

# ВОДНЫЕ БИОРЕСУРСЫ И ИХ РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

УДК 597-13:639.2.05  
ББК 47.224.2

*А. Г. Архипов*

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА МОРСКИХ РЫБ В РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

*A. G. Arkhipov*

## USE OF THE RESULTS OF PELAGIC FISH EARLY ONTOGENESIS STUDY IN FISHERIES MANAGEMENT

Исследования раннего онтогенеза промысловых рыб можно условно разделить на два аспекта: теоретический и практический. Касаясь теоретического аспекта, отметим, что выживание рыб в раннем онтогенезе определяется сложным комплексом биотических и абиотических параметров. Их можно объединить в четыре основные концепции: первая – «критического периода», вторая – влияние хищников, третья – разнокачественность онтогенеза, четвертая – влияние океанографических факторов среды. Однако у всех концепций есть определённые ограничения. Основные практические результаты изучения раннего онтогенеза морских рыб следующие: оценка величины пополнения промысловых короткоцикловых рыб по результатам мальковых съёмов; оценка величины нерестовых стад промысловых рыб по количеству выметанной икры; определение сроков и районов массового нереста и нагула молоди промысловых рыб для оценки их возможных уловов; характеристика экологического состояния акваторий по данным ихтиопланктонных и мальковых съёмов. Определены основные направления дальнейших исследований раннего онтогенеза рыб.

**Ключевые слова:** ранний онтогенез, факторы среды, ихтиопланктон, популяционная плодовитость, нерестовая биомасса.

Studies of the pelagic fish early ontogenesis can be divided into two aspects: theoretical and practical one. Referring to the theoretical aspect, it is noted that the survival of fish in the early ontogenesis is determined by a complex set of biotic and abiotic parameters. They can be grouped into four basic concepts: the first – the "critical period", the second – the impact of predators, the third – heterogeneity of ontogenesis, and the fourth – the influence of oceanographic environmental factors. However, all concepts have certain limitations. The main practical results of the study of pelagic fish early ontogenesis are the following: the assessment of the replenishment value of the short-cycle commercial fish on the results of the fry surveys; the assessment of the size of commercial fish spawning populations in the number of the eggs spawned; the determination of periods and areas of mass spawning and nursery grounds in order to assess their possible catches; the characteristics of water areas ecological state based on the data of ichthyoplankton and fry surveys. In conclusion the basic directions for further studies of early fish ontogenesis are given.

**Key words:** early ontogenesis, environmental factors, ichthyoplankton, population fecundity, spawning biomass.

Мониторинг динамики численности и биомассы популяций является важной составляющей рациональной эксплуатации запасов рыб, базирующейся на прогнозировании численности будущих поколений с различной заблаговременностью. Основные параметры численности поколений рыб, как правило, закладываются в течение ранних периодов жизни: эмбриональном, личиночном

и мальковым. Способность вида расширять свой ареал, приспосабливаться к новым условиям среды также в определённой степени зависит от состояния популяции в раннем онтогенезе. Следовательно, даже незначительные изменения смертности на начальных этапах жизни рыб могут привести к тому, что численность одного поколения будет намного превышать численность другого [1–4]. Поэтому эффективное изучение динамики численности промысловых рыб, и, соответственно, решение проблем долгосрочного прогнозирования и оценки рыбных запасов невозможны без выяснения закономерностей выживания рыб в раннем онтогенезе и особенностей формирования численности будущих поколений в зависимости от изменений факторов среды.

По мнению Т. С. Расса [5], исследования раннего онтогенеза промысловых рыб дифференцируются по следующим основным направлениям: морфологическое, таксономическое, физиологическое, экологическое, хорологическое (зонально-географическое), популяционно-генетическое. Основные методы исследований – серийный и экспериментальный для морфологического, таксономического и физиологического направлений; экспедиционный и экспериментальный (с применением стандартизации методик наблюдений) для экологического, хорологического и популяционно-генетического направлений [5].

Условно исследования раннего онтогенеза промысловых рыб можно также разделить на два аспекта: теоретический и практический.

Естественно, что второй аспект вытекает из первого. Невозможно решать практические вопросы, не осмыслив теоретические. Рассмотрим эти аспекты.

### **Теоретические аспекты**

Условия размножения и выживания рыб в раннем онтогенезе определяют формирование численности будущих поколений. Суммарное выживание в эмбриональном, личиночном и мальковом периодах развития составляет десятые, сотые и тысячные доли процента от количества выметанной икры. В то же время изменения выживания на доли процента приводят к значительным флюктуациям численности поколений рыб. Нельзя признать обоснованным выделение какого-либо одного решающего фактора, определяющего флюктуации численности молоди [1]. Следовательно, необходимо попытаться рассмотреть влияние на формирование численности поколений не одного, а всех доступных для анализа факторов. Выживание рыб в раннем онтогенезе определяется сложным комплексом биотических и абиотических параметров. Т. В. Дехник с соавторами [1], рассматривая различные взгляды многих исследователей на причины флюктуации численности поколений рыб, объединили их в четыре основные концепции.

Первая – концепция «критического периода» И. Йорта [6] – основана на многочисленных данных о наличии прямой связи между изменениями численности и биомассы кормового планктона, численностью личинок и, соответственно, урожайностью поколений, что отражает общий характер изменений численности личинок одного какого-либо вида, а также численности и биомассы пищевых организмов в конкретные периоды наблюдений. По мнению сторонников этой концепции, основная часть личинок гибнет при их переходе на внешнее питание.

