

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ им. П. П. ШИРШОВА

1982
Б. И. С.

На правах рукописи

БЕРЕНБОЙМ Борис Иосифович

УДК 595.384.12(268.45)

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ
ЗАПАСОВ КРЕВЕТКИ *Pandalus borealis* Krøyer В
БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ И НЕКОТОРЫХ РАЙОНАХ СЕВЕРНОЙ
АТЛАНТИКИ

(специальность 03.00.18 - гидробиология)

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск - 1982

И

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

Научные руководители:

кандидат биологических наук А.А.Нейман

кандидат биологических наук Б.Г.Иванов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Я.И.Старобогатов

кандидат биологических наук Р.Н.Буруковский

Ведущее учреждение - Управление промысловой разведки
и научно-исследовательского флота
"Севрыбпромразведка"

Защита состоится *19* *сентября* *19* часов
на заседании *19* *сентября* *19* часов
научно-учебной комиссии
им.П.П.Ширшова, 23.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Института океанологии им.П.П.Ширшова, 23.

Автореферат

Ученый секретарь
специализированной комиссии
кандидат биологических наук *И.И.Иванов*

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

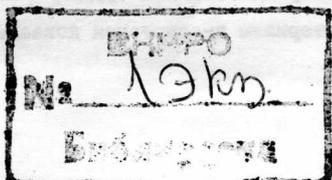
Актуальность. Северная креветка *Pandalus borealis* Krøyer - важнейший вид промысловых ракообразных Северной Атлантики. Её промысловый лов начался еще в начале века в фиордах южной части Скандинавии. Со второй половины 70-х годов особенно высокими темпами росла добыча этой креветки в нетрадиционных районах креветочного промысла - в проливе Левиса и Баренцевом море.

Несмотря на высокую промысловую ценность *P. borealis* многие вопросы биологии его размножения, воспроизводства запасов, популяционной структуры, питания, распределения изучены недостаточно полно. Недостаток знаний особенно заметен в относительно новых районах креветочного промысла - в том числе и в Баренцевом море. Без решения этих проблем невозможно научное обоснование прогностических рекомендаций, объективное планирование добычи и, в итоге, рациональный промысел.

Актуальность изучения особенностей биологии и распределения *P. borealis* в Баренцевом море определяется также тем, что значительная часть запасов креветки этого региона находится в районах, прилегающих к побережью СССР, и рациональное их использование зависит в немалой степени от стратегии советского промысла.

Цель и задачи работы. Основной целью работы является биологическое обоснование рационального промысла *P. borealis* в Баренцевом море. Для достижения этой цели решали следующие задачи:

1. На основании изучения особенностей биологии размножения, воспроизводства запасов креветки выяснить популяционную структуру вида в Баренцевом море и сопредельных водах.
2. Для совершенствования тактики поиска промысловых скоплений и техники добычи выявить основные закономерности распределения *P. borealis*, характер его питания, миграций, поведения.



3. Оценить запасы креветки и, учитывая уровень самовоспроизводства популяций, обосновать величины допустимого вылова, другие меры регулирования креветочного промысла в Баренцевом море.

Научная новизна работы. Впервые рассмотрены: относительная плодовитость, выживаемость эмбрионов за период инкубации, численность погибших яиц в кладке, вероятность повторного нереста, репродуктивный потенциал вида в ряде районов Баренцева моря. На основе этих данных установлены достоверные различия между популяциями креветки нескольких районов моря. Длительность стадии самца *P. borealis* - этот вид является протандрическим гермафродитом - определяли неприменявшимся ранее для этой цели методом согласования эмпирического размерного ряда с теоретическим нормальным по критерию Пирсона. Обнаружены тесные линейные связи между репродуктивным потенциалом креветочных группировок, сроками размножения, длительностью периода инкубации креветки с одной стороны и температурой воды с другой. Предложены методы определения границ репродуктивной части ареала. Установлено, что основными объектами питания *P. borealis* являются полихеты и эвфаузиевые рачки. Впервые выявлены возрастные различия в качественном составе пищи, накормленности, суточном ритме питания креветки. Также впервые выполнен расчёт допустимого вылова *P. borealis* в важнейших промысловых районах Баренцева моря.

