воды, кормовые условия и плотность популяции, причем их относительное влияние на изменения роста не является постоянным во времени. Роль температуры воды, отражающей целый комплекс гидрофизических процессов в среде, в условиях Баренцева моря (северная окраина ареала) весьма велика. Между изменениями длины/массы трески и температуры воды, суммированной за 2-4 года, предшествующих вступлению рыбы в определенный возраст (от 3 до 9 лет), существует прямая, статистически значимая связь (Ожигин, Ярагина, Третьяк, Ившин, 1996). Влияние кормовых условий также очевидно, но оценить их довольно сложно, поскольку спектр питания трески довольно широк. Изменения темпов роста северо-восточной арктической трески связаны, в первую очередь, с колебаниями численности основного кормового объекта – мойвы. Между длиной/массой трески отдельных возрастных групп и индексом численности мойвы, учитывающим потребление ее треской, существует слабая, но статистически значимая положительная связь (на сдвигах от минус 1 до минус 3 лет по отношению к году вылова). Переход на питание резервными кормовыми объектами требует некоторого времени на адаптацию (в среднем около года) и сопровождается снижением темпа роста рыб.

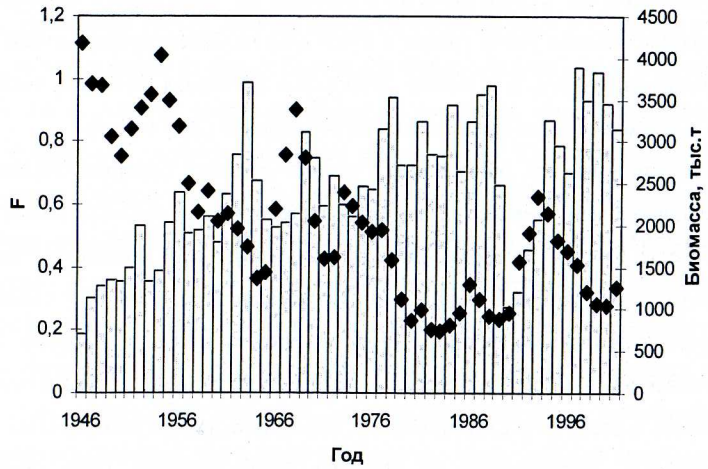


Рис.1. Динамика биомассы промыслового запаса северо-восточной арктической трески (ромбы) и коэффициента промысловой смертности трески в возрасте 5-10 лет (столбики) в 1946-2001 гг.

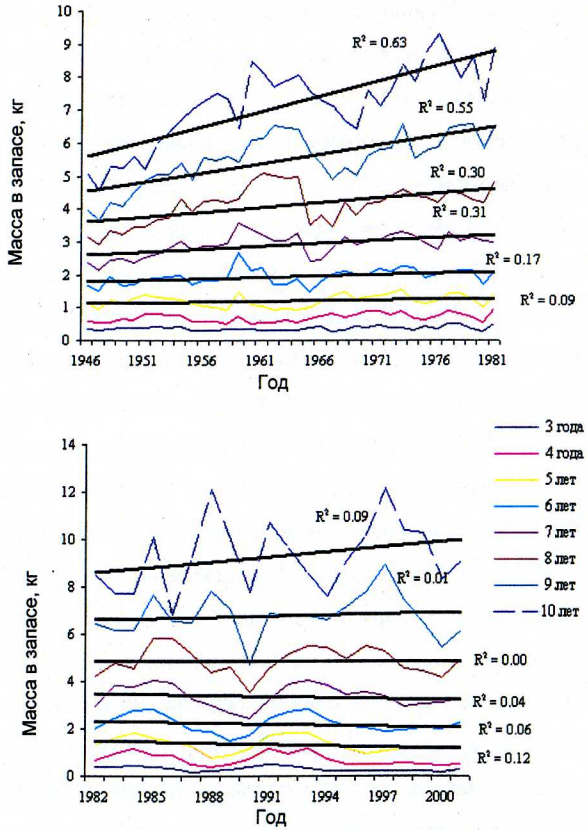


Рис. 2. Средняя масса трески в возрасте от 3 до 10 лет в 1946-1981 гг. (вверху) и в 1982-2001 гг. (внизу). Прямыми линиями показаны линейные тренды

Многолетние тренды повышения средней массы рыб по возрастным группам, отмеченные за период исследований, можно в целом связать со снижением запасов и разрежением популяции за счет воздействия интенсивного промысла, который привел к увеличению относительного обилия корма и видоизменению размерной структуры возрастных классов (Пономаренко В., Пономаренко И., Ярагина, 1985; Jørgensen, 1990; Ковалев, Ярагина, 2003).

У трески в возрасте 1-4 лет нет каких-либо тенденций изменчивости средней массы особи, поскольку основу питания ее составляют в основном беспозвоночные (макрозоопланктон), межгодовая изменчивость биомассы которых

очень высока и намного превышает изменчивость биомассы самой трески данных возрастных групп. На молодь в возрасте 1-4 лет больше влияет численность особей смежных поколений, которые являются наиболее близкими пищевыми конкурентами. Начиная с возраста 5-6 лет, отмечается слабый тренд, показывающий повышение массы одновозрастных особей в последние годы по сравнению с историческим периодом.

Пищевой спектр трески чрезвычайно широк. В желудках взрослой трески обнаружено более 200 видов организмов, из которых наиболее важное значение имеют 20-25 видов. Основной пищей трески Баренцева моря являются рыбы – мойва, сельдь, сайка, молодь трески и пикши, камбалы-ерша, морских окуней и т.д., составляющие 66-84 % от среднего общего индекса наполнения желудков (Зенкевич, Броцкая, 1931; Зацепин, Петрова, 1939; Пономаренко, Ярагина, 1985, 1990; Орлова, Матишов, 1993; Tretyak, Korzhev, Yaragina, 1991; Долгов, 1999). Главный рыбный объект питания – мойва, значение которой наиболее велико у трески длиной 40-70 см. Нагул трески Баренцева моря происходит в двух основных районах: южной части моря и Медвежинско-Шпицбергенском районе. Особенностью питания трески является его сезонность: периоды интенсивного откорма в течение года чередуются с периодами слабого питания или вынужденного голодания, одни кормовые объекты сменяются другими.

Наиболее интенсивный откорм трески в южной части Баренцева моря происходит в марте-апреле, объектом питания является мойва, идущая на нерест, преднерестовая и посленерестовая. В Медвежинско-Шпицбергенском районе наиболее интенсивно треска питается нагуливающейся мойвой, как половозрелой, так и неполовозрелой, в июле-августе и октябре. Доступность мойвы для трески меняется весьма значительно в связи с колебаниями численности мойвы (Tjelmeland, 1992) (рис.3) и (или) степени перекрытия ареалов этих двух видов (Ожигин и др., 1996). Различия в величинах доли мойвы в желудках трески (P_{cap}) по месяцам и годам весьма значительны. Бедные относительно питания мойвой годы, имеющие значения P_{cap} постоянно менее 50 %, включают 1987, 1988, 1995-1998 гг. Хорошие относительно откорма мойвой годы, определенные нами как годы, имеющие более трех наблюдений P_{cap}, которые выше 50 %, включают

1990, 1991, 1993, 1994, 1999 и 2000 гг. Запас мойвы был максимальным (7,3 млн т) в 1991 г. (Gjøsæter, 1998). В этом году шесть из девяти наблюдений P_{cap} были выше 50 %, а максимальное значение P_{cap} равнялось 98 %. Максимальные значения P_{cap} отмечались обычно в марте и апреле. В некоторые годы (1989, 1991-1994, 1999 гг.) второй пик откорма мойвой наблюдался во второй половине года. Таким образом, осенние пики в значениях P_{cap}, наряду с весенними, отмечаются в годы, благоприятные по условиям питания трески мойвой.

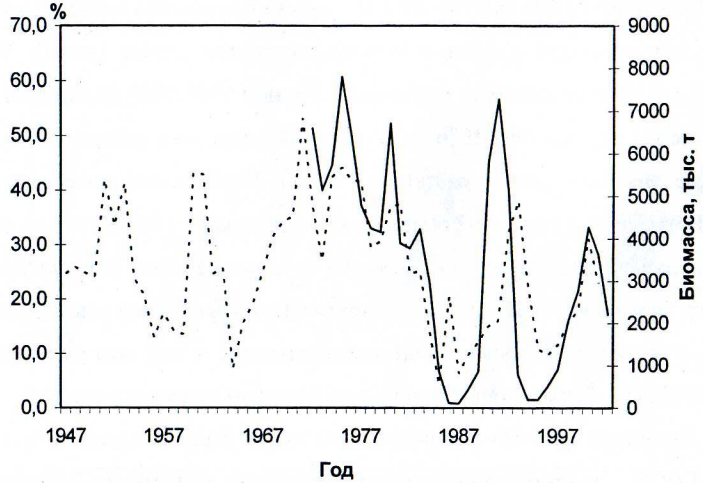


Рис. 3. Биомасса запаса баренцевоморской мойвы согласно инструментальным оценкам (ICES, 2003) (сплошная линия) и частота встречаемости мойвы в питании трески в южной части Баренцева моря (Пономаренко, Ярагина, 1990, с дополнениями)

Расчетные годовые рационы составляли от 840 до 2670 г у трески в возрасте 3 года и от 14,7 до 23,700 кг у трески в возрасте 13 лет, в энергетическом выражении эти величины составили 0,9-4,2 и 16-32 тыс. ккал соответственно. Относительные величины годовых рационов в 1984-2001 гг. изменялись от 160 % (1987 г.) до 320 % (1991 г.) от величины запаса трески.

Основные резервы липидов трески (до 70-80 %) содержатся в печени (Trout, 1957; Миндер Л. и Миндер Р., 1967; Подражанская, Яржомбек, 1970; Love, 1980; Lambert, Dutil, 1997). Гепатосоматический индекс (ГПСИ) – весьма динамичный показатель, отражающий условия питания трески (Lambert, Dutil, 1997; Yaragina, Marshall, 2000). Резервы липидов, отложенных в печени рыб, ис-

пользуются в периоды голодания у неполовозрелых особей и в течение годового цикла созревания гонад – у половозрелых (Кривобок, Токарева, 1972; Масленникова, 1970, 1978; Ярагина, 1990; Kjesbu et al., 1991). Показано, что изменения содержания липидов в зависимости от пищевого рациона воздействуют на репродуктивный потенциал рыб как на индивидуальном (Henderson et al., 1996; Henderson and Wong, 1998; Adams, 1999), так и на популяционном уровне (Boyd et al., 1998).