По второй концепции определяющее значение в колебаниях численности поколений рыб имеет выедание хищниками икры, личинок и мальков рыб. Исследователями показано, что икрой и личинками рыб питаются, кроме взрослых рыб, многие зоопланктёры (медузы, гребневика, ктенофоры, хетогнаты, копеподы, аннелиды, понтеллиды) и ракообразные (креветки, молодёжь крабов, науплиусы баянусов, идотеи).

Третья концепция – разнокачественного онтогенеза. Она включает эндогенную (обусловленную комплексом наследственных и ненаследственных факторов, влияющих на половые клетки) и экзогенную (обусловленную прямым влиянием факторов внешней среды на эмбрионы, личинок и мальков рыб) разнокачественность.

Четвёртая концепция заключается во влиянии океанографических факторов среды на выживание поколений рыб в раннем онтогенезе. И. Йорт [6] в качестве одной из основных причин, объясняющих флюктуации численности поколений, предложил гипотезу выноса икринок и личинок рыб в районы, неблагоприятные для их выживания, имея в виду влияние абиотических факторов среды (температура, солёность, содержание в воде кислорода, направление течений и прочее) на изменение интенсивности физиологических процессов, что сказывается на темпах развития и жизнеспособности организмов.

У всех концепций есть определённые ограничения.

Для проверки первой концепции требуются данные о суточных рационах питания личинок рыб, материалы о численности и доступности кормовых организмов в различные годы. Кроме того, известно много данных о несовпадении во времени и пространстве изменений биомассы планктона, численности личинок и урожайности поколений.

Чтобы подтвердить вторую концепцию, необходимо иметь сведения о численности хищников и величине потребления ими икринок, личинок и мальков рыб.

Третья концепция наталкивается на трудность в объяснении синхронности колебания численности разных промысловых видов рыб.

Для подтверждения четвертой концепции можно провести анализ влияния лишь некоторых океанографических факторов на флюктуацию численности поколений.

В работах многих отечественных и зарубежных исследователей рассматриваются один, два или несколько океанографических факторов, определяющих выживание (или смертность) икринок, личинок и мальков рыб и, соответственно, численность (урожайность) поколений. Учёные сопоставляли появление урожайных и неурожайных поколений с квазипериодичностью в зависимости от явлений планетарного порядка; с вековыми изменениями ледовитости, проявляющимися вследствие колебания солнечной активности; с режимами вращения Земли; с процессами океанографического характера. Многие исследователи связывают появление поколений различной мощности с температурным фактором. На выживание икринок и личинок и, соответственно, урожайность поколений существенное влияние оказывает гидродинамическое состояние моря, например волнение. Усиление ветровой активности приводит к гидродинамическому волновому удару, вследствие чего происходит гибель икры. Несомненно, океанографических факторов среды, определяющих высокую элиминацию рыб в раннем онтогенезе, много. Разнообразно и их влияние как на рыб различных экологических групп, так и на отдельных особей одного вида, находящихся на разных этапах развития [1, 3].

Как уже говорилось выше, нельзя признать обоснованным выделение какого-либо одного решающего фактора, определяющего флюктуации численности личинок и мальков рыб. Следовательно, необходимо пытаться рассмотреть влияние на формирование численности поколений не одного, а всех доступных для анализа факторов среды. Выживание рыб в раннем онтогенезе определяется сложным комплексом биотических и абиотических параметров. Однако влияние этих факторов не всегда прямое, часто оно бывает опосредованным, и при анализе на разных участках временного ряда численных значений (индексов численности) икринок, личинок и мальков проявляются различные тренды и зависимости. При наличии большого ряда наблюдений межгодовая изменчивость численности молоди массовых рыб может быть представлена в виде следующего математического разложения, часто применяемого в океанологии, например, для анализа колебаний температуры поверхности океана [7–8]:

$$X(t) = T(t) + C(t) + E(t),$$

где  $X(t)$  – численность молоди;  $T(t)$  – трендовая составляющая ряда;  $C(t)$  – компонента, характеризующая квазипериодические (циклические) колебания временного ряда;  $E(t)$  – остаточная часть, характеризующая нерегулярные колебания ряда.

Естественно, рассматриваемое уравнение в определённой степени гипотетично, поскольку не всегда соблюдается требование к статистической независимости (некоррелированности) отдельных слагаемых в правой части. Однако, как показывает опыт экспериментальных исследований, оно достаточно информативно, методически несложно и хорошо интерпретируется [7–8]. Очевидно, сумму первых двух слагаемых в разложении можно рассматривать как детерминированную (определённую) часть, в то время как третье слагаемое – это случайная часть. Под трендовой составляющей следует понимать некоторое медленное изменение процесса с периодом, превышающим длину исходной реализации (например, участки постепенного увеличения или уменьшения значений численности молоди в многолетнем ряду наблюдений). Отсюда следует, что само существование тренда полностью определяется длиной ряда наблюдений. В нашем случае под трендом можно понимать участки временных рядов численности молоди рыб, на которые влияют разные по продолжительности периоды потепления или похолодания вод, сказывающиеся на их продуктивности. При изменении длины ряда данных тренд может появляться, исчезать, менять свою интенсивность и форму. Но при этом он не может образовывать циклы, которые, как видно из уравнения, описываются вторым слагаемым. Как известно,

