

УДК 597.562: 591.524.12 (261.24)

ОЦЕНКА ПРОДУКЦИИ ИКРЫ ВОСТОЧНО-БАЛТИЙСКОЙ ТРЕСКИ (*Gadus morhua callarias* L.) НА ОСНОВЕ МНОГОЛЕТНИХ ИХТИОПЛАНКТОННЫХ ДАННЫХ

© 2011 г. Е. М. Карасева

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)

236022 Калининград, ул. Дм. Донского, 5

E-mail: karasiova@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.09.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Исходя из многолетних данных по численности икры трески в ихтиопланктоне, была рассчитана суммарная годовая продукция икры трески на четырех основных нерестилищах Балтийского моря. Показано, что многолетние флуктуации продукции икры трески были положительно связаны с динамикой объема вод, поступающих в Балтийское море в годы североморских адвекций. Предполагается, что эта зависимость определялась комплексом адаптаций, обеспечивающих расширение воспроизводства трески при улучшении условий среды.

Ключевые слова: ихтиопланктон, балтийская треска, продукция икры, условия среды.

Количественный учет ранних онтогенетических стадий развития рыб, особенно пелагической икры, в методическом отношении проще учета половозрелого компонента популяций многих морских рыб (Дехник, 1986). Оценки численности икры, которую рыбные популяции выметывают ежедневно и/или за весь нерестовый сезон, традиционно используются как основа для последующего расчета величины нерестовых запасов (Sette, Ahlstrom, 1948; Saville, 1964; Parker, 1982). Применение этого метода, получившего название ихтиопланкtonного метода оценки нерестового запаса, или метода оценки нерестового запаса по продукции икры, может рассматриваться как альтернатива оценкам посредством виртуального популяционного анализа в случаях недостоверной промысловой статистики, перехода на другие орудия промысла, изменения методики учетных траловых и гидроакустических съемок (Дехник, 1986; Kraus et al., 2004). Целью статьи является исследование возможности применения данных многолетних ихтиопланкtonных съемок для расчета продукции икры балтийской трески и анализ зависимости ее динамики от условий среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для расчета продукции икры восточно-балтийской трески были использованы результаты ихтиопланкtonных исследований на четырех основных нерестилищах (Борнхольмская котловина, Гданьская впадина, южная и центральная части Готландской впадины) за 1957–1996 гг. Рассмотре-

ны также данные за 1997–2005 гг. по Гданьской впадине, значительная часть которой входит в ИЭЗ России. Оценки численности икры трески, использованные для расчета продукции, были основаны как на базе данных АтлантНИРО, так и на литературных источниках (Грауман, 1980; Mankowski, 1972; CORE, 1998; Karasiova, Voss, 2004). В качестве орудия лова в российских, польских и германских сборах применялись соответственно сеть ИКС-80, сеть Гензена и планктоносборщик Бонго-60. Сбор ихтиопланктона проводился посредством вертикального или, при использовании Бонго (CORE, 1998), косого облова слоя дно–поверхность. Ихтиопланкtonные съемки лаборатории Балтийского моря АтлантНИРО в 1992–2005 гг. охватывали все основные гидрологические сезоны: зимний (февраль–март), весенний (апрель–май, начало июня), летний (август) и осенний (октябрь). Общее количество проб ихтиопланктона, собранных лабораторией Балтийского моря на нерестилищах трески за этот период, составило 1070 штук.

Для оценки годовой продукции использовалась численность икры на первой стадии развития по шкале Расса (Rass, 1973), соответствующей стадиям IA и IB по шкале Томпсон и Рили (Thompson, Riley, 1981). Численность икры в период массового нереста интерполировалась на весь нерестовый сезон, исходя из сроков начала и конца нереста. Продукция икры рассчитывалась как годовая (ГПИ) в соответствии с применяемой в исследованиях по Балтийскому морю терминологией (CORE, 1998), что аналогично термину “сезонная продукция” (Дехник, 1986). ГПИ рассчитывалась

по формуле, основанной на литературных источниках (Дехник, 1986):

$\text{ГПИ} = (N_0 Si/ti - to)D$, где ГПИ – годовая продукция икры, N_0 – средняя численность икры (экз./м^2) на стадии развития I, $ti - to$ – продолжительность развития икры, Si – площадь распределения, км^2 ; D – продолжительность сезонной встречаемости икры в ихтиопланктоне.