Практическое значение работы. С 1977 г. основные результаты работы используются при подготовке промысловых рекомендаций прогнозистического характера различной заблаговременности, в консультациях по поиску и промыслу креветки, а с 1979 г. - для обоснования позиции советской делегации на переговорах с норвежской стороной по вопросам регулирования креветочного промысла. Выводы диссертации могут быть использованы при определении необходимых мер охраны запасов *P. borealis*, при совершенствовании орудий и техники лова.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывали на Всесо-

езной конференции по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели (Одесса, 1977 г.); заседании Московского отделения ВГБО (Москва, 1978 г.); Научной конференции по проблемам рационального использования запасов креветок (Мурманск, 1980 г.); IV съезде ВГБО (Киев, 1981 г.); межлабораторном совещании ПИНРО (Мурманск, 1982 г.); коллоквиумах лаборатории кормовой базы и беспозвоночных ВНИРО (Москва, 1977-80 гг.) и лаборатории бентоса Института океанологии им. П.П.Ширшова АН СССР (Москва, 1982 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ, из них 6 в соавторстве, в том числе 2 за рубежом; 4 работы находятся в печати, из них две в соавторстве.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 167 страницах машинописного текста, содержит 51 рисунок, 30 таблиц, состоит из введения, шести глав, заключения и предложений. Список использованной литературы включает 234 наименования, из них 129 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Биологии, распределению и промыслу креветки *P. borealis* посвящено немало исследований, наиболее важными из которых следует считать работы Wollebaek, 1903, 1908; Berkeley, 1930; Hjort, Ruud, 1938; Rasmussen, 1953; Horsted, Smidt, 1956; Allen, 1959; Б.Г.Иванова, 1965; Haynes, Wigley, 1969. Однако результаты изучения этого вида в Баренцевом море изложены лишь в нескольких статьях. З.Г.Паленичко (1941) впервые охарактеризовала распределение, некоторые аспекты биологии *P. borealis* в данном регионе. В.В.Кузнецов (1964) опубликовал данные о темпе роста, особенностях развития, репродуктивном потенциале *P. borealis* из прибрежных и восточных районов моря. В.Ф.Брызгин (1970) показал, что в Баренцевом море существуют зна-

чительные по биомассе скопления северной креветки. Он первым (Брянгин, 1970, 1973; совместно с Русановой, 1974) предпринял попытку выяснить популяционные различия *P. borealis* отдельных районов моря, для чего исследовал темп роста, скорость полового развития, сроки размножения, некоторые закономерности распределения вида.

Из иностранных исследований *P. borealis* в Баренцевом море наибольший интерес представляет диссертационная работа Тейгсмарка (Teigsmark, 1980), который по материалам 1973-1979 гг. попытался выяснить возрастные различия креветок из нескольких районов моря.

Глава I. Материал и методика

В настоящей работе использован материал, собранный при непосредственном участии автора в различные сезоны 1971-1981 гг. За этот период в Баренцевом море и некоторых районах Северо-Восточной Атлантики проведено 11 специальных и 2 комплексных научных экспедиций, часть из которых (8 рейсов) выполнялась под руководством автора.

В морских экспедициях и лаборатории гидробиологии ПИНРО при массовом промере исследовано 117255, методом полного биологического анализа - 24715 экз., проведен анализ питания у 483, определена накормленность у 4379, проведен анализ плодовитости у 265 креветок. При помощи фотоавтоматов типа "Тритон" выполнено 4770 подводных фотографий и методом визуальных наблюдений из подводного аппарата "Север-2" обследовано свыше 3,5 тыс. м² морского дна.

При массовом промере измеряли длину карапакса и определяли пол креветки методом Расмуссена (Rasmussen, 1953), оценивали стадии зрелости гонад (Hauges, Wigley, 1969) и состояние покровов тела (Draeh, Tchernigovtzeff, 1967). Полный биологический анализ включал в себя кроме перечисленных работ, измерения общей длины тела (от заглазничной выемки до конца тельсона) и веса. Абсолютную плодовитость определяли путем прямого подсчета икры на плеоподах. Относи-

тельную плодовитость рассчитывали как частное от деления абсолютной плодовитости на массу самки с икрой (Правдин, 1966; Ройс, 1975; Faradopol, 1975). Оценку стадий эмбриогенеза проводили по 4-х балльной шкале (Haynes, Wigley, 1969). Выживаемость эмбрионов за период инкубации находили по соотношению относительной плодовитости на 4-ой и I-ой стадиях эмбрионального развития в процентах. Репродуктивный потенциал, под которым подразумевали количество эмбрионов на 1000 особей популяции (Кузнецов, 1964; Haynes et al., 1976), определяли умножением показателя численности икриносных самок в популяциях на их среднюю абсолютную плодовитость на 4-ой стадии эмбриогенеза для каждой криветочной группировки.

Степень наполнения желудков криветки оценивали способом Р.Н.Буруковского (1969) по 4-х балльной шкале, а накормленность - по среднему баллу наполнения желудков. Частоту встречаемости кормовых объектов определяли в процентах от числа желудков с пищей.

Для удобства изложения материала зону исследований в Баренцевом море и сопредельных водах разделили по расположению криветочных группировок на 9 районов: 1 - Ян-Майенский; 2 - Прибрежный, 3 - Центральный, 4 - Северо-Западный, 5 - Восточный, 6 - Северо-Восточный, 7 - Северный, 8 - Западный (Баренцево море); 9 - Шпицбергенский районы.

