

**ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ
(ВНИРО)**

На правах рукописи

УДК 597.553.1-11

КРЫСОВ

Александр Иванович

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ АТЛАНТИЧЕСКО-
СКАНДИНАВСКОЙ (НОРВЕЖСКОЙ ВЕСЕННЕ-НЕРЕСТУЮЩЕЙ)
СЕЛЬДИ (*Clupea harengus harengus* L.) В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ**

Специальность: 03.00.10 - ихтиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва

2000

**Работа выполнена в Полярном научно-исследовательском институте морской
рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича**

Научные руководители:

В.П. Серебряков
профессор
доктор биологических наук

В.П. Пономаренко
доктор биологических наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук

Г.Г. Новиков
кандидат биологических наук

О.В. Карамушко

Ведущее учреждение: Управление промысловой разведки и научно-исследовательского флота "Севрыбпроразведка"

Защита диссертации состоится 19 мая 2000 г. в 11.00 часов на
Заседании диссертационного совета Д 117.01.02 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу: 107140, Москва, ул. В. Красносельская, д. 17А.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Автореферат разослан 18 апреля 2000 г.

Ученый секретарь
специализированного совета,
кандидат биологических наук



Т.Б. Агафонова

E 693.324.619
17729 52.0

Общая характеристика работы

Актуальность исследований. Атлантическо-скандинавская (норвежская весенне-нерестующая) сельдь является важнейшим объектом океанического промысла в Северо-Восточной Атлантике. Мировой вылов в последние годы составлял 1300-1500 тыс. т, в том числе России 150- 170 тыс.т. Численность популяции сельди подвержена большим колебаниям, поэтому на фоне ее интенсивной промысловой эксплуатации большое значение имеет понимание биологических процессов воспроизводства и пополнения запаса сельди в целях рационального ведения промысла и планирования перспектив его развития.

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы заключалась в изучении динамики и особенностей формирования численности поколений норвежской весенне-нерестующей сельди, разработке научных основ рационального использования этого запаса.

В соответствии с целью исследований были поставлены следующие задачи:

1. Выяснение особенностей формирования структуры нерестовой части популяции.
2. Оценка воспроизводительной способности популяции.
3. Оценка численности поколений сельди в раннем онтогенезе и факторов, ее определяющих.
4. Прогнозирование численности поколений сельди на основе абиотических и биотических факторов.

Научная новизна. В работе обобщены результаты многолетних исследований некоторых аспектов биологии норвежской весенне-нерестующей сельди, что позволило уточнить причины колебаний величины запаса и изменения возрастной структуры популяции, установить реальные критерии урожайности поколений. В ходе исследований впервые сделаны расчеты индекса численности личинок сельди и его оценка. Впервые на фактическом материале определены популяционная плодовитость сельди и ее уровни, обеспечивающие появление богатых, средних и бедных по численности поколений при различных экологических условиях выживания. Показано влияние промысла на структуру популяции. Впервые предложена регрессионная модель, позволяющая прогнозировать урожайность поколений сельди с 3-летней заблаговременностью.

Практическое значение. Определено минимальное значение популяционной плодовитости сельди, необходимое для оптимального пополнения запаса. Установлена минимальная биомасса нерестовой части популяции как исходная величина регулирования промысла. Прогностическая модель урожайности поколений может быть использована для составления перспективных прогнозов состояния и рациональной эксплуатации запаса сельди. Основные результаты исследований использовались для составления долгосрочных прогностических

рекомендаций по состоянию сырьевой базы промысла сельди. Материалы и выводы работы используются российскими делегациями на сессиях и Рабочих группах ИКЕС по северным пелагическим рыбам и путассу для оценки состояния запаса сельди.

Апробация работы. Основные результаты по теме диссертации докладывались и обсуждались на Методическом совете ПИНРО (1998 г.), отчетной сессии ПИНРО (1998 г.), IV Всесоюзной конференции по проблемам промыслового прогнозирования (Мурманск, 1995 г.), IV и VI российско-норвежских симпозиумах (ПИНРО-БИМИ) в 1989 и 1994 гг. (Норвегия, Берген), сессиях ИКЕС (1995-1998 гг.) и ежегодной конференции ИКЕС в 1996 г. (Исландия, Рейкьявик).

Публикации. По теме диссертации опубликовано более 10 работ в отечественных и зарубежных изданиях.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка литературы. Общий объем 93 страницы, включая 6 таблиц и 26 рисунков.

Список литературы содержит 114 наименований, в том числе 48 работ иностранных авторов. Структура автореферата в основном соответствует структуре диссертации.

Глава 1. Материал и методика

Автор приступил к изучению поставленной проблемы в 1983 г. В работе использованы материалы ПИНРО по возрастному составу нерестовой части популяции и плодовитости норвежской весенне-нерестующей сельди за 1954-1998 гг., а так же данные ихтиопланктонных съемок, выполненных в 1959-1991 гг. В отдельные годы (1978-1983, 1986), в связи с отсутствием данных по возрастному составу сельди, использованы данные Рабочей группы ИКЕС по северным пелагическим рыбам и путассу (Анон., 1999).

Морские исследования выполнялись на научно-исследовательских и научно-поисковых судах управления "Севрыбпромразведка" г. Мурманск. Автор участвовал в 19 экспедициях в качестве помощника капитана по научной работе, начальника рейса.

Данные по биомассе популяции сельди и численности ее поколений, вылову, доле особей, достигших половой зрелости, взяты из материалов Рабочей группы ИКЕС (Анон., 1999).

Данные по индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) сельди за 1954-1975 гг. взяты из работы Е.И. Селиверстовой (1990). В 1984-1998 гг. пробы по индивидуальной плодовитости сельди собирались автором и сотрудниками лаборатории пелагических рыб ПИНРО в районах нерестилищ рыбы. В годы, когда материал по индивидуальной плодовитости отсутствовал, данные дополнены расчетными, среднемноголетними. Определены ИАП рыб каждой возрастной группы и ежегодная средняя абсолютная плодовитость нерестовой части популяции.

Сделаны расчеты популяционной плодовитости (ПП) сельди за 1950-1998 гг. Она определялась количеством икринок, выметываемых самками, составляющими нерестовую часть популяции в данном году (Анохина, 1969; Поляков, 1971), и рассчитывалась как сумма вкладов в популяционную плодовитость рыб каждой возрастной группы:

$$E_p = \sum_{i=3}^n C_E,$$

где E_p - популяционная плодовитость, выраженная в количестве икринок;

$i=3$ - возраст вступления в нерестовую популяцию;

n - количество возрастных групп;

C_E - вклад в популяционную плодовитость, вносимый рыбами одной возрастной группы. Последний определяется следующим образом:

$$C_E = F \cdot N \cdot m \cdot R,$$

где E - средняя ИАП рыб данной возрастной группы;

N - численность рыб данной возрастной группы;

m - доля зрелых рыб данной возрастной группы, получаемая по огиве созревания;

R - доля самок, т.е. соотношение полов в данной возрастной группе.