Значения продукции, полученные на четырех основных нерестилищах, были объединены для оценки суммарной ГПИ.

Для характеристики условий среды на нерестилищах трески использовалась величина репродуктивного объема РО (км^3), то есть пригодного для размножения трески объема вод с соленостью не менее 11‰ и содержания кислорода не менее 2 мг/л (MacKenzie et al., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Была выявлена значительная межгодовая вариабельность годовой продукции икры, суммированной по четырем нерестилищам в глубоководной части моря (рис. 1). С 1957 по 1961 гг. было отмечено некоторое снижение численности суммарной ГПИ, после чего наблюдалась тенденция к росту, продолжавшемуся до 1970 г. Несмотря на последующее снижение ГПИ в 1971–1975 гг., она оставалась значительно выше уровня начала 60-х гг. В 1976–1978 гг. продукция икры снова резко возросла, достигнув максимума в 2410×10^{10} . Затем последовало резкое падение вплоть до минимума в 1992 г. (164×10^{10}). Новый рост суммарной продукции был отмечен в 1994–1995 гг., но он был значительно ниже максимума в конце 70-х гг.

Пик продукции икры в Гданьской впадине был отмечен в 1970–1971 гг. Таким образом, тенденция к снижению ГПИ в Гданьской впадине началась раньше, чем к уменьшению суммарной ГПИ в Балтийском море. После 1980 года продукция икры от нереста трески в Гданьской впадине резко снизилась, особенно в 1986–1990 гг.

Доля продукции икры Гданьской впадины в суммарной ГПИ была относительно высокой в 1958–1980 гг., составляя в среднем за этот период 13.9% и достигая максимума в 33.1% в 1971 г. (рис. 2). После 1980 г. она значительно уменьшилась, составив в среднем за 1981–1996 гг. только 3.8%.

Таблица 1. Коэффициенты корреляции между суммарной годовой продукцией икры трески ГПИ₁ и годовой продукцией икры ГПИ₂ в Гданьской впадине

Годы	Средняя ГПИ ₁ × 10 ¹⁰	Средняя ГПИ ₂ × 10 ¹⁰	Коэффициенты корреляции, r	Уровень значимости, p
1957–1996	1101.14	126.69	0.672	<0.01
1957–1980	1401.94	194.61	0.412	<0.05
1981–1996	649.95	24.82	0.651	<0.01

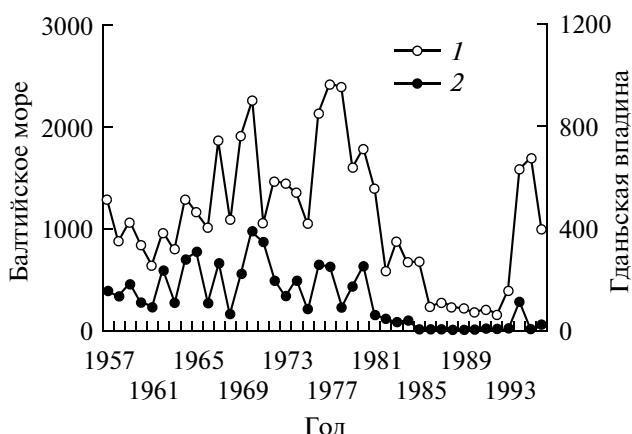


Рис. 1. Продукция икры трески в 1957–1996 гг.: 1) суммарная продукция в Балтийском море, 2) продукция икры трески в Гданьской впадине.