Значения ГПСИ за 1946-2001 гг. сильно изменялись, оставаясь более или менее синхронными у разных размерных групп трески (рис.4). Величины $ГПСИ_{год}$ были относительно стабильны в период 1946-1963 гг., причем на 1-2 % ниже, чем в период 1967-1976 гг., в который длительно наблюдались довольно высокие значения этого показателя (>5 %). Наибольшие колебания величин ГПСИ отмечены в 1987-1997 гг., когда их минимумы в 1987 и 1995 гг. совпадали или следовали за минимумами в биомассе запаса мойвы (см. рис.3). В 1986-1988 гг. значения $ГПСИ_{год}$ у крупных размерных групп были равны или ниже таковых у мелких размерных групп, свидетельствуя о том, что уменьшение значений $ГПСИ_{год}$ было непропорционально бóльшим у крупной трески.

Значимые (p<0,01) положительные связи были найдены между величинами $ГПСИ_{год}$ и преобразованными в логарифмы значениями биомассы запаса мойвы (Yaragina, Marshall, 2000). Когда запас мойвы был ниже 1 млн т, значения $ГПСИ_{год}$ быстро уменьшались, тогда как при запасе мойвы более 2 млн т наблюдалось только небольшое увеличение $ГПСИ_{год}$. При высоком запасе мойвы значения $ГПСИ_{год}$ у крупной трески были выше, чем у мелкой.

Величины ГПСИ зависят от размеров трески. У особей длиной 41-60 см верхней границей среднегодовых значений ГПСИ являлись 6-7 %. У рыб свыше 60 см наблюдались бóльшие среднегодовые значения ГПСИ, когда численность/доступность мойвы была высокой. По-видимому, крупная треска имеет больше возможностей для аккумулирования энергии в печени в течение всего года. Но она и больше, чем мелкая треска, зависит от величины запаса мойвы, требуемой для достижения таких высоких значений ГПСИ. Большая «емкость» для аккумулирования энергии крупной треской является, видимо, весьма выгод-

ной стратегией, так как крупная треска тратит диспропорционально большее количество энергии во время нереста. Связи между величиной запаса баренцевоморской мойвы и ГПСИ трески говорят о том, что численность мойвы косвенно влияет и на репродуктивный потенциал запаса трески. При низком запасе мойвы (и ГПСИ трески) увеличивается, по-видимому, и смертность нерестовых самок, чьи энергетические резервы истощаются, как было показано для трески из северной части залива Св. Лаврентия (Lambert, Dutil, 2000).

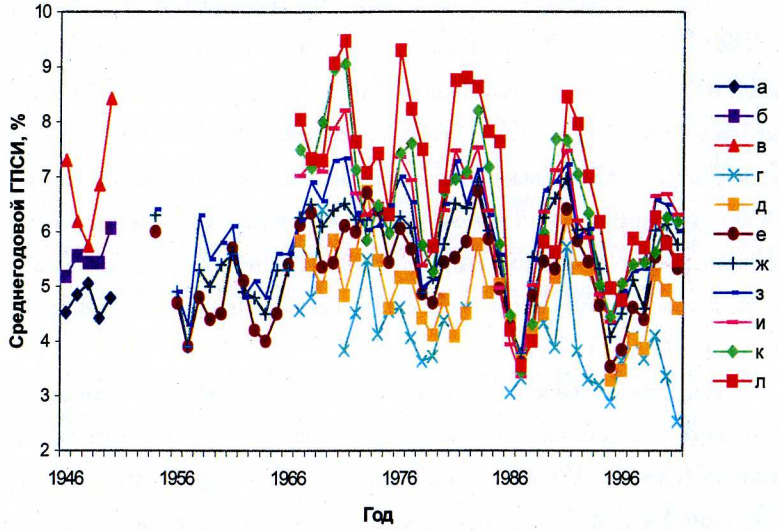


Рис. 4. Колебания среднегодового гепатосоматического индекса трески разных размерных групп в 1946-2000 гг.: а – 0,5-1,5 кг; б – 1,5-3 кг; в – более 3 кг; г – 21-30 см; д – 31-40 см; е – 41-50 см; ж – 51-60 см; з – 61-70 см; и – 71-80 см; к – 81-90 см; л – 91-100 см

Глава 3. Характер полового созревания трески в Баренцевом море

Онтогенез рыб обычно подразделяют на несколько стадий. Эти стадии следующие: эмбрионально-личиночное развитие (ранний онтогенез), предрепродуктивный (рост неполовозрелых особей), репродуктивный и пострепродуктивный (старение) (Расс, 1948; Крыжановский, 1949; Васнецов, 1953; Шатуновский, 1980; Balon, 1984). В ходе эмбрионально-личиночного развития появляются первичные половые клетки, мигрирующие к месту зачатка гонады, где начинается их размножение. Предрепродуктивный период характеризуется формированием

оогоний и ооцитов протоплазматического роста; причем продолжительность предрепродуктивного периода может сильно варьировать. Перед первым нерестом, который происходит уже в репродуктивный период, начинается вителлогенез, который длится обычно 4-6 мес.

Эмбриогенез у северо-восточной арктической трески продолжается в среднем около 20-30 дней в зависимости от температуры воды. При характерных для основного района нереста (Вест-фиорда) условиях, т.е. при среднемноголетней температуре около 3 °С, срок развития икры составляет 25 дней (Ellertsen et al., 1987), при 0 °С – 37 сут (Левасту, Хела, 1974). Продолжительность этапа личинки от выклева до метаморфоза составляет в среднем 2 мес. (Kvenseth, 1983; цит. по Бьёрке, Сандби, 1984; Треска Баренцева моря…, 1996). Неполовозрелые особи растут в длину, увеличивают свою массу, накапливают энергию в течение 5-8 лет, и в определенный момент особью «принимается физиологическое решение», после чего начинается созревание гонад, которое продолжается с осени до весны и заканчивается первым в жизни нерестом. Нереститься треска может 5-6 раз в жизни и более.

Продолжительность периода полового созревания наиболее высока у северо-восточной арктической трески по сравнению с другими тресковыми популяциями (Lambert, Yaragina, Kraus, Marteinsdottir, Wright, 2003). Самый ранний отмеченный возраст созревания баренцевоморской трески составляет 3 года, самый поздний – 12 лет, массовое созревание наблюдается в возрасте 7-8 лет. Минимальные размеры тела при первом созревании у самцов составляли 37 см, у самок – 42 см; в то же время часть особей популяции оставалась неполовозрелой до размера 100 см (Глебов, 1963). Это подтверждается и данными Т. Йоргенсена, свидетельствующими об отсутствии половозрелых рыб у поколений 1923-1924 гг. в возрасте 7 лет, и об их полном (100%-ном) созревании только к 13 годам (Jørgensen, 1990).

Позднее созревание часто ассоциируют с популяциями высоких широт, где условия среды более изменчивы и где низкая температура воды может задерживать физиологическое развитие. Созревание также связывают с численностью запасов, так как гетерогенность большого запаса способствует развитию

позднего созревания (Garrod and Horwood, 1984). Обе эти гипотезы применительно к северо-восточной арктической треске имеют одинаковую направленность и объясняют более позднее созревание популяции трески в Баренцевом море по сравнению с другими популяциями трески.

Продолжительность репродуктивного периода у рыб может быть различной. По нерестовым меткам на отолитах (Jørgensen, 1990) зафиксировано до 8-9 нерестовых периодов у северо-восточной арктической трески поколений 1920-х годов. В настоящее время в условиях интенсивного промысла особям удается отнереститься в среднем не более 1-2 раз в жизни. Косвенным показателем количества нерестовых сезонов у рыб является длина размерного ряда (количество размерных или возрастных классов) или максимальные размеры рыб в стаде.

По-видимому, для развития гонад необходим определенный запас энергии, так называемая избыточная энергия (Винберг, 1956; Ware, 1980; Яржомбек, 1996). Не все особи одного поколения накапливают ее одновременно в силу широкого географического расселения, неодинаковых кормовых и природных условий. Кроме того, рыбы, по-видимому, разнокачественны по генотипу, в связи с чем их созревание наступает в разное время. Изменения относительного количества половозрелых рыб по отдельным возрастным группам весьма велики (рис.5). Размах колебаний по отдельным годам и поколениям составляет от 5 до 80 %. Величины стандартного отклонения наиболее велики у особей в возрасте 7-9 лет.

Нами было установлено, что возраст 50 %-ного полового созревания северо-восточной арктической трески (A_{50}) испытывал значительные изменения в пределах от 11,00 лет в 1958 г. до 6,22 лет в 1992 г. (рис.6). Прослеживается четкий тренд уменьшения возраста полового созревания трески от конца 1940-х годов к середине 1990-х с 10-11 лет до 6-7 лет, на фоне которого отмечались локальные максимумы (1957-1958, 1968-1969, 1974-1976, 1987 гг.). Сопоставление A_{50} трески с биомассой запаса в предшествующий год показывает значимую положительную связь между ними (R^2=0,58), т.е., чем выше запас, тем позднее созревают составляющие его особи, что говорит о влиянии плотности популяции на темп созревания рыб.

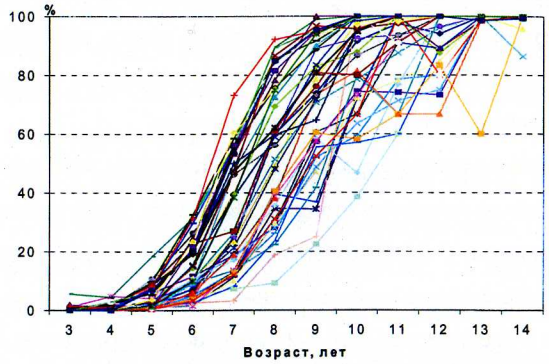


Рис. 5. Огивы половозрелости трески в 1959-2000 гг. (Yaragina, 2001)

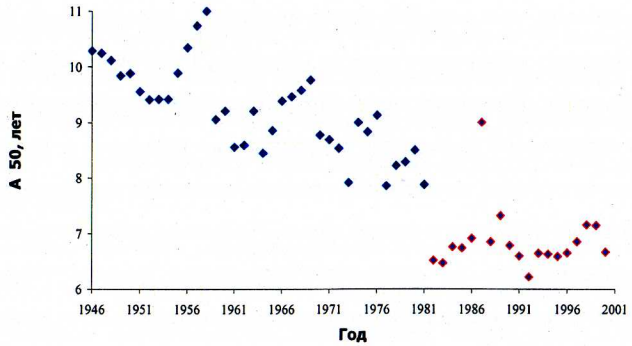


Рис. 6. Возраст 50 %-ного созревания (A_{50}) трески в 1946-2001 гг. (Ковалев, Ярагина, 2003)

Доля зрелых рыб среди одноразмерных особей также изменялась по годам. Ускоренное созревание баренцевоморской трески, как было определено нами, выразилось в увеличении доли зрелых рыб в размерных группах от 65 до 80 см. У самцов это возрастание произошло раньше, чем у самок. Ускорение созревания трески трудно объяснить только повышением темпа ее роста, хотя этот фактор является основным. Среди одноразмерной трески доля зрелых особей существенно возросла в 1980-е годы, причем доля половозрелых самцов более всего выросла у особей длиной 60-70 см, а самок – у особей длиной 70-80 см (И.Пономаренко, 1984; Пономаренко, Ярагина, 1995). Длина трески, при которой 50 % особей популяции достигают половой зрелости, за период исследований уменьшилась примерно на 12 см. В данном случае нельзя исключить селекционное влияние интенсивного промысла, ведущего к увеличению в популяции доли не только рано созревающих рыб (Борисов, 1978), но и особей, созревающих при меньшей длине.

