

УДК 597-152.6 (261.24)

О ФОРМИРОВАНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ
ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ БАЛТИЙСКОГО МОРЯН.П.Бирюков
АтлантНИРО

Вскрытие причин, обуславливающих неодинаковую урожайность поколений у разных видов и популяций рыб, — одна из основных проблем современной рыбохозяйственной науки. Однако, несмотря на большое количество проводимых в этом направлении исследований, мы еще далеки от понимания процессов, управляющих запасами рыб. Это связано как со сложностью изучения механизмов регуляции численности в природных условиях и их искусственного моделирования, так и с многообразием форм приспособления разных видов и популяций к конкретным экологическим условиям.

Все существующие в настоящее время точки зрения о причинах различной урожайности поколений рыб можно объединить в четыре следующие группы.

1. Разная выживаемость потомства, а следовательно, и разная численность поколений обусловлена неодинаковой по годам обеспеченностью личинок рыб пищей, особенно в период их перехода на активное (смешанное) питание [4,10,12,17,18].

2. Высокая смертность в период эмбрионального развития связана с повышенной чувствительностью эмбрионов к факторам внешней среды в критические периоды развития [1,2,13,14].

3. Численность отдельных поколений и величина запаса облавливаемых промыслом популяций зависит от количества откла-

дываемой икры и ее качества [3,8,9].

4. Основная смертность икры у морских рыб связана с отрицательным влиянием колебаний температуры, солености, содержания в воде кислорода и других абиотических факторов [7,15,19].

Наибольшее признание среди ихтиологов в настоящее время получила первая точка зрения. Исследователи, придерживающиеся этого взгляда, считают, что численность формирующихся поколений зависит от количества желтка у развивающихся эмбрионов и обеспеченности личинок пищей в период перехода на активное питание. Однако у салаки Балтийского моря, например, гибель личинок в начале активного питания вряд ли можно считать фактором, определяющим урожайность. Большая выживаемость личинок при голодании, достигающая в экспериментальных условиях 15 суток [16], а также растянутость сроков нереста (2-2,5 мес.), которую нужно рассматривать как приспособление вида к обеспечению максимальной выживаемости потомства, значительно ослабляют отрицательное влияние этого фактора на урожайность поколений.

Нельзя полностью согласиться с объяснением некоторыми исследователями повышенной смертности развивающейся икры или личинок только влиянием неблагоприятных условий среды. Эти авторы, по-видимому, недооценивают или просто игнорируют роль процесса эволюции, в частности естественного отбора, признавая лишь механический отсев какой-то части потомства под влиянием неблагоприятных условий среды. Известно, что любая локальная популяция фенотипически очень тонко приспособлена к конкретным экологическим условиям и что "это приспособление - результат отбора генов, создающих оптимальный фенотип" [11]. Такая эколого-биолого-физиологическая приспособленность и определяет те гомеостатические механизмы регуляции численности популяций, которые противостоят резким колебаниям факторов среды. Видимо, с этим и связаны многие неудачные попытки решения этой сложной проблемы, особенно на основе простого опоставления отдельных абиотических или биотических факторов с урожайностью поколений.

Систематическое изучение закономерностей формирования урожайности поколений массовых видов рыб (салаки, трески и шпрота) лабораторией Балтийского моря АтлантНИРО было начато в 1954 г. Основное внимание при этом уделялось выживаемости рыб на ранних этапах развития и качественному составу производителей. С 1963 г. на нерестилищах салаки Вислинского залива проводятся экспериментальные работы для выявления влияния качества родительского стада на выживаемость икры. Одновременно с этим изучается внутривидовая структура и степень обособленности отдельных популяций и морфо-биологических групп. Для рыб с широким ареалом и сложной внутривидовой структурой при неполной географической и экологической изоляции это также имеет большое значение.

Ниже приводятся основные результаты исследований салаки Вислинского залива, по которой имеются более подробные данные.

В течение всей нерестовой путины (с конца марта — начала апреля до середины июня) через каждые 5 дней брались пробы из промысловых уловов для анализа их состава. Одновременно на серии стандартных станций ежедекадно проводились 5-минутные обловы личинок на циркуляции судна ихтиопланктонной сетью из газа № 140 с диаметром входного отверстия 80 см. С этого же времени, как уже говорилось выше, проводились специальные экспериментальные работы.