циклические колебания – это такие колебания, параметры которых (период, амплитуда) испытывают некоторые нерегулярные изменения во времени. Яркий пример циклического колебания – солнечная активность, период которой меняется в довольно широких пределах (8–15 лет), а мощность отдельных циклов варьирует более чем в два раза. В случае с численностью молоди рыб часто проявляется квазидвухлетняя цикличность, правда в этой цикличности нередки сбои. Третье составляющее уравнения, случайную часть, можно рассматривать в виде «белого шума» и «красного шума». «Белый шум» – условное название процесса, представляющего собой последовательность случайных чисел, не коррелированных друг с другом. «Красный шум» – процесс, которому свойственна корреляция только между смежными (соседними) значениями временного ряда. Это означает, что во временном ряду присутствует инерционность [7–8]. Примером влияния случайной составляющей на колебания численности молоди можно считать вселение гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* в Азовское, Чёрное и Мраморное моря, который, являясь конкурентом в питании, значительно снизил численность личинок и мальков основных промысловых рыб. Временные ряды численности молоди рыб, как правило, короткие, поэтому при их анализе чаще удаётся установить только трендовую или циклическую составляющие (как постоянно действующие). Случайная составляющая присутствует не всегда, поэтому труднее выявляется. Однако при накоплении достаточного материала (большой длине ряда наблюдений) следует стремиться к определению всех компонентов рассматриваемого уравнения. Нередки случаи, когда коррелировавший с колебаниями численности молоди на протяжении ряда лет фактор среды перестаёт быть показателем такой зависимости (допустим, температура воды). На первый план выходит другой фактор, от которого в значительной степени начинают зависеть колебания численности рыб на ранних фазах жизненного цикла (например, биомасса планктона). Либо появляется ещё один фактор, ранее не проявлявшийся на рассматриваемом водоёме, начинающий влиять на флуктуации численности молоди рыб (пищевой конкурент-вселенец). В зависимости от этих ситуаций в рассматриваемом уравнении определяющей будет трендовая, циклическая или остаточная (нерегулярная) компонента [3].

Безусловно, важнейшим показателем воспроизводительной способности популяции рыб, который, однако, в исследованиях зависимости пополнения от величины запаса (нерестовой популяции) используется недостаточно широко, является популяционная плодовитость. В большинстве случаев, при изучении состояния нерестовой популяции и зависимости пополнения от запаса, пользуются такими косвенными показателями популяционной плодовитости, как биомасса или численность нерестовой популяции.

Термин «популяционная плодовитость» впервые употребил В. С. Ивлев [9], понимая под этим средневзвешенное количество икринок в пересчете на одного производителя с учетом индивидуальной абсолютной плодовитости одной самки данного возраста, относительной численности самцов и самок каждого возраста, среднего возраста рыб и количества икрометаний в течение года. Общее количество икринок, выметываемое самками, составляющими нерестовую популяцию в течение нерестового периода, т. е. популяционная плодовитость или абсолютная популяционная плодовитость, есть исходная величина численности поколения. Важность определения этой величины для выяснения зависимости пополнения от численности или биомассы нерестовой популяции очевидна. Для вычисления этой величины необходимы материалы по численности и индивидуальной абсолютной плодовитости рыб каждой возрастной группы, входящей в нерестовую популяцию, сведения по доле созревших рыб в каждой возрастной группе (огива созревания) и данные по соотношению полов. Получение материала, характеризующего состояние популяции столь подробно, возможно лишь при длительном периоде исследований популяции и хорошо налаженной промысловой статистике.

Приняты следующие уровни воспроизводительной способности в терминах популяционной плодовитости и биомассы нерестового запаса – *безопасный*, *минимально допустимый (приемлемый)* и *критический* [2–3, 10–13].

*Безопасный уровень* популяционной плодовитости ( $E_{safe}$ ) и нерестового запаса ( $SSB_{safe}$ ) гарантирует появление сильного (урожайного) поколения даже при средних условиях выживания. Рассчитывается он следующим образом:

$$E_{safe} = R_{ab}/S_{mod},$$

$$SSB_{safe} = R_{ab}/S_{bmod},$$

где  $R_{ab}$  – пороговая численность для сильного (урожайного) поколения;  $S_{mod}$  и  $S_{bmod}$  – среднее арифметическое коэффициентов, характерных для умеренных условий выживания, рассчитанных соответственно по популяционной плодовитости и биомассе нерестового запаса.

*Минимально допустимый (приемлемый) уровень популяционной плодовитости ( $E_{min}$ ) и нерестового запаса ( $SSB_{min}$ ) продуцирует сильное (урожайное) поколение при благоприятных условиях выживания, среднее (среднеурожайное) – при умеренных и слабое (малоурожайное) поколение – при неблагоприятных условиях выживания. Этот уровень рассчитывается так:*

$$E_{min} = R_{mod}/S_{mod},$$

$$SSB_{min} = R_{mod}/S_{bmod},$$

где  $R_{mod}$  – пороговая минимальная численность для среднего (среднеурожайного) поколения;  $S_{mod}$  и  $S_{bmod}$  – среднее арифметическое коэффициентов, характерных для умеренных условий выживания поколения.