Соотношение полов в половозрелой части популяции сельди соответствовало 1:1.

Коэффициент выживания рассчитывался как количество рыб в возрасте 3 лет, выживших от общего количества отложенной икры в год рождения этого поколения. Расчет коэффициентов выживания, различных уровней популяционной плодовитости выполнялся в соответствии с методикой, предложенной В.П. Серебряковым в 1988 г. (1988) и модернизированной им в 1992 г. (1992).

Поскольку в 50-60-х годах велся крупномасштабный промысел неполовозрелой сельди, а в 80-90-х годах молодь практически не ловилась, данные по численности 3-годовиков, рассчитанные методом ВПА с использованием коэффициента промысловой смертности (Анон., 1999), не отражают реальной урожайности поколений в те годы. Мы ввели такой показатель, как "восстановленная" численность 3-годовиков, который рассчитывался по модифицированной формуле В.Е. Рикера (Ricker, 1975):

$$R_{\text{вост}} = N_{i0} \cdot \exp^{(-3Z)},$$

где $R_{\text{вост}}$ - восстановленная численность поколения сельди i -го года рождения в 3-летнем возрасте;

N_{i0} - численность поколения сельди i -го года рождения в возрасте 0- группы:

$$Z = (M + F),$$

где M - естественная смертность молоди сельди в возрасте от 0- группы до достижения 3-летнего возраста (Анон., 1999), а F (промысловая смертность) принимается равной 0.

Проанализированы материалы стандартных ихтиопланктонных съемок, выполненных на основных нерестилищах сельди вдоль побережья Норвегии, между 62 и 68 ° с.ш. Деление Норвежского и Лофотенского

мелководий на подрайоны дано по И.Г. Юданову (1962). Ежегодные съемки выполнялись в два тура (в основном в апреле) по фиксированной сетке из 32-47 станций (табл. 1). Вертикальное распределение личинок определялось путем облова ихтиопланктонными сетями ИКС-80 с ячейей 0,5 мм, которые опускались на тресе на горизонты 0, 25, 50, 100, 150 м (или придонном) при 15-минутной циркуляции судна. Кроме того, на каждой станции проводился вертикальный лов одной сетью от 100 м до поверхности, данные улова, которого использовались для расчетов годового индекса численности личинок. Личинки сельди выбирались из уловов и после морфометрических измерений и визуального анализа под бинокляром МБС-1 фиксировались в 2 %-ном растворе формалина.

Для расчета индексов численности на каждой ихтиопланктонной станции из уловов отбирали личинок длиной 12 мм и более.

Индексы численности личинок по данным российских ихтиопланктонных съемок рассчитаны автором с помощью норвежской программы Т. Вестгарда с соавторами (Westgard, Knutsen, Christiansen, 1988). Эта программа позволяет, интерполируя данные по уловам личинок на станциях, выполнять расчет их численности на всей акватории, охваченной ихтиопланктонной съемкой.

Таблица 1

Объем материала, использованного в диссертации

Вид материала	Количество экземпляров
Определение возраста	12127
Определение плодовитости	1583
Количество ихтиопланктонных станций	551
Поймано личинок	40827
Промер длины личинок	11095

В работе использованы многолетние данные по среднемесячной температуре поверхности воды и метеорологических наблюдений на норвежских прибрежных станциях Она и Нордеян, полученные в Бергенском институте морских исследований (БИМИ, Норвегия). Эти параметры использованы для исследования статистических связей между гидрометеорологическими условиями среды, индексом численности личинок и урожайностью поколений сельди в 3-летнем возрасте. Найденные связи реализованы в регрессионных моделях.

Используемый в регрессионных моделях предиктор “Ветровой индекс” рассчитывался по формуле (Krysov, BJORKE and Svendsen, 1995):

$$W_{idx} = F \cdot WSP^2,$$

где W_{idx} - “ветровой индекс”;

F - повторяемость ветра данного направления, $x \pm 15^\circ$;

WSP - средняя скорость ветра данного направления (x), м/с.

Для обработки исходных данных, статистического анализа и построения регрессионных моделей применялся пакет статистических программ "STATISTICA 4.0".

Глава 2. Динамика численности и структура нерестовой части популяции

Норвежская весенне-нерестующая сельдь характеризуется большой продолжительностью жизни (23-25 лет), многовозрастной структурой запаса, многократным нерестом с 3-8-летнего возраста до конца жизни. Эти видовые особенности выработались в процессе длительной эволюции вида как свойства сохранения устойчивости популяции в изменяющихся условиях внешней среды.

На основании новых расчетов и данных, накопленных в последние годы по оценке численности, вылову и возрастной структуре запаса, проведен анализ динамики популяции и структуры сельди в 1950-1998 гг.

Период с 1950 по 1957 г. можно назвать периодом относительно благополучного состояния популяции сельди, хотя уже в эти годы наметилась тенденция сокращения запаса. Величина общего запаса изменялась от 18,0 до 11,0 млн. т и на 12-23 % превышала величину нерестового запаса, который колебался от 14,0 до 10,0 млн. т. Популяция имела многовозрастную структуру и состояла из 14-16 поколений, а особи 5-6 возрастных групп (в основном урожайных поколений 1950, 1948, 1947, 1944, 1938, 1937 гг.) доминировали в запасе и были представлены примерно в равном соотношении. Средний возраст особей половозрелой части популяции изменялся по годам исследования с 7,3 до 10,8 лет, и за этот период составил в среднем 8,8 лет. Интенсивность промысла была относительно невысокой, и максимальный общий вылов не превышал 1,6 млн. т. Промысловая смертность (F) рыб в возрасте 5-14 лет составляла 0,10-0,11, или 14,1-17,4 %. В то же время вылавливалось много мелкой и неполовозрелой «жирной» сельди. В 1952 и 1954 гг. вылов составил 336 и 338 тыс. т соответственно.

Численность поколений, появившихся в эти годы, значительно уменьшилась в результате вылова рыбы в молодом возрасте. Промыслом было изъято около 14 млрд. экз. сельди высокоурожайного поколения 1950 г. Только благодаря высокой численности это поколение осталось урожайным к 3-летнему возрасту. В результате промыслового изъятия 20 и 13 млрд. неполовозрелых особей средних поколений, появившихся соответственно в 1952 и 1953 гг., к 3-летнему возрасту их численность уменьшилась до уровня бедных. По нашей оценке, в 1950-1957 гг. было выловлено около 90 млрд. экз. мелкой сельди от сеголеток до 3-летнего возраста. Если бы в этот период не велся промысел молоди сельди в возрасте от 0-группы до 3 лет, то пополнение нерестового запаса могло быть больше на 36 млрд. экз., что равносильно численности урожайного поколения.