Показателями влияния темпа роста на созревание трески Баренцева моря являются результаты сравнения этих характеристик у рыб в отдельные годы. Например, доля половозрелых самцов и самок в годы с наиболее быстрым темпом роста (1967, 1971, 1972 гг.) была несколько выше, чем в годы с наиболее медленным темпом роста (1969, 1974, 1975 гг.) (Пономаренко В., Пономаренко И., Ярагина, 1985); статистически значимые различия наблюдались только у рыб в возрасте 7-9 лет, тогда как у рыб до 7 лет различий не было, а у рыб 10 лет и старше стандартные отклонения были очень велики, что не позволяет говорить о достоверности различий.

Для выявления связи между энергетическим рационом питания трески и темпом полового созревания были проанализированы данные о годовых и суммарных рационах и о доле половозрелых рыб каждого поколения. Было выяснено, что максимальные величины коэффициента детерминации (R^2=0,44-0,59) отмечались у трески в возрасте 4-5 лет и только для рациона в период, непосредственно предшествующий созреванию. Зависимости между долей половозрелых рыб и величиной энергетического рациона трески в более ранние периоды ее жизненного цикла отмечено не было. Связь между долей половозрелых рыб и суммарными годовыми рационами была тоже выявлена только для трески в возрасте 4 и 5 лет и только в год, непосредственно предшествующий наступлению половой зрелости. Можно говорить о том, что скорость созревания определяется интенсивностью питания исключительно в год созревания трески. Годовой рацион в энергетическом выражении значимо определяет скорость созревания рыб определенного поколения в возрасте от 4 до 6 лет. На созревание особей старших возрастных групп влияние энергетического рациона было незначительным.

Сравнение значения мойвы в питании трески в целом и для каждой возрастной группы трески в годы с высоким (1993 г.) и низким (1996 г.) запасом мойвы показало влияние мойвы на уровень энергозапаса трески. Обнаружены также различия в темпе полового созревания: доли половозрелых рыб в каждой

возрастной группе трески в 1996 г. были на 0,8-20,1 % ниже аналогичных показателей в 1993 г. Наибольшие различия в доле половозрелых рыб отмечались у трески в возрасте 5 лет, что еще раз подтверждает предположение о важности этого периода для полового созревания трески.

Соотношение полов детально исследовано нами на данных за 1959-2001 гг., поскольку это одна из важных черт популяции, характеризующих ее репродуктивный потенциал. У трески в связи с половым диморфизмом в темпах созревания самцов и самок, а также неодинаковой продолжительностью жизни особей разных полов в нерестовой популяции наблюдается различное соотношение полов как в возрастных, так и в размерных группах. В среднем среди половозрелой трески в возрасте до 10 лет и в размерных классах до 90-95 см преобладают самцы, среди более крупной трески – самки; старшие возрастные группы и самые крупные особи представлены в стаде преимущественно самками (Пономаренко, Ярагина, 1995).

Доля самок в нерестовой популяции трески – весьма вариабельный показатель. Соотношение полов может меняться как от поколения к поколению, так и внутри одного поколения. Так, при вступлении в нерестовое стадо рекрутов урожайного поколения в нем увеличивается доля самцов, созревающих раньше, чем самки; по мере взросления доля самцов в поколении уменьшается. За весь период исследований прослеживается четкая тенденция к уменьшению процента самок в нерестовом запасе. Крайне низкие доли самок в популяции отмечались, судя по нашим и норвежским данным, в конце 1960-х, в конце 1980-х годов и в конце 1990-х годов. Постепенное и неуклонное увеличение доли самцов в нерестовой популяции с 1940-х к 1990-м годам можно объяснить бóльшим, чем у самок, ускорением темпа их полового созревания и уменьшением численности трески старших возрастов, среди которой преобладают самки. Во многом указанная динамика в соотношении полов связана с промыслом трески, изымающим крупных половозрелых рыб более интенсивно, чем мелких и среднеразмерных. Согласно матрицам промысловой смертности по возрастам (F_a), этот показатель увеличивается с возрастом. В последние годы промысловая смертность рыб в возрасте 3-7 (F_{3-7}) лет была в 2,5-3 раза ниже, чем у особей в возрасте 8 лет

и старше (F_{8-13}) (ICES, 2003). Об этом же свидетельствует снижение примерно на 30 см (от 89,3 см в 1948 г. до 60,9 см в 1988 г.) средней длины рыб в нерестовом стаде (Marshall, Needle, Yaragina, Aijad, Gusev, 2004). Имеется значимая положительная корреляция между средней длиной рыб и долей самок в нерестовом стаде, показывающая, что по мере того, как размерный состав популяции сдвигается в сторону мелких рыб, она становится все больше представлена самцами (рис.7).

Рис.7. Средняя длина рыб и доля самок в нерестовой популяции трески в 1946-2001 гг.

Нами определено, что северо-восточной арктической треске присущи неодинаковые темпы созревания особей разных полов. В самых младших возрастных группах (3-5 лет) доли половозрелых особей среди самцов и самок примерно одинаковы. Но уже к шестилетнему возрасту темп созревания самцов заметно опережает таковой самок. Темп полового созревания самцов трески в Баренцевом море заметно возрос в 1970-е годы, тогда как темп полового созревания самок тогда еще не увеличился. В 1980-е годы произошло ускорение темпа полового созревания уже всей популяции. Таким образом, более раннее половое созревание трески в 1960-1970-е годы по сравнению с 1930-1940-ми (Rollefsen, 1954; Garrod, 1967; Jørgensen, 1990) можно связать в основном с увеличением темпа ее роста, так как увеличилась доля половозрелых рыб по возрастам, а доля половозрелых рыб по размерным группам почти не изменилась, особенно у рыб длиной до 80 см. Однако в 1980-е годы доля зрелых особей возросла и среди одноразмерной трески, и объяснить ускоренное созревание только повышением

темпа роста нельзя. Видимо, произошли более глубокие изменения в структуре нерестовой популяции, связанные с ее фенотипическим и генотипическим разнообразием.

В нерестовой части популяции северо-восточной арктической трески в настоящее время доминируют рекруты, тогда как остаток составляет небольшую часть, что, по классификации Г.Н. Монастырского (1953), соответствует популяциям второго типа. Доля впервые нерестующих рыб значительно увеличилась в период между 1932 и 1987 гг. До середины 1950-х годов рекруты составляли примерно 50 % производителей. К концу 1960-х годов доля рекрутов увеличилась до 90 %, после чего вплоть до конца 1980-х годов она равнялась в среднем 80 % (Jørgensen, 1990). За исследованный период в структуре популяции произошли изменения, и она из популяции, принадлежащей к третьему типу – с преобладанием повторно нерестующих рыб, превратилась в популяцию второго типа с преобладанием впервые нерестующих рыб, более ранним наступлением половой зрелости и более простой структурой стада.

Доля половозрелых повторно нерестующих самок, как показано нами в совместном исследовании, увеличивается с увеличением возраста (Marshall, Kjesbu, Yaragina, Solemdal, Ulltang, 1998). Так что почти вся крупная (длина более 100 см) треска является повторно нерестующей (табл.1).

Таблица 1

Средние значения доли повторно нерестующих самок северо-восточной арктической трески в зависимости от размеров (Marshall, Kjesbu, Yaragina, Solemdal, Ulltang, 1998)

Длина, см	Доля повторно нерестующих, %*	Длина, см	Доля повторно нерестующих, %*
52,5	0	97,5	73
57,5	0	102,5	78
62,5	9	107,5	86
67,5	20	112,5	98
72,5	30	117,5	96
77,5	27	122,5	97
82,5	39	127,5	91
87,5	47	132,5	100
92,5	58	137,5	100

**Проценты были рассчитаны осреднением данных за 1992-1995 гг. для каждого 5-сантиметрового размерного класса. Цифры в графе «Длина» показывают середины размерных классов.*

Индекс возрастного разнообразия стада – важный компонент в моделях запас-пополнение, и одной из целей управления рыболовством должно быть

поддержание возрастного разнообразия на высоком уровне (Marteinsdottir, Thorarinsson, 1998).

За период исследований (1946-2001 гг.) возрастной состав стада сократился за счет исчезновения рыб старших возрастов. Так, по российским данным, доля половозрелой трески составляла 12 % от общего количества проанализированных особей. Среди половозрелой трески преобладали особи в возрасте 6-9 лет, причем в 1950-е годы преобладали 8-10-летние особи, в 1960-е – 7-8-летние, в 1970-е – 8-9-летние, в 1980-е – 6-7-летние, в 1990-е годы – 7-8-летние. По сравнению с данными Глебова за 1936-1946 гг., когда доминировала рыба в возрасте 8-10 лет, к 1980-1990-м годам стали преобладать более молодые особи. Возраст рыб, составлявших не менее 0,1 % проб, колебался в 1930-1940-е годы от 4 до 18 лет (т.е. было представлено 15 возрастных групп), в 1990-е годы – от 3 до 14 лет (12 возрастных групп). Возраст рыб, составлявших не менее 1 % проб, колебался в 1950-е годы от 4 до 14 лет (11 возрастных групп), в 1990-е годы – от 5 до 12 лет (8 возрастных групп). Возрастное разнообразие стада в целом уменьшилось.