Для Юго-Восточной Балтики (Вислинский залив) характерны наиболее низкие и резко колеблющиеся уловы салаки (табл. I). Показанная в табл. I относительная численность нерестового стада салаки определена на основе пополнения и убыли (от промысла и естественных причин). Относительная численность потомства дана в отклонениях от средней многолетней, подсчитанной по общему вылову.

В соответствии с изменением численности значительно изменялись в рассматриваемый период такие биологические показатели салаки Вислинского залива, как средняя длина, вес и плодовитость (табл. 2). Из приведенных данных видно, что с 1951 по 1956 гг., когда численность салаки была наиболее высокой, длина, вес и плодовитость рыб находились примерно на

уровне средних многолетних. С 1957 по 1964 г., когда популяция была в состоянии глубокой депрессии, эти показатели, несмотря на малочисленность рыб, были наиболее низкими. С 1965 г. численность салаки Вислинского залива снова увеличивается и средние значения всех этих показателей возрастают.

Таблица I

Год	Относительная численность		Улов		Число ставных неводов
	родительского стада	потомства	общий, тыс.ц	на ставной невод, ц	
1950	3,61	0,90	172,2	960	170
1951	4,03	1,20	162,0	700	230
1952	3,10	1,50	126,0	600	200
1953	2,60	0,40	80,0	500	160
1954	2,82	0,30	106,2	700	150
1955	2,02	0,40	42,4	326	130
1956	1,21	0,13	18,0	200	90
1957	0,84	0,06	7,7	128	60
1958	0,51	0,05	8,0	150	55
1959	0,22	0,07	4,0	67	60
1960	0,18	0,10	2,4	80	30
1961	0,19	0,16	2,8	93	30
1962	0,21	0,15	4,1	152	27
1963	0,26	0,16	5,2	260	20
1964	0,32	0,27	7,0	270	26
1965	0,50	0,50	12,1	417	29
1966	0,70	0,40	15,7	523	30
1967	0,80	0,70	36,8	870	40

В табл.3 приведены данные по вылову салаки, относительному количеству ежегодно откладываемой икры и средней численности личинок. При анализе этих материалов обращает на себя внимание высокая связь между количеством ежегодно откладываемой икры и численностью личинок ($r = 0,93$ - по количеству икры, рассчитанному по общему вылову, и $r = 0,59$ -

- по количеству икры, рассчитанному по вылову на ставной невод). Связь между численностью личинок и количеством производителей незначительна ($r = 0,12$). Такое уменьшение тесноты связи между производителями и личинками, по нашему мнению, связано с тем, что количество ежегодно откладываемой икры зависит не только от числа производителей, но и от их плодовитости, которая в рассматриваемый период изменялась более чем вдвое (см.табл.2).

Таблица 2

Период	Длина, см			Вес, г			Плодовитость, тыс.шт.		
	двухго- довиков	трехго- довиков	четырёх- годови- ков	двухго- довиков	трехго- довиков	четырёх- годови- ков	двухго- довиков	трехго- довиков	четырёх- годови- ков
1951-1956гг.	15,8	18,0	19,9	35,5	55,5	75,0	13,4	20,6	27,0
1957-1964гг.	15,7	17,5	18,9	37,0	48,7	66,9	11,1	16,9	24,9
1965-1967гг.	17,5	19,6	21,2	50,0	72,0	103,9	15,3	28,9	43,6
Средние за 1951-1967гг.	16,1	18,1	19,7	38,8	55,2	76,3	12,6	20,6	29,4

Соответственно очень высокая связь получена между численностью отдельных поколений (относительной) и количеством отложенной икры ($r = 0,85$), а также между численностью поколений и количеством личинок ($r = 0,91$). Приведенные данные убеждают в том, что количество ежегодно откладываемой на нерестилищах икры оказывает очень большое влияние на численность соответствующих поколений салаки Вислинского залива.

Другим важным фактором, оказывающим значительное влияние на численность поколений, является неодинаковая жизнестойкость икры, выметываемой разными (по возрасту, размеру, весу и т.д.) производителями.