В 1958-1962 гг. продолжала наблюдаться тенденция уменьшения запаса сельди. К 1962 г. нерестовый запас уменьшился до 3,5 млн. т. В возрастной структуре популяции произошли значительные изменения, доминировало одно высокоурожайное поколение 1950 г. Однако остатки нескольких урожайных и средних поколений составляли еще почти половину нерестового запаса. Средний возраст нерестовой части популяции в этот период составлял 9,5 лет. Нерестовый запас пополняли поколения, ставшие бедными по численности в результате промысла. Общий вылов уменьшился. Промысловая нагрузка на рыб старше 3 лет оставалась относительно невысокой. Однако пресс промысла на молодь (возраст до 3 лет) увеличился. Так, в первые годы жизни было выловлено 8-10 млрд. экз. особей бедных поколений 1956-1958 гг. Особенно большим был вылов молоди урожайных поколений 1959-1960 гг. и среднего поколения 1961 г. - 34, 30 и 12 млрд. экз. соответственно. К 3-летнему возрасту только поколение 1959 г. сохранилось как урожайное, поколение 1960 г. уже оценивалось как среднее, а 1961 г. - как бедное.

После 1962 г. произошли коренные изменения возрастной структуры нерестовой части популяции в результате пополнения особями поколения 1959 г. (доля этого поколения достигала 78 %). Средний возраст уменьшился до 6,8 лет. Вступление этих поколений в нерестовое стадо привело в 1963-1964 гг. к увеличению общего запаса сельди до 6 млн. т. В течение последующих лет (вплоть до 1967 г.) нерестовый запас сохранялся на уровне 2,5-3,0 млн. т. В то же время общий вылов сельди в 1966 г. достиг максимума - 1955,0 тыс. т. Промысловая смертность половозрелой сельди в возрасте 5-14 лет увеличилась с $F=0,253$ (25,4 %) в 1963 г. до $F=3,450$ (98,7 %) в 1968 г. Вылов мелкой и неполовозрелой рыбы достиг 545,7 и 439,1 тыс. т в 1967 и 1968 гг. соответственно. Суммарный вылов молоди составил около 57 млрд. экз. В результате интенсивного облова в первые годы жизни резко сократилась численность поколений 1963-1968 гг. В 1968 г. нерестовый запас уменьшился до 0,2 млн.т.

К 1969 г. запас сельди снизился настолько, что СССР и Исландия, а с 1971 г. и Норвегия были вынуждены прекратить ее промысел. В 1969-1971 гг. в запасе преобладали остатки урожайных поколений 1959-1960 гг. Затем, вплоть до 1982 г. появлялись только неурожайные поколения. Средний возраст рыб нерестовой части популяции колебался от 4,4 до 8,4 лет.

Восстановление запаса происходило крайне медленно. Лишь к началу 80-х годов он достиг 0,5 млн. т. В 1983 г. впервые после 20-летнего перерыва появилось урожайное поколение. Особи этого поколения доминировали в запасе до 1994 г. В результате в 1986 г. наметилась тенденция быстрого роста численности популяции, а с 1987 г. начал расти и нерестовый запас, и к 1994 г. его величина достигла почти 6,0 млн.т. В 1987 г. СССР и Норвегия возобновили промысел сельди в Норвежском море. Ежегодный общий вылов

сельди начал увеличиваться и в 1994 г. достиг 479,2 тыс.т. Промысловая смертность была невысокой по сравнению с предыдущими годами.

После 1994 г. нерестовую часть стада начали пополнять особи урожайных поколений 1991-1992 г. Особи этих поколений доминируют в запасе и в настоящее время. Средний возраст рыб нерестовой части популяции составил 7,0 лет. Величина нерестового и общего запасов сельди достигла уровня 50-х годов, а ежегодный вылов - 1,2-1,4 млн. т. Однако в отличие от многовозрастной структуры, характерной для популяции 50-х годов, почти 90 % запаса составляли особи только двух урожайных поколений.

Промысловая эксплуатация взрослой сельди велась на щадящем уровне. Промысловая смертность не превышала $F=0,15$ (11-19 %). Отсутствие промысла помогло способствовало сохранению численности пополнения в 80-90-е годы.

Глава 3. Индивидуальная абсолютная и популяционная плодовитость

3.1. Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП)

Половое созревание сельди наступает в возрасте 3-8 лет, причем особи южного компонента созревают в возрасте 3-5 лет, северного – в возрасте 3-6 лет и баренцевоморского – в возрасте 4-8 лет.

В нашей работе рассматривается воспроизводительная способность сельди в период восстановления запаса в 1985-1998 гг., проводится сравнительный анализ ретроспективных данных.

В 1985-1998 гг. ИАП изменялась от 27,3 до 40,8 тыс. икринок у впервые нерестующих рыб в возрасте 3 лет и достигала 128,8 тыс. икринок у особей в возрасте 14 лет. С возрастом у сельди ИАП увеличивалась, ежегодный прирост ИАП составлял 4-30 тыс. икринок. Наибольший прирост ИАП происходил в возрасте от 3 до 8 лет, затем процесс прироста замедлялся.

Индивидуальная абсолютная плодовитость разных по численности поколений сельди была различна. У малочисленных поколений (1987-1988 гг.) в возрасте 4 лет абсолютная плодовитость изменялась от 46,6 до 48,3 тыс. икринок, у средних в том же возрасте (1989-1990, 1993 гг.) – от 35,4 до 39,2 тыс. икринок, а у урожайных (1983, 1991-1992 гг.) - от 31,6 до 37,0 тыс. икринок. Разница в величине ИАП у разных по численности поколений особенно проявляется до 8-летнего возраста, затем различия сглаживаются. Причина различий ИАП заключается в том, что малочисленные поколения представлены в основном особями южного (33,6 %) и северного (61,5 %) компонентов с высоким темпом роста и ранним половым созреванием и, следовательно, более высокой величиной ИАП. Средние по численности поколения состоят из рыб южного (24,6 %), северного (58,1 %) и баренцевоморского (17,3 %) компонентов с более

низким темпом роста и величиной ИАП. В многочисленных поколениях основой являются группировки северного (38,2 %) и баренцевоморского (53,7 %) компонентов с низким темпом роста и поздним половым созреванием и относительно низкой ИАП (Селиверстова, 1978). В связи с этим изменения, происходящие в возрастной структуре популяции, оказывают влияние на ее воспроизводительную способность. В первой половине 80-х годов основу нерестового запаса сельди составляли бедные по численности поколения. Средняя АП популяции достигала 77,9 тыс. икринок, а средний возраст популяции изменялся от 6,2 до 8,4 лет. С 1987 г. средняя АП начала снижаться, в связи вступлением в нерестовый запас особей урожайного поколения 1983 г., которые имели низкую индивидуальную плодовитость. Средний возраст особей нерестовой части популяции уменьшился до 5-6 лет. Средняя АП была минимальной (49,0 тыс. икринок) в 1989 г., когда доля особей поколения 1983 г. составляла более 80 % популяции. Затем, с увеличением возраста особей доминирующего поколения, средняя АП также увеличивалась и достигла максимума (74,5 тыс. икринок) в 1992 г. В 1993 г. средний возраст особей нерестовой части популяции достиг максимальной для этого периода лет величины - 8,7 лет. Затем эти показатели вновь начали снижаться, в связи с вступлением в нерестовый запас особей средних поколений 1989-1990 гг. Однако пополнение не было столь значительным, поскольку особи урожайного поколения 1983 г. продолжали доминировать в запасах.