Индекс разнообразия, характеризующий как количество возрастных групп в нерестовом стаде, так и равномерность распределения рыбы среди возрастных групп, изменялся у северо-восточной арктической трески от 0,93 до 0,49. Максимальные значения наблюдались в начале 1960-х годов, минимальные – в конце 1980-х (рис.8). В начале исследуемого периода (вплоть до 1963 г.) этот показатель был довольно постоянным и не испытывал больших колебаний. В 1960-х годах он начал снижаться, что продолжалось вплоть до середины 1970-х годов, после чего стали наблюдаться резкие колебания индекса разнообразия, связанные, по-видимому, с доминированием в стаде немногих урожайных поколений, которые нарушали равномерность распределения рыб по возрастным группам. Урожайные поколения в эти годы быстро изымались промыслом, не достигая старшего возраста. Следующее снижение индекса отмечалось в период с 1984 г. по 1990 г., после чего наблюдался новый локальный максимум. В целом за весь период исследований можно отметить существование значимого тренда, направленного на снижение индекса разнообразия нерестового стада. Как констатиру-

ется на примере других запасов трески, уменьшение возрастного разнообразия следует за уменьшением уровня запасов (Trippel et al., 1997; Marteinsdottir, Thorarinsson, 1998). Это же показано нами и для северо-восточной арктической трески (см. рис.8, 1).

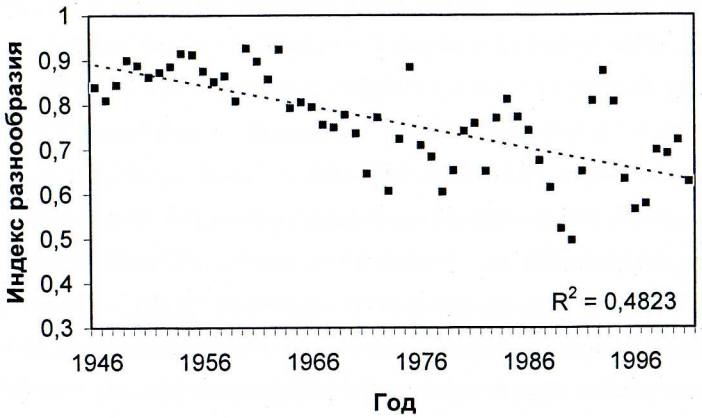


Рис.8. Индекс возрастного разнообразия нерестового стада трески в 1946-2001 гг.

Процессы исчезновения крупных половозрелых рыб и ускорения темпа роста и созревания трески происходили одновременно. Репродуктивный потенциал трески за исследованный период снижался за счет потери наиболее крупных и высоко плодовитых производителей. Параллельные изменения в популяции трески были направлены на компенсацию этого снижения при помощи ускорения темпа роста и полового созревания особей. Однако полностью компенсировать изменения структуры популяции, видимо, не удалось, так как в настоящее время в нерестовом стаде преобладают самцы и мала доля повторно нерестующих рыб.

Мы исследовали биологические показатели (среднюю длину, массу рыб, массу печени, коэффициент упитанности и ГПСИ) трески с гонадами на разных стадиях зрелости на материалах 1984-2001 гг. (ноябрь-февраль). Наиболее высокие значения этих показателей имели созревающие особи, они достоверно отличались от таковых у рыб с гонадами в стадиях зрелости II, VI-II и II-VI. Созревающие особи имели довольно стабильный коэффициент упитанности, равный

примерно 0,9. Неполовозрелые особи имели самые низкие значения коэффициентов, особи с гонадами в стадиях VI-II и II-VI – промежуточные значения. Сходные тенденции наблюдались и в отношении ГПСИ. У созревающей трески он не опускался ниже 6,5 %, т.е. в среднем был на 1,5-2,0 % выше, чем в этот же период у неполовозрелой трески.

Средняя длина, масса рыб, масса печени, коэффициент упитанности и ГПСИ испытывали значительные межгодовые колебания и имели минимальные значения в сезоны 1987/88-1989/90 и 1994/95-1996/97 гг. (когда отмечался коллапс запаса мойвы), а максимальные значения – в сезоны 1991/92-1993/94 гг., наиболее изменчивыми они были у особей старших возрастных групп. Абсолютные значения биологических показателей у созревающих рыб были более высокими, чем у неполовозрелых. Следует отметить, что созревающие и неполовозрелые особи зачастую имели сопряженные изменения показателей по годам. Наиболее высокая сопряженность значений длины, массы тела, массы печени созревающих и неполовозрелых рыб отмечалась у 6- и 7-годовиков (R^2 изменялся от 0,65 до 0,84, p – 0,0001 и менее), у более старших особей величина связи снижалась. Относительные показатели биологического состояния рыб изменялись примерно так же, как и показатели длины и массы, однако их сопряженность по коэффициенту упитанности у созревающих и неполовозрелых рыб отмечалась только в трех возрастных группах (5-, 6- и 7-годовики), по ГПСИ – в четырех группах (5-8-годовики); у самых младших и самых старших рыб такие связи отсутствовали. Наибольшие различия между биологическими показателями созревающих и неполовозрелых рыб наблюдались в годы, когда запас мойвы был на среднем уровне.

Глава 4. Плодовитость трески Баренцева моря

Плодовитость рыб – один из важных для понимания репродуктивных возможностей популяции биологический показатель, который является необходимым составляющим звеном при расчетах общей продукции икры. Этот показатель рассмотрен и проанализирован нами на основании собственных данных с привлечением разрозненных литературных сведений.

Треска характеризуется очень высокой по сравнению с другими рыбами индивидуальной плодовитостью. Это связано с экологической стратегией воспроизводства трески, предусматривающей «отбор на количество» через компенсацию больших потерь высоким репродуктивным потенциалом. Такая стратегия, т.е. производство огромного количества относительно мелкой икры, является наиболее часто встречающейся среди морских видов рыб (Jennings et al., 2001). В Баренцевом море плодовитость трески колеблется от 117 тыс. икринок до 19,2 млн икринок на 1 самку (Серебряков, Борисов, Алдонов, 1984; Низовцев, Пахомова, Ярагина, 1988). Средняя плодовитость рыб в возрасте 7-8 лет, которые доминируют в настоящее время в нерестовом стаде, составляет 1,4-1,9 млн икринок (Ярагина, Долгов, Киселева, 2003).

Плодовитость рыб зависит от многих факторов, но наиболее сильно влияют на этот показатель размеры рыб. Связи между плодовитостью (F) и длиной (L) обычно описываются степенными уравнениями типа ($F=aL^b$) со значениями коэффициента *b*, изменяющимися в пределах от 3 до 5 (Wootton, 1992; Marteinsdottir, Begg, 2002) в зависимости от вида, района обитания популяции, года и размерного диапазона входящих в выборку особей.

Плодовитость трески возрастает с увеличением длины, возраста и особенно массы рыбы (Botros, 1962; Aldonov, Borisov, Serebriakov, 1982; Kjesbu, 1988; Низовцев, Пахомова, Ярагина, 1988). Среди одноразмерных особей плодовитость выше у рыб с большей массой, а также у повторно нерестующих особей.

Проведенный нами анализ связи индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) и индивидуальной относительной плодовитости (ИОП) с биологическими показателями трески Баренцева моря выявил положительные и достоверные связи между ИАП и массой рыбы, длиной, возрастом, массой печени – коэффициенты корреляции равнялись 0,91, 0,81, 0,73, 0,84 соответственно. Более слабая, но достоверная связь выявлена между ИАП и гепатосоматическим индексом, а также ИАП и коэффициентом упитанности (*r* – 0,37 и 0,34 соответственно).

Треска относится к рыбам с порционным икрометанием. В природных условиях отмечается от 3 до 8 выметанных порций (Сорокин, 1957), в лабораторных – до 20 порций (Kjesbu, 1989). Размеры икры трески значительно варьируют в ходе нереста, уменьшаясь от начала к концу нерестового периода (Sivertsen, 1935; Solemdal, 1970; Solemdal, Sundby, 1981). Это связано с тем, что последними нерестуют наиболее мелкие производители, а также обусловлено нелинейной изменчивостью размеров икры в зависимости от числа выметанных порций.

Между пищевой обеспеченностью трески (годовой рацион в год, предшествующий нересту) и индивидуальной абсолютной плодовитостью (ИАП) одновозрастных рыб наблюдалась достоверная связь, максимальные значения коэффициента корреляции (R^2 = 0,28-0,34) отмечались у трески в возрасте 6 и 7 лет. У рыб старших возрастных групп такая связь также прослеживалась, но не была достоверной. Связь с пищевым рационом отмечена и в условиях эксперимента: треска, содержавшаяся перед нерестом на различных рационах (голодание, поддерживающий, средний и избыточный), имела разную потенциальную плодовитость, которая возрастала с увеличением рациона (Kjesbu et al., 1998). У «дикой» трески величина плодовитости находится примерно на таком же уровне, что и у лабораторных особей, выдерживавшихся на минимальных рационах или голодавших.

Нами установлено, что показатели относительной плодовитости особей популяции в 1986-1991 гг., когда в экосистеме Баренцева моря наблюдались большие и очень быстрые колебания доступности пищи, зависели от размеров рыб. Также имелись значимые межгодовые различия относительной плодовитости, которые были связаны с межгодовыми изменениями в кондиции. Так, значения кондиции (в частности, ГПСИ) рыб длиной 61-70 см в предшествующий нересту год были позитивно связаны с относительной плодовитостью. Крупная треска более плодовита на единицу массы тела (≈500 икринок/г) по сравнению с мелкой треской (≈300 икринок/г).

Относительная плодовитость запаса в 1946-2001 гг. оценивалась нами по соотношению величин общей продукции икры и биомассы нерестового запаса (БНЗ) в каждом году. Оказалось, что относительная плодовитость запаса имела почти трехкратные колебания значений, в пределах от 246 икринок/г в 1948 г. до минимума в 94 икринки/г в 1976 г. Поскольку БНЗ включает самцов, значения

относительной плодовитости запаса были ниже значений относительной плодовитости отдельных самок. Межгодовые колебания относительной плодовитости были связаны с колебаниями размерного состава нерестового запаса, представленного средней длиной производителей; отмечена значимая положительная корреляция между ними. Следовательно, запас, состоящий из мелкой трески, будет продуцировать меньше икры, чем эквивалентный по биомассе запас, состоящий из крупной трески.