Специально проведенные исследования убедительно показали, что в подавляющем большинстве случаев (12 из 15) икра трехлетних самок выживает лучше, чем икра самок других возрастов^х). Кроме того, икра трехлетних по выживаемости наиболее однородна (наименьшее квадратичное отклонение и на-
х) Экспериментальные работы проводились сотрудницей лаборатории Л.С.Шапиро.

именный коэффициент вариации). Наименьший процент выживаемости дает икра двухлетков, в основном впервые нерестящихся самок. Она оказывается и наиболее вариабельной по этому признаку.

Таблица 3

Год	Вылов производителей за путину, млн.шт.	Число икринок, млрд.	Число личинок на облов
1955	76,5	1499	200,0
1956	28,1	511	0,7
1957	21,6	268	1,0
1958	7,2	161	3,0
1959	4,8	92	3,0
1961	5,8	98	10,0
1962	9,7	141	14,0
1963	9,8	187	7,8
1964	14,8	244	15,9
1965	17,6	414	53,0
1966	27,0	629	27,5
1967	66,7	1040	150,2

Исследование влияния длины и веса самок на выживаемость икры свидетельствует о том, что в разновозрастных группах нет никакой зависимости между этими показателями. При сравнении самок одного возраста, но разной длины в некоторых случаях обнаружена тенденция к лучшему выживанию (для данного сезона) икры средних по длине и весу самок.

На основании изложенного можно утверждать, что изменение таких биологических показателей салаки Вислинского залива, как длина, вес и плодовитость, находится в определенной зависимости от численности популяции. Процесс увеличения запаса салаки, начавшийся в 1965 г., полностью совпал с увеличением всех упомянутых показателей. В результате этого запас салаки в 1965 г. по сравнению с 1963 г. увеличился только за счет изменения плодовитости и выживаемости в 2,7 раза, а в целом с учетом количества, качества производителей

(возраст, размер, вес, плодовитость) и выживаемости икры - более чем в 4 раза. К 1967 г. запас салаки увеличился почти в 6 раз.

Таким образом, формирование урожайности поколений основных промысловых рыб в Балтийском море как, видимо, и в любом другом районе, - процесс исторический, теснейшим образом связанный с освоением рыбами акватории моря и прежде всего его нагульных и нерестовых площадей. Если салака, представитель наиболее массового и эврибионтного вида, широко освоила высокопродуктивные мелководные прибрежные районы открытого моря, а также сильно опресненные морские заливы, то шпрот, как менее эврибионтный, более полно и широко освоил пелагиаль открытого моря. Практически во всех основных районах воспроизводства салаки, особенно в таких заливах, как Рижский, Финский и Ботнический, она является преобладающей. То же самое можно сказать в отношении пелагиали открытого моря, где доминирующее положение занимает шпрот.

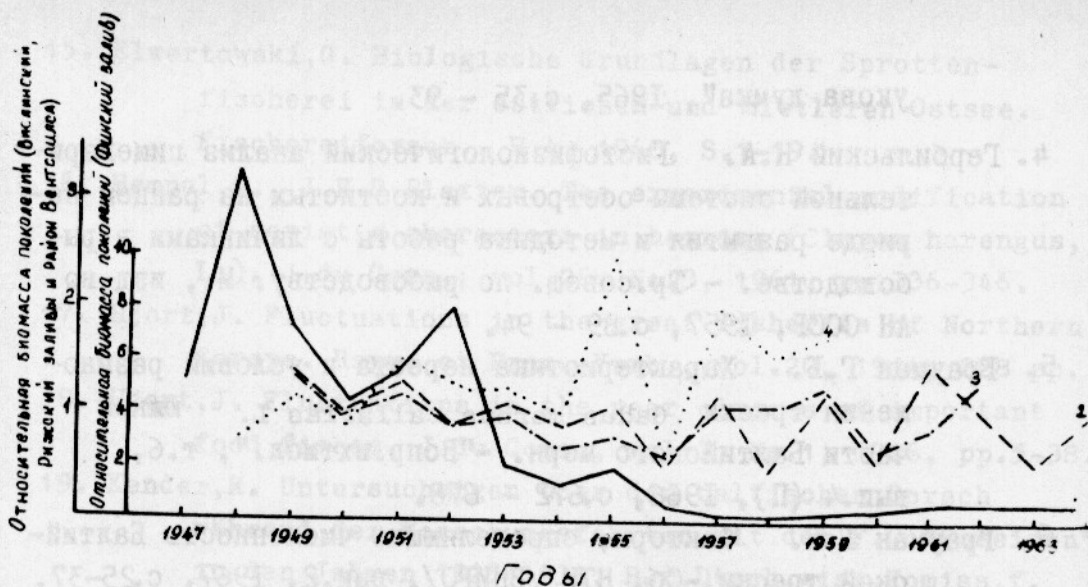
Треска в отличие от салаки и шпрота оказалась менее эврибионтной. Поэтому ее расселение в условиях Балтийского моря было связано с освоением придонных слоев. Отсутствие массовых пищевых конкурентов, а также постоянная высокая численность шпрота и салаки (или одного из этих видов) во всех районах моря обеспечили треске относительно устойчивую кормовую базу. И только ограниченная адаптационная пластичность к низкой солености воды, особенно в период нереста, лимитирует ее более широкое расселение и численность.