Очередное уменьшение среднего возраста и средней АП произошло в 1995-1997 гг., когда нерестовое стадо стали пополнять рекруты урожайных поколений 1991-1992 гг. Такая же тенденция наблюдалась и в 50-60-х годах, когда нерестовый запас пополнялся особями урожайных поколений 1950 и 1959 гг., что приводило к снижению среднего возраста и средней АП.

3.2. Популяционная плодовитость (ПП)

Популяционная плодовитость является важнейшей характеристикой воспроизводительной способности популяций рыб.

Популяционная плодовитость норвежской весенне-нерестующей сельди в 1951-1984 гг. рассматривалась в работах Е.И.Селиверстовой (1990) и В.П. Серебрякова с соавторами (1990). Е. И. Селиверстова показала, что, пополняя нерестовое стадо, особи разных компонентов сельди (южный, северный и баренцевоморский) оказывают влияние на величину ПП.

В нашей работе мы рассматриваем изменения ПП сельди в связи с состоянием нерестового запаса популяции и ее возрастной структуры. Поскольку на Рабочей группе ИКЕС (Апол., 1999) были приняты изменения оценки величины численности и биомассы нерестового запаса сельди в 1950-

1998 г., то на основе этих данных были сделаны новые расчеты ПП за весь период лет.

В многолетнем аспекте тенденция изменения популяционной плодовитости соответствовала изменениям величин биомассы и численности нерестового запаса сельди, т. е. увеличивалась и уменьшалась синхронно с изменением последних, хотя в отдельные периоды лет степень зависимости между этими показателями была различна.

За рассматриваемый период лет ПП была наиболее высокой в начале 50-х годов, когда нерестовый запас сельди достигал 9-14 млн. т по биомассе и 13-20 млрд. экз. по численности половозрелых самок, имел многовозрастную структуру и состоял в основном из особей старше 7 лет при относительно высоком среднем возрасте нерестовой части популяции 7,3-10,8 лет. Вступление в середине этого десятилетия в нерестовое стадо рекрутов высокоурожайного поколения 1950 г. с низкой начальной индивидуальной плодовитостью привело только в 1956 г. к кратковременному уменьшению среднего возраста нерестовой популяции до 7,3 лет и снижению ПП, поскольку было компенсировано многовозрастной структурой запаса и возросшей численностью самок. Уже в 1958 г. ПП восстановилась до уровня 1955 г. Это подтверждает наше предположение о стабильности популяции сельди в этот период.

С начала 60-х годов наблюдалась тенденция устойчивого снижения величины нерестового запаса и численности, наметились нарушения возрастной структуры запаса. Некоторые из этих процессов автор анализировал в предыдущей главе. В этих условиях пополнение нерестового стада рекрутами урожайного поколения 1959 г. в 1963-1964 гг. опять привело к снижению среднего возраста популяции до 6,7-6,6 лет и уменьшению ПП. В связи с низкой величиной нерестового запаса, нарушением возрастной структуры, доминированием в запасае одного поколения, популяция уже не в состоянии компенсировать снижение уровня воспроизводства.

Процесс снижения ПП продолжался до начала 70-х годов, когда отмечены минимальные значения воспроизводительной способности сельди, затем началось ее медленное увеличение в соответствии с ростом величины нерестовой биомассы и численности рыб. До 1987 г. популяция была представлена только бедными по урожайности поколениями. Средний возраст половозрелой части популяции колебался от 4,4 до 8,0 лет, поскольку в результате естественной смертности численность бедных поколений сокращается значительно быстрее, чем многочисленных.

Более быстрое увеличение ПП сельди началось после 1987 г., когда нерестовый запас начали пополнять особи урожайного поколения 1983 г. К 1998 г., когда особи еще двух урожайных поколений вступили в нерестовый запас, ПП достигла уровня середины 50-х годов.

Весьма интересные результаты дает сравнительный анализ численности половозрелых самок сельди и ПП в межгодовом аспекте.

Наши исследования показали, что в 80-90-е годы при равном или даже большем количестве самок откладывалось почти в два раза меньше икринок, чем в 50-60-е годы. Причина этого явления заключается в том, что при многовозрастной структуре запаса пополнение его особями урожайного поколения с низкой начальной индивидуальной плодовитостью не оказывало большого влияния на величину ПП, в то время как в последние десятилетия при моновозрастной структуре запаса, когда величина ПП зависела от одного или двух урожайных поколений, популяционный механизм компенсации снижения воспроизводства не работал.

Глава 4. Численность поколений сельди в раннем онтогенезе и уровни воспроизводства

4.1. Индекс численности личинок

Благодаря работам отечественных (Расс, 1937, 1939; Рыженко, 1938, 1939; Мантейфель, Марти, 1939; Марти, 1941, 1956; Юданов, 1957, 1958, 1960, 1962; Селиверстов, Пенин, 1969, 1974; Селиверстова, 1983) и зарубежных (Lea, 1929; Runnstrom, 1934, 1941, 1941a; Devold, 1963) исследователей мы располагаем достаточно подробными сведениями о местах и условиях нереста норвежской весенне-нерестующей сельди. До 1950 г. основное значение у норвежского побережья имели нерестилища, расположенные южнее 62° с.ш. В течение 50-х годов их значение постепенно уменьшалось, и к концу этого периода основные нерестилища располагались уже севернее 62° с.ш. (Devold, 1963). По материалам ихтиопланктонных съемок (Селиверстов, Пенин, 1969; Селиверстов, 1970, 1974; Селиверстова, 1983), в 60-70-е годы основной нерест сельди проходил на Норвежском мелководье в IV-V подрайонах.

По нашим данным, в 80-е годы акватория нереста сельди расширилась на север до VII подрайона, однако основные нерестилища по-прежнему располагались в IV-V подрайонах (Крысов, Ергакова, 1990; Беликов, Крысов, Шевченко, 1998; Krysov, 1995; Krysov, Mukhina, Seliverstova 1985, 1986, 1988; Krysov, Borkin, Mukhina, 1987).