Реализованная плодовитость (т.е. количество выметанной во время нерестового периода икры) может значительно отличаться от потенциальной плодовитости. Так, в зависимости от состава пищи трески она составляет от 20 до 80 % потенциальной плодовитости (Kjesbu et al., 1991). Главным фактором, определявшим разницу между этими показателями, была атрезия (или резорбция), которая, в свою очередь, зависит от кондиции рыб, роста и потребления пищи (Kjesbu et al., 1991; Hardardottir, 2001; Ma et al., 1998). В естественных условиях динамика этих показателей у трески Баренцева моря мало изучена. Исследование масштабов и причин данного явления важно для понимания процесса воспроизводства трески и для значительного улучшения оценок репродуктивного потенциала в будущем. Идентификация и нахождение параметров материнского стада, которые влияют на выживание в течение ранних стадий развития (Lambert, Yaragina, Kraus, Marteinsdottir, Wright, 2003), позволили бы более точно определять величину реализованной продукции икры.

Глава 5. Показатели репродуктивного потенциала трески Баренцева моря

Отсутствие четкой зависимости «запас-пополнение» связано прежде всего с высокой смертностью особей в период пререкрута, нарушающей основные закономерности (Cushing, 1988). Как зависимые, так и независимые переменные могут измеряться со значительными ошибками (Walters, Ludwig, 1981), а продолжительные временные ряды наблюдений – давать сдвиги в оценках параметров (Walters, 1985). Систематические ошибки в определении возраста могут вносить искажения в результаты расчетов, обуславливая «перетекание» численности между смежными поколениями. Вследствие ошибок в определении возраста зависимость «запас-пополнение» может быть скрыта (Sætersdal, Loeng, 1987;

Hylen, 2002). Функциональная связь между нерестовой биомассой и пополнением существует, а проблема заключается лишь в нахождении этой связи среди «зашумленных» данных.

Большинство зависимостей «запас-пополнение» используют оценки нерестовой биомассы, полученные методом виртуально-популяционного анализа. При этом многие параметры популяции принимаются константами, что искажает величину БНЗ и, как следствие, – тесноту связи «запас-пополнение». В первую очередь мы попытались уточнить величины БНЗ включением детальных биологических данных в расчеты. Вторым шагом была замена БНЗ несколькими альтернативными индексами, такими как биомасса половозрелых самок (БПС), общая продукция икры, общий энергозапас липидов, БНЗ рыб в возрасте 8 лет и старше, БНЗ рыб в возрасте 10 лет и старше, показатель возрастного разнообразия нерестового стада.

Первая задача решалась в результате осуществления проекта ПИНРО и БИМИ по восстановлению значений массы и огив половозрелости рыб по возрастам за 1946-1983 гг. (ICES, 2001). В ходе исследований оказалось, что величины БНЗ в исторический период значительно переоценивались, особенно в 1940-1950-е годы (рис.9), так как для оценки массы рыб в исторический период использовались преимущественно среднемноголетние данные норвежского промысла, а для оценки доли половозрелых рыб – ножевидная кривая. Согласно последней, все рыбы младше 8 лет считались неполовозрелыми, а все рыбы в возрасте 8 лет и старше – половозрелыми. Постоянные значения массы рыб в возрасте 3-9 лет, использованные в предыдущих оценках, были на 0,28-0,58 кг выше, чем значения средней реконструированной массы в 1946-1982 гг. Использование постоянных масс уменьшало межгодовую изменчивость БНЗ в исторический период, а также переоценивало величину нерестового запаса в среднем на 20 %. Ножевидная кривая половозрелости также искажала величины БНЗ. Причем возрастные группы 5, 6 и 7 лет недооценивались этой кривой, а численность рыб от 8 лет и старше, которые доминировали в нерестовом запасе, значительно переоценивалась. Оба параметра (постоянные масса и доля зрелых рыб) давали более высокие (в среднем на 56 %) оценки нерестовой биомассы в исто-

рический период, однако влияние доли половозрелых рыб было более значительным, чем величины средней массы.

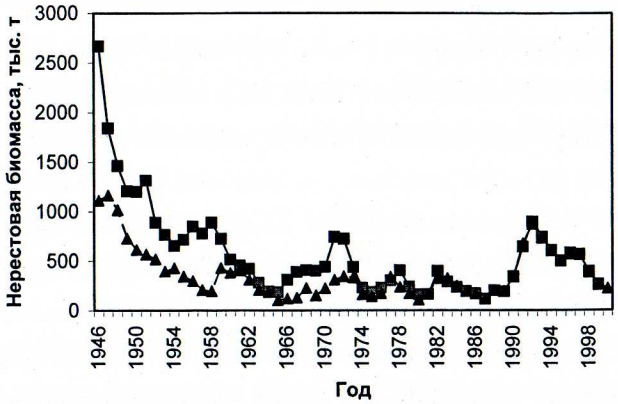


Рис. 9. Биомасса нерестового запаса трески в 1946-2001 гг. по оценкам Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству в 2000 г. (квадраты) и в 2001 г. (треугольники), когда были реконструированы данные по средней массе рыб и огивам половозрелости за исторический период

Ревизия двух важнейших параметров привела к изменению средней многолетней (1946-2001 гг.) биомассы нерестового запаса: с 668 до 367 тыс.т, т.е. к уменьшению примерно на 45 %. Характер зависимости «запас-пополнение» после ревизии параметров стал более четким, выявилась группа слабых поколений, соответствующих низким величинам БНЗ.

Вторая задача решалась нахождением ряда альтернативных индексов (табл.2) и их последующим анализом относительно чувствительности к изменениям численности потомства, т.е. применимости к определению зависимости «запас-пополнение».

Биомасса половозрелых самок (БПС) изменялась в исследуемый период весьма значительно. Максимальные значения (600-640 тыс. т) наблюдались сразу после запуска промысла в период Второй мировой войны. Затем, начиная с 1949 г. запас нерестовых самок постепенно уменьшился до минимума 51 тыс.т (1965 г.) и оставался на таком уровне с колебаниями в пределах 50-150 тыс.т вплоть до 1989 г. Заметный подъем величин биомассы нерестовых самок наблюдался в начале 1990-х годов, после значительного снижения пресса промысла в

1989-1990 гг. по решению Смешанной российско-норвежской комиссии по рыболовству. В периода исследований вклад самок старших возрастных групп (от 10 лет и старше) в нерестовый запас сильно уменьшился, этот вклад был максимальным с 1946 по 1962 г., отмечен также небольшой его пик в 1993 г. Биомасса средних возрастных групп (8-9 лет) испытывала квазипериодические колебания с периодом 5-6 лет, оставаясь в целом довольно стабильной. Небольшое увеличение биомассы самок указанных возрастных групп произошло в 1990-е годы, но тренд оказался незначимым (R^2=0,03). Начиная с середины 1980-х годов возросла доля самок младших возрастов (7 лет и младше). Если раньше они отмечались в нерестовом стаде только при вступлении в него особей сверхурожайных годовых классов, то в указанные годы они стали составлять не менее половины запаса, а в отдельные годы – до 70 %.

Таблица 2

Показатели репродуктивного потенциала северо-восточной арктической трески в 1946-2001 гг.

Показатель	БНЗ (биомасса нерестового запаса), тыс.т	БПС (биомасса половозрелых самок), тыс.т	ОПИ (общая продукция икры), 10^{12} икр.	ОЭЛ (общий энергозапас липидов),10^9 kJ	РПИ (реализованная продукция икры), 10^{12} икр.
Длина ряда	56	56	56	56	3
Среднее	371	179	69,8	0,2731	56,9
Ст. ошибка средней	33	19	7,6	0,0318	36,9
Медиана	312	134	51,2	0,2044	21,4
Минимум	102	34	13,6	0,0453	18,7
Максимум	1165	640	256,5	1,1515	130,6
Соотношение максимума к минимуму	11,4	18,8	18,9	25,4	7,0
Ст. отклонение	250	143	57,0	0,2381	63,8
Ассиметрия	1,54	1,78	1,83	1,91	1,73
Эксцесс	2,17	3,09	3,31	2,67	Не опред.

Изменения общей продукции икры (ОПИ) в период 1946-2000 гг. также были высоки: максимальное значение ($257 \cdot 10^{12}$ икринок в 1948 г.) превышало минимальное ($14 \cdot 10^{12}$ икринок в 1980 г.) примерно в 20 раз. После очень высоких значений ОПИ, отмечавшихся в конце 1940-х годов, имело место их неуклонное падение вплоть до 1957-1958 гг., затем значения индекса колебались в пределах от 80 до 20 трлн икринок с локальными пиками в 1959-1961, 1972-1973, 1977, 1983 гг., причем величина пиков постепенно становилась все меньше. Минимальные значения отмечены в конце 1980-х годов, после чего вновь наступил период резких из-

менений этого индекса: величины ОПИ в 1991-1993 гг. возросли до 90-146 трлн икринок и снова снизились до 22 трлн икринок к 2000 г.

Показатель реализованной продукции икры (РПИ) трески Баренцева моря проанализирован по немногим литературным данным. На основе норвежских ихтиопланктонных съемок в 1984-1985 гг. С.Сундби и П.Братланд (Sundby, Bratland, 1987) оценили РПИ за эти два года. Н.В. Мухина и О.В. Смирнов (1993) провели расчет РПИ по данным российской ихтиопланктонной съемки 1992 г. Количество икринок, выметанных самками трески в 1992 г., оказалось в 6-7 раз больше, чем в 1984-1985 гг. Однако расхождение было ожидаемым, так как величина запаса трески в 1992 г. в 3-4 раза превышала таковую в 1984-1985 гг. Более того, структура запаса в 1992 г. благоприятствовала повышенной продукции икры (самки от 8 лет и старше в 1992 г. составляли по биомассе около 80 % популяции, тогда как в 1984-1985 гг. – не более 60 %). В 1992 г. количество икринок по данным ихтиопланктонной съемки было небывало большим, почти на порядок выше среднемноголетних значений (Mukhina, Marshall, Yaragina, 2003). Следует отметить, что на этапе от общей (или потенциальной) продукции икры к реализованной продукции икры, определенной в ихтиопланктонных съемках, в результате процессов атрезии, неоплодотворения и смертности во время раннего онтогенеза происходит элиминация икры. Потери икры баренцевоморской трески можно приравнять к таковым балтийской трески, составляющим, согласно независимым оценкам, от 30 до 60 % (Wieland, 1995; Vallin, Nissling, 1998; Kraus, 2002).