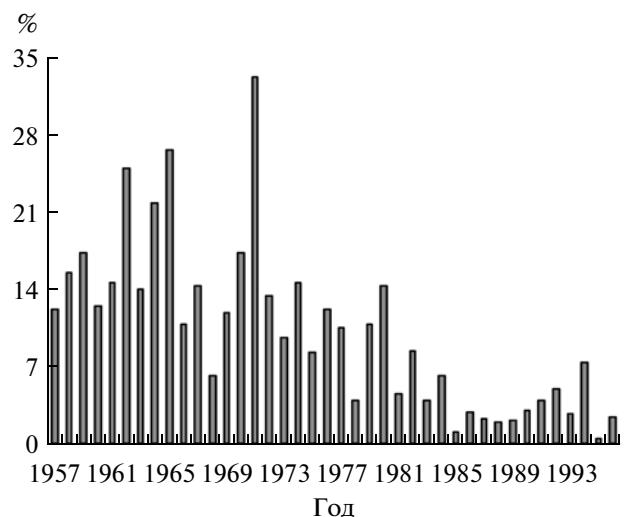


Рис. 2. Доля (%) продукции икры трески в Гданьской впадине от суммарной продукции икры трески в Балтийском море в 1957–1996 гг.

Тем не менее, положительная корреляция между суммарной продукцией (ГПИ₁) и продукцией в Гданьской впадине (ГПИ₂) сохранялась, как за весь рассматриваемый период 1957–1996 гг., так и за временные отрезки с высоким и низким уровнями ГПИ (табл. 1)

Существование этой положительной связи, по-видимому, могло определяться односторонне-

ным воздействием изменений в окружающей среде, которые происходили как на локальном нерестилище трески в Гданьской впадине, так и в масштабах всего района размножения. Использование величины репродуктивного объема РО, как интегрального показателя условий среды (MacKenzie et al., 2000), показало, что межгодовые флуктуации продукции икры были положительно связаны с многолетней динамикой РО. Об этом свидетельствует наличие достоверного коэффициента корреляции между ГПИ и РО за 1957–1996 гг. (табл. 2).

Для более длинного ряда наблюдений в Гданьской впадине эта положительная зависимость прослеживалась как для периода 1957–1996 гг., так и для других временных отрезков, включая современный период с 1991 по 2005 гг. (рис. 3).

ДИСКУССИЯ

Размножение восточно-балтийской трески в период ее высокой численности происходило в четырех глубоководных районах моря (Грауман, 1980). В настоящее время оценка продукции икры опубликована только для размножающегося в Борнхольмской впадине компонента популяции (Kraus et al., 2002). Многолетние ихтиопланкtonные исследования, которые были начаты лабораторией Балтийского моря АтланТИРО в основных районах нереста трески еще в 50-е гг. (Карасева, 2004), позволяют получить суммарную оценку икры для всей репродуктивной части ареала. Однако условия размножения трески различаются в зависимости от удаленности района нереста от Датских проливов и объема поступающих в них соленых и насыщенных кислородом североморских вод (MacKenzie et al., 2000). Кроме того, балтийская треска имеет весьма продолжительный период нереста, который нередко начинается в конце зимы и заканчивается в начале осени (Грауман, 1980).

Эти особенности могут влиять на результаты учета численности икры трески и должны учитываться при выборе методики оценки продукции икры.

Произошедший в 90-е гг. сдвиг пика ее нереста с весны на лето (Wieland et al., 2000) был выявлен ежегодным проведением нескольких ихтиопланктонных съемок, в первую очередь, в Борнхольмской котловине (Kraus et al., 2002), а также в других районах моря: в Гданьской (Карасева, 2006) и Готландской впадинах (Makarchouk, 1995). Таким образом, ввиду достаточной сезонной продолжительности ихтиопланктонных исследований, фактор недоучета численности икры трески в ихтиопланктоне как следствие изменения сроков массового размножения, по-видимому, не мог иметь большого значения.