По данным российских исследований (Селиверстов, 1970; Селиверстов, Пенин, 1969, 1974), в основных районах нереста сельди массовый выклев личинок происходил в последних числах марта-начале апреля. На эти же сроки массового выклева личинок сельди указывал О. Драгезунд (Dragesund, 1970). По результатам наших исследований (Крысов, Ергакова, 1990), в 1983-1990 гг. пик выклева личинок сельди на основных нерестилищах Норвежского мелководья также приходился на конец марта-начало апреля.

Традиционно урожайность поколений сельди на ранних стадиях оценивалась по численности ее личинок, вылавливаемых во время ежегодных ихтиопланктонных съемок на Норвежском и Лофотенском

мелководьях в марте-апреле. Однако этот показатель часто не соответствовал действительной урожайности поколений. Так, в 1955, 1959 и 1960 гг. (Юданов, 1962) было выловлено сопоставимое количество личинок - соответственно 84976, 120721 и 90566 экз., но затем оказалось, что поколение 1959 г. богаче поколения 1955 г. в 10 раз, а поколения 1960 г. – в 2,5 раза. За период 1983-1991 гг. максимальное (7783) количество личинок было выловлено в 1985 г., поколение которого впоследствии оценивалось как бедное по численности, тогда как в годы появления урожайных поколений (1983, 1991-1992 гг.) личинок было выловлено в 1,5-2,0 раза меньше. Причина несоответствия оценок урожайности поколений, сделанных по количеству выловленных личинок и последующей численности поколения, заключается в колоссальной смертности личинок в период перехода их на экзогенное питание (Селиверстов, Пенин, 1969; Hjort, 1914, 1926; Soleim, 1940, 1942; Blaxter, 1956, 1962, 1963). По оценкам О. Драгезунда и О. Наккена (Dragesund, Nakken, 1968), смертность личинок сельди до достижения длины 12 мм может достигать 94 %.

Автором выполнены расчеты индексов численности личинок на Норвежском и Лофотенском мелководьях (подрайоны IV-VIII) в 1959-1992 г. (Krysov, Bjorke, Svendsen, 1995). В расчетах использованы данные по вылову личинок длиной 12 мм и более, поскольку, по материалам указанных выше авторов и собственным наблюдениям автора, практически у 100 % таких личинок наблюдается наличие пищи в кишечнике, т.е. такие личинки успешно «преодолели» кризисный период перехода на экзогенное питание и, следовательно, многократно возрастает возможность их выживания (Dragesund, 1970a).

Полученный индекс численности личинок в целом синхронно отражает колебания урожайности поколений в возрасте 3 года. Высокий индекс численности отмечался в 1959-1960, 1991-1992 гг., когда появились урожайные по численности поколения сельди, и был повышенным в 1964, 1989-1990 гг., когда появились средние поколения.

Полученный индекс численности личинок сельди может быть использован для предварительной оценки последующей урожайности поколений, что подтверждается высоким коэффициентом его корреляции с «восстановленной» (см. далее в этой главе) численностью 3-годовиков соответствующих поколений сельди ($R=0,84$, $R^2=0,71$ при P , близком 0).

4.2. Численность 3-годовиков

Первые попытки оценить урожайность поколений сельди были предприняты Ю. Ю. Марти, С.С. Федоровым (Marty, Fedorov, 1963). Они установили индексы численности поколений сельди в 1904-1961 гг. по количеству выловленной взрослой и неполовозрелой рыбы каждого поколения за ряд следующих друг за другом лет. Эти оценки в большой степени зависели от интенсивности промысла и не учитывали естественной

смертности рыб. На Рабочих группах ИКЕС по атлантическо-скандинавской сельди было принято, что урожайность поколений сельди оценивается по численности рыб в возрасте 3 лет, поскольку в этом возрасте можно с большой вероятностью судить о величине пополнения.

В. П. Серебряковым с соавторами (1990) на основании данных Рабочих групп ИКЕС были предложены следующие критерии оценки урожайности поколений: урожайные, если численность 3- годовиков превышает 7 млрд. экз., средние – от 2 до 7 млрд. экз., бедные - менее 2 млрд. экз. Эти данные совпадают с оценками урожайности, полученными по уловам взрослой сельди каждого поколения.

Во второй главе мы уже обсуждали влияние вылова неполовозрелой сельди на численность ее поколений. Оно было весьма значительным и искажало картину реальной урожайности в 50-60-х годах и практически не прослеживалось в 80-90-е годы в связи с запретом промысла мелкой рыбы.

Мы попытались выяснить возможную урожайность поколений сельди в 3-летнем возрасте в случае отсутствия промысла молоди, используя в расчетах данные оценок 0-группы (Анон., 1999) и прогностическую формулу расчета величины запаса, игнорируя коэффициенты промысловой смертности. Результаты расчетов показали, что «восстановленная» численность поколений в этом возрасте в большинстве случаев в 10 раз и более (в 50-60-е годы) превышает традиционно используемые оценки численности. Если основываться на данных Рабочей группы ИКЕС, использовать критерии, предложенные В.П. Серебряковым, то получается, что в 50-90-е годы численность урожайных поколений сельди в 3-летнем возрасте изменялась от 47 до 7 млрд. экз., средних – от 2 до 4 млрд. экз., а бедных не превышала 1,5 млрд. экз., наши оценки показывают, что численность этих категорий поколений составляла 52-12, 7,5-11,5 и менее 6,0 млрд. экз. соответственно. Кроме того, некоторые поколения (1966 г.), считавшиеся малочисленными, в действительности были средними по численности. С учетом полученных результатов мы сочли возможным предложить новые критерии урожайности поколений, по которым поколение считается высокоурожайным, если его численность в 3-летнем возрасте превышает 34 млрд. экз., урожайным, если численность 3-годовиков колеблется от 12 до 30 млрд. экз., средним – от 6 до 12 млрд. экз. и бедным, если не превышает 6 млрд. экз.

4.3. Коэффициенты выживания и уровни воспроизводства

Понятия коэффициента выживания молоди сельди до 3-летнего возраста как интегрированный показатель условий выживания на ранних стадиях, выраженный в процентах от количества продуцированной популяцией икры (ПП), и уровни ПП были впервые предложены в работах В.П. Серебрякова (Serebryakov, 1988). В дальнейшем методика расчетов уровней ПП и биомассы нерестовой части популяции была модернизирована

(Serebryakov, 1992). Е.И. Селиверстова (1990) сделала подобные расчеты для периода 1951-1975 гг. с учетом вкладов в популяционную плодовитость разных компонентов запаса (баренцевоморский, северный и южный).