Показатель общей энергии липидов (ОЭЛ) может служить альтернативой общей продукции икры (ОПИ), являющейся прямой мерой репродуктивного потенциала, когда отсутствуют необходимые данные по плодовитости, но есть данные, отражающие запасы липидов рыб в ключевые моменты ежегодного нерестового цикла. Липиды представляют собой «всеобщую валюту» в рамках водоема, связывающую показатели качества и количества пищи со многими характеристиками откорма рыб, их репродукции и динамикой численности (Sargent et al., 1995; Bell, Sargent, 1996; Henderson, Wong, 1998; Pickova et al., 1997). С учетом важности липидного обмена в репродукции позвоночных и беспозвоночных использование показателя аккумулированной энергии липидов может быть широко применимо

для прогнозирования характера динамики популяций. Множество запасов тресковых видов рыб характеризуются высокой степенью межгодовых изменений кондиции (Ярагина, 1992; Lilly, 1997; Lambert, Dutil, 1997), что влияет как на плодовитость (Kjesbu et al., 1991; Ярагина, Долгов, Киселева, 2003), так и на качество икры (Solemdal et al., 1993; Lambert, Dutil, 2000) отдельных особей.

Общий энергозапас липидов трески Баренцева моря – довольно динамичный показатель, максимальное значение превышало минимальное в 25 раз. Высокие значения данного индекса наблюдались в конце 1940-х-начале 1950-х годов и в первой половине 1990-х годов. Наиболее низкие запасы липидов в популяции отмечались в 1957, 1965, 1975-1976, 1980, 1986-1988 гг. Наиболее неблагоприятный период с низкими значениями энергосодержания печени отмечен в конце 1980-х годов, когда даже небольшой по численности популяции не хватало корма из-за коллапса запасов мойвы, что и повлияло на энергетические запасы популяции трески.

Глава 6. Нерест и ранние стадии развития баренцевоморской трески

По расположению мест нереста треску относят к «прибрежным тресковым» (Damas, 1909; Расс, 1949). Нерестилища северо-восточной арктической трески расположены у берегов Норвегии от п-ова Стад (62^0 с.ш.) до о-ва Сёре (71^0 с.ш.) (Hjort, 1901, 1909; Damas, 1909; Sund, 1938b; Маслов, 1944; Saetersdal, 1962; Марти, Мартинсен, 1969). Важнейшим местом нереста является Вест-фиорд, где на площади менее 6 тыс.км^2 нерестится свыше 50 % рыбы (Сандби, Солемдал, 1984), а также материковая отмель Лофотенских о-вов. Через эти районы проходят мощные течения, в водах которых весной происходят нерест и развитие планктонных организмов (пища личинок рыб). Кроме того, течения обеспечивают широкий разнос молоди очередного поколения трески по всей акватории Баренцева моря.

Кроме океанологических условий, роль разных нерестилищ трески определяется, вероятно, размерно-возрастным составом и численностью нерестовой трески («скрей»). Роль нерестилищ к югу от Лофотенских о-вов возрастает при увеличении в нерестовой популяции доли повторно нерестующих рыб в возрасте 10 лет и более. «Скрей» в возрасте 8-10 лет нерестится преимущественно у Ло-

фотенских о-вов. Более мелкая половозрелая треска, созревшая в возрасте 5-7 лет, осваивает нерестилища к северу от Лофотен, близкие к районам нагула (И.Пономаренко, Лебедь, Ярагина, 1985). Обычно на нерестилища первой подходит крупная и повторно нерестующая треска (преимущественно самцы), которая и покидает их раньше, чем впервые нерестующая (Wiborg, 1957; Hylen, 1962; Saetersdal, 1962). Период нереста у трески растянут, у самок он составляет 1,5-2,0 мес. (Еарл, 1880, цит. по Сорокину, 1957); за это время выметывается до восьми порций икры.

Индикаторами, характеризующими жизнеспособность икры и личинок, могут быть размеры икры, процент оплодотворенных икринок, выживаемость/смертность икринок, биологические особенности личинок.

Диаметр или сухая масса икры значимо увеличиваются с длиной, массой и/или возрастом рыбы (Hempel, Blaxter, 1967; Hislop, 1988; Solemdal et al., 1993; Kjesbu et al., 1996; Marteinsdottir, Steinarsson, 1998). Так, 35-40 % вариаций размера икры трески Балтики и района Исландии объяснялось массой или возрастом самки (Pedersen et al., 1997). У трески также отмечены значимые связи между размерами икры и различными индексами кондиции нерестовых рыб (Chambers, Waiwood, 1996; Marteinsdottir, Steinarsson, 1998; Ouellet et al., 2001). Выживание икры варьирует в зависимости от параметров родительского стада. Так, доля самок старших возрастов оказывает существенное влияние на выживание икры в Центральной Балтике (Grauman, Yula, 1989). Также отмечена более высокая смертность икры, полученной от рекрутов северо-восточной арктической и прибрежной трески, чем от повторно нерестующих рыб (Solemdal, 1995).

Размеры личинок, а также их жизнеспособность (успех выклева, выживание, способность к добыванию пищи и рост) значимо связаны с размерами/массой икры (Knudsen, Tilseth, 1985; Pepin et al., 1997; Marteinsdottir, Steinarsson, 1998). Связь между материнскими параметрами и характеристиками личинок в большинстве случаев слабее, чем связь между материнскими параметрами и размерами икринок, их выживаемостью и т.д. (Lambert, Yaragina, Kraus, Marteinsdottir, Wright, 2003).

Таким образом, отмечается связь показателей икры и личинок с опытом нереста самок (т.е. участвует ли особь в нересте впервые или повторно), их размерами и кондицией. Влияние только немногих отдельных параметров прослеживается в течение нескольких последовательных стадий, обычно оно ограничивается одной стадией. Это вполне согласуется с представлениями о том, что каждый этап развития организма характеризуется своей морфо-функциональной спецификой и определенной связью со средой (Крыжановский, 1949; Васнецов, 1953; Соин, 1980).

Проведенный нами корреляционный анализ данных российских ихтиопланктонных съемок в Норвежском и Баренцевом морях (1959-1993 гг.) показал, что относительная численность икры и личинок трески положительно связана с пополнением в возрасте три года (Мухина, Ярагина, 1988, 1989; Mukhina, 1999). Поколения, появившиеся богатыми (на стадии икры), в основном остаются таковыми до перехода в промысловое стадо. Поколения, бедные на стадиях икры и личинок, в большинстве случаев дают малое пополнение в промысловое стадо. Данные норвежских ихтиопланктонных съемок, которые выполнялись в 1977-1991 гг., также подтвердили, что относительная численность личинок (называемых также ранней пелагической молодью) значимо коррелировала с пополнением (Sundby et al., 1989; Helle et al., 2000). Оценки численности пелагических мальков трески, получаемые позднее (в августе) в международной съемке 0-группы, демонстрируют слабые и статистически незначимые связи с пополнением. Относительная численность сеголетков трески, осевших осенью в придонные слои воды в южной части Баренцева моря, вновь значимо связана с пополнением запаса (Пономаренко, 1984; Tretyak, Ozhigin, Yaragina, Ivshin, 1995). Таким образом, теснота связи указанных индексов с пополнением варьирует в зависимости от стадии; она наиболее высока на стадии икринки, затем на последующих стадиях (личинки, пелагического малька) эта связь уменьшается или становится незначимой. Вновь ее можно зафиксировать на этапе осевшего сеголетка, и начиная с этого времен теснота связи увеличивается, достигая наибольшего значения в возрасте 2+ , т.е. незадолго до вступления годового класса в

промысловое стадо. Связана указанная картина с существованием критических стадий в формировании численности поколений трески Баренцева моря.

Условия среды влияют по-разному на выживаемость рыб на различных этапах онтогенеза. Между показателями численности трески и температуры воды на каждом рассматриваемом этапе онтогенеза (для икры и личинок – в апреле-мае, для 0-группы – в августе-сентябре, для донной молоди – в два самых холодных месяца в году, как показала И.Я. Пономаренко (1978, 1984)) существует положительная линейная связь, в большинстве случаев достоверная с вероятностью 0,95. На начальных этапах онтогенеза она выражена слабее, а в возрасте 0+, 1+ и 2+ – сильнее (Ожигин, Третьяк, Ярагина, Ившин, 1999).

Глава 7. Связь показателей репродуктивного потенциала с пополнением стада северо-восточной арктической трески

За весь период исследований автором обнаружена значимая положительная связь пополнения только с индексом икры в ихтиопланктонной съемке; не отмечено связи с другими рассмотренными индексами репродуктивного потенциала. Индексом относительной численности икры объясняется 43 % вариаций пополнения (табл. 3). Результаты расчетов, выполненных отдельно для исторического и современного периодов, выявили следующие особенности: для исторического периода значимая связь с пополнением наблюдалась у индекса икры (R^2=0,48) и индекса разнообразия (R^2=0,12). В современный период связь пополнения с индексом икры сохранилась, а связь с индексом разнообразия стала незначимой. Относительно других индексов репродуктивного потенциала можно констатировать, что линейные связи возросли по сравнению с предшествующим периодом, но значимая связь наблюдалась только с биомассой нерестового запаса.

Подобный анализ был сделан с использованием нелинейной, зависящей от плотности модели (Ricker, 1975), имеющей биологический смысл и учитывающей процессы саморегуляции в популяции. В современный период выявились значимые связи пополнения с четырьмя показателями репродуктивного потенциала из рассмотренных нами: биомассой нерестового запаса, биомассой поло-

возрелых самок, общей продукцией икры и общим энергозапасом липидов. В наибольшей степени вариации пополнения были связаны с биомассой половозрелых самок (рис.10) (R^2=0,42).