*Критический (опасный) уровень популяционной плодовитости ( $E_{cri}$ ) и биомассы нерестового запаса ( $SSB_{cri}$ ) – это тот уровень, от которого урожайное поколение может появиться только в максимально благоприятных условиях выживания икры, личинок и мальков. В случае если уровень воспроизводительной способности популяции опускается ниже этого критического уровня, ожидание появления сильных (урожайных) поколений от этой популяции становится маловероятным. Определить этот уровень можно следующим образом:*

$$E_{cri} = R_{ab}/S_{max},$$

$$SSB_{cri} = R_{ab}/S_{bmax},$$

где  $R_{ab}$  – пороговая минимальная численность для сильного (урожайного) поколения;  $S_{max}$  и  $S_{bmax}$  – наблюдаемые максимальные коэффициенты выживания, рассчитанные соответственно от популяционной плодовитости и биомассы нерестового запаса.

### Практические аспекты

Практические результаты изучения раннего онтогенеза морских рыб традиционно используются в рыбохозяйственной деятельности как в России, так и за рубежом. Основные направления использования этих результатов следующие:

- а) оценка величины пополнения промысловых короткоцикловых рыб по результатам мальковых съёмов либо съёмов пополнения (сеголетков);
- б) оценка величины нерестовых стад промысловых рыб по количеству выметанной самками икры;
- в) определение сроков и районов массового нереста и нагула молоди промысловых рыб и, на основании этих данных, – оценка возможных уловов рыб;
- г) характеристика экологического состояния акваторий по данным ихтиопланктонных и мальковых съёмов и др.

*Оценка величины пополнения промысловых короткоцикловых рыб по результатам мальковых съёмов либо съёмов пополнения (сеголетков).* Для учета численности и биомассы молоди промысловых рыб использовались и используются данные траловых съёмов (Каспийское, Чёрное, Азовское и Балтийское моря, Центрально-Восточная Атлантика (ЦВА), другие бассейны).

В качестве примера приведём расчет численности молоди рыб на Чёрном море, который проводился методом площадей [3, 14–15]. При этом акватория моря разбивалась на участки (страты) с близкими значениями уловов, а затем определялись площади всех участков и средние уловы в них:

$$N = \sum_{i=1}^m (n_i \cdot S_i) K,$$

где  $N$  – численность молоди;  $n_i$  – средний улов в  $i$ -й страте;  $S_i$  – площадь  $i$ -й страты;  $m$  – количество страт;  $K$  – коэффициент, показывающий отношение площади облова малькового трала к единице измерения площади (площадь промыслового квадрата, равная  $995 \times 10^6 \text{ м}^2$ ).

Площадь облова мальковыми тралами рассчитывалась с учетом скорости судна.

Полученные оценки численности поколений использовались при подготовке прогнозов вылова промысловых короткоцикловых рыб на следующий год.

Оценка величины нерестовых стад промысловых рыб по количеству выметанной самками икры. В настоящее время количественный учет ихтиопланктона разными орудиями лова широко применяется для оценки биомассы промысловых скоплений рыб. Сведения по распределению и численности ихтиопланктона были приняты специалистами Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (ФАО – FAO) в качестве одного из основных методов оценки промысловых ресурсов Мирового океана [3–4, 16].

Согласно концепции Гензена и Апштейна [17], данные о продукции икры исследуемого объекта за весь нерестовый сезон могут послужить основой для оценки численности и биомассы его нерестовых стад. Во всех методах применялась формула для определения нерестовой биомассы  $B$ , предложенная Гензеном и Апштейном [17]:

$$B = N \cdot m = \frac{P}{F \cdot k} m,$$

где  $N$  – численность нерестового стада;  $P$  – общее количество икры, выметанное за нерестовый сезон на исследуемой нерестовой площади (продукция икры);  $F$  – средняя абсолютная плодовитость самок;  $m$  – средняя масса рыб;  $k$  – соотношение полов.

Как следует из этой формулы, для оценки численности и биомассы производителей необходимо иметь материал, который можно разделить на две категории: с одной стороны, это данные о количестве выметанной икры, определяемые по результатам ихтиопланктонных съёмок, а с другой – репродуктивные параметры взрослых рыб. Основным затруднением при получении данных о количестве выметанной икры является необходимость аппроксимации результатов ихтиопланктонных сборов во времени и пространстве, в первую очередь это касается видов рыб с большой нерестовой акваторией и продолжительным периодом нереста. Практически всегда в этих случаях, имея материалы локальных и непродолжительных съёмок, необходимо экстраполировать имеющиеся данные на акваторию съёмки и на весь нерестовый сезон. Не меньшие затруднения вызывает и оценка репродуктивных параметров взрослых рыб. В основном это относится к определению абсолютной индивидуальной и популяционной плодовитости порционно нерестящихся рыб с непрерывным созреванием ооцитов.

Рассмотрим наиболее распространённые ихтиопланктонные методы оценки нерестовой биомассы рыб – Паркера [18] и Алексева, Алексевой [19].

В основе метода Паркера [18] лежит идея Гензена и Апштейна [17], однако соответствие между количеством выметанной икры и численностью производителей устанавливается по параметрам, приведённым к суткам, а не ко всему нерестовому сезону. Формула для определения нерестовой биомассы  $B$  этим методом имеет вид

$$B = \frac{P}{a \cdot b \cdot c},$$

где  $P$  – суточная продукция икры в пик нереста (шт.);  $a$  – относительная порционная плодовитость (шт/т);  $b$  – массовая доля ежедневно нерестящихся самок;  $c$  – массовая доля самок в стаде.

$$P = \frac{P_i}{t'}$$

где  $P_i$  – количество выметанной икры в  $i$ -й съёмке;  $t'$  – средняя продолжительность эмбрионального периода.