В нашей работе на основе фактического материала сделаны расчеты и проанализированы репродуктивные возможности популяции сельди в 1986-1998 гг., а также пересмотрены ретроспективные данные за период 1950-1985 гг., в связи с изменением показателей оценки биомассы и численности ее нерестовой части и использованием новой оценки урожайности поколений.

По нашим данным, в 1950-1998 гг. появилось 7 высокоурожайных и урожайных, 9 средних и 30 бедных по численности поколений сельди. Флюктуации численности поколений были чрезвычайно велики. Порой численность 3-годовалых урожайного поколения (1950 г.) превышала численность бедного (1971 г.) в 1700 раз. Урожайные поколения появлялись как в годы с относительно высоким уровнем нерестового запаса и ПП, так и в годы с крайне низкими этими параметрами. И, наоборот, бедные по численности поколения появлялись в годы с относительно высокой численностью производителей и относительно высокими показателями ПП.

Коэффициенты выживания поколений сельди до 3-летнего возраста, полученные от общего количества отложенной икры и биомассы нерестовой части популяции, изменялись в больших пределах. Максимальные значения (0,04721 %, или 472 экз./1 млн. икринок) наблюдались в 1983 г., а минимальные (0,00016 %, или 2 экз./1 млн. икринок)-в 1981 г. Соответственно, максимальный коэффициент выживания, рассчитанный на 1 т нерестовой части популяции, в 1983 г. составил 44445 экз., а в 1981 г. – 151 экз. Причем при практически равной величине нерестового запаса и ПП, в первом случае по численности 3-годовалых поколение было урожайным, а во втором - бедным.

Полученные уровни репродуктивной возможности популяции представлены в табл. 2.

Критический уровень по популяционной плодовитости определен как $25,4 \times 10^{12}$ икринок, по биомассе - 0,270 млн.т. Вероятность появления урожайного поколения при указанных величинах ПП и биомассы нерестового запаса чрезвычайно мала. Действительно, за весь период наблюдений только в 1983 г. при максимально благоприятных условиях выживания отмечено появление урожайного поколения.

Минимально допустимый уровень популяционной плодовитости и величина биомассы нерестовой части запаса, которые предполагают сохранение естественных флюктуаций численности поколений, составили соответственно $500,0 \times 10^{12}$ икринок и 4 млн.т. При близкой к этому уровню ПП на фоне хороших условий выживания появилось урожайное поколение 1963 г., при средних условиях выживания - средние поколения 1964, 1966, 1989 гг. и при плохих условиях выживания - бедные поколения.

Расчет уровней популяционной плодовитости и биомассы нерестовой части популяции норвежской весенне-нерестующей сельди

Параметры, использованные для расчетов

$R_{AB} = 12000$	млрд. экз. – пороговая численность для урожайного поколения
$R_{MOD} = 6000$	млрд. экз. – пороговая численность для среднего поколения
$S_{MOD1} = 12$	- наблюдаемый средний коэффициент выживания (шт./1 млн. икр.) для среднего поколения
$S_{MAX1} = 472$	- наблюдаемый максимальный коэффициент выживания (шт./1 млн. икр.) для урожайного поколения
$S_{MOD2} = 1487$	-наблюдаемый средний коэффициент выживания для среднего поколения (шт./1 т SSB)
$S_{MAX2} = 44445$	наблюдаемый максимальный коэффициент выживания (шт./1 т SSB)

Расчеты уровней

БЕЗОПАСНЫЙ

$$E_{БЕЗ} = R_{AB} / S_{MOD1} = 1000,0 \cdot 10^{12} \text{ икринок}$$

$$SSB_{БЕЗ} = R_{AB} / S_{MOD2} = 8,1 \text{ млн. т.}$$

МИНИМАЛЬНЫЙ

$$E_{МИН} = R_{MOD} / S_{MOD1} = 500,0 \cdot 10^{12} \text{ икринок}$$

$$SSB_{МИН} = R_{MOD} / S_{MOD2} = 4,0 \text{ млн. т.}$$

КРИТИЧЕСКИЙ

$$E_{КРИТ} = R_{AB} / S_{MAX1} = 25,4 \cdot 10^{12} \text{ икринок}$$

$$SSB_{КРИТ} = R_{AB} / S_{MAX2} = 0,270 \text{ млн.т.}$$

Безопасный уровень популяционной плодовитости соответствует 1000×10^{12} икринок при нерестовой биомассе 8,1 млн. т. Близкие к этому уровню значения ПП наблюдались в 1951, 1952-1953 гг., когда при плохих условиях выживания было отмечено появление средних по численности поколений, а при большей величине ПП и средних условиях выживания – высокоурожайного поколения 1950 г.

Наибольший практический интерес представляет минимальный уровень популяционной плодовитости и величины биомассы нерестовой части популяции. За 22-летний период с 1967 по 1988 г., когда они были значительно ниже $500,0 \times 10^{12}$ икринок и 4,0 млн.т, появлялись в основном бедные по численности поколения, за исключением урожайного поколения 1983 г., когда условия выживания сельди на ранних стадиях развития были исключительно благоприятными. Напротив, за 7 лет - с 1989 по 1995 г. – по мере восстановления минимального уровня и дальнейшего его увеличения, отмечено появление двух урожайных, трех средних и только двух бедных по численности поколений. Полученная нами величина минимально допустимой биомассы меньше величины V_{pa} (5,0 млн. т), используемой Рабочей группой ИКЕС и имеющей аналогичное функциональное значение. По нашему мнению, величина V_{pa} , установленная на Рабочей группе ИКЕС, не имеет биологического обоснования, поскольку была рассчитана как среднее арифметическое от величины нерестового запаса сельди в 1950-1997 гг. Следовательно, в качестве минимально допустимой величины биомассы сельди целесообразно использовать 4,0 млн.т.

Глава 5. Прогнозирование урожайности поколений на ранних стадиях развития

В настоящее время в результате длительного изучения районов и эффективности нереста норвежской весенне-нерестующей сельди достаточно подробно определена схема дрейфа ее личинок (Расс, 1934, 1939; Рыженко, 1938, 1939; Мантейфель, Марти, 1939; Марти, 1941; Юданов, 1958, 1960, 1962; Селиверстов, 1970; Селиверстов, Пенин, 1969, 1974; Селиверстова, 1983; Крысов, Ергакова, 1990; Беликов, Крысов, Шевченко, 1998; Krysov, Mukhina, Seliverstova 1985, 1986, 1988; Krysov, Borkin, Mukhina, 1987). После того, как личинки поднимаются в верхние слои моря, пассивный их дрейф с нерестилиц Норвежского и Лофотенского мелководий проходит в водах атлантического происхождения (Норвежское течение), которые движутся вдоль «свала» глубин на всем протяжении Скандинавского п-ова (Алексеев, Истошин, 1956). Пассивно дрейфуя, личинки распределяются вдоль всего побережья Норвегии и заносятся в Баренцево море, куда попадает в основном молодь богатых и средних по численности годовых классов. Очевидно, что дрейф личинок сельди в северо-восточном направлении положительно сказывается на урожайности ее поколений.