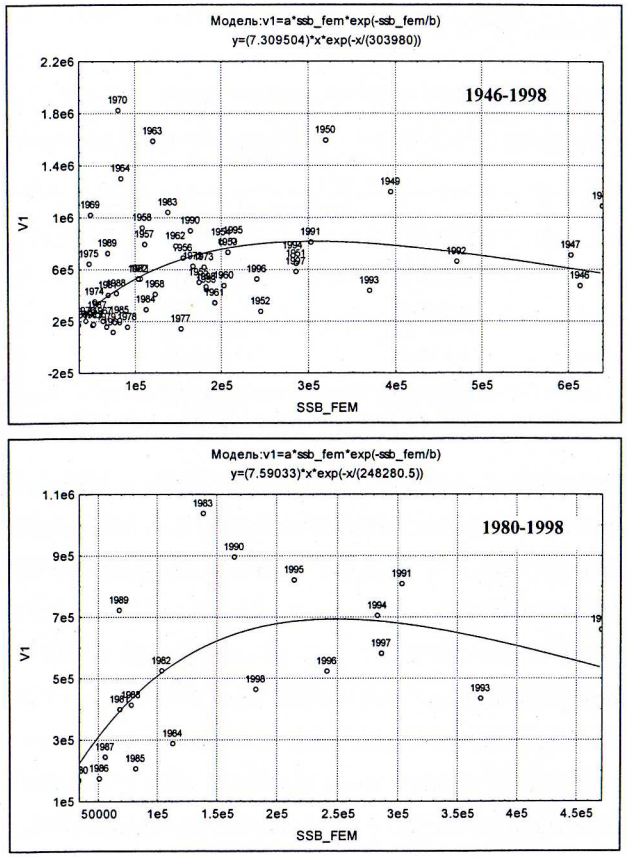
Таблица 3

Коэффициенты детерминации линейной зависимости (над чертой) и по уравнению Рикера (под чертой) между различными показателями репродуктивного потенциала трески и пополнением в возрасте три года. Жирным шрифтом выделены значимые величины коэффициентов

Показатель РП	Период исследований, поколения		
	1946-1998	1946-1979	1980-1998
БНЗ	0,05/0,07	0,03/0,01	**0,23/0,40**
БПС	0,06/0,04	0,04/<0,01	0,19/**0,42**
ОПИ	0,06/0,04	0,04/<0,01	0,16/**0,39**
ОЭЛ	0,04/< 0,01	0,02/<0,01	0,20/**0,37**
Индекс разнообразия	0,04/0,04	**0,12**/0,09	0,11/0,11
БНЗ 8+	0,06/<0,01	0,04/<0,01	0,08/0,12
БНЗ 10+	0,05/<0,01	0,04/<0,01	< 0,01/< 0,01
Индекс икры	**0,43**/ не определялись	**0,48**/ не определялись	**0,50**/ не определялись

Примеров использования альтернативных индексов репродуктивного потенциала популяций в практике управления промыслом пока нет, за исключением запаса колючей акулы в Северо-Западной Атлантике (Northeast Fisheries Science Center 2003). Альтернативные индексы в настоящее время интенсивно разрабатываются на примере целого ряда запасов, разных по количеству имеющейся биологической информации (Marshall et al., 2004). В ряде случаев, альтернативные индексы, несмотря на небольшое по сравнению с биомассой нерестового запаса увеличение тесноты связи запас-пополнение, помогают лучше понять биологические особенности функционирования воспроизводительной системы популяций. Нами показано, что высокий индекс разнообразия в исторический период был положительно связан с величиной пополнения. Устойчивость к неблагоприятным условиям, видимо, лучше у запасов с высоким индексом разнообразия (т.е. более сложной структурой), которые резервируют на воспроизводство большее количество энергии «разного качества», поскольку при благоприятных условиях это может обеспечить расширение нагульного ареала и взлет численности, а при неблагоприятных – их стабилизацию. Механизмом данного феномена служит большее разнообразие нерестового поведения, освоение более широких площадей нерестилищ, а также размножение в более продолжительный период времени, что способствует выживанию потомства, имеющего в таких

случаях больше возможностей развиваться в благоприятных океанологических и кормовых условиях.



Количество трехгодовиков, тыс. экз.

Биомасса половозрелых самок, т

Рис.10. Зависимости между численностью трехгодовиков и биомассой половозрелых самок за весь период исследований (поколения 1946-1998 гг.) и в современный период (поколения 1980-1998 гг.)

При высоком репродуктивном потенциале стада, представленного разнокачественными особями, связи пополнения и производителей проявляются менее четко, так как количество жизнеспособных икринок обычно более чем достаточно, а количество рекрутов больше зависит от доступной кормовой базы и хищников (в том числе и каннибалов). Только когда число производителей становится малым, или их качественный состав становится узко специфичным (на-

пример, один возрастной или размерный класс, отклоняющееся от нормы соотношение полов и т.д.), связи репродуктивного потенциала с пополнением начинают выявляться все более ярко, несмотря на значительные колебания природных факторов, которые обычно затеняют их. Это может быть проявлением известного в экологии эффекта Олли (Allee, 1931, 1949), или декомпенсации, когда при малой плотности популяции скорость роста пополнения непропорционально мала в связи с низкой эффективностью нереста (например, из-за трудностей нахождения брачных партнеров), с увеличением риска потребления у видов, продолжающих создавать агрегации даже при низком уровне популяции, с недостаточной успешностью питания, требующего некоего «критического числа» особей, с инбридингом и т.д. Так или иначе, в современный период (последние 20-25 лет XX в.) у северо-восточной арктической трески отмечены связи репродуктивного потенциала с пополнением, которых раньше не наблюдалось. За 56-летний период исследований изменилась структура стада: крайне мало крупных повторно нерестующих особей, которые из года в год принимали бы участие в нересте и стабилизировали бы воспроизводство, продуцируя жизнестойкое потомство. Механизм указанной стабилизации включал неодинаковые репродуктивные миграции, различное нерестовое поведение (места и сроки икрометания) особей разной длины и возраста, разную выживаемость потомства на ранних этапах развития от производителей, имеющих опыт нереста, и от рекрутов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За исследованный 56-летний период произошли значительные изменения в популяции трески Баренцева моря, выразившиеся, в первую очередь, в снижении численности и биомассы как промыслового, так и нерестового запасов. Видоизменилась и структура популяции, ее продукционные и воспроизводительные возможности. Снижение репродуктивного потенциала трески происходило за счет исчезновения наиболее крупных и высоко плодовитых производителей; одновременно с этим наблюдалось ускорение темпа роста и созревания трески, увеличение индивидуальной плодовитости рыб по возрастам. Ускорение темпа роста и полового созревания особей было направлено на компенсацию дефицита

крупных производителей путем роста числа половозрелых особей. Компенсаторные процессы изменения структуры популяции оказались недостаточными для обеспечения стабильного высокого пополнения, так как одновременно в стаде увеличилась доля самцов, а также доля впервые нерестующих рыб, потомство которых имеет низкую выживаемость. В итоге средняя численность пополнения в последние двадцать лет снизилась (с 700 млн экз. до 500 млн экз.). Размах колебаний также уменьшился за счет отсутствия наиболее урожайных поколений, таких как поколения 1950 г. (оценено в 1,6 млрд экз.), 1970 г. (около 1,8 млрд экз.). Максимальная численность трехгодовиков трески в современный период составила 0,8-1,0 млрд экз. Бедные поколения стали появляться чаще, особенно во второй половине 1970-х-первой половине 1980-х годов.

Показателями репродуктивного потенциала популяции могут служить несколько индексов. Традиционный индекс (биомасса нерестового запаса) не всегда четко отражает воспроизводительные способности популяции, так как не учитывает влияния размеров производителей на относительную плодовитость, соотношение полов и выживание потомства. Индексом, более полно характеризующим репродуктивные возможности стада, является общая продукция икры. Однако для многих видов и популяций рыб данные по абсолютной и относительной плодовитости отсутствуют, поэтому исследователи ищут альтернативные индексы (например, индекс разнообразия, общая энергия липидов или количество повторно нерестующих особей). У разных стад заместителями показателя репродуктивного потенциала могут служить различные индексы, что во многом зависит от качества имеющейся информации, так как для исследований такого рода требуются многолетние ряды биологических данных. Поиск корреляций между детальными характеристиками стада и пополнением ведет к постепенному усовершенствованию выражения связи «запас-пополнение». Определенные показатели нерестового запаса (например, опыт нереста), которые влияют на успех вылупления личинок и их выживание, могут быть в дальнейшем использованы для оценки общей продукции жизнеспособной икры.

Альтернативные биомассе нерестового запаса индексы зачастую помогают лучше понять биологические особенности функционирования воспроизводительной системы популяций. Устойчивость к неблагоприятным условиям лучше у запасов с высоким индексом разнообразия, которые резервируют на воспроизводство большее количество «разнокачественной» энергии, т.е. половозрелых особей с бóльшим генетическим разнообразием. При благоприятных условиях это может обеспечить вспышку численности и расширение нагульного ареала, а при неблагоприятных – их стабилизацию. Система саморегуляции в популяции работает в направлении увеличения разнообразия нерестового поведения (усложнения взаимоотношений в агрегациях во время нереста, возможностей образования пар, высоких долей оплодотворения), освоения более широких площадей нерестилищ, а также размножения в более продолжительный период времени. Все это способствует лучшему выживанию потомства, которое имеет больше вероятности развиваться в благоприятных океанологических и кормовых условиях при совпадении пиков численности личинок рыб и их корма – планктонных организмов.

Для рационального ведения промысла необходимо направлять усилия на поддержание оптимальной структуры стада, как размерно-возрастной, половой, так и соотношения впервые и повторно нерестующих рыб, следует сохранять фонд крупных производителей, характеризующихся высокой плодовитостью и выживаемостью потомства. Альтернативные индексы РП, включающие большой объем биологической информации, должны более широко применяться при управлении запасами рыб.

ВЫВОДЫ

1. Период полового созревания особей одного поколения северо-восточной арктической трески растянут на несколько лет. Ничтожно малая часть особей созревает в возрасте 3 года, тогда как все особи поколения становятся половозрелыми только к 10-12 годам. Массовое созревание особей популяции наблюдается в возрасте 6-8 лет. Темп полового созревания трески связан с пищевой обеспеченностью, темпом роста (и через него с температурой воды), кондицией особей и плотностью популяции. Треска характеризуется более высоким темпом созревания самцов по сравнению с таковым самок. В связи с половым

диморфизмом в темпах созревания и разной продолжительностью жизни самцов и самок, наблюдаются ежегодные колебания соотношения полов в нерестовой части популяции как по возрасту, так и по длине.

2. Резкие изменения численности пелагических рыб Баренцева моря воздействуют на гепатосоматический индекс (ГПСИ) и, следовательно, на энергетические резервы популяции северо-восточной арктической трески. Среднегодовой индекс ГПСИ быстро уменьшается, когда биомасса запаса баренцевоморской мойвы падает ниже примерно одного миллиона тонн. Интенсивность питания мойвой определяет уровень энергозапаса трески, что отражается на темпе полового созревания.

3. Плодовитость трески возрастает с увеличением длины, возраста, массы печени и массы рыбы. Между пищевой обеспеченностью (годовыми рационами в год, предшествующий нересту) и индивидуальной абсолютной плодовитостью (ИАП) трески одновозрастных рыб наблюдается достоверная положительная связь. Максимальные значения коэффициента корреляции отмечаются у трески в возрасте 6 и 7 лет.