Глава II. Некоторые закономерности распределения *Pandalus borealis*

По температуре и глубине в ряде районов моря условия обитания *P. borealis* заметно отличаются друг от друга. Например, в Восточном районе концентрации криветки обнаруживали на участках с глубиной моря 180-270 м и среднегодовой температурой воды у дна в период сезонного минимума $+0,3^{\circ}$, в Центральном районе - соответственно 240-350 м и $+1,2^{\circ}$, в Прибрежном - 250-300 м и $2,1^{\circ}$.

В то же время условия образования скоплений *P. borealis* в Баренцевом море имеют много общих черт. Концентрации криветки отмеча-

ются: 1) в районах со сходным рельефом дна - на склонах и днищах желобов, впадин, ложбин; 2) в зонах взаимодействия водных масс различного происхождения, где имеются температурные градиенты в придонном слое $0,5-2,0^{\circ}$ на 10 миль; 3) на участках с однотипным грунтом - песчаным илом, реже на илу; 4) в районах с повышенной биомассой полихет, которые являются важными кормовыми объектами *P. borealis*.

Глава III. Размножение, развитие, рост *Pandalus borealis*

Влияние температуры на сроки размножения. На основании литературных и собственных материалов по Баренцеву морю выявлены зависимости сроков размножения креветки в 27 районах ареала (Баренцево, Норвежское, Гренландское, Северное, Берингово моря и др. районы) от среднегодовой (среднепогодной) температуры воды. Коэффициенты корреляции связей, которые определены как прямолинейные, сроков начала, разгара, окончания нереста и выклева личинок, длительности инкубационного периода с температурой поверхностного и придонного слоев воды изменяются в пределах от 0,78 до 0,88, а их ошибки от 0,10 до 0,16. Сроки нереста связаны с температурой прямой, а сроки выклева - обратной зависимостями. Длительность периода инкубации обратно пропорциональна температуре воды (рис.). То есть, в районах с более высокой температурой воды на поверхности и у дна нерест креветки проходит позже, выклев личинок раньше, а длительность инкубационного периода меньше, чем в сравнительно холодноводных районах.

Установленные зависимости позволили определить в первом приближении температуру воды, выше которой размножение вида маловероятно. Среднегодовая температура на поверхности моря у южной границы ареала может соответствовать примерно 15° .

Кроме того, между среднепогодной температурой воды у дна в мае (сезон температурного минимума, критический период в жизни личинок) и репродуктивным потенциалом группировок *P. borealis* -

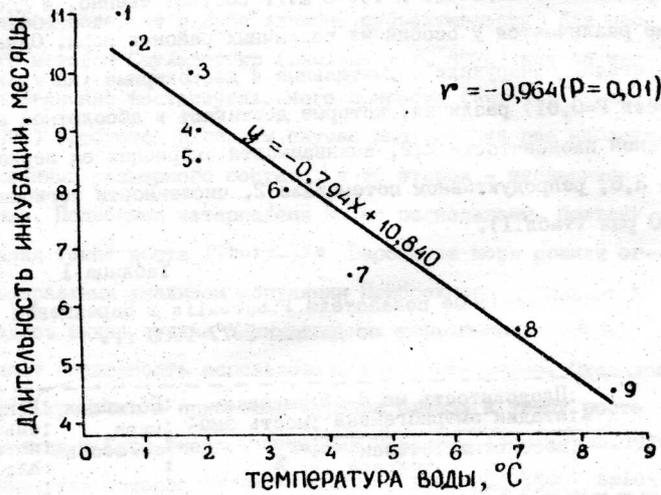


Рис. Зависимость длительности инкубационного периода *P. borealis* от среднегодовой (средне многолетней) температуры воды у дна. 1 - Восточный, 2 - Северный, 3 - Центральный, 4 - Северо-Западный, 5 - Прибрежный районы Баренцева моря (наши данные); 6 - Берингово море, 7 - зал. Аляска (Иванов, 1969); 8 - Вигра-фиорд, Норвегия (Kasmissen, 1953); 9 - район Норт-умберленда (Allen, 1959).

удалось обнаружить тесную линейную связь, которая характеризуется уравнением $R = 46,204t^{\circ} + 46,945$ и коэффициентом корреляции $r = 0,84$ ($P = 0,01$). По выявленной связи нашли, что репродуктивный потенциал равен нулю и эффективное размножение *P. borealis* невозможно в районах с майской придонной температурой около минус 1° . Таким образом, майская придонная изотерма минус 1° может быть принята за северную границу репродуктивной части ареала вида в Баренцевом море.

Абсолютная и относительная плодовитость у *P. borealis* на первой стадии эмбрионального развития составляет в среднем по Баренцеву морю 1264 ± 60 шт/особь и 159 ± 5 шт/г соответственно, и достоверно не различается у особей из различных районов моря. Однако, на 4-ой стадии обнаружили значительные и достоверные (на уровне значимости $P=0,01$) различия, которые достигают в абсолютной и относительной плодовитости 2,2, выживаемости эмбрионов за период инкубации 3,6, репродуктивном потенциале 2, численности погибших яиц почти 10 раз (табл. I).