Большинство исследователей (Ижевский, 1961; Федоров, 1962; Богданов, Федоров, 1964; Бенко, Селиверстов, 1969), изучавших влияние абиотических факторов на численность поколений норвежской весенне-нерестующей сельди, основное внимание уделяло температурному режиму вод.

Мы попытались оценить связь индекса численности личинок, «восстановленной» численности 3-годовиков с температурой поверхности воды на станциях Она, Нордеян в апреле. В обоих случаях реальность связи, выраженная коэффициентами корреляции, оказалась выше для станции Она ($R=0,54$ для индекса численности личинок, $R=0,55$ для численности 3-годовиков). Очевидно, это объясняется тем, что станция находится непосредственно в районе основных нерестилищ сельди.

Наблюдения (Бенко, Селиверстов, 1969; Крысов, Ергакова, 1990; Крысов и др., 1991; Krysov, BJORKE and Svendsen, 1995) позволили установить, что ветровые течения оказывают большое влияние на направление дрейфа личинок после их подъема в поверхностный слой моря. Ветры южных румбов положительно влияют на выживание личинок. Мы проанализировали данные многолетнего ряда метеонаблюдений, выполненных на норвежской прибрежной станции Она. Результаты показали, что существует достаточно тесная положительная связь между индексами численности личинок и ветрами южных и юго-западных направлений ($150^{\circ} \pm 15^{\circ}$ и $180^{\circ} \pm 15^{\circ}$), коэффициент корреляции индекса численности с этими предикторами составил соответственно 0,70 и 0,66, а с суммарной их величиной - 0,81.

На основе приведенных выше физических параметров и оценки величины нерестового запаса сельди, используя метод линейной множественной регрессии, мы попытались построить модель индекса личинок.

Наилучший результат моделирования индекса численности личинок, который на 74 % обеспечивает детерминацию этого параметра, был получен при использовании величины нерестового запаса сельди и суммарного ветрового индекса $150^{\circ}-180^{\circ}$.

В результате было получено следующее уравнение множественной регрессии:

$$L_{IND} = -0,639 + 0,123 \cdot SSB_i + 0,241 \cdot W_{idx}/100,$$

где L_{IND} – индекс численности личинок;

SSB_i – биомасса нерестовой части популяции в i -м году;

W_{idx} - ветровой индекс направления ($150^{\circ}-180^{\circ}$).

$$R^2 = 0,74 \quad \text{Стандартная ошибка оценки} = 0,45$$

Влияние величины нерестового запаса на R^2 оказалось равным 47 %, а ветрового индекса - 27 %. Сравнение эмпирического и расчетного по наблюдаемым данным индексов показало, что не всегда эти величины изменяются синхронно, однако генеральная тенденция колебаний

достаточно показательна. Полученная модель подтверждает нашу гипотезу об отрицательном влиянии заноса личинок к побережью во фьорды Норвегии на их выживание. Это связано с тем, что ограниченный период массового развития яиц и науплиев копепод - основных объектов питания личинок - не всегда совпадает со временем заноса личинок, тогда как, дрейфуя на северо-восток вдоль побережья в условиях продолжающейся биологической весны, личинки всегда обеспечены доступной пищей. По данным Е.А. Павштикс (1956), биологическая весна в Норвежском море в марте-апреле начинается на юге ареала, в апреле-мае - в центральной части и в июне-июле - на востоке. Очевидно, в этом случае южные и юго-западные ветры играют большую роль в выносе личинок от побережья в мористую часть.

Несмотря на очевидную важность роли температурных условий среды при формировании численности поколений сельди на ранних стадиях развития, мы включили в регрессионную модель численности 3-годовиков только индекс численности личинок, поскольку во всех вариантах расчетов вклад этого показателя был доминирующим, составляя около 78 %. Использование в уравнении регрессии дополнительных показателей приводило лишь к незначительному росту коэффициента детерминации и отрицательно отражалось на величине ошибки оценки:

$$R_i = 637,5 + 11486,24 \cdot L_{\text{IND}},$$

где R_i – численность поколения сельди в 3-летнем возрасте;

L_{IND} - индекс численности личинок данного поколения.

$$R^2 = 0,78 \quad \text{Стандартная ошибка оценки} = 4695$$

Полученная эмпирическая численность 3-годовиков в большинстве случаев хорошо согласуется с «восстановленной», хотя первая и демонстрирует несколько заниженные показатели в отдельные годы. Возможно, это связано с некоторыми изменениями условий проведения ихтиопланктонных съемок, поскольку эмпирическая оценка полностью зависит от индекса численности личинок.

Построенная регрессионная модель может быть использована для прогнозирования урожайности поколений с 3-летней заблаговременностью. Так, по нашей оценке, поколение 1997 г. (8,6 млрд. экз. 3-годовиков) может быть средним по численности, а поколение 1998 г. (30,3 млрд. экз. 3-годовиков) – урожайным.

Выводы

1. В 50-60-е годы основной причиной изменения численности, биомассы популяции сельди и ее структуры был чрезмерный пресс промысла на взрослую и особенно неполовозрелую компоненту. Вылов молоди по численности достигал величин, сравнимых с численностью урожайных поколений. В 70-80-е годы медленное восстановление популяции

было связано с низким уровнем нерестового запаса, когда даже при благоприятных условиях среды появлялись только бедные по численности поколения (за исключением поколения 1983 г.) В 90-е годы увеличение запаса, благоприятные условия среды и относительно невысокая интенсивность промысла, которая сочеталась с полным запретом вылова молоди, привели к восстановлению биомассы запаса до уровня начала 50-х годов. Однако многовозрастная структура популяции так и не восстановилась.

2. В 1985-1998 гг. индивидуальная абсолютная плодовитость изменялась с возрастом рыб. Наибольший ее прирост отмечался у особей в возрасте от 3 до 8 лет, затем замедлялся. У рыб бедных поколений в возрасте 4 лет ИАП колебалась от 46,6 до 48,3 тыс. икринок, у урожайных – от 31,6 до 37,0 тыс. икринок. Разница ИАП у особей этих поколений была хорошо заметна до 8-летнего возраста, затем различия исчезали. С уменьшением среднего возраста нерестовой части популяции уменьшалась и средняя АП. Средняя абсолютная плодовитость в 50-60-е годы была выше, чем в 80-90-е. Очевидно, что многовозрастная структура нерестового запаса является приспособительным свойством популяции и способствует поддержанию плодовитости на максимально высоком уровне.