4. В течение 56-летнего периода (1946-2001 гг.) под воздействием интенсивного промысла в Баренцевом море произошли значительные изменения в структуре и продукционных характеристиках популяции трески: снизилась численность и биомасса запаса, индекс возрастного разнообразия нерестового стада, средняя длина рыб половозрелой части популяции, средний возраст 50 %-ного созревания, доля самок среди производителей, а также значительно уменьшилась доля повторно нерестующих рыб. В этот же период отмечено постепенное повышение средней массы рыб во всех возрастных группах начиная с 5-6 лет, ускорение темпа полового созревания рыб, увеличение плодовитости рыб по возрастам.

5. Индексами репродуктивного потенциала трески наряду с традиционным (биомасса нерестового запаса), который не всегда четко отражает воспроизводительную способность популяции, могут служить биомасса половозрелых самок, общая продукция икры, общий энергозапас липидов.

6. Критическими этапами в формировании численности пополнения трески Баренцева моря являются переходы от потенциальной к реализованной продукции икры и от стадии эмбриона к стадии личинки, которые характеризуются высокой смертностью, зависящей от внутренних причин (атрезией, неоплодотворением, низкой долей выклева). Выживаемость рыб на ранних этапах онтогенеза зависит также от условий среды. Между показателями численности трески на каждом рассматриваемом этапе онтогенеза и температурой воды существует положительная линейная связь. На начальных этапах онтогенеза она выражена слабее, тогда как на более поздних (возраст 0+, 1+ и 2+) – сильнее.

7. За весь период исследований (поколения 1946-1998 гг.) значимые линейные связи пополнения обнаружены только с относительной численностью икры (индексом икры) в ихтиопланктонной съемке. Поколения, проявившие себя богатыми на стадии икры, остаются таковыми до перехода в промысловое стадо, а поколения, бедные на стадии икры, в большинстве случаев дают малое пополнение в промысловое стадо. В исторический период (поколения 1946-1978 гг.) достоверная связь с пополнением существовала у индекса икры и индекса возрастного разнообразия. В современный период теснота связи индексов репродуктивного потенциала с пополнением увеличилась. Обнаружены достоверные связи пополнения с четырьмя, включая традиционный (биомассу нерестового запаса), показателями репродуктивного потенциала: биомассой половозрелых самок, общей продукцией икры и общим энергозапасом липидов по модели Рикера. Наибольшее количество вариаций пополнения объясняла величина биомассы половозрелых самок.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Growth and maturation of the Lofoten-Barents cod//ICES CM 1980/G:25, Demersal Fish Committee (в соавторстве с В.П.Пономаренко, И.Я. Пономаренко).
2. Relation between mature and immature specimens among cod of different ages and sizes in 1978-1980//ICES C.M. 1981/G:22, Demersal Fish Committee – 11 с. (в соавторстве с И.Я. Пономаренко).
3. Food composition, feeding and fat content of the Barents Sea cod in 1980//Annales Biol. – 1980 (1983). – Vol.37. – P.123-125.
4. Изменения роста и полового созревания трески Баренцева моря//Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. – М.– 1985. – С.73-82 (в соавторстве с В.П.Пономаренко, И.Я. Пономаренко).

5. Запас трески лофотено-баренцевоморского стада//Рыбное хозяйство. – 1986. – № 1. – С.40-43 (в соавторстве с А.А. Глуховым).

6. Атлантическая треска *Gadus morhua morhua* /Ихтиофауна и условия существования в Баренцевом море. – Апатиты. – 1986. – Гл.3. – С.23-29 (в соавторстве с Р.В. Мельянцевым).

7. Maturation rate of the Lofoten-Barents Sea cod in autumn/winter 1983/ 1984// Annales Biol. – 1984 (1986). – Vol.41. – P.89 (в соавторстве с И.Я. Пономаренко).

8. Некоторые аспекты динамики пополнения лофотено-баренцевоморской трески в связи с величиной родительского стада//Биология рыб в морях Европейского Севера: Сб. науч. тр./ПИНРО, Мурманск, 1988. – С.15-25 (в соавторстве с Н.В. Мухиной).

9. К вопросу о плодовитости аркто-норвежской трески//4-я Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. – М., 1988. – Ч.2. – С.33-35 (в соавторстве с Г.П. Низовцевым, Н.А.Пахомовой).

10. Dymanics of sexual maturation of the Lofoten-Barents Sea cod in 1985-1987//ICES CM 1988/G:34, Demersal Fish Committee. – 6 pp.

11. Seasonal growth variations in the Barents Sea cod//ICES CM 1989/G:10, Demersal Fish Committee. – 12 pp.

12. Some aspects of the Lofoten-Barents Sea cod recruitment dynamics in relation to the parental stock size//ICES Symposium 1987 Poster No. 76//Rapp. et proc.-verb. – 1989. – Vol.188. – P.245 (в соавторстве с Н.В. Мухиной).

13. Питание, жирность и рост баренцевоморской трески (Gadus morhua morhua L.): Автореф. дис. канд.биол.наук. – М., 1989. – 24 с.

14. Рост и половое созревание трески в связи с характером ее питания//Рыбное хозяйство. – 1990. – № 10. – С.20-22 (в соавторстве с Э.Л. Орловой, С.Г. Антоновым).

15. Состояние запасов и перспективы промысла донных рыб Баренцева моря//Комплексные рыбохозяйственные исследования ПИНРО на Северном бассейне: Сб. науч. тр./ПИНРО. – Мурманск, 1991. – С.145-165 (в соавторстве с М.В. Ковцовой, М.С. Шевелевым).

16. Trophic relations of the Barents Sea cod and their dynamics//ICES CM 1991/G:22. Demersal Fish Committee. – 28 pp. (в соавторстве с В.Л. Третьяком, В.А. Коржевым).

17. Трофические связи северо-восточной арктической трески и ее рост в зависимости от питания//Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море: Сб. докл. 5-го сов.-норв. симп. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. – С.80-100 (в соавторстве с А.М. Эйядом, С. Мелем, К. Корсбрекке, А.В. Долговым, В.А. Коржевым, В.Л. Третьяком).

18. Динамика жирности аркто-норвежской трески в 1967-1990 гг./Экологические проблемы Баренцева моря: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. – С.3-35.

19. Maturity rate of the Lofoten-Barents Sea cod in 40s and 90s//ICES C.M. 1994/G:30, Demersal Fish Committee – 17 pp. (в соавторстве с И.Я. Пономаренко).

20. Темпы полового созревания лофотено-баренцевоморской трески *Gadus morhua morhua* L. в 40-80-е годы//Вопросы ихтиологии. – 1995. – Т.35, № 2. – С.219-228 (в соавторстве с И.Я. Пономаренко).

21. Role of oceanographic conditions in Arcto-Norwegian recruitment dynamics//ICES CM 1995/Mini:15 (Mini-Symposium on Arctic Oceanographic processes). – 15 pp. (в соавторстве с В.Л. Третьяком, В.К. Ожигиным, В.А. Ившиным).

22. Зависимость роста аркто-норвежской трески *Gadus morhua morhua* от условий откорма мойвой *Mallotus villosus villosus* и температуры воды//Вопросы ихтиологии. – 1995. – Т.35, № 3. – С.335-342 (в соавторстве с В.К. Ожигиным, В.Л. Третьяком, В.А. Ившиным).

23. Change of liver condition index of North-East Arctic cod in the 1970-90's//ICES CM 1996/G:41, Poster. Demersal Fish Committee. – 12 pp.

24. Рост аркто-норвежской трески. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1996 (в соавторстве с В.К. Ожигиным, В.Л. Третьяком, В.А. Ившиным).

25. Рост, жирность, плодовитость, созревание/Треска Баренцева моря (биолого – промысловый очерк). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1996. – Гл.6. – С.105-140 (в соавторстве с И.Я. Пономаренко, В.П. Пономаренко).

26. Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of North-east Arctic cod?//Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science. – 1998. – Vol.55, № 7. – P.1766-1783 (в соавторстве с К.Т. Маршалл, У.С. Чесбю, П. Сулемдалом, О. Ультангом).

27. Использование данных по жирности и упитанности северо-восточной арктической трески для оценки воспроизводительной способности популяции//Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. – М.: Изд-во ВНИРО, 1997. – С.246.

28. Basis of stock assessment and management advice//Management strategies for the fish stocks in the Barents Sea. Proceed. of the 8th Norwegian-Russian Symp., (Bergen, 15-16 June 1999): IMR/PINRO Joint Report Series, No 5/ed. Jakobsen T. – Bergen, 2002. – P.1-16 (в соавторстве с А.Агленом).

29. Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks//Nature (UK, London). – 1999. – Vol.402, № 6759. – P.288-290 (в соавторстве с К.Т. Маршалл, И. Ламбертом, У.С. Чесбю).

30. Океанологические условия Баренцева моря и их влияние на выживание и развитие молоди северо-восточной арктической трески. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. –88 с. (в соавторстве с В.К. Ожигиным, В.Л. Третьяком, В.А. Ившиным).

31. Trophic influences on interannual and seasonal variation in the liver condition index of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*)//ICES Journal of Marine Science. – 2000. – Vol.57, No 1. – P.42-55 (в соавторстве с К.Т. Маршалл).

32. Reconstructing the stock-recruit relationship for Northeast Arctic cod using a bioenergetic index for reproductive potential//Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2000. – Vol.57. – P.2433-2442. (в соавторстве с К.Т. Маршалл, Б. Одландсвиком, А.В. Долговым).

33. Влияние плотности популяции на биологические показатели северо-восточной арктической трески в контексте предосторожного подхода к управлению промыслом//Материалы отчетной сессии ПИНРО по результатам работ в 2001-2002 гг. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – С.25-26 (в соавторстве с Ю.А. Ковалевым).

34. Энергетический потенциал трески и его влияние на воспроизводительную способность популяции. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – 83 с. (В соавторстве с А.В. Долговым, В.М. Киселевой).

35. Tracking the signal in year-class strength of Northeast Arctic cod through multiple survey estimates of egg, larval and juvenile abundance//Journal Sea Research. – 2003. – Vol.50. – P.57-75 (в соавторстве с Н.В. Мухиной, К.Т. Маршалл).

36. Using environmental and biological indices as proxies of egg and larval production of marine fish//Journal of Northwest Atlantic Fishery Science. – 2003. – Vol.33. – P.115-159 (в соавторстве с И. Ламбертом, Г. Краусом, Г. Мартейнсдоттир, П. Райтом).

Подписано в печать 12.04.05 г. Формат 60x84/16.
Уч.-изд.л. 3,2. Усл.печ.л. 2,7. Тираж 150 экз.
Заказ 8.
Издательство ПИНРО. 183763, Мурманск, ул.Книповича, 6, ПИНРО.