Таблица I

Репродуктивные показатели *P. borealis* в Баренцевом море, рассчитанные по данным 1977-1980 гг.

| Район | Плодовитость на 4-ой стадии эмбриогенеза : абсолютная : относительная : шт/особь : шт/г | Выживаемость эмбрионов, % | Погибшая икра, шт/особь | Репродуктивный потенциал, тыс. |
|-----------------|---|---------------------------|-------------------------|--------------------------------|
| Восточный | 455 ± 42 56 ± 4 | $26,8 \pm 2,3$ | 89 ± 12 | 97,7 |
| Северо-Западный | 665 ± 4 70 ± 4 | $51,3 \pm 4,9$ | 69 ± 17 | - |
| Центральный | 648 ± 92 84 ± 9 | $53,3 \pm 5,9$ | 52 ± 13 | 160,0 |
| Прибрежный | 1012 ± 99 102 ± 6 | $87,9$ | 9 ± 9 | 197,8 |

Темп роста и развития. Определение возраста *P. borealis* большинства районов Баренцева моря крайне затруднено, так как здесь наблюдается сильное "перекрывание" по размерам смежных размерно-возрастных классов, то есть аккумуляция нескольких старших возрастных групп в одну или две размерные. Аналогичное явление отмечали у этого вида в районе Западной Гренландии (Norsted, 1978). Этот процесс определяется, очевидно, тем, что большинство баренцевоморских и часть западногренландских группировок *P. borealis* пополняются не только за счет местного воспроизводства, но и за счет рекрутов, принесенных из мест с различными условиями роста. Выделение возрастных групп по

размерному составу таких группировок разными статистическими методами (Harding, 1949; Покровский, Слизкин, 1977; Macdonald, 1979; Teigsmark, 1980) содержит в себе элемент субъективности. Для расчета возраста методом Скуладоттир (Skuladottir, 1976) или по частоте линек и величине постэкзувивального прироста (Kurata, 1962; Nicholson, 1979) требуется в первом случае многолетний ряд наблюдений за изменениями размерного состава, а во втором - экспериментальные данные. Подобными материалами мы не располагаем. Поэтому, для определения темпа роста *P. borealis* Баренцева моря решили ограничиться возрастным анализом популяции Прибрежного района, так как только здесь видна четкая полимодальная структура размерных рядов, что дает возможность использовать метод Петерсена. Оказалось, что темп роста креветки в прибрежье Мурмана близок к темпу роста особей этого вида в Балс-фиорде, Северная Норвегия (Thomassen, 1976).

По мнению ряда авторов (Rasmussen, 1953; Брызгин, 1970; Smidt, Carlsson, 1978) *P. borealis* в северной части своего ареала может участвовать в размножении в качестве самца один или два раза в жизни. Мы предприняли попытку определить длительность "самцового периода" путем сопоставления эмпирических размерных рядов самцов с нормально распределенным теоретическим рядом. При этом допускали, что согласование эмпирического размерного ряда с теоретическим по критерию Пирсона (χ^2) при ($P = 0,05$) доказывает справедливость предположения о продолжительности стадии самца ориентировочно в один год. В противном случае средняя продолжительность "самцового периода" составляет как минимум два года. Гипотезу о согласовании с нормальным законом принимали при справедливости выражения $0,408(\chi^2 - 3) < 3$.

Минимальные значения χ^2 оказались характерными для креветки Западного района. Оценка этих значений свидетельствует о согласовании эмпирических распределений с теоретическим. Значения χ^2 для креветки Северо-Западного, Северного и Восточного районов оказались

чрезвычайно высокими и гипотеза о согласовании с нормальным законом здесь полностью отвергалась. Следовательно, с учетом предложенного допущения продолжительность стадии самца в Западном, то есть наиболее тепловодном районе, может быть около одного, а в более холодноводных - Восточном, Северном, Северо-Западном - как минимум два года.

Самки, вероятно, могут участвовать в размножении дважды в течение двух лет подряд, через год или один раз в жизни. Для проверки этого предположения изучали состояние гонад самок, освободившихся от личинок (табл.2). В одном из самых тепловодных районов, Прибрежном, все особи анализируемой группы были в июне с хорошо развитыми гонадами на стадии III, то есть готовились к нересту текущего года, тогда как в холодноводном Восточном районе не обнаружили ни одной самки этой группы, готовящейся к нересту. Размножение *P. borealis* в этих районах, очевидно, проходит различно: в Прибрежном районе самки могут нереститься дважды в течение двух лет, в Восточном - через год либо один раз в жизни. В других районах моря лишь часть самок может участвовать в повторном нересте, на следующий год.

В Восточном районе, где креветка функционирует как самец в течение двух лет, *P. borealis* впервые откладывает икру в возрасте не менее четырех лет и лишь незначительная часть этих особей, из-за высокой естественной смертности, доживает до повторного нереста, который может иметь место в возрасте около 6 лет.

Коэффициент естественной смертности в возрасте 4-5 лет, рассчитанный для креветки Прибрежного района по формуле Ф.И. Баранова (1971), составил $M = 2,62$, а годовичная убыль в этом возрасте - $r = 93\%$. Коэффициент M для креветки остальных районов Баренцева моря вычислить не удалось из-за значительных трудностей, связанных с определением возраста. Однако, по соотношению процентного содержания икринных

Таблица 2

Стадии зрелости самок *P. borealis* освободившихся от личинок, в некоторых районах Баренцева моря, июнь 1979 г.

| Район | Объем выборки, экз. | Среднего летняя температура воды у дна в мае, °C | Процент самок, освободившихся от личинок, с годами на стадии зрелости | | |
|-----------------|---------------------|--|---|------|-------|
| | | | I | II | III |
| Прибрежный | 31 | 1,9 | 0 | 0 | 100,0 |
| Северо-Западный | 69 | 1,8* | 29,0 | 17,4 | 53,6 |
| Центральный | 161 | 1,0 | 47,9 | 34,7 | 17,4 |
| Восточный | 242 | 0,3 | 100,0 | 0 | 0 |

* ориентировочные данные

самок в начале и в конце инкубационного периода выявили значительные различия в естественной убыли таких самок в двух близко расположенных, но различных по термическим условиям районах (табл.3). При этом учитывались отсутствие промысла в зоне исследований. В более холодноводном районе процент икротных самок за время инкубации икры снизилось в 6,6 раз, а менее холодноводном районе - всего в 2,9 раз.

Таблица 3

Процентное содержание икротных самок в группировках *P. borealis* на востоке Баренцева моря в начале и в конце периода инкубации икры

| Район | Среднего летняя температура воды у дна в мае, °C | Процент икротных самок | | | |
|------------------|--|------------------------|----------------|------------------|-------------|
| | | Объем проб, экз. | Сентябрь, 1976 | Объем проб, экз. | Май, * 1977 |
| Восточный | +0,3 | 1160 | 27,7±1,4 | 1744 | 9,4±1,4 |
| Северо-Восточный | -1,0 | 1307 | 10,5±3,9 | 1076 | 1,6±0,6 |

* - учитывали также самок, освободившихся от личинок

Следовательно, годовичная убыль икросных самок в холодноводной восточной части моря в возрасте 4-5 лет может быть еще больше, чем в Прибрежном районе, где температура воды сравнительно высока.

Таким образом, есть основания считать, что в Арктической области Баренцева моря (биогеографическое деление по К.Н.Несису, 1963), второй нерест самок в возрасте свыше 6 лет фактически не происходит и *P. borealis* откладывает икру один раз в жизни. В Бореальной области возможен повторный нерест, однако даже здесь из-за высокой естественной смертности в возрасте 4-5 лет эффективность этого нереста крайне низка.

Глава IV. Популяции *Pandalus borealis* и их структура

Для выявления популяционной структуры вида в Баренцевом море рассматривали: 1) абсолютную плодовитость, 2) относительную плодовитость, 3) выживаемость эмбрионов за время инкубации, 4) количество погибших яиц, 5) репродуктивный потенциал, 6) длительность стадии самца, 7) вероятность повторного нереста, 8) сроки размножения и продолжительность инкубационного периода. По первым 5 пунктам установлены статистически достоверные ($P = 0,01$) различия, на основании которых в Баренцевом море можно выделить, по крайней мере, три пространственно и биологически обособленных группировки *P. borealis*. Кроме того, эти группировки отличаются друг от друга длительностью стадии самца и продолжительностью инкубационного периода, сроками размножения и вероятностью повторного нереста. Очевидно, существуют также различия в естественной смертности *P. borealis* в районах с различным термическим режимом.

Учитывая различный уровень самовоспроизводства, а также направление и сравнительную интенсивность дрейфа личинок (Berenboim et al, 1980; Лысый, 1980) баренцевоморские группировки *P. borealis* можно рассматривать как независимые, полузависимые и зависимые по-

популяции, которые являются элементами одной суперпопуляции в понимании В.Н.Беклемишева (1960). В результате изучения особенностей воспроизводства северной креветки нами определены некоторые характеристики этих популяций.

Независимые популяции обладают максимальным в данном регионе репродуктивным потенциалом, отличаются высокой плодовитостью особей и выживаемостью эмбрионов, высокой вероятностью повторного нереста, весьма низким количеством погибших яиц (см. табл. I). Число аллохтонных личинок здесь, очевидно, значительно уступает количеству автохтонных, а рекруты, поступившие извне, не оказывают существенного влияния на воспроизводство таких популяций. Некоторые из независимых популяций могут считаться "материнскими", так как они снабжают своими личинками и, возможно, взрослыми особями другие баренцево-морские популяции. Независимые популяции расположены в прибрежной зоне Северной Норвегии, Западного Мурмана и юго-западной части моря.

В полузависимых популяциях численность поддерживается как за счет собственного воспроизводства, так и за счет поступления рекрутов извне. Репродуктивный потенциал примерно на 20%, плодовитость на 20-60%, выживаемость эмбрионов на 40-43% ниже, а численность погибших яиц в 4,5-7,7 раз выше, чем в независимых популяциях. Полузависимые популяции расположены, в основном, в Центральном, Северо-Западном и, очевидно, Шпицбергенском районах.

В зависимых популяциях, численность которых воспроизводится преимущественно за счет поступления рекрутов извне, репродуктивный потенциал и плодовитость примерно в два раза, выживаемость эмбрионов в 3,3 раза ниже, а численность погибшей икры на порядок выше, чем в независимых популяциях. Вероятность повторного нереста здесь крайне низка. Районы расположения зависимых популяций (Северный и Восточный) полностью находятся в Низкоарктической подобласти.

Таким образом, в арктических районах Баренцева моря расположены зависимые, у границы Арктической и Бореальной областей - полузависимые,

висящие, в бореальных районах - независимые, в том числе материнские, популяции *P. borealis*.

Глава V. Питание и поведение *Pandalus borealis*

Анализ состава пищи *P. borealis* показал, что спектр питания северной креветки довольно широк: до вида удалось определить 15 кормовых организмов, до рода - 9. Основными объектами питания *P. borealis* в Баренцевом море можно считать полихет (частота встречаемости 37,1%) и эвфаузиид (27,8%). Из полихет чаще других отмечали в желудках *Spiochaetopterus typicus* (10,3%), из других донных организмов - Foraminifera (11,8%), молодь двустворчатых (9,7%), из планктонных организмов встречали, кроме эвфаузиид, веслоногих (6,7%) рачков.

Таким образом, в отличие от мнения некоторых авторов (Паленичко, 1941; Турпаева, 1953) у нас есть основания относить *P. borealis* к хищникам из бентофагов (по классификации Е.П. Турпаевой, 1953). Детрит, очевидно, не имеет большого значения в питании *P. borealis*. К аналогичному выводу одновременно с нами (Беренбойм, 1980), пришел Винберг (Wienberg, 1980), изучавший питание этого вида в Северном море.

В результате исследований состава пищи и степени наполнения желудков *P. borealis* мы обнаружили ряд возрастных особенностей в питании. 1) молодые особи (самцы и креветки в стадии смены пола) отличаются от самок более высокой накормленностью (табл. 4); 2) частота встречаемости многощеточковых червей и бентосных организмов в целом в желудках молодых *P. borealis* в 3-4 раза ниже, а планктонных ракообразных, в том числе эвфаузиид, выше, чем у самок (табл. 5); 3) у самцов и особей меняющих пол, в отличие от самок, наблюдаются суточные изменения накормленности, достоверные при $P = 0,01$.

Между выявленными особенностями питания и вертикальными миг-

Таблица 4

Показатели накормленности *P. borealis* в Баренцевом море, май-июнь 1978-79 гг.

| Длина карапакса, мм | Объем проб, экз. | Предполагаемый возраст, годы | Пол* | Пустые желудки, % | Средний балл наглядности желудка |
|---------------------|------------------|------------------------------|-------|-------------------|----------------------------------|
| 20 | 3125 | 2-3 | ♂ + ♀ | 38,8 | 1,47 |
| > 20 | 1253 | 4-5 | ♀ | 67,4 | 0,57 |

* ♂ - самцы; ♀ - особи, меняющие пол; ♀ - самки.

Таблица 5

Частота встречаемости донных и планктонных организмов в желудках *P. borealis* Баренцева моря, 1978-1979 гг.

| Длина карапакса, мм | Кол-во просмотренных желудков, экз. | Частота встречаемости, % | | | | | |
|---------------------|-------------------------------------|--------------------------|--------------|----------|------------------------|------------|-----------------------------|
| | | полихета | фораминифера | Bivalvia | всех донных организмов | диатомовые | всех планктонных организмов |
| < 20 | 270 | 19,4 | 12,7 | 6,6 | 48,4 | 32,1 | 57,6 |
| > 20 | 213 | 87,0 | 18,8 | 13,0 | 88,4 | 21,7 | 36,2 |

рациями, очевидно, существует определенная зависимость. В темное время суток, когда накормленность молодых креветок возрастает, процентное содержание этих особей в придонных скоплениях значительно снижается, и, соответственно, уменьшается производительность креветочного промысла донными травами.

При помощи подводной автоматической фотосъемки выяснили, что плотность придонных скоплений *P. borealis* в период полярной ночи в восточной части Баренцева моря снижается по сравнению с полярным днем на 20-30%. Это происходит, в основном, за счет подъема в тол-

ду воды самцов, так как их процентное содержание в придонных скоплениях снижается с 72 до 49%. Следовательно, можно полагать, что суточные и сезонные изменения плотности и состава придонных скоплений креветки в высокоширотных районах подчиняются единой закономерности.

Глава VI. Проблемы рационального использования запасов *Pandalus borealis*

Советский креветочный промысел, впервые организованный в Северной Атлантике в 1974 г., быстро развивался во второй половине 70-х годов за счет эксплуатации запасов *P. borealis* пролива Ливиса, а с 1977 г. - Баренцева моря. Максимальный общий вылов креветки в этом море (район I ИКЕС) составил в 1978 г. - 35 тыс. т (из них советский - 18 тыс. т) или свыше 3/4 добычи этого вида всеми странами в Северо-Восточной Атлантике. Вследствие интенсивного промысла возникла необходимость определения величины допустимого вылова креветки в Баренцевом море, изыскания других путей регулирования креветочного промысла.

Для обоснования величины допустимого вылова в один и тот же сезон (май-июнь) 1978-1981 годов выполняли траловые съемки с использованием подводной фотограмметрии. Биомассу скоплений *Pandalus borealis* определяли двумя способами: 1) по данным подводного фотографирования; 2) по траловым уловам с учетом расчетного коэффициента уловистости трала.

Допустимый вылов мы вычисляли следующим образом: на примере популяций Прибрежного района методом Уилтанга (Uiltang, 1978) рассчитали отношение эксплуатируемого нерестового к незатронутому промыслом нерестовому запасу (S/S_0) при различных значениях коэффициента промысловой смертности (F) по формуле:

$$S/S_0 = \frac{e^{-Ft} (1 - e^{-M_t})}{1 - e^{-(F + M_t)}} ,$$

где:

$M_1 = 2,62$ - коэффициент естественной смертности после выклева личинок в возрасте 4-5 лет (см. Гл.Ш);

$t = 1$ - время в годах между вступлением рекрутов в промысловое стадо (возраст около 3-х лет) и первым выклевом личинок (возраст около 4-х лет).

Возраст вступления в промысловое стадо определяли по кривой селективности (Sakhno, Sadokhin, 1986). С учетом рекомендаций Рабочей группы ИСНАФ по креветке *Pandalus* (ISNAF, Redbook, 1977) нашли, что для баренцевоморской креветки значение $S/S_0 = 0,50$ соответствует коэффициенту $F=0,65$. Затем по формуле А.В.Засосова (1970) определили при $F=0,65$ допустимую степень промышленной эксплуатации баренцевоморских популяций с учетом зависимого характера их воспроизводства ($\psi=0,30$). В итоге, величина общего допустимого вылова креветки по оценкам 1979-1981 гг. оказалась равной: в Центральном районе 8-13, в Восточном - около 8, в Северо-Западном - 1,7-0,5 тыс.т.

На основании выполненных исследований и расчетов наиболее эффективными мерами регулирования промысла *P.borealis* в Баренцевом море нам представляются: 1) международное квотирование вылова на основе объективных оценок биомассы дифференцированно для каждой популяции с учетом уровня ее самовоспроизводства; 2) комплекс мер по охране материнских популяций в прибрежных районах Западного Мурмана и Северной Норвегии.

В ы в о ы

1. Скопления *P.borealis* в Баренцевом море образуются преимущественно в районах со сходным рельефом дна (склоны впадин, желобов, ложбин), однотипным грунтам (песчаный ил либо ил), как правило, соответствуют зонам взаимодействия водных масс различного происхождения и участкам с повышенной биомассой полихет.

2. Сроки размножения и длительность периода инкубации *P. borealis* в различных районах ареала тесно связаны с температурой воды. В районах с более высокой температурой на поверхности моря и у дна нерест проходит позже, выклев личинок - раньше, а длительность инкубационного периода меньше, чем в сравнительно холодноводных районах.

3. Между среднегодовой температурой воды в мае и репродуктивным потенциалом популяции *P. borealis* в Баренцевом море существует тесная линейная связь, что позволяет определить северную границу репродуктивной части ареала, которая может соответствовать среднегодовой придонной майской изотерме минус 1° .

4. Абсолютная и относительная плодовитость *P. borealis* из различных районов моря в начале периода эмбриогенеза достоверно не различаются и составляют в среднем соответственно 1264 ± 60 шт./осoby и 159 ± 5 шт./г.

5. В конце периода инкубации икры отмечены достоверные различия у креветок, обитавших в разных районах моря, которые достигали по плодовитости 2,2, выживаемости эмбрионов - 3,6, репродуктивному потенциалу - 2, числу погибших яиц - около 10 раз. При этом, максимальные показатели эффективности самовоспроизводства характерны для *P. borealis* наиболее тепловодного, минимальные - сравнительно холодноводного районов.

6. В Баренцевом море выделены зависимые, полузависимые и независимые популяции *P. borealis* различающиеся по способности к самовоспроизводству. Зависимые популяции расположены в Нижнеарктической подобласти; полузависимые - близ границы Арктической и Бореальной областей; независимые, в том числе материнские, - Бореальной области моря.

7. Основные объекты питания северной креветки в Баренцевом море - полихеты и эвфаузиевые рачки. *P. borealis* можно считать хищником, который питается бентосными и планктонными организмами.

8. Характер питания *P. borealis* изменяется с возрастом: молодые особи отличаются от самок более высокой накормленностью, суточным ритмом питания, составом пищи.

9. Суточные вертикальные миграции креветок, очевидно, связаны с особенностями их питания. Суточные и сезонные изменения плотности и состава скоплений *P. borealis* у дна в высокоширотных районах подчиняются единой закономерности: в темное время суток и года плотность концентраций и процентное содержание молодых креветок в придонных скоплениях уменьшаются.

10. По результатам траловых съемок с использованием подводного фотографирования сделана оценка биомассы *P. borealis* в ряде районов Баренцева моря и рассчитан допустимый вылов, составивший по данным 1979-1981 гг. от 20 до 30 тыс. в год.

11. Для регулирования креветочного промысла в Баренцевом море наиболее важно его международное квотирование на основе биологически обоснованного допустимого вылова, а также мероприятия по охране "материнских" популяций.

Список работ автора по теме диссертации

1. Berenboim B.I., Zaferman M.L., Klimenkov A.I., Lysy A.Y., Umakhanov A.K. State of the stocks of deepwater shrimp in the West Greenland area. - ICNAF, 1976, Res. Doc. 76/VI/113, Serial No /3936, 14p.

2. Беренбойм Б.И., Серебров Л.И. Некоторые закономерности распределения креветки *Pandalus borealis* (Кр.) в Баренцевом море и районе Западной Гренландии. - В кн.: Всесоюз. научн. конф. по использ. пром. беспозв. на пищев., корм. и техн. цели, тезисы докл., Одесса, 22-25 ноября 1977 г. И. ЦНИИТЭИРХ, 1977, с.7.

3. Беренбойм Б.И. О популяционных различиях креветки *Pandalus borealis* (Кр.) Баренцева моря. - Гидробиологический журнал, 1978, т.14, вып.1, с.44-47.

4. Беренбойм Б.И., Беренбейм Д.Я. О нахождении границы репродуктивной части ареала креветки *Pandalus borealis* в Баренцевом море. - В кн.: Вопросы промысловой океанологии Мирового океана, тезисы докл. У Всесоюзной конференции, 23-25 октября 1979. Калининград, 1979, с.41-42.

5. Беренбойм Б.И. Новые данные о питании креветки *Pandalus borealis* в Баренцевом море. - В кн.: Проблемы рац. использ. зап. креветок, тезисы докл. Мурманск, 1980, с.7.

6. Беренбойм Б.И. О характере воспроизводства популяции креветки *Pandalus borealis* Баренцева моря. Там же, с.8-10.

7. Беренбойм Б.И., Серебров Л.И. К методике оценки запасов креветки *Pandalus borealis* Баренцева моря. - Там же, с.10-11.

8. Беренбойм Б.И., Попков Г.В. Некоторые результаты подводных наблюдений за поведением креветки *Pandalus borealis* на Гусиной банке в Баренцевом море. - Труды ПИНРО, 1980, т.44, с.56-63.

9. Berenboim B.I., Lysy A.Y., Serebrov L.I. On distribution, stock state and regulation measures of shrimp (*Pandalus borealis* Krøyer) fishery in the Barents Sea.-ICES C.M., 1980, K:15, 18p.

10. Беренбойм Б.И. О питании и вертикальных миграциях креветки *Pandalus borealis* Krøyer в Баренцевом море. - В кн.: IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1-4 декабря 1981 г.), тезисы докл. Киев: Наукова думка, 1981, ч.1, с.8-9.

11. Беренбойм Б.И. Питание северного шримса в Баренцевом море. - Биология моря, 1981, № 5, с.28-32.

12. Беренбойм Б.И. Воспроизводство популяций креветки *Pandalus borealis* в Баренцевом море. - Океанология, 1982, т.22, № 1, с.118-124.

Подписано к печати 14.12.82. Формат 60x84/16.

Уч.-изд. 1,0. Усл.-печ. 1,3. Тираж 130 экз.

Заказ 662

183763, Мурманск, Книповича, 6, ПИПРО.