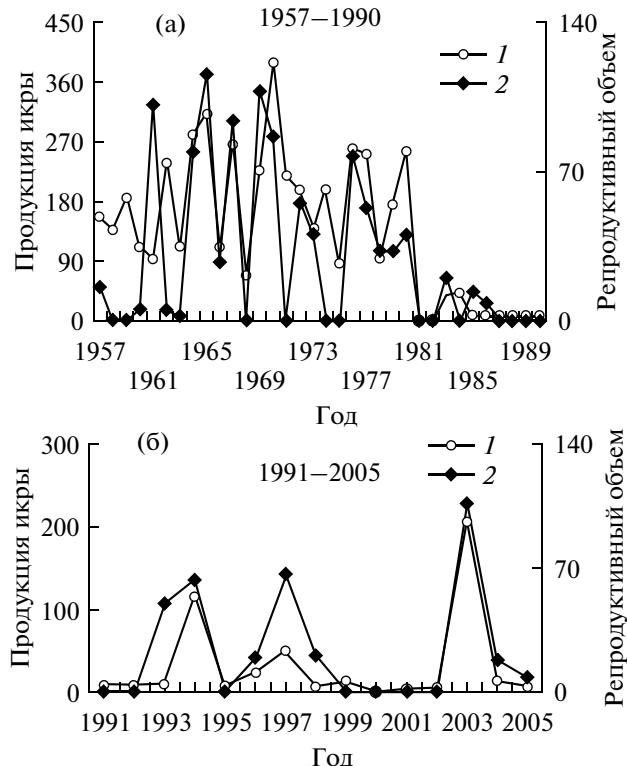


Рис. 3. Продукция икры трески (1) и репродуктивные объемы (2) в Гданьской впадине в 1957–1990 гг. (а) и 1991–2005 гг. (б).

Однако на оценку численности икры трески могло влиять погружение икры в придонный слой и ее последующая элиминация, особенно в центральной части Готландской впадины с глубинами более 200 м в связи с уменьшением солености в результате длительного отсутствия североморских адвекций. При этом следует учитывать, что живая икра трески сохраняет плавучесть при солености не менее 11‰ (Nissling et al., 1994), что позволяет в большинстве случаев получить достоверные оценки ее численности. Однако, согласно некоторым литературным источникам (Smayda, 1969; цитируется по Seki, 1982), погибшая икра морских рыб может иметь более высокую скорость погружения. Поскольку условия среды в нерестовом биотопе трески определяются величиной репродуктивного объема, то и смертность икры трески, видимо, зависит от величины этого параметра (Plikshts et al., 1993; Koester et al., 2001). Согласно литературным данным (Kraus et al., 2002), величина репродуктивного объема может служить показателем выжившей продукции икры трески в Борнхольмской котловине (*viable egg production*). Таким образом, следующим этапом расчета годовой продукции икры трески для всех основных нерестилищ Балтийского моря должно быть введение зависящего от репродуктивного объема и показателя смертности икры с учетом его локальной изменчивости.

Об этом свидетельствует выявленная в данном исследовании положительная зависимость между ГПИ и репродуктивным объемом, который может рассматриваться как интегральный показатель условий среды в нерестовом биотопе трески.

Существование этой положительной корреляции, по-видимому, является следствием адаптации репродуктивной стратегии восточно-балтийской трески к уникальным гидрологическим условиям моря. Основываясь на литературных источниках, можно говорить о целом комплексе адаптаций, обеспечивающих наиболее успешное воспроизведение трески в годы с благоприятными гидрологическими условиями. Этот комплекс охватывает самые различные связанные с размножением аспекты биологии, в том числе такие, как: 1) увеличение подвижности сперматозоидов трески в момент нереста и, в связи с этим, доли оплодотворенной икры (Westin, Nissling, 1995); 2) увеличении выживания развивающейся икры трески (Грауман, 1989); 3) увеличение площади нерестилищ и распространение репродуктивной области ареала на восточные районы моря, включая обширную Готландскую впадину (Plikshs, 1996); 4) более раннее созревание трески в сезонном цикле и, соответственно, более раннее начало массового нереста, что впоследствии обеспечивает лучшие условия для выживания личинок трески (Karasiova et al., 2008). Кроме того, адаптивные изменения воспроизводительной способности популяций рыб могут вызываться частичной резорбцией ооцитов и пропуском нереста (Шатуновский, Рубан, 2010). Адаптации, связанные с размножением, накладывают отпечаток на весь онтогенез и определяют особенности экологии, миграций и распределения взрослых особей (Павлов, 2010). Некоторые из этих процессов, по-видимому, могут быть прослежены в воспроизводстве и жизненном цикле балтийской трески (Kraus et al., 2008).