Исходной величиной при расчёте является суточная продукция икры (как правило – количество икры за период одной съёмки). В расчётах также используются данные об относительной порционной плодовитости, а не об абсолютной плодовитости.

Метод Алексева, Алексевой [19] сходен с методом Паркера [18], однако при этом вводится показатель – удельная продукция икры, который принимается величиной, постоянной для вида и даже для рода. Для расчётов используются следующие формулы:

$$B = \frac{N}{R_s \cdot S} = \frac{P}{R_s},$$

$$R_s = \frac{f_r \cdot F}{t},$$

где  $B$  – нерестовая биомасса;  $R_s$  – удельная продукция икры;  $f_r$  – относительная порционная плодовитость «средней» по массе самки, экз/г (масса без внутренностей);  $F$  – доля нерестящихся самок (по массе);  $t$  – интервал между выметами последовательных порций, сут;  $N$  – суточное количество выметанных икринок;  $S$  – доля икринок, выживших от вымета до конца 1-х суток (коэффициент смертности);  $P$  – суточная продукция икры.

Как уже отмечалось, оценки запасов рыб имеют определённые допущения. В траловых и лампарных съёмках – это коэффициенты уловистости орудий лова и коэффициенты доступности промысловых объектов, в гидроакустических съёмках – определение силы цели и полнота охвата учётными галсами исследуемой акватории, в различных методах ВПА – уровень репрезентативности биостатистического материала и др. Данные выловов тоже лишь косвенно могут характеризовать общую численность и биомассу популяций рыб, т. к. часто определяются не только наличием рыбных запасов, но и количеством и техническими возможностями рыбопромыслового флота и предприятий рыбопереработки, а также достоверностью предоставляемых статистических материалов. Именно поэтому определение запасов промысловых рыб более чем одним методом является весьма актуальной задачей. Ихтиопланктонные методы определения нерестовой биомассы в этом отношении весьма перспективны, т. к. они относительно дешёвы, оперативны, методически просты и дают возможность получить оценки величины нерестового запаса в короткий период времени.

Самыми объективными и адекватными методами оценки нерестовой биомассы в настоящее время, на наш взгляд, являются методы Паркера [18] и Алексева, Алексеевой [19]. Необходимые данные для расчётов в этих методах устанавливаются по параметрам, приведённым к суткам, а не ко всему нерестовому сезону, поэтому исключаются многие допущения, присутствующие большинству способов расчета нерестовой биомассы рыб по ихтиопланктонным съёмкам. Величины же относительной порционной плодовитости и весовой доли нерестящихся самок в скоплениях определяются для каждого рассматриваемого вида в ходе комплексных съёмок.

*Определение сроков и районов массового нереста и нагула молоди промысловых рыб и, на основании этих данных, оценка возможных уловов рыб.* Классическим примером этого направления исследований являются работы Т. С. Расса в 60-х гг. XX в. по обнаружению промысловых скоплений минтая в Охотском и Беринговом морях по данным ихтиопланктонных съёмок. Он настаивал на необходимости широкомасштабного промысла минтая в дальневосточных морях [20–21], который в дальнейшем начал успешно осуществляться. В настоящее время, как известно, минтай является основным объектом рыбного промысла в России.

В качестве примера можно отметить также исследования Г. С. Юрьева [22], который в результате изучения биологии черноморского шпрота и по данным съёмок молоди описал возможность образования промысловых скоплений этого вида в северо-западной части Чёрного моря. В дальнейшем в этой части Чёрного моря был организован широкомасштабный промышленный лов шпрота.

*Характеристика экологического состояния акваторий.* Изучение пелагиали (преимущественно ее верхних слоев, т. е. области распределения ихтиопланктона) морей и шельфовых районов океанов представляется целесообразным, поскольку именно она во многом является определяющим элементом морской экосистемы. Сопоставление полученных характеристик может дать ценные материалы о сравнительной талассографии и облегчить понимание законов функционирования морских экосистем. Без этого в современных условиях невозможны планирование рационального использования ресурсов рассматриваемых экосистем и разработка прогнозов экологических последствий различных антропогенных воздействий [23].

Интегрированным показателем экологического состояния любого сообщества, по мнению многих авторов, являются индексы видового разнообразия [24–25].

Ю. Одум [25] проанализировал связи видового разнообразия с другими характеристиками экосистемы. Для этого он использовал индекс Симпсона (доминирования) [26].

$$\sum_{i=1}^w \frac{n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)},$$

где  $W$  – количество видов;  $n_i$  – численность  $i$ -го вида;  $N$  – полная численность.

Были выделены группы с низким биотическим разнообразием (индексы разнообразия, определенные по Симпсону [26], равны 0,05–0,20) и группы с высоким биотическим разнообразием (индексы более 0,70). В первую группу попали экосистемы, находящиеся в состоянии стресса, например в случае загрязнения, а также экосистемы, активно регулируемые человеком. Ко второй группе отнесены сравнительно благополучные экосистемы, не получающие извне концентрированной энергии и биогенных материалов. Судя по нашим данным, ихтиопланктонное сообщество вод северной части ЦВА, как правило, находилось в промежуточной группе, имея среднее биотическое разнообразие [3].

При анализе результатов по видовому составу ихтиопланктонных сообществ также используют часто применяемый в экологических исследованиях коэффициент видового сходства Соренсена (Сьеренсена)  $K$  [24, 27], определяющийся по формуле

$$K = 2c \times 100 \% / (a + b),$$

где  $a$  и  $b$  – количество видов в сравниваемых районах;  $c$  – количество совпадающих или близких видов.