При всем многообразии приспособлений разных видов и популяций к тем или иным экологическим условиям роль обеспеченности пищей в формировании их запаса, видимо, бесспорна. Для массовых пелагических рыб Балтийского моря такая регуляция осуществляется прежде всего через кормовую обеспеченность, которая в конечном результате влияет на количество откладываемой икры и ее качество. При этом понятие "обеспеченность пищей" должно включать не только количество, но и доступность, и усвояемость пищи. Если доступность обычной для вида пищи также связана с конкурентными отношениями (например, между

салакой и килькой), то усвояемость будет зависеть от гидрометеорологического режима и прежде всего от температуры воды, определяющей скорость процессов обмена веществ. Все это, вместе взятое, т.е. количество пищи, ее доступность и усвояемость являются как бы элементами экологической системы (ниши), регулирующими оптимальные количества откладываемой икры и ее жизнестойкость. В свою очередь эти основные элементы экологической ниши также не являются постоянными, а колеблются под воздействием периодических и непериодических изменений гидрологического режима водоема и его продуктивности. В последнее время в ряде случаев определенное влияние на воспроизводство запасов отдельных видов или популяций рыб, видимо, стал оказывать чрезмерно интенсивный промысел, который, с одной стороны, способствует увеличению численности конкурирующих видов, а с другой, — уменьшает нерестовый потенциал вида или популяции.

При общем доминирующем влиянии на величину запаса отдельных популяций обеспеченности ее кормом механизм формирования численности поколений у разных видов и популяций различен и связан, помимо сложных взаимоотношений внутри экологической ниши и особенностей биологии каждой популяции, с факторами, лимитирующими освоение этими видами акватории. Поэтому даже в пределах водоема закономерности формирования численности отдельных поколений у разных популяций одного вида могут быть разными, что хорошо подтверждается анализом динамики численности и уловов салаки (см. рисунок) и шпрота в разных частях Балтики.

Хотя закономерности формирования поколений шпрота и салаки близки, тем не менее ряд особенностей биологии шпрота свидетельствует об определенном влиянии на выживаемость его икры и других абиотических факторов. В первый период нереста, когда икра откладывается в придонных слоях впадин, такими факторами могут быть величина слоя соленых вод и содержание кислорода в придонных слоях впадин. Во второй период, когда нерест перемещается в поверхностные слои, такими факторами, помимо солености, могут оказаться температуры воды, волновые воздействия и др.



Колебания численности поколений различных популяций салаки Балтийского моря:

— — — — Вислинского, — — — — Рижского, — Финского залива; -.-.- — района Вентспилса

Численность поколений трески, которая в условиях Балтийского моря имеет относительно устойчивую кормовую базу, лимитируется нерестовыми площадями, а также величиной слоя соленых вод и кислородным режимом [5, 6]. Роль кормовой обеспеченности в этом случае особенно важна в годы с неблагоприятным гидрологическим режимом, когда увеличение диаметра икринок и содержания в них жира способствует лучшей плавучести и выживаемости икры.