При резком сокращении частоты и интенсивности североморских адвекций в конце 80-х гг. размножение трески в восточных районах моря, включая Гданьскую впадину, почти полностью прекращалось и продолжалось только в Борнхольмской котловине (CORE, 1998). Мощная адвекция 1993 г. привела к отмеченному в 1994 г. росту численности икры трески в ихтиопланктоне и, соответственно, ее годовой продукции, как в Борнхольмском, так и в Гданьском районах.

В целом можно констатировать, что продукция икры, рассчитанная по ихтиопланкtonным данным, адекватно отражала тенденции, наблюдавшиеся в воспроизводстве трески за рассматриваемый период. По-видимому, перспективным для совершенствования методики оценки продукции икры трески в Балтийском море является введение в расчет показателя смертности икры, дифференцированного по различным районам моря.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между репродуктивным объемом (PO_1 , PO_2) и продукцией икры трески (GPI_1 , GPI_2)

Годы	Балтийское море		Гданьская впадина	
	GPI_1-PO_1		GPI_2-PO_2	
	r	p	r	p
1957–1996	0.517	<0.01	0.645	<0.01
1957–1990	0.558	<0.01	0.665	<0.01
1991–2005	—	—	0.878	<0.01

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За период 1957–1996 гг. была выявлена значительная межгодовая изменчивость суммарной годовой продукции икры трески на четырех основных нерестилищах. Максимальные значения продукции икры трески были отмечены в конце 70-х гг., минимальные — в конце в конце 80-х гг. Доля продукции икры Гданьской впадины в суммарной продукции уменьшилась с 13.9% в 1957–1980 гг. до 3.8% в 1981–1996 гг. В 1990-е–2000-е гг. продукция икры трески в Гданьской впадине увеличивалась в годы адвекций североморских вод в Балтийское море. Между межгодовыми флуктуациями продукции икры и объемами вод с благоприятными для размножения трески условиями (репродуктивными объемами) существовала положительная достоверная связь.

Работа выполнена в рамках участия лаборатории Балтийского моря АтланТИРО в международном проекте “UNCOVER”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грауман Г.Б. Экологические особенности воспроизводства основных пелагофильных рыб в Балтийском море // Fischerei–Forschung. 1980. V. 18. № 2. S. 77–81.
- Грауман Г.Б. Особенности размножения трески. // Проект “Балтика”. Основные тенденции эволюции экосистемы. Вып. 4. Л.: Гидрометеоиздат. С. 228–235.
- Дехник Т.В. Применение ихтиопланктонных методов для оценки биомассы нерестового стада рыб // Тр. Ин-та Океанологии. 1986. Т. 116. С. 103–125.
- Карасева Е. Исторические ихтиопланктонные исследования в Балтийском море и их значение для анализа многолетней динамики рыбных запасов // История океанографии. Материалы VII межд. Конгр. истор океаногр. Часть II. Калининград: Изд-во КГУ, 2004. С. 432–434.
- Карасева Е.М. Многолетняя изменчивость сроков массового нереста трески *Gadus morhua callarias* (Gadidae) в юго-восточной части Балтийского моря // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 3. С. 345–355.
- Павлов Д.А. Стратегия размножения рыб и динамика популяций. Актуальные проблемы современной