Например, при анализе видового состава рыб по ранним стадиям развития с помощью коэффициента видового сходства Соренсена можно констатировать, что формирование морских и солоноватоводных ихтиофаун морей Средиземноморского бассейна шло в основном (за исключением немногочисленных бореальных вселенцев), с юга на север из Атлантического океана вплоть до Азовского моря через ряд переходных ихтиоценозов. При этом количество видов, приспособившихся к пониженной солёности, уменьшалось, зато численность массовых видов увеличивалась. В целом современная фауна морей Средиземноморского бассейна сохранила тропический облик, но заметно сократилась и изменила видовой состав в процессе приспособления к субтропическим условиям обитания. Эти данные подтверждают правило А. Уоллеса, утверждающее, что по мере продвижения с севера на юг в Северном полушарии разнообразие видов увеличивается [3].

### Заключение

В заключении приведём основные направления дальнейших исследований раннего онтогенеза рыб, развивать которые необходимо не только для решения проблем определения закономерностей динамики численности рыбных запасов, но и с чисто научной (теоретической) точки зрения. Эти направления сформулированы Т. В. Дехник с соавторами [1], а также рассматривались и дополнялись на последних семинарах и конференциях по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных [28–30]:

- формирование современных представлений о морфологических процессах и специфике раннего онтогенеза рыб и других гидробионтов;
- определение характера и механизмов морфофункциональных адаптаций гидробионтов на ранних этапах эмбрионально-личиночного развития к изменениям факторов среды;
- изучение элиминации рыб в раннем онтогенезе в зависимости от экологии размножения и развития;
- продолжение исследований влияния кратковременных изменений абиотических условий на выживание рыб в эмбриональном, личиночном и мальковом периодах развития;
- исследование особенностей поведенческих реакций и их роли в формировании миграционного поведения гидробионтов на ранних этапах онтогенеза;
- изучение обеспеченности пищей личинок и мальков рыб на всех этапах их развития;
- экспериментальные и полевые исследования воздействия хищников на элиминацию икринок, личинок и мальков рыб;
- выяснение пятнистости распределения планктонных сообществ и влияние этого фактора на выживание рыб в раннем онтогенезе;
- продолжение и развитие исследований разнокачественности онтогенеза как одного из факторов формирования численности поколений;
- совершенствование методов изучения и анализа динамики численности промысловых рыб в раннем онтогенезе;
- развитие исследований систематики рыб на ранних стадиях их развития.



СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дехник Т. В. Значение ранних стадий развития в формировании численности поколений / Т. В. Дехник, В. П. Серебряков, С. Г. Соин // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М., 1985. С. 56–72.
2. Бондаренко М. В. Ранжирование урожайности поколений и коэффициентов выживания поколений в раннем онтогенезе промысловых рыб Баренцева моря для определения биологических ориентиров и оценки изменчивости среды / М. В. Бондаренко, А. С. Кровнин, В. П. Серебряков. М.: ВНИРО, 2003. 187 с.
3. Архипов А. Г. Динамика численности и особенности распределения ихтиопланктонных сообществ северной части Центрально-Восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна / А. Г. Архипов. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2006. 232 с.
4. Ahlstrom E. N. Eggs and larvae of fishes and their roles in systematic investigations and in fisheries / E. N. Ahlstrom, H. G. Moser // Rev. trav. Inst. peches mar. 1976. Vol. 40. N 3–4. P. 379–398.
5. Расс Т. С. Современное состояние исследований начального периода онтогенеза рыб / Т. С. Расс // Тез. докл. Всесоюз. конф. «Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития». 1974. С. 178–179.
6. Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research / Hjort J. // Rapp. Proc.-Verb. Reum. 20. Copenhagen, 1914.
7. Вайновский П. А. Методы обработки и анализа океанологической информации / П. А. Вайновский, В. Н. Калинин. Ч. 1. Одномерный анализ. Л.: Изд-во РГМИ, 1991. 136 с.
8. Калинин В. Н. Канарский апвеллинг: крупномасштабная изменчивость и прогноз температуры воды / В. Н. Калинин, П. П. Чернышков, С. М. Гордеева. СПб.: Гидрометеиздат, 2002. 155 с.
9. Ивлев В. С. Метод оценки популяционной плодовитости рыб / В. С. Ивлев // Тр. Латв. отд-ния ВНИРО. 1953. Т. 1. С. 37–42.
10. Серебряков В. П. Размножение и ранний онтогенез промысловых рыб Северной Атлантики / В. П. Серебряков: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВНИРО, 1984. 48 с.
11. Алдонов В. К. Динамика численности основных промысловых рыб в раннем онтогенезе в Баренцевом и Норвежском морях / В. К. Алдонов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО, 1986. 24 с.
12. Serebryakov V. P. Spawning Stock, Population Fecundity and year class strength of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic, 1969–88 / V. P. Serebryakov // Journ. Northwest Atlantic Fish. Sci. 1992. Vol. 14. P. 107–113.
13. Frank K. T. Contemporary issues confronting fisheries science / K. T. Frank, D. Brickman // J. of Sea Research. 2001. P. 173–187.
14. Аксютин З. М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях / З. М. Аксютин // М.: Пищ. пром-сть, 1968. 289 с.
15. Saville A. M. Survey method of appraising fisheries resources / F. M. Saville // FAO Fish. Tech. Pap. 1977. P. 171–176.
16. Дехник Т. В. Применение ихтиопланктонных методов для оценки биомассы нерестового стада рыб / Т. В. Дехник // Тр. Ин-та океан. Акад. наук СССР. 1986. Т. 116. С. 103–125.
17. Hensen V. Die Nordsec-Expedition 1895 des Deuteschen Seefischerei Vereins. Über die Elmengo der in Winter laichenden Fische / V. Hensen, C. Apstein // Wissenschaft, Meeresuntersuchung. 1897. Bd. 2 (2). S. 1–97.
18. Parker K. A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass / K. Parker // Fish. Bull. 1980. Vol. 78. N 2. P. 541–544.
19. Алексеев Ф. Е. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб / Ф. Е. Алексеев, Е. И. Алексеева: метод. пособие. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 1996. 73 с.
20. Расс Т. С. Значение исследований размножения рыб для оценки возможных уловов / Т. С. Расс // Рыбное хозяйство. 1953. № 2. С. 57–60.
21. Расс Т. С. Возможности значительного увеличения уловов рыбы на Дальнем Востоке / Т. С. Расс // Рыбное хозяйство. 1956. № 9. С. 23–25.
22. Юрьев Г. С. Биология, оценка запасов и перспективы промысла черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) / Г. С. Юрьев: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь: ИНБЮМ, 1978. 24 с.
23. Гресе В. Н. Пелагиаль Средиземного моря как экологическая система / В. Н. Гресе // Киев: Наук. думка, 1989. 200 с.
24. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. М.: Мир, 1975. 736 с.
25. Одум Ю. Экология / Ю. Одум // М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
26. Simpson E. H. Measurement of diversity / E. H. Simpson // Nature. 1949. Vol. 169. P. 688.
27. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. М.: Мир, 1992. 184 с.
28. Материалы Всероссийской конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане» // Вопр. рыболовства. 2001. Прил. 1. 303 с.