Л и т е р а т у р а

1. Владимир В.И., Семенов К.И. Критический период в развитии личинок рыб. — ДАН СССР, т.126, 1959, № 8, с.663 — 666.
2. Владимир В.И. Личиночные критические периоды развития и смертности у рыб. — "Вопр.ихтiol.", т.4, вып.1(30), 1964, с.104 — 117.
3. Владимир В.И. Влияние степени нагула самок на качество потомства в ранние периоды жизни у рыб. — "Влияние качества производителей на потомство у рыб". Киев, "На-

укова думка", 1965, с.35 - 93.

4. Гербильский Н.А. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костистых на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве. - Тр.совещ. по рыбоводству. М., изд-во АН СССР, 1957, с.89 - 94.
5. Грауман Г.Б. Характеристика нереста и условий размножения трески *Gadus morhua callarias* L. южной части Балтийского моря. - "Вопр.ихтиол.", т.6, вып.4 (П), 1966, с.672 - 678.
6. Грауман Г.Б. Факторы, определяющие численность Балтийской трески. - Сб. НТИ /ВНИРО/, вып.2, 1967, с.25-37.
7. Дементьева Т.Ф. Значение решающего фактора в свете годовых и многолетних колебаний численности популяций. - Тр.совещ.ихтиол.комисс. АН СССР, вып.13, 1961, с.34 - 43.
8. Дехник Т.В. Показатели элиминации в эмбриональный и личиночный период развития черноморской хамсы. - Тр.Севаст.биол.ст., т.13, 1960, с.314 - 329.
9. Жукинский В.Н. Зависимость качества половых продуктов и жизнестойкости эмбрионов от возраста производителей "Влияние качества производителей на потомство у рыб". - Киев, "Наукова думка", 1965, с.94 - 122.
10. Лисвиненко Л.Н. Влияние факторов среды на выживание личинок салаки. - Тр.ВНИРО, т.42, 1960, с.152-166.
11. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., "Мир", 1968, 597 с.
12. Никольский Г.В. О причинах флуктуаций численности у рыб. - "Вопр.ихтиол.", т.1, вып.4, 1961, с. 659-665.
13. Олифан В.И. Периодичность развития и критические стадии в раннем постэмбриональном онтогенезе севрюги. - М., изд-во АН СССР, сер.биол., № 1, 1945, с. 56-78.
14. Привольнев Г.И. Критические периоды при постэмбриональном развитии рыб. - Изв.ВНИОРХ, т.29, 1949, с. 118-142.

15. Elwertowski, G. Biologische Grundlagen der Sprottenfischerei in der ostlichen und mittleren Ostsee. Fischereiforsch., H.4, 1960, S.1-19.
16. Hempel, G., J.H.B. Blaxter. The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus*, L.). J. du Cons., vol.26, No.3, 1961, pp.336-346.
17. Hjort, J. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe. Rapp. et Proc.-Verb., vol.20, 1914, 228 pp.
18. Hjort, J. Fluctuations in the year classes of important food fishes. J. du Cons., vol.I, No.1, 1926, pp.5-38.
19. Kender, R. Untersuchungen über den baltischen Dorsch während der Forschungsfahrten mit dem F.D. "Poseidon" in den Jahren 1925-1938. Ber. Dtsch. wiss. Kommiss. f. Meeresforsch. Stuttgart, V.F., 1944, 245 pp.

FACTORS AFFECTING THE YIELD OF GENERATIONS
OF COMMERCIAL FISH FROM THE BALTIC SEA

N.P. Biryukov

S U M M A R Y

Proceeding from long-term observations (1954-1967) an attempt has been made to reveal a mechanism affecting the yield of commercial fish from the Baltic Sea. The yield of plankton-eaters (kilka and especially the Baltic herring) depends, to a great extent, on the feeding conditions of spawners. Better-nourished specimens are likely to lay more viable eggs.

The survival of fish is also affected by abiotic factors which control the survival of eggs and the availability of food for larvae. For example, the yield of cod, the food resources of which are rather stable in the Baltic, is limited by sizes of the spawning grounds and salt-water layer as well as by the oxygen content.