- ихтиологии. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2010. С. 217–240.
- Pacc T.C.* Инструкция по определению икры и личинок рыб морей Северной Атлантики. Мурманск. Изд-во Пирро, 1973. 116 с.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И.* О некоторых новых подходах к изучению воспроизводства рыб. Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2010. С. 241–261.
- CORE.* Mechanisms influencing long term trends in reproductive success and recruitment of Baltic cod: implication for fisheries management (AIR2-CT94-1226). Baltic Cod Recruitment Project. 1998. Final Report. Part 1. 504 p.
- Karasiova E.M., Voss R.* Long-term variability of cod and sprat eggs abundance in ichthyoplankton of the Baltic Sea // ICES CM 2004/L:07. 28p.
- Karasiova E.M., Voss R., Eero M.* Long-term dynamics in eastern Baltic cod spawning time: from small scale reversible changes to a recent drastic shift // ICES CM 2008/J:03. 20 p.
- Koester F.W., Hinrichsen H.-H., St. John M.A. et al.* 2001. Developing Baltic cod recruitment models. II. Incorporation of environmental variability and species interaction // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. P. 1534–1556.
- Kraus G., Tomkiewicz J., Koester F.W.* Egg production of Baltic cod (*Gadus morhua*) in relation to variable sex ratio, maturity, and fecundity // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. V. 59. P. 1908–1920.
- Kraus G., Koester F.W.* Estimating Baltic sprat (*Sprattus sprattus balticus* S.) population sizes from egg production // Fisheries Research. 2004. № 69. P. 313–32.
- Kraus G.J., Tomkiewicz R., Dickmann R. et al.* Seasonal prevalence and intensity follicular atresia in Baltic cod *Gadus morhua callarias* L. // J. Fish Biol. 2008. V. 72. P. 831–847.
- MacKenzie B.R., Hinrichsen H.-H., Plikhs M., et al.* Quantifying environmental heterogeneity: habitat size necessary for successful development of cod *Gadus morhua* eggs in the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2000. V. 193. P. 143–156.
- Mankowski W.* Ilosciowe występowanie i rozmieszczenie ikry i larw ryb przemysłowych w planktoie poludniowego i środkowego Bałtyku w latach 1965–1971 / Ecosystemy morskie. V. II. Zakl. Oceanogr. Gdynia. 1972. P. 273–332.
- Nissling A., Kryvi H., Vallin L.* Variation in egg buoyancy of Baltic cod *Gadus morhua* and its implication for egg survival in prevailing conditions in the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1994. V. 110. P. 67–74.
- Makarchouk A.* Ichthyoplankton of the eastern Baltic in 1991–1995: abundance, distribution and composition // ICES C.M. 1996/J:25. 10 p.
- Parker K.* A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass // Fish. Bull. 1980. V. 78. № 2. P. 541–544.
- Plikhs M., Kalejs M., Grauman G.* The influence of environmental conditions and spawning stock size on the year-class-strength of the eastern Baltic cod // ICES CM 1993/J:22. 13 p.
- Seki H.* Organic materials in aquatic ecosystems. 1982. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida. 200 p.
- Sette O.E., Ahlstrom E.H.* Estimation of abundance of the eggs of the Pacific pilchard (*Sardinops caerulea*) off southern California during 1940 and 1941 // J. Mar. Res. 1948. Vol. 7. № 3. P. 511–542.
- Saville A.* Estimation of the abundance of a fish stock from egg and larvae surveys // Rapp. proc.-verb. Reun. Cons. perm. Intern. Explor. Mer. 1964. Vol. 155. P. 164–170.
- Thompson B.M., Riley J.D.* Egg and larval development studies in the North Sea cod (*Gadus morhua* L.) // Rapp. proc.-verb. Reun. Cons. Intern. Explor. Mer. 1981. V. 178. P. 553–559.
- Westin L., Nissling A.* Effects of salinity on spermatozoa motility, percentage of fertilized eggs and egg development of Baltic cod *Gadus morhua*, and implications for cod stock fluctuations in the Baltic // Marine Biology. 1991. V. 108. P. 5–9.
- Wieland K., Jarre-Teichmann A., Horbowa K.* Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes and implications for recruitment // ICES. J. Mar. Sci. 2000. V. 57. № 2. P. 452–464.

Assessment of Production of Eggs of Eastern Baltic Cod (*Gadus morhua callarias* L.) on the Basis of Long-Term Ichthyoplankton Data

E. M. Karaseva

Atlantic Research Institute of Fisheries and Oceanography, Dm. Donskogo 5, Kaliningrad, 236022 Russia
e-mail: karasiova@rambler.ru

Abstract—Proceeding from long-term data on the numbers of eggs of cod in ichthyoplankton, the total annual production of cod eggs at four main spawning grounds of the Baltic Sea was calculated. It was shown that the long-term fluctuations of cod egg production were positively related to the dynamics of the volume of waters coming to the Baltic Sea in years of the North Sea advections. It is suggested that this dependence was determined by a set of adaptations providing the extension of cod reproduction upon the improvement of the environment.

Keywords: ichthyoplankton, Baltic cod, egg production, environmental conditions