29. *Проблемы* репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов // Тез. докл. Междунар. науч. семинара. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2004, 164 с.
30. *Тезисы докладов VIII Международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных*. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2010. 150 с.

## REFERENCES

1. Dekhnik T. V., Serebriakov V. P., Soin S. G. *Znachenie rannikh stadii razvitiia v formirovanii chislennosti pokolenii* [Role of early stages of ontogenesis in formation of the number of generations]. *Teoriia formirovaniia chislennosti i ratsional'nogo ispol'zovaniia stad promyslovykh ryb*. Moscow, 1985, pp. 56–72.
2. Bondarenko M. V., Krovnin A. S., Serebriakov V. P. *Ranzhirovanie urozhainosti pokolenii i koeffitsientov vyzhivaniia pokolenii v rannem ontogeneze promyslovykh ryb Barentseva moria dlia opredeleniia biologicheskikh orientirov i otsenki izmenchivosti sredy* [Ranging of population fecundity and factors of population survival at early ontogenesis of commercial fish in the Barents Sea for determination of biological indicators and estimation of environment variability]. Moscow, VNIRO, 2003. 187 p.
3. Arkhipov A. G. *Dinamika chislennosti i osobennosti raspredeleniia ikhtioplanktonnykh soobshchestv severnoi chasti Tsentral'no-Vostochnoi Atlantiki i morei Sredizemnomorskogo basseina* [Dynamics of the number and peculiarities of distribution of ichthyoplankton communities in the Northern part of the Central-Eastern Atlantic and seas of the Mediterranean basin]. Kaliningrad, Izd-vo AtlantNIRO, 2006. 232 p.
4. Ahlstrom E. N., Moser H. G. Eggs and larvae of fishes and their roles in systematic investigations and in fisheries. *Rev. trav. inst. peches mar*, 1976, vol. 40, no. 3–4, pp. 379–398.
5. Rass T. S. *Sovremennoe sostoianie issledovaniia nachal'nogo perioda ontogeneza ryb* [Present state of the studies of the early ontogenesis of fish]. *Tezisy докладov Vsesoiuznoi konferentsii «Biologiia promyslovykh ryb i bespozvonochnykh na rannikh stadiiakh razvitiia»*. 1974. P. 178–179.
6. Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. Proc.-Verb. Reum. 20*. Copenhagen, 1914.
7. Vainovskii P. A., Malinin V. N. *Metody obrabotki i analiza okeanologicheskoi informatsii* [Methods of processing and analysis of oceanological information]. Ch. 1. Odnomernyi analiz. Leningrad, Izd-vo RGMI, 1991. 136 p.
8. Malinin V. N., Chernyshkov P. P., Gordeeva S. M. *Kanarskii apvelling: krupnomasshtabnaia izmenchivost' i prognoz temperatury vody* [Canary upwelling: large-scale variability and prognosis of water temperature]. Saint Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 2002. 155 p.
9. Ivlev V. S. *Metod otsenki populiatsionnoi plodovitosti ryb* [Method of estimation of fish population fecundity]. *Trudy Latviiskogo otdeleniia VNIRO*, 1953, vol. 1, pp. 37–42.
10. Serebriakov V. P. *Razmnozhenie i rannii ontogenez promyslovykh ryb Severnoi Atlantiki*. Avtoreferat diss. dokt. biol. nauk [Reproduction and early ontogenesis of commercial fish in the Northern Atlantic. Abstract of dis. doc. biol.]. Moscow, VNIRO, 1984. 48 p.
11. Aldonov V. K. *Dinamika chislennosti osnovnykh promyslovykh ryb v rannem ontogeneze v Barentsevom i Norvezhskom moriakh*. Avtoreferat diss. kand. biol. nauk [Dynamics of the number of the major commercial fish at early ontogenesis in the Barents and Norwegian Seas. Abstract of dis. cand. biol. sci.]. Moscow, Izd-vo VNIRO, 1986. 24 p.
12. Serebryakov V. P. Spawning Stock, Population Fecundity and year class strength of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Northwest Atlantic, 1969–88. *Journ. Northwest Atlantic Fish. Sci.*, 1992, vol. 14, pp. 107–113.
13. Frank K. T., Brickman D. Contemporary issues confronting fisheries science. *J. of Sea Research*, 2001, pp. 173–187.
14. Aksjutina Z. M. *Elementy matematicheskoi otsenki rezul'tatov nabludenii v biologicheskikh i rybokhoziaistvennykh issledovaniiaakh* [Elements of mathematical assessment of the results of observations in biological and fishery researches]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1968. 289 p.
15. Saville A. M. Survey method of appraising fisheries resources. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 1977, pp. 171–176.
16. Dekhnik T. V. *Primenenie ikhtioplanktonnykh metodov dlia otsenki biomassy nerestovogo stada ryb* [Application of ichthyoplankton methods for estimation of biomass of spawning fish stock]. *Trudy Instituta okeanologii Akademii nauk SSSR*, 1986, vol. 116, pp. 103–125.
17. Hensen V., Apstein C. Die Nordsee-Expedition 1895 des Deuteschen Seefischerei Vereins. Über die Elmengo der in Winter laichenden Fische. *Wissenschaft, Meeresuntersuchung*, 1897, Bd. 2 (2). S. 1–97.
18. Parker K. A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. *Fish. Bull.*, 1980, vol. 78, no. 2, pp. 541–544.
19. Alekseev F. E., Alekseeva E. I. *Opredelenie stadii zrelosti gonad i izuchenie polovykh tsiklov, plodovitosti, produktsii ikry i tempa polovogo sozrevaniia u morskikh promyslovykh ryb* [Determination of the stages of maturity of gonads and study of sex cycles, fecundity, caviar production and puberty rate of pelagic commercial fish]. Metodicheskoe posobie. Kaliningrad, Izd-vo AtlantNIRO, 1996. 73 p.