3. Популяционная плодовитость сельди была максимальной в начале 50-х годов, когда нерестовый запас превышал 10 млн. т, имел многовозрастную структуру и состоял в основном из рыб старших возрастных групп с высокой индивидуальной плодовитостью.

ПП была минимальной в период депрессивного состояния популяции в 70-е годы, затем в 80-90-е годы она постепенно увеличивалась в соответствии с ростом величины нерестового запаса. Величина популяционной плодовитости сельди изменялась синхронно с величиной биомассы нерестового запаса и численностью половозрелых самок. В периоды, когда популяция имела многовозрастную структуру при относительно равной величине биомассы нерестового запаса и численности половозрелых самок, откладывалось почти в 2 раза больше икринок, чем когда структура популяции была моновозрастной. Стабильность состояния популяции сельди обеспечивается не только высокими величинами биомассы и численности, но и сложной многовозрастной структурой, позволяющей компенсировать отрицательное влияние изменений уровня воспроизводства.

4. Рассчитанный индекс численности личинок в целом отражает колебания урожайности поколений. Относительно высокий индекс численности личинок отмечался в 1950, 1959, 1964, 1989-1992 гг., когда появлялись средние и урожайные по численности поколения сельди. Коэффициент корреляции индекса численности личинок с «восстановленной» численностью 3-годовиков оказался достаточно значимым ($R=0,84$ $R^2=0,71$ при P , близком к 0).

5. Критический уровень ПП определен как $25,4 \times 10^{12}$ икринок при биомассе 0,270 млн.т. Вероятность появления урожайного поколения при этих уровнях ПП и биомассы нерестового запаса чрезвычайно мала.

Минимально допустимый уровень ПП и величина биомассы нерестовой части запаса, которые предполагают сохранение естественных флуктуаций численности поколений, составляют $500,0 \times 10^{12}$ икринок и 4 млн.т. При близкой к этому уровню ПП на фоне хороших условий выживания появилось урожайное поколение 1963 г., средние поколения 1964, 1966, 1989 гг. при средних условиях выживания и бедные по численности поколения при плохих условиях выживания.

Безопасный уровень ПП соответствует 1000×10^{12} икринок при нерестовой биомассе 8,1 млн. т. Близкие к этому уровню значения ПП наблюдались в 1951, 1952-1953 гг., когда при плохих условиях выживания было отмечено появление средних по численности поколений, а при большей величине ПП и средних условиях выживания – высокоурожайного поколения 1950 г.

6. Наибольший практический интерес представляют минимальный уровень популяционной плодовитости и минимальная биомасса нерестовой части популяции. За 22-летний период с 1967 по 1988 г., когда они были значительно ниже $500,0 \times 10^{12}$ икринок и 4,0 млн.т, появлялись в основном бедные по численности поколения, за исключением урожайного поколения 1983 г., когда наблюдались исключительно благоприятные условия выживания сельди на ранних стадиях развития. Напротив, за 7 лет с 1989 по 1995 г., с восстановлением минимального уровня и дальнейшим его увеличением, отмечено появление двух урожайных, трех средних и только двух бедных по численности 3-годовиков поколений. Полученная нами величина минимально допустимой биомассы меньше величины V_{pa} (5,0 млн. т), используемой Рабочей группой ИКЕС и имеющей аналогичное функциональное значение. По нашему мнению, величина V_{pa} , установленная на Рабочей группе ИКЕС, не является биологически обоснованной, поскольку была рассчитана как среднее арифметическое от величины нерестового запаса сельди в 1950-1997 гг. Следовательно, в качестве минимально допустимой величины биомассы сельди целесообразно использовать 4,0 млн.т.

7. Промысловая эксплуатация популяции норвежской весенне-нерестующей сельди должна вестись на уровне, не допускающем снижения ее воспроизводительной способности ниже установленного уровня, исходя из биологически обоснованной минимально допустимой биомассы нерестового запаса 4 млн. т.

8. Построенная регрессионная модель может быть использована для прогнозирования урожайности поколений с 3-летней заблаговременностью. Так, по нашей оценке, поколение 1997 г. (8,6 млрд. экз. 3-годовиков) может быть средним по численности, а поколение 1998 г. (30,3 млрд. экз. 3-годовиков) – урожайным.

Список работ по теме диссертации:

1. Распределение и дрейф личинок атлантическо-скандинавской сельди на Норвежском и Лофотенском мелководьях в 1983-1987 гг. // Биология и промысел норвежской весенне-нерестующей сельди и путассу Северо-Восточной Атлантики: Сб. докл. 4-го сов.-норв. симп. – Мурманск, ПИНРО, 1990. – С. –122-147. (Совм. с Л.Р. Ергаковой).
2. Динамика запаса и популяционной плодовитости атлантическо-скандинавской сельди в 80-е годы // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1993 г. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1994. - С. 22-37. (Совм. с Е.И. Селиверстовой и Е.С. Терещенко).
3. Состояние запаса и миграции норвежской весенне-нерестующей сельди // Материалы отчетной сессии по итогам научно-исследовательских работ ПИНРО в 1996-1997 гг. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998. – С. 15-25.
4. Spawning efficiency of Atlanto-Scandian Herring in 1984 // ICES CM 1985/H:12. – 19 pp. (Совм. с Н.В. Мухиной и Е.И. Селиверстовой).
5. Spawning efficiency of Atlanto-Scandian Herring in 1985 // ICES CM 1986/H:36. – 29 pp. (Совм. с Н.В. Мухиной и Е.И. Селиверстовой).
6. Spawning efficiency of Atlanto-Scandian Herring in 1986 // ICES CM 1987/H:24. – 21 pp. (Совм. с И.В. Боркиным и Н.В. Мухиной),
7. Spawning efficiency of Atlanto-Scandian Herring in the Norwegian and Lofoten Shoals in 1987 // ICES CM 1988/H:26.– 23 pp. (Совм. с Н.В. Мухиной и Е.И. Селиверстовой).
8. Factors determining the year class-strength of norwegian spring spawning herring // Precision and relevance of pre-recruit studies for fishery management related to fish stocks in the Barents Sea and adjacent waters // Proceedings of the sixth IMR-PINRO Symposium. -IMR, Bergen, Norway, 1995. – P. 7-22. (Совм. с Н. Bjorke and E. Svendsen).
9. Stock status and dynamics of norwegian spring-spawning herring fecundity in 80's // Precision and relevance of pre-recruit studies for fishery management related to fish stocks in the Barents Sea and adjacent waters // Proceedings of the sixth IMR-PINRO Symposium. -IMR, Bergen, Norway, 1995. – P. 263- 272. (Совм. с Е.И. Селиверстовой и Е.С. Терещенко).
10. Krysov A. Russian ichthyoplankton investigations of norwegian spring spawning herring and their usage in evaluation of stock recruitment // ICES CM 1995/H:33.- 24 pp.