

Использование косвенных показателей условий питания в анализе динамики численности рыб на ранних этапах онтогенеза

Канд. биол. наук О.В. Карамушко – ММБИ РАН

Канд. биол. наук Н.В. Мухина – ПИНРО

Как известно, существует достаточно много мнений о значимости отдельных этапов развития рыб в ранний период жизни и факторов, определяющих их выживаемость, но абсолютно все исследователи солидарны в том, что именно в это время происходит формирование численности поколений. Обычно выживаемость молоди рыб рассматривается и сопоставляется для разных периодов или отдельных этапов внутри периодов, хотя наибольший интерес и активную дискуссию вызывает отрезок онтогенеза от перехода личинок на внешнее питание до завершения метаморфоза.

С формальной точки зрения, повышенное внимание к данному этапу вполне закономерно. По существу, икра и «эндогенные» личинки рыб являются пассивными элементами энергетического баланса экосистем и сами практически не участвуют в создании и прямом переносе органического вещества за счет использования ресурсов пищевых сетей, тогда как «экзогенные» особи активно включаются в сложный механизм причинно-следственных связей, оказывающих влияние на формирование поколений и общее функционирование рыбных сообществ. Кроме того, для икры и личинок с эндогенным питанием основная причина высокой смертности – это неблагоприятные абиотические условия, хищничество и незначительная доля морфологических нарушений, а для личинок, перешедших на внешнее питание, – наличие или отсутствие энергии, заключенной в пище с определенными качественными характеристиками.

И если для первых двух этапов развития реальность основного фактора – явление непостоянное или даже почти отсутствующее, то для личинок абсолютно всех видов рыб, перешедших на экзогенное питание, фактор обеспеченности пищей – главное и неоспоримое условие продолжения развития. Без поступления в организм энергии невозможна сама сущность жизни. Все остальные воздействия являются регулируемыми, но не определяющими, хотя иногда возникают временные и локальные ситуации, когда и второстепенные факторы могут оказать существенное влияние на выживаемость рыб в раннем онтогенезе.

Чем сложнее условия формирования поколений, тем сложнее проследить прямое воздействие известных нам факторов и уж тем более их влияние в рамках относительно узких градиентных полей. Действительно, трудно себе представить, что для видов, чей жизненный цикл тесно связан с приграничными районами неустойчивых в климатическом отношении бореальной и арктической географических зон, как, например, юго-западная часть Баренцева и северо-восточная часть Норвежского морей, эволюционный путь становления и адаптаций проходил в направлении стенобионтности. Скорее, наоборот, и, как правило, наследственно обусловленный диапазон толерантности у рыб намного шире, чем обычно наблюдающийся в естественных условиях (Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 367 с.;