20. Rass T. S. Znachenie issledovaniia razmnozheniia ryb dlia otsenki vozmozhnykh ulovov [Role of studies of fish reproduction for assessment of possible catches]. *Rybnoe khoziaistvo*, 1953, no. 2, pp. 57–60.
21. Rass T. S. Vozmozhnosti znachitel'nogo uvelicheniia ulovov ryby na Dal'nem Vostoke [Possibilities of mass increase in catches of fish in the Far East]. *Rybnoe khoziaistvo*, 1956, no. 9, pp. 23–25.
22. Iur'ev G. S. *Biologiia, otsenka zapasov i perspektivy promysla chernomorskogo shprota Sprattus sprattus phalericus* (Risso). Avtoreferat diss. kand. biol. nauk [Biology, evaluation of stocks and perspectives of Black Sea sprat fishing. Abstract of dis. cand. biol. sci.]. Sevastopol, INBiuM, 1978. 24 p.
23. Greze V. N. *Pelagial' Sredizemnogo moria kak ekologicheskaia sistema* [Pelagic zone of the Mediterranean Sea as an ecological system]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1989. 200 p.
24. Odum Iu. *Osnovy ekologii* [The fundamentals of ecology]. Moscow, Mir Publ., 1975. 736 p.
25. Odum Iu. *Ekologiia* [Ecology]. Moscow, Mir Publ., 1986. Vol. 2. 376 p.
26. Simpson E. H. *Measurement of diversity*. Nature, 1949, vol. 169, p. 688.
27. Megarran E. *Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie* [Ecological diversity and its measurement]. Moscow, Mir Publ., 1992. 184 p.
28. Materialy Vserossiiskoi konferentsii «Rannie etapy razvitiia gidrobiontov kak osnova formirovaniia bioproduktivnosti i zapasov promyslovykh vidov v Mirovom okeane» [Proceedings of the All-Russian conference "Early stages of ontogenesis of hydrocoles as a basis of formation of bioproductivity and stocks of commercial species in the World ocean"]. *Voprosy rybolovstva*, Pril. 1, 2001. 303 p.
29. Problemy reproduksii i rannego ontogeneza morskikh gidrobiontov [Problems of reproduction and early ontogenesis of sea hydrocoles]. *Tezisy dokladov Mezhdunarodnogo nauchnogo seminaru*. Murmansk, MMBI KNTs RAN, 2004, 164 p.
30. *Tezisy dokladov VIII Mezhdunarodnoi konferentsii po rannemu ontogenezu ryb i promyslovykh bespozvonochnykh* [Thesis of the reports of VIII International conference on early ontogenesis of fish and commercial invertebrates]. Kaliningrad, Izd-vo AtlantNIRO, 2010. 150 p.

Статья поступила в редакцию 29.08.2013

#### **ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ**

**Архипов Александр Геральдович** – Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Калининград; д-р биол. наук, доцент; заместитель директора; arhipov@atlant.baltnet.ru.

**Arkhipov Alexander Geraldovich** – Atlantic Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography, Kaliningrad; Doctor of Biology, Assistant Professor; Deputy Director; arhipov@atlant.baltnet.ru.