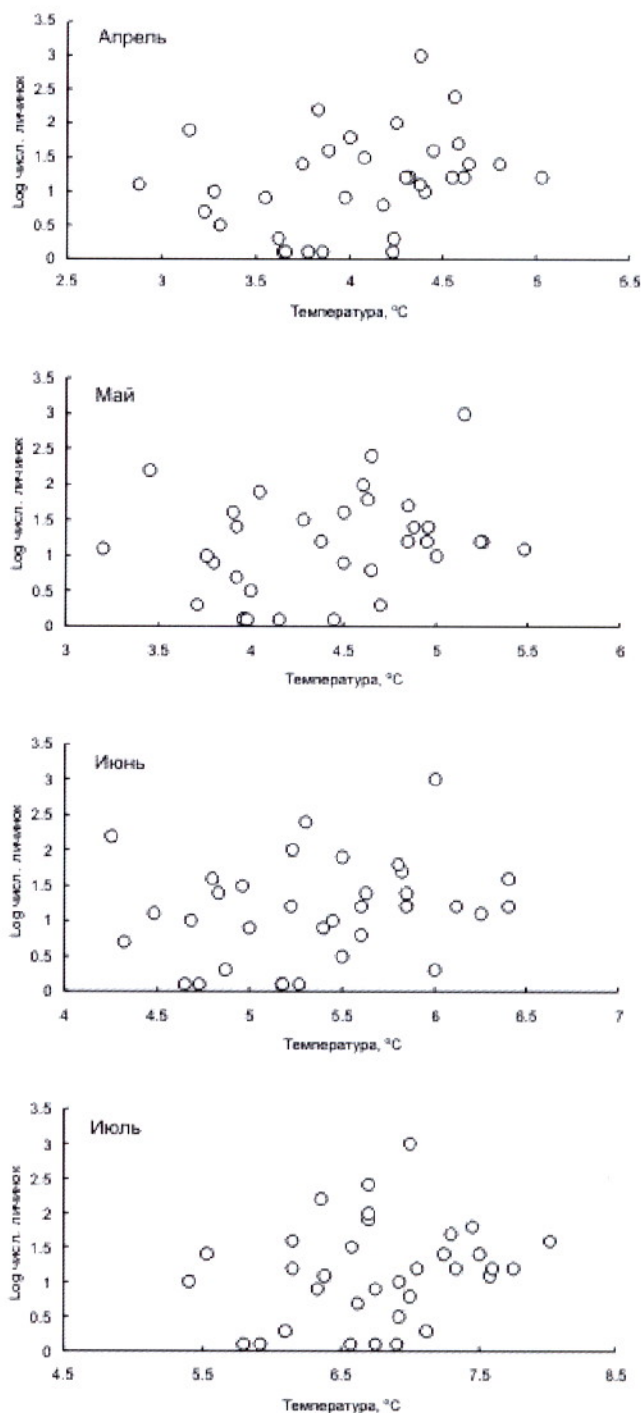


Рис. 1. Изменение численности личинок трески по отношению к температуре воды в разные месяцы за период 1959 – 1993 гг.

Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г. Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений// Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1985. С. 56–72).

В связи с этим, и воспроизводство всех основных промысловых видов рыб Баренцева моря, являющегося одним из самых продуктивных морей Мирового океана, возможно в достаточно широком диапазоне изменений факторов окружающей среды. Именно поэтому, например, при анализе зависимости численности поколений трески на ранних этапах онтогенеза от термических условий среды их обитания приходится констатировать, что связи между этими величинами практически нет (в качестве примера см. рис. 1 и 2).

Ранее также было показано, что температура не оказывает влияния на связь между численностью пелагических личинок атлантической трески и величиной ее пополнения (Mukhina N.V., Marshall C.T., Yaragina N.A. Tracking the signal in year-class strength of Northeast Arctic cod through multiple survey estimates of egg, larval and juvenile abundance// J. Sea Research. 2003. V. 50. P. 57–75). И это вполне закономерно, поскольку даже максимальные отклонения температур от среднесезонных в западной части Баренцева моря не превышают 1,52° C (Тереценко, 1999), тогда как термическая шкала для нормального развития рыб в boreальной зоне составляет десять и более градусов.

Как правило, не оправдывают себя и другие обычно рассматриваемые традиционные виды связей. Например, численность личинок и общая биомасса зоопланктона, поскольку не принимаются во внимание как особенности структуры и распределения зоопланктона (что приводит к невозможности обнаружения, казалось бы, надежной связи) [рис. 3], так и закономерности самого процесса потребления пищи личинками рыб.

Поэтому использование таких показателей условий среды, как температура воды и общая биомасса зоопланктона в Баренцевом море, не следует рассматривать в качестве исходных дан-

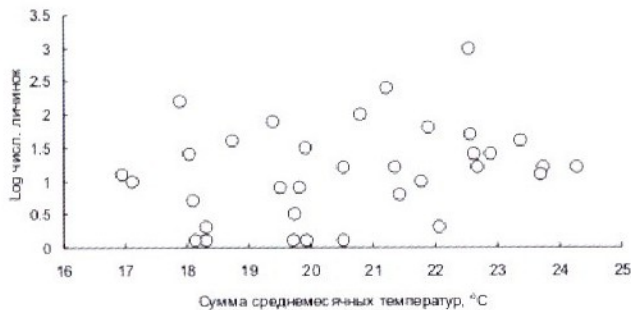


Рис. 2. Изменение численности личинок трески по отношению к сумме среднемесячных температур воды в период 1959 – 1993 гг.

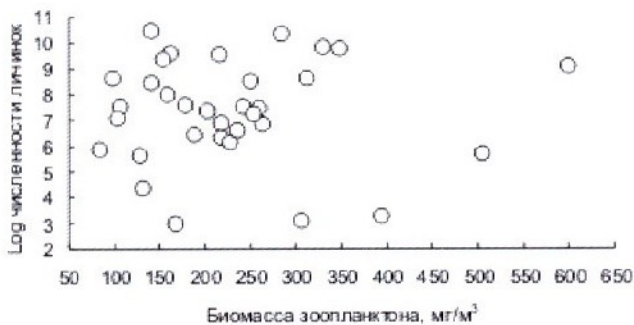


Рис. 3. Связь общей численности личинок трески, пикши, морских окуней, мойвы, сельди, камбалы-ерша со средней биомассой зоопланктона на акватории их совместного распределения

ных для выявления закономерностей формирования численности личинок рыб, уже перешедших на внешнее питание. Для предварительной оценки выживаемости очередной генерации какого-либо вида рыб необходимы другие показатели, которые, с одной стороны, были бы легко доступны для измерения, а с другой – реально отражали интегральное воздействие различных естественных процессов, протекавших в экосистеме. Одной из таких характеристик может быть максимальная длина личинок на определенном периоде времени.

Известно, что быстрый рост личинок существенно снижает продолжительность личиночного периода развития и, таким образом, уязвимость для различного рода хищников (Houde E.D. Fish early life dynamics and recruitment variability// Am. Fish. Soc. Symp. 1987. V. 2. P. 17–29; Beyer J.E. Recruitment stability and survival – simple size-specific theory with examples from the early life dynamics of marine fish// Dana Rep. 1989. V. 7. P. 45–147; Pepin P. Using growth histories to estimate larval fish mortality rate// Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 1989. V. 191. P. 324–329). При исследовании выживаемости личинок с помощью моделирования было также показано, что из «внутренних» факторов именно возможности роста объясняли большинство изменений в конечной численности особей (Letcher B.H., Rice J.A., Crowder L.B., Rose K.A. Variability in survival of larval fish: disentangling components with a generalized individual-based model// Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V. 53. P. 787–801). Основным же фактором, регулирующим темп роста личинок, будет доступность необходимой энергии.

Ранее было установлено (Карамушко О.В., Решетников Ю.С. Суточные рационы личинок мойвы и трески в Баренцевом и Норвежском морях// «Вопр. ихтиологии», 1994. Т. 34. № 1. С. 48–57; Карамушко О.В., Карамушко Л.И. Питание и биоэнергетика основных промысловых рыб Баренцева моря на разных этапах онтогенеза. Апатиты, 1995. 220 с.), что в естественных условиях только часть личинок баренцевоморских рыб имеет рационы выше минимально необходимых.

Например, для личинок мойвы доля таких особей на разных этапах развития и в разные годы составляет от 0 до 22,2 %; атлантической трески – 0–78,9; камбалы-ерша – 5,1–50; морских окуней рода *Sebastes* – 3–66,1 %. Межгодовые колебания этого показателя достигают существенных величин и указывают на наличие различий в количестве доступной пищи, которая, как правило, состоит из науплий и мелких копепоидит *Copepoda*. Чем лучше условия питания, тем выше темп роста личинок и вероятность большего числа особей достичь следующего периода развития, хотя достаточно часто это подтверждается через опосредованные факторы (Beyer, 1989; Pepin P., Myers R.A. Significance of egg and larval size to recruitment variability of temperate marine fish// Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 1820–1828; Meekan M.G., Fortier L. Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf// Mar. Ecol. Prog. Ser. 1996. V. 137. P. 25–37; Houde E.D. Pattern and trends in larval-stage growth and mortality of teleost fish// J. Fish Biol. 1997. V. 51. Suppl. A. P. 52–83 и др.).

Таким образом, можно предположить, что чем крупнее личинки на последнем этапе развития (окончание метаморфоза), тем выше должна быть их численность. Для анализа данной связи были использованы материалы по максимальной длине личинок мойвы, сельди, трески, пикши, морских окуней рода *Sebastes*, камбалы-ерша в июле каждого года, а также их относительной численности в Баренцевом и Норвежском морях в 1959 – 1993 гг. Результаты исследований подтвердили достаточно высокую степень линейной зависимости между наблюдавшимся количеством личинок и их размерами в конце метаморфоза, которая имела вид: для личинок мойвы – $y = 0,0327x + 0,8217$, $r = 0,44$; для сель-

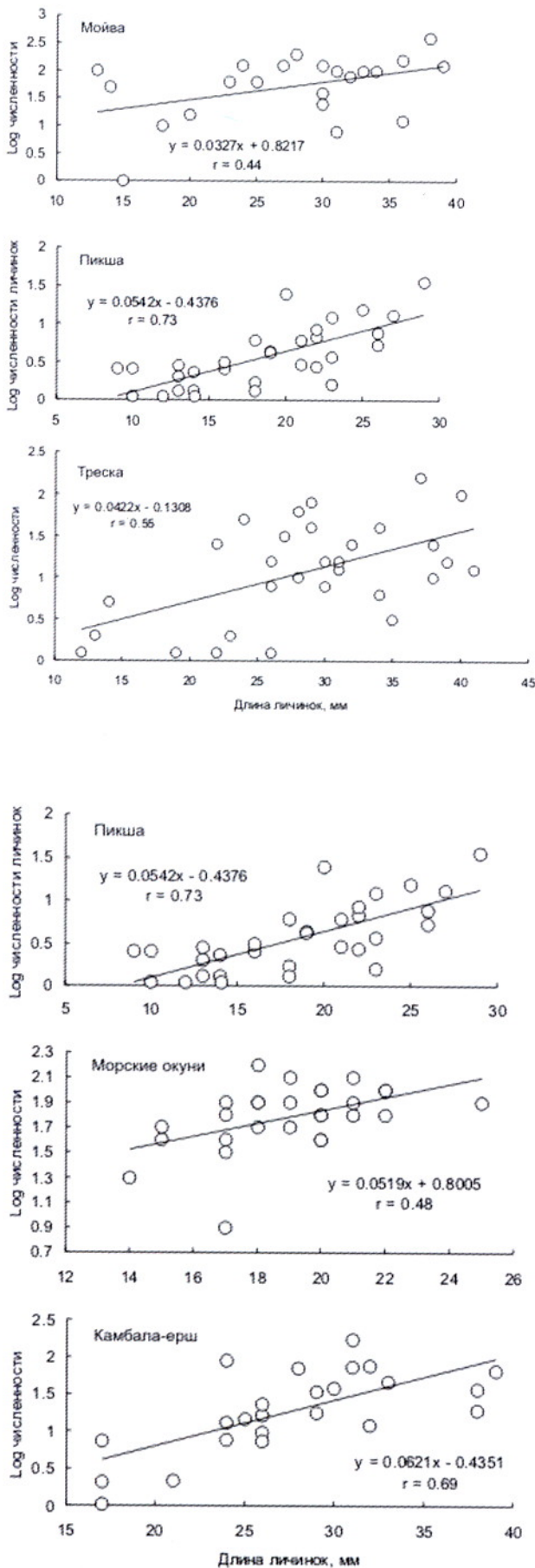


Рис. 4. Связь максимальной длины личинок в июле и их относительной численности в период 1959 – 1993 гг.

ди – $y = 0,0661x + 0,0183$, $r = 0,48$; морских окуней рода *Sebastes* – $y = 0,0519x + 0,8005$, $r = 0,48$; трески – $y = 0,0422x - 0,1308$, $r = 0,55$; камбалы-ерша – $y = 0,0621x - 0,4351$, $r = 0,69$; для пикши – $y = 0,0542x - 0,4376$, $r = 0,73$ (рис. 4).

Различия в тесноте связей могут быть обусловлены как разной вероятностью поимки крупных личинок рассматриваемых видов, особенностями расположения основных районов нереста в разные годы и, таким образом, возможностями сбора разномасштабных личинок на акватории исследований, так и повышенной выедаемостью личинок некоторых видов. Последнее объясняется и наиболее популярной в настоящее время гипотезой о противофазной природе формирования численности мойвы и сельди (*Fossum P. The recovery of the Barents Sea capelin (Mallotus villosus) from a larval point of view// ICES J. Mar. Sci. 1992. V. 49. P. 237–243; Huse G., Toresen. Juvenile herring prey on Barents Sea capelin larvae// Sarsia. 2000. V. 85. P. 385–391*).

Конечно, мы отдаем себе отчет в том, что поиск простых видов связей – не лучший способ анализа, но при наличии только двух или (максимум) трех известных параметров он вполне допустим. С определенной уверенностью можно сказать, что совершенствование орудий лова и алгоритма сбора ихтиоплankтона может существенно повысить степень достоверности анализируемых показателей, что, несомненно, отразится и на конечном результате исследований.

Таким образом, традиционный поиск связей между отдельными звеньями раннего онтогенеза рыб не следует осуществлять только на основе числовых значений их относительного или абсолютного количества, а в качестве фактора использовать значения температур или биомассы зоопланктона. На наш взгляд, такой подход не отражает существующих закономерностей формирования численности поколений, поскольку не учитывает ряд определяющих моментов, связанных с потоком энергии в рыбной части сообществ. Рассмотренная нами связь максимальной длины личинок в июле с их численностью при определенных условиях может стать достаточно надежным предварительным и оперативным показателем урожайности поколения.

Karamushko O.V., Mukhina N.V.

Use of indirect indices of feeding conditions when analyzing abundance dynamics early in the development of fish

On the base of some elements of factor analysis of fish larvae abundance in the Barents Sea, the authors state that maximal larvae length (at the end of metamorphosis) may be used as an index for preliminary assessment of generation strength. A close connection was obtained between maximal length in July of larvae of capelin, herring, cod, haddock, redfishes from Sebastes genera, plaice and their relative abundance for the period 1959